Ecole doctorale
Sciences de l'environnement

Pour obtenir le grade de DOCTEUR

Spécialité : ECOLOGIE

Distribution spatiale et activité des poissons en milieu lacustre : impacts des facteurs environnementaux à partir d'une approche multi-échelle. Application à la retenue des Bariousses

Romain ROY

Soutenue le 4 Juillet 2014

Composition du jury :

Rémi CHAPPAZ (Professeur, Université d'Aix-Marseille)	Président
Maria-Teresa FERREIRA (Professeur, Université de Lisbonne)	Rapporteur
Michaël OVIDIO (Maître de Conférences, Université de Liège)	Rapporteur
Jean GUILLARD (Ingénieur de recherche, INRA Thonon-les-Bains)	Examinateur
Laurence TISSOT (Ingénieur Chercheur, EDF R&D Chatou)	Examinateur
Christine ARGILLIER (Directrice de recherche, Irstea Aix-en-Provence)	Directeur de thèse

Travaux réalisés dans le cadre de l'équipe commune
HYNES (EDF R&D et Irstea)

Remerciements

Ma thèse, une aventure de trois ans ½ passée entre Aix, Treignac et Chatou, nourrit de persévérance, d'échanges et de rencontres. Nombreuses sont les personnes qui m'ont aidé et je les remercie profondément. Ces remerciements s'adressent tout d'abord aux 3 personnes à l'origine de ce projet, Christine ARGILLIER, Laurence TISSOT et Eric DE OLIVEIRA. Merci pour votre confiance, vos nombreux conseils et votre soutien quotidien.

Je souhaite également remercier Maria-Teresa FERREIRA de l'université de Lisbonne et Michaël OVIDIO de l'université de Liège d'avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail. Je remercie aussi les autres membres du jury, Jean GUILLARD, de l'INRA de Thonon-les-Bains et Rémi CHAPPAZ de l'université d'Aix-Marseille.

Un grand merci aux membres de mon comité de pilotage : Marie Laure BEGOUT, de l'Ifremer de La Rochelle pour ses nombreux conseils et son aide sur le terrain ; Sébastien BROSSE, du Laboratoire Evolution et Diversité Biologique de l'université Paul Sabatier de Toulouse, pour la richesse des échanges sur le fonctionnement des retenues ainsi que pour les conseils sur le volet statistique ; Nicolas POULET, du Pôle ONEMA-Irstea de Toulouse, pour nos échanges sur le comportement.

Ensuite, je souhaite remercier tous les membres de l'équipe HYAX et du pôle Hydro-écologie des Plans d'eau ONEMA – Irstea mais encore plus les NOMBREUSES personnes qui ont participé à ce projet. Plus précisément, je souhaite remercier mes deux fidèles compères de terrain, Tiphaine et Julien. Que de bons souvenirs lors des 21 semaines passées ensemble sur site et les 336 h dans le camion. Merci d'avoir mis autant d'énergie, de volonté et de sérieux dans ce projet. J'espère que les semaines de « pèlerinage » à Treignac ne vont pas trop vous manquer à l'avenir.

Ensuite, Claire, mon acolyte doctorante, content d'avoir partagé cette thèse à tes côtés. Merci de m'avoir apporté de l'énergie (des Carambars) toujours au bon moment. Merci aussi à Loïc, nos échanges de balles jaunes ont été un bon défouloir.

Un grand merci à toi Yann et tes compères, Oriane et Jérem, pour l'énorme boulot fourni, je vous suis très reconnaissant car nombreuses sont les choses qui n'auraient pas pu être réalisées sans votre investissement. Max, merci à toi également pour tes nombreux

conseils qui m'ont toujours permis de me relancer dans les moments de doute et ils ont été nombreux. Samuel, super collègue de bureau pendant toute la fin de la thèse, nos nombreux échanges ont été très bénéfiques et j'espère que l'on pourra continuer à bosser ensemble. Merci Cédric. L de m'avoir formé en accéléré dès mon arrivée à Irstea au rudiment de l'échantillonnage en milieu lacustre et aux différents protocoles de l'équipe. Merci Pierro et Tom pour l'aide sur le terrain et pour m'avoir fait partager vos grands moments de pêche dans la région. Merci Baptiste pour tes nombreux coups de main en R. Merci Pierre-Alain, de m'avoir fait partager tes connaissances sur la thermie des plans d'eau. Merci à toi, Delphine N, pour tes conseils avisés avant mon départ pour l'Afrique du Sud. Merci aux SIGistes, Carole et Nathalie ; grâce à vous les SIG n'ont plus de secrets pour moi (enfin presque) et ce n'était pas gagné d'avance. Je n'oublie pas toutes les personnes qui m'ont accompagné sur le terrain : Corentin, Rémi, Thomas P, Delphine R, Claire P, Virginie, Adrien, Caroline. Merci également à toi Isabelle, pour les heures passées à régler des problèmes administratifs associés à mes commandes VEMCO !

Maintenant, place à mes collègues EDF, je tiens à remercier tout d'abord Régis pour m'avoir accueilli au sein du groupe P76. Un énorme MERCI à Pascale, ma secrétaire préférée qui a subi pendant 3 ans ½ ma délocalisation. Merci d'avoir passé des heures à remplir le logiciel de mission/congés à ma place car je n'y avais pas accès à distance… Mais aussi à régler tous les problèmes administratifs. Ensuite, je remercie plus particulièrement Bruno, Paul, Matthieu et Lamine pour leur aide précieuse sur l'aspect logistique aussi bien à Chatou lors de la préparation du matériel que sur le terrain lors des manips. Enfin, je n'oublie pas les autres membres du groupe avec qui j'ai pu échanger lors de mes passages à Chatou, Véronique, Anne, Cécile, Mathieu, Stéphane, François, Nicolas et Victor.

Mes remerciements vont également à Jean Pierre MARCENAC, Frédéric-Yvon GREZE, Christian CARLAT, Mickael GIRAUD et Sylvain GRANGER du groupement d'usine Vézère. Merci d'avoir répondu à mes nombreuses sollicitations.

Merci à Tim KESTENS et Véronique WARION de l'Unité de Production Centre pour avoir organisé les réunions publiques, les rencontres avec les journalistes, etc.

Merci à Philippe CHEVALIER, Pierre-Gilles LUCAIN d'EDF DTG pour m'avoir transmis le relevé bathymétrique de la retenue de Treignac.

Merci à Hugues PEYRET d'EDF CIH Environnement pour les données transmises.

Je remercie également Gaël OLIVIER de l'ONEMA ainsi que Gaëlle HIELARD et Guillaume BOURGUETOU de l'Agence de l'eau ADOUR GARONNE.

Merci également à Jean GUILLARD, Jean Christophe HUSTACHE et Thomas POULAIN de l'INRA de Thonon-les-bains d'avoir bravé les intempéries en plein de mois de juillet (pluie non stop, 10°C) pour cartographier le substrat de fond de la retenue.

Mes remerciements vont également aux collègues des autres centres Irstea, Marie Laure ACOLAS pour ses précieux conseils et coups de main en début de thèse, Frédérique BAU pour s'être occupée de la convention de prêt du matériel mais aussi pour les supers moments passés au colloque en Afrique du Sud, Hervé CAPRA et Nicolas LAMOUROUX pour leurs conseils, Céline LE-PICHON pour sa formation accélérée au logiciel ANAQUALAND, Mario LEPAGE et Charlie ROQUEPLO pour leur aide lors de la désinstallation du matériel.

Un grand merci également Jean Claude PRIOLET de la Fédération de pêche de Corrèze et Patrick CHABRILLANGES de l'AAPPMA de TREIGNAC. Vous avez été de précieux contacts locaux tout au long de la thèse, merci pour le prêt du matériel, merci d'avoir mobilisé et informé les pêcheurs…

Une trentaine de pêcheurs ont participé à ce projet et j'ai tout d'abord une pensée pour les locaux de l'étape, Frédéric, Christophe, Patrick et Bastien. Merci à vous pour les précieuses informations fournies et merci d'avoir bravé les intempéries, la neige, la pluie battante, les températures négatives… Ensuite, je remercie toutes les personnes qui ont répondu présents au week-end de pêche organisé au printemps 2012. Merci à tous d'avoir fait le déplacement du Jura, de Toulouse, de Montpellier, de Bretagne, de Limoges : Bruno, Stéphane, Eric, Philippe, Laurent, Damien, Olivier, Alain, Christophe, Jean-Marc, Sébastien, Antoine, Florian, Irénée, Pascal, Lucien, Benjamin…

Je tiens à adresser des remerciements à Stéphanie SMEDBOL, Dana ALLEN et Frank Smith de l'entreprise VEMCO. Merci d'avoir toujours été disponible et d'avoir pris le temps de répondre à mes très très nombreux mails…

Merci à Jean Pierre ETIEN et Francois DEVIOT de l'entreprise TechSub d'avoir été disponible malgré nos changements de date de dernière minute et d'avoir fait preuve d'un grand professionnalisme.

Merci également à Paul BAUDON gérant de la Pisciculture Paul Baudon S.A. de m'avoir livré sur site des poissons en pleine forme.

Merci également à Laurent ALBRECH et Sylvain LABBE de la Maison de la Télédéction de Montpellier pour avoir toujours facilité les échanges avec le GPS différentiel.

Merci à Etienne BARAS, de l'IRD de Montpellier, pour ses conseils concernant le protocole de marquage. Merci également à Bruno BARBEY, de la Fédération de pêche de l'Indre de m'avoir fait partager son expérience sur le fonctionnement de la retenue d'Eguzon.

Merci à Magali et Jean Marc, gérants du gîte les Combelles à Treignac, merci de nous avoir accueillis tous les mois avec autant de gentillesse. Merci aussi pour les très nombreux coups de main lors de nos multiples péripéties !! Une amitié est née et vous pouvez compter sur moi pour revenir vous faire un petit coucou mais cette fois en mode « vacances ».

Merci à toi Guismo pour tes venues à Treignac lors des campagnes de capture. Désolé de ne pas avoir eu le temps d'analyser en détail le comportement des gardons que tu as capturé. Oui, tu peux le dire, j'ai été indisponible ces derniers mois et je m'en excuse. Notre amitié est toujours là et on va maintenant rattraper le retard, à nous les parties de pêche et les big fish.

Merci à Françoise et François pour votre soutien et pour l'intérêt que vous avez porté à mes travaux. Enfin, j'ai bien sûr une pensée pour mes grands parents qui m'ont fait partager, dès mon plus jeune âge, leur passion pour la nature et pour les milieux aquatiques en particulier. Que de souvenirs en votre compagnie. Je remercie aussi mes parents et ma sœur pour leur soutien malgré la distance et leurs nombreux encouragements.

Je conclue bien sûr avec toi, Anne So, ouahou, que de choses se sont passées au cours de ces 3 ans 1/2 ! Un énorme merci pour ton soutien au quotidien et pour tes encouragements. Tu as toujours su me remobiliser lors de mes nombreux moments de doute. Maintenant, je te le promets, une nouvelle vie commence…

Aux souvenirs avec Monique et Bernard

Résumé

Le fonctionnement des milieux aquatiques d'origine anthropique est étroitement dépendant des usages ; l'environnement des communautés biologiques est donc généralement fluctuant. L'étude du lien entre environnement et organisme est alors plus complexe que dans les environnements stables. Ce travail de thèse vise à mieux comprendre comment l'ichtyofaune réagit face aux changements des conditions environnementales dans une retenue soumise à marnage, la retenue des Bariousses, située sur la Vézère.

Une approche multi-échelle à la fois biologique (communauté et individus) et temporelle (cycles annuel et journalier) a été adoptée. Une attention particulière a été donnée à la zone littorale car elle joue un rôle crucial pour les communautés piscicoles des milieux lacustres et constitue la première zone affectée par les variations du niveau de l'eau. L'étude se décompose en quatre parties. La première présente les caractéristiques du site d'étude et la seconde décrit l'impact des variations du niveau de l'eau sur les habitats à partir d'une analyse cartographique de la zone littorale. Les conséquences de la contrainte hydrologique via les modifications des conditions d'habitats ont été ensuite analysées en parallèle des effets de la température de l'eau et de la photopériode. Ensuite, la troisième partie présente l'effet de la variabilité temporelle des conditions environnementales, induites par les variations du niveau de l'eau, sur la composition de la communauté littorale (échantillonnage par pêche électrique). Un système innovant de positionnement par télémétrie acoustique (*Vemco Positioning System*) a finalement permis dans une quatrième partie d'étudier cet impact à un niveau individuel en analysant le comportement de 90 individus de trois espèces différentes (sandre, brochet et perche commune) avec une précision satisfaisante (erreur moyenne de 3.3 m après filtration).

Nous avons mis en évidence que les fluctuations du niveau de l'eau induisent une variabilité temporelle de la surface et du volume occupés par la zone littorale. De plus, une diminution progressive de la complexité structurelle des habitats littoraux avec une tendance à l'homogénéisation (dominance des substrats fins et de l'absence de végétation) est observée suite à un abaissement du niveau de l'eau. Malgré ces changements des conditions d'habitats induites par les variations du niveau de l'eau, la communauté piscicole littorale n'a pas montré de nets changements de composition. Une forte variabilité inter individuelle des réponses comportementales aux fluctuations environnementales est notée mais, la température et la photopériode représentent deux paramètres structurant majeurs de l'activité et du choix des habitats. Le niveau d'eau affecte une partie du peuplement, certains individus fréquentent davantage la zone littorale et sont moins mobiles lorsque les habitats accessibles en bordure sont plus complexes (niveau d'eau élevé).

Ces résultats ont permis de proposer quelques pistes de réflexion sur la gestion des niveaux d'eau sur cette retenue, en lien avec le peuplement de poissons.

Mots clé : retenue, poissons, zone littorale, marnage, température, photopériode, individus.

Abstract

Aquatic ecosystem functioning in human-impacted environments is highly dependent of its uses; in consequence, the environment of biological communities is generally fluctuating. Studying the link between environment and organism in fluctuating environments is generally more complex compared to steady environments. The main objective of this work was to better understand how fish populations respond to environmental modifications in a reservoir affected with water level fluctuations (WLF), the Bariousses's reservoir located on the Vézère River.

A multiscale approach was used with different biological (community and individual) and temporal (annual and daily cycles) scales. A special attention was given to the littoral zone as it plays a key role for lake fish communities and since it is strongly affected by WLF. This work is divided in 4 parts. The first part presents the characteristics of the study site and the second part describes the impact of WLF on the studied habitats using a mapping of the littoral zone. The consequences of hydrological stress through the changes in habitat conditions were also analyzed as well as the effects of water temperature and photoperiod. The third part shows the effect of the temporal variability of environmental conditions induced by WLF on the composition of the littoral fish community (sampled by electrofishing). The fourth part presents an innovative positioning system acoustic telemetry (Vemco Positioning System) that was used to study the impact of WLF at the individual scale by analyzing the behavior of 90 individuals from three different fish species (pikeperch, pike and perch) with a satisfactory accuracy (average error of 3.3 m after filtration).

The results of this work showed that WLF induced a temporal variability of the littoral zone surface and volume. In addition, a gradual decrease of the structural complexity of littoral habitats was associated with lower water level inducing a trend to homogenization (dominance of thinner substrates without vegetation). Despite these changes in habitats conditions induced by WLF, littoral fish community did not show any clear change in composition. High inter-individual variability of behavioral responses was observed in response to environmental fluctuations, but the temperature and photoperiod were the two major structural parameters controlling fish activity and spatial distribution. Water level affected a part of the fish population since more individuals attended the littoral zone and were less mobile when available habitats were more complex (with a high water level).

These results allowed us to suggest some ideas for the management of water levels in the studied reservoir focused on the fish population.

Keywords: reservoir, fish, littoral zone, water level fluctuations, temperature, photoperiod, individuals.

Avant propos

La Directive Cadre européenne sur l'Eau (DCE) d'octobre 2000 est un texte législatif qui impose des objectifs très ambitieux en termes de maintien et de restauration de la qualité des milieux aquatiques. Ces objectifs environnementaux concernent tous les milieux d'eau douce continentaux y compris les retenues artificielles considérées comme des masses d'eau fortement modifiées[1] ou MEFM devant répondre à un objectif de bon potentiel écologique. Particularité de la DCE, la composante biologique représente la clé d'entrée de l'évaluation de la qualité des milieux, les paramètres physico-chimiques et hydromorphologiques étant considérés comme des éléments soutenant la biologie

Depuis 1996, Irstea travaille sur les facteurs de structuration des peuplements de poissons en milieux lacustres. Pour cela l'UR hydrobiologie développe des travaux à large échelle (analyse statistique comparative) dédiée à l'évaluation des facteurs de forçage naturels et anthropiques de l'ichtyofaune considérée dans sa dimension taxonomique et fonctionnelle. Parmi ces facteurs de forçage figure la gestion hydraulique des retenues artificielles d'Europe. Parallèlement, l'UR s'intéresse à la fonctionnalité des habitats lacustres vis-à-vis de l'ichtyofaune dans la perspective d'une restauration ou réhabilitation de la qualité hydromorphologique des milieux lacustres et à la dynamique des populations d'intérêt patrimonial ou halieutique. Ces travaux *in situ* mettent en œuvre notamment la technique de la télémétrie.

Avec environ 500 retenues produisant de l'hydroélectricité en France métropolitaine, la définition du bon potentiel est une préoccupation majeure pour EDF qui doit répondre à des exigences de plus en plus fortes des acteurs locaux en faveur du milieu, en particulier lors des mises en concurrence des concessions hydroélectriques. Ainsi, le développement des connaissances sur les communautés biologiques en retenue et sur l'ichtyofaune en particulier est un enjeu important pour EDF afin de proposer des mesures de gestion adaptées.

Cette thèse vise à mieux comprendre l'influence du marnage sur l'ichtyofaune. Elle résulte d'une collaboration entre Irstea et EDF, menée au sein d'une équipe commune (HYNES). Cette étude a été en partie financée par le ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche grâce à une Convention Industrielle de Formation par la REcherche (CIFRE) ainsi que par l'agence de l'eau Adour Garonne.

[1] Masse d'eau de surface qui, par suite d'altérations physiques dues à l'activité humaine, est fondamentalement modifiées quant à son caractère (DCE, article 2.9)

Table des matières

Avant propos **13**

INTRODUCTION GENERALE **19**

1. Les bases scientifiques **21**
1.1. Retenues artificielles et habitats 22
1.2. L'ichtyofaune en retenue 23

2. Les échelles de travail **26**

3. Les objectifs **28**

PARTIE 1 : LA RETENUE DES BARIOUSSES **31**

1. Caractéristiques de la retenue **33**
1.1. Caractéristiques générales 33
1.2. Caractéristiques hydromorphologiques 35
1.2.1. Hydrologie 35
1.2.2. Caractérisation des berges 38
1.2.3. Caractérisation de la cuvette 41
1.3. Physico-chimie 44
1.3.1. Température 44
1.3.2. Autres paramètres 47
1.4. Environnement 48
1.4.1. Le bassin versant 48
1.4.2. Le corridor rivulaire 49

2. Le peuplement piscicole de la retenue **50**
2.1. Les inventaires 50
2.2. Gestion piscicole 53

3. Synthèse **54**

PARTIE 2 : INCIDENCE DU MARNAGE SUR LES HABITATS LITTORAUX **55**

1. Introduction **57**

2. Matériel et Méthode **57**
2.1. Cartographie surfacique des habitats de rive 57

2.2. Traitements des données 58

3. Résultats 58
3.1. Evolution des caractéristiques physiques avec le niveau de l'eau 58
3.2. Evolution de la composition des habitats littoraux avec le niveau de l'eau 60

4. Discussion 64

PARTIE 3 : COMMUNAUTE PISCICOLE LITTORALE 67

1. Introduction 69

2. Matériel et Méthode 69
2.1. Le protocole 69
2.2. Traitements des données 72

3. Résultats 72
3.1. Caractéristiques de la communauté piscicole de la zone littorale 72
3.2. Incidence d'un abaissement du niveau de l'eau sur la composition de la communauté piscicole du littorale (30 stations * 4 campagnes) 75

4. Discussion 79

PARTIE 4 : COMPORTEMENT INDIVIDUEL 81

1. Introduction 83

2. Matériel et Méthode 84
2.1. Le protocole 84
2.1.1. Choix de la technique et principe 84
2.1.2. La mise en œuvre du système de positionnement VPS 91
2.1.3. Le marquage des poissons 96
2.2. Le jeu de données 100
2.2.1. La sélection des données 100
2.2.2. Métriques utilisées 107
2.3. Traitements des données 115
2.3.1. Distribution spatiale 115
2.3.2. Activité 116

3. Résultats 116
3.1. Les performances du système VPS dans la retenue des Bariousses 116
3.1.1. Performances en conditions mobiles 117
3.1.2. Performances en conditions statiques 118
3.2. La distribution spatiale des poissons 120

3.2.1. Description des changements saisonniers 120
3.2.2. Effet des paramètres environnementaux sur la fréquentation de la zone littorale (hors période printanière) 123
3.3. L'activité des poissons 128
3.3.1. Description des changements saisonniers 130
3.3.2. Effet des facteurs environnementaux sur l'activité (hors période printanière) 130
3.4. Comportement des 3 espèces en période de reproduction 135
3.5. Activité et distribution spatiale au cours du cycle journalier 137
3.6. Synthèse des résultats 141

4. Discussion 142
4.1. Retour d'expérience sur la méthodologie 142
4.2. Généralités sur la distribution spatiale et l'activité 145
4.3. Importance des paramètres environnementaux sur la fréquentation de la zone littorale et sur l'activité journalière 147
4.4. Variabilité inter individuelle 149
4.5. Comportement en période de reproduction 151

CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES 153

ANNEXES 161
ANNEXE I: Description des catégories de substrat et de végétation de rive selon la nouvelle version du protocole CHARLI (version 2014) 163
ANNEXE II: Article 1 164
ANNEXE III: Article 2 191
ANNEXE IV: Le problème de décompression rapide chez les poissons 199
ANNEXE V: Affiche installée en bordure de la retenue des Bariousses 200
ANNEXE VI: Récapitulatif des caractéristiques de l'ensemble des poissons marqués durant cette étude avec en rouge les individus conservés dans les analyses. 201
ANNEXE VII: Home range 95 % (ha) de chaque individu au cours de chacune des saisons et les valeurs moyennes par individu et par saison 203
ANNEXE VIII: Home range 50 % (ha) de chaque individu au cours de chacune des saisons et les valeurs moyennes par individu et par saison 204
ANNEXE IX: Exemples de migration verticale réalisée par deux individus en période estivale, sandre T35 (en haut) et perche T42 (en bas). 205

Liste des figures 206

Liste des tableaux 210

Références 212

Introduction générale



Toutes les photographies présentes dans ce manuscrit ont été prises au cours de l'étude par Tiphaine PEROUX, Julien DUBLON et Romain ROY.

1. Les bases scientifiques

L'écologie, signifiant étymologiquement « science de l'habitat », créé par Haeckel en 1866, est l'étude des relations entre les organismes et leur environnement. Par la suite, Tansley, en 1935, introduisit la notion d'écosystème comme l'association d'un environnement physico-chimique spécifique, le biotope, avec une communauté vivante, la biocénose. Le fonctionnement de l'écosystème est étroitement dépendant des interactions exercées entre ces deux entités. Elles sont traduites par des transferts d'énergie et des échanges de matière (Ramade 2009). L'écologie cible plus particulièrement 3 niveaux intermédiaires d'organisation biologique inter-connectés : l'individu, la population (individus de la même espèce) et la communauté (un ensemble de populations) (Begon, Harper *et al.* 1996). Au niveau individuel, l'écologie cherche à comprendre comment les individus sont affectés par leur environnement mais aussi comment ces individus affectent cet environnement. Au niveau de la population, l'écologie étudie l'origine de la présence ou de l'absence d'une espèce, l'explication de l'abondance ou de la rareté d'une espèce ainsi que les tendances et les fluctuations dans le nombre d'espèces. Enfin, l'écologie cherche à comprendre la composition et l'organisation des communautés. L'habitat correspond au milieu géographique propre à la vie d'une espèce animale ou végétale. Selon Lévêque (1995) « *l'habitat est une notion essentiellement dynamique, une référence spatiale et temporelle : la position qu'occupe a un instant donné un individu parvenu a un certain stade de développement, cherchant à optimiser le nécessaire compromis entre différentes contraintes biologiques et écologiques, dans un milieu lui-même très variable* ». Les travaux pionniers de Thienemann (1918) ont mis en évidence le rôle fondamental de l'habitat comme filtre biologique. Par la suite, en 1977, Southwood (1977) proposait un nouveau concept écologique dénommé « *Habitat Templet* ». Selon ce concept, les modifications spatio-temporelle de l'habitat induisent un ensemble de conditions abiotiques (température par exemple) et biotiques (temps de génération des prédateurs par exemple), conditionnant la distribution des espèces et l'organisation des communautés. Par la suite, Townsend et Hildrew (1994; 1997) adaptèrent ce concept aux écosystèmes d'eau courante, avec le « *River Habitat Templet* ». Les gradients environnementaux de variabilité de l'habitat sont décrits selon deux dimensions (1) l'hétérogénéité temporelle : la fréquence et l'intensité des perturbations exercées sur le milieu (2) l'hétérogénéité spatiale : la disponibilité des refuges pour se protéger des perturbations.

1.1. Retenues artificielles et habitats

Le fonctionnement des milieux aquatiques d'origine anthropique est étroitement dépendant des usages qui modifient directement ou indirectement et quasiment en permanence l'environnement des communautés biologiques. Ainsi, étudier le lien entre environnement et organisme et définir le rôle de l'habitat sur les espèces peut s'avérer plus complexe que dans des milieux naturellement stables. Les retenues, par exemple, sont des plans d'eau d'origine artificielle créées suite à la construction d'un barrage ou d'une digue sur un cours d'eau ou dans une dépression naturelle. A la fin du XX^{ème} siècle, le nombre de grands barrages[2] s'élevait à plus de 45 000 dans le monde, dispersés dans plus de 140 pays (World-Commission-on-Dams 2000). Les retenues sont exploitées pour l'approvisionnement en eau, à des fins telles que l'irrigation, la production d'énergie hydroélectrique ou encore la fourniture d'eau à usage domestique et industrielle (Day and Garratt 2006). L'hydroélectricité fournit 16.2 % des besoins mondiaux en électricité (Observ'ER 2013). D'un point de vue hydrologique, le fonctionnement des retenues diffère de celui des lacs naturels du fait de la présence de variations du niveau de l'eau ou marnage liées à la gestion des débits. Le marnage peut être fort et irrégulier en retenue alors qu'il est généralement faible et stable en lac (Wetzel 1990). Ce paramètre est une force motrice majeure contrôlant le fonctionnement des écosystèmes lacustres (Wilcox and Meeker 1992; Poff, Allan *et al.* 1997; Leira and Cantonati 2008). Son amplitude totale et sa variabilité temporelle représentent ses deux principales caractéristiques (Poirel, Merle *et al.* 2001). En limnologie, les retenues sont souvent considérées comme des écosystèmes hybrides entre cours d'eau et lacs. En effet, elles possèdent, au regard de la morphologie et de l'hydrologie, des propriétés liées aux environnements de rivières mais aussi de lacs (Gelwick and Matthews 1990). Dans cette étude, l'approche du « *River Habitat Templet* » a été adaptée aux environnements de retenues en choisissant comme dimension temporelle, une mesure de la perturbation engendrée par les variations du niveau de l'eau et comme dimension spatiale, une mesure de la disponibilité en habitats pour se protéger.

Les variations du niveau de l'eau ont des effets directs sur les caractéristiques physiques des retenues en altérant la morphométrie de leur cuvette (Leira and Cantonati 2008). Elles

[2] La Commission International sur les Grands Barrages (ICOLD), créée en 1928, définit un grand barrage comme un barrage avec une hauteur, à partir de la fondation, de 15 m ou plus. Si les barrages ont une hauteur comprise entre 5 et 15 m et un réservoir d'un volume de plus de 3 millions de m^3, alors ils sont également considérés comme des grands barrages. World-Commission-on-Dams (2000). Dams and Development - A new framework for decision-making**:** 356.

sont susceptibles d'accentuer les phénomènes d'érosion et de transformer les zones de sédimentation (Gafny and Gasith 1993; Leira and Cantonati 2008). La remise en suspension de sédiments contaminés peut alors s'avérer être un problème à long terme (Rhodes and Wiley 1993). Les variations du niveau de l'eau affectent également la pénétration de la lumière et donc le grossissement des algues benthiques et des macrophytes (Loiselle, Bracchini *et al.* 2005). De plus, cette perturbation hydrologique peut fortement affecter la taille et la distribution des zones humides connexes (Morin and Leclerc 1998). Par contre, lors de l'exondation occasionnée par un abaissement du niveau de l'eau, des plantes émergentes peuvent trouver des conditions de croissance favorables (Hudon 1997). Les variations du niveau de l'eau sont susceptibles de modifier le régime thermique et ainsi engendrer un approfondissement de la thermocline et un rallongement de la période de stratification (Leira and Cantonati 2008).

La zone littorale est définie dans la littérature entre la limite de la rive jusqu'à la profondeur maximale où suffisamment de lumière atteint le fond pour permettre la croissance des macrophytes enracinées (Pourriot and Meybeck 1995; Zohary and Ostrovsky 2011). Le fonctionnement global des écosystèmes lacustres est étroitement dépendant de cette zone littorale (Wetzel 1990; Schindler and Scheuerell 2002; Strayer and Findlay 2010) mais cette zone est connue pour être la première zone impactée par les activités humaines (James, Weatherhead *et al.* 1998; Schmieder 2004). Les variations de niveau d'eau sont connues pour affecter la disponibilité des habitats littoraux ainsi que leur degré de complexité (Zohary and Ostrovsky 2011). Par contre, les études visant à quantifier les changements de composition des habitats littoraux au cours d'un abaissement du niveau de l'eau sont encore rares (mais voir Gasith et Gafny 1990). Ces particularités de fonctionnement des retenues ne sont pas sans conséquence sur les communautés biologiques présentes.

1.2. L'ichtyofaune en retenue

D'un point de vue contextuel, les poissons sont les organismes aquatiques portant le plus d'enjeux d'un point de vue économique, social et patrimonial dans les retenues. L'activité de pêche de loisirs peut représenter localement une importante source de revenus dans les régions rurales (Irz, Laurent *et al.* 2002). Ces milieux hébergent quelques espèces patrimoniales comme le brochet et la truite (forme truite de lac) et des espèces particulièrement recherchées d'un point de vue halieutique telles que la carpe et le sandre.

D'un point de vue scientifique, les poissons présentent des caractéristiques propres faisant d'eux des modèles particulièrement intéressants en écologie (Simon 1999). Ils intègrent le fonctionnement global de l'écosystème du fait de leur position supérieure au sein de la chaîne trophique (Ramade 2009). De plus, ils ont un cycle de vie long (plusieurs années), nécessitant divers types d'habitats ou unités fonctionnelles pour chaque stade de développement (larve, juvénile et adulte) et pour chaque besoin vital (reproduction, alimentation et protection) (Schlosser 1995) ce qui peut les rendre plus vulnérables (Figure 1).

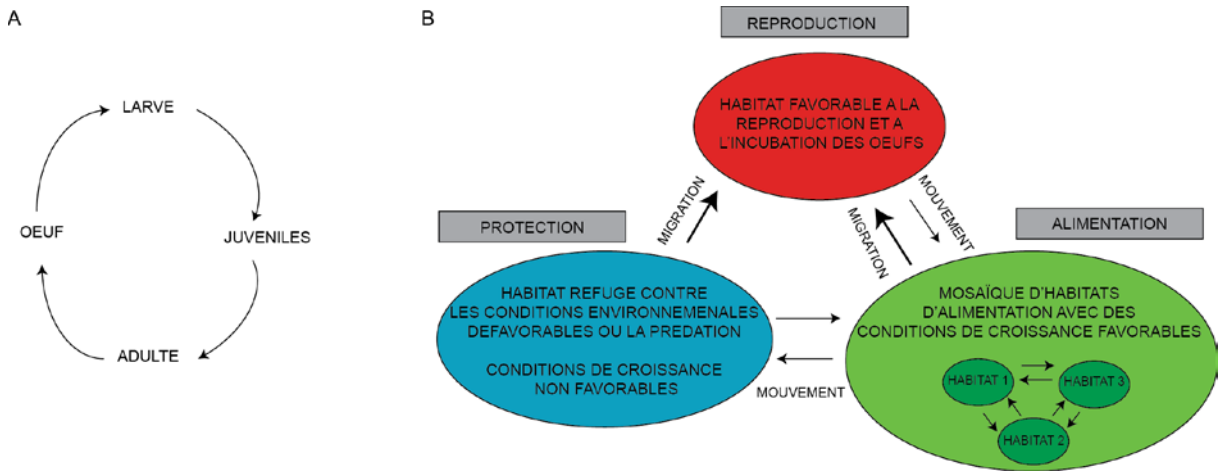


Figure 1 : Le cycle de vie d'un poisson (A), les patrons d'utilisation de l'habitat et de mouvement (B) (d'après Schlosser, 1995)

Les poissons recherchent en permanence un compromis entre la variabilité de leur environnement et l'accomplissement de leurs besoins vitaux lors de leur développement (Lévêque 1995). La réalisation de ces fonctions vitales est donc étroitement influencée par les changements des facteurs abiotiques comme la température de l'eau, les variations de l'hydrologie ou la photopériode (Lucas and Baras 2001) mais aussi par des facteurs biotiques comme la prédation et la compétition (Savino and Stein 1989; Gilliam and Fraser 2001). Les fluctuations environnementales agissent principalement à deux échelles temporelles, (1) l'échelle annuelle, liée au cycle des saisons (dépendante de la température de l'eau et de la durée du jour) et (2) l'échelle journalière (dépendante de la succession des différentes phases du cycle nycthéméral) (Baras 1992).

Les poissons sont des organismes ectothermes, leur température interne n'est liée qu'aux échanges avec leur environnement. Ainsi, les fluctuations de ce paramètre se traduisent par des réponses écologiques, avec notamment des effets sur l'intensité de leurs déplacements, le développement de leurs gonades ou encore leur âge à maturité (Fry 1971; Sandstrom, Neuman *et al.* 1995). Le mouvement, par exemple, est principalement contrôlé

par la température de l'eau du fait de la dépendance des taux métaboliques et physiologiques à ce paramètre (Fry 1971; Charnov and Gillooly 2004). Un abaissement de la température de l'eau a ainsi pour conséquence de diminuer la distance journalière parcourue de nombreuses espèces, comme cela a été observé par exemple chez la perche (Jacobsen, Berg *et al.* 2002).

En parallèle de la température de l'eau, des études en laboratoire ou en milieu d'eau courante ont révélé la sensibilité des poissons aux variations hydrologiques (Tyus, Brown *et al.* 2000; Brenden, Murphy *et al.* 2006). Ces dernières stimulent les migrations de nombreuses espèces (Lucas and Baras 2001). Elles sont connues pour agir en tant que signal (1) physiologique pour entamer une migration longitudinale vers les habitats de reproduction comme dans le cas des salmonidés par exemple (Hawkins and Smith 1986; Jonsson 1991) et (2) physique pour accéder à des secteurs nouvellement inondés afin de se reproduire, d'exploiter une nouvelle ressource trophique ou bien d'atteindre un refuge hydraulique, avec l'exemple des ésocidés (Massé, Dumont *et al.* 1991; Masters, Welton *et al.* 2002; Brenden, Murphy *et al.* 2006). Les variations hydrologiques influencent donc le comportement des poissons soit directement en modifiant l'intensité de leur mouvement soit plus indirectement via une modification des conditions d'habitat. En retenues, les conséquences directes des variations hydrologiques sur les poissons sont assez peu connues. Vehanen et Lahti (2003) n'ont pas constaté de relation entre le mouvement du sandre et le débit ou les variations de débit journaliers. Par contre, des effets indirects liés au changement des conditions d'habitats ont déjà été notés (Sutela and Vehanen 2008). Les variations de niveau d'eau affectent la disponibilité des habitats de reproduction et le succès de la reproduction (Gafny, Gasith *et al.* 1992; Clark, Rose *et al.* 2008; Kahl, Hulsmann *et al.* 2008). Les stratégies de reproduction mises en œuvre par les espèces conditionnent leur sensibilité au marnage. Les espèces utilisant un support de ponte situé dans les faibles profondeurs (comme le brochet) sont les plus sensibles (Poirel, Merle *et al.* 2001). L'analyse de chroniques temporelles permet de relier le niveau de l'eau et l'amplitude des variations au succès ou à l'échec de la reproduction et donc à la dynamique de certaines populations (Ostrovsky and Walline 2000; Kahl, Hulsmann *et al.* 2008; Webb 2008; Ostrovsky, Rimmer *et al.* 2013). Les variations de niveau d'eau modifient également la quantité de refuges disponibles pour les poissons (Gasith, Gafny *et al.* 2000; Fischer and Ohl 2005). Les communautés de macrophytes sont des zones de refuges particulièrement appréciées par l'ichtyofaune mais les variations de niveau d'eau occasionnent régulièrement des changements de composition de ces communautés végétales (Wilcox and Meeker 1992; Gasith and Hoyer 1998; Murphy 2002; Riis and Hawes 2002). La

modification des ressources trophiques à disposition des poissons (invertébrés, plancton notamment) est également une conséquence indirecte des variations de niveau d'eau. Par exemple, la composition des communautés de macroinvertébrés est connue pour présenter des changements significatifs dès lors que le milieu est influencé par des variations de niveau d'eau (Smith, Maitland *et al.* 1987; Valdovinos, Moya *et al.* 2007; Aroviita and Hamalainen 2008; Baumgartner, Mortl *et al.* 2008; Brauns, Garcia *et al.* 2008; White, Xenopoulos *et al.* 2008)

A l'échelle journalière, la variabilité de l'intensité lumineuse liée à l'alternance entre les phases du cycle journalier est à l'origine de migrations nycthémérales chez les poissons. Elles sont généralement interprétés comme un compromis entre la recherche alimentaire et la protection des prédateurs (Hall, Werner *et al.* 1979; Lucas and Baras 2001). En milieu lacustre, nombreuses sont les espèces qui réalisent ce type de migrations occasionnant alors des déplacements horizontaux et verticaux (Zamora and Moreno-Amich 2002; Lorke, Weber *et al.* 2008; Mehner 2012; Muska, Tuser *et al.* 2013).

2. Les échelles de travail

L'approche a été ciblée dans un premier temps sur la communauté de la zone littorale car il est acquis que cette zone est cruciale pour les communautés piscicoles des retenues (Laffaille, Brosse *et al.* 2001; Brosse, Grossman *et al.* 2007). Les espèces fréquentant la zone littorale pour la reproduction sont nombreuses (Balon 1975). De plus, les larves et les juvéniles de multiples espèces préfèrent cette zone à cause des hautes concentrations en oxygène et des températures de l'eau élevées (Schmieder 2004; Lewin, Mehner *et al.* 2014). Cette zone présente généralement une complexité structurelle importante grâce à la présence de substrats grossiers et de végétation aquatique ; elle offre donc des conditions de protection particulièrement favorables (Gasith and Gafny 1990; Weaver, Magnuson *et al.* 1997; Schmieder 2004; Strayer and Findlay 2010; Zohary and Ostrovsky 2011). Les poissons trouvent également dans cette zone d'importantes ressources trophiques (Pierce, Rasmussen *et al.* 1993). Les abondances sont généralement plus grandes en zone littorale que dans les autres zones (Keast and Harker 1977; Werner, Hall *et al.* 1977).

Outre cette approche à l'échelle de la communauté littorale, le comportement de 3 espèces piscivores (individus matures), le sandre (*Sander lucioperca* Linné, 1758), la perche (*Perca fluviatilis* Linné, 1758) et le brochet (*Esox lucius* Linné, 1758) a été plus

particulièrement étudié. L'ensemble de la retenue, avec une attention particulière sur la fréquentation de la zone littorale, et deux échelles temporelles (cycles annuel et journalier) ont alors été plus particulièrement ciblés. Ces 3 espèces constituent la communauté piscivore de l'essentiel des milieux lacustres tempérés (Dorner, Hulsmann *et al.* 2007). Elles sont situées dans la partie supérieure de la chaîne trophique sur ce site (Boulêtreau, Martino *et al.* 2012). Par ailleurs, elles présentent chacune des caractéristiques écologiques spécifiques et sont donc susceptibles d'être impactées de façon différente par les fluctuations environnementales. De plus, ces 3 espèces portent un enjeu halieutique et peuvent rentrer en compétition pour l'accès à la ressource disponible.

Le sandre, un percidé, est signalé pour la première fois en France au début du XX*ème* siècle (Goubier 1972). L'espèce, pélagique, a une vision adaptée aux faibles intensités lumineuses et aux eaux turbides (Schlumberger and Elie 2008; Keith, Persat *et al.* 2011). Son régime alimentaire est carnivore mais relativement opportuniste (Schlumberger and Elie 2008). Ces œufs, adhésifs et fixés sur le support de ponte, sont déposés en une seule fois (Deelder and Willemsen 1964) puis gardés par le mâle (Jepsen, Koed *et al.* 1999; Kottelat and Freyhof 2007; Schlumberger and Elie 2008). En milieu lacustre, le nid est situé plus ou moins en profondeur, entre 1.5 et 15 m, suivant la transparence de l'eau (Roqueplo 1986). Le sandre est le percidé ayant la plus large gamme de température de ponte, entre 3°C et 26°C (Deelder and Willemsen 1964; Hokanson 1977; Souchon and Tissot 2012). Toutefois, celle-ci est le plus souvent comprise entre 10 et 14°C (Deelder and Willemsen 1964; Kottelat and Freyhof 2007; Schlumberger and Elie 2008; Keith, Persat *et al.* 2011) et la période d'incubation des œufs dure entre 70 et 110 degrés-jour[3] (Balon 1975).

La perche, un percidé également, est présente dans l'essentiel des plans d'eau français situés à moins de 1000 m d'altitude (Irz, Odion *et al.* 2006). La perche se retrouve préférentiellement en zone pélagique et dans les secteurs végétalisés (Schlumberger and Elie 2008). Les perches sont des prédateurs visuels (Bergman 1988), opportunistes, se nourrissant de zooplancton, d'invertébrés et de petits poissons (Dubois, Gillet *et al.* 2008; Schlumberger and Elie 2008; Keith, Persat *et al.* 2011). La ponte se présente sous forme d'un ruban accroché à un support, comme des branchages ou des racines, présent en surface ou en profondeur (Gillet 1989; Muus and Dahlström 2003; Schlumberger and Elie 2008; Keith, Persat *et al.* 2011). La reproduction s'établit dans une gamme de températures restreinte,

[3] Unité de valeur permettant de déterminer la durée d'incubation des œufs d'un poisson en fonction de la température de l'eau

comprise entre 8 et 15°C (Tissot and Souchon 2010). La période d'incubation des œufs nécessite de 120 à 200 degrés-jour (Keith, Persat *et al.* 2011).

Le brochet, un ésocidé, apprécie les secteurs très structurés avec de la végétation (Kobler, Klefoth *et al.* 2008; Keith, Persat *et al.* 2011). Il s'agit d'un prédateur visuel assez opportuniste (Casselman and Lewis 1996; Bruslé and Quignard 2001) dont le régime alimentaire est principalement ichtyophage. En ce qui concerne la reproduction, l'espèce est phytophile et fréquente préférentiellement la végétation herbacée des rives lorsque la température est comprise entre 8 et 15°C (Souchon and Tissot 2012). La période d'incubation des œufs dure 120 degrés-jours (Keith, Persat *et al.* 2011).

3. Les objectifs

De manière globale, l'objectif de ce travail de thèse est de mieux comprendre comment l'ichtyofaune réagit aux changements de l'environnement dans une retenue soumise à marnage. Les conséquences de la contrainte hydrologique via une modification de la disponibilité des habitats seront particulièrement analysées en parallèle des effets de la température de l'eau et de la photopériode. La démarche a été centrée sur une approche multi-échelle à la fois biologique (communauté et individu) et temporelle (cycles annuel et journalier). Le site d'étude, la retenue des Bariousses, a fait l'objet d'une description complète exposée dans la première partie du manuscrit (Figure 2).

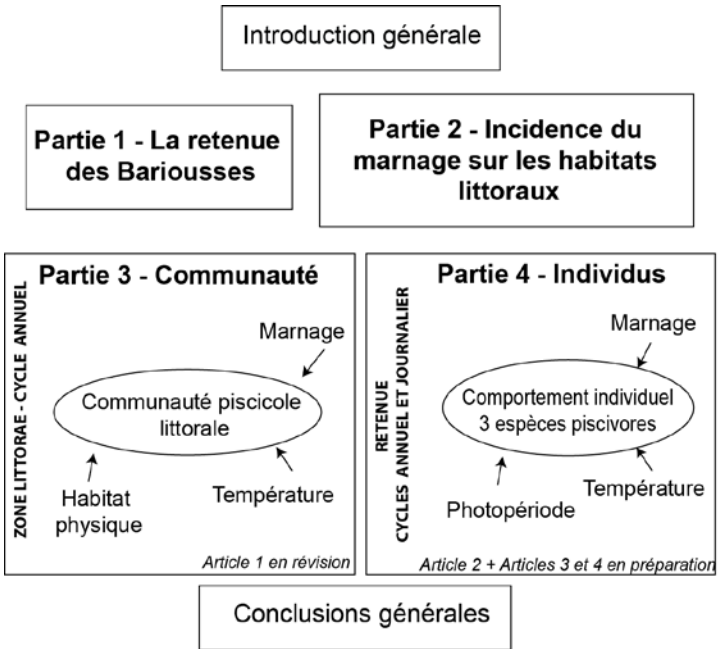


Figure 2 : Schéma de la démarche

Plus précisément, il s'agit d'étudier :

- l'impact des variations de niveau d'eau sur la disponibilité et la qualité des habitats littoraux. Nous nous attendons ici à ce que le degré de complexité de ces habitats littoraux diminue lors d'un abaissement du niveau de l'eau (l'habitat est alors plus homogène) suite à la déconnexion progressive de la végétation de rive et à la prédominance de substrat fin (sable et vase) (Gasith and Gafny 1990; Zohary and Ostrovsky 2011). Cette analyse est présentée dans la seconde partie du manuscrit.

- l'effet de la variabilité temporelle des conditions environnementales, induites par les variations du niveau de l'eau, sur la composition de la communauté littorale (article 1 en révision pour la revue *Hydrobiologia*). L'homogénéisation des habitats littoraux (perte des habitats les plus complexes) suite à l'abaissement de niveau pourrait entraîner une homogénéisation de la communauté piscicole littorale (Gasith, Gafny *et al.* 2000). Ce travail est présenté en troisième partie du manuscrit.

- l'incidence des facteurs environnementaux (marnage, température de l'eau et photopériode) sur la distribution spatiale (article 3 en préparation) et l'activité (article 4 en préparation) de poissons adultes de 3 espèces piscivores. Ce travail est présenté dans la quatrième partie du manuscrit. Un suivi par télémétrie a été mené et les performances du système choisi ont fait l'objet d'une analyse préalable aux suivis, analyse publiée et reprise succinctement (article 2, Roy *et al.,* 2014 *Animal Biotelemetry*). Il est présumé que les contraintes fortes imposées par l'installation d'un tel système dans un site soumis à des variations du niveau de l'eau vont se traduire par une variabilité spatiale des performances. La fréquentation de la zone littorale et l'activité de ces 3 espèces sont supposées être très nettement influencées par la température et la photopériode (Jacobsen, Berg *et al.* 2002; Zamora and Moreno-Amich 2002; Horky, Slavik *et al.* 2008; Kobler, Klefoth *et al.* 2008). Mais, les variations du niveau l'eau sont également des paramètres structurants, deux hypothèses ont été testées. Nous nous attendons ici à :

  - une attractivité plus forte de la zone littorale lorsque les habitats sont plus diversifiés (donc à cote haute, disponibilité de nouveaux habitats) ;

  - une activité plus importante des poissons lorsque l'habitat est plus homogène (donc à cote basse, recherche active de nouveaux habitats favorables) (Bruylants, Vandelannoote *et al.* 1986; Baras 1992).

Partie 1 : La retenue des Bariousses



La retenue des Bariousses située sur la Vézère, affluent rive droite de la Dordogne, a été choisie comme site d'étude. Outre le fait que sa gestion induisait des variations de niveau d'eau, elle présentait des caractéristiques propices à savoir une superficie modeste, une forme relativement peu découpée et des habitats littoraux diversifiés à la cote normale d'exploitation. De plus, son peuplement piscicole est assez comparable à celui rencontré dans de nombreux systèmes du même type et deux des trois espèces piscivores d'intérêt (le sandre et la perche) n'étaient pas manipulées par les gestionnaires de la pêche. Nous donnons ici dans un premier temps les principales caractéristiques de cette retenue obtenues soit à partir d'informations collectées dans la littérature, soit recueillies sur place par la mise en œuvre de divers protocoles succinctement décrits. Les informations connues sur l'ichtyofaune seront présentées dans un deuxième temps.

1. Caractéristiques de la retenue

1.1. Caractéristiques générales

La retenue des Bariousses résulte de la création d'un barrage à Treignac, sur la Vézère, qui prend sa source sur le plateau de Millevaches, dans le Massif Central, en Corrèze, à une altitude de 887 m. Son module est de 4.37 m^3/s à Bugeat (Banque Hydro) et sa longueur de 211 km (Figure 3).

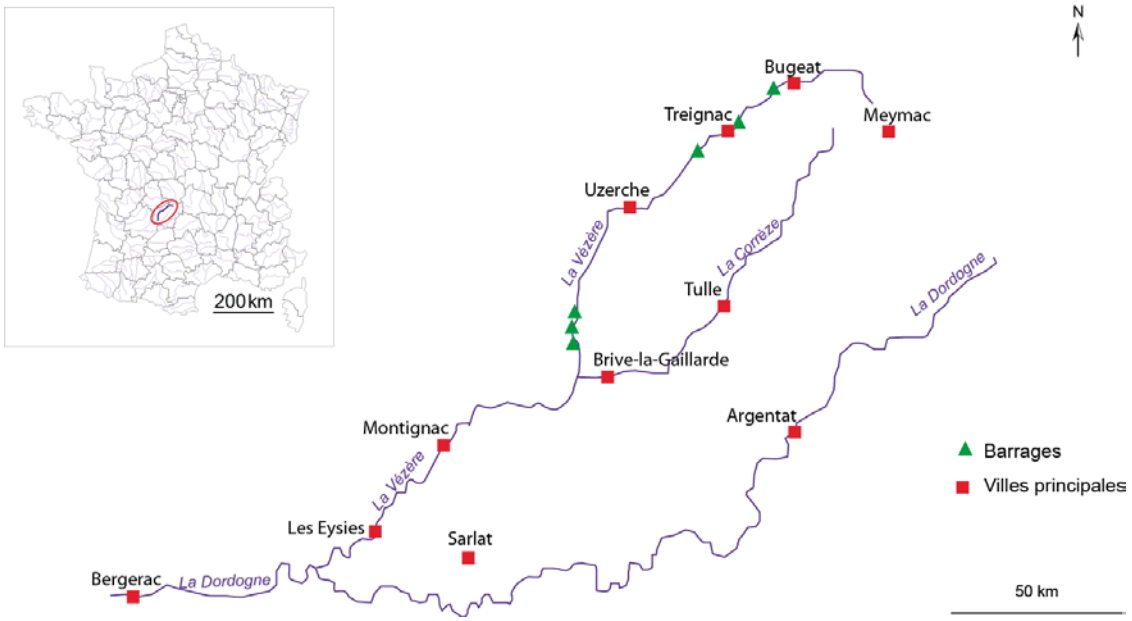


Figure 3 : Localisation du bassin de la Vézère en France et des 6 barrages hydroélectriques exploités actuellement par EDF présents sur son cours (réalisation Romain ROY)

Elle compte 6 ouvrages hydroélectriques sur sa partie amont, tous actuellement exploités par EDF. Il s'agit, de l'amont vers l'aval, des ouvrages de Monceaux-la-Virole, Treignac, Peyrissac, Biard, Pouch et Saillant (Figure 4).

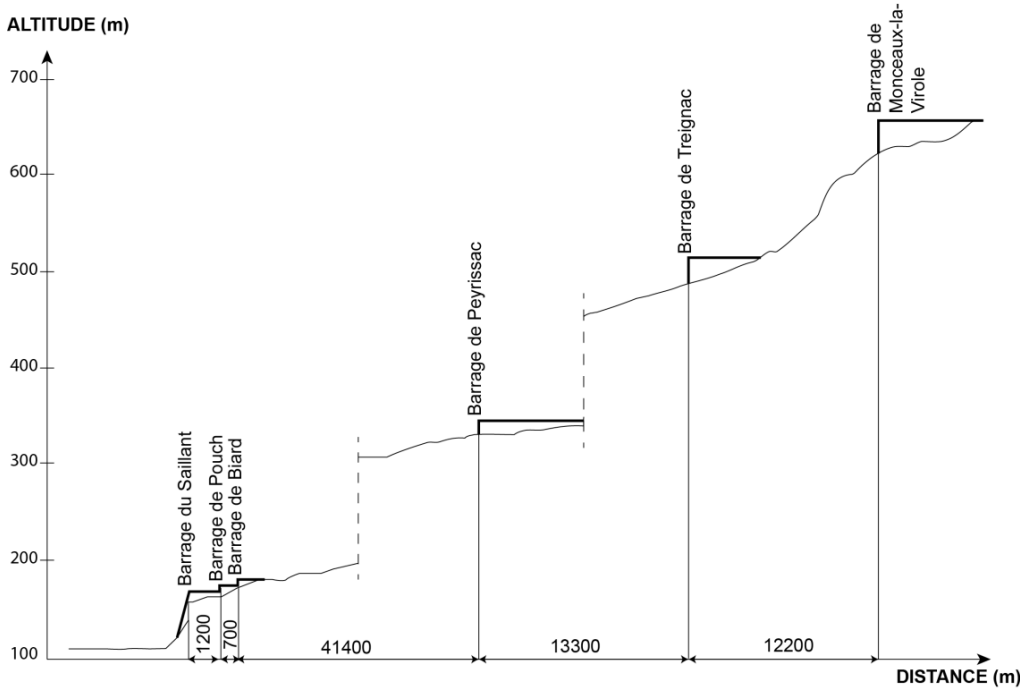


Figure 4 : Profil en long de la Vézère avec les barrages exploités par EDF (réalisation Romain ROY, données EDF)

Le barrage de Treignac est situé à 42 km de la source, au cœur d'un vaste ensemble granitique nommé le massif des Monédières. Il est de type voûte mince et sa construction a été achevée en 1951. Sa hauteur totale s'élève à 22.5 m au dessus du terrain naturel et sa longueur de crête est de 149.5 m (Figure 5).



Figure 5 : Vue aval du barrage de Treignac (source : Romain ROY) et vue aérienne de la retenue des Bariousses avec la position du barrage au niveau du point rouge (données IGN)

La retenue des Bariousses a une superficie de 81.8 ha à la cote de 511 m NGF[4] (Tableau 1). Son temps de renouvellement est de 12 jours en moyenne et de 42 jours en période d'étiage (Poirel, communication personnelle). Le bassin versant de la retenue des Bariousses a une superficie de 229 km^2. Son altitude moyenne est de 788 m et s'étend entre 514 et 968 m (Rebière, Argillier *et al.* 2012).

Tableau 1 : Principales caractéristiques de la retenue des Bariousses à la cote de 511 m NGF

Superficie (ha)	81.8
Volume (m^3.10^6)	5.7
Périmètre (m)	9500
Longueur (m)	3500
Profondeur maximale (m)	18.9
Profondeur moyenne (m)	7
Temps de renouvellement (j)	42

1.2. Caractéristiques hydromorphologiques

1.2.1. Hydrologie

La retenue des Bariousses est alimentée par les eaux de la Vézère (débit réservé de 0.17 m^3/s, EDF) et par deux conduites artificielles souterraines (Figure 6).

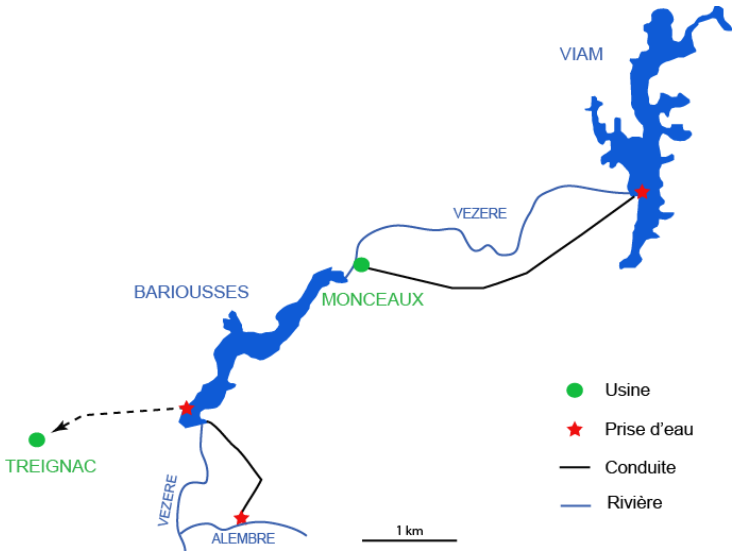


Figure 6 : Schéma du chainage hydraulique lié à la retenue des Bariousses (réalisation Romain ROY, données EDF)

[4] Nivellement Général de la France, le « niveau zéro est déterminé par le marégraphe de Marseille dans le réseau NGF – IGN69

Une première conduite provenant de la retenue de Viam (barrage de Monceaux-la-Virole en amont de Treignac), alimente l'usine EDF de Monceaux et rejoint la retenue des Bariousses dans sa partie amont (débit maximum de 13 m^3/s en sortie de l'usine de Monceaux, EDF). Une seconde provient du ruisseau de l'Alembre et débouche dans la partie aval de la retenue des Bariousses (débit maximum de 3 m^3/s, EDF). Une partie de l'eau stockée dans la retenue des Bariousses est restituée dans la Vézère à l'aval du barrage de Treignac (débit réservé de 0.5 m^3/s, EDF) et une autre partie est acheminée par l'intermédiaire d'une conduite débutant dans la partie aval de la retenue des Bariousses, vers l'usine EDF de Treignac (débit maximum de 24 m^3/s en sortie de l'usine de Treignac, EDF).

Les variations du niveau de l'eau des retenues artificielles, ou marnage, sont liées à la gestion du stock d'eau pour la production d'électricité (Poirel, Merle *et al.* 2001). Dans le cas de la retenue des Bariousses, ces variations s'expliquent par le fonctionnement par éclusées des centrales hydroélectriques de Monceaux (à l'amont) et de Treignac (à l'aval). La hauteur maximale de marnage sur les Bariousses est de 12 m (cote maximale d'exploitation normale de 513 m NGF et cote minimale d'exploitation normale de 501 m NGF) mais elle est le plus souvent inférieure à 7 m depuis 1997 (Figure 7).

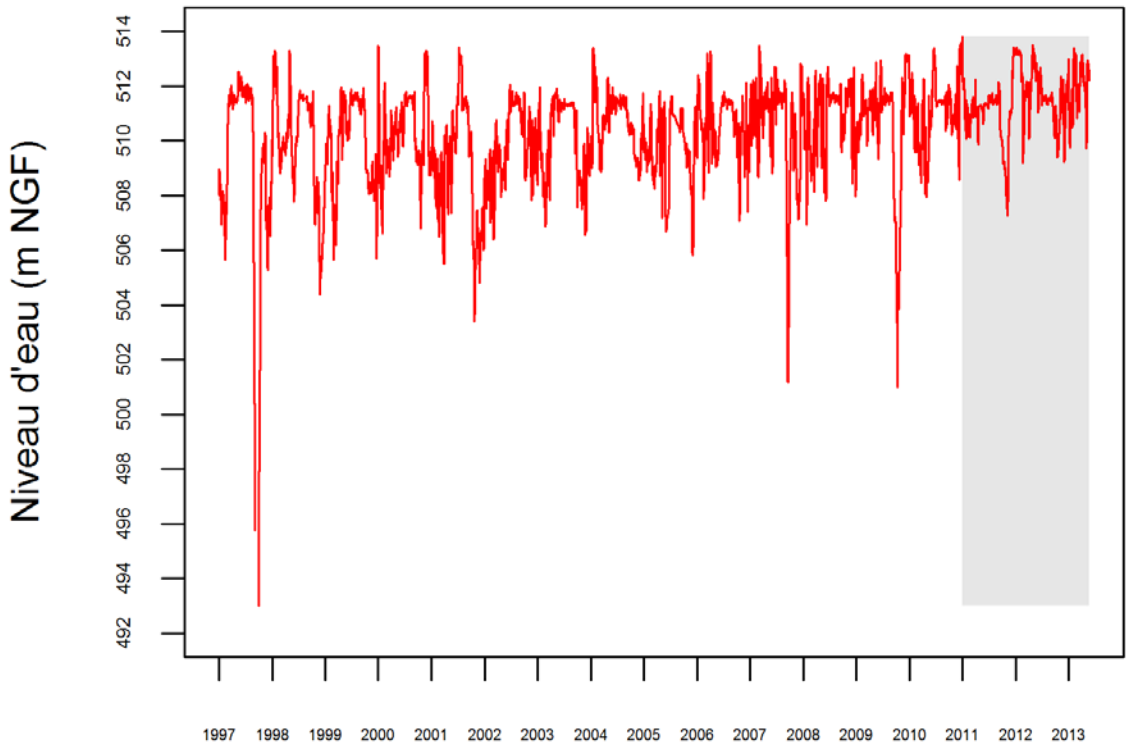


Figure 7 : Evolution de la cote moyenne journalière de la retenue des Bariousses entre le 1er Janvier 1997 et le 20 Mai 2013 (données EDF)

Lors de la dernière vidange en août 1997, la cote avait atteint le minimum de 493 m NGF. Depuis, deux abaissements significatifs ont eu lieu, l'un en 2007 (cote de 501.2 m NGF) et l'autre en 2009 (cote de 501 m NGF) pour permettre la réalisation de travaux de maintenance sur le barrage. En général, les variations du niveau de l'eau des retenues sont très variables d'une année à l'autre, du fait de leur forte dépendance à l'hydrologie et aux besoins en électricité (Poirel, Merle *et al.* 2001). Cette irrégularité interannuelle est observée pour la retenue des Bariousses, à l'exception des mois de juillet et août où le niveau est toujours relativement stable (511.5 +/- 0.25 m NGF) en raison du maintien d'une cote contractuelle pour permettre les activités touristiques (plage, canoë, pêche etc.).

L'ouvrage de Treignac fait partie de la chaîne des ouvrages hydroélectriques de la Vézère. Les conditions de marnage observées localement dans la retenue des Bariousses sont donc étroitement dépendantes de la gestion des autres ouvrages de la vallée. Au cours de la période d'étude, entre le 1er Janvier 2011 et le 20 Mai 2013, la cote de la retenue a varié entre 507.3 et 513.5 m NGF (Figure 8).

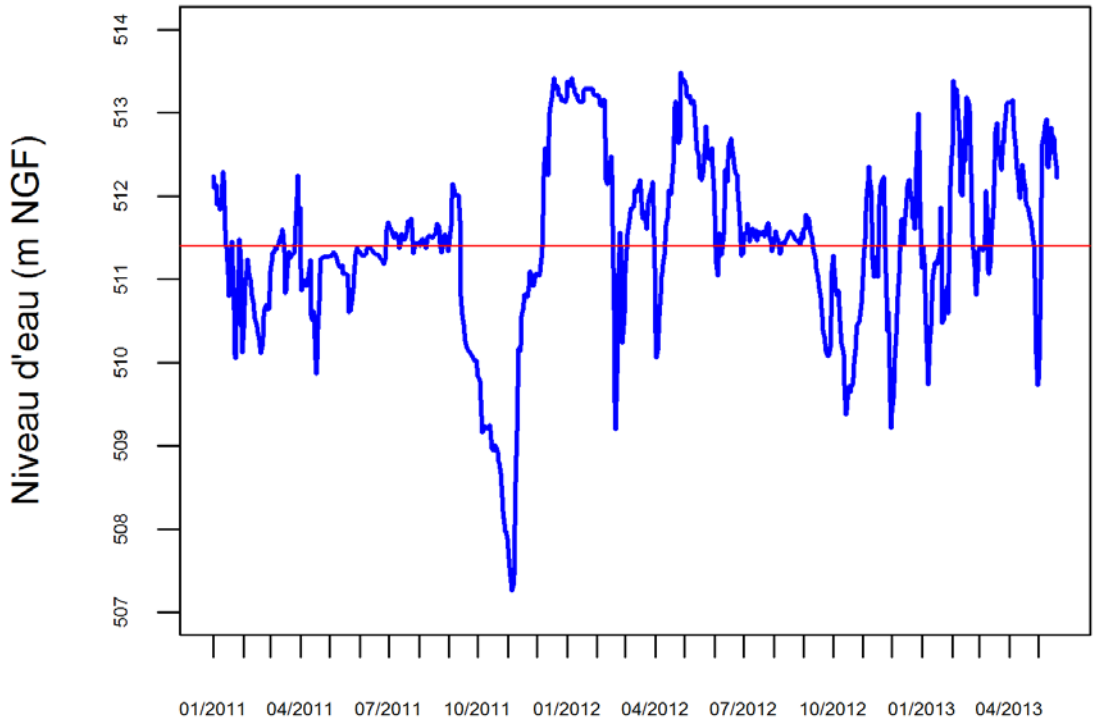


Figure 8 : Evolution de la cote moyenne journalière de la retenue des Bariousses cours de la période d'étude, entre le 1er Janvier 2011 et le 20 Mai 2013 (données EDF). En rouge, la cote moyenne journalière de 511.4 m NGF.

L'automne 2011 a été caractérisé par une forte baisse du niveau (passage de 512.0 à 507.3 m NGF entre le 12 septembre et le 4 novembre 2011) puis par une remontée jusqu'à

513.4 m NGF (cote atteinte le 17 décembre 2011). En fin d'année 2012 et en début d'année 2013, l'amplitude des variations a été plus faible (+/- 3 m au maximum) mais les variations beaucoup plus fréquentes qu'en 2011 (6 périodes de variation observées). La cote moyenne journalière est de 511.4 m NGF et a été dépassée 53.4 % du temps (Figure 9).

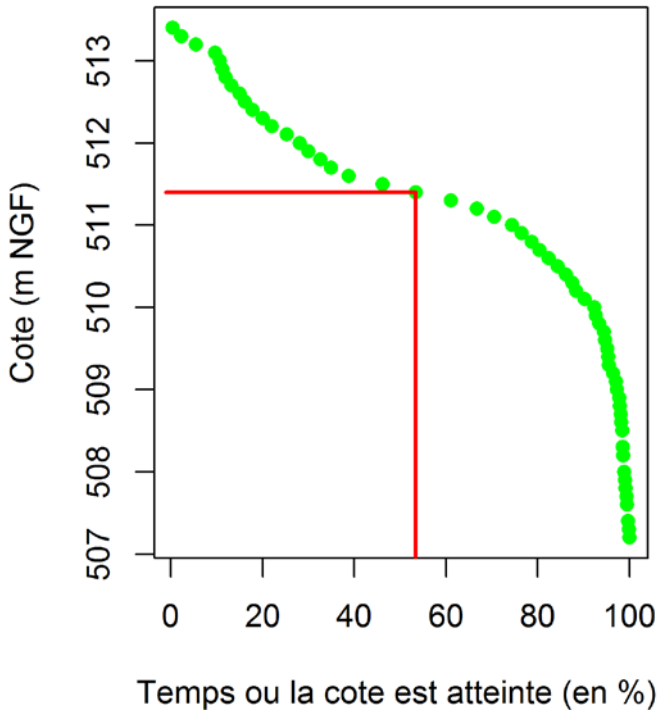


Figure 9 : Courbe des cotes classées au cours de la période d'étude, entre le 1er Janvier 2011 et le 20 Mai 2013 (données EDF). En rouge, la cote moyenne journalière de 511.4 m NGF dépassée 53.4 % du temps.

1.2.2. Caractérisation des berges

Le protocole de Caractérisation des HAbitats de Rives et du LIttoral (CHARLI) (Alleaume, Lanoiselée *et al.* 2010) qui permet de décrire la nature et la diversité des habitats littoraux a été appliqué sur la retenue des Bariousses le 20 janvier 2011 à la cote de 511.4 m NGF (cote moyenne journalière lors de la période d'étude). A partir d'observations sur le terrain, ce protocole permet de cartographier les composantes d'habitats, déclinées en 4 thématiques (hydrologie, substrats, sous-berges et végétation), présentes sur l'ensemble du pourtour du lac de la ligne d'interface eau-terre à la zone littorale (Figure 10). Il a été complété par une description de la végétation en période estivale à la même cote.

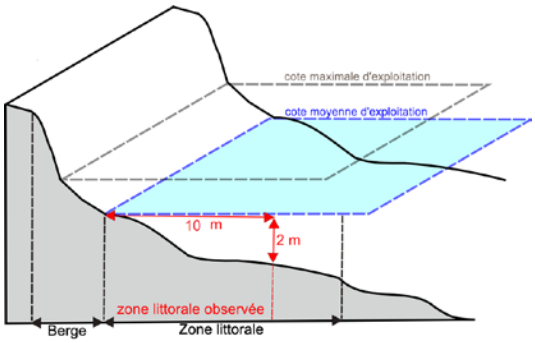


Figure 10 : Zone d'observation du protocole Charli (extrait du protocole Charli)

Six grands types de substrat ont été observés (bloc, galet, gravier, sable-limon, vase et dalle) mais les blocs et le sable/limon sont majoritaires avec respectivement 47 % et 38 % du linéaire total (Figure 11).

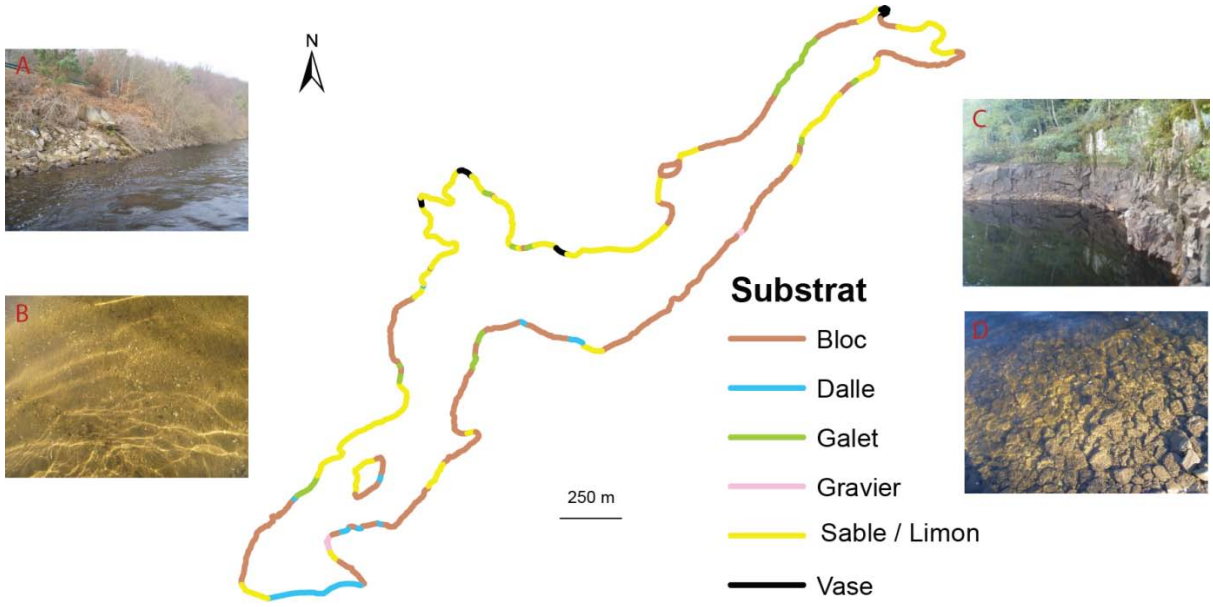


Figure 11 : Substrats sur les rives et le littoral de la retenue des Bariousses à la cote 511.4 m NGF Bariousses (A : bloc, B : sable/limon, C : dalle, D : galet) (réalisation Romain ROY)

Par ailleurs, 6 types de végétation sont également représentés, seuls ou par deux : végétation surplombante[5] (59 %), ligneux émergents vivants[6] (31 %), hélophytes[7] (17 %),

[5] Couverture végétale recouvrant significativement (au moins 1 mètre) une partie de l'eau
[6] Arbre ou arbuste ayant les racines ou le tronc dans l'eau une partie de l'année
[7] Plante enracinée sous l'eau, mais dont les tiges, les fleurs et feuilles sont aériennes

litière ou débris organiques grossiers[8] (7 %), ligneux morts[9] (2 %) et chevelu racinaire[10] (1 %) (Figure 12).

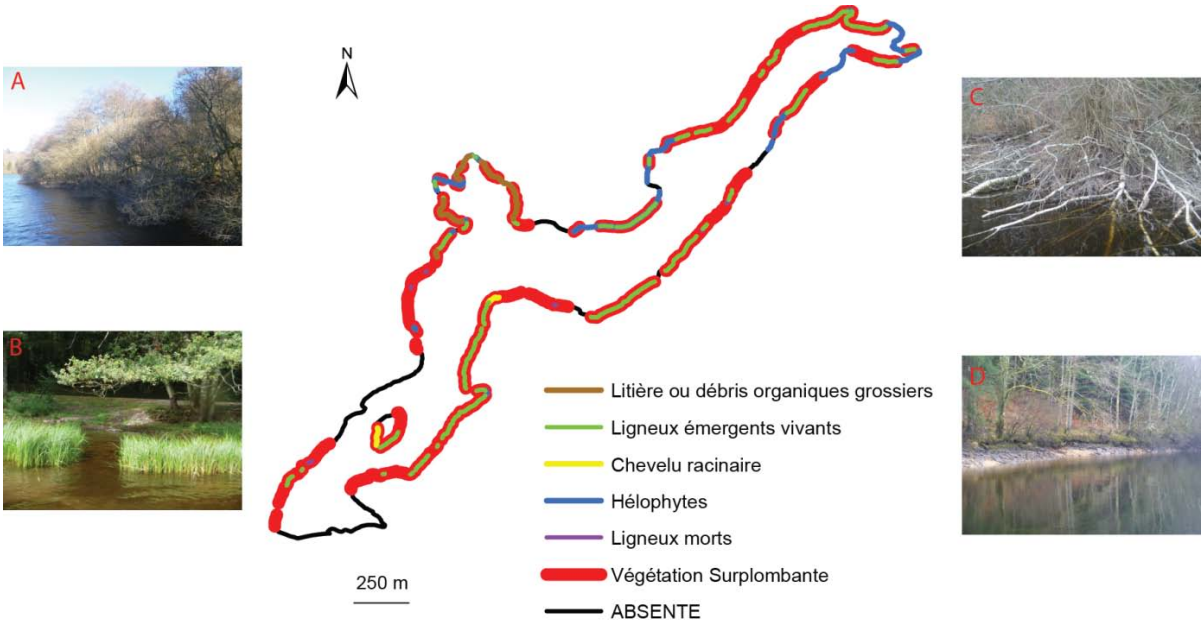


Figure 12 : Végétation de rives et du littoral de la retenue des Bariousses à la cote 511.4 m NGF (A : végétation surplombante et ligneux émergents, B : hélophytes, C ; ligneux morts, D : végétation surplombante) (réalisation Romain ROY)

Parallèlement à la description des habitats (le 20 janvier 2011 à la cote de 511.4 m NGF), les modifications d'origine anthropique des rives ont été observées par la mise en œuvre du protocole de caractérisation des ALtération des BERges (ALBER) (Alleaume, Lanoiselée *et al.* 2010). Ainsi, la nature, la diversité et la répartition des altérations présentes ont été notées sur tout le pourtour du lac. Les altérations sont classées en 6 catégories : renforcement[11], apport de matière[12], extraction de matière[13], compactage[14]/érosion[15], hydrologie[16] et équipement[17]. Toutes les observations sont répertoriées sur des photos aériennes géoréférencées issues de la BDOrtho® puis restituées sur un SIG afin d'extraire des métriques en pourcentage de linéaire modifié pour chaque catégorie par rapport au périmètre total.

[8] Ensemble de feuilles mortes et débris végétaux en décomposition
[9] Arbre ou arbuste mort dans l'eau
[10] Racines d'arbres ou d'arbustes plongeant dans l'eau
[11] Construction contribuant à la solidification des berges
[12] Dépôt artificiel de matières, de matériaux ou de substrats
[13] Retrait de substrat appartenant naturellement au plan d'eau
[14] Tassement de la berge d'origine animale, humaine ou mécanique
[15] Forte dégradation de la topographie naturelle
[16] Rapporte la présence d'ouvrages hydrauliques
[17] Autres éléments artificiels présents sur le plan d'eau

Nous avons observé assez peu d'altérations de berges. Hormis le barrage, celles-ci se retrouvent principalement en rive droite, où elles représentent 13 % du linéaire total (Figure 13). Les enrochements constituent l'altération la plus importante avec 6.3 % du linéaire. L'apport de sable (pour une plage de loisirs) et le compactage qui représentent respectivement 2.9 et 2.4 % du linéaire sont les deux autres principales sources d'altérations rencontrées sur les rives de cette retenue.

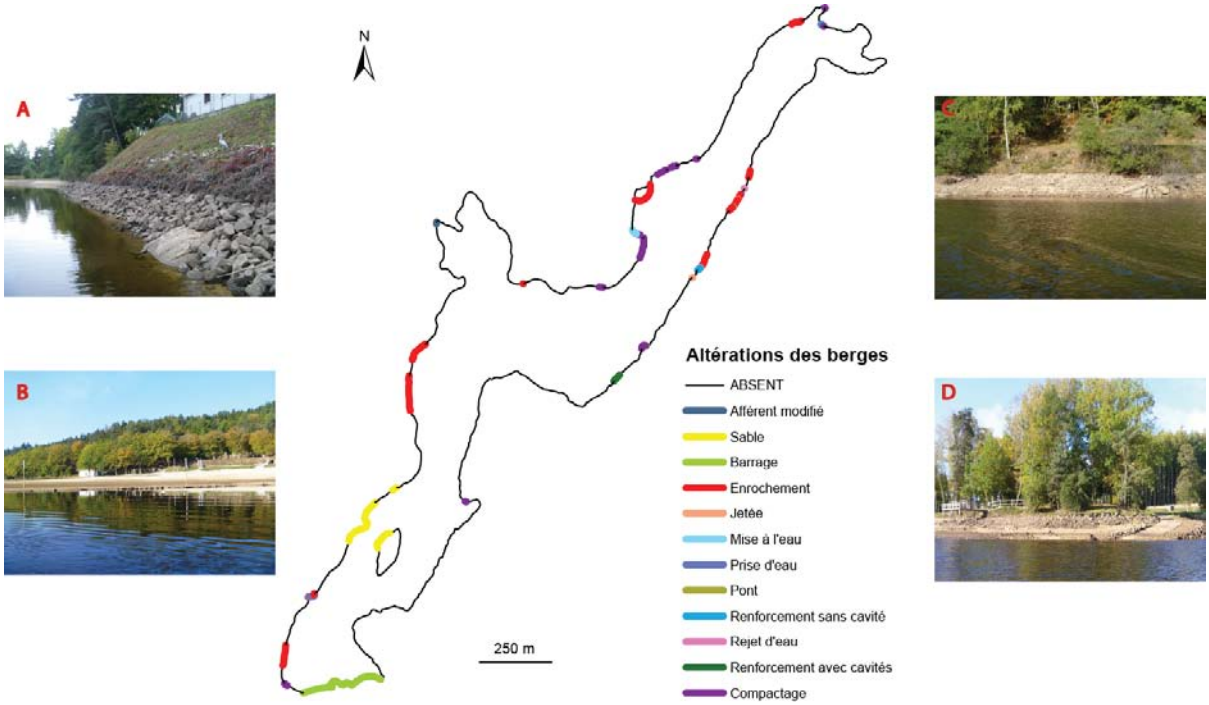


Figure 13 : Altérations présentes sur les berges de la retenue des Bariousses (A : enrochement, B : apport de sable, C : compactage, D : mise à l'eau) (réalisation Romain ROY)

1.2.3. Caractérisation de la cuvette

Le relevé bathymétrique de la retenue a été réalisé par la Direction Technique Générale (DTG) d'EDF en mars 2012, à l'aide d'un sondeur bathymétrique multifaisceaux. La représentation cartographique des données avec une résolution de maille de 2 m * 2 m a été réalisée avec un logiciel de SIG. Les berges de la partie amont de la retenue des Bariousses sont globalement caractérisées par une pente faible contrairement à celles de la partie aval qui ont une pente plus forte (Figure 14).

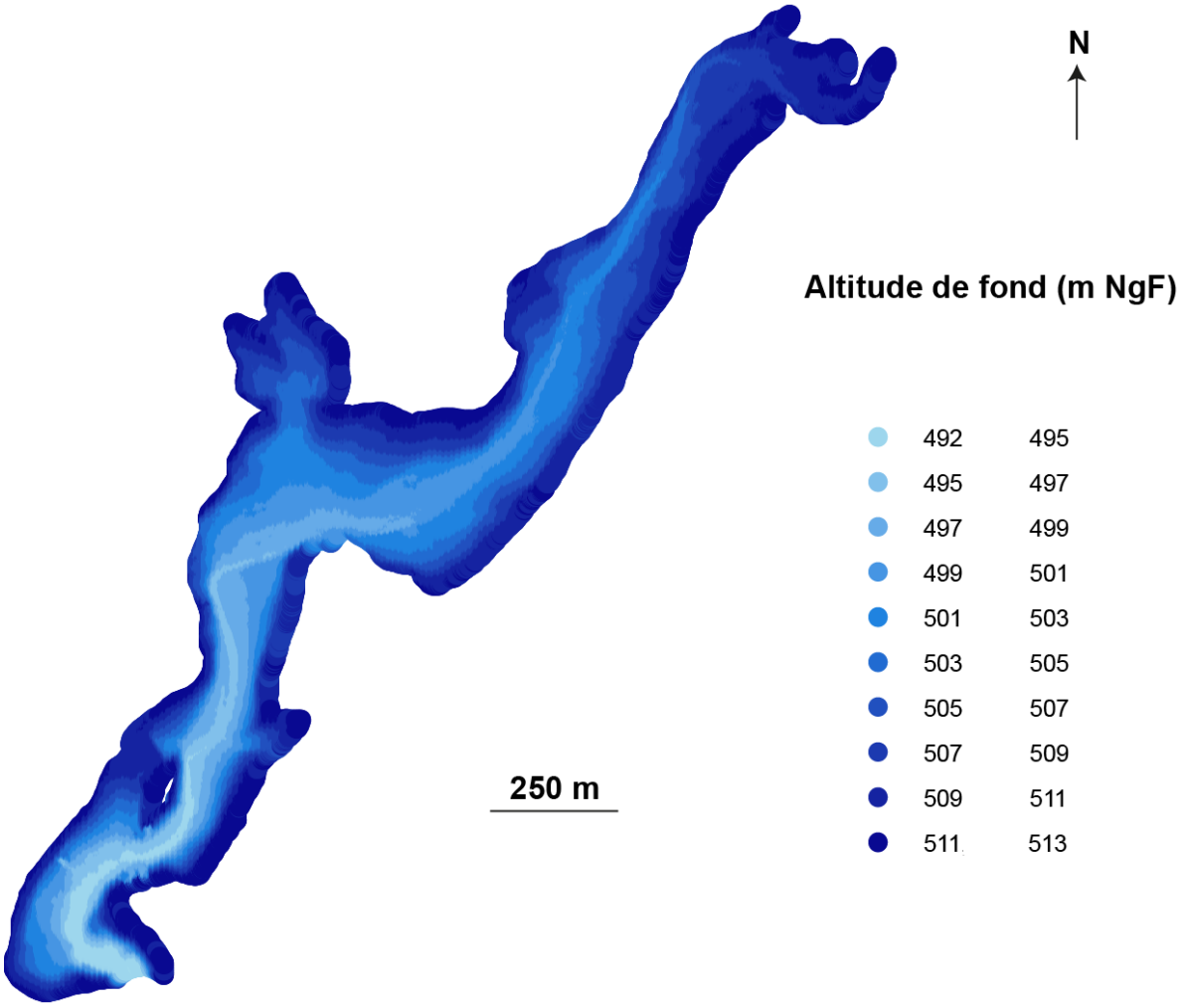


Figure 14 : Relevé bathymétrique de la retenue des Bariousses (réalisation Romain ROY, données EDF)

La variabilité des pentes des rives contribue largement à la forte diversité d'habitats observée à la cote moyenne journalière de la période d'étude. A cette cote, la zone 0-2 m de profondeur représente 16.7 % de la surface et 2.4 % du volume de la retenue (Tableau 2).

Tableau 2 : Pourcentages en surface et volume représentés par chacune des classes de hauteur d'eau à la cote 511.4 m NGF (données extraites de la bathymétrie)

	0-2	**2-4**	**4-6**	**6-8**	**8-10**	**10-12**	**12-14**	**14-16**	**16-18**	**18-20**
% en surface	16.7	15.5	13.0	12.3	13.5	12.2	8.3	5.2	2.8	0.3
% en volume	2.4	6.5	9.1	12.1	17.3	18.9	15.2	11.0	6.7	0.8

Le facteur de forme[18] égal à 1.1 indique que la cuvette est de forme concave, comme le montre la courbe hypsographique (Hakanson 2005a; Hakanson 2005b; De Bortoli and

[18] Facteur de forme = 3 * (profondeur moyenne / profondeur maximale)

Argillier 2006) (Figure 15). De plus, le facteur de développement des berges[19] (Eadie and Keast 1984) est égal à 3.0 ce qui signifie que les berges sont peu découpées. Enfin, la précision de ce relevé bathymétrique permet de visualiser la sinuosité de l'ancien lit de la Vézère.

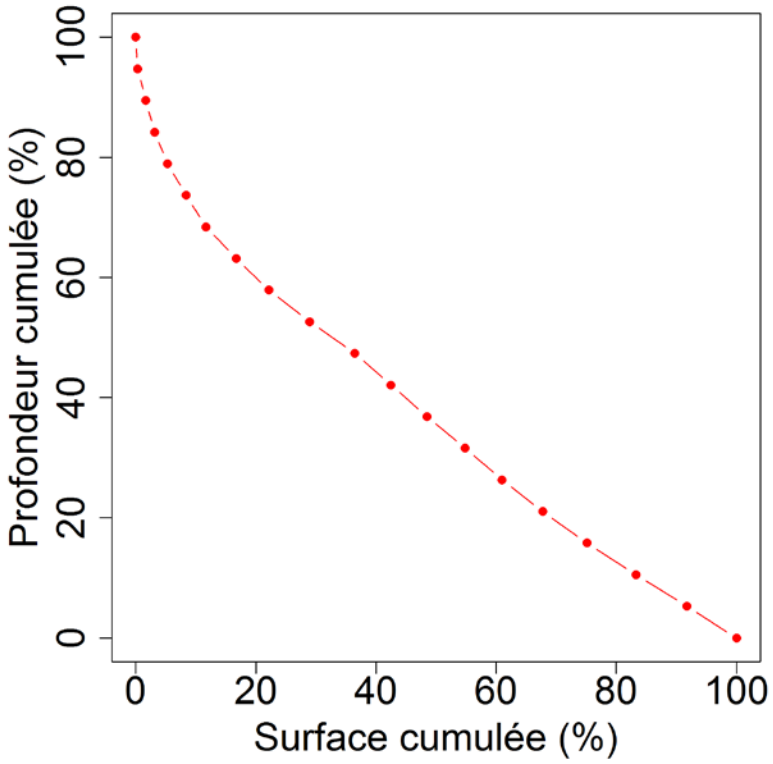


Figure 15 : Courbe hypsographique à la cote de 511.4 m NGF

La caractérisation du substrat de fond de la cuvette a été réalisée le 19 juillet 2011 (cote de 511.6 m NGF) par l'INRA de Thonon-les-Bains à l'aide du système RoxAnn (Poulain, Argillier *et al.* 2010; Poulain, Guillard *et al.* 2011). Ce système permet le traitement du signal issu d'un échosondeur mono-faisceau (Furuno LS-4100). Son principe de fonctionnement est basé sur l'analyse de deux paramètres compris dans le signal acoustique retourné par le fond. Ces paramètres notés E1 et E2 quantifient respectivement la rugosité et la dureté du fond et permettent de cibler une nature de substrat (Poulain, Argillier *et al.* 2010). Une représentation cartographique a été réalisée avec un logiciel de SIG.

Le fond de la retenue des Bariousses est caractérisé par 4 grands types de substrat (Figure 16). La vase représente le substrat dominant qu'elle soit croutée (32.6 %), molle (23.3

[19] Facteur de développement des berges (SLDF) = périmètre / $\sqrt{4\pi * \text{surface}}$

%) ou mélangée avec du sable (27.4 %). La présence de blocs est assez marginale puisqu'elle ne représente que 3.4 % de la surface totale de la retenue.

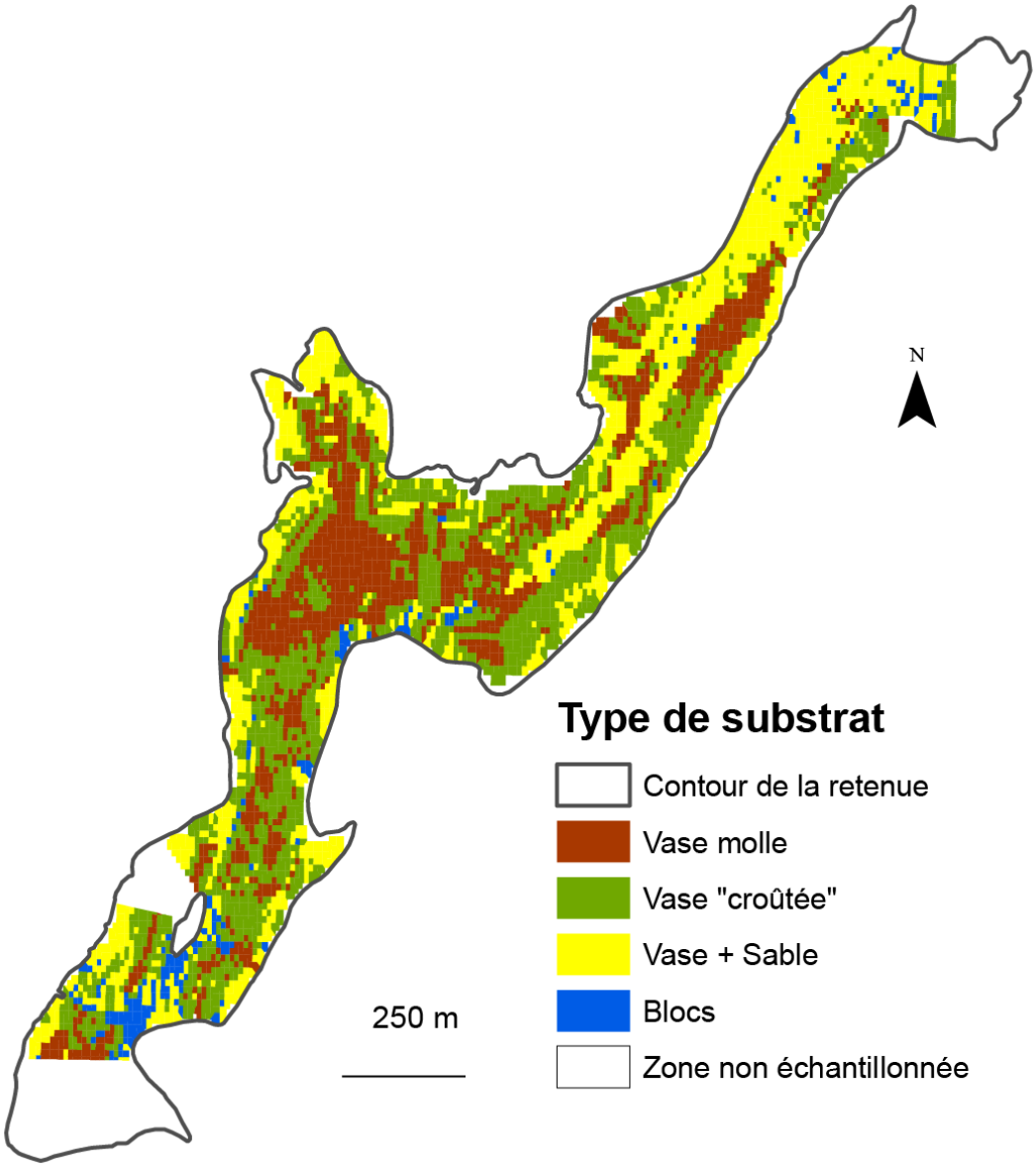


Figure 16 : Substrats de fond de la retenue des Bariousses (réalisation Romain ROY, données INRA)

1.3. Physico-chimie

1.3.1. Température

Un suivi en continu de la structure verticale de la température de l'eau dans la zone la plus profonde (à proximité du barrage) a démarré le 28 avril 2011 (x = 607 387 ; y = 6 495 834 en Lambert 93). Pour cela, 15 thermomètres enregistreurs de marque NKE ont été

positionnés sur une chaîne verticale lestée, à intervalle de 1 ou 2 m (précision +/- 0.05°C entre 0 et 25°C et délai d'enregistrement fixé à 15 minutes) (Figure 17).

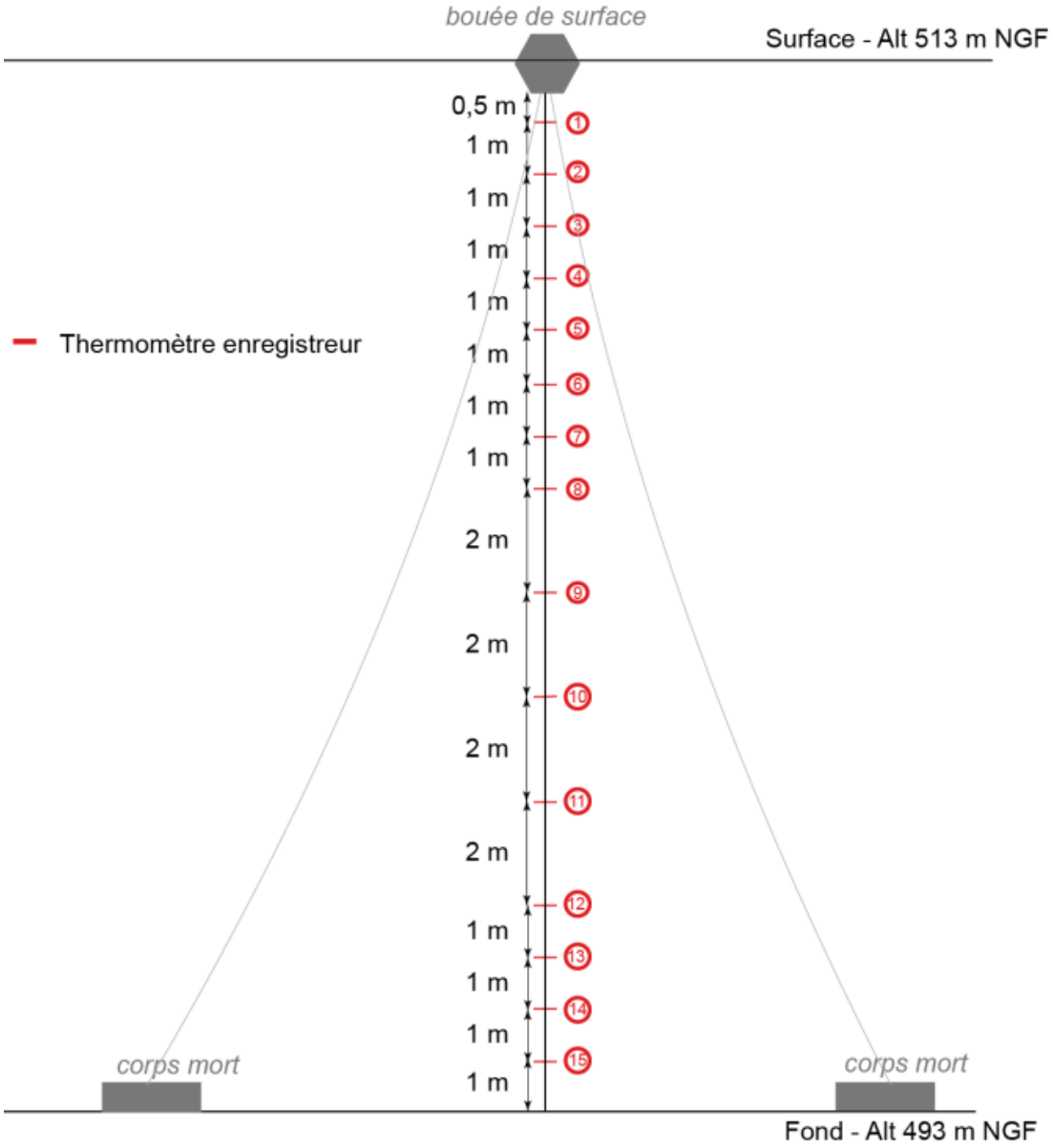


Figure 17 : Schéma de montage de la chaîne de 15 thermomètres enregistreurs (réalisation Romain ROY)

Les données de température ont été recueillies régulièrement depuis l'installation du système. La profondeur de chaque thermomètre variant en fonction de la cote de la retenue, elle a été calculée pour chaque heure du suivi à l'aide de la position du thermomètre sur la chaîne et de la cote horaire de surface.

Les données enregistrées permettent de caractériser le régime thermique de la retenue des Bariousses au cours de la période d'étude. Celui-ci est de type monomictique puisque les

résultats montrent une stratification en période estivale et un seul brassage annuel en automne / hiver (Lewis 1983) (Figure 18).

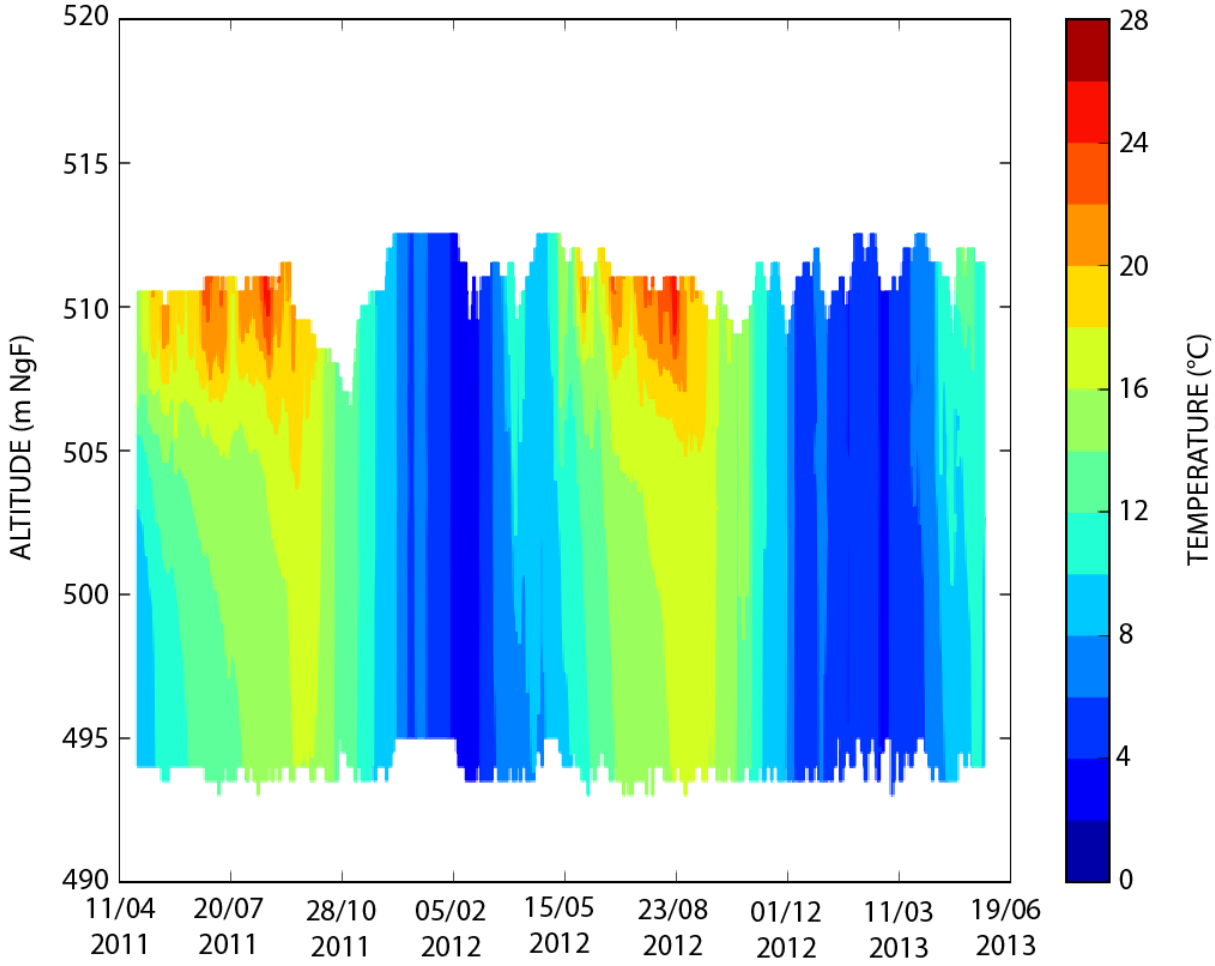


Figure 18 : Evolution de la température de l'eau de la retenue entre 28 avril 2011 et le 20 mai 2013 (réalisation Pierre Alain DANIS)

Afin de quantifier les différences de température de l'eau entre l'amont et l'aval de la retenue, un second suivi en continu a été mis en place. Pour cela, 3 enregistreurs supplémentaires ont été installés à 0.5 m sous la surface dans différents secteurs de la retenue et dans des hauteurs de colonne d'eau comprises entre 1.5 et 3 m (Figure 19).

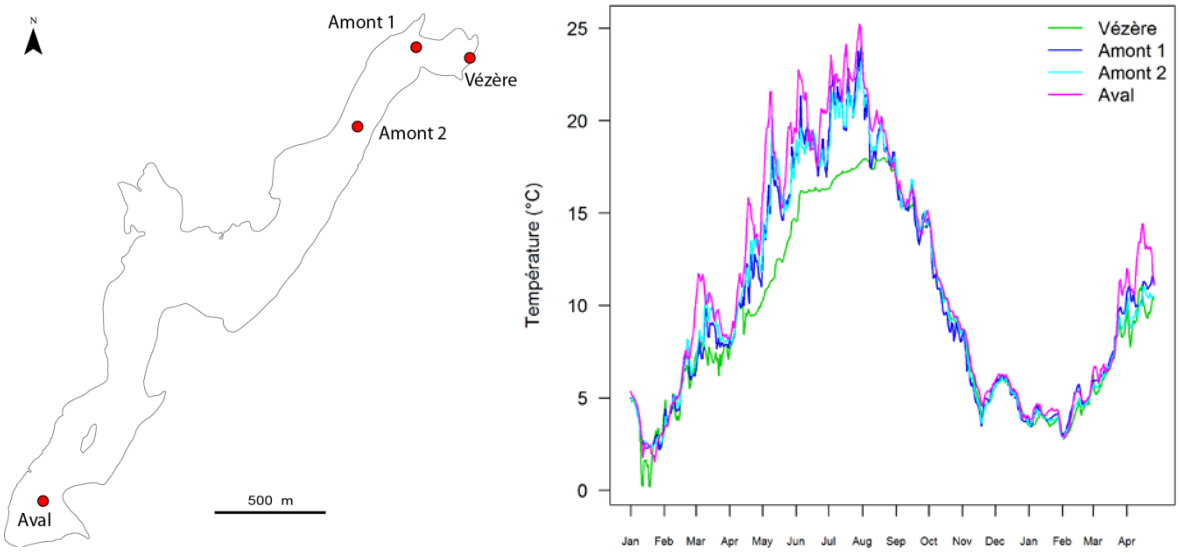


Figure 19 : Position des 4 enregistreurs de température sur le gradient amont-aval (à gauche) et évolution de la température moyenne journalière entre le 25 janvier 2012 et le 20 mai 2013 pour chacun des thermographes (à droite)

Au cours des périodes printanière et estivale, la température de l'eau de la Vézère est nettement inférieure à celle de la retenue (10°C au maximum de différence entre la Vézère et la partie aval de la retenue) et la température observée dans la partie amont est globalement toujours inférieure à celle observée dans la partie aval (jusqu'à 6.6°C de différence) (Figure 19). De plus, la température de l'eau de la retenue fluctue davantage, entre deux jours consécutifs, dans la partie amont que dans la partie aval (maximum de 2.6°C de différence entre deux jours consécutifs dans la partie amont). Ces différences spatio-temporelles de température de l'eau peuvent être en partie expliquées par le fait que l'essentiel du débit entrant dans la retenue provient de la conduite de l'usine de Monceaux (à proximité de la station Vézère de la Figure 19), conduite débutant dans la strate profonde de la retenue de Viam.

1.3.2. Autres paramètres

Un suivi complémentaire mensuel a démarré en janvier 2011. La concentration en oxygène moyenne est de 6.7 mg/L et la saturation en oxygène de 77 %. Une nette diminution de la teneur en oxygène (concentration et pourcentage de saturation) a été observée avec la profondeur en période estivale mais aucune anoxie n'a été mesurée (Figure 20).

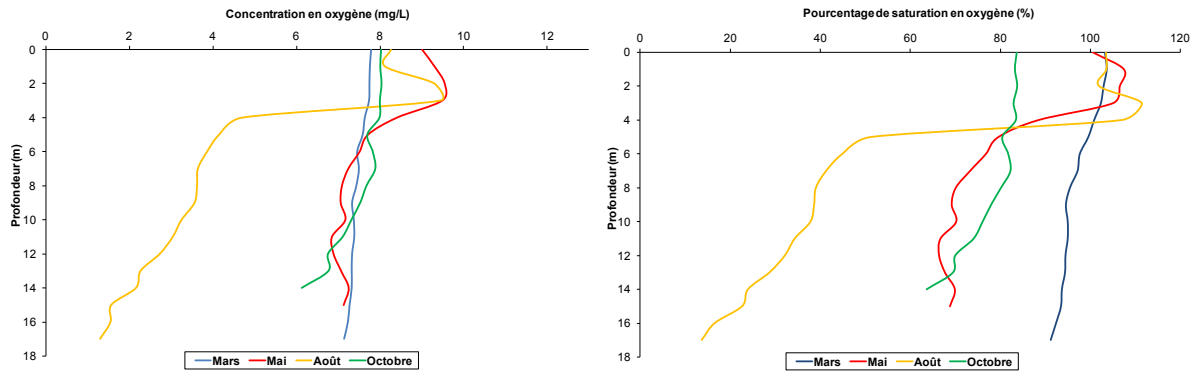


Figure 20 : Profils verticaux de la concentration en oxygène (à gauche) et du pourcentage de saturation en oxygène (à droite) en mars, mai, août et octobre 2011 (réalisation Romain ROY)

La conductivité de l'eau est en moyenne de 30 µS/cm à l'échelle annuelle, avec une légère hausse en période estivale (45 µS/cm).

La turbidité mesurée à l'aide d'un disque de Secchi est comprise entre 2 et 2.5 m. Selon la définition précisée dans la partie introductive cette mesure permet de définir la limite de la zone littorale, elle est fixée entre 0 et 2 m de profondeur.

1.4. Environnement

1.4.1. Le bassin versant

Le protocole BAssin VErsant LAcustre (BAVELA) (Heyd, Alleaume *et al.* 2012) permet, après délimitation des bassins versants des milieux lacustres sur un SIG (Système d'Information Géographique) d'extraire des données spatiales relatives à l'occupation du sol (type et surface). Pour cela, il est nécessaire de disposer de la base Corine Land Cover 2006 (European Environment Agency 2006) et de la densité de population issue des données de Corine Land Cover 2000 agrégées (Gallego 2001).

L'application de ce protocole a mis en évidence une dominance de forêts, notamment de conifères (38,2 %) et de prairies (23,7 %) sur le bassin versant qui compte moins de 1 % de terres artificialisées (Figure 21). La densité de population est faible, de l'ordre de 7,6 habitants par km^2 (Rebière, Argillier *et al.* 2012).

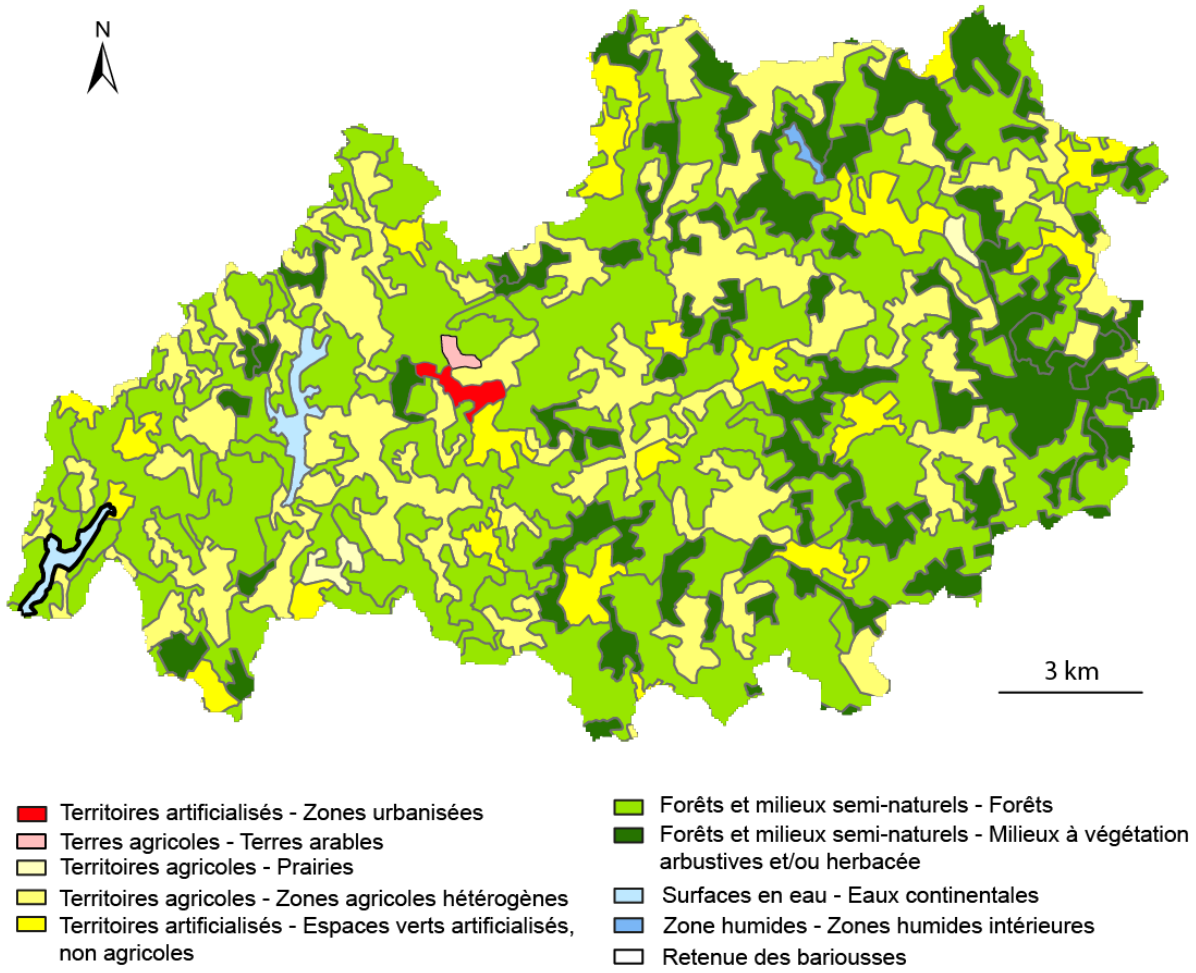


Figure 21 : Occupation du sol sur le bassin versant de la retenue des Bariousses (réalisation Romain ROY, données Corine Land Cover 2006)

1.4.2. Le corridor rivulaire

Le protocole COrridors RIvulaires LAcustres (CORILA) (Alleaume and Argillier 2012) permet d'identifier les forces motrices liées à l'occupation du sol (ici le réseau routier, les voies ferrées, l'orographie, l'hydrographie et la végétation) à une échelle plus fine que celle du bassin versant. Il est basé sur la délimitation d'une série de buffers ou zones tampons, larges de 15 à 300 m à partir des berges du système lacustre. Une emprise zone tampon correspond à une surface comprise de la berge à la distance fixée (Alleaume and Argillier 2012). Une intersection spatiale réalisée entre les zones tampons et les différentes couches thématiques issues de la BD TOPO® de l'IGN permet d'obtenir le pourcentage de chaque type d'occupation du sol présent au sein de chacun des buffers (Alleaume and Argillier 2012).

L'application du protocole sur la retenue des Bariousses a permis de montrer qu'au sein de ces zones tampons distantes de 15 à 300 m des rives, l'occupation du sol est composé de

zones arborées à plus de 70% (Rebière, Argillier *et al.* 2012) (Figure 22). Le réseau routier se caractérise par une route à double sens qui longe le lac dans sa quasi-totalité. Enfin, la BD TOPO® a permis de mettre en évidence la présence de 8 afférences[20] en plus de l'afférence principale.

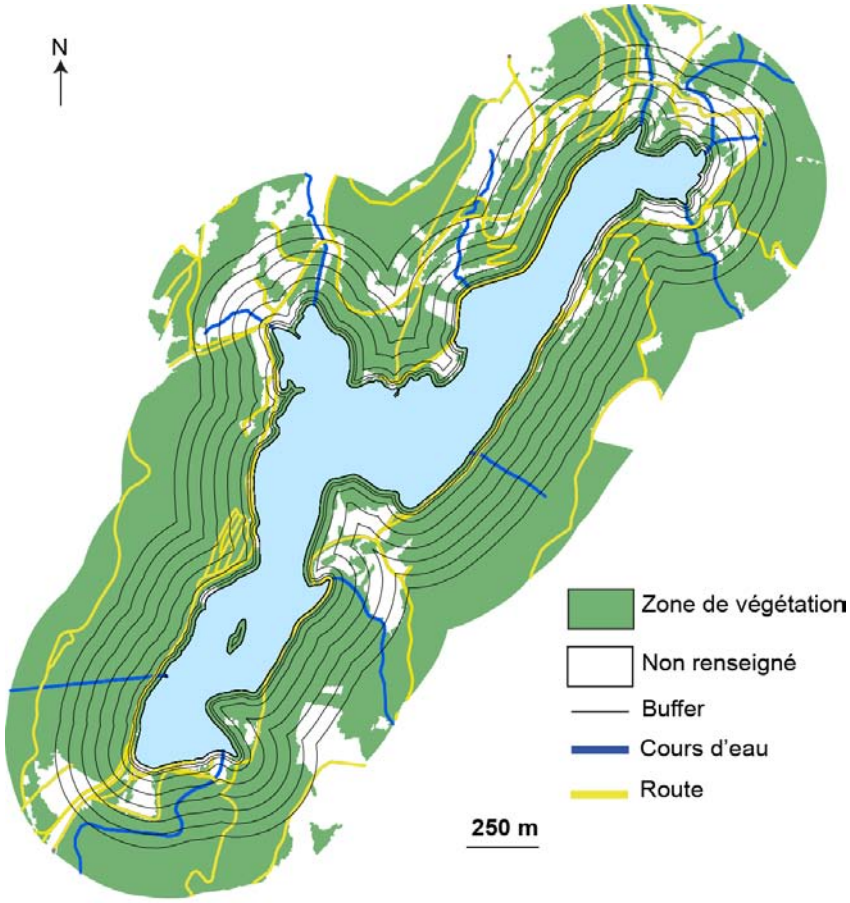


Figure 22 : Occupation des sols dans les zones tampons de 15 à 300 m des berges de la retenue des Bariousses (réalisation Romain ROY, données de la BD TOPO®)

2. Le peuplement piscicole de la retenue

2.1. Les inventaires

Les données les plus anciennes concernant le peuplement datent de 1997. Un échantillonnage piscicole aux filets maillants couplé à un recensement et une quantification de la biomasse lors de la vidange avait permis de recenser 14 espèces (Argillier, Cadic *et al.* 1997) (Tableau 3).

[20] Cours d'eau ou fossé alimentant le plan d'eau

Tableau 3 : Comparatif des espèces recensées en 1997 (pêche aux filets maillants, à l'électricité et recensement lors de la vidange), en 2010 (protocole CEN) et en 2011 (pêche aux filets maillants et à l'électricité)

Famille	Nom scientifique	Nom commun	1997	2010	2011
Anguillidae	*Anguilla anguilla*	Anguille	■		
Centrarchidae	*Lepomis gibbosus*	Perche soleil	■	■	■
	Micropterus salmoides	Black-Bass	■		
Cyprinidae	*Abramis brama*	Brème commune		■	■
	Cyprinus carpio	Carpe commune	■	■	■
	Cyprinus carpio	Carpe miroir		■	■
	Rutilus rutilus	Gardon	■	■	■
	Leuciscus cephalus	Chevaine	■	■	■
	Leuciscus leuciscus	Vandoise	■		
	Leuciscus burdigalensis	Vandoise rostrée			■
	Scardinius erithrophthalamus	Rotengle	■	■	■
	Tinca tinca	Tanche	■	■	■
Esocidae	*Esox lucius*	Brochet	■	■	■
Percidae	*Perca fluviatilis*	Perche commune	■	■	■
	Sander lucioperca	Sandre	■	■	■
	Gymnocephalus cernua	Grémille	■	■	■
Petromyzontidae	*Lampetra planeri*	Lamproie de planer			■
Salmonidae	*Salmo trutta fario*	Truite commune	■		■
Siluridae	*Silurus glanis*	Silure glane			■

La retenue est intégrée dans le Réseau de Contrôle de Surveillance[21] ; la caractérisation de l'ichtyofaune a été réalisée dans ce cadre en 2010 par l'ONEMA avec des filets maillants suivant le protocole dit « nordique » (CEN 2005). Une batterie de 24 filets benthiques (représentant 1080 m^2) et de 6 filets pélagiques (représentant 990 m^2) a été installée en fin de journée et relevée le lendemain matin. Le nombre total d'individus capturés s'élevait à 556 pour une biomasse totale de plus de 55 kg et une richesse de 12 espèces (Tableau 4). Le gardon, la grémille et la perche commune sont les 3 espèces présentant les plus fortes Capture Par Unité d'Effort[22]. De plus, le gardon, la carpe miroir et la tanche avaient les plus fortes Biomasse Par Unité d'Effort[23]. Le black-bass, la vandoise commune et la truite commune, 3 espèces capturées en 1997, ne l'ont pas été en 2010. L'anguille européenne n'a pas été capturée en 2010 et 2011 car les méthodes d'échantillonnage utilisées n'étaient pas adaptées (filets maillants et pêche électrique), elle avait par contre été capturée en 1997 lors de la vidange. La brème commune, absente en 1997, a par contre été échantillonnée en 2010.

[21] Le réseau de contrôle de surveillance (RCS)**,** mis en œuvre depuis janvier 2007 pour répondre à la DCE, permet d'évaluer l'état général des eaux et les tendances d'évolution au niveau d'un bassin. Les paramètres à recueillir dans le cadre de ce réseau correspondent à ceux entrant dans l'évaluation de l'état (biologie à partir des macro-invertébrés, du phytoplancton et des poissons ; physicochimie et chimie soutenant la biologie).
[22] Effectif par filet et par heure
[23] Biomasse par filet et par heure

Tableau 4 : Synthèse des résultats de la campagne de pêche de 2010 (données ONEMA)

	Filets benthiques				Filets pélagiques				TOTAL			
	Effectif	CPUE	Biomasse (g)	BPUE	Effectif	CPUE	Biomasse (g)	BPUE	**Effectif**	**CPUE**	**Biomasse (g)**	**BPUE**
Brème commune	11	0,001	3737	0,470	2	0,004	194	0,359	**13**	**0,001**	**3931**	**0,311**
Brochet	2	0,000	2302	0,290					**2**	**0,000**	**2302**	**0,182**
Carpe commune	1	0,000	1800	0,227					**1**	**0,000**	**1800**	**0,143**
Carpe miroir	1	0,000	9500	1,196					**1**	**0,000**	**9500**	**0,752**
Chevaine	4	0,001	4184	0,527	2	0,004	872	1,615	**6**	**0,000**	**5056**	**0,400**
Gardon	288	0,036	13463	1,695	101	0,187	2639	4,887	**389**	**0,031**	**16102**	**1,275**
Grémille	152	0,019	2189	0,276					**152**	**0,012**	**2189**	**0,173**
Perche commune	59	0,007	3694	0,465	4	0,007	78	0,144	**63**	**0,005**	**3772**	**0,299**
Perche-soleil	7	0,001	322	0,041	1	0,002	82	0,152	**8**	**0,001**	**404**	**0,032**
Rotengle	5	0,001	1590	0,200	2	0,004	372	0,689	**7**	**0,001**	**1962**	**0,155**
Sandre	20	0,003	4243	0,534					**20**	**0,002**	**4243**	**0,336**
Tanche	6	0,001	8718	1,097					**6**	**0,000**	**8718**	**0,690**
Total	556	0,070	55742	7,017	112	0,207	4237	7,846	**668**	**0,053**	**59979**	**4,749**

Des échantillonnages complémentaires menés en 2011 par pêche électrique et par pêche aux filets maillants dans le cadre de ce travail permettent de confirmer la présence de la truite dans la retenue (Figure 23). Ils ont également traduit la présence du silure, de la vandoise rostrée et de la lamproie de planer. La richesse totale observée en 2011 dans la retenue était de 16 espèces. L'échantillonnage par pêche électrique mené en 2011 a permis de caractériser les périodes d'apparition des juvéniles (cf. Partie 3 pour le détail de la méthodologie). Les juvéniles de brochet et perche ont été échantillonnés dès la campagne de juin 2011 (28-30 juin), les juvéniles de brème, gardon, grémille, perche soleil, rotengle l'ont été à partir de la campagne de juillet (19-21 juillet) et enfin les juvéniles de silure ont été rencontrés à partir de la campagne de septembre (20-22 septembre) (Figure 23). L'absence de juvéniles de sandre dans cet échantillonnage est à souligner.

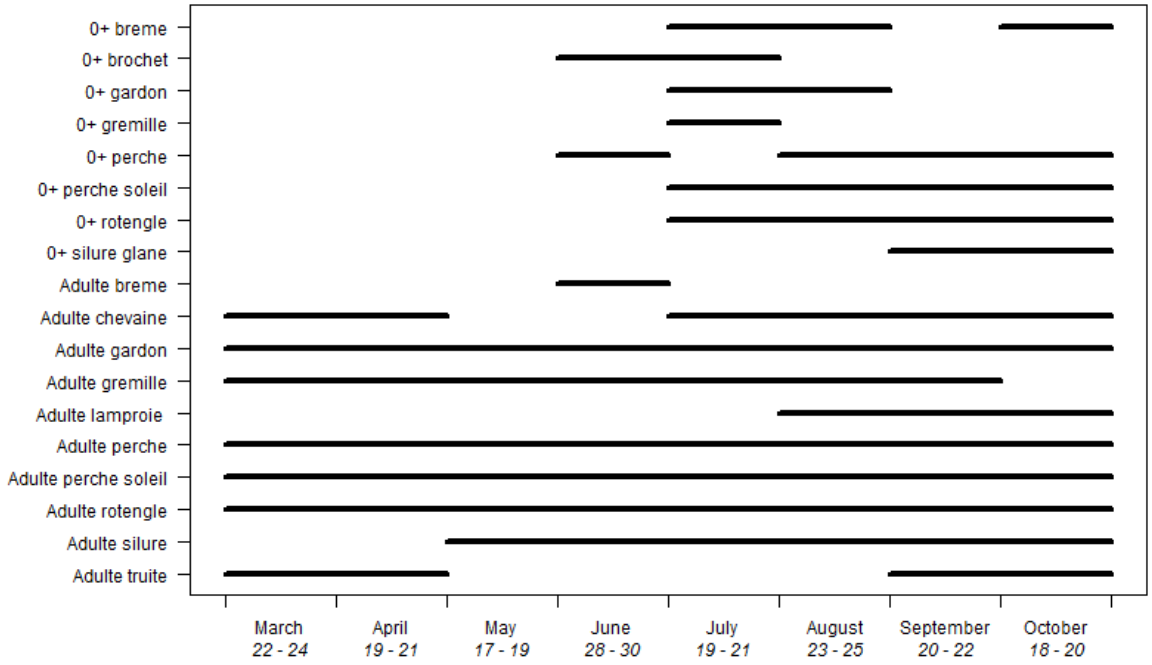


Figure 23 : Chronologie d'apparition des juvéniles (0+) et des adultes en zone littorale de la retenue des Bariousses entre fin mars et fin octobre 2011 (échantillonnage par pêche électrique)

2.2. Gestion piscicole

La Vézère est classée en première catégorie piscicole tandis que la retenue des Bariousses est classée en deuxième catégorie. L'AAPPMA de Treignac est en charge de la gestion piscicole de cette retenue. L'AAPPMA a constaté un faible succès de la reproduction du brochet. Cette observation a été confirmée en 2011 grâce à notre échantillonnage par pêche électrique, un très faible nombre de juvéniles de brochets a été capturé en zone littorale. Le brochet est une espèce phytophile dont la ponte s'effectue sur la végétation. La difficulté de maintenir une population naturelle de brochet au sein des systèmes soumis à marnage est fréquente (Poirel, Merle *et al.* 2001), car le marnage se traduit par une dégradation voire une disparition de la végétation et augmente le risque d'assèchement du frai. L'AAPPMA de Treignac a ainsi décidé de soutenir artificiellement la population de brochets en place en effectuant annuellement depuis 1997 des alevinages d'individus adultes. En parallèle, une frayère artificielle pour cette espèce a été construite en 2008 afin d'augmenter les chances de succès de la reproduction naturelle (Figure 24). A l'heure actuelle, il est encore difficile de juger de l'efficacité de cet aménagement.

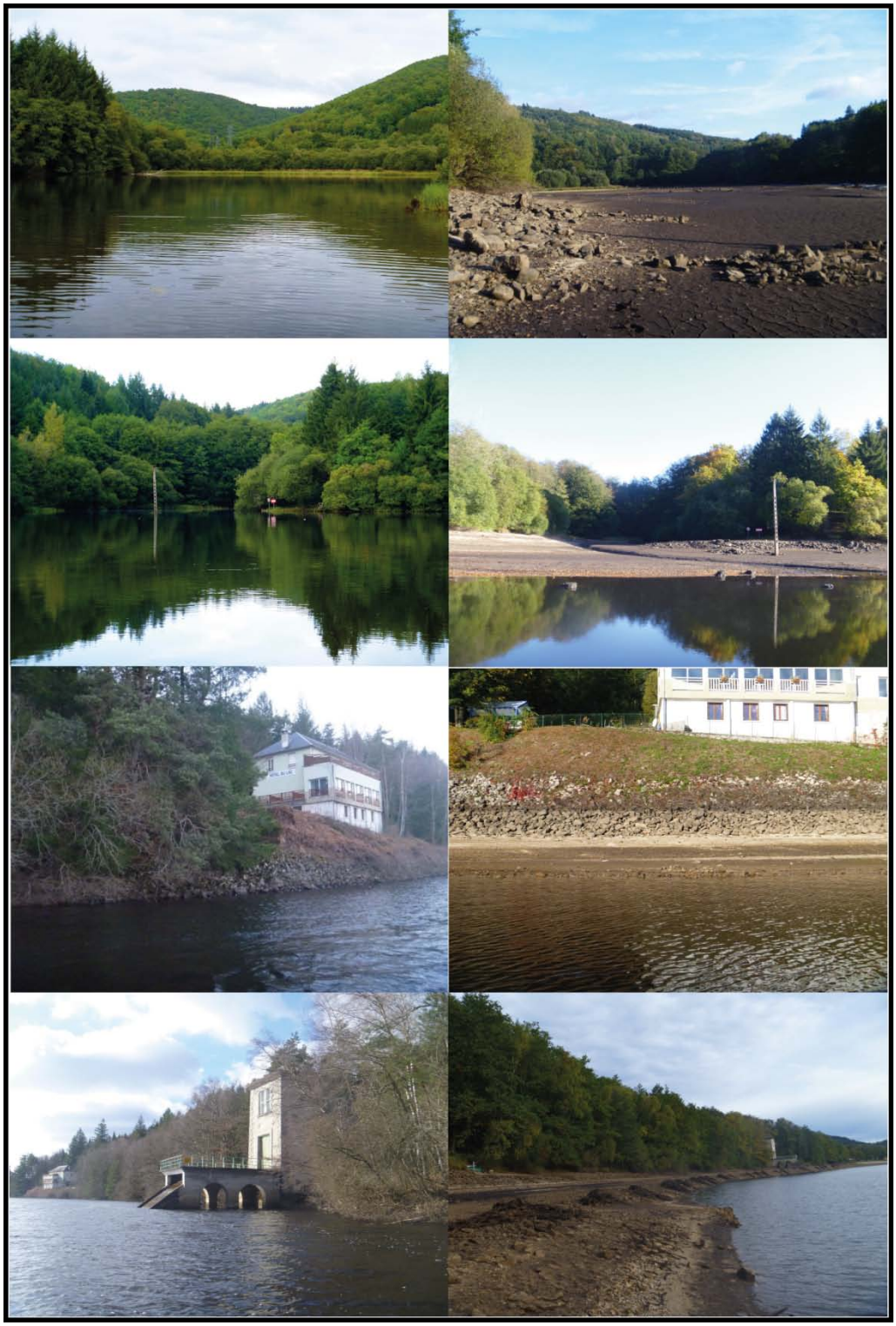


Figure 24 : Illustrations de la frayère artificielle à brochet dans différents contextes hydrologiques

3. Synthèse

La retenue des Bariousses est caractérisée par des marnages très irréguliers et relativement importants (amplitude totale de 6.2 m au cours de l'étude). Cependant, à l'exception des fluctuations hydrologiques, cette retenue est faiblement anthropisée. L'occupation de son bassin versant est dominée par des zones forestières, son corridor rivulaire est arboré et on note peu d'altérations des berges. Ainsi, le marnage est vraisemblablement la principale pression qui s'exerce sur les peuplements. Les conditions observées en rive droite (orientation sud, présence de plages de sable/vase avec de la végétation) sont propices à la reproduction des poissons (Gillet 1989) mais aussi à la croissance des juvéniles. En effet, ces plages sont particulièrement sensibles aux fluctuations de la température et sont donc les premières zones du lac à subir un réchauffement. La présence d'un peuplement piscicole typique des retenues de plaine (essentiellement composé de cyprinidés et de percidés) est une caractéristique intéressante en vue d'une transposition de nos résultats. De plus, ce peuplement a été très peu manipulé durant les années qui précédent l'étude et nos observations reflètent donc le résultat d'un fonctionnement quasi « naturel » des populations.

Partie 2 : Incidence du marnage sur les habitats littoraux



1. Introduction

Bien que l'influence des variations de niveaux d'eau sur la disponibilité des habitats soit décrites dans le cas d'études de l'écologie de certaines espèces (Gafny, Gasith *et al.* 1992; Gasith, Gafny *et al.* 2000; Fischer and Ohl 2005), les conséquences induites par le marnage sur les habitats sont à notre connaissance jamais décrites finement et quantifiées (Gasith and Gafny 1990)(Gasith and Gafny 1990)(Gasith and Gafny 1990)(Gasith and Gafny 1990)(Gasith and Gafny 1990)(Gasith and Gafny 1990)(Gasith and Gafny 1990)(Gasith and Gafny 1990)(Gasith and Gafny 1990)à l'échelle d'un système.

La retenue des Bariousses présente des habitats de rives et du littoral particulièrement diversifiés à la cote moyenne (511.4 m NGF au cours de l'étude) mais l'amplitude totale des variations de niveau d'eau a été de 6.2 m au cours de l'étude. Nous avons donc cherché à évaluer les conséquences de ces variations du niveau de l'eau sur la zone littorale avant d'analyser plus spécifiquement les effets sur l'ichtyofaune. L'objectif a été de caractériser finement l'évolution des caractéristiques (dimension et composition des habitats) de la zone littorale de cette retenue lors d'un abaissement du niveau de l'eau. Nous supposons que le degré de complexité de ces habitats littoraux va diminuer lors d'un abaissement du niveau de l'eau (l'habitat est alors plus homogène) suite à la déconnexion progressive de la végétation de rive et à la prédominance de substrat fin (sable et vase).

2. Matériel et Méthode

2.1. Cartographie surfacique des habitats de rive

La cartographie des composantes d'habitat a été réalisée en parcourant à pieds les rives du plan d'eau. Les différents patchs d'habitats ont été délimités sur le terrain par des coordonnées prises au GPS différentiel d'une précision centimétrique. En parallèle, ils étaient représentés manuellement sur des fonds de cartes topographiques et identifiés (numéro des points GPS, catégories de substrat et de végétation observées). Les catégories de substrat (9 au total) sont définies à partir des catégories de granulométrie de Wentworth (Wentworth 1922) simplifiées par Malavoi (Malavoi 1989) (ANNEXE I). Les catégories de végétation (9 au total) sont celles définies dans le protocole CHARLI (Alleaume, Heyd *et al.* 2014) (ANNEXE I). L'importance des habitats terrestres (pelouse ou substrat forestier) dès lors que le niveau d'eau est supérieur à 512.5 m NGF a conduit à rajouter une catégorie de substrat dénommée « terre ». Par la suite, les polygones correspondant aux différents patchs d'habitats

ont été reconstitués manuellement sur un SIG (ArcGIS 10). Ce protocole doit être réalisé, de préférence, lorsque le niveau d'eau est proche de son minimum annuel afin de cartographier la totalité de la surface de la cote la plus basse à la cote la plus haute. Sur la retenue des Bariousses, ce protocole a été mis en œuvre entre le 17 et le 20 octobre 2013 à la cote de 508 m NGF.

2.2. Traitements des données

La surface et le volume ont été choisis comme caractéristiques physiques quantitatives (dimension). Elles ont été calculées afin de connaître l'évolution en fonction du niveau de l'eau (1) des surface et volume totaux de la retenue et (2) des surface et volume occupés par la zone littorale. Ces métriques ont été extraites du relevé bathymétrique et générées tous les 10 cm entre les cotes 513.5 m NGF et 507.3 m NGF.

Par la suite, le travail a été ciblé sur les proportions de zone littorale (en surface) occupées par chacune des catégories de substrat et de végétation aux cotes 513.5 (513.5-511.5), 512.5 (512.5-510.5), 511.5 (511.5-509.5) et 510.5 (510.5-508.5) m NGF. La composition a été évaluée à partir de métriques couramment utilisées en écologie du paysage : la richesse (nombre de catégorie de substrat et de végétation), la proportion (% de chacune des catégories de substrat et de végétation) et la diversité (indice de diversité[24] et d'équitabilité[25] de Shannon) (McGarigal and Marks 1994; Gustafson 1998). Ces métriques ont permis de caractériser l'évolution de la composition des habitats littoraux au cours d'un abaissement du niveau de l'eau entre 513.5 et 510.5 m NGF.

3. Résultats

3.1. Evolution des caractéristiques physiques avec le niveau de l'eau

Un abaissement du niveau de l'eau entre les cotes 513.5 et 507.3 m NGF (gamme de variation observée au cours de l'étude) entraîne une diminution progressive de la surface (95.2 à 57.4 ha) et du volume (7.97 à 3.15 Mm^3) total de la retenue (Figure 25).

[24] Indice de diversité de Shannon : $\sum_{i=0}^{n}(Pi \ln Pi)$ ou P_i est la proportion occupée par le type d'habitat i

[25] Indice d'équitabilité de Shannon $\sum_{i=0}^{n}(Pi \ln Pi) / \ln m$ ou m est le nombre de type d'habit présent

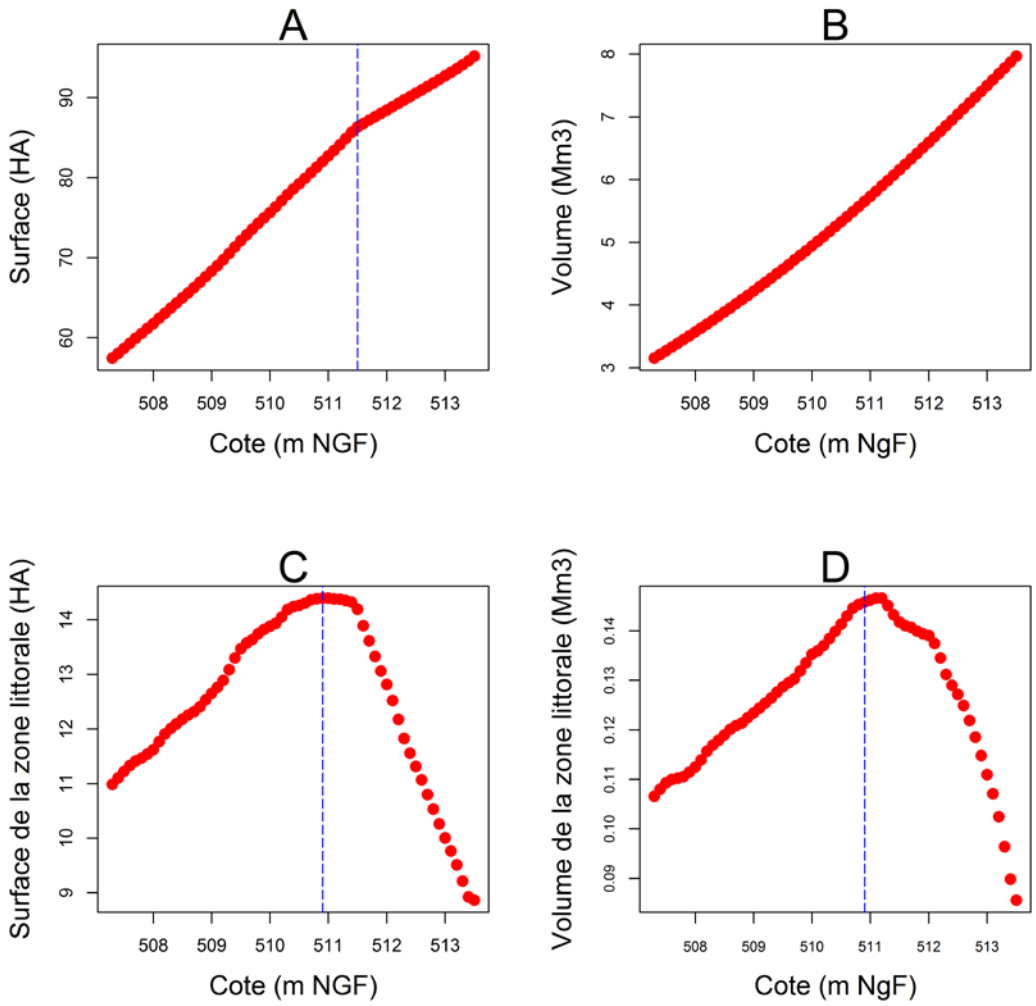


Figure 25 : Evolution de la surface (A) et du volume (B) total ainsi que de la surface (C) et du volume (D) occupée par la zone littorale (0-2 m de profondeur) de la retenue des Bariousses en fonction du niveau de l'eau observé au cours de l'étude (513.5 à 507.3 m NGF)

La diminution de la surface de la retenue n'est pas linéaire ; elle est plus prononcée à partir de la cote 511.5 m NGF. Sur la gamme de variation des cotes observées, la taille de la zone littorale évolue selon une courbe en cloche. La surface et le volume atteignent un maximum de 14.4 ha et 0.146 Mm^3 (soit 17.4 % de la superficie totale et 2.6 % du volume total de la retenue) à une cote intermédiaire de 510.9 m NGF. La surface et le volume de la zone littorale augmentent très rapidement entre la plus haute cote (513.5 m NGF) ou la taille est la plus faible (respectivement 8.9 ha et 0.086 Mm^3 soit 9.3 % de la superficie totale et 1.1 % du volume total de la retenue), et la cote de 510.9 m NGF ou la taille est la plus importante. La surface et le volume de la zone littorale diminuent ensuite progressivement jusqu'à la cote 507.3 m NGF pour atteindre respectivement 11 ha et 0.107 Mm^3.

Ainsi, au cours de la période d'étude, la taille de la zone littorale aussi bien en surface qu'en volume a été soumise à une forte variabilité (diminution de 38 % en surface et de 42 % en volume entre les cotes 513.5 et 507.3 m NGF) (Figure 26).

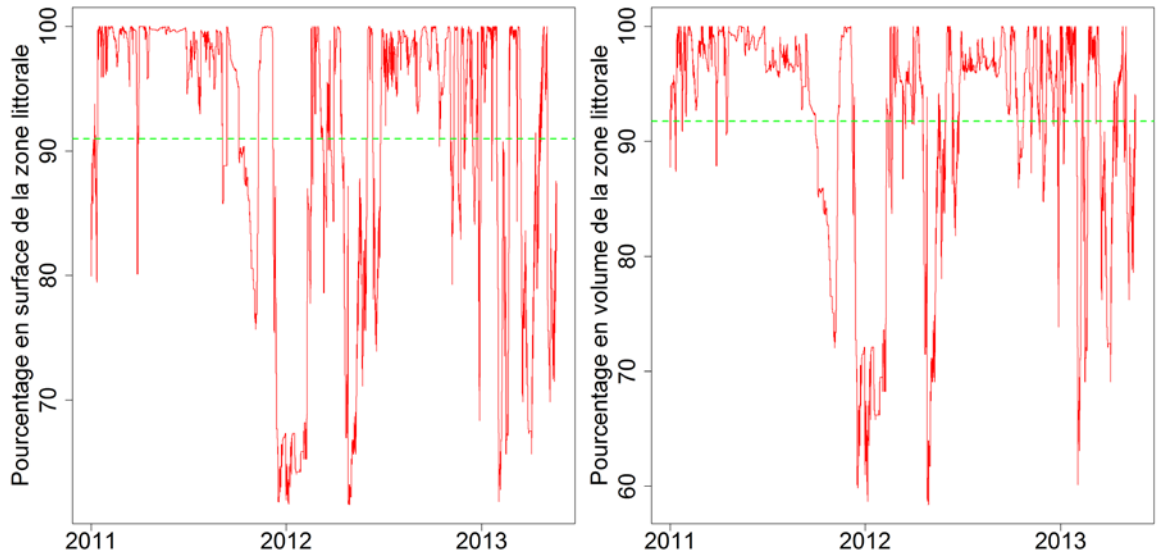


Figure 26 : Evolution de la taille de la zone littorale entre le 1er Janvier 2011 et le 20 Mai 2013 exprimée en pourcentage de la valeur maximale observée (14.4 ha et 0.146 Mm^3 à la cote 510.9 m NGF). Les lignes pointillées vertes indiquent la valeur moyenne observée au cours de l'étude (respectivement 91 % et 92 % pour la surface et le volume).

3.2. Evolution de la composition des habitats littoraux avec le niveau de l'eau

L'évolution des proportions occupées par chacune des catégories de substrat et de végétation observées en zone littorale révèlent de nets changements de composition lors de l'abaissement du niveau de l'eau (Tableau 5).

Tableau 5 : Pourcentages surfaciques occupés par chacune des catégories de substrat et de végétation de rive observées en zone littorale aux cotes 513.5, 512.5, 511.5 et 510.5 m NGF.

	CATEGORIES	513.5	512.5	511.5	510.5
Substat	VASE	3,5	20,5	31,4	42,3
	SABLE	5,2	12,2	19,1	24,7
	GRAVIERS	7,9	16,8	16,5	10,7
	CAILLOUX	0,3	1,5	1,7	0,6
	PIERRES	2,1	5,6	7,1	6,4
	ROCHER	0,2	0,3	0,3	0,3
	BLOCS	2,9	6,7	10,1	11,0
	DALLE	1,0	1,7	2,5	2,3
	INCONNU	1,8	2,6	2,7	1,2
	TERRE	75,2	32,2	8,5	0,5
	Richesse	10	10	10	10
	Diversité	1,5	2,6	2,7	2,3
	Equitabilité	0,4	0,8	0,8	0,7
Végétation	LIGNEUX EMERGENTS	72,7	41,4	17,4	4,9
	VEGETATION SURPLOMBANTE	71,4	40,9	17,3	5,3
	HERBACEES	12,8	9,3	6,0	1,9
	HELOPHYTES	5,0	6,8	3,5	0,4
	LITIERE	0	0	0,01	0,02
	LIGNEUX MORTS	0	0	0,01	0,02
	Richesse	4	4	6	6
	Diversité	1,3	1,8	2,0	1,9
	Equitabilité	0,6	0,9	2,5	2,4

De façon générale, une hausse progressive de la proportion occupée par les substrats fins (vase et sable) et une légère hausse de celle occupée par les substrats grossiers (graviers, cailloux, pierres et blocs), au détriment de la catégorie « terre », sont observées en zone littorale lors d'un abaissement du niveau de l'eau entre 513.5 et 510.5 m NGF (Figure 27). Par exemple, la proportion de zone littorale occupée par le substrat vase augmente de 3.5 à 42.3 % entre les cotes 513.5 et 510.5 m NGF.

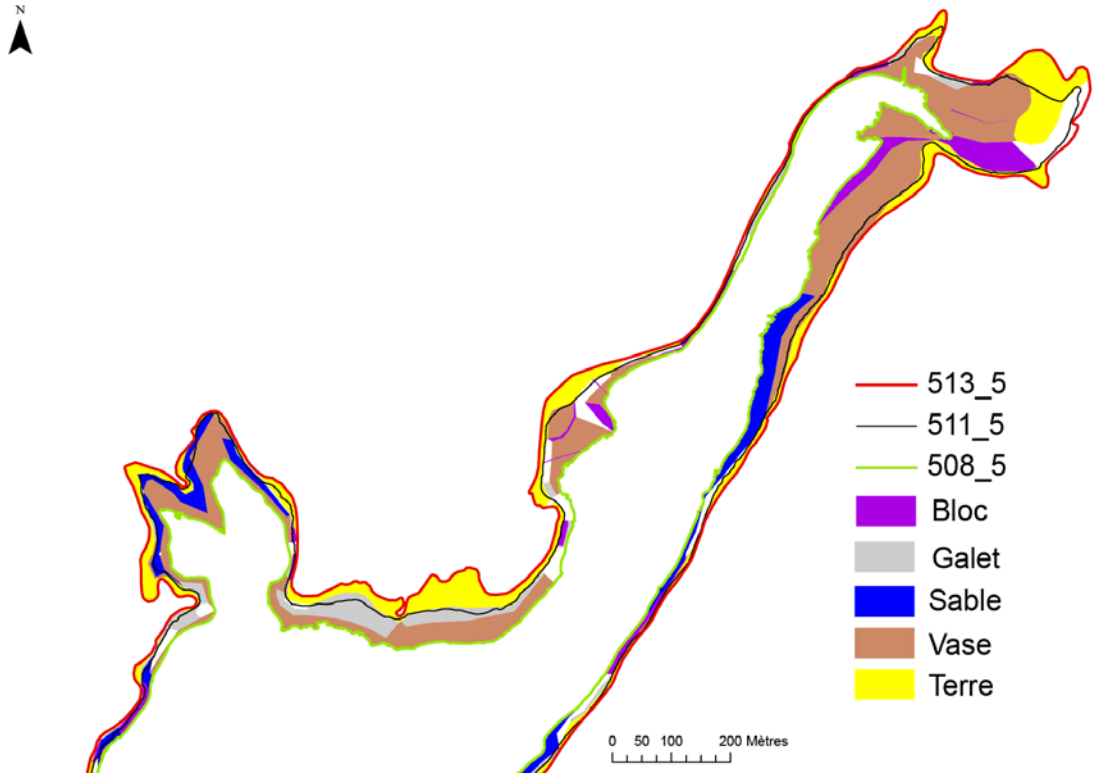


Figure 27 : Cartographie des substrats majoritaires (bloc, galet, sable, vase et terre) observés, dans la partie amont de la retenue, entre les cotes 513.5 (en rouge) et 508.5 m NGF (en vert clair)

Une baisse progressive de la proportion occupée par les deux catégories de végétation majoritaires, les ligneux émergents et la végétation surplombante (Figure 28, Figure 29) mais aussi des deux catégories minoritaires, les herbacées et les hélophytes est également observée. Par exemple, la proportion de zone littorale occupée par les ligneux émergents diminue de près de 73 % à 4.9 % entre les cotes 513.5 et 510.5 m NGF. La richesse (i.e. le nombre de catégories de substrat et de végétation observé) montre une relative stabilité quels que soient les niveaux d'eau. A partir de 511.5 m NGF, la richesse augmente du fait de la présence de deux catégories de végétation supplémentaires, « litière » et « ligneux morts », mais ces catégories sont très peu représentées (respectivement 0.01 % et 0.02 %). Le substrat montre une diversité et une équitabilité plus faibles à la cote 513.5 m NGF comparés aux autres cotes. La végétation présente une diversité plus faible à la cote 513.5 m NGF ainsi qu'une équitabilité plus faible aux cotes 513.5 et 512.5 m NGF comparés aux cotes. Les rives à pente faible de la retenue sont fréquentées par de la végétation émergente (composée d'herbacées et/ou d'hélophytes).

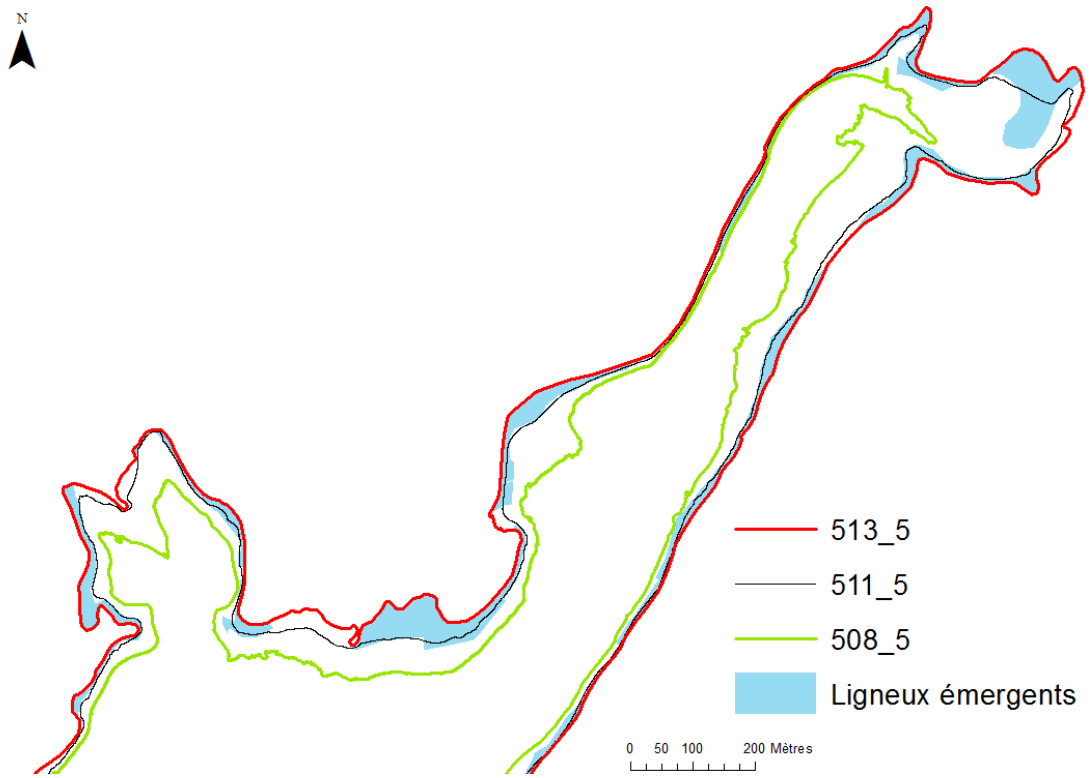


Figure 28 : Cartographie de la surface occupée par des ligneux émergents (en bleu), dans la partie amont de la retenue, entre les cotes 513.5 (en rouge) et 508.5 m NGF (en vert clair)

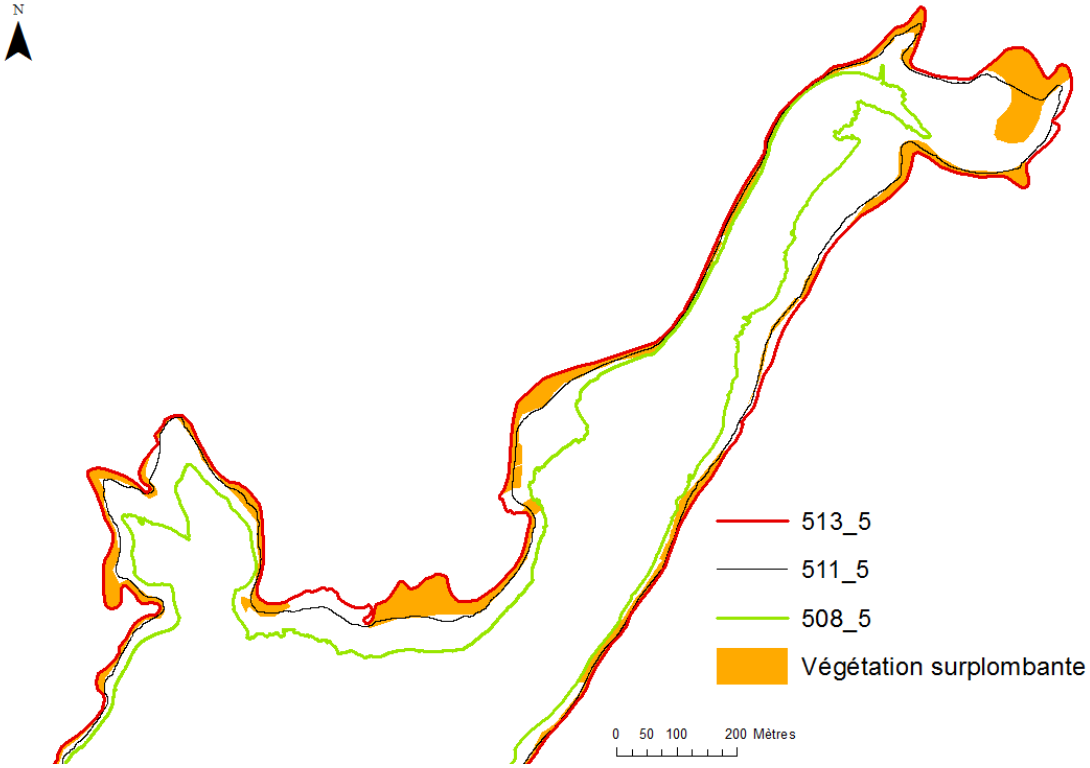


Figure 29 : Cartographie de la surface occupée par la végétation surplombante (en orange), dans la partie amont de la retenue, entre les cotes 513.5 (en rouge) et 508.5 m NGF (en vert clair)

4. Discussion

D'un point de vue global, l'abaissement du niveau de l'eau a entraîné une diminution de la surface et du volume de la zone littorale de près de 38 % et de 42 % respectivement. Si l'on met en regard ces résultats avec les variations du niveau de l'eau mesurées sur la période de l'étude (cf Figure 8), la disponibilité de la zone littorale de cette retenue n'a été maximale (cote de 510.9 m NGF) que sur 21 journées ce qui ne représente que 2.4 % de la période d'étude. Compte tenu de l'attractivité connue de la zone littorale pour l'ichtyofaune (Schiemer, Zalewski *et al.* 1995; Schmieder 2004; Lewin, Mehner *et al.* 2014), ces modifications de dimensions sont susceptibles d'affecter ce compartiment biologique. Une hausse de la compétition pour l'accès à la ressource disponible et/ou une plus grande exposition au risque de prédation peuvent en être les conséquences (Kahl and Radke 2006).

L'incidence du marnage s'avère également importante sur la structure des habitats littoraux. Les richesses en termes de substrat et de végétation varient peu mais la diversité et l'équitabilité très faibles à la cote maximale augmentent lorsque le niveau d'eau s'abaisse. A la cote de 513.5 m NGF, la faible diversité et équitabilité s'explique par une dominance du substrat « terre » et de la végétation de type ligneux émergents et végétation surplombante qui couvrent presque les ¾ de la zone littorale. Néanmoins, cette cote maximale de 513.5 m NGF n'est atteinte que très rarement (quelques jours par an) et donc peu représentative des conditions généralement rencontrées par les organismes présents dans le milieu.

Aux trois cotes inférieures, la diversité et l'équitabilité des substrats et de la végétation sont plus élevées qu'à la cote maximale. Cela s'explique par une meilleure représentativité de l'ensemble des substrats et types de végétation. C'est à la cote moyenne journalière (511.4 m NGF) que ces valeurs d'indices sont maximales. Ainsi, la plupart des espèces de poissons peuvent trouver des conditions plutôt favorables quelles que soient leur besoins vitaux durant plus de 50 % du temps (journées réparties durant chacune des saisons). La végétation par exemple est connue pour abriter une grande diversité de formes de vie grâce à sa forte complexité structurelle (Gasith and Gafny 1998; Meerhoff, Iglesias *et al.* 2007; Leira and Cantonati 2008; Zohary and Ostrovsky 2011) et sert de refuges aux communautés piscicoles (Harmon, Franklin *et al.* 1986; Bozek 2001; Ahrenstorff, Sass *et al.* 2009).

Lorsque la retenue s'abaisse, on observe une augmentation des proportions de substrats fins (type vase ou sable) qui deviennent dominants à la cote 510.5 m NGF et une diminution de toute la végétation. Ainsi, l'abaissement du niveau d'eau se traduit par une diminution de

la complexité structurelle ; la zone littorale offre alors de moins en moins de zones de refuge et donc vraisemblablement de moins en moins de ressources alimentaires pour les poissons (Zohary and Ostrovsky 2011). La cote atteint 510.5 m NGF seulement 15.7 % du temps mais durant chacune des saisons (exception de la période estivale). L'ensemble des fonctions vitales des poissons sont alors susceptibles d'être impactées.

De telles études sont rares mais si l'on compare nos résultats avec ceux obtenus sur le lac de Kinneret en Israël (Gasith and Gafny 1990; Gasith and Gafny 1998), on retrouve la tendance générale à la diminution de la complexité des habitats avec l'abaissement du niveau. Inversement, la diminution des substrats grossiers observée sur ce même lac de Kinneret et sur le lac de Tahoe (Beauchamp, Byron *et al.* 1994), n'est pas observée ici.

De façon générale, la composition des secteurs à faible pente a plus de chance d'être affectée par l'abaissement du niveau de l'eau que les secteurs à pente plus abrupte car de plus grandes surfaces sont exposées (Zohary and Ostrovsky 2011). Les variations du niveau de l'eau se traduisent donc, en parallèle de l'effet sur la complexité des habitats, par une variabilité temporelle à l'origine d'une alternance entre les phases d'immersion et d'exposition (Zohary and Ostrovsky 2011). Cette alternance est favorable au développement de la végétation émergente (composée d'herbacées et/ou d'hélophytes), comme cela a été observé sur les rives à pente faible de la retenue. Les conditions de germination et la durée de la période d'exposition sont deux paramètres clés. Cette conséquence d'un abaissement du niveau a également été observée sur le Lac Saint Pierre (Hudon 1997) ou le Lac de Kinneret (Gafny and Gasith 1999; Gafny and Gasith 2000). Lors de la remontée du niveau de l'eau, la végétation qui s'est développée sur les berges à nu se retrouve disponible, elle fournit alors protection et abris aux juvéniles de poissons (Rozas and Odum 1988; Savino and Stein 1989; Gelwick and Matthews 1990; Eklöv 1997; Dembski, Masson *et al.* 2008; Midwood and Chow-Fraser 2012). Ces plantes peuvent également constituer des sites de reproduction pour les individus adultes phytophiles (Gafny and Gasith 2000).

Partie 3 : Communauté piscicole littorale



1. Introduction

Nous avons cité en introduction générale quelques études traitant des effets des variations du niveau de l'eau sur les caractéristiques des habitats (Gasith and Gafny 1990; Beauchamp, Byron *et al.* 1994) et la composition des communautés piscicoles (Gasith, Gafny *et al.* 2000; Rowe, Graynoth *et al.* 2003; Kahl, Hulsmann *et al.* 2008; Sutela and Vehanen 2008). Néanmoins, à notre connaissance aucune étude n'a analysé les dynamiques temporelles conjointes des conditions d'habitats et des compositions de communauté piscicole littorale dans différents contextes de niveau d'eau. L'objectif de cette partie est : (1) de décrire la communauté piscicole (juvéniles et adultes) observée en zone littorale et (2) d'analyser l'effet de la variabilité temporelle des conditions environnementales, induites par les variations du niveau de l'eau, sur la composition de la communauté littorale. L'homogénéisation des habitats littoraux (perte des habitats les plus complexes) suite à l'abaissement de niveau pourrait entraîner une homogénéisation de la communauté piscicole littorale (comme souligné par la théorie de *l'Habitat Templet*). L'approche a été basée sur une caractérisation dans différentes conditions de niveau d'eau, des habitats et de la composition des communautés piscicoles (échantillonnage par pêche électrique). Une partie de ces analyses fait l'objet d'un article en cours de révision (ANNEXE II).

2. Matériel et Méthode

2.1. Le protocole

La pêche à l'électricité permet d'échantillonner tous les types d'habitats littoraux, aussi bien les habitats de forte complexité (comme les ligneux immergés avec un substrat de bloc) que les habitats moins complexes (comme les plages de sable). De plus, elle entraîne peu de mortalité et est donc adaptée aux échantillonnages répétés. Néanmoins, la faible conductivité observée sur la retenue des Bariousses a nécessairement influencé l'efficacité de la pêche (Cowx and Lamarque 1990; Reynolds 1996). La pêche électrique, a été réalisée en bateau, entre 13:00 et 19:00 (Figure 30). Le matériel de pêche a créé un courant continu de voltage compris entre 300 et 600 V (EFKO FEG 8000, Germany). Des immersions successives et régulières de l'anode ont permis un échantillonnage complet des stations. Les stations ont été réparties tous les 200 m sur le pourtour de la retenue afin de représenter la variété des types d'habitats présents. Elles étaient positionnées aléatoirement lors de chaque campagne. Ces

stations, d'une longueur moyenne de rive de 45 m, présentaient un habitat homogène avec une profondeur comprise entre 0 et 1.5 m, afin de maximiser l'efficacité de la pêche électrique (Gelwick and Matthews 1990; Brosse, Grossman *et al.* 2007).



Figure 30 : Illustrations du protocole de pêche électrique

Les stations ont fait l'objet d'une description précise des conditions environnementales. Des mesures de la température de l'eau de surface (WTW Oxi 197i) ont été réalisées sur chaque station. Ensuite, l'habitat physique a été décrit à partir :

- du substrat dominant, classé en 6 catégories selon la classification proposée par le protocole CHARLI (Alleaume, Lanoiselée *et al.* 2010), puis simplifié en 2 métriques synthétiques par regroupement : fin (sable-limon et vase) et grossier (bloc, galet, gravier et dalle) ;
- de la végétation de rive, classifiée en 10 catégories selon la classification du protocole CHARLI (Alleaume, Lanoiselée *et al.* 2010), puis simplifié en 2 métriques synthétiques (présence/absence de végétation immergée type ligneux, herbacées ou hélophytes et présence/absence d'ombrage) (Helfman 1981; Gelwick and Matthews 1990; Broadmeadow, Jones *et al.* 2011). La présence de la végétation est considérée dès lors que le pourcentage d'occupation dépasse 50 % sur le secteur prospecté;
- de la pente de la berge, classifiée visuellement sur le terrain en 3 catégories (faible, moyenne et forte) ;
- de la profondeur moyenne de la station mesurée à l'aide d'une perche graduée.

Les poissons capturés ont été déterminés, mesurés puis pesés sur le bateau avant d'être relâchés sur leur site de capture. Ils ont été classés ensuite au laboratoire en deux stades de développement, les juvéniles (0+) et les adultes grâce à des histogrammes de classe de taille.

Un total de 339 stations de pêche a été échantillonné au cours de 8 campagnes réparties entre mars et octobre 2011. Cet échantillon complet a été utilisé pour décrire la composition du peuplement piscicole observé en zone littorale de cette retenue.

Un sous échantillon de 120 stations (4 campagnes * 30 stations) a ensuite été utilisé pour l'étude spécifique de l'incidence d'un abaissement du niveau de l'eau sur la communauté piscicole (Figure 31, Tableau 6). Ces campagnes ont été réalisées en juillet, août, septembre et octobre et le niveau d'eau était respectivement de 511.6 m NgF (19-21 juillet), de 511.4 m NgF en (23-25 août), de 510.1 m NgF (20-22 septembre) et 509 m NgF (18-20 octobre). Le niveau de l'eau a ainsi diminué de 2.4 m entre la campagne de juillet et la campagne d'octobre.

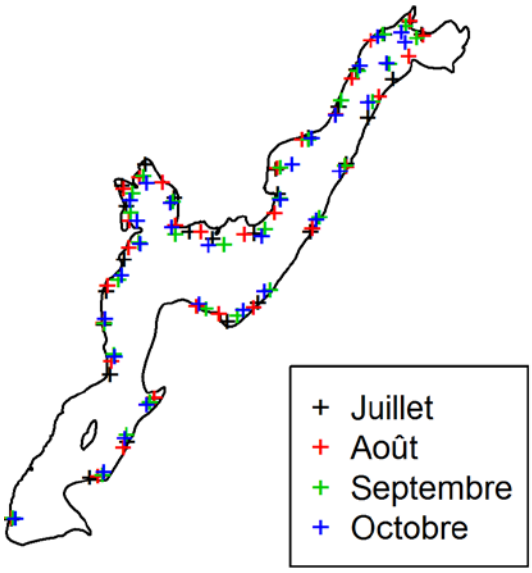


Figure 31 : Positionnement des 30 stations de pêche électrique lors des 4 campagnes (Juillet, Août, Septembre et Octobre)

Tableau 6 : Description environnementale des 30 stations de pêche lors des 4 campagnes (juillet, août, septembre et octobre). Les chiffres correspondent au nombre de stations par catégorie de substrat (fin ou grossier), de végétation immergée (présence ou absence), d'ombrage (présence ou absence) et de pente (faible, moyenne et forte)

Catégories		Juillet	Août	Septembre	Octobre
Substrat	Fin	15	18	25	24
	Grossier	15	12	5	6
Végétation Immergée	Oui	16	21		
	Non	14	9	30	30
Ombrage	Oui	13	18	2	4
	Non	17	12	28	26
Pente	Faible	15	17	17	22
	Moyenne	9	7	8	5
	Forte	6	6	5	3

2.2. Traitements des données

Les analyses multivariées ont permis d'identifier les patrons dans les assemblages d'espèces et leur relation avec l'environnement (Jackson, Peres-Neto *et al.* 2001). Une analyse en composante principale (ACP) a été utilisée pour analyser simultanément les variables environnementales catégorielles et numériques (Hill and Smith 1976). Une matrice de données de présence/absence d'espèces (juvéniles et adultes) a également été étudiée à l'aide d'une analyse en composante principale. Les données de présence/absence d'espèces ont été préférées car des tendances temporelles sont régulièrement observées dans les abondances de poissons observées en zone littorale (Brosse, Grossman *et al.* 2007). Les différences des caractéristiques environnementales et des compositions de communautés de poissons entre les mois ont été appréciées grâce à une analyse inter classes. Ensuite, pour chaque mois, l'étude de la relation entre les caractéristiques environnementales et les compositions de communautés de poissons a été menée avec une analyse de co-inertie (Doledec and Chessel 1994; Franquet, Doledec *et al.* 1995; Verneaux, Schmitt *et al.* 1995; Castella and Speight 1996). Cette analyse multivariée a permis d'étudier le lien entre deux matrices (environnement et espèces) en donnant le même poids à chacune d'elle. Le coefficient RV, variant de 0 à 1, a quantifié le lien entre les deux matrices (Robert and Escoufier 1976). Enfin, un test de Monte Carlo sur la somme des valeurs propres sur l'analyse de co-inertie (999 permutations aléatoires) a été utilisé pour vérifier la significativité du résultat de la corrélation (Heo and Gabriel 1997).

3. Résultats

3.1. Caractéristiques de la communauté piscicole de la zone littorale

L'échantillon complet (339 stations au cours des 8 campagnes) est composé de 1 850 individus représentant une biomasse totale de 12 991 grammes. En moyenne, 5.5 individus ont été capturés sur chacune des stations (Tableau 7). Les abondances ont augmenté significativement dès la campagne de juillet (abondance moyenne de 6.0 individus par station en juillet contre entre 1.7 et 2.2 individus par station entre mars et juin) suite à l'apparition massive des juvéniles. L'abondance maximale a été atteinte lors de la campagne d'août avec

en moyenne 12.6 individus par station. Le nombre de stations sans poisson capturé s'élève à 122 (soit 36 %).

Tableau 7 : Résultats obtenus pour les 8 campagnes de pêche électrique menées en zone littorale de la retenue entre mars et octobre 2011

	Nombre de stations (linéaire en m)	Effectif total	Biomasse totale (g)	Nombre d'individus moyen par station	% de juvéniles	Nombre de stations sans poisson (% du total)
Mars	43 (1 633)	94	623	2.2	0	25 (58 %)
Avril	42 (1 448)	87	1 807	2.1	0	22 (52 %)
Mai	43 (1 769)	118	1 087	2.7	0	17 (41 %)
Juin	42 (1 621)	73	1 296	1.7	2.7	16 (38 %)
Juillet	43 (1 582)	256	1 384	6.0	71.9	9 (21 %)
Août	43 (1 737)	542	2 418	12.6	82.5	6 (14 %)
Septembre	41 (2 030)	476	1 923	11.6	78.2	15 (37 %)
Octobre	42 (2 319)	204	2 452	4.9	63.2	12 (29 %)
TOTAL	**339 (14 139)**	**1850**	**12 991**	**5.5**	**61.3**	**122 (36 %)**

Le peuplement piscicole observé en zone littorale de cette retenue est dominé par 6 espèces, la perche soleil, le rotengle, la perche commune, le gardon, le brème commune et le silure glane (Tableau 8). Les perches soleil, rotengles et brèmes ont été capturés en fortes abondances au stade juvénile contrairement aux perches communes, gardons et silures essentiellement capturés au stade adulte (Tableau 8, Figure 32). Les conditions thermiques et hydrologiques observées en 2011 semblent avoir favorisé le succès de la reproduction de la perche soleil et du rotengle, deux espèces susceptibles de réaliser des pontes multiples (Kottelat and Freyhof 2007; Schlumberger and Elie 2008).

Le peuplement piscicole est également composé de 5 espèces accessoires, la grémille, le chevaine, la lamproie de planer, la truite commune et le brochet. A l'exception du brochet, capturé au stade juvénile, ces espèces ont été capturées au stade adulte.

Tableau 8 : Caractéristiques du peuplement piscicole observé en zone littorale entre mars et octobre 2011

	Effectif	%	Effectif de juvéniles	% de juvéniles	Occurrence
Perche soleil	718	38.8	586	82	31.6
Rotengle	451	24.4	367	81	31.0
Perche commune	267	14.4	14	5	18.0
Gardon	158	8.5	34	22	13.3
Brème commune	129	7.0	126	98	10.9
Silure glane	65	3.5	4	6	5.6
Grémille	29	1.6	1	3	4.4
Chevaine	19	1.0	0	0	2.4
Lamproie de planer	7	0.4	0	0	1.5
Truite commune	5	0.3	0	0	1.5
Brochet	2	0.1	2	100	0.6

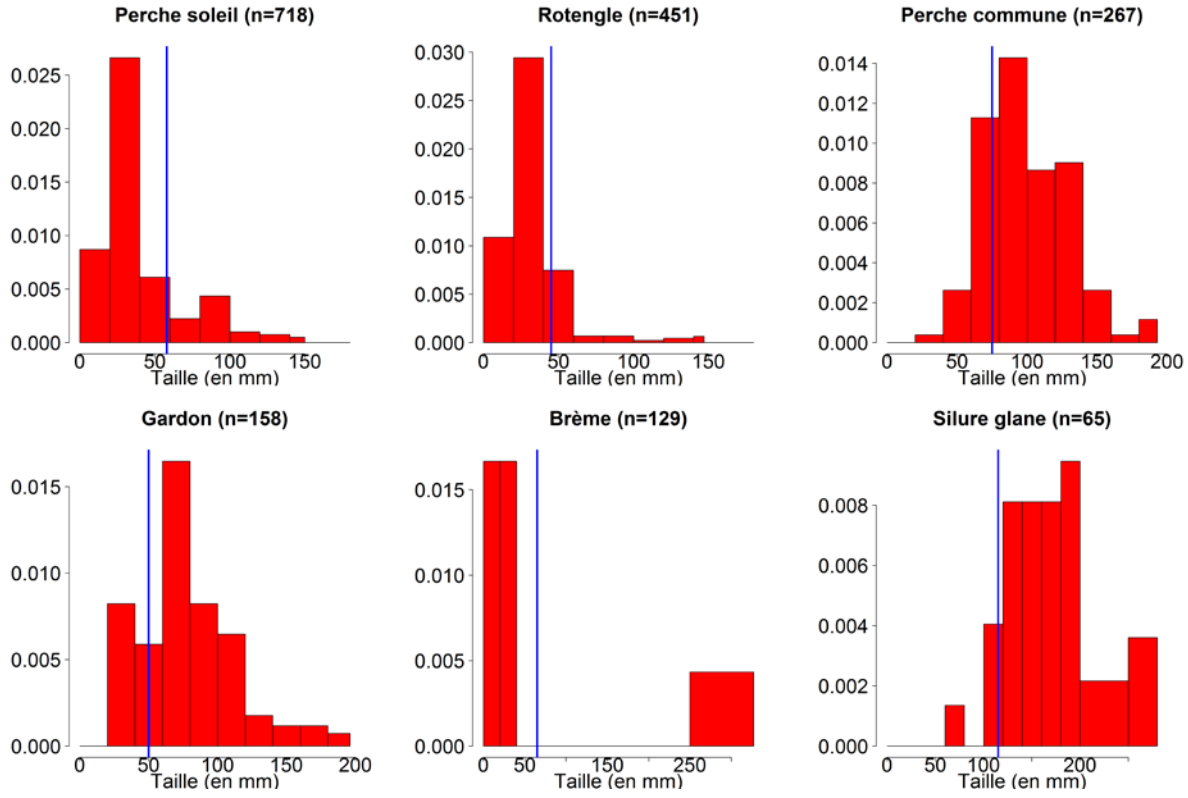


Figure 32 : Distribution par classes de tailles pour les 6 taxons majoritaires, la perche soleil, le rotengle, la perche commune, le gardon, le brème et le silure glane. La ligne bleu indique la séparation entre les juvéniles et les adultes.

3.2. Incidence d'un abaissement du niveau de l'eau sur la composition de la communauté piscicole du littorale (30 stations * 4 campagnes)

Entre les mois de juillet et d'octobre, en zone littorale, les juvéniles sont majoritairement observés en rive droite et plus particulièrement dans la partie intermédiaire de la retenue caractérisée par des plages de sable-vase avec ou sans végétation (Figure 33) ; les adultes sont présents dans la majorité des secteurs de la retenue (Figure 33).

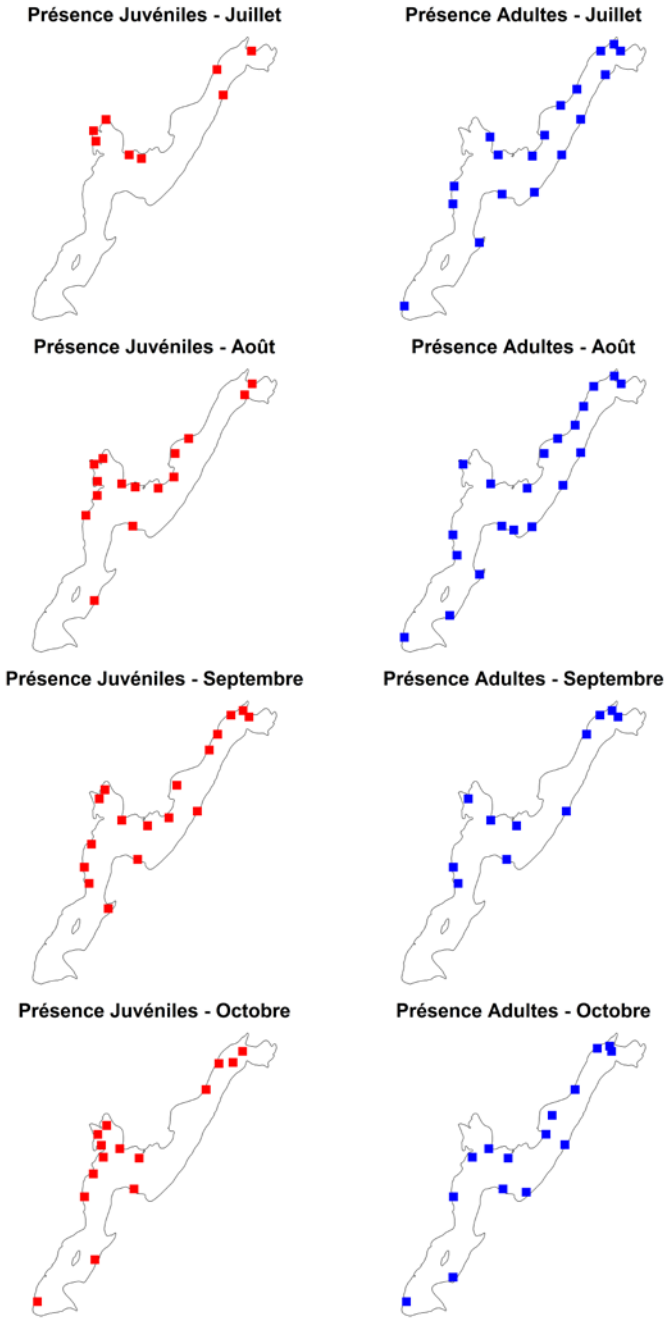


Figure 33 : Distribution spatiale des stations situées en zone littorale occupées par au moins un individu juvénile (à gauche en rouge) et au moins un individu adulte (à droite en bleu) lors des campagnes de juillet, août, septembre et octobre.

La température de l'eau a varié entre les 4 campagnes de 16.4 à 24.5 °C. La pente était étroitement reliée au type de substrat et à la présence d'ombrage. Par conséquent, la pente n'a pas été utilisée dans les analyses multivariées. Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 75 % de la variabilité totale de la matrice environnementale (respectivement 45 et 30 %) (Figure 34).

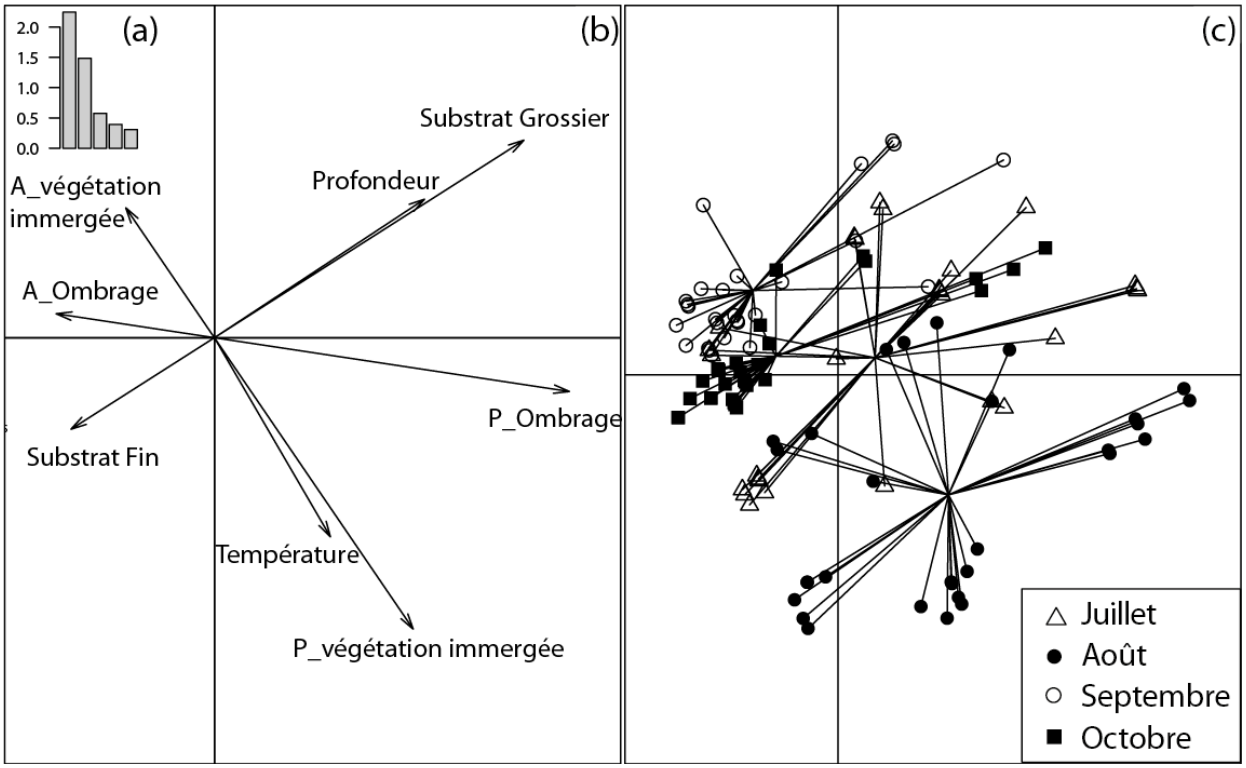


Figure 34 : Position des variables environnementales sur les deux premiers axes de l'ACP effectué sur les caractéristiques environnementales des 120 stations. (a) Représentation des valeurs propres (b) Les variables environnementales sur les axes 1 et 2 (c) Les points d'échantillonnage regroupés par mois sur les axes 1 et 2

Le premier axe exprime un gradient hydromorphologique associé au gradient d'ombrage. Il oppose les stations profondes, ombragées et aux substrats grossiers aux stations avec des substrats fins et une absence d'ombrage. Le deuxième axe sépare les stations en fonction du gradient de température et de la présence ou non de végétation immergée (Figure 34). Les conditions environnementales montrent une dérive temporelle ; l'inertie inter mois est de 34 % (test de permutation, p = 0.001). Le premier plan de l'ACP révèle des conditions particulièrement contrastées entre les mois d'août et de septembre (Figure 34). Par contre, il montre également une forte proximité des caractéristiques environnementales des stations de septembre et octobre comparées à celles des mois de juillet et d'août. Cependant, quelques rares stations ont encore un substrat grossier avec présence d'ombrage en septembre et octobre.

Le premier plan de l'ACP sur la matrice faunistique explique 40 % de l'inertie totale (Figure 35). L'ordination des stades de développement montre deux gradients : les juvéniles sur le premier axe et les adultes sur le deuxième axe. L'orthogonalité relative des axes indique que les occurrences des juvéniles et des adultes ne sont pas liées (Figure 35). Contrairement aux conditions environnementales, aucune différence temporelle dans les occurrences d'espèces n'a été observée, l'inertie inter mois est faible (4.3%, test de permutation p = 0.01) (Figure 35).

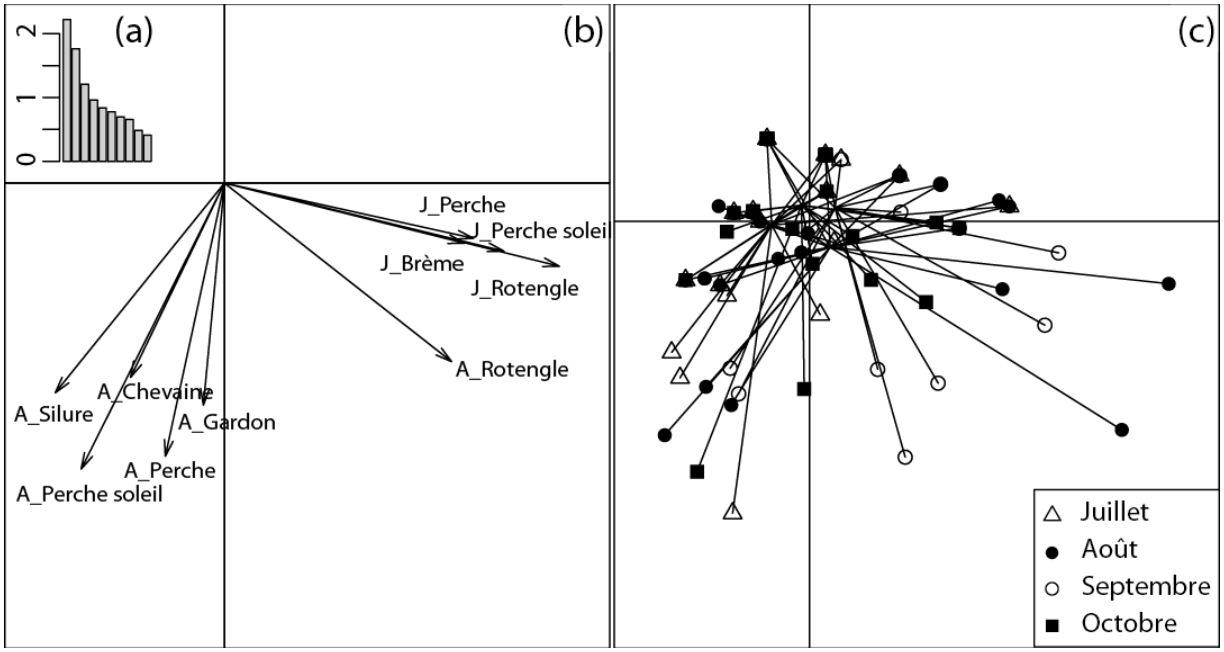


Figure 35 : Résultats de l'ACP effectuée sur les 120 stations de pêche. (a) Représentation des valeurs propres (b) Les espèces sur les axes 1 et 2 (c) Les points d'échantillonnage regroupés par mois sur les axes 1 et 2

Les relations entre les conditions environnementales et les occurrences des espèces diffèrent entre les mois. Les plus faibles relations sont observées en juillet et en octobre avec respectivement un RV de 0.27 et 0.18 (tests de Monte-Carlo, $p < 0.01$ et > 0.05 respectivement). Par contre, les plus fortes relations sont observées en août et septembre avec respectivement un RV de 0.42 et 0.35 (test de Monte-Carlo, $p = 0.001$). Ces résultats sont renforcés par la co-inertie. Pour chaque mois, le premier plan de la co-inertie explique plus de 87 % de l'inertie totale (87.2 – 93.5 %). Les projections simultanées des matrices environnement et espèces sur le premier plan de la co-inertie confirment la forte proximité (point à la base des flèches) des caractéristiques environnementales des sites des mois de septembre et octobre comparées à celles de juillet et août (Figure 36). Ces projections permettent d'identifier les sites avec une forte concordance entre la composition en espèces et les conditions environnementales (flèches courtes). De plus, elles isolent les sites présentant

une forte disparité entre la composition en espèces et les conditions environnementales (flèches longues). A l'exception de quelques stations, en août et septembre, la base et l'extrémité de chaque flèche sont proches ce qui révèle une relation étroite entre la composition en espèces et les conditions environnementales. Par contre, pour juillet et octobre, des flèches relativement distantes au départ se terminent au même point. Cette observation signifie que des stations avec des conditions d'habitats très différentes ont des compositions en espèces très similaires. En septembre et octobre, quelques stations se différencient aussi bien du point de vue des conditions environnementales (substrat grossier avec présence d'ombrage) que de la compositions en espèces.

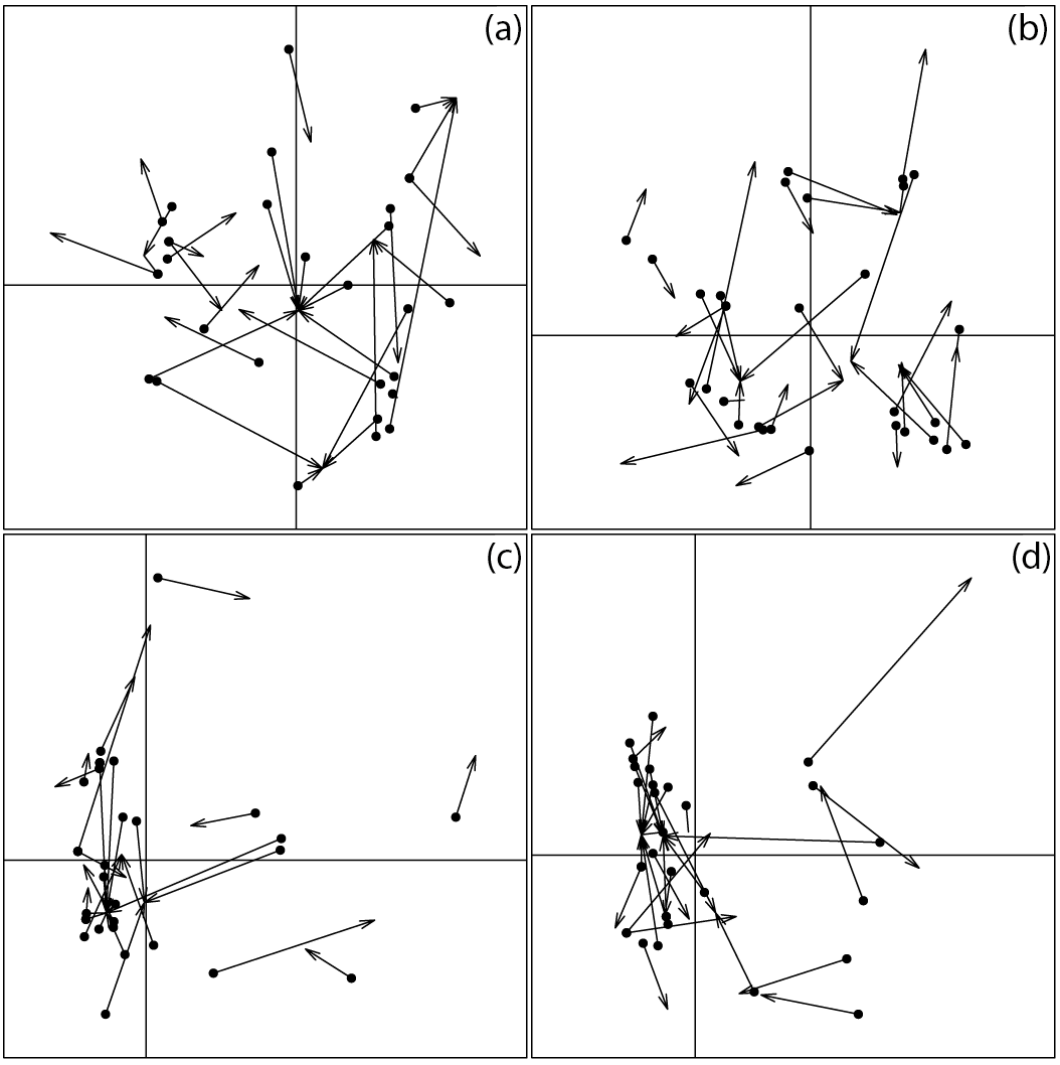


Figure 36 : Résultats de l'analyse de co-inertie entre le tableau de variables environnementales et le tableau biologique : positions des stations dans le plan 1-2 de la co-inertie ; les points à la base des flèches indiquent la position vue à travers l'environnement et l'extrémité de la flèche indique la position vue à travers la composition de la communauté piscicole ; (a) juillet (b) août (c) septembre (d) octobre

4. Discussion

Après une description de la communauté piscicole (juvénile et adulte) observée en zone littorale, nous avons étudié l'effet de la variabilité temporelle des conditions environnementales, induites par les variations du niveau de l'eau, sur la composition de cette communauté. La communauté de juvéniles observée au sein de la zone littorale de cette retenue est structurée spatialement, avec une influence significative de la rive. La rive droite est davantage fréquentée, en particulier dans la partie intermédiaire de la retenue. Ces observations peuvent s'expliquer par des différences de conditions environnementales (Lewin, Okun *et al.* 2004). Le secteur est composé de plages de sable ou de vase sur pente faible exposées Sud avec de la végétation immergée (herbacées et hélophytes). Ces caractéristiques physiques sont connues pour être particulièrement favorables aux juvéniles (Duncan and Kubecka 1995; Matena 1995; Rossier, Castella *et al.* 1996; Jurajda and Regenda 2004). La végétation offre de bonnes conditions de protection contre les prédateurs (Werner, Gilliam *et al.* 1983; Savino and Stein 1989). L'exposition Sud et la faible profondeur fournissent des conditions thermiques particulièrement favorables à leur croissance (Allen 1982; Cerri 1983). La communauté d'adultes ne montre pas de nette structuration spatiale au sein de la zone littorale. Ces individus sont observés dans l'ensemble des secteurs de la retenue, aussi bien en amont qu'en aval et la rive gauche autant que la rive droite.

Lors d'un abaissement du niveau de l'eau, l'évolution des caractéristiques physiques des habitats observées sur les stations de pêche montre une tendance similaire à celle observée à l'échelle de l'ensemble de la zone littorale de la retenue (Partie 1). Dès lors que le niveau de l'eau baisse, les conditions d'habitats ont tendance à devenir de plus en plus homogènes et le degré de complexité structurel à diminuer. En dépit du déclin de la complexité structurelle de la plupart des stations, quand le niveau d'eau est inférieur de 1 m en dessous de la cote moyenne annuelle, quelques stations isolées avec un substrat grossier et la présence d'ombrage sont tout de même présentes. Ces stations constituent alors la seule source de refuge disponible pour les poissons (Fischer and Ohl 2005) ce qui pourrait peut-être expliquer qu'une communauté piscicole spécifique y soit associée. Les habitats avec un substrat grossier ont un rôle de refuges dans les retenues soumises à marnage. Gasith et al. (2000) ont montré que la richesse, l'abondance et la biomasse de poissons augmentent dans ces habitats lors de l'élévation du niveau de l'eau car davantage de poissons et des poissons de plus grande taille sont alors attirés dans ces habitats.

Finalement, contrairement à ce qui était attendu, la communauté piscicole de la zone littorale de cette retenue ne répond pas à l'homogénéisation des conditions d'habitats, induite par l'abaissement du niveau de l'eau, en devenant elle-même plus homogène. Le lien entre l'environnement et la composition de la communauté piscicole observé en zone littorale a évolué au cours des 4 mois d'étude. Il a varié d'un niveau faible pour les conditions de niveau d'eau les plus hautes et les plus basses à un niveau élevé pour les conditions intermédiaires. La relation entre la diversité des conditions d'habitats et la composition des assemblages n'est donc pas prononcée. La variabilité temporelle des conditions environnementales (changement de la disponibilité des habitats) induite par les variations de niveau d'eau semble avoir eu une plus grande influence sur la composition des communautés que la diversité de l'habitat comme prédit par la théorie de *l'habitat templet* (Townsend and Hildrew 1994).

Notons enfin, que d'un point de vue méthodologique, l'utilisation de la pêche électrique sur la retenue a permis un échantillonnage des poissons dans l'ensemble des milieux présents en rives y compris dans les habitats complexes, où il est difficile d'échantillonner à la senne ou aux filets maillants (Gelwick and Matthews 1990). De plus, il a permis d'échantillonner les individus juvéniles et les jeunes adultes (adultes de taille inférieure à 250 mm). La ségrégation spatiale entre ces deux groupes d'individus mise en évidence ici confirme un pattern de distribution connu en milieu lacustre (Duncan and Kubecka 1995; Fischer and Eckmann 1997) et notamment dans les retenues (Matena 1995; Brosse, Grossman *et al.* 2007). Cependant, cette technique a présenté des limites. Les abondances d'individus adultes capturées ont été généralement faibles à cause de leur grande capacité d'évitement et de l'efficacité réduite de la pêche électrique causée par la faible conductivité. Des méthodes alternatives devraient être employées pour acquérir ces données d'abondances et ainsi compléter les données de présence/absence. Par exemple, l'emploi de sennes sur les zones de plage pourrait être envisagé (Benson and Magnuson 1992; Pierce, Rasmussen *et al.* 1993; Reyjol, Fischer *et al.* 2005). Par ailleurs, la composition de la communauté littorale est connue pour varier au cours du cycle journalier (Copp and Jurajda 1993; Kubecka 1993). L'échantillonnage n'ayant pu être effectué de nuit, nos résultats sont valables uniquement dans un contexte diurne.

Partie 4 : Comportement individuel



1. Introduction

Après avoir analysé comment le marnage impactait le lien entre les habitats littoraux et la composition de la communauté piscicole associée, nous nous sommes intéressés à l'influence de trois paramètres environnementaux (marnage, température et photopériode) sur le comportement individuel de trois espèces dans l'ensemble de la retenue. Les fluctuations environnementales peuvent influencer les stratégies comportementales mises en œuvre par les poissons et entraîner (1) un changement de localisation dans le milieu modifiant leur distribution spatiale et (2) un mouvement dans l'espace disponible. La distribution spatiale des poissons n'est pas aléatoire dans l'espace mais suit des patrons particuliers, en fonction de l'échelle d'observation (Levin 1992; Chave 2013). L'étude de la distribution spatiale est cruciale pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes de façon générale (Rosenzweig 1991; Hayes, Ferreri *et al.* 1996; Kalikhman, Yacobi *et al.* 2003) et pour évaluer plus spécifiquement le rôle joué par les fluctuations environnementales. Le mouvement est l'une des principales options disponibles pour les poissons pour répondre aux changements des conditions environnementales. Ainsi, le suivi de l'incidence des fluctuations environnementales sur le comportement individuel est régulièrement étudié via l'analyse du niveau d'activité décrit à partir des distances minimales parcourues et des aires d'activité (Jepsen, Koed *et al.* 1999; Jacobsen, Berg *et al.* 2002; Zamora and Moreno-Amich 2002; Baktoft, Aarestrup *et al.* 2012). L'activité correspond, selon l'échelle spatio-temporelle, au domaine vital, à l'aire d'activité saisonnière, à l'activité journalière et à l'activité horaire (Figure 37).

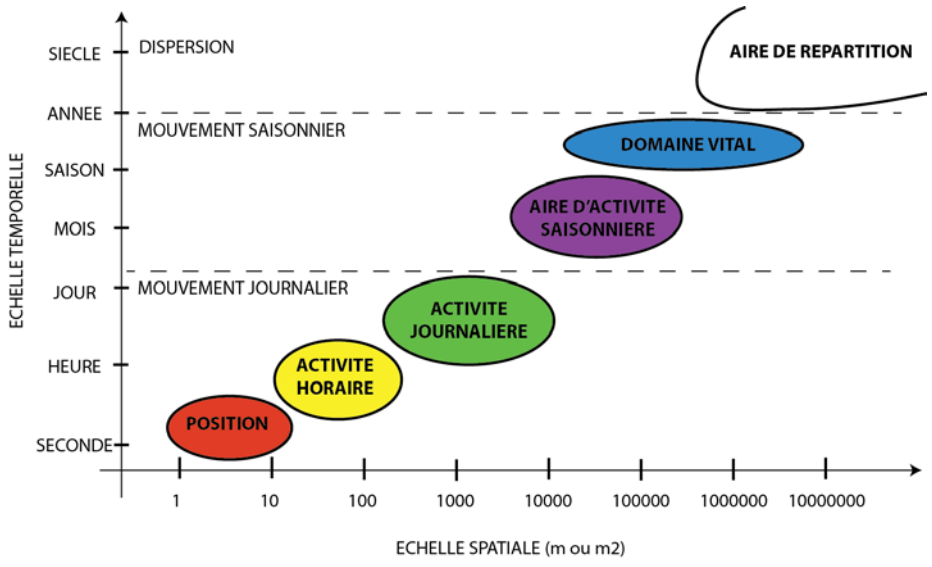


Figure 37 : Hiérarchie spatio-temporelle de la sélection des ressources chez les poissons (adapté de (Frissel, Liss *et al.* 1986; Bayley and Li 1992; Lévêque 1995; Schmutz and Jungwirth 1999; Habersack 2000))

Avant de présenter les résultats obtenus sur le comportement individuel, il nous a paru opportun de décrire de façon détaillée la méthode utilisée et les données retenues pour les analyses.

La présentation des résultats débute par les performances techniques obtenues sur ce site. Ce travail a fait l'objet de la seconde publication de la thèse (ANNEXE III) et les principaux résultats sont repris ici.

Ensuite, les changements saisonniers de la distribution spatiale des 3 espèces piscivores (au stade géniteur) sont décrits. Puis, l'analyse de l'incidence des fluctuations environnementales (marnage, température, photopériode) sur la fréquentation de la zone littorale est présentée. La fréquentation de la zone littorale est supposée particulièrement structurée par la température de l'eau au cours du cycle annuel et par la photopériode au cours du cycle journalier. Malgré tout, on s'attend à ce que les paramètres hydrologiques influencent la fréquentation de la zone littorale : une hausse de la cote devrait entraîner une augmentation de la fréquentation de la zone littorale, car de nouveaux habitats plus diversifiés sont alors disponibles.

Le travail se poursuit par une description des changements saisonniers de l'activité puis par l'analyse du rôle des facteurs environnementaux sur l'activité journalière. La température de l'eau est supposée être le paramètre majeur structurant la variabilité temporelle de l'activité au cours du cycle annuel. Néanmoins, l'homogénéisation des habitats induite par l'abaissement du niveau de l'eau pourrait se répercuter sur le niveau d'activité des poissons dont la mobilité pourrait augmenter (recherche de nouveaux habitats clés).

Enfin, les patrons de distribution spatiale et d'activité observés au cours du cycle journalier sont présentés. Les 3 espèces sont alors supposées montrer de nets patrons nycthéméraux.

2. Matériel et Méthode

2.1. Le protocole

2.1.1. Choix de la technique et principe

Un large éventail de méthodes permet actuellement d'étudier le comportement des poissons au sein des environnements d'eau douce (Lucas and Baras 2000) (Figure 38). Le choix d'une méthode est étroitement dépendant de l'objectif de l'étude, du milieu, de la

précision de la mesure désirée, de la durée souhaitée de l'étude, du nombre de poissons à suivre et du budget à disposition (Lucas and Baras 2000)(Lucas and Baras 2000)(Lucas and Baras 2000)(Lucas and Baras 2000)(Lucas and Baras 2000)(Lucas and Baras 2000)(Lucas and Baras 2000)(Lucas and Baras 2000)(Lucas et Baras. 2000).

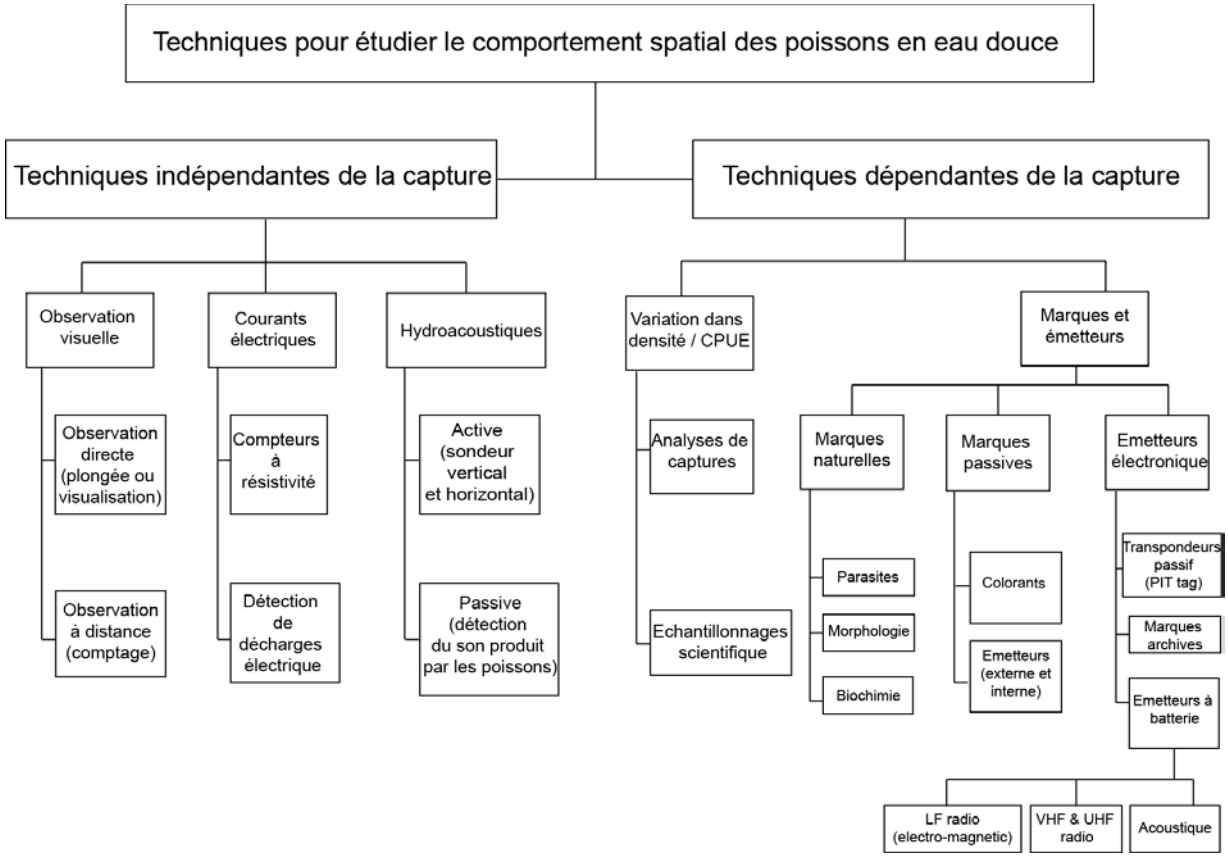


Figure 38 : Classification des méthodes disponibles pour déterminer le comportement des poissons en eau douce (adapté de l'ouvrage de Lucas et Baras, 2000)

L'étude comportementale des poissons a beaucoup progressé suite au développement des émetteurs électroniques (Trefethen 1956; Stasko and Pincock 1977; Baras 1991; Winter 1996). Les émetteurs passifs (ou PIT tag pour « Passive Integrated Transponders »), les marques archives et les émetteurs à batteries (VHF radio et acoustique) constituent les trois grands groupes d'émetteurs électroniques disponibles à l'heure actuelle. Chacun d'entre eux présente un principe de fonctionnement propre ainsi que des avantages et des inconvénients (Tableau 9).

Tableau 9 : Synthèse des principes de fonctionnement ainsi que des avantages/inconvénients des différents types d'émetteurs électroniques (informations extraites de Lucas et Baras, 2001)

	Principe de fonctionnement	Les avantages	Les inconvénients
Transpondeurs passifs (ou PIT-TAG)	Signal d'identification émis lorsque le PIT-TAG est interrogé par une antenne fixe ou mobile	Durée de vie supérieure à la durée de vie du poisson et rétention proche de 100% ; Faible taille et faible coût ; Equipement des poissons facilité.	Faible portée de réception Inadaptés aux milieux profonds.
Marques archives	Enregistrent les paramètres environnementaux du milieu (température, lumière, etc.), physiologiques de l'individu ou comportementaux (accéléromètres, pression hydrostatique etc.)	Durée de vie élevée ; Installation en externe ou interne ; Stockage important ; Positionnement possible si l'animal fréquente la surface ; Emetteurs POP-UP peuvent se détacher du poisson après une durée définie et les données peuvent être transmises à distance à un satellite ARGOS.	Coût élevé ; Grande taille des émetteurs ; La récolte des données peut dépendre de la recapture ; Reconstruction des déplacements nécessite une bonne connaissance des paramètres environnementaux.
Emetteurs VHF Radio	Réception d'un signal radio émis par un émetteur avec antenne aérienne ou immergée, fixe ou mobile.	Suivi des individus possible à large échelle ; Adapté aux milieux peu profonds à faible conductivité ; Installation en externe ou interne.	Coût élevé des émetteurs et des stations réceptrices ; Durée de vie limitée ; Lourd investissement de terrain.
Emetteurs acoustique	Signal acoustique réceptionné par hydrophone immergé.	Installation en externe ou interne ; Les récents systèmes de positionnement permettent de réaliser un suivi à une échelle fine (ordre du mètre) de plusieurs individus simultanément.	Non adaptés aux milieux peu profonds ; Coût élevé des émetteurs et des stations réceptrices ; Durée de vie limitée.

La détection des signaux acoustiques (habituellement de fréquence 30-300 KHz) nécessite un hydrophone immergé dans l'eau tandis que les signaux VHF radio (habituellement de fréquence 30-170 MHz) peuvent être détectés par une antenne immergée ou aérienne ce qui permet un suivi à partir d'une berge, d'un bateau ou d'un avion (Lucas and Baras 2001). Les signaux acoustiques et radio sont affectés par les paramètres environnementaux tels que la profondeur, la vitesse du courant, la conductivité, la topographie du fond, la température ou le bruit ambiant (Winter 1996; Lucas and Baras 2001). Par exemple, la portée des ondes radio tend à augmenter lorsque la conductivité diminue. Le radiopistage est préféré dans les rivières, ruisseaux, étangs et lacs peu profonds (habituellement de profondeur inférieure à 5 m) et à conductivité inférieure à 500 µS/cm. Par contre, dans les rivières, plans d'eau profonds, ou à forte conductivité, la méthode acoustique est nettement plus appropriée (Lucas and Baras 2001).

La localisation en direct d'individus équipés d'émetteurs acoustiques ou radio passe par le suivi de la ligne du plus fort signal. Le positionnement horizontal est, dans ce cas, obtenu par triangulation grâce à l'utilisation d'un hydrophone mobile immergé ou d'une antenne directionnelle. Cette méthode de positionnement dite « active » ne permet pas de réaliser un suivi des animaux à une fréquence élevée au cours d'une longue période. De plus, la précision des localisations est fortement dépendante des conditions du milieu et de la méthode de positionnement. Les améliorations récentes dans les stations acoustiques fixes et les algorithmes de positionnement permettent désormais de suivre des individus dans une zone instrumentée. Elles permettent de calculer les positions des individus à une fréquence très élevée (jusqu'à toutes les secondes). Les performances des principaux systèmes de positionnement ont été évaluées récemment : HTI® (Bergé, Capra *et al.* 2012), Lotek® (Niezgoda, Benfield *et al.* 2002) et VEMCO® (Espinoza, Farrugia *et al.* 2011).

Une très grande portée de détection des ondes radio a été observée sur la retenue des Bariousses à cause de la très faible conductivité (validée par des tests *in situ* en janvier 2011). Le radiopistage n'a pas offert de performances satisfaisantes pour cette étude (erreur de positionnement trop importante). La profondeur moyenne de la retenue (7 m) et sa taille modeste (82 ha), ont conduit à opter pour l'utilisation d'une méthode acoustique. De plus, avec le développement récent des nouvelles technologies de positionnement, cette technique offre la possibilité de réaliser un suivi des poissons en continu à une échelle fine (ordre du mètre) dans une zone instrumentée (rive comprise). La technologie de positionnement développée par VEMCO, le « VEMCO Positioning System (VPS) » a été utilisée. Elle permet

de fournir des positions à une échelle fine pour plusieurs individus suivis simultanément au sein de grands volumes (VEMCO Division 2008; Smith 2013; VEMCO Division 2013). Une position VPS peut être calculée par triangulation lorsque l'émission d'un émetteur est détectée par un minimum de 3 hydrophones synchronisés temporellement (Figure 39) (VEMCO Division 2008; Smith 2013).

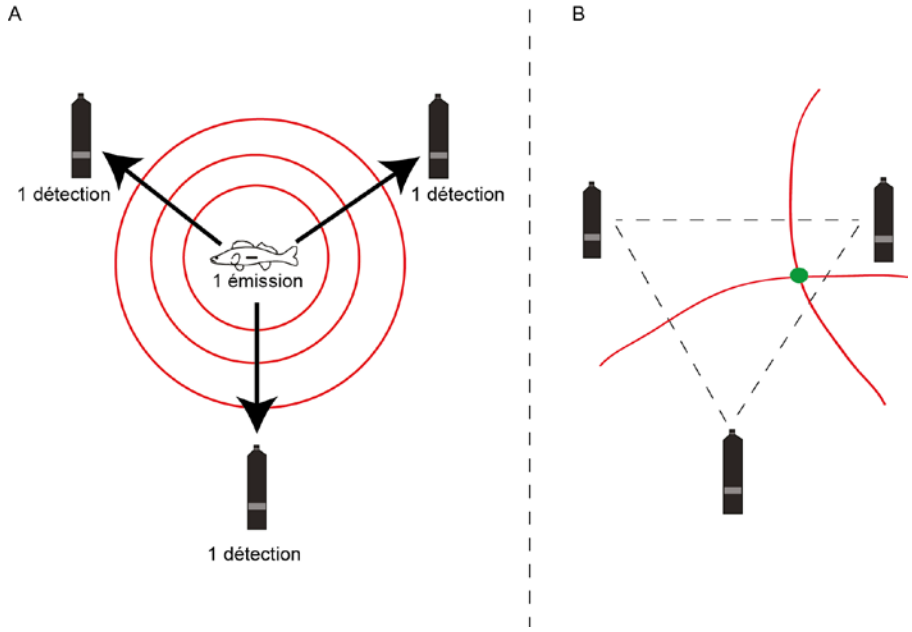


Figure 39 : Schéma de principe du système de positionnement VPS (A : une émission détectée par 3 hydrophones et B : une position à l'intersection de deux hyperboles) (adapté de VEMCO. 2008)

Le système VPS est basé sur le principe du « positionnement hyperbolique », aussi connu sous le nom de « positionnement par différence de temps d'arrivée » (TDOA pour « time-difference-of-arrival ») (Figure 39). Cette technique repose sur la conversion des différences de temps d'arrivée à 3 hydrophones en différences de distance, en tenant compte de la vitesse du son dans l'eau. Le principe est identique à celui utilisé dans divers systèmes de navigation comme le LORAN[26]-C ou le GSM[27]. L'algorithme de positionnement VPS utilise la profondeur de l'émetteur. L'utilisation d'un émetteur équipé d'un capteur de pression peut fournir la profondeur du poisson car la pression hydrostatique[28] est convertie en hauteur d'eau au-dessus du poisson (Winter 1996). Lorsque les émetteurs ne sont pas équipés de capteur de pression, la profondeur utilisée est une estimation, donnée par le client, de la profondeur moyenne du poisson lors de la période de suivi.

[26] LOng RAnge Navigation, c'est un système hauturier de radionavigation
[27] Global System for Mobile communication
[28] Pression hydrostatique = (profondeur * densité de l'eau) / 10

Les performances théoriques du système de positionnement VPS, décrites à partir de la marge d'erreur, ont été évaluées par VEMCO à l'aide d'un logiciel de simulation. Elles sont étroitement liées à la configuration du réseau d'hydrophones (Espinoza, Farrugia *et al.* 2011; Smith 2013) (Figure 40).

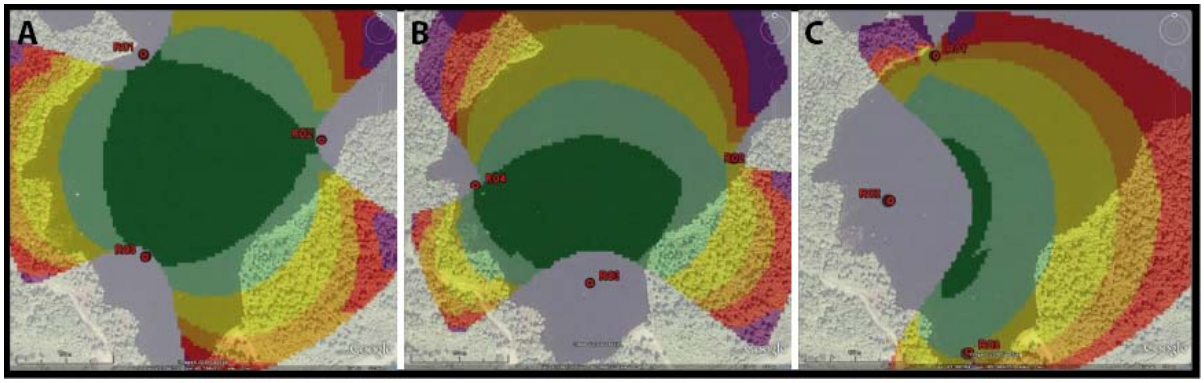


Figure 40 : Performances théoriques du VPS selon différentes configurations d'hydrophones (adapté de Smith, 2013)

Dans le cas d'un triangle équilatéral d'hydrophones, la zone présentant les meilleures performances, ici colorée en vert foncé, représente l'essentiel de la surface du triangle (Figure 40). Les régions colorées ici en vert clair, jaune, orange, rouge et violet constituent les zones où les performances diminuent graduellement. Dans les secteurs non colorés, le positionnement unique est impossible. Les performances évoluent dès lors que la configuration du réseau change. Par exemple, si un angle atteint 100°, alors la zone ayant la meilleure performance se rétrécit et la zone d'ombre s'étend comparé à l'exemple précédent. Le phénomène s'accentue encore davantage dès lors qu'un angle atteint 130°.

Six éléments sont nécessaires pour le déploiement du système VPS (Figure 41) :

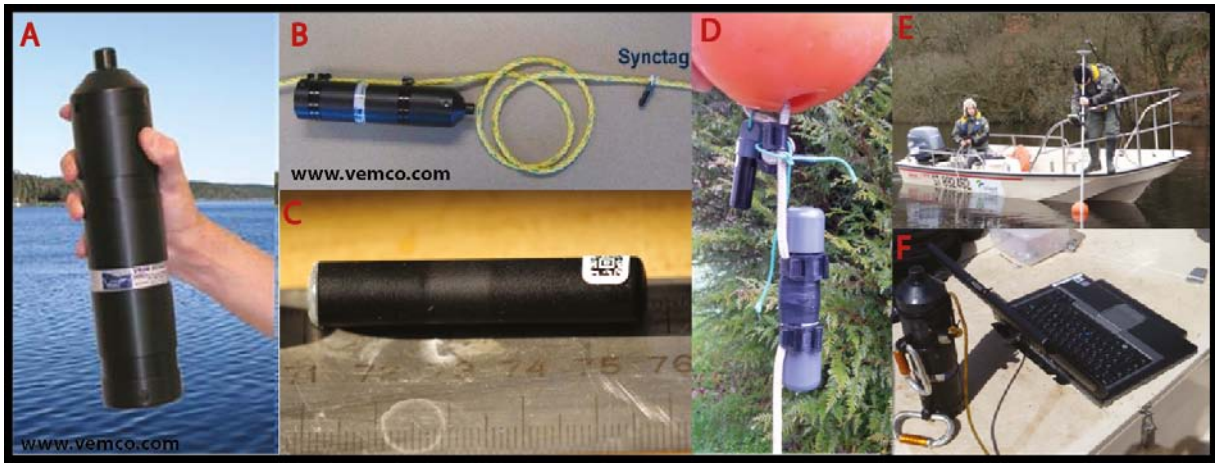


Figure 41 : Photographies des différents éléments indispensables au déploiement du système VPS : hydrophone (A), synctag (B), émetteur pour les animaux aquatiques (C), enregistreur de température (D), GPS différentiel (E) et ordinateur (F)

- **Eléments fixes :**

  - hydrophones : le système VPS nécessite des hydrophones autonomes de type VR2W-69 KHz ou VR2W-180 KHz. Un VR2W peut enregistrer des détections à la résolution de la milliseconde mais son horloge interne dérive dans le temps.

  - émetteurs de synchronisation ou synctags : les synctags sont des émetteurs acoustiques codés, comparables à ceux dont les poissons sont équipés. Ils transmettent un message incluant un identifiant unique permettant l'identification spécifique de l'émetteur. Ils doivent être impérativement fixés au-dessus de chaque hydrophone ainsi qu'en des positions de référence. Ils sont utilisés par VEMCO lors du post-traitement pour corriger le temps indiqué par les hydrophones, évaluer les éventuels déplacements des hydrophones (glissement, lignes de pêche etc.) et suivre l'évolution de l'erreur de positionnement. Il est primordial que les synctags soient constamment détectés par les hydrophones. Dès lors qu'un hydrophone n'est pas synchronisé avec un autre hydrophone, il ne peut pas être utilisé pour le positionnement. Le délai d'émission moyen recommandé pour ces synctags est de 10 min.

  - enregistreurs de température : le suivi de la température de l'eau est requis pour mesurer la vitesse du son dans l'eau. Pour cela, les enregistreurs doivent être placés de manière à refléter la distribution horizontale et verticale de la température du site d'étude.

- **Eléments mobiles**

  - émetteurs pour les animaux aquatiques : les émetteurs sont codés. Le choix du modèle d'émetteur est dépendant du poids, de la puissance souhaitée et de la fréquence des hydrophones. Ils peuvent contenir des capteurs mesurant la température de l'eau, la pression hydrostatique ou encore l'accélération. Le délai d'émission choisi doit être cohérent avec la densité d'émetteurs (synctags y compris) afin d'éviter les collisions[29] excessives.

- **Matériels annexes**

  - GPS : la résolution des positions géographiques associées aux hydrophones et aux synctags doit être au moins de 5 décimales. Il est conseillé d'employer un GPS différentiel pour avoir une précision centimétrique.

  - ordinateur avec le logiciel VUE, fourni par VEMCO : il est utilisé pour le paramétrage des hydrophones et le téléchargement des données enregistrées.

[29] Des collisions entre les ondes acoustiques sont observées lorsque les émissions simultanées sont trop nombreuses ; l'hydrophone n'est alors pas en mesure d'identifier le signal.

2.1.2. *La mise en œuvre du système de positionnement VPS*

Notre étude a été décomposée en différentes étapes menées soit sur le terrain (étapes 1, 3 et 4), soit au laboratoire (étapes 2, 5, 6 et 7) (Figure 42).

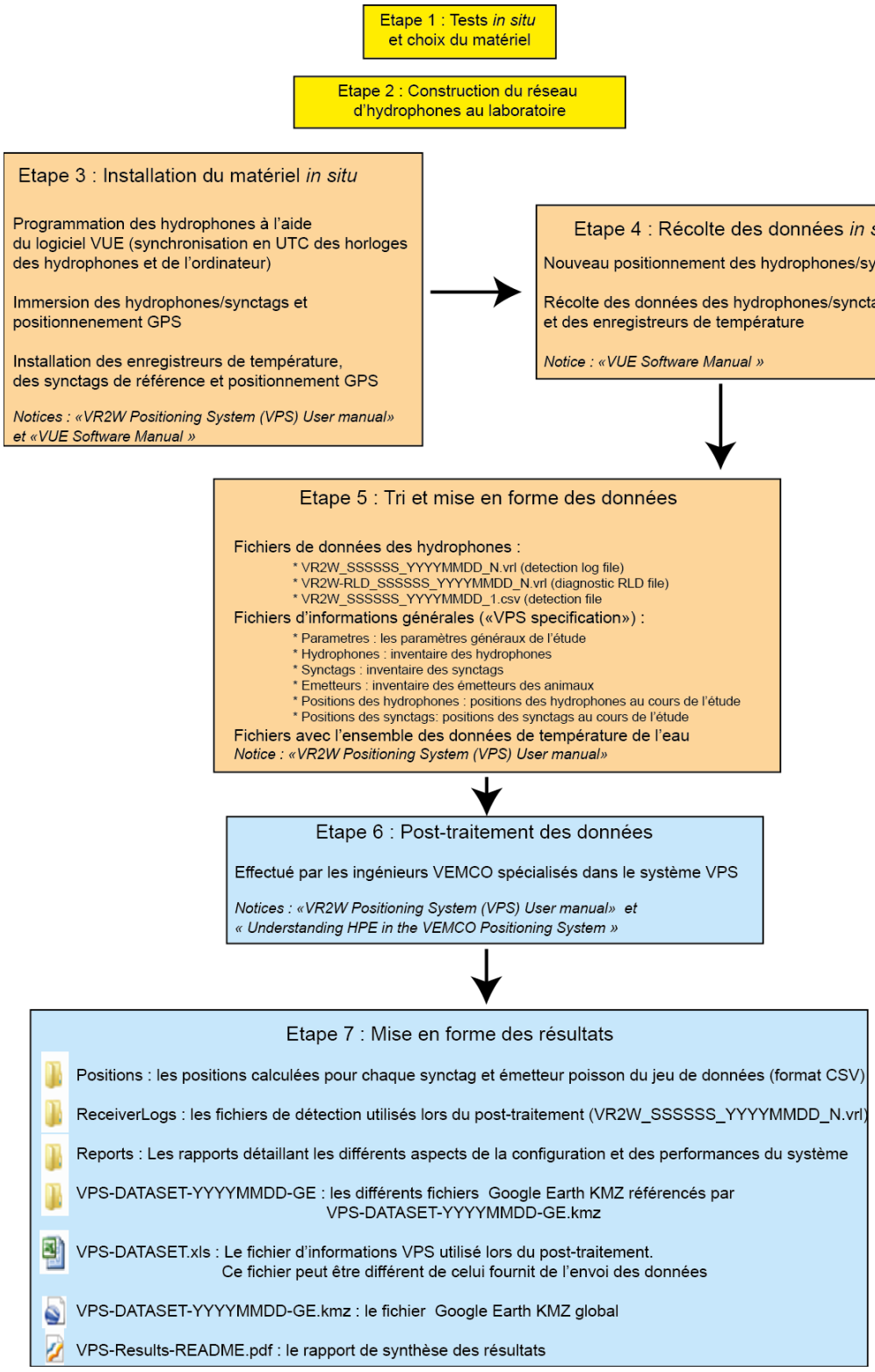


Figure 42 : Synthèse des différentes étapes d'une étude VPS (en jaune, les étapes menées en collaboration entre le client et VEMCO, en orange, les étapes réservées au client, en bleu, les étapes réservées à VEMCO)

Lors du post traitement, VEMCO associe à chacune des positions VPS calculées (synctags y compris) un ensemble de paramètres descriptifs (Tableau 10).

Tableau 10 : Détails des paramètres associés à chacune des positions VPS

Champs	Description
TRANSMITTER	Identifiant de l'émetteur (version courte)
DETECTEDID	Identifiant de l'émetteur (version longue)
DATETIME	Temps en UTC au format YYYY-MM-DD HH:MM:SS
X	Coordonnée X projetée sur une grille métrique interne
Y	Coordonnée Y projetée sur une grille métrique interne
D	Profondeur utilisée pour calculer la position (m). Il s'agit soit de la pression hydrostatique issue du capteur de pression, soit, si ce dernier n'est pas disponible, de l'estimation de la profondeur moyenne présumée du poisson durant l'étude
LAT	Latitude de la position en coordonnées géographiques (dérivé de X)
LON	Longitude de la position en coordonnées géographiques (dérivé de Y)
N	Nombre de triangles d'hydrophones utilisés pour le calcul de la position finale pondérée
HPE	Erreur de positionnement horizontale (sans unité) associée à chaque position d'émetteur (synctag y compris). Mesure relative de la sensibilité d'une position calculée correspondant à l'erreur de mesure des temps d'arrivée des émissions jusqu'aux récepteurs. Une position calculée avec une HPE élevée fournit moins d'informations sur la position de l'animal qu'une position avec une HPE faible.
HPEm	Erreur de positionnement horizontale calculée seulement pour les synctags. Elle correspond à la distance horizontale en mètre entre la position VPS calculée et la position réelle (c'est-à-dire la position mesurée avec un GPS)
TEMP	Température de l'eau enregistrée par le capteur s'il est présent (°C)
DEPTH	Profondeur déduite de la pression hydrostatique enregistrée par le capteur (m) (précision 2.5 m et résolution 0.22 m). Le capteur est calibré *in situ* pour tenir compte de la pression atmosphérique observée
ACCEL	Accélération enregistrée par le capteur s'il est présent (m/s^2)
DRX	Liste de tous les identifiants des hydrophones ayant détecté l'émission
URX	Liste de tous les identifiants des hydrophones ayant été utilisés pour le calcul de la position finale. La position finale est la moyenne pondérée des positions calculées à partir des groupes de trois récepteurs présents dans cette liste.

Ces différentes étapes ont été mises en œuvre dans le cadre de cette étude mais seules les étapes 1 à 4 sont particulièrement détaillées ici :

- **Les tests *in situ* (Etape 1)**

Les performances du matériel de télémétrie acoustique sont fortement dépendantes des caractéristiques du site d'étude. Des tests préalables *in situ* ont été effectués les 25 et 26 octobre 2011 (température de l'eau de 13°C sans stratification thermique). Le premier objectif était d'évaluer, en conditions stationnaires en zone pélagique, les distances de détection de deux types d'émetteurs, le V7-4L (1.8 g, 22.5 mm, délai d'émission de 20 sec, positionnement 2D) et le V9P-2L (6.3 g, 46 mm et délai d'émission de 20 sec, positionnement 3D). Pour cela, ces deux émetteurs étaient maintenus en position stationnaire à 5 distances croissantes connues d'un ensemble de 4 couples hydrophones VR2W 69 KHz / synctags V13-1L (11 g et 36 mm, délai d'émission de 500 – 700 sec). Dans ces conditions environnementales, les distances moyennes (+/- SD) de détection obtenues sur ce site pour les émetteurs V7-4L et V9-2L ont été respectivement de 260 m +/- 80 m et de 340 m +/- 90 m. Ensuite, des tests supplémentaires ont visé à évaluer l'incidence de la configuration du réseau d'hydrophones sur les performances. Pour cela, les deux modèles d'émetteurs, positionnés à 1 m de profondeur, ont été déplacés dans différentes configurations de réseau. Les performances ont été évaluées à partir du nombre de positions calculées. Ces tests ont montré que, comme attendu, les meilleures performances étaient obtenues lorsque les triangles d'hydrophones se rapprochaient de la forme équilatérale. Les résultats de ces tests *in situ* ont permis de choisir les modèles de matériel VEMCO les mieux adaptés aux caractéristiques de ce site. Le choix d'utiliser des hydrophones VR2W 69 KHz et des synctag V13-1L a été validé. Les performances obtenues avec l'émetteur V9P-2L ont été considérées satisfaisantes. Par contre, celles obtenues avec l'émetteur V7-4L se sont avérées décevantes et le V8-4L, non testé, a été préféré sur les conseils de VEMCO (Tableau 11).

Tableau 11 : Caractéristiques des émetteurs utilisés

	Poids dans l'air (g)	Taille (mm)	Délai (seconde)	Durée de vie (jour)
V9P-2L	6.3	47	60-120 80-160	319 385
V8-4L	2	20.5	60-120 80-160	126 163

Finalement, ces tests ont plus particulièrement permis (1) d'estimer la distance inter hydrophones à ne pas dépasser (*i.e* 250 m) et (2) de confirmer la forme du réseau à favoriser (*i.e* triangles d'hydrophones équilatéraux) afin de maximiser les performances.

- **La construction du réseau d'hydrophones (Etapes 2 et 3) :**

Lors de la construction de chaque réseau d'hydrophones, VEMCO conseille de prendre en compte les distances entre les hydrophones les plus proches, leur arrangement spatial, la puissance des émetteurs utilisés et l'environnement immergé (VEMCO Division 2008). La construction de ce réseau d'hydrophones a reposé sur la volonté d'obtenir une couverture de détection quasi-totale (rive comprise) et une bonne précision de positionnement quel que soit le niveau de l'eau. La mise hors d'eau potentielle de certains hydrophones pourrait avoir lieu s'ils étaient installés dans des profondeurs trop faibles. La principale conséquence serait alors la diminution de la zone d'enregistrement. L'obligation de maintenir fixe un synctag au-dessus de chaque hydrophone et l'éventualité d'une mise hors d'eau ont conduit à la création de deux systèmes d'attache différents (Figure 43).

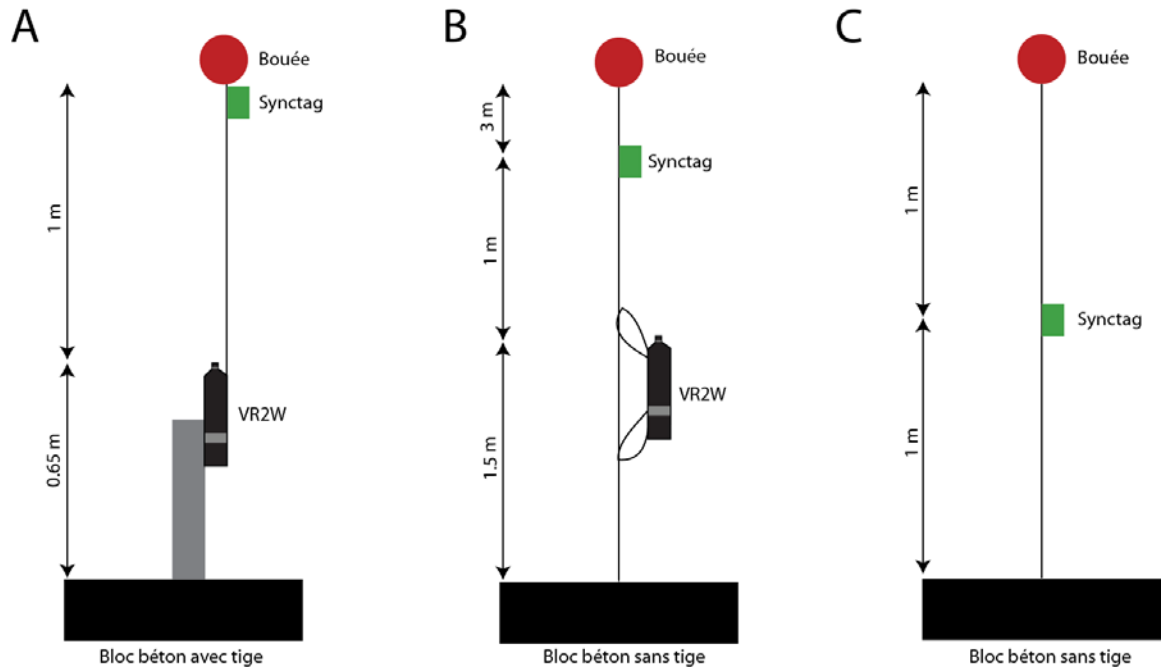


Figure 43 : Schéma des systèmes de fixation (A : système 1, B : système 2 et C : synctag de référence)

➢ Trente hydrophones ont été installés dans une hauteur d'eau maximale de 6.5 m (système 1). Dans ce cas, l'hydrophone a été fixé à une tige elle-même prise dans un bloc d'environ 20 kg (Figure 43) ; il est donc maintenu en position verticale quel que soit le niveau de l'eau. Une bouée, reliée à l'hydrophone à l'aide d'un cordage, permet de maintenir le synctag en position fixe, 1 m au-dessus de l'hydrophone.

➢ Dix hydrophones situés dans des profondeurs supérieures à 6.5 m, ne pouvaient pas être affectés par les variations normales du niveau de l'eau (système 2). Ils ont été fixés directement sur un cordage selon un système plus classique (Figure 43). L'hydrophone est

maintenu verticalement grâce à une bouée reliée à un bloc de 20 kg par un cordage et le synctag est fixé à 1 m au-dessus de l'hydrophone.

Les couples hydrophones/synctags ont été séparés de 150 m en moyenne (72 – 223 m) pour maximiser les performances (Figure 44).

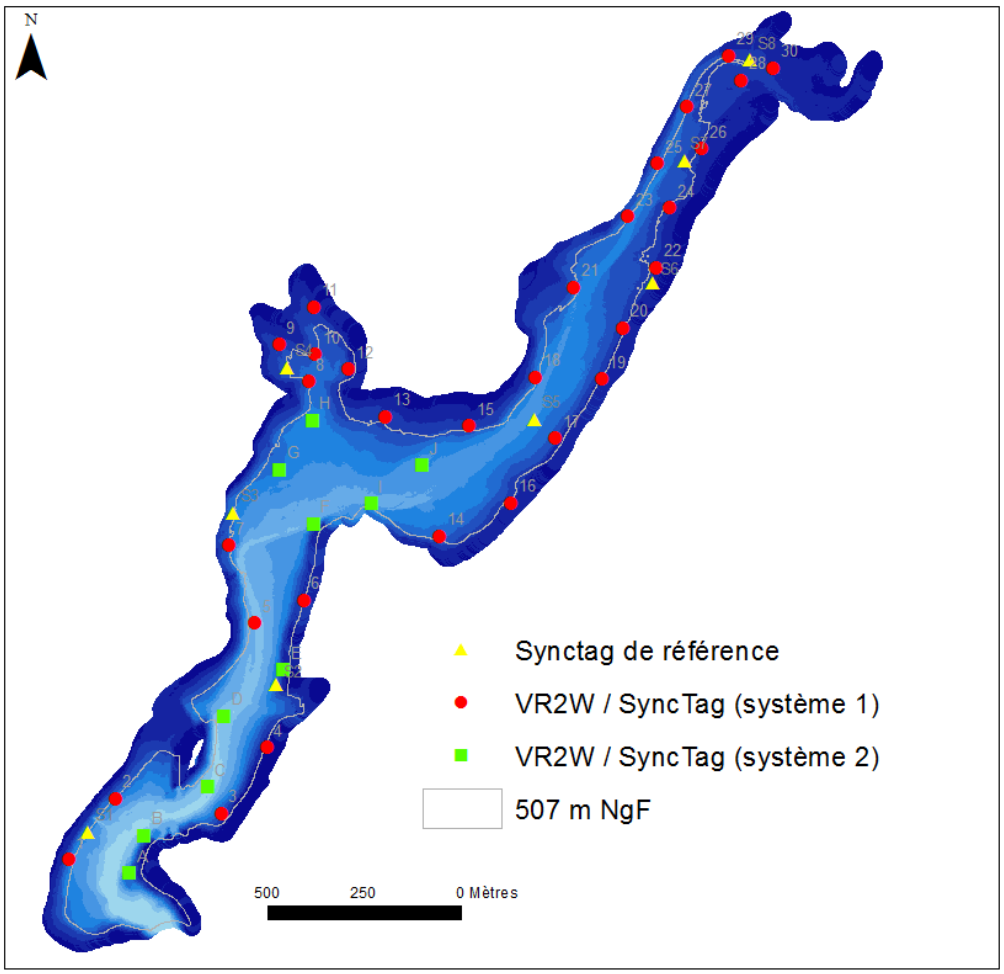


Figure 44 : Relevé bathymétrique de la retenue des Bariousses avec la localisation des couples hydrophones/synctags (systèmes 1 et 2) et des synctags de référence

Ce réseau a été complété par l'ajout de 8 synctags supplémentaires (émetteurs dits de « référence »), fixés selon un montage composé d'un bloc de béton, d'un cordage et d'une bouée (Figure 43).

La précision des positionnements des hydrophones/synctags constitue, avec la configuration du réseau d'hydrophones, le facteur clé des performances du VPS. Le positionnement des différents éléments constitutifs du réseau a ainsi été effectué à l'aide d'un GPS différentiel (dGPS) (Leica 1200®). Les conditions de terrain (*i.e* hydrophones situés en profondeur et positionnement effectué à partir d'une embarcation) ont permis d'atteindre une précision inférieure ou égale à 1 m. Enfin, 4 couples hydrophones/synctags (identifiants J, 24,

27 et 30) ont été équipés de 2 thermomètres enregistreurs NKE (près du fond et au milieu de la colonne d'eau). L'installation sur le site de l'ensemble du matériel, 40 hydrophones/synctags, 8 synctags de référence et 8 thermomètres enregistreurs a été réalisée entre le 18 et le 25 janvier 2012. Le système a été conçu et installé de façon à être le plus souvent invisible de la surface. Il s'agissait de limiter au maximum les risques de déplacement et de vandalisme.

- **La phase de récupération des données (Etape 4) :**

Le téléchargement des données de détection stockées dans les hydrophones a été réalisé par des plongeurs professionnels. Ils devaient détacher et remonter à la surface chaque hydrophone (Figure 45). Le matériel a été récupéré à 4 reprises : du 26 au 28 juin 2012, du 2 au 4 octobre 2012, du 15 au 17 janvier 2013 et du 28 au 30 mai 2013.



Figure 45 : La récupération des données contenues dans les hydrophones à l'aide de plongeurs professionnels

2.1.3. Le marquage des poissons

Les marquages des poissons qui ont eu lieu entre mi-mars 2012 et mi-avril 2013 (Figure 46) se sont déroulés selon plusieurs étapes (Figure 47).

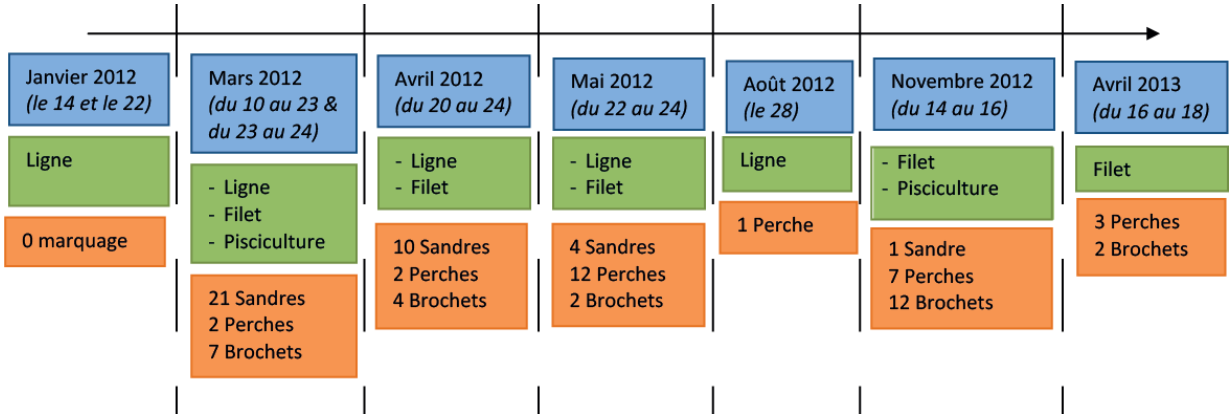


Figure 46 : Chronique des marquages ayant eu lieu au cours de cette étude



Figure 47 : Illustrations des différentes étapes du protocole de marquage : la capture des espèces (A et B) à la ligne ou au filet (C), la stabulation des individus (D), la biométrie (E), l'anesthésie (F), le positionnement face dorsale sur le support en « V » (G), l'incision entre la ceinture pelvienne et l'anus (H), le placement de l'émetteur dans la cavité péritonéale (I), la suture (J et K), l'état avancé de cicatrisation 30 jours après l'intervention chirurgicale (L), le type de marque externe et sa localisation (M), la cicatrice d'un sandre capturé 467 jours après le marquage (N), le réveil dans un bac oxygéné (O), le relâcher du poisson sur sa position de capture (P et Q)

- **Les captures**

Deux méthodes ont été utilisées pour capturer les individus à marquer : la pêche à la ligne et la pêche aux filets.

➢ La pêche à la ligne est régulièrement utilisée dans les différents environnements aquatiques pour capturer des individus à marquer, aussi bien en eau douce (Baktoft, Aarestrup *et al.* 2012), qu'en eau saumâtre (Furey, Dance *et al.* 2013) ou en mer (Dean. M J, Hoffman. W S *et al.* 2012). Dans le cadre de cette étude, la pêche à la ligne a été particulièrement encadrée. En effet, les poissons à marquer ne devaient présenter aucun signe apparent de traumatisme. Elle a donc été menée par des spécialistes.

➢ En complément, différents types de filets de pêche ont été utilisés, les filets maillants multi-mailles (benthiques et pélagiques), des verveux et des filets de type araignée mono-maille. La plupart des individus piscivores ont été capturés avec les araignées. Les tailles des mailles utilisées étaient comprises entre 40 et 80 mm afin de sélectionner uniquement les individus de taille moyenne à grande. Ces filets, relevés très régulièrement (maximum 2h de pose) pour limiter les blessures et la mortalité, étaient installés en journée essentiellement (aube et crépuscule compris).

Deux lots supplémentaires d'individus de sandres (n = 12, 12/03/2012) et de brochets (n= 9, 16/11/2012) provenant d'une pisciculture d'étang extensive, localisée en Brenne, ont été acquis en cours d'étude et introduits dans la retenue après marquage.

- **La stabulation**

Après capture, les individus ont été mis en stabulation dans un bac d'eau du lac de 500 L, oxygénée. Cette étape, d'une durée variant de quelques heures à une nuit a permis aux individus de récupérer et de mettre en évidence des comportements anormaux (par exemple des séquelles dues à la décompression rapide, ANNEXE IV).

- **La biométrie et le choix de l'émetteur**

Tous les individus capturés ont été mesurés au mm près (longueur totale) et pesé au gramme près. La connaissance du poids du poisson conditionne le choix des émetteurs. Il était recommandé, jusqu'à la fin des années 90, de n'implanter que des émetteurs dont le poids ne dépassait pas 2 % du poids du poisson dans l'air (Winter 1983; Winter 1996). Même si par la suite certains auteurs ont minimisé l'importance de cette règle (Brown, Steven *et al.* 1999; Jepsen, Koed *et al.* 2002) (Jepsen, Schreck *et al.* 2005), elle a été respectée pour 100 % des

individus. Ainsi, le plus petit poisson équipé d'un émetteur V9P-2L pesait 325 g (donc plus de 320 g avec la règle des 2 %) et le plus petit poisson marqué avec un émetteur V8-4L pesait 143 g (donc plus de 100 g avec la règle des 2 %).

- **L'anesthésie**

L'anesthésie a été réalisée par immersion des poissons dans un bac d'eau de 20 L contenant une solution d'Eugénol (0.3 à 0.5 mL/L d'une solution d'huile essentielle de clou de girofle 90 % diluée à 10 % avec de l'éthanol) et équipé d'un système d'oxygénation. Le poisson était progressivement amené en phase d'anesthésie[30] III.2 caractérisée par une perte totale d'équilibre, la disparition de toute réaction aux stimuli et des mouvements operculaires lents, réguliers et de large amplitude (McFarland and Klontz 1969; Bowser 2001). Ce stade d'anesthésie, atteint après 8 à 10 min, est propice à la réalisation d'une intervention chirurgicale (Baras 1992).

- **L'intervention chirurgicale**

Les émetteurs ont été implantés dans la cavité péritonéale des poissons par opération chirurgicale, méthode la plus adaptée pour un suivi long terme (Winter 1996). Le champ opératoire, les ustensiles de chirurgie et l'émetteur ont été nettoyés et désinfectés. Le poisson sorti du bac d'anesthésie a été placé face dorsale dans un support opératoire en « V ». Un circuit d'eau contenant 0.03 mL/L de solution fille d'anesthésiant a permis d'irriguer les branchies et de maintenir l'anesthésie au stade III.2. Une incision de la peau, des muscles et du péritoine a été pratiquée sur la ligne médioventrale, entre la ceinture pelvienne et l'anus (Baras 1992). La longueur de l'incision, comprise entre 1 et 1.5 cm, est proportionnelle au diamètre de l'émetteur (rapport 1.5-1.7). L'émetteur a été ensuite inséré dans la cavité péritonéale (Baras 1992). L'incision a été ensuite refermée à l'aide de 2 ou 3 points réalisés avec la technique du nœud de chirurgien. La suture est effectuée à l'aide d'un monofil résorbable serti d'une aiguille de courbure 3/8, ronde et atraumatique (Ethicon®). Une crème aux propriétés antiseptiques et antibiotiques (Fucidine 2 %) a été déposée sur la plaie afin de

[30] Les différents stades de l'anesthésie chez le poisson :
Stade 0 : Nage active, équilibre normal, réactions aux stimuli visuels et tactiles, rythme operculaire normal
Stade I : Phase d'excitation, perte partielle de l'équilibre avec activité de nage « normale »
Stade II : Perte partielle de l'équilibre accompagnée d'ataxie, perte totale de réactions aux stimuli visuels et vibratoires
Stade III.1 : Perte totale de l'équilibre
Stade III.2 : Perte totale de l'équilibre, disparition de toute réaction aux stimuli, mouvements operculaires lents réguliers et de large amplitude
Stade IV : Battements operculaires de faible amplitude puis sporadiques ou absents pendant plus de 5 min

favoriser la cicatrisation et limiter les risques d'infection. L'intervention chirurgicale complète était rapide et ne dépassait pas 5 à 6 min. La cicatrisation complète de la zone d'incision semble avoir eu lieu au minimum 30 jours après l'intervention. En effet, la capture d'un individu de sandre 30 jours après avoir été marqué (marquage le 22/04/2012 à une température de l'eau de 8.5°C et recapture le 21/05/2012 lorsque la température de l'eau était de 12.7°C) a mis en évidence un état bien avancé de cicatrisation mais une dissolution encore partielle des fils de suture.

- **Le marquage externe et les prélèvements de matériels biologiques**

Un marquage externe de l'ensemble des individus a été effectué à l'aide d'une marque de type Carlin, sur laquelle était transcrit l'identifiant du poisson. Elle était fixée au niveau de la nageoire dorsale grâce à une marque plus classique en acier. Ce marquage externe a été réalisé pour repérer les individus marqués pour qu'ils puissent être identifiées et relâchés en cas de capture par les pêcheurs. La capture d'un sandre 467 jours après le marquage a confirmé que la cicatrice était presque invisible. Des outils de communication ont été utilisés pour présenter les consignes en cas de capture d'un individu marqué : (1) des réunions avec les acteurs de la pêche (fédération de pêche de Corrèze et AAPPMA de Treignac) et (2) des affiches d'information disposées sur le pourtour du lac (ANNEXE V). A la fin de la procédure, le poisson était replacé dans un bac d'eau bien oxygénée quelques heures voire une nuit en observation, avant d'être relâché sur le lieu de sa capture.

L'ensemble des campagnes a permis le marquage de 90 individus, 36 sandres, 27 perches, 27 brochets dont les caractéristiques sont présentées dans l'ANNEXE VI.

2.2. Le jeu de données

2.2.1. La sélection des données

Au total, le suivi des 90 poissons équipés a fourni 2 241 498 positions enregistrées entre le 11 mars 2012 et le 20 mai 2013. Les analyses exploratoires menées sur l'ensemble du jeu de données ont révélé (1) des interruptions d'enregistrement sur certains hydrophones en cours de suivi, (2) des comportements individuels caractéristiques d'un poisson mort et (3) des positions très imprécises. Par conséquent, une démarche basée sur des critères de sélection (périodes, individus et positions) a été développée. Il s'agissait de construire deux sous

échantillons de données fiables pour mener des analyses sur la distribution spatiale d'une part et sur l'activité d'autre part.

Au cours de la première partie du suivi, du 25 janvier au 5 octobre 2012, des arrêts prématurés d'enregistrement des hydrophones, liés à des contraintes de mémoire, ont été observés (Figure 48).

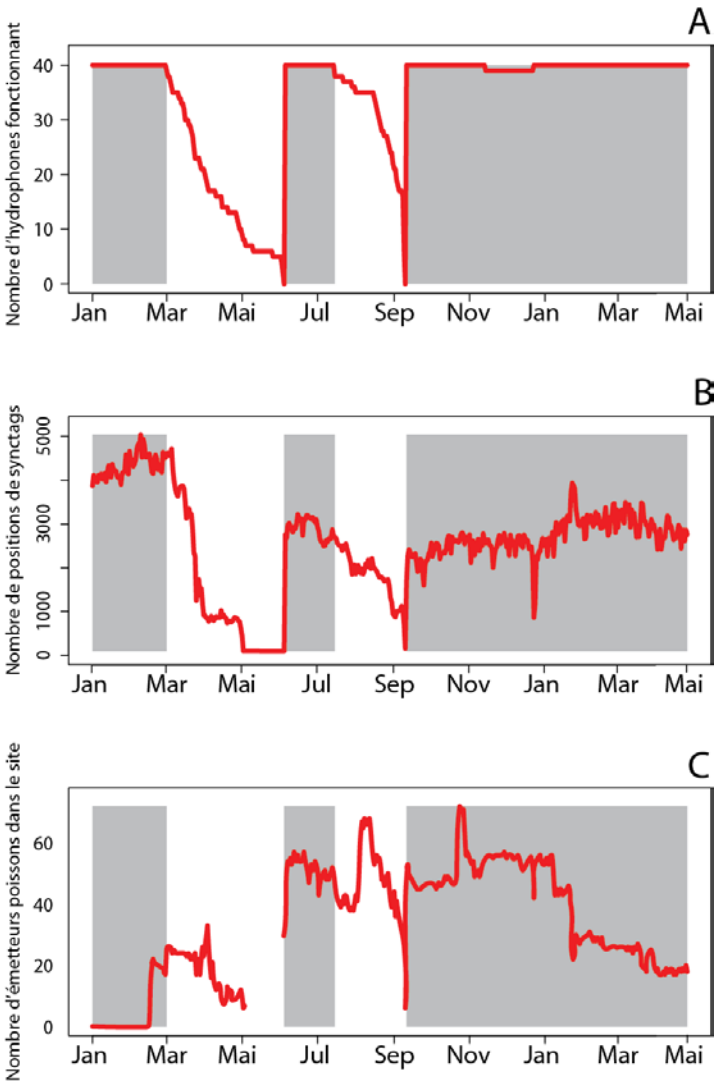


Figure 48 : Evolution temporelle du nombre total d'hydrophones en fonctionnement simultané (A), du nombre de positions de synctags calculées (B) et du nombre d'émetteurs poissons présents simultanément dans le site (C). En gris, les 3 périodes au cours desquelles 39 ou 40 hydrophones ont fonctionné simultanément

Le nombre total d'hydrophones en fonctionnement simultané a ainsi varié de 40 à 0 au cours de cette période. Ces arrêts prématurés d'enregistrement ont eu pour principale conséquence de limiter progressivement la zone de détection jusqu'à interrompre totalement le suivi des individus équipés. Les analyses de la distribution spatiale et de l'activité ont alors nécessairement dû intégrer cette contrainte.

Les premières interruptions d'enregistrement ont été observées dès le :

- 24 mars 2012, soit 13 jours après l'introduction des 21 premiers poissons équipés. La majorité de ces individus ont alors été très peu mobiles, positionnés dans la partie intermédiaire du site. Ces comportements ont entraîné la saturation rapide des hydrophones situés dans cette zone. La période du 26 mai au 28 juin 2012 a été la plus critique de l'ensemble du suivi avec au maximum 8 hydrophones en fonctionnement simultanément. Aucun positionnement de poissons ou de synctags n'a alors pu être réalisé (Figure 48).

- 7 août 2012, soit 40 jours après la réinitialisation complète de l'ensemble des hydrophones. Au cours de la période du 29 juin au 7 août, une cinquantaine d'individus équipés étaient présents dans le site (Figure 48), ce qui a saturé rapidement les hydrophones.

La partie centrale du site a été, dans les deux cas, la première affectée et la zone s'est ensuite progressivement étendue vers les extrémités du site. Au cours de cette période, la baisse du nombre de positions de synctags est très nettement liée à la baisse du nombre d'hydrophones en fonctionnement (Figure 48). Ces problèmes de capacité d'enregistrement des hydrophones ont été résolus dès lors qu'une nouvelle version de logiciel (version 3.0) a été développée par VEMCO (hydrophones mis à jour le 5 octobre 2012).

Le souhait initial d'analyser la distribution spatiale des poissons dans l'ensemble de la retenue a nécessité d'isoler les périodes pendant lesquelles le suivi spatio-temporel a été continu : du 25 janvier 2012 au 24 mars 2012, du 29 juin 2012 au 7 août 2012 et du 5 octobre 2012 au 20 mai 2013 (soit un total de 283 jours). Les discontinuités dans le suivi spatio-temporel des individus sont susceptibles d'engendrer des erreurs d'estimation des métriques d'activité. Malgré tout, la définition de seuils minimaux de positions (voir 2.2.2 pour les détails) a permis de conserver l'ensemble de la période d'étude pour l'essentiel des analyses effectuées sur l'activité (soit 405 jours entre le 11 mars 2012 et le 20 mai 2013).

Les analyses exploratoires ont permis d'observer des comportements stationnaires durant de longues périodes (plusieurs mois) et de révéler l'existence de chroniques de suivi très courtes.

- **<u>Le cas des comportements stationnaires</u>**

Parmi les 90 individus de sandre, brochet et perche marqués, 8 sandres, 3 perches et 3 brochets ont été repérés stationnaires moins de 10 jours après le marquage (soit un taux de mortalité due au marquage de 16 %). De plus, certains individus ont été repérés stationnaires plusieurs semaines ou mois après le marquage et ce jusqu'à la fin du suivi. Dans ce cas, la

mort ne peut pas être directement expliquée par le protocole de marquage. Par conséquent, toutes les positions situées précédemment à la date d'apparition de ce comportement ont été conservées.

- **Le cas des chroniques de suivi très courtes**

Treize individus marqués tardivement n'ont pas pu être intégrés à cette étude. 9 individus qui n'ont pas été suivis au cours des 5 périodes sélectionnées ou qui ont été suivis au cours d'une période inférieure à 5 jours ont également été retirés des analyses.

Les analyses exploratoires ont également révélé l'existence de positions (1) calculées seulement quelques heures après le relâcher (2) situées à l'extérieur des limites en eau de la retenue (3) considérées comme très imprécises. L'isolement de sous-échantillons de positions s'est donc avéré nécessaire avant d'effectuer les analyses.

- **Choix d'isoler la période post-marquage**

La période post-marquage correspond à la phase de reprise d'un comportement normal pour les individus ayant subi le stress post-opératoire de la chirurgie (Rochard, Le Pichon *et al.* 2012). La durée de cette phase est variable selon l'espèce, l'individu, les caractéristiques environnementales, le protocole de marquage, etc. Cette période n'est généralement pas prise en compte dans les analyses et sa durée varie généralement de quelques heures à quelques jours (Jepsen, Beck *et al.* 2001; Bridger and Booth 2003; Vehanen and Lahti 2003; Nyboer and Chapman 2013). Dans le cadre de cette étude, les positions calculées jusqu'à 2 jours après le relâcher n'ont pas été conservées.

- **Retrait des valeurs aberrantes**

La limite de la retenue a été extraite de la BD TOPO de l'IGN et estimée à une altitude proche de 513.5 m NgF. Un masque a ensuite été utilisé pour sélectionner uniquement les positions situées à l'intérieur de cette limite.

- **Elimination des positions très imprécises**

Les positions présentant une forte imprécision ont une signification biologique limitée. Avec le système VPS, la valeur de HPE peut être utilisée pour améliorer la qualité du positionnement (Bisson 2011; Espinoza, Farrugia *et al.* 2011b; Scheel and Bisson 2012; Furey, Dance *et al.* 2013). Les analyses de performances ont montré que retenir les positions présentant une valeur de HPE inférieure à 15 permettait de réduire l'erreur de positionnement (passage de 5 m à 3.3 m en moyenne sur le jeu de données de tests) (Roy, Beguin *et al.* 2014). Ce critère a été retenu pour les analyses biologiques car il a permis d'atteindre une précision

satisfaisante pour cette étude sans trop diminuer le nombre de positions (conservation de 79.5 % des positions de l'ensemble du jeu de données). Lors de ce suivi télémétrique, certaines chroniques de déplacement ont été interrompues, ponctuellement ou définitivement (Figure 49).

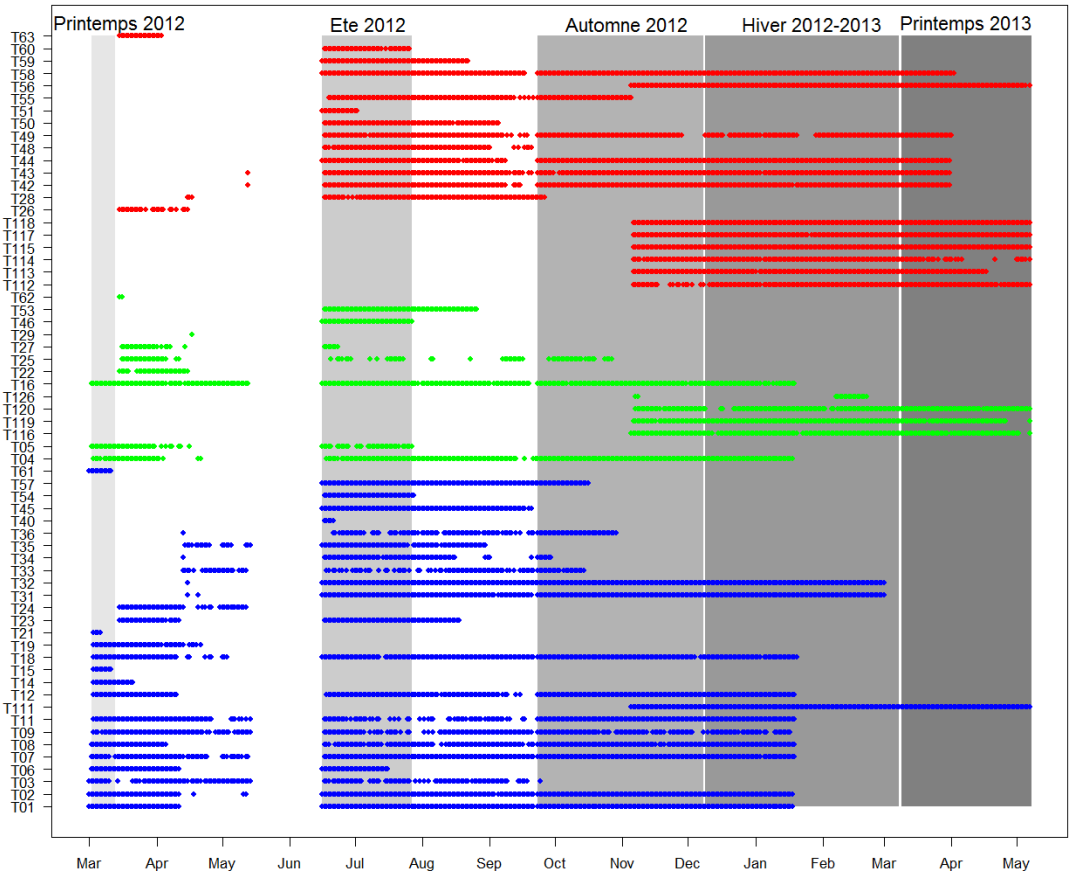


Figure 49 : Présentation des chroniques de données disponibles pour les 63 individus (les individus de sandre en bleu, les individus de brochet en vert et les individus de perche en rouge). En gris, les 5 périodes sélectionnées pour l'analyse de la distribution spatiale (39 ou 40 hydrophones en fonctionnement)

La fréquentation de secteurs où les individus ne peuvent être positionnés (cas des zones très encombrées, des zones hors couverture de détection ou des zones où le nombre de collisions est élevé) a pu engendrer ces interruptions ponctuelles du suivi. Par contre, la capture (sans remise à l'eau) par des pêcheurs à la ligne mais également la prédation (oiseaux, loutre etc.) ont engendré un arrêt définitif du suivi. Parmi les 90 individus de brochet, sandre, perche marqués, 37 individus ont été concernés par ces ruptures de suivi (soit un ratio de 41 %). Ces ruptures ponctuelles ou définitives du suivi ont pour conséquence d'engendrer de fortes disparités (1) inter individuelles dans la taille des échantillons disponibles (Tableau 12) et (2) inter périodes dans le nombre d'individus suivis par espèce (Figure 49).

Tableau 12 : Nombre de positions par période et nombre moyen de positions par jour lors de la période de suivi (NB/JOUR), pour chacun des individus (jeu de données utilisées dans l'analyse de la distribution spatiale)

ESPECE	ID	PRINTEMPS_2012	ETE_2012	AUTOMNE_2012	HIVER_2012_2013	PRINTEMPS_2013	NB/JOUR
BROCHET	T04	780	1351	19128	11858	0	102
	T05	487	551	0	0	0	7
	T116	0	0	1316	5586	4114	59
	T119	0	0	1117	12704	11038	134
	T120	0	0	630	6522	5591	69
	T126	0	0	9	3269	0	164
	T16	1792	5739	7472	4981	0	61
	T25	0	184	2899	0	0	14
	T46	0	3882	0	0	0	50
	T53	0	5260	0	0	0	50
PERCHE	T112	0	0	317	14663	16231	168
	T113	0	0	936	5450	12196	112
	T114	0	0	858	11398	2260	78
	T115	0	0	640	6481	16962	129
	T117	0	0	1422	4296	13385	103
	T118	0	0	2878	17302	18256	207
	T28	0	3248	1342	0	0	27
	T42	0	3166	20399	29821	8594	191
	T43	0	8966	8736	20032	6518	136
	T44	0	7619	15637	27727	9699	187
	T48	0	7925	0	0	0	60
	T49	0	3202	7070	8988	2420	67
	T50	0	6119	0	0	0	52
	T51	0	2392	0	0	0	43
	T55	0	4436	9227	0	0	77
	T56	0	0	10303	29076	27863	360
	T58	0	2922	8291	12116	4051	84
	T59	0	7341	0	0	0	72
	T60	0	3597	0	0	0	48
SANDRE	T01	6313	15042	32746	13215	0	207
	T02	6694	22045	25304	10985	0	200
	T03	4204	915	1	0	0	24
	T06	5508	11454	0	0	0	123
	T07	3991	14162	25821	13425	0	177
	T08	5073	1660	22772	14331	0	135
	T09	2940	637	9860	5806	0	59
	T11	4866	805	12436	6495	0	76
	T111	0	0	1756	16091	18570	264
	T12	5123	465	10184	5590	0	66
	T14	4119	0	0	0	0	187
	T15	4372	0	0	0	0	437
	T18	5262	4025	19648	8753	0	116
	T19	3068	0	0	0	0	60
	T23	0	5113	0	0	0	32
	T31	0	9004	22540	30576	0	191
	T32	0	7514	18839	25154	0	158
	T33	0	180	5111	0	0	28
	T34	0	867	1093	0	0	11
	T35	0	6857	0	0	0	49
	T36	0	176	4114	0	0	21
	T45	0	6945	0	0	0	52
	T54	0	4215	0	0	0	55
	T57	0	7840	8303	0	0	103
	T61	4569	0	0	0	0	381

Ces différents critères de sélection ont abouti à la création de deux sous échantillons de données pour (1) les analyses de la distribution spatiale et (2) les analyses de l'activité (Figure 50).

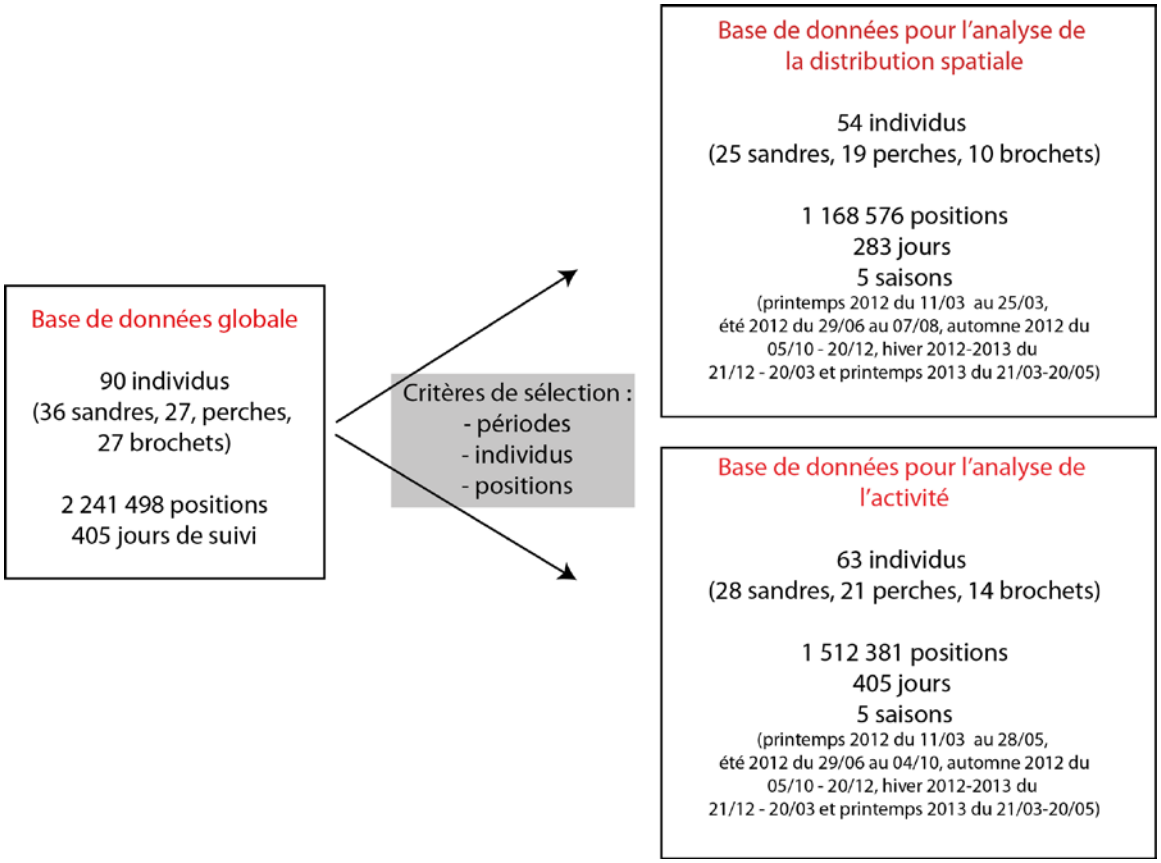


Figure 50 : Description des bases de données utilisées pour les analyses de la distribution spatiale et de l'activité

Les 63 individus sélectionnés ont une gamme de tailles comprise entre 143 et 695 mm pour le sandre (moyenne de 480 mm), entre 240 et 486 mm pour la perche (moyenne de 392 mm) et entre 375 et 629 mm pour le brochet (moyenne de 524 mm) (Figure 51).

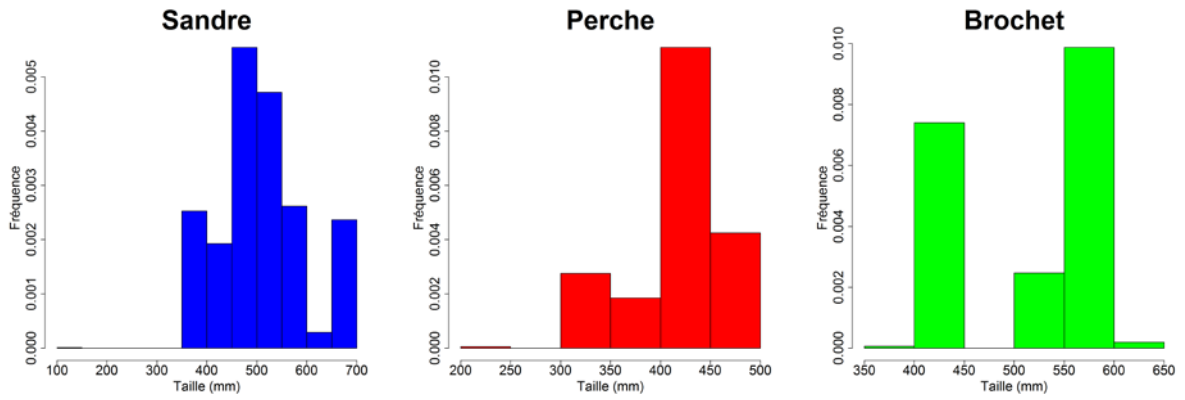


Figure 51 : Histogrammes de classes de taille des individus de chacune des 3 espèces (sandre [n=28], perche [n=21] et brochet [n=14]) retenus dans les analyses

Les différentes périodes sélectionnées sont très contrastées du point de vue de la température et des conditions hydrologiques (Figure 52, Tableau 13).

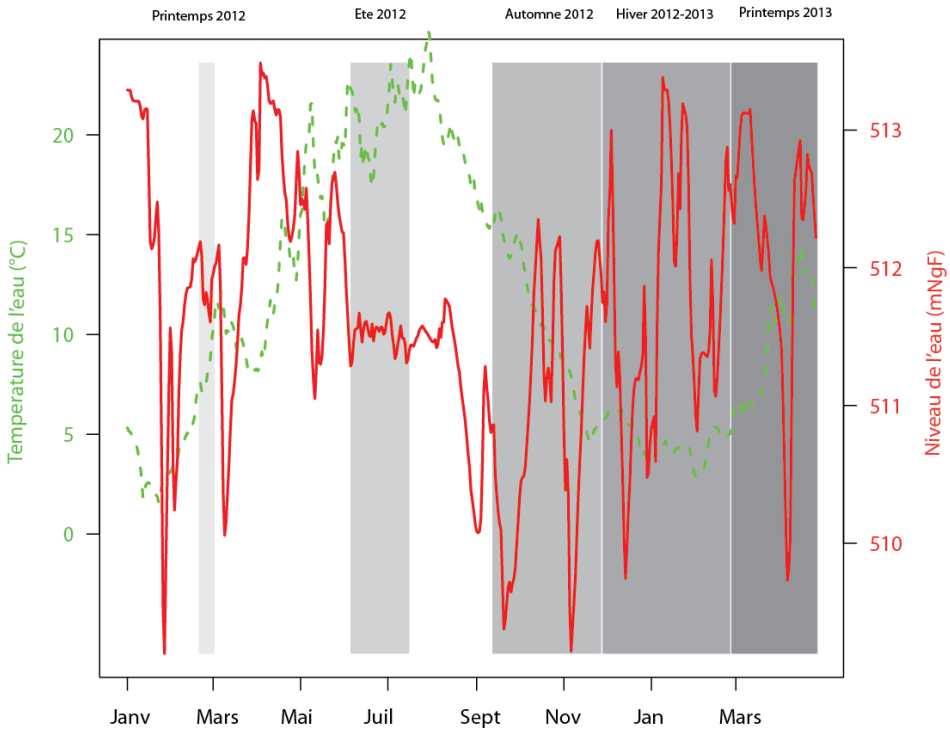


Figure 52 : Evolution de la température de l'eau moyenne journalière observée à 50 cm de profondeur (en vert) et de la cote moyenne journalière (en rouge) entre le 25 Janvier 2012 et le 20 Mai 2013.

Tableau 13 : Valeurs moyennes de température de l'eau et de niveau de l'eau pour chacune des périodes sélectionnées pour l'analyse de la distribution spatiale

	Printemps 2012	**Eté 2012**	**Automne 2012**	**Hiver 2012-2013**	**Printemps 2013**
Température (°C)	7.6	20.8	10.4	4.7	9.7
Niveau de l'eau (m NGF)	511.9	511.5	510.9	511.7	512.2

2.2.2. Métriques utilisées

Un ensemble de métriques biologiques a ensuite été calculé pour caractériser la distribution spatiale et l'activité des poissons.

- **Métriques de distribution spatiale**

  - <u>La distribution spatiale (2D) :</u>

La bathymétrie complète de la retenue jusqu'à la cote 513.5 m NGF et les relevés du niveau de l'eau au pas de temps horaire ont été utilisés pour attribuer à chacune des positions

de poisson, deux paramètres : la hauteur totale de la colonne d'eau (HW) et la distance avec la rive la plus proche (Dr).

➢ La zonation spatiale (ZL) :

La variable HW a été utilisée pour identifier si le poisson était situé en zone littorale[31] (0 m < hauteur totale de la colonne d'eau < = 2 m) ou en zone pélagique (hauteur totale de la colonne d'eau > 2 m).

- **Métriques d'activité**

Les positions calculées grâce au système VPS permettent de décrire finement l'activité. Malgré tout, il s'agit toujours d'une estimation car les chroniques de suivi ne sont jamais continues. Cette contrainte nécessite donc quelques précautions lors des calculs.

➢ L'activité décrite à partir de la distance minimale parcourue

La fonction « as.ltraj » du package R « adehabitatLT » permet de calculer les distances unitaires entre deux positions ordonnées temporellement (Calenge 2006; Calenge 2013). Par exemple, la distance minimale parcourue durant l'heure H correspond à la somme des distances unitaires calculées durant l'heure H. Une attention particulière doit être apportée lors de la somme des distances unitaires. Par exemple, la dernière distance unitaire de l'heure H est calculée entre la dernière position de l'heure H et la première position de l'heure H+1 heure. Les interruptions temporelles de suivi engendrent alors l'apparition de valeurs de distance unitaire calculées à partir de positions de l'heure H + x heures. Ces valeurs n'ont pas été retenues lors du calcul de la distance cumulée au cours de l'heure H. L'estimation de la distance minimale parcourue par heure a augmenté asymptotiquement avec le nombre de positions (Figure 53), comme observée par Baktoft et al (2012).

Le seuil minimal de positions nécessaires pour estimer de façon fiable la distance minimale parcourue par heure a été fixé à 8 pour les émetteurs fonctionnant avec un délai de 60-120 sec (nombre maximal de 40 par heure) et à 7 pour ceux fonctionnant avec un délai de 80-160 sec (nombre maximal de 30 par heure). Lorsque le nombre de positions par heure dépasse 30 ou 25, respectivement pour les délais de 60-120 sec et 80-160 sec, la valeur moyenne de la distance parcourue par heure est très fluctuante à cause de la très faible taille de l'échantillon (respectivement 2127 soit 2 % du jeu de données et 481 soit 1.9 % du jeu de données). Le nombre de valeurs de distance horaire finalement disponible est de 81 071 (65%

[31] Limites fixées à la zone de profondeur 0 - 2 m sur ce site grâce aux mesures de turbidité

de l'ensemble du jeu de données initial) mais de fortes disparités temporelles et inter individuelles sont observées (Figure 54).

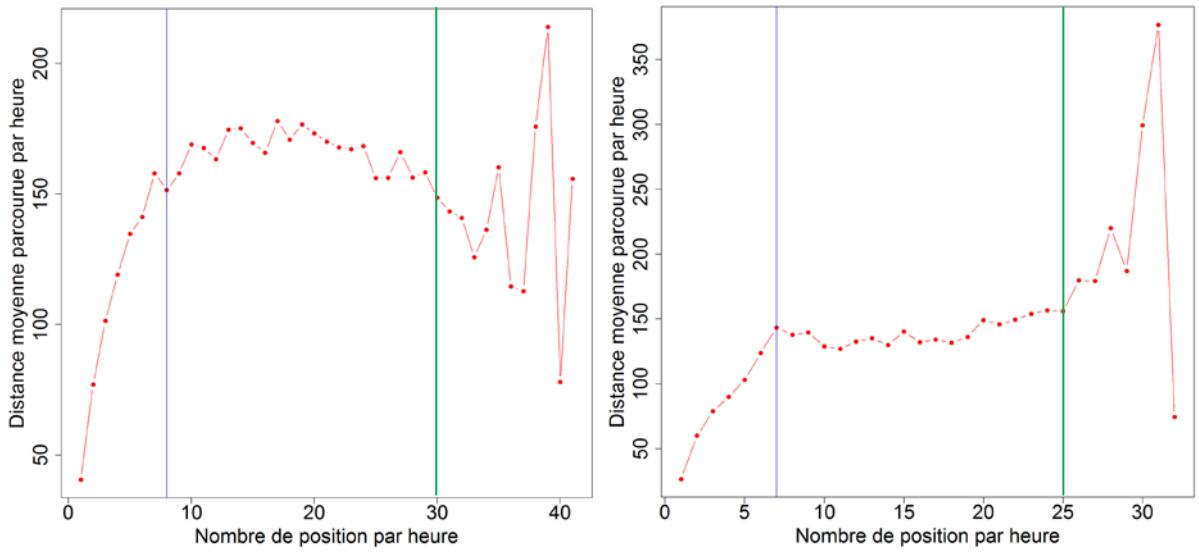


Figure 53 : Relation entre la valeur moyenne de la distance parcourue par heure (m) et le nombre de positions utilisées pour le calcul (à gauche pour les émetteurs ayant un délai de 60-120 sec et à droite pour les émetteurs ayant un délai de 80-160 sec). En bleu, le seuil choisi au dessus duquel les estimations de distance minimale parcourue par heure sont considérées comme fiables (8 pour le délai de 60-120 sec et 7 pour le délai de 80-160 sec). En vert, le seuil au dessus duquel la distance moyenne est fluctuante à cause de la faible taille de l'échantillon.

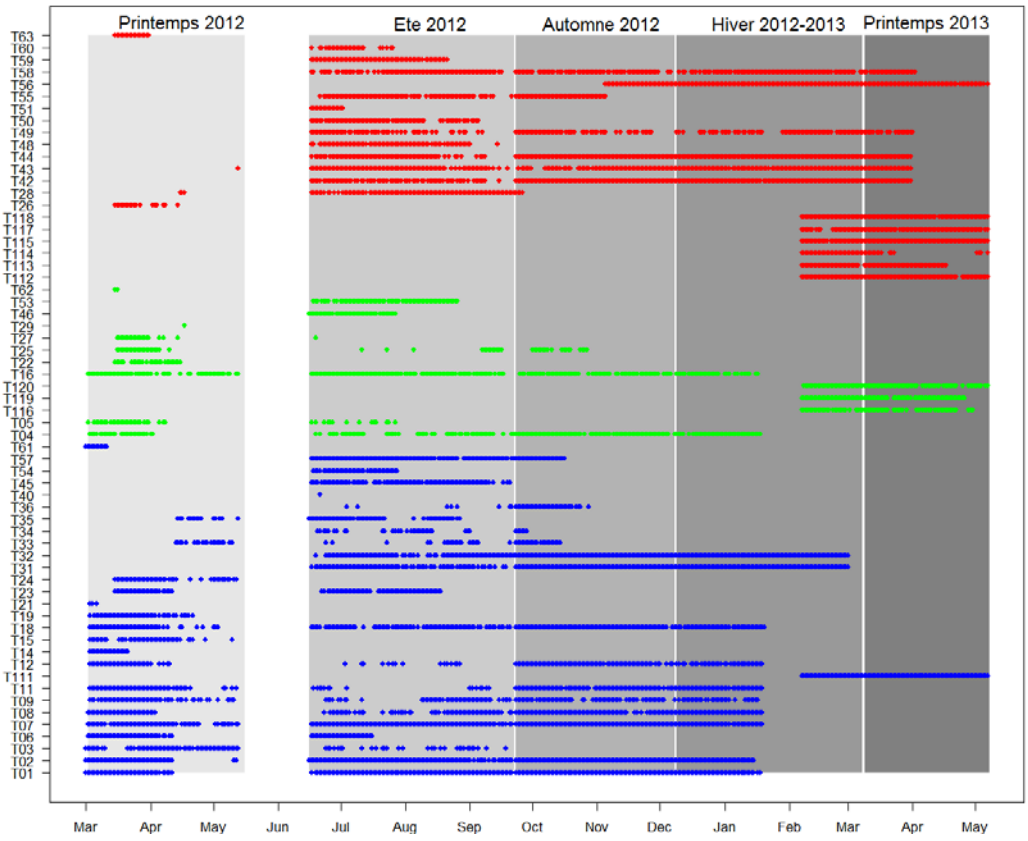


Figure 54 : Chroniques de données de Distance Parcourue par Heure à disposition par individu (sandre en bleu, brochet en vert et perche en rouge)

Au cours du cycle journalier, les 3 espèces montrent de nets patrons d'activité nycthéméraux. Un échantillonnage de chacune des phases de la journée (aube, jour, crépuscule et nuit) est alors indispensable pour estimer de façon correcte la distance minimale parcourue au cours de la journée. Au cours des périodes « aube » et « crépuscule », représentant chacune une durée de 3h (c'est-à-dire 1/8 de la durée totale d'une journée), le nombre minimal de positions a été fixé à 8 et au cours des périodes « jour » et « nuit » (c'est-à-dire 3/8 de la durée totale d'une journée), le nombre minimal de positions a été fixé à 24. Finalement, une distance minimale parcourue par jour a été calculée seulement si 8 positions minimum étaient observées à l'aube, 24 le jour, 8 au crépuscule et 24 la nuit (soit un minimum de 64 positions par jour ; en moyenne une valeur de distance parcourue par jour est calculée avec 314 positions). Le nombre de valeurs de distance parcourue par jour finalement disponible est quant à lui de 1 765 pour le sandre, 1 110 pour la perche et 308 pour le brochet (soit 3183 pour 37 % de l'ensemble du jeu de données initial). Il faut noter de fortes disparités temporelles et inter individuelles sont observées (Figure 55).

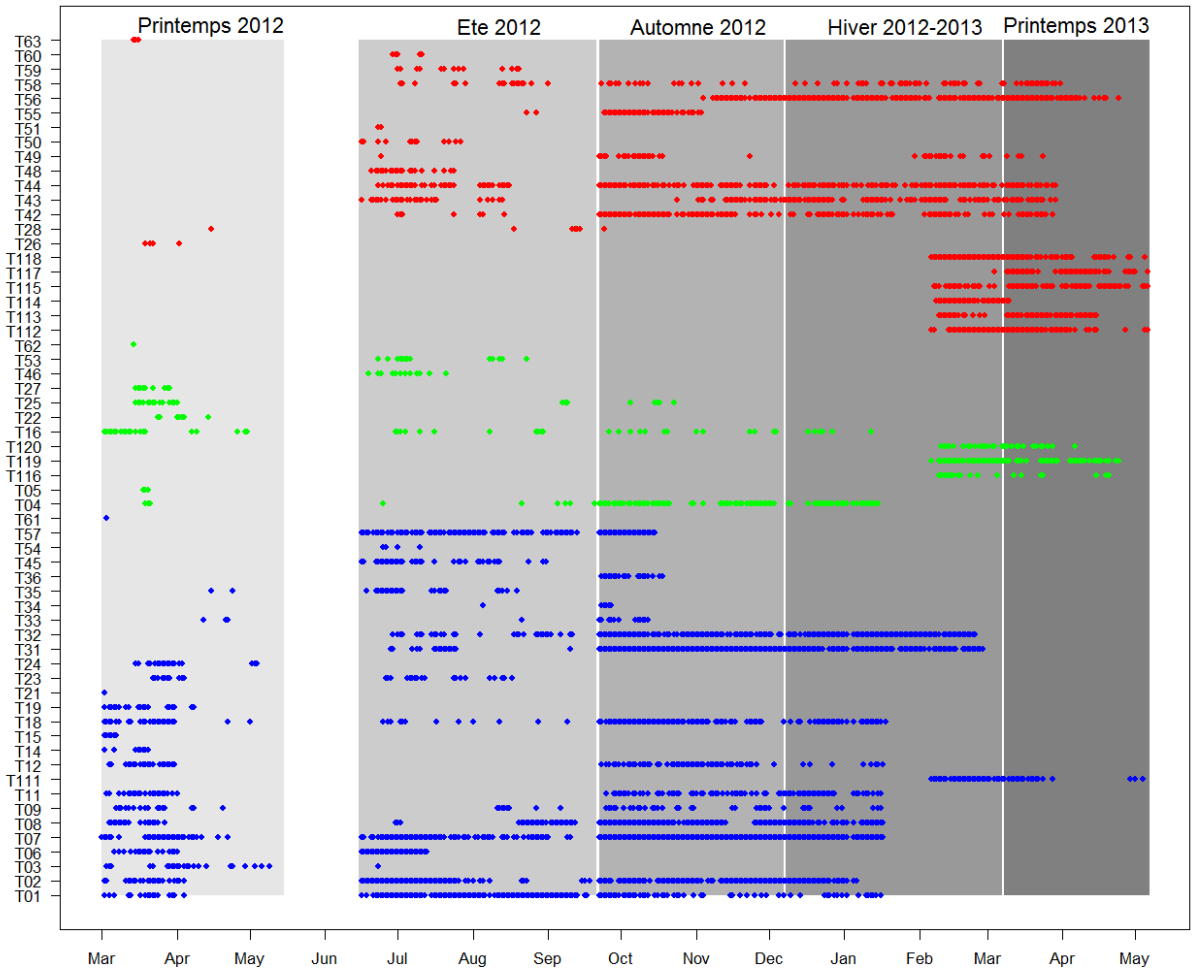


Figure 55 : Chronique de données de Distance Parcourue par Jour par individu (sandre en bleu, brochet en vert et perche en rouge)

Finalement, l'emploi de seuils minimaux de positions et un échantillonnage de chacune des phases de la journée ont permis d'estimer de façon correcte les métriques de distance parcourue par heure et par jour. Ces critères stricts ont permis de réaliser les calculs sur l'ensemble de la période de l'étude (11 mars 2012 au 20 mai 2013), y compris lorsque certaines zones de la retenue n'étaient plus couvertes.

- L'activité décrite à partir du home range

Les modèles d'estimation couramment employés pour le calcul du home range (densité de Kernel par exemple) supposent l'indépendance temporelle entre les positions (Blanchfield, Tate *et al.* 2009). La méthode du Brownian Bridge Movement Model (BBMM) prend en compte la dépendance temporelle en incorporant explicitement dans le modèle l'intervalle de temps entre les positions (Horne, Garton *et al.* 2007). Le BBMM nécessite l'estimation de 2 paramètres de lissage : l'un correspond à l'erreur moyenne de positionnement (fixé à 4.2 m, correspond à l'erreur moyenne à l'extérieur du réseau d'hydrophones), l'autre, estimé par maximisation d'un critère de vraisemblance, est relié à la variance des positions (Dean. M J, Hoffman. W S *et al.* 2012; Calenge 2013). La fonction « kernelbb » du package R « adehabitatHR » a été utilisée pour calculer les HR 95 % (« home range ») et HR 50 % (« core area ») (Calenge 2006; Calenge 2013). Ils correspondent à la surface dans laquelle un individu passe respectivement 95 % (HR 95 %) et 50 % (HR 95 %) de son temps (Anderson 1982; Parsons, Babcock *et al.* 2003; Katajisto and Moilanen 2006). Finalement, le HR 95 % est la surface généralement occupée par un individu durant son activité normale (Burt 1943) alors que le HR 50 % est une surface d'utilisation plus intense (Jadot, Donnay *et al.* 2006).

Dans certains cas la maximisation du critère de vraisemblance ne converge pas et les échantillons ne peuvent alors pas être conservés. De plus, l'algorithme de calcul des HR est parfois capable de restituer un HR 95% mais pas un HR 50% (à cause de polygones trop découpés notamment). Enfin, un masque correspondant au contour du plan d'eau a été appliqué afin que le home range soit intégré au sein des limites du site.

Les HR 95 % et HR 50 % ont été calculés pour des périodes spécifiques (Tolimieri, Andrews *et al.* 2009), l'ensemble des 4 saisons (équivalent à un domaine vitale fréquenté 95 % et 50 % du temps), chacune des saisons (équivalent à une aire d'activité saisonnière fréquentée 95 % et 50 % du temps) et chaque journée (équivalent à une aire d'activité journalière fréquentée 95 % et 50 % du temps).

Afin d'estimer le plus précisément possible la superficie des HR annuel et saisonnier, seules les 5 périodes pendant lesquelles l'ensemble des hydrophones ont fonctionné simultanément ont été conservées (jeu de données « distribution spatiale »). Par contre, le calcul des superficies des HR journaliers a été effectué sur l'ensemble de la période d'étude (jeu de données « activité »).

Les superficies des HR 95 % saisonniers calculées avec un faible nombre de positions présentent des valeurs anormalement élevées (Figure 56).

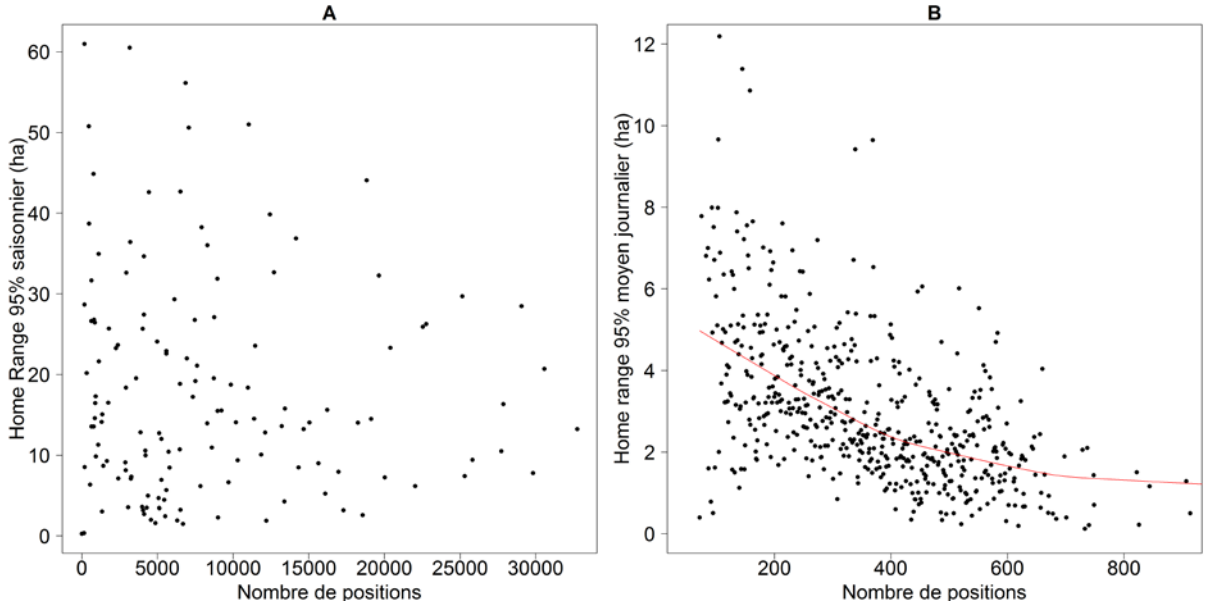


Figure 56 : Relation entre la taille du Home Range 95 % saisonnier (A) et du home range 95 % journalier (B) en fonction du nombre de positions utilisées pour le calcul. En rouge, la courbe de tendance.

Une surestimation artificielle est induite dès lors que des positions « extrêmes » sont observées sur les périphéries (Lapointe, Odenkirk *et al.* 2013). Les limites des HR saisonniers et les positions ont été représentées graphiquement puis une observation visuelle a permis d'isoler les couples individu/saison pour lesquels les superficies des HR étaient surestimées (Figure 57). Au final, après filtrage, le nombre total de HR saisonnier est de 111 (79 % de l'ensemble du jeu de données initial).

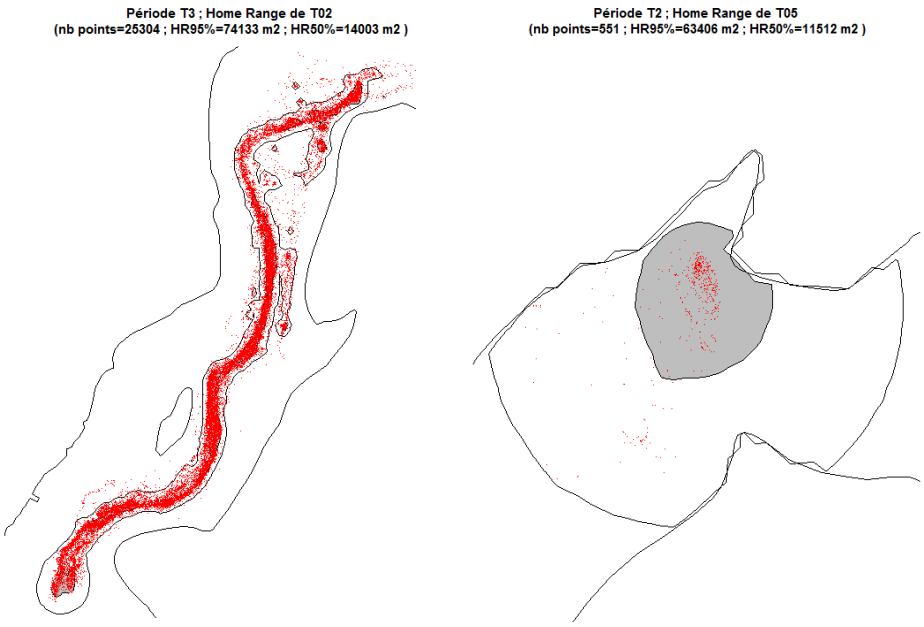


Figure 57 : Exemples de couples individu/saison pour lequel l'estimation de la superficie des HR saisonniers a été conservée (à gauche) (la limite du HR 95 % est relativement fidèle aux données) et non conservée (à droite) (superficie surestimée à cause du faible jeu de données et de positions « extrêmes »). Les positions sont représentées en rouge, la limite du HR 95 % représentée en noir à l'intérieur du contour de la retenue et la superficie du HR 50 % est colorée en gris.

Les estimations des superficies des HR 95 % journaliers, contrairement à celles des distances journalières parcourues, diminuent asymptotiquement avec le nombre de positions (Figure 56). Afin de prendre en compte l'effet du nombre de positions mais aussi de la phase de la journée sur l'estimation des HR journaliers, seuls les 3 183 couples individus/jours pour lesquels une distance parcourue par jour ainsi qu'un HR 95 % et HR 50 % journaliers ont été calculés ont finalement été conservés dans les analyses (Figure 55).

- L'activité utilisée pour estimer la période de reproduction

Le niveau d'activité a été utilisé pour estimer la période de reproduction des 3 espèces soit à partir de la période de recherche d'une zone de reproduction soit à partir de la période de protection du nid. Le brochet et la perche sont connus pour être particulièrement actifs en période de recherche d'une zone de reproduction (Craig 1987; Cook and Bergersen 1988; Lucas 1992; Koed, Balleby *et al.* 2006). Le sandre (plus particulièrement le mâle) est lui très peu mobile pendant la phase de protection du nid (Lappalainen, Dörner *et al.* 2003; Poulet, Lek *et al.* 2005). Les connaissances des gammes optimales de température pour la reproduction de chacune de ces espèces se sont avérées particulièrement utiles (Souchon and Tissot 2012). Pour cela, l'enregistrement en continu de la température de l'eau à 50 cm de profondeur a été utilisé.

Un ensemble de descripteurs environnementaux ont été associés à chacune des positions de poissons et à chacune des métriques d'activité journalière (Tableau 14).

Tableau 14 : Présentation des variables environnementales associées à chacune des positions

Identifiant de la variable	Type de variable	Descriptif
SAISON	Catégorielle	Saison : Printemps 2012 (11 Mars au 28 Mai), Eté 2012 (29 Juin au 04 Octobre), Automne 2012 (05 Octobre au 20 Décembre), Hiver 2012-2013 (21 Décembre au 20 Mars), Printemps 2013 (21 Mars au 20 Mai)
PHASEJOUR	Catégorielle	Phase de la journée : Aube (A) et Crépuscule (C) définis comme 1h avant et 1h après le lever et le coucher du soleil. Jour (J) et Nuit (N) correspondent aux heures enregistrées entre A et C. Heures de lever et coucher du soleil observées à Brive-la-Gaillarde
TEMP_S	Numérique	Température de l'eau moyenne journalière à 0.5 m sous la surface (°C) dans la partie aval
COTE_JOUR	Numérique	Cote moyenne journalière de la retenue (m NGF) calculée à partir de données horaires
AMP_ABS_JOUR	Numérique	Amplitude absolue journalière : variation de cote journalière passée, correspond pour chaque jour J à la différence entre la cote journalière du jour J et la cote du jour J-1
SENS_JOUR	Catégorielle	Sens journalier : sens des variations du niveau de l'eau depuis la journée précédente, calculé en fonction du signe de l'amplitude des variations journalières passées. Variable a deux modalités : Baisse (amplitude négative, la cote a baissé entre J-1 et J) et Hausse (amplitude positive, la cote a augmenté entre J-1 et J)
SENS_SEMAINE	Catégorielle	Sens hebdomadaire : sens des variations au cours des 7 jours précédents, calculé en fonction du signe de la valeur de l'amplitude absolue cumulée des variations passées au cours des 7 derniers jours. Variable a deux modalités : Baisse i.e. amplitude absolue cumulée négative (la cote a globalement baissé sur la période des 7 derniers jours) et Hausse i.e. amplitude absolue cumulée positive (la cote a globalement augmenté sur la période des 7 derniers jours).

2.3. Traitements des données

2.3.1. Distribution spatiale

Afin de pallier à l'existence d'une erreur associée à chacune des positions, la retenue a été discrétisée en carrés de 10 m * 10 m. Le nombre de positions observé au sein de chaque maille a pu être calculé et des cartes de densité de présence (nombre de positions de la maille divisée par le nombre de positions totale) ont ainsi pu être générées (Bergé 2012).

Pour analyser le rôle de la température de l'eau sur les changements saisonniers de distribution spatiale (hors période printanière car considérée influencée par la reproduction), les relations entre les valeurs moyennes journalières des métriques de distribution spatiale (HW et Dr) de chacune des espèces et la température de l'eau ont été évaluées à l'aide d'un coefficient de rang de Spearman. L'origine de la variabilité inter individuelle a été appréhendée par l'effet de la taille de l'individu (par espèces en été et en hiver). Pour cela, la valeur moyenne individuelle des deux métriques a été analysée en fonction de la taille de l'individu.

L'analyse du rôle joué par les paramètres environnementaux (hors période printanière) dans la fréquentation de la zone littorale par chacun des individus de poissons a nécessité plusieurs étapes. Des régressions logistiques ont été réalisées pour expliquer et prédire les valeurs de la variable binaire Y, présence/absence du poisson en zone littorale (ZL), à partir de variables explicatives X, qualitatives i.e. PHASEJOUR, SENS_JOUR et SENS_SEMAINE et quantitatives i.e. TEMP_S, COTE_JOUR, AMP_ABS_JOUR, AMP_CUM_ABS_SEMAINE. Si on note 0 et 1 les modalités de la variable binaire, le modèle logistique s'écrit :

$\text{Log}\ [p(x) / (1 - p(x))] = \beta 0 + \beta 1\, x1 + \ldots + \beta p x p$ Où p(x) désigne la probabilité et x est une réalisation de X. Les coefficients β sont estimés par la méthode du maximum de vraisemblance à partir de n observations.

La courbe de ROC et l'aire sous la courbe (AUC = Area Under the Curve) ont ensuite été calculées pour évaluer la qualité de la prédiction du modèle. Une valeur de l'AUC égale à 1 signifie que la prédiction est idéale alors qu'une valeur de 0.5 indique que la prédiction est aléatoire. Un partitionnement hiérarchique a permis de connaître la puissance explicative (=variance expliquée) de chaque variable environnementale dans le modèle (Chevan and Sutherland 1991; Mac Nally 2000; Mac Nally and Walsh 2004; Heikkinen, Luoto *et al.* 2005; Pont, Hugueny *et al.* 2005).

Enfin, une analyse en composante principale (ACP) puis une classification ascendante hiérarchique (CAH) appliquées sur les valeurs des contributions de chaque variable environnementale ont permis de tester si des individus ont des réponses similaires. Une forte variabilité inter individuelle est observée dans les taux de fréquentation de la zone littorale. Le ratio entre le nombre de positions situé en zone littorale et le nombre de positions situé en zone pélagique est compris entre $1.5.10^{-4}$ et 2.09. Onze individus (6 sandres et de 5 perches) parmi les 50 suivis au cours des périodes été, automne et hiver, fréquentent très peu les habitats littoraux. Par conséquent, pour ces individus, un déséquilibre important est observé entre l'échantillon de positions de la zone littorale et celui de la zone pélagique (ratio compris entre $1.5.10^{-4}$ et $1.5.10^{-2}$). De plus, pour 9 individus supplémentaires, un déséquilibre dans l'échantillon disponible pour certaines modalités des variables environnementales a été noté. Au final, le travail de modélisation a pu être réalisé sur un total de 30 individus.

2.3.2. Activité

La valeur moyenne individuelle de la distance journalière parcourue a été analysée en fonction de la taille de l'individu (pour chacune des espèces en été et en hiver). Préalablement à la construction de modèles de régressions multiples, les métriques d'activité journalière (HR 95 % et HR 50 %, distance minimale parcourue) ont été transformées en log(x+1) afin de rendre les distributions plus symétriques. Les 4 variables environnementales (TEMP_S, COTE_JOUR, AMP_ABS_JOUR et AMP_CUM_ABS_SEMAINE) ont été normalisées.

Ces modèles ont été construits pour les 20 individus (2 brochets, 7 perches et 11 sandres) pour lesquels l'échantillon de données était suffisant (minimum de 30 et maximum de 179) et réparti de façon homogène au cours des périodes été, automne et hiver. Une analyse de redondance a ensuite permis de réaliser un partitionnement de variance (Legendre and Legendre 1998; Launois, Veslot *et al.* 2011).

3. Résultats

3.1. Les performances du système VPS dans la retenue des Bariousses

Le taux de positionnement correspond au taux d'émission d'un émetteur résultant en une position. L'erreur de positionnement correspond à la distance horizontale entre la position calculée et la position réelle du poisson. Le taux de positionnement et l'erreur de

positionnement sont les deux métriques les plus fréquemment utilisées pour décrire les performances des systèmes de télémétrie acoustique (Bergé, Capra *et al.* 2012). L'étude de la distribution spatiale de ces deux métriques a été effectuée pour apporter des éléments de connaissance sur la performance du système VPS dans le cadre de notre étude.

3.1.1. Performances en conditions mobiles

Dans les conditions environnementales de l'essai (température de l'eau comprise entre 4.9°C et 5.2°C, absence de stratification thermique), le taux de positionnement a été de 49 % et l'erreur de positionnement de 5 m en moyenne (628 positions, valeurs d'erreurs comprises entre 0.05 m et 90.4 m pour un écart type de 7.8 m). Nous avons montré qu'une large variabilité du nombre de positions calculées et de l'erreur de positionnement pouvait être obtenue pour des seuils HPE compris entre 10 et 20. Une valeur de HPE égale à 15 a été retenue pour l'analyse des données afin de minimiser l'erreur de positionnement sans trop réduire la taille de l'échantillon (nombre de positions égal à 496, valeurs d'erreur moyenne de 3.3 m et d'écart type de 3.3 m). L'analyse de la distribution spatiale du taux positionnement a montré qu'elle est plus élevée à l'intérieur du réseau de récepteurs qu'à l'extérieur (44 % à l'intérieur contre 36 % à l'extérieur) (Figure 58). Elle a également permis d'isoler les quelques secteurs de la retenue où le taux de positionnement est très faible (< à 25 %).

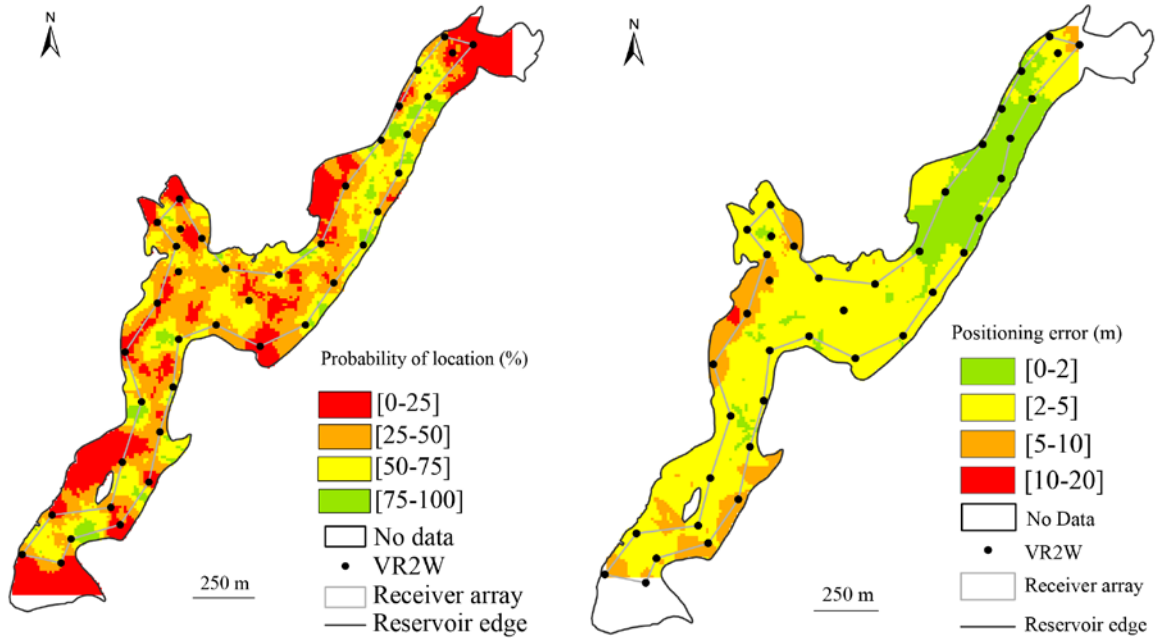


Figure 58 : Distribution spatiale du taux de positionnement au sein de la retenue des Bariousses lorsque les positions sont filtrées avec une valeur de HPE inférieure à 15 (à gauche) et Distribution spatiale de l'erreur de positionnement au sein de la retenue des Bariousses lorsque les positions sont filtrées avec une valeur de HPE inférieure à 15 (à droite)

L'erreur de positionnement est, comme attendu, significativement plus faible à l'intérieur qu'à l'extérieur du réseau d'hydrophones ($P < 0.001$) (Figure 58, Tableau 15).

Tableau 15 : Erreurs de positionnement obtenues à l'intérieur et à l'extérieur du réseau en conditions de tests

	Nombre de positions	Erreur moyenne (m)	Ecart type (m)
Intérieur du réseau	243	2.4	2.1
Extérieur du réseau	253	4.2	4.0

3.1.2. Performances en conditions statiques

Les synctags, émetteurs fixés avec des positions connues ont permis d'évaluer les performances du système VPS en condition statique. Le taux de positionnement des synctags correspond à la proportion d'émissions finalement positionnée (délai théorique de 600 sec). L'erreur de positionnement des synctags correspond à la distance horizontale entre la position calculée et la position de référence du synctag (variable HPEm calculée par VEMCO). La plupart des 48 synctags a bien été détectée par plusieurs hydrophones et donc positionnée régulièrement tout au long de l'étude. Malgré tout, 8 d'entre eux n'ont plus été détectés par au moins 3 hydrophones et donc plus positionnés de façon définitive à un instant donné du suivi. Les causes peuvent être multiples mais la plus probable semble relever d'un problème d'émetteur (arrêt de la batterie ou problème électronique). De plus, 14 synctags n'ont plus été positionnés durant certaines périodes, ce qui pourrait résulter de collisions (regroupement de poissons marqués à proximité du synctag). Les performances en condition stationnaire ont été calculées uniquement au cours de la période pendant laquelle les 40 hydrophones ont enregistré des positions, c'est-à-dire durant 325 jours (67 % de la durée de l'étude). Le taux de positionnement observé au cours de ces 325 jours a été de 44 % (987 340 positions calculées et 2 246 400 attendues) et de 34 % lorsque seules les positions avec une HPE inférieure à 15 sont conservées. L'erreur de positionnement moyenne a été de 4.7 m sur l'ensemble du jeu de données (n=987 340) et de 3.0 m sur le jeu de données filtrés avec HPE inférieure à 15 (n=758 164) (Figure 59).

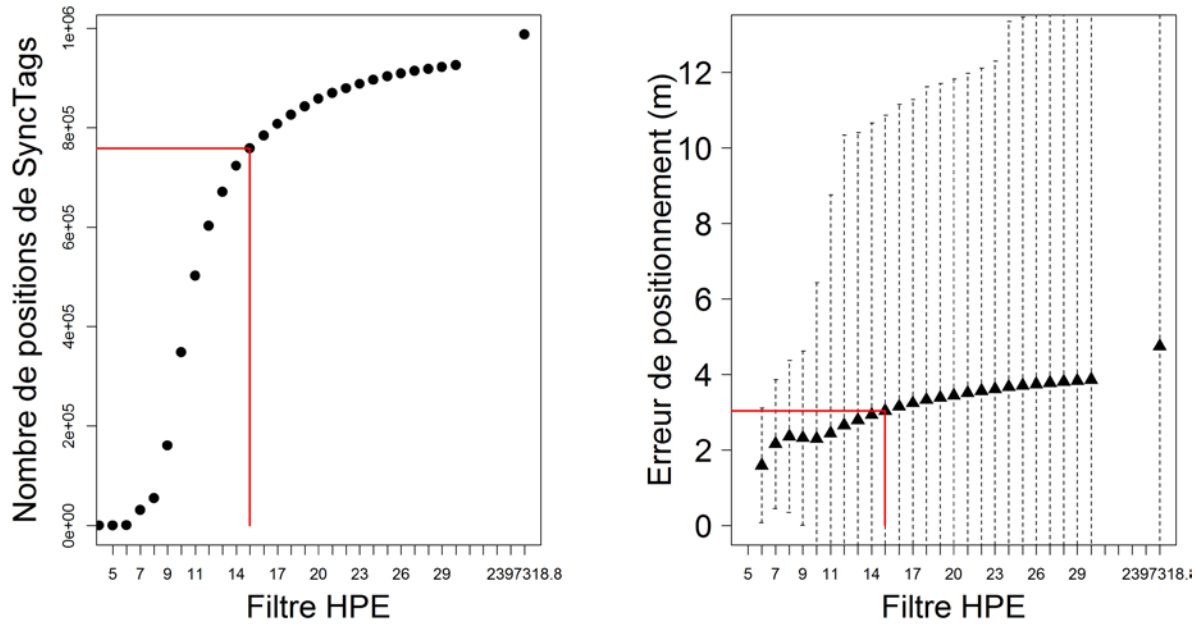


Figure 59 : Relation entre le nombre de positions de synctags calculées (à gauche) et l'erreur de positionnement moyenne HPEm (à droite) en fonction de la valeur du filtre HPE, avec en rouge les lignes montrant la valeur de 15 pour le filtre HPE. Noter la discontinuité de l'axe x, les filtres HPE entre 30 et 2 397 318 (n = 61 187) n'ont pas été représentés pour améliorer la lisibilité

L'évolution de l'erreur moyenne de positionnement des synctags ne montre pas de tendance temporelle nette (Figure 60).

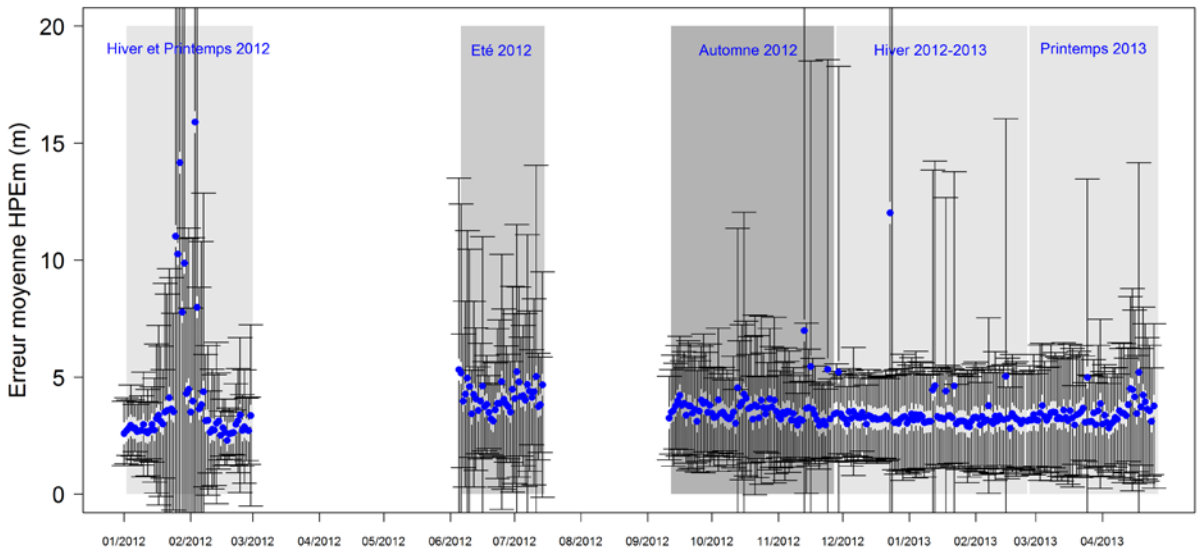


Figure 60 : Evolution temporelle de l'erreur moyenne journalière de positionnement des 48 synctags, HPEm (jeu de données filtré HPE < 15). La barre d'erreur correspondant à +/- l'écart type informe sur la variabilité inter synctag. Les rectangles permettent de délimiter les 5 périodes pendant lesquelles les 40 hydrophones ont fonctionné simultanément

Malgré tout, l'erreur de positionnement moyenne des 48 synctags a atteint des valeurs supérieures à 10 m lors de quelques journées du suivi. Ces valeurs « extrêmes » ont été observées lorsque le niveau de l'eau était minimal. La mise hors d'eau d'un ou plusieurs hydrophones situés à proximité de ces synctags pourrait expliquer ces valeurs d'erreurs élevées. Cette analyse met également en évidence une variabilité de l'erreur de positionnement entre les synctags qui pourrait être liée à des différences de configuration des hydrophones. Finalement, les performances obtenues en conditions statiques sont légèrement meilleures que celles obtenues en conditions mobiles.

3.2. La distribution spatiale des poissons

3.2.1. Description des changements saisonniers

La distribution spatiale des individus des 3 espèces diffère assez nettement selon les saisons (Figure 61, Tableau 16).

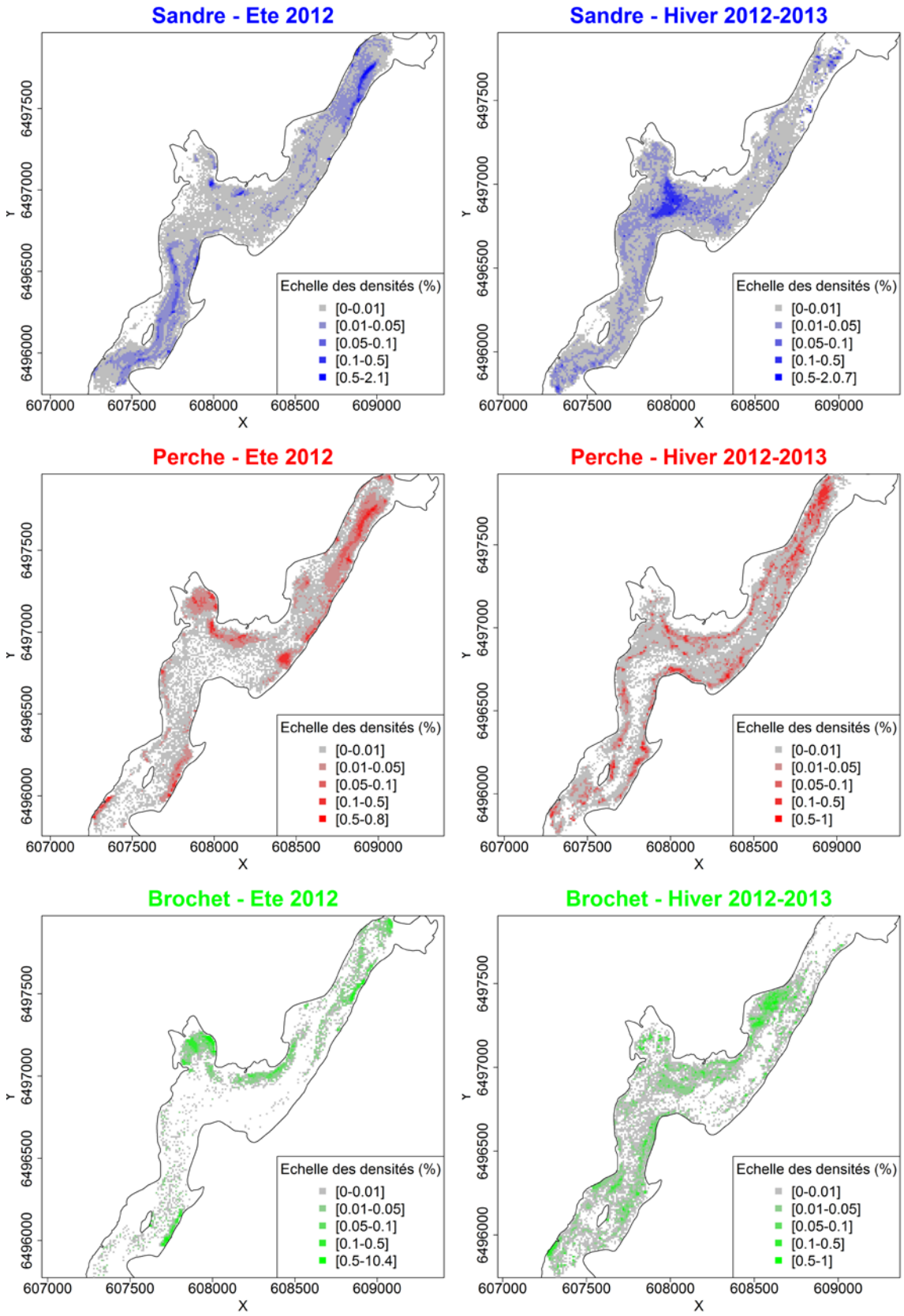


Figure 61 : Distribution spatiale des 3 espèces au cours des périodes été (à gauche) et hiver (à droite) pour les 3 espèces, sandre (en bleu, n = 118 181 positions et 20 individus en été et n = 149 941 positions et 11 individus en hiver), perche (en rouge, n = 59 955 positions et 12 individus en été et n = 187 043 positions et 12 individus en hiver) et brochet (en vert, n = 15 848 positions et 6 individus en été et n = 44 130 positions et 6 individus en hiver)

Tableau 16 : Valeurs moyennes des deux métriques de distribution spatiale (en gras, n = taille de l'échantillon) pour chacune des espèces et variabilité inter individuelle (en italique, n = nombre d'individu) en été et en hiver

	Sandre		Perche		Brochet	
	Eté	Hiver	Eté	Hiver	Eté	Hiver
Hauteur d'eau (m)	**6.6** (n=118 181) *2 -15.3* (n=20)	**9.2** (n=149 941) *4.2 – 12.7* (n=11)	**4.1** (n=59 955) *1.8 – 8.4* (n=12)	**6.9** (n=187 043) *3.8 – 12.2* (n=12)	**2.6** (n=15 848) *2.2 – 3.2* (n=6)	**6.3** (n=44 130) *4 – 9.5* (n=6)
Distance à la rive (m)	**51.4** *6.2 – 66.6*	**87.1** *50.4 – 120.5*	**44.4** *14.5 – 72.5*	**53.5** *14.2 – 97.7*	**22.5** 12.9 – 30.2	**52.5** *24.7 – 64.9*

Le sandre utilise l'ensemble de la retenue mais a tendance à sur-utiliser, en hiver, la partie intermédiaire, plus profonde, au dépend de la partie amont, moins profonde, particulièrement fréquentée en période estivale.

Le brochet se déplace régulièrement à proximité des rives mais a tendance à utiliser la zone pélagique en hiver de façon nettement plus prononcée qu'en été.

La perche présente une distribution spatiale relativement intermédiaire entre celle du sandre et celle du brochet. Tout comme ces deux espèces, elle se retrouve en zone plus profonde et plus éloignée des rives en hiver.

Néanmoins, une forte variabilité inter individuelle est observée chez les 3 espèces aussi bien en été qu'en hiver (exception du brochet en été) (Tableau 16). Les plus gros individus de sandre et perche ont tendance à fréquenter des zones plus profondes et plus éloignées des rives.

Lors de la baisse de la température de l'eau, les 3 espèces migrent significativement vers des zones plus profondes et s'éloignent significativement de la rive (Tableau 17).

Tableau 17 : Résultats de l'analyse de corrélation de Spearman entre les valeurs moyennes journalières des métriques de distribution spatiale et la température de l'eau

	Sandre	Perche	Brochet
Hauteur d'eau (m)	$r = -0.71$, $P < 0.0001$	$r = -0.80$, $P < 0.0001$	$r = -0.57$, $P < 0.0001$
Distance à la rive (m)	$r = -0.65$, $P < 0.0001$	$r = -0.45$, $P < 0.0001$	$r = -0.41$, $P < 0.0001$

3.2.2. Effet des paramètres environnementaux sur la fréquentation de la zone littorale (hors période printanière)

Parmi les 921 667 positions enregistrées au cours des périodes été, automne et hiver (50 individus), 97 877 positions ont été enregistrées en zone littorale (soit 10.6 %). En zone littorale, les poissons fréquentent l'ensemble de la retenue mais quelques secteurs sont nettement sur utilisés, la partie amont rive gauche (plage de sable/vase avec souches), la baie de la partie intermédiaire en rive droite (plage de sable/vase orientée sud) et la partie aval (berge abrupte avec un substrat grossier et de la végétation immergée) (Figure 62).

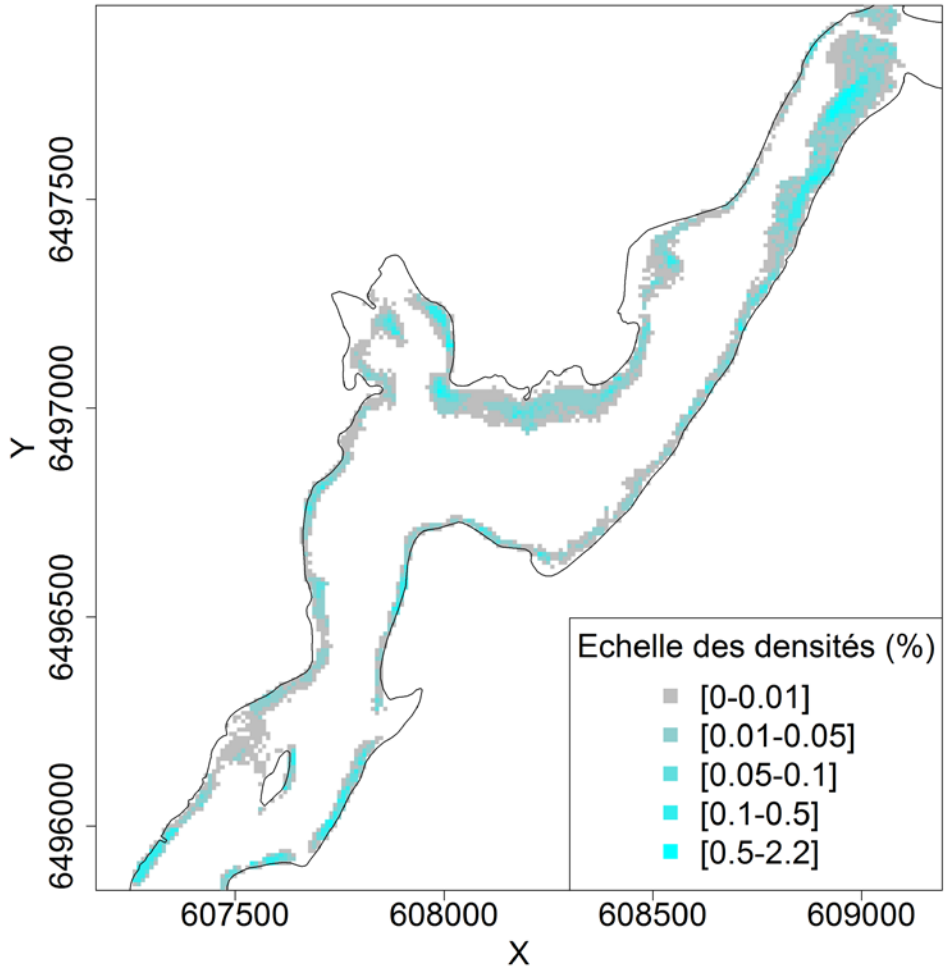


Figure 62 : Distribution spatiale des individus en zone littorale au cours des périodes été, automne et hiver

Les modèles de régressions logistiques prédisent correctement la fréquentation de la zone littorale. La valeur de l'AUC est comprise entre 0.69 et 0.99 (Tableau 18). Les effets indépendants (notés I) des différentes variables environnementales étant dans la plupart des cas supérieurs aux effets joints (notés J) (exception pour T57), les inter-relations entre variables sont faibles (Tableau 19).

Tableau 18 : Synthèse des résultats des modèles de régressions logistiques (valeurs de l'AIC, l'AUC et des coefficients des variables).

ID	ESP	GROUPE	AIC	AUC	Intercept	TEMP_S	PHASEJOUR_CREP	PHASEJOUR_NUIT	PHASEJOUR_AUBE	COTE_JOUR	AMP_ABS_JOUR	SENS_JOUR_HAUSSE	AMP_CUM_ABS_SEMAINE	SENS_SEMAINE_HAUSSE
T04	BRO	1	20907,68	0,88	-613,31	1,28	11,87	3,29	7,05	3,29	0,77	0,63	0,71	0,42
T116	BRO	1	3966,48	0,92	-1223,72	2,50	1,70	10,84	1,95	10,84	0,48	0,68	0,23	1,21
T16	BRO	1	19598,48	0,73	-390,65	1,15	2,04	2,13	2,58	2,13	1,60	0,87	1,56	1,31
T113	PER	1	1656,50	0,81	-498,93	1,86	1,51	2,62	0,90	2,62	0,69	1,32	1,80	0,47
T117	PER	1	906,21	0,69	-56,64	0,68	1,74	1,11	2,91	1,11	1,03	1,05	1,31	0,80
T118	PER	1	631,92	0,99	-175,81	7,76	0,35	1,34	0,18	1,34	36,23	1,33	2,17	240,81
T28	PER	1	5259,15	0,74	-1490,78	1,11	3,71	18,39	1,21	18,39	0,90	0,88	1,45	0,62
T49	PER	1	19498,09	0,71	122,65	1,08	1,79	0,78	1,38	0,78	1,10	1,03	0,67	0,58
T58	PER	1	14620,04	0,86	358,33	1,25	2,81	0,49	2,70	0,49	2,07	1,65	0,83	1,62
T01	SAN	1	65443,63	0,72	82,23	1,13	1,55	0,85	2,18	0,85	9,36	1,01	0,66	1,37
T09	SAN	1	9709,42	0,83	34,69	1,26	6,16	0,92	9,40	0,92	0,66	1,35	1,71	1,55
T11	SAN	1	8403,75	0,81	-285,62	1,24	0,76	1,73	2,00	1,73	1,56	2,15	0,63	0,51
T18	SAN	1	23608,53	0,83	-207,00	1,21	1,14	1,49	1,26	1,49	1,17	0,88	0,65	0,55
T31	SAN	1	25904,18	0,88	-182,76	1,37	2,26	1,41	1,07	1,41	1,13	0,63	2,75	0,81
T36	SAN	1	1187,58	0,85	-1056,85	0,82	2,18	7,91	3,47	7,91	11,08	1,82	0,19	0,63
T57	SAN	1	12255,16	0,87	-1104,14	1,31	0,71	8,56	0,68	8,56	0,20	1,34	3,14	0,79
T119	BRO	2	4695,95	0,77	31,67	1,08	4,15	0,93	3,81	0,93	0,70	1,75	1,90	0,58
T126	BRO	2	2039,99	0,86	-1884,60	1,30	4,76	39,38	23,01	39,38	0,19	3,04	2,43	0,26
T46	BRO	2	3553,44	0,84	1296,92	1,01	8,72	0,08	2,58	0,08	0,00	0,58	13,55	0,64
T53	BRO	2	6372,57	0,74	-1633,51	1,01	6,70	24,42	1,81	24,42	0,00	0,40	0,40	0,31
T50	PER	2	4775,56	0,87	503,93	1,54	7,52	0,37	6,10	0,37	0,00	0,29	2,97	0,71
T51	PER	2	1831,77	0,79	-1971,32	1,90	3,94	45,68	1,89	45,68	0,51	1,52	1,62	5,81
T59	PER	2	6854,93	0,81	-1245,16	1,14	17,10	11,30	11,64	11,30	4,95	0,82	2,41	1,60
T03	SAN	2	825,66	0,78	41,49	1,12	22,39	0,91	10,03	0,91	0,00	0,73	1,76	1,37
T35	SAN	2	6361,69	0,74	-1002,77	1,07	0,70	7,07	0,40	7,07	0,03	0,78	2,43	2,77
T115	PER	2	4140,64	0,71	-217,25	1,40	1,52	1,52	1,37	1,52	0,62	0,85	1,14	1,93
T06	SAN	2	11096,11	0,78	7861,64	1,81	2,36	0,00	0,60	0,00	0,23	3,66	0,02	10,74
T120	BRO	3	8615,66	0,73	-252,07	0,95	1,39	1,64	1,53	1,64	0,15	0,58	0,37	1,37
T43	PER	3	12442,55	0,93	-572,59	1,35	5,14	3,01	4,80	3,01	0,69	1,32	0,46	1,47
T32	SAN	3	12700,29	0,95	-223,68	1,62	1,08	1,52	0,83	1,52	0,03	1,06	1,50	1,00

Tableau 19 : Décomposition de la réduction totale de la déviance (R) en effets indépendant (I) et joint (J) en utilisant la méthode de partitionnement hiérarchique. Les effets indépendants associés à chaque variable environnementale et exprimés en pourcentage de l'effet total indépendant.

Id	ESP	GROUPE	R	I	J	I / J	TEMP_S	PHASEJOUR	COTE_JOUR	AMP_ABS_JOUR	SENS_JOUR	SENS_SEMAINE	AMP_CUM_ABS_SEMAINE
T01	SAN	1	3205,79	4083,50	-877,71	4,65	32,61	44,78	0,99	7,77	0,85	1,36	11,63
T04	BRO	1	4103,43	4735,67	-632,23	7,49	32,24	37,87	13,26	1,91	3,36	2,66	8,72
T09	SAN	1	1609,61	1400,22	209,39	6,69	40,15	44,13	4,76	5,38	0,99	2,31	2,28
T11	SAN	1	1091,46	1037,23	54,23	19,13	46,11	26,85	5,18	4,37	5,40	2,76	9,32
T113	PER	1	144,45	155,53	-11,09	14,03	55,67	5,79	20,45	3,86	0,33	3,09	10,81
T116	BRO	1	1569,61	1447,85	121,77	11,89	16,26	3,08	49,46	0,57	1,48	9,55	19,62
T117	PER	1	27,68	23,94	3,74	6,39	45,20	41,02	2,04	0,17	1,57	2,98	7,01
T118	PER	1	1420,50	1208,06	212,44	5,69	82,91	1,45	2,94	0,76	3,79	7,77	0,38
T16	BRO	1	1440,77	1309,56	131,21	9,98	43,07	13,00	28,37	2,36	2,85	3,24	7,11
T18	SAN	1	3877,93	3230,49	647,44	4,99	43,75	28,54	2,49	5,20	3,06	4,04	12,91
T28	PER	1	640,17	552,54	87,63	6,31	26,76	30,67	29,26	2,58	0,29	7,17	3,27
T31	SAN	1	4460,77	5290,93	-830,16	6,37	69,20	16,72	1,35	3,57	2,14	1,64	5,37
T36	SAN	1	225,89	188,02	37,87	4,97	12,50	17,73	59,86	0,70	1,66	3,83	3,73
T49	PER	1	1557,54	1041,73	515,82	2,02	48,93	5,88	14,95	3,89	0,38	12,52	13,46
T57	SAN	1	6715,07	3126,51	3588,56	0,87	40,48	2,61	42,16	3,12	0,63	0,61	10,40
T58	PER	1	3983,82	3027,58	956,24	3,17	56,44	7,91	18,59	5,56	2,31	1,27	7,93
T03	SAN	2	120,37	90,32	30,04	3,01	2,03	79,23	1,67	8,87	0,70	5,97	1,54
T06	SAN	2	811,67	1185,36	-373,70	3,17	16,82	13,61	8,98	5,49	3,24	46,59	5,27
T115	PER	2	227,78	173,75	54,03	3,22	25,01	8,65	30,02	1,87	0,84	31,37	2,23
T119	BRO	2	280,59	274,44	6,14	44,67	0,82	66,74	3,26	0,14	3,38	5,37	20,29
T126	BRO	2	495,60	422,12	73,48	5,74	3,52	63,68	9,63	7,17	3,44	9,02	3,54
T35	SAN	2	413,85	406,25	7,59	53,50	1,12	72,26	4,82	0,59	1,14	18,92	1,15
T46	BRO	2	693,76	678,13	15,64	43,37	1,04	80,58	4,85	1,55	2,48	2,29	7,21
T50	PER	2	1199,26	1173,40	25,86	45,37	10,78	72,87	2,65	5,24	6,07	0,55	1,84
T51	PER	2	202,46	209,76	-7,29	28,76	10,71	50,78	8,49	1,64	7,50	17,67	3,20
T53	BRO	2	366,52	430,30	-63,78	6,75	0,52	50,61	2,29	3,87	12,37	17,75	12,59
T59	PER	2	1113,11	1132,37	-19,26	58,79	0,80	94,90	0,93	0,25	0,15	2,45	0,51
T120	BRO	3	736,80	649,49	87,31	7,44	0,92	12,41	8,98	14,92	3,30	11,47	47,99
T32	SAN	3	13291,90	7317,48	5974,42	1,22	63,49	2,51	0,31	11,85	0,14	0,53	21,16
T43	PER	3	8407,86	5390,22	3017,64	1,79	53,62	11,95	1,58	12,71	0,36	0,73	19,05

La méthode de partitionnement hiérarchique montre clairement l'influence majeure de la température de l'eau et de la photopériode sur la fréquentation de la zone littorale par les individus (contribution de respectivement 29.4 % et 33.6 % en moyenne). Le niveau de l'eau de la retenue et les paramètres descriptifs des variations de niveaux d'eau passées influencent également l'utilisation de la zone littorale mais dans une moindre mesure (en moyenne contributions entre 2.5 et 12.8 % selon les variables).

Une forte variabilité inter individuelle des réponses comportementales et une absence nette de patrons communs par espèce ont été mises en évidence grâce à l'ACP (Figure 63). Toutefois, malgré cette forte variabilité inter individuelle, 3 groupes d'individus ont pu être isolés à partir de la CAH (Figure 63).

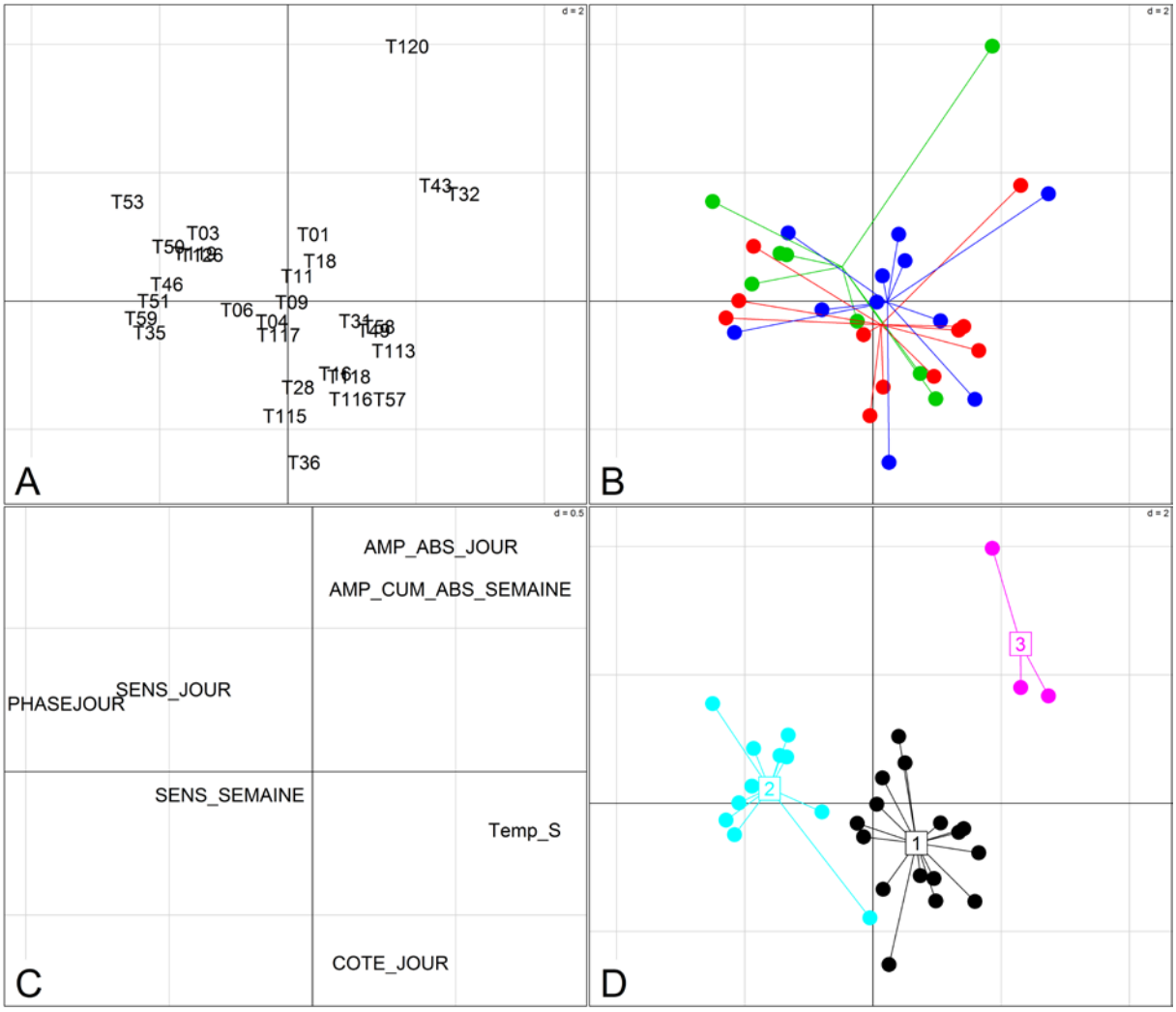


Figure 63 : Positions des individus sur les axes F1/F2 de l'ACP (A), regroupement des individus par espèces (sandre en bleu, perche en rouge et brochet en vert) sur les axes F1/F2 de l'ACP (B), positions des variables sur les axes F1/F2 de l'ACP (C) et résultats de la CAH à 3 groupes (D)

La fréquentation de la zone littorale des individus de chacun de ces 3 groupes est influencée de façon relativement similaire par les fluctuations environnementales :

- Cas des individus du groupe 1 (n = 16)

La température de l'eau explique en moyenne 43.3 % (variation entre 12.5 et 82.9 %) de la fréquentation de la zone littorale (Tableau 19). L'analyse des coefficients des modèles montre que pour une augmentation de température de l'eau de 1°C, ces individus ont en moyenne 1.7 fois plus de chances (variation entre 0.7 et 7.8) d'être présents en zone littorale qu'en zone pélagique (Tableau 18). Le niveau de l'eau de la retenue explique en moyenne 18.5 % de la fréquentation de la zone littorale (variation entre 1 et 60 %). Une augmentation de cote de 1 m engendre alors 4 fois plus de chances en moyenne (variation entre 0.5 et 18.4) d'être présents en zone littorale qu'en zone pélagique.

- Cas des individus du groupe 2 (n = 11)

L'essentiel des individus de ce groupe a été suivi uniquement en période estivale (20.5 °C et 511.5 m NGF). Dans ces conditions, la photopériode explique en moyenne 59.5 % (variation entre 8.7 et 94.9 %) de la fréquentation de la zone littorale (Tableau 19). L'analyse des coefficients des modèles montre que ces individus ont plus de chances d'être présents en zone littorale qu'en zone pélagique, la nuit (12.0 fois plus en moyenne), à l'aube (5.8 fois plus en moyenne) et au crépuscule (7.3 fois plus en moyenne) que le jour (Tableau 18). Le sens des variations au cours des 7 jours précédents explique en moyenne 14.4 % (variation entre 0.5 et 46.6 %) de la fréquentation de la zone littorale mais il y a une forte variabilité inter individuelle.

- Cas des individus du groupe 3 (n = 3)

L'amplitude des variations de niveau d'eau cumulée hebdomadaire et l'amplitude absolue journalière expliquent respectivement en moyenne 29.4 % (variation entre 19.0 et 48.0 %) et 13.2 % (variation entre 11.9 et 14.9 %) de la fréquentation de la zone littorale (Tableau 19). Les coefficients associés aux variables d'amplitudes journalières et hebdomadaires montrent que pour une amplitude de 1 m, les individus ont respectivement 3.3 et 1.6 fois plus de chances d'être présents en zone pélagique qu'en zone littorale.

3.3. L'activité des poissons

Les domaines vitaux (HR 95 %) ont une superficie comprise entre 24.3 et 57.8 ha selon les individus ce qui représente 30.1 à 71.5 % de la superficie totale de la retenue (Tableau 20).

Tableau 20 : Caractéristiques des domaines vitaux 95 % et 50 % des 15 individus suivis au cours des 4 saisons, nombre de positions, superficies (ha) des domaines vitaux 95 % (HR95) et 50 % (HR50), % de la superficie du domaine vital 95 % comparé à la superficie totale de la retenue (% HR95) et % de la superficie du domaine vital 50 % comparé à la superficie du HR 95 % (% HR50)

ID	ESP	Origine	Taille (mm)	Nb Positions	HR95	HR50	% HR95	% HR50
T04	BROCHET	Retenue	425	33117	35,0	3,8	43,3	10,8
T16	BROCHET	Retenue	570	19984	48,0	5,5	59,4	11,5
MOYENNE BROCHET				26551	41,5	4,7	51,4	11,2
T42	PERCHE	Retenue	435	61980	46,6	4,2	57,7	8,9
T43	PERCHE	Retenue	420	44252	29,3	2,5	36,3	8,7
T44	PERCHE	Retenue	460	60682	27,8	2,2	34,4	7,8
T49	PERCHE	Retenue	400	21680	48,6	6,2	60,1	12,9
T58	PERCHE	Retenue	320	27380	24,3	2,2	30,1	9,0
MOYENNE PERCHE				43195	35,3	3,5	43,7	9,4
T01	SANDRE	Retenue	500	67316	33,0	2,8	40,8	8,4
T02	SANDRE	Retenue	565	65028	40,4	3,6	50,0	8,9
T07	SANDRE	Retenue	695	57399	42,7	5,8	52,9	13,6
T08	SANDRE	Retenue	471	43836	47,0	5,2	58,1	11,2
T09	SANDRE	Pisculture	410	19243	50,5	3,7	62,5	7,3
T11	SANDRE	Pisculture	410	24602	57,8	7,3	71,5	12,6
T12	SANDRE	Pisculture	360	21362	46,7	4,3	57,8	9,2
T18	SANDRE	Pisculture	385	37688	56,6	8,2	70,0	14,5
MOYENNE SANDRE				42059	46,8	5,1	57,9	10,7

Les représentations cartographiques des domaines vitaux (HR 95 % et HR 50 %) n'ont pas mis en évidence de différences nettes de stratégies comportementales, que ce soit entre les 3 espèces ou entre les deux lots de sandres i.e autochtones et introduits (Figure 64). Par contre, les différences de degré de fragmentation du domaine vital décrit avec le HR 50 % mettent en évidence différentes stratégies comportementales entre les individus de chacune des espèces. Certains individus fréquentent seulement quelques zones « favorites », leur domaine vital est alors peu fragmenté (brochet, T04, perches, T43, T49 et T58 et sandres, T01, T02, T07, T09 et T12). Inversement, d'autres individus ont un domaine vital beaucoup plus fragmenté (brochet, T16, perches T42 et T44 et sandres, T08, T11 et T18). Par simple analyse visuelle de la Figure 64 nous notons qu'aucun individu n'a un domaine vital exclusivement limité à la partie aval de la retenue alors qu'inversement, certains individus sont quasiment toujours hors de cette zone aval.

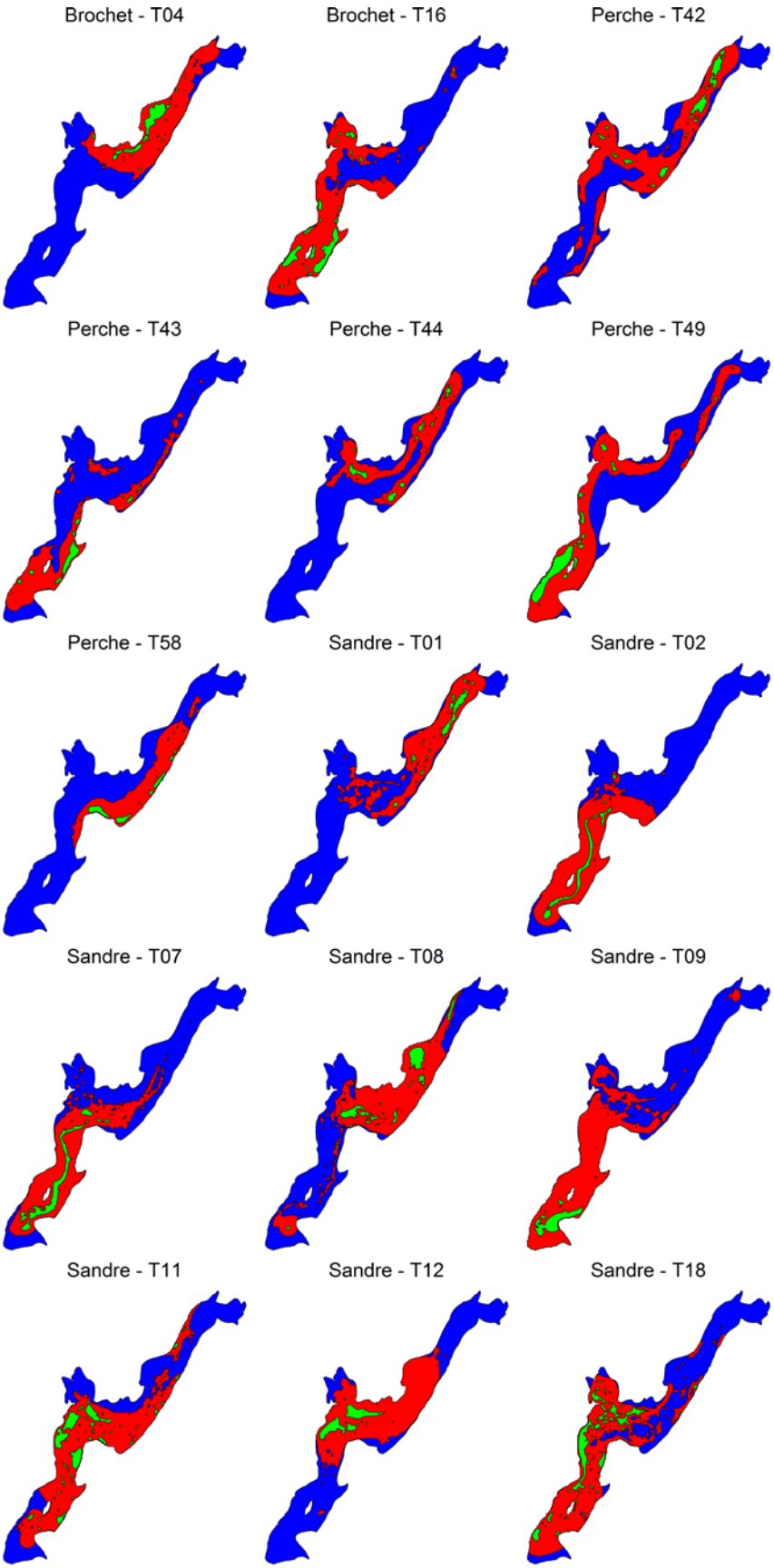


Figure 64 : Représentations cartographiques des domaines vitaux 95 % (en rouge) et 50 % (en vert) fréquentés par des individus de chacune des espèces au cours d'un cycle annuel complet

3.3.1. Description des changements saisonniers

L'activité de chacune des espèces montre une forte variabilité saisonnière (Tableau 21). Chez le sandre et la perche, l'aire d'activité saisonnière et l'activité journalière diminuent entre l'été et l'hiver ; Inversement, l'aire d'activité saisonnière du brochet est plus importante en hiver qu'en été et son activité journalière est équivalente sur les deux périodes.

Tableau 21 : Valeurs moyennes des métriques d'activité (en gras, n = taille de l'échantillon) pour chacune des espèces et variabilité inter individuelle (en italique, n = nombre d'individu) en été et en hiver

	Sandre		Perche		Brochet	
	Eté	Hiver	Eté	Hiver	Eté	Hiver
HR 95 % moyen (ha)	**18.1** (n= 13) *2.3 - 56.1*	**16.3** (n= 10) *5.2 – 29.7*	**29.8** (n= 11) *7.1 - 60.5*	**11.0** (n = 12) *3.2 – 28.5*	**10.4** (n= 4) *6.3 - 12.8*	**23.2** (n= 6) *7.3 – 42.7*
Distance moyenne parcourue (m/jour)	**4 610** (n = 476) *1552 – 9135* (n= 17)	**2 395** (n = 361) *1004 – 3716* (n= 11)	**5 570** (n = 145) *4020 – 8160* (n= 12)	**2 284** (n = 418) *857 – 2978* (n= 12)	**2 625** (n = 45) *1724 – 4124* (n=5)	**2 883** (n = 87) *1695 – 3946* (n= 5)

Une forte variabilité inter individuelle est observée au sein de chacune des espèces aussi bien en été qu'en hiver (Tableau 21, ANNEXES VII et VIII). Les plus gros individus des 3 espèces ont tendance à être plus mobiles (activité décrite avec la distance journalière parcourue).

3.3.2. Effet des facteurs environnementaux sur l'activité (hors période printanière)

La température de l'eau est le paramètre explicatif majeur de la variabilité temporelle de l'activité journalière (décrite à partir des aires d'activité journalières 95 % et 50 % ou de la distance minimale parcourue par jour) de 11 individus (8 sandres et 4 perches) (Tableau 22, Tableau 23, Tableau 24). Les pourcentages de variations associés à ce paramètre sont compris entre 21 et 77 % selon les individus et les métriques d'activité. Le coefficient du modèle associé à cette variable, toujours positif, montre que l'activité journalière du sandre et de la perche évolue dans le même sens que la température de l'eau.

Les paramètres hydrologiques (cote et amplitudes des variations passées) contribuent également à expliquer une partie de la fluctuation temporelle de l'activité journalière du

sandre et de la perche. Les pourcentages de variations associés à ces variables sont compris entre 12 et 39 % selon les individus et les métriques d'activité. L'activité de 6 individus (2 perches et 4 sandres) est particulièrement influencée par la cote, la contribution étant comprise entre 12 et 43 % selon les individus et les métriques. Les coefficients associés à cette variable, toujours négatifs, montrent que l'activité et la cote sont inversement liées. Les individus pour lesquels l'activité est influencée par l'amplitude des variations passées (contributions comprises entre 13 et 26 % selon les individus et les métriques) ne montrent pas de tendance commune : certains augmentent leur activité (coefficient positif) alors que d'autres ont tendance à la diminuer (coefficient négatif) lorsque l'amplitude des variations passées augmentent.

La comparaison des valeurs des coefficients associées aux différentes variables met en évidence le rôle majeur de la température de l'eau, comparé à celui des variables hydrologiques, dans l'explication de la variabilité de l'activité journalière du sandre et de la perche.

Les 4 variables environnementales sélectionnées n'ont pas permis d'expliquer la variabilité de l'activité journalière d'un certain nombre d'individus (8 pour la distance parcourue et 9 pour l'aire d'activité). Les parts résiduelles des modèles de régression sont alors supérieures à 80 % et le coefficient R^2 ajusté inférieur à 0.2.

Ce travail met en évidence la forte variabilité inter individuelle, pour chacune des 3 espèces, des réponses comportementales (décrites ici avec l'activité journalière) vis-à-vis des fluctuations environnementales.

Tableau 22 : Résultats des modèles de régressions multiples entre la métrique « distance parcourue par jour » et les 4 variables environnementales (TEMP_S, COTE_JOUR, AMP_JOUR et AMP_SEMAINE), coefficients associés à chacune des variables (C) et leurs probabilités associées (P), le coefficient R^2 ajusté du modèle, les pourcentages de variation totale attribuables à l'effet de chacune des variables et à la part non expliquée du modèle (RES). En grisé, les modèles présentant une part non expliquée supérieure à 80 %. En rouge, les pourcentages de variation supérieurs à 10

ID	ESP	C_Temp	P_Temp	C_COTE	P_COTE	C_AMP_JOUR	P_AMP_JOUR	C_AMP_SEM	P_AMP_SEM	R2adj	Temp_S	COTE_JOUR	AMP_ABS_JOUR	AMP_CUM_ABS_SEMAINE	RES
T04	BRO	0,10	1,4E-01	-0,11	7,8E-02	-0,07	2,1E-01	-0,04	4,4E-01	0,11	9,2	5,6	3,6	0,3	88,8
T16	BRO	0,12	4,4E-01	-0,02	9,0E-01	0,20	2,4E-01	-0,05	7,2E-01	-0,09	-2,7	-3,6	-2,2	-3,0	108,6
T42	PER	0,34	8,9E-09	-0,09	2,6E-02	0,00	9,4E-01	-0,01	8,6E-01	0,39	38,2	12,6	2,7	3,1	60,5
T43	PER	0,34	4,3E-10	0,07	1,1E-01	0,06	1,3E-01	-0,04	3,5E-01	0,38	36,1	0,5	2,0	13,3	62,2
T44	PER	0,07	2,1E-01	0,08	1,1E-01	0,01	9,1E-01	-0,11	3,4E-02	0,08	3,6	1,3	0,5	7,4	92,4
T49	PER	0,45	8,3E-04	-0,09	2,3E-01	-0,03	7,3E-01	0,04	6,8E-01	0,56	57,6	38,7	2,7	4,8	43,6
T55	PER	0,23	5,7E-02	0,00	9,5E-01	-0,01	8,8E-01	0,01	9,2E-01	0,05	12,7	-0,5	-0,7	1,2	95,2
T56	PER	0,08	5,3E-01	0,00	8,9E-01	-0,01	8,5E-01	0,00	9,3E-01	-0,03	-0,5	-0,8	-0,9	-0,9	103,3
T58	PER	0,43	3,8E-09	-0,01	8,9E-01	0,01	8,5E-01	0,06	3,3E-01	0,46	47,4	2,1	5,4	5,9	54,1
T01	SAN	0,52	8,7E-14	-0,10	1,0E-01	-0,03	6,6E-01	-0,03	7,0E-01	0,47	47,5	0,6	13,8	19,9	52,5
T02	SAN	0,08	2,7E-03	0,01	6,3E-01	0,03	3,6E-01	-0,01	6,6E-01	0,07	8,6	-0,2	0,5	3,4	92,5
T07	SAN	0,23	3,1E-12	0,03	3,4E-01	0,03	2,7E-01	0,05	1,4E-01	0,28	27,6	0,0	4,1	4,8	71,9
T08	SAN	0,29	1,1E-11	0,01	7,2E-01	0,08	7,9E-03	0,11	5,9E-03	0,33	25,1	2,4	-0,8	-0,8	67,4
T09	SAN	0,73	2,5E-12	0,04	5,2E-01	0,04	5,1E-01	0,07	2,7E-01	0,77	77,0	0,4	16,5	12,9	23,5
T11	SAN	0,56	2,5E-10	-0,04	3,8E-01	0,02	6,6E-01	0,04	3,4E-01	0,50	49,9	12,6	0,1	-0,4	50,1
T12	SAN	0,79	9,9E-10	-0,10	5,7E-02	0,09	8,4E-02	0,07	2,8E-01	0,56	51,4	14,8	0,0	-0,5	44,0
T18	SAN	0,00	9,5E-01	-0,14	6,0E-07	-0,03	2,3E-01	-0,05	1,1E-01	0,24	2,4	20,5	2,0	0,6	76,4
T31	SAN	-0,08	9,2E-03	-0,05	2,1E-02	0,05	2,3E-02	-0,08	8,3E-04	0,10	1,4	-0,1	2,7	1,5	90,3
T32	SAN	0,14	6,9E-04	0,04	2,1E-01	0,04	2,0E-01	0,05	1,8E-01	0,05	3,6	-0,6	-0,6	-0,6	95,4
T57	SAN	0,43	2,6E-03	-0,54	1,8E-07	-0,23	5,8E-02	0,13	2,4E-01	0,40	9,8	32,3	0,1	16,8	60,2

Tableau 23 : Résultats des modèles de régressions multiples entre la métrique « HR 95 % journalier » et les 4 variables environnementales (TEMP_S, COTE_JOUR, AMP_JOUR et AMP_SEMAINE), coefficients associés à chacune des variables (C) et leurs probabilités associées (P), le coefficient R^2 ajusté du modèle, les pourcentages de variation totale attribuables à l'effet de chacune des variables et à la part non expliquée du modèle (RES). En grisé, les modèles présentant une part non expliquée supérieure à 80 %. En rouge, les pourcentages de variation supérieurs à 10.

ID	ESP	C_Temp	P_Temp	C_COTE	P_COTE	C_AMP_JOUR	P_AMP_JOUR	C_AMP_SEM	P_AMP_SEM	R2adj	Temp_S	COTE_JOUR	AMP_ABS_JOUR	AMP_CUM_ABS_SEMAINE	RES
T04	BRO	0,41	6,0E-03	-0,08	5,5E-01	-0,01	9,1E-01	-0,15	1,6E-01	0,15	16,2	1,1	0,9	4,7	84,8
T16	BRO	0,26	4,5E-01	-0,17	6,2E-01	0,69	8,6E-02	0,07	8,4E-01	0,02	-2,3	-1,1	8,6	0,0	98,5
T42	PER	0,90	3,1E-14	-0,14	6,0E-02	0,06	3,5E-01	0,00	9,5E-01	0,52	51,6	12,4	2,0	4,3	47,5
T43	PER	0,75	1,4E-11	0,06	5,3E-01	0,07	4,0E-01	-0,06	5,1E-01	0,42	42,7	-0,8	4,3	12,9	58,1
T44	PER	0,10	3,2E-01	0,09	3,0E-01	-0,02	8,1E-01	-0,20	3,1E-02	0,06	3,5	0,3	1,0	7,1	93,6
T49	PER	1,00	1,1E-03	-0,05	7,6E-01	0,10	6,4E-01	-0,02	9,3E-01	0,47	50,9	26,0	-0,7	7,2	53,2
T55	PER	0,89	2,0E-04	0,01	9,4E-01	0,02	8,6E-01	0,04	8,1E-01	0,36	40,8	3,7	0,1	6,5	64,3
T56	PER	-0,14	6,9E-01	0,06	4,2E-01	-0,01	8,9E-01	-0,06	3,8E-01	-0,02	-0,4	0,3	-0,8	0,2	101,6
T58	PER	0,73	4,1E-07	-0,10	3,6E-01	0,12	2,5E-01	0,05	6,8E-01	0,37	36,8	5,1	0,5	4,8	63,0
T01	SAN	0,81	1,7E-10	-0,20	8,3E-02	-0,15	2,8E-01	-0,01	9,3E-01	0,39	38,8	-0,1	13,8	15,8	60,6
T02	SAN	0,17	7,4E-03	0,04	4,9E-01	0,13	7,2E-02	-0,07	2,7E-01	0,07	6,4	0,2	-0,5	4,1	92,5
T07	SAN	0,57	1,8E-15	0,08	2,1E-01	0,04	5,5E-01	0,17	2,1E-02	0,35	34,0	0,1	6,7	4,8	64,7
T08	SAN	0,43	6,2E-05	0,05	5,4E-01	0,21	9,9E-03	0,24	2,3E-02	0,12	4,8	-0,4	0,6	0,3	87,8
T09	SAN	1,31	9,7E-13	0,03	7,4E-01	-0,03	7,3E-01	0,25	2,7E-02	0,78	76,9	2,4	21,5	8,0	21,9
T11	SAN	0,89	1,6E-06	-0,09	3,0E-01	-0,02	8,5E-01	0,12	2,3E-01	0,36	35,1	11,7	0,5	0,4	64,3
T12	SAN	1,51	5,5E-09	-0,19	8,5E-02	0,17	1,2E-01	0,13	3,4E-01	0,53	49,0	13,5	0,1	-0,5	47,5
T18	SAN	-0,09	3,3E-01	-0,18	1,3E-02	-0,10	1,6E-01	-0,11	1,6E-01	0,06	-0,8	3,8	1,4	0,4	94,4
T31	SAN	-0,22	1,4E-02	-0,23	6,2E-04	0,17	1,1E-02	-0,26	2,9E-04	0,13	0,3	2,1	2,6	1,9	87,3
T32	SAN	0,13	1,1E-01	0,05	4,1E-01	0,08	2,5E-01	0,11	1,4E-01	0,00	-0,4	-0,5	-0,1	0,1	99,8
T57	SAN	1,09	1,0E-04	-0,97	1,0E-06	-0,38	1,1E-01	0,47	3,4E-02	0,38	4,1	24,6	0,7	18,4	62,3

Tableau 24 : Résultats des modèles de régressions multiples entre la métrique « HR 50 % journalier » et les 4 variables environnementales (TEMP_S, COTE_JOUR, AMP_JOUR et AMP_SEMAINE), coefficients associés à chacune des variables (C) et leurs probabilités associées (P), le coefficient R^2 ajusté du modèle, les pourcentages de variation totale attribuables à l'effet de chacune des variables et à la part non expliquée du modèle (RES). En grisé, les modèles présentant une part non expliquée supérieure à 80 %. En rouge, les pourcentages de variation supérieurs à 10.

ID	ESP	C_Temp	P_Temp	C_COTE	P_COTE	C_AMP_JOUR	P_AMP_JOUR	C_AMP_SEM	P_AMP_SEM	R2adj	Temp_S	COTE_JOUR	AMP_ABS_JOUR	AMP_CUM_ABS_SEMAINE	RES
T04	BRO	0,53	4,44E-02	-0,16	4,80E-01	0,00	9,87E-01	-0,44	2,45E-02	0,14	11,3	0,0	0,5	8,8	86,2
T16	BRO	0,48	2,78E-01	-0,21	6,25E-01	0,60	2,21E-01	0,26	5,49E-01	-0,03	-3,6	-0,4	1,1	-0,5	103,0
T42	PER	1,22	9,03E-17	-0,05	5,27E-01	0,02	7,86E-01	-0,03	6,93E-01	0,57	58,2	7,4	4,7	7,5	42,8
T43	PER	0,95	3,99E-12	0,12	2,75E-01	0,06	5,68E-01	-0,07	5,21E-01	0,44	44,7	-0,4	5,7	14,3	55,7
T44	PER	0,40	2,17E-03	-0,19	8,94E-02	-0,29	1,99E-02	-0,21	6,60E-02	0,25	21,0	1,8	12,6	11,5	74,8
T49	PER	1,09	5,30E-04	-0,31	9,68E-02	0,01	9,64E-01	-0,29	1,62E-01	0,67	66,0	42,4	2,8	18,4	33,0
T55	PER	1,73	1,85E-05	-0,03	7,96E-01	-0,22	3,24E-01	0,22	3,92E-01	0,48	50,8	7,5	7,0	8,5	51,6
T56	PER	0,41	4,29E-01	0,12	2,69E-01	-0,01	9,13E-01	-0,06	5,40E-01	-0,02	-0,8	0,1	-0,9	-0,4	101,8
T58	PER	0,66	1,13E-04	-0,10	4,51E-01	0,10	4,41E-01	-0,12	4,80E-01	0,28	29,3	3,8	1,7	9,4	72,2
T01	SAN	1,10	3,28E-11	-0,08	6,11E-01	-0,23	2,10E-01	0,05	8,18E-01	0,42	42,3	1,9	15,5	17,8	58,2
T02	SAN	0,18	7,63E-02	-0,08	3,69E-01	0,18	1,08E-01	-0,08	4,12E-01	0,02	1,7	-0,3	-0,6	0,3	97,8
T07	SAN	0,62	4,97E-12	0,06	4,67E-01	0,03	6,93E-01	0,28	2,95E-03	0,26	22,9	-0,5	4,0	0,8	74,1
T08	SAN	0,10	5,35E-01	0,22	1,05E-01	0,17	1,68E-01	0,39	2,09E-02	0,06	0,7	1,1	2,3	4,2	94,3
T09	SAN	1,12	3,23E-11	-0,02	7,91E-01	-0,13	1,62E-01	0,35	2,14E-03	0,75	69,1	5,6	25,4	2,5	24,9
T11	SAN	0,80	3,29E-04	-0,17	1,29E-01	-0,09	3,94E-01	0,12	3,35E-01	0,27	25,4	12,3	1,9	0,0	72,8
T12	SAN	1,80	3,35E-07	-0,18	2,28E-01	-0,04	8,17E-01	0,17	3,53E-01	0,46	46,5	9,4	6,5	-0,4	54,1
T18	SAN	-0,35	6,31E-03	-0,40	4,34E-05	-0,17	6,51E-02	-0,02	8,19E-01	0,18	1,8	12,4	-0,6	0,2	82,4
T31	SAN	-0,29	9,23E-03	-0,34	3,99E-05	0,20	1,64E-02	-0,25	4,51E-03	0,13	0,6	4,4	2,6	0,2	86,9
T32	SAN	0,16	1,19E-01	0,10	2,06E-01	0,09	3,19E-01	0,16	7,10E-02	0,01	-0,6	-0,1	-0,2	0,6	99,1
T57	SAN	1,15	8,59E-04	-1,00	4,04E-05	-0,42	1,55E-01	0,77	5,30E-03	0,36	5,5	24,5	2,1	23,5	63,6

3.4. Comportement des 3 espèces en période de reproduction

Entre début mars et mi mai 2012 et 2013, des individus de chacune des espèces montrent des comportements de reproduction (période de recherche d'une zone chez la perche et le brochet ou période de protection du nid chez le sandre) (Tableau 25, Figure 65).

Tableau 25 : Récapitulatif des périodes de reproduction estimées des différentes espèces en 2012 et 2013. La température est celle observée à 50 cm de profondeur en zone pélagique en début de période

	Année	Période	Température (°C)
Sandre	2012	18/04 - 17/05	8.4
	2013	05/04 – 20/05	6.4
Perche	2013	13/04 – 17/04	7.3
Brochet	2012	16/03 – 23/03	5.1
	2013	03/03 – 06/04	7.3

- Sandre : les individus T11 et T111 sont très peu mobiles, respectivement du 18/04/2012 au 17/05/2012 (30 jours) et du 05/04/2013 au 20/05/2013 (46 jours) ce qui semble suggérer qu'ils gardent un nid. Ces deux nids sont situés près des rives. Ces sites sont estimés à environ 3.4 m et 6.5 m de profondeur respectivement ;
- Perche : l'individu T112 est particulièrement mobile entre le 13/04/2013 et 17/04/2013 avec une distance maximale journalière parcourue de 7 500 m contre 3 014 m en moyenne. Cet individu a fréquenté une large zone d'une profondeur estimée entre 5.7 et 14.4 m ;
- Brochet : les individus T16, T116 et T120 sont particulièrement mobiles, respectivement entre le 16/03/2012 et le 23/03/2012 (distance maximale journalière de 10 745 m contre 2 779 m en moyenne), le 10/03/2013 (distance journalière de 8 284 m contre 2 660 m en moyenne) et entre le 08/03/2013 et 06/04/2013 (distance maximale journalière de 8 780 m contre 4 752 m en moyenne). Ces 3 individus ont fréquenté les habitats de bordures de la retenue, de profondeur moyenne respective de 1.6 m, 2.7 m et 1.3 m.

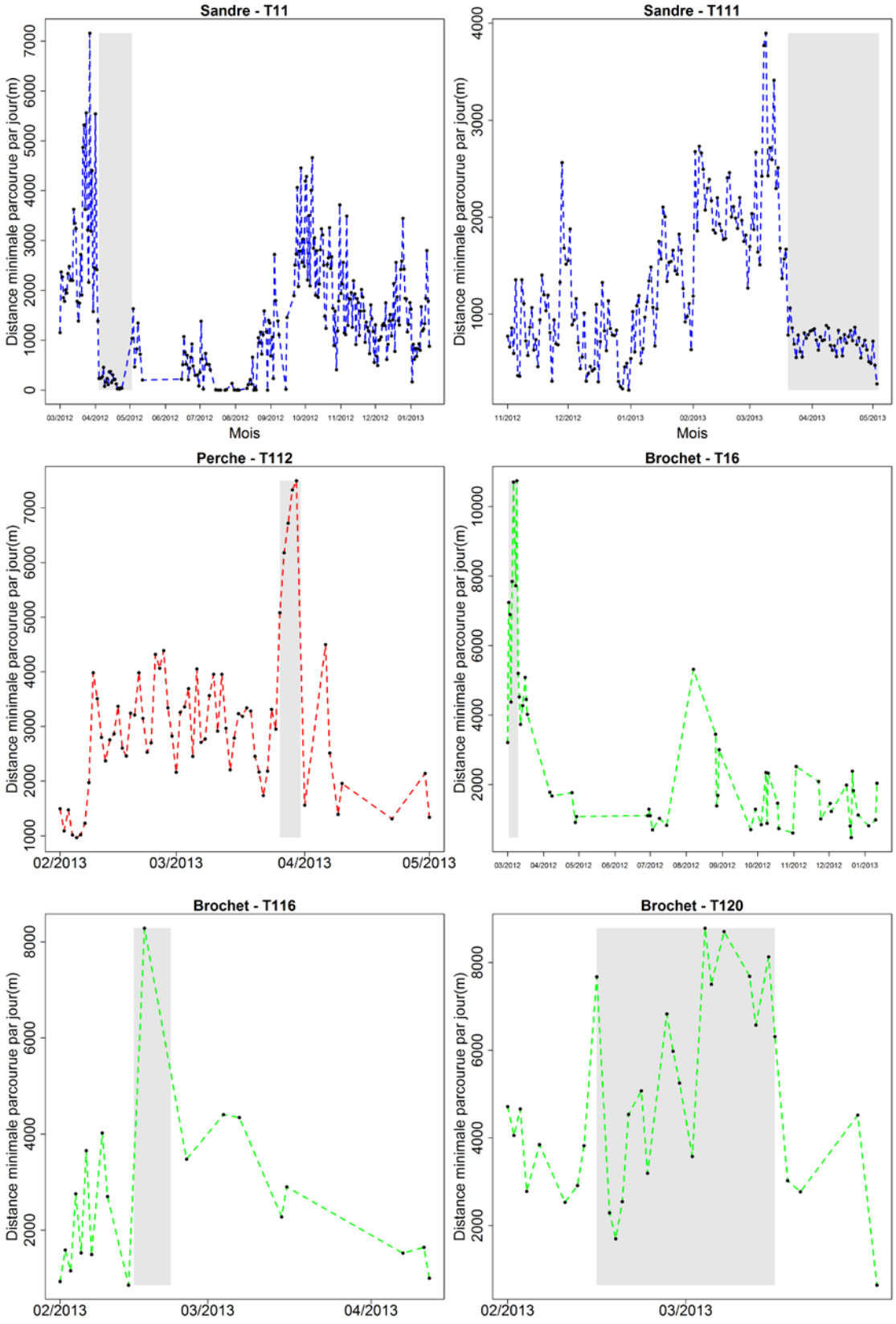


Figure 65 : Evolution de la distance journalière parcourue par des individus des 3 espèces (en bleu, le sandre, en rouge, la perche et vert, le brochet) avec en gris la période de reproduction estimée (T11 : 18/04/2012 - 17/05/2012, T111 : 05/04/2013 - 20/05/2013, T112 : 13/04/2013 - 18/04/2013, T16 : 16/03/2012 - 24/03/2012, T116 : 08/03/2013 - 15/03/2013, T120 : 09/03/2013 - 06/04/2013)

3.5. Activité et distribution spatiale au cours du cycle journalier

Chez le sandre, la variabilité inter individuelle de l'activité (Figure 66) et de la distribution spatiale (Figure 67) est particulièrement forte en été. En hiver, deux pics d'activité sont observés, un premier à l'aube (190 m/h) et un second au crépuscule (140 m/h) mais sa distribution spatiale est stable tout au long du cycle. Les patrons individuels des sandres introduits ne diffèrent pas nettement de ceux des sandres autochtones.

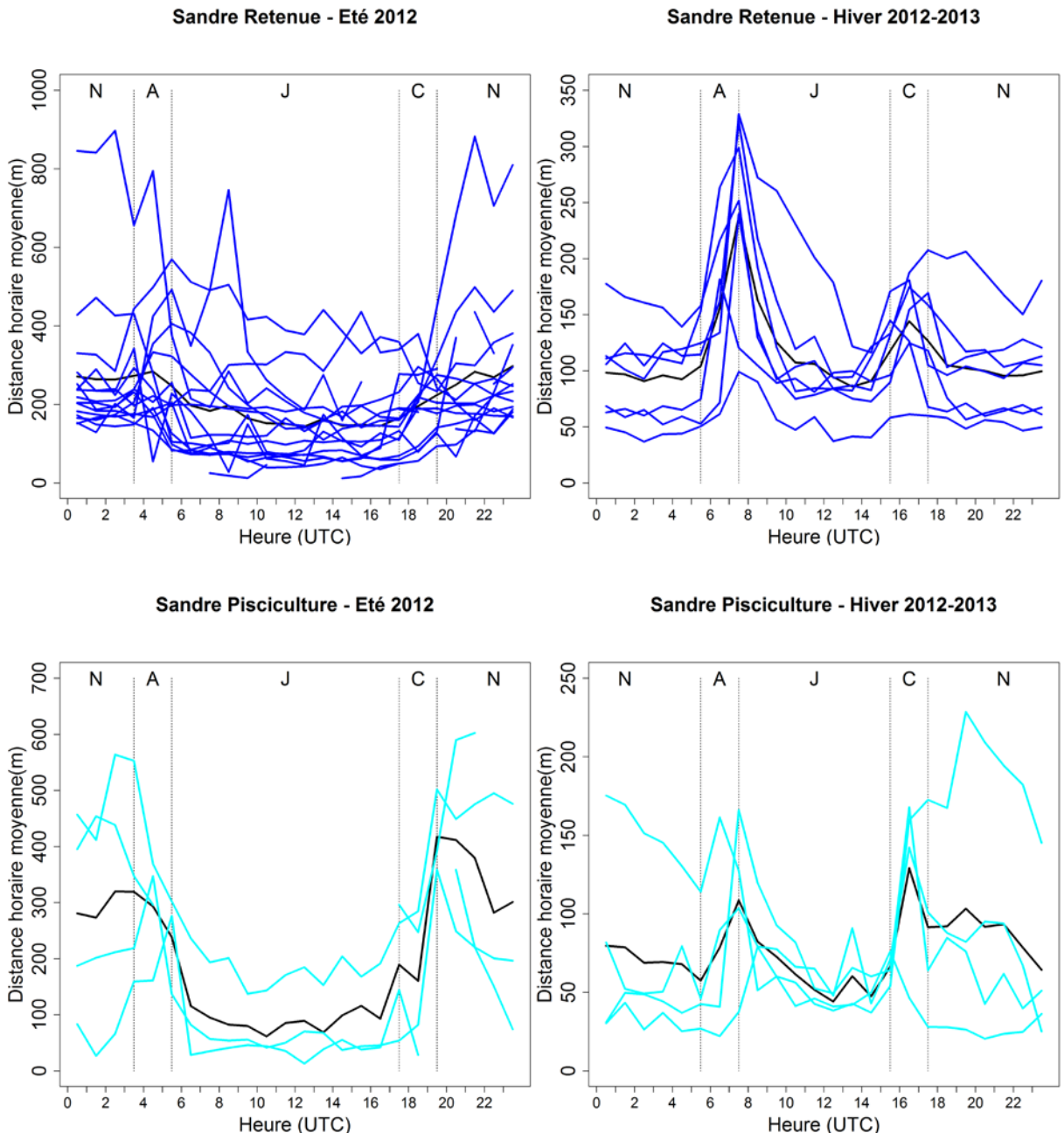


Figure 66 : Distance moyenne parcourue par heure par chacun des individus de sandre autochtone (en haut) et introduit (en bas) en été (à gauche) et en hiver (à droite). En noir, la courbe moyenne tout individus du lot confondus

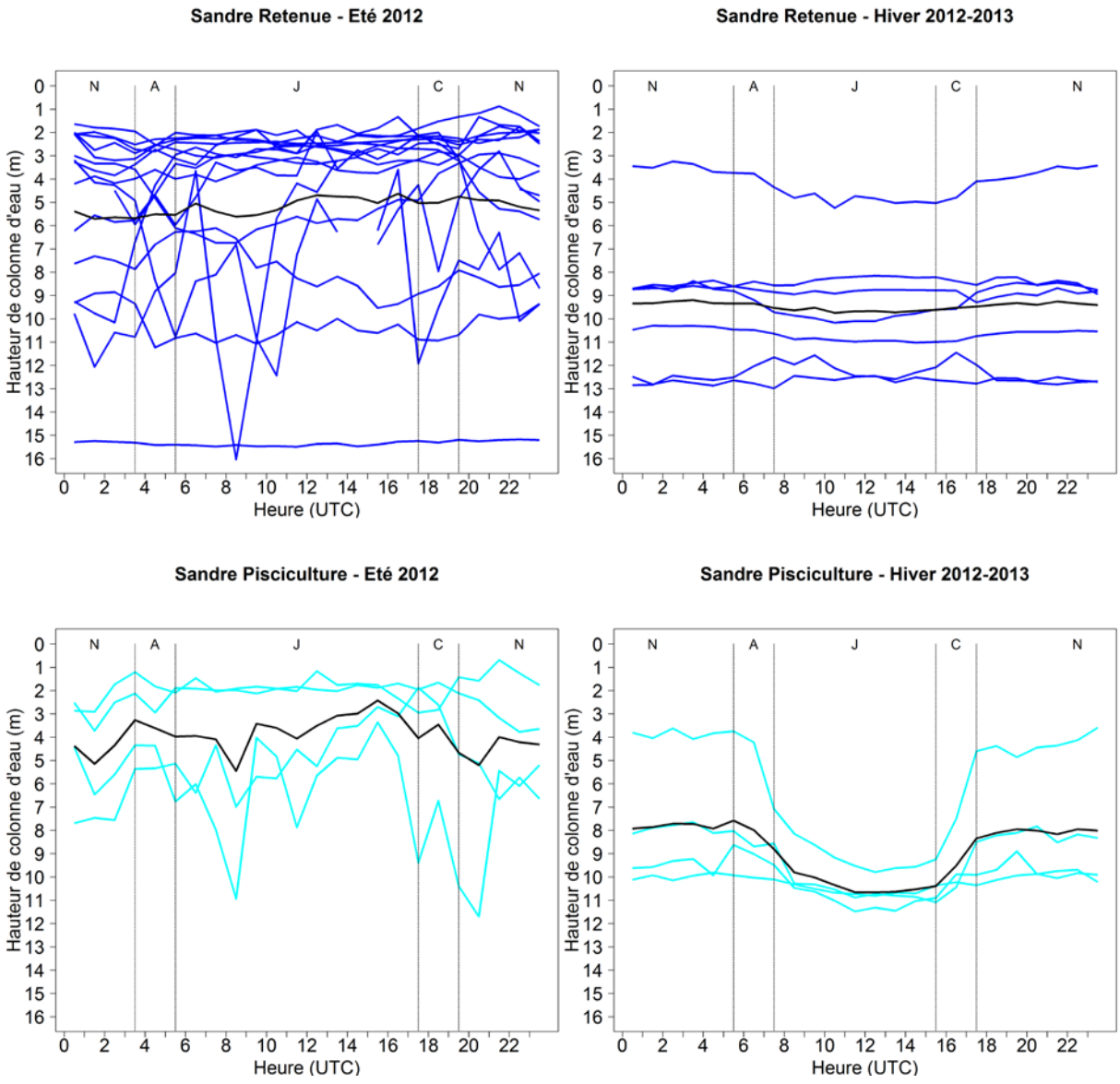


Figure 67 : Evolution de la hauteur de la colonne d'eau moyenne horaire pour chacun des individus de sandre autochtone (en haut) et introduit (en bas) en été (à gauche) et en hiver (à droite). En noir, la courbe moyenne tout individus du lot confondus

Chez la perche et le brochet, la variabilité inter individuelle de l'activité (Figure 68) et de la distribution spatiale (Figure 69) est plus faible que chez le sandre. Les patrons moyens reflètent assez bien l'activité et la distribution spatiale de l'espèce en été et en hiver.

- Perche : le pic d'activité est observé en journée (entre 150 et 400 m/h selon la saison) alors que l'activité est très réduite la nuit (entre 30 et 80 m/h selon la saison) et intermédiaire

à l'aube et au crépuscule. La durée de la période d'activité est plus réduite en hiver (13h) qu'en été (17h).

- Brochet : en période estivale, le pic d'activité est recentré au cours de la journée (200 m/h). En hiver deux pics d'activité sont observés, un premier à l'aube (200 m/h) et un second au crépuscule (170 m/h) alors que l'activité est très réduite la nuit (80 m/h) et intermédiaire au cours de la journée (130 m/h).

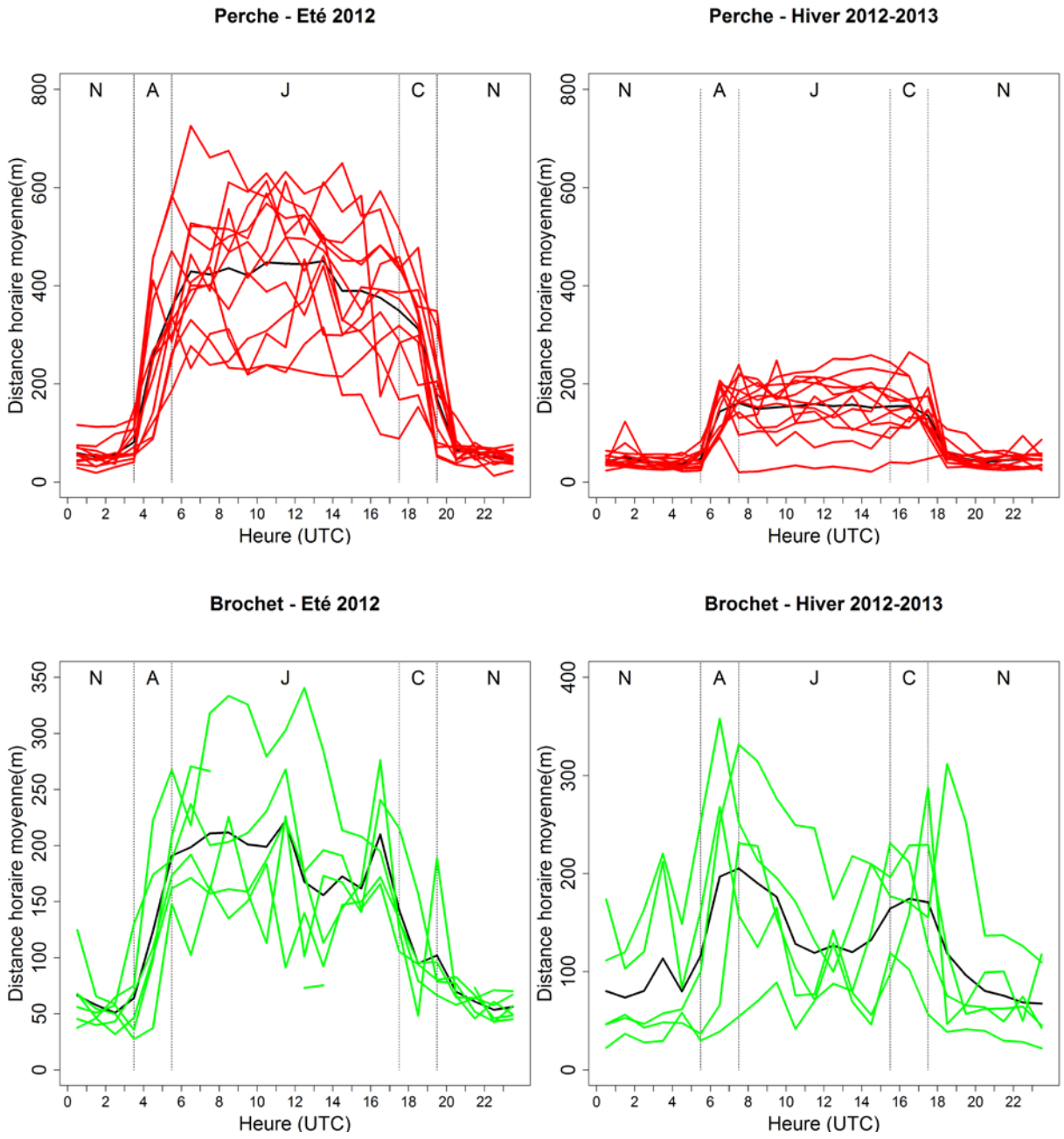


Figure 68 : Distance moyenne parcourue par heure par chacun des individus de perche (en rouge) et de brochet (en vert) en été (à gauche) et en hiver (à droite). En noir, la courbe moyenne tout individus confondus

En été, les individus des deux espèces migrent vers des zones plus profondes à l'aube et inversement au crépuscule (Figure 69). Par contre, en hiver, la distribution spatiale est assez stable tout au long du cycle.

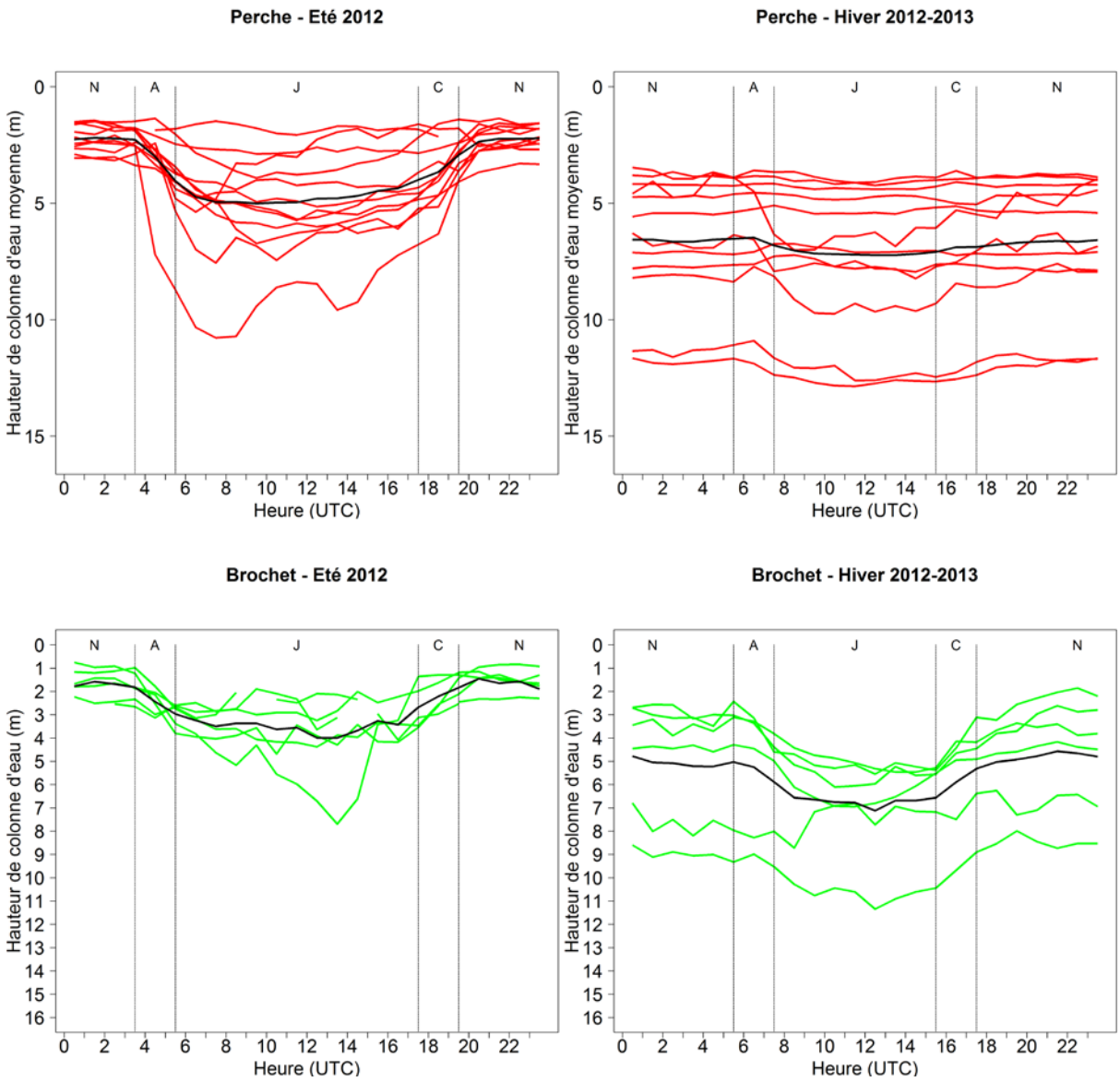


Figure 69 : Evolution de la hauteur de la colonne d'eau moyenne horaire pour chacun des individus de perche (en rouge) et de brochet (en vert) au cours de la période estivale. En noir, la courbe moyenne tout individus de l'espèce confondus

3.6. Synthèse des résultats

Tableau 26 : Synthèse des résultats obtenus sur la description de la distribution spatiale et de l'activité

	Sandre	Perche	Brochet
Cycle annuel	Large distribution spatiale ; déplacements en hiver vers des zones plus profondes et plus éloignées des rives	Distribution spatiale intermédiaire entre celle du sandre et du brochet ; déplacements en hiver vers des zones plus profondes et plus éloignées des rives	Présence régulière à proximité des rives en été, utilisation plus prononcée en hiver des zones profondes et éloignées des rives
Cycle journalier	En été, très forte variabilité inter individuelle de la distribution spatiale et de l'activité ; En hiver, pics d'activité à l'aube et au crépuscule ; distribution spatiale reste stable tout au long du cycle	Pic d'activité en journée en été et en hiver ; déplacements dans des hauteurs d'eau plus faibles la nuit en été (mais pas en hiver)	En été, pic d'activité en journée mais en hiver pics à l'aube et au crépuscule ; déplacements dans des hauteurs d'eau plus faibles la nuit en été et en hiver

Tableau 27 : Synthèse des résultats sur l'influence des paramètres environnementaux sur la distribution spatiale et l'activité (n = nombre d'individu concerné)

Distribution spatiale	Influence majeure de la température de l'eau et de la photopériode sur la fréquentation de la zone littorale : fréquentation plus élevée lors des températures chaudes (n=22) et fréquentation plus élevée la nuit (n=22) ; Quelques individus des 3 espèces répondent aux fluctuations du niveau de l'eau : attrait plus prononcé de la zone littorale à cote haute (n=10) et attrait moins prononcé du littoral lors des fortes amplitudes (n=3) Pas de réponses similaires par espèce
Activité journalière	Influence majeure de la température de l'eau pour des individus de sandre et perche : élévation de l'activité journalière avec la température Quelques individus de sandre et perche répondent aux fluctuations du niveau de l'eau : tendance à une plus forte mobilité à cote basse (n=6) Une partie des individus des 3 espèces (n=9) ne répond pas aux fluctuations de la température et du niveau de l'eau

4. Discussion

4.1. Retour d'expérience sur la méthodologie

Le suivi en continu des déplacements des poissons à l'aide du système VPS n'avait jusqu'à présent jamais été réalisé sur le territoire national. A l'échelle internationale, cette technologie commence à être utilisée (Espinoza 2010; Espinoza, Farrugia *et al.* 2011; Espinoza, Farrugia *et al.* 2011b; Dean. M J, Hoffman. W S *et al.* 2012; Smith 2012; Steel, Sandstrom *et al.* 2012; Furey, Dance *et al.* 2013; Thums, Whiting *et al.* 2013), mais le recul méthodologique est encore très limité. Les avancées scientifiques offertes en écologie comportementale laissent penser que de multiples utilisations seront faites dans le futur. Il convient donc de donner quelques recommandations lors de l'utilisation de ce système.

Cette technologie nécessite une caractérisation environnementale du site. Un relevé bathymétrique précis est indispensable à la construction du réseau d'hydrophones. Il doit être réalisé à la cote maximale lorsque le site est soumis à des variations du niveau de l'eau. Un suivi de la température de l'eau et de l'évolution du niveau d'eau au dessus de chaque hydrophone doit également être mis en œuvre car ces paramètres sont intégrés à l'algorithme de positionnement.

La construction du réseau d'hydrophones est une étape primordiale en télémétrie acoustique (Kessel, Cooke *et al.* 2014). Elle nécessite des tests *in situ* pour connaître la distance de détection (variable en fonction de la conductivité, de la profondeur, etc.). De plus, elle est étroitement dépendante des contraintes physiques imposées par le site (degré de découpage des rives, amplitude des variations du niveau de l'eau, usages, etc.). Un pourcentage du site d'étude (y compris des zones d'intérêt) peut parfois ne pas se retrouver intégré à l'intérieur du réseau. Il convient alors de quantifier la distribution spatiale des performances (taux de positionnement et erreur de positionnement) dans l'ensemble de la zone instrumentée. Jusqu'à présent, seules des simulations théoriques ayant été présentées (Espinoza, Farrugia *et al.* 2011a; Smith 2013), une méthodologie a été développée dans le cadre de ce travail. Elle s'est avérée particulièrement utile pour construire le réseau d'hydrophones lui-même mais aussi pour optimiser le suivi dans la/les zone(s) d'intérêt. La distribution spatiale des performances obtenues sur la retenue des Bariousses s'est avérée satisfaisante bien que des contraintes fortes aient été imposées par les variations du niveau de l'eau. Malgré tout, les performances varient spatialement (taux de positionnement de 44 % et erreur de positionnement de 2.4 m à l'intérieur contre 36 % et 4.2 m à l'extérieur du réseau

d'hydrophones, positions avec HPE < 15). Notons que les différences des taux de positionnement (plus faibles à l'extérieur qu'à l'intérieur du réseau) ont sans doute impacté nos résultats sur la distribution spatiale (cartes et valeurs moyennes par individu/espèce en été et en hiver). Il conviendrait de définir une méthodologie pour intégrer ce biais d'échantillonnage.

Ce système de télémétrie offre la possibilité d'effectuer des suivis au cours de longues périodes dans des conditions de température fluctuantes. Les performances des algorithmes de positionnement étant susceptibles de varier temporellement (Kessel, Cooke *et al.* 2014), il semble important d'effectuer des tests de performance lors de chaque changement significatif de température de l'eau (exemple en milieu lacustre, en période de stratification et d'homogénéisation). Ces tests additionnels ont été effectués durant notre étude mais les positions n'ont pas pu être calculées à cause des saturations prématurées des mémoires des hydrophones. Avec ce type de tests, l'éventuelle évolution des performances pourrait être prise en compte lors de l'analyse des données biologiques. Dans l'idéal, il conviendrait donc de respecter le planning suivant :

- ANNEE N : caractérisation environnementale et installation des réseaux de suivi des paramètres environnementaux ;
- ANNEE N+1 : test des distances de détection, construction du réseau d'hydrophones en fonction du relevé bathymétrique et des contraintes imposées, installation du réseau d'hydrophones *in situ* et test de la distribution spatiale des performances ;
- ANNEE N+2 : ajustement du réseau d'hydrophones, lancement du suivi biologique, test de la distribution spatiale des performances lors d'un changement significatif de température.

Ce système de télémétrie permet de réaliser un suivi simultané de plusieurs individus avec une haute résolution spatiale et à une fréquence élevée. Ainsi, ils génèrent des bases de données particulièrement volumineuses. Il est important de connaitre la qualité des données récoltées avant toutes analyses biologiques. Lors des tests en mouvement, le taux de positionnement a été proche de 50 % et l'erreur moyenne a été de 5 m ce qui confirme des résultats antérieurs sur sa précision (Espinoza, Farrugia *et al.* 2011a). Par contre, une partie des positions générées par l'algorithme possède une erreur théorique (HPE, sans unité) élevée. Il peut donc être nécessaire de définir une méthode pour éliminer ces positions sans signification biologique. Le seuil à trouver est dépendant de l'objectif de l'étude, de l'erreur réelle acceptée et de la taille d'échantillon nécessaire (cf. méthodologie développée dans le

cadre du travail). Nos résultats confirment l'intérêt de filtrer les données à l'aide de la valeur de HPE pour améliorer la qualité du positionnement. Un compromis entre l'amélioration de la précision (3.3 m en moyenne) et la taille de l'échantillon (79.5 % de l'ensemble du jeu de données) a été choisi en retenant uniquement les positions avec une valeur de HPE < 15.

En parallèle de l'estimation de la précision des données, il est important d'effectuer un travail exploratoire sur les données biologiques recueillies. Par exemple, des discontinuités spatio-temporelles de suivi ont été observées au cours de la première partie de l'étude suite à la saturation prématurée des mémoires des hydrophones. Un volume conséquent de données a été perdu (notamment en période de reproduction) avant la mise à jour du logiciel par VEMCO. Le système VPS est relativement facile à installer du fait de l'autonomie des hydrophones. Par contre, il est impossible de connaître l'état des mémoires sans connecter l'hydrophone à un ordinateur. Dans le cadre de cette étude, le risque de vandalisme nous a empêchés de positionner un repère visuel en surface et contraints à faire appel à des plongeurs professionnels pour récupérer les hydrophones. Une vérification régulière de l'état des mémoires était alors impossible. Il conviendrait donc à l'avenir d'installer au milieu de la zone d'étude un hydrophone facilement récupérable et de vérifier régulièrement le taux de remplissage de sa mémoire.

Les analyses exploratoires sont également utiles pour repérer les individus morts au cours du suivi et les individus sortis définitivement de la zone de détection. Dans le cadre de cette étude, ces phénomènes ont été observés (14 individus morts quelques jours après le marquage, 13 individus morts plusieurs semaines ou mois après le marquage et 37 individus sortis définitivement de la zone de détection) et ont occasionné des disparités temporelles dans le nombre d'individus suivis. Malgré le nombre élevé d'individus marqués (n=90), notre jeu de données contient assez peu de longues périodes où le nombre d'individus suivis est important. Les chroniques de suivi disponibles et le nombre d'individus utilisables sont assez variables ce qui constitue une limite pour les analyses.

Le VPS offre la possibilité de réaliser des suivis biologiques à une fréquence élevée (par exemple, en théorie une position calculée toutes les 90 secondes). Malgré tout, en pratique, la fréquence de suivi est très rarement aussi élevée que la fréquence théorique. Ces différences peuvent s'expliquer par l'existence de collisions entre les ondes acoustiques ou encore par l'utilisation de zones où le taux de positionnement est faible (hors réseau d'hydrophones, zone encombrée, etc.). Par exemple, dans le cadre de ce suivi, le taux de positionnement obtenu est proche de 12 % contrairement au taux de 50 % obtenu en

conditions de tests. Ces différences s'expliquent par le fait que l'émetteur a été déplacé dans des conditions de détection quasi optimale lors des tests (1 m de profondeur). Au final, le nombre de positions disponibles par individu et par pas de temps est très variable. Notre étude a révélé une forte sensibilité des métriques d'activité (distance parcourue et home range) à la taille de l'échantillon (nombre de positions) jusqu'à un certain seuil. Il est donc primordial de ne conserver que les portions de chroniques de suivi pendant lesquelles le nombre de positions est suffisant. Ces critères stricts permettent alors de réaliser des comparaisons inter individuelles et inter périodes de l'activité. De plus, lors de l'estimation de l'activité journalière, il est important d'échantillonner les différentes phases de la journée lorsque l'espèce présente un patron nycthéméral prononcé.

4.2. Généralités sur la distribution spatiale et l'activité

La distribution spatiale et l'activité du sandre, de la perche et du brochet ont pu être analysées dans un même site d'étude. Notre travail a ainsi permis de mieux comprendre comment ces 3 espèces vivent ensemble dans cette retenue et comment elles sont susceptibles d'être influencées par le marnage. Le brochet fréquente davantage la proximité de la rive (< 50 m) et les faibles hauteurs d'eau (0 - 5 m). Cette espèce est connue pour apprécier la haute diversité structurelle des secteurs de rives (Casselman 1978; Chapman and Mackay 1984; Cook and Bergersen 1988; Grimm and Klinge 1996; Jepsen, Beck *et al.* 2001; Kobler, Klefoth *et al.* 2008) et nos observations semblent confirmer ces résultats. Le sandre est l'espèce présentant la plus large distribution spatiale avec une présence aussi bien dans les secteurs peu profonds et proches des rives que dans les secteurs les plus profonds de la retenue comme observé par Jepsen et al (1999) et Vehanen et Lahti (2003). La perche montre quant à elle une distribution spatiale relativement intermédiaire entre celle du sandre et celle du brochet. La distribution spatiale des poissons est régulièrement structurée par un gradient longitudinal dans les retenues. Les plus fortes abondances et biomasses sont généralement observées dans la partie amont, près du tributaire principal (Brosse, Dauba *et al.* 1999; Swierzowski, Godlewska *et al.* 2000; Vasek, Kubecka *et al.* 2004). Nous n'avons pas observé un tel gradient longitudinal sur ce site ce qui suggère que, si un gradient longitudinal existe, ce dernier n'est pas lié aux trois espèces suivies. La distribution spatiale des 3 espèces dans l'ensemble de la retenue est soumise à une forte variabilité saisonnière avec une tendance au déplacement vers les zones profondes et éloignées des berges en hiver. Des études précédentes ont montré ce type de migration chez le sandre (Deelder and Willemsen 1964;

Nyberg, Degerman *et al.* 1996; Vehanen and Lahti 2003; Lehtonen, Lappalainen *et al.* 2006) et le brochet (Rogers 1998; Jepsen, Beck *et al.* 2001).

De façon générale, les variations de l'activité au cours du cycle journalier sont censées résulter d'un compromis entre la recherche de nourriture et la protection/repos, qui tient compte de la variabilité nycthémérale de la nourriture, de l'efficacité de capture de la nourriture et du risque de prédation (Metcalfe, Fraser *et al.* 1999). L'analyse de la distance parcourue par heure nous a permis d'estimer les périodes du cycle journalier davantage dédiées à la recherche alimentaire ou au repos et de spatialiser ces unités fonctionnelles. Le niveau d'activité des 3 espèces varie au cours du cycle journalier selon un rythme nycthéméral (exception du sandre en période estivale). L'aube et le crépuscule, des périodes transitoires pendant lesquelles l'intensité lumineuse change, constituent deux phases clés sur ce site pour ces 3 espèces piscivores. L'activité est alors soit à son maximum (cas du sandre et du brochet en période hivernale), soit à un niveau intermédiaire (cas de la perche quelle que soit la saison et du brochet en période estivale). Les prédateurs sont connus pour avoir, pendant ces périodes transitoires (aube et crépuscule), des avantages visuels et comportementaux sur leurs proies (Helfman 1993). Notre étude confirme que la perche et le brochet sont des prédateurs visuels (Bergman 1988; Casselman and Lewis 1996; Bruslé and Quignard 2001). Chez ces deux espèces, la phase nocturne est consacrée au repos/protection (50 m/h en général), comme cela a déjà été observé (Diana 1980; Zamora and Moreno-Amich 2002; Baktoft, Aarestrup *et al.* 2012). Elles fréquentent alors des secteurs moins profonds, plus proches de la rive (uniquement en été) et profitent ainsi de la plus forte complexité structurelle. Zamora *et al.* (2002) ont également noté ce type de migration nycthémérale chez la perche. Par contre, Kobler *et al.* (2008) ont observé chez le brochet un rapprochement de la rive en journée relié au suivi des proies. En période hivernale, le sandre recherche sa nourriture à l'aube et au crépuscule, tendance également observée durant le cycle annuel complet par Horky *et al.* (2008). Finalement, en hiver, notre étude semble révéler assez peu de changements de distribution spatiale au cours du cycle journalier chez les 3 espèces malgré le maintien d'une activité. Cette observation pourrait ainsi traduire une certaine similarité des zones dédiées au repos/protection et à la recherche de nourriture.

Finalement, cette analyse descriptive permet d'apporter des premiers éléments de réponse sur la sensibilité de ces 3 espèces aux modifications de l'habitat littoral induites par le marnage. Le brochet, particulièrement inféodé aux secteurs peu profonds et proches des rives, est susceptible d'être l'espèce la plus affectée par les variations du niveau de l'eau. Les

variations hivernales de niveau d'eau sont susceptibles d'être moins pénalisantes que les variations estivales car les espèces sont situées plus en profondeur. Le marnage observé en période nocturne est susceptible de perturber davantage la perche et le brochet car elles fréquentent alors des profondeurs plus faibles. Il est important de souligner dès à présent l'existence d'une forte variabilité inter individuelle de la distribution spatiale et de l'activité au sein de chacune des espèces et donc une potentielle variabilité des réponses aux fluctuations environnementales.

4.3. Importance des paramètres environnementaux sur la fréquentation de la zone littorale et sur l'activité journalière

Cette étude a cherché à évaluer le rôle joué par le marnage comparé à la température de l'eau et à la photopériode sur le comportement individuel des poissons. La température de l'eau influence l'activité journalière des perches et sandres (n=12). Les poissons sont moins mobiles lorsque la température décroît. La fréquentation de la zone littorale est aussi particulièrement influencée par la température de l'eau (n=22, perche, sandre et brochet) ; lorsque le milieu se refroidit, les poissons ont tendance à s'éloigner de la zone littorale.

Cette baisse de l'activité de la perche est courante (Craig 1977; Eriksson 1978; Karas and Thoresson 1992; Huusko, Vuorimies *et al.* 1996; Neuman, Thoresson *et al.* 1996; Jacobsen, Berg *et al.* 2002) mais chez le sandre, nos observations diffèrent de celles de Koed *et al.* (2000) et Jepsen *et al.* (1999). En revanche, la diminution de la température de l'eau observée entre le début de l'été et le milieu de l'hiver n'affecte pas nettement l'activité journalière des individus de brochets. Par contre, leur activité journalière tend à augmenter dès lors que la température de l'eau augmente en fin d'hiver (dès mi mars 2012 à 5.1°C et dès début mars 2013 à 7.1°C). Ce comportement indique le début des repérages des zones de reproduction car cette espèce est connue pour être nettement plus active pendant cette période (Lucas 1992; Koed, Balleby *et al.* 2006). Le rôle joué par la température de l'eau sur le comportement de cette espèce ne fait pas consensus dans la littérature, certaines études montrent une baisse de l'activité entre l'été et l'hiver (Casselman 1978; Cook and Bergersen 1988; Rogers 1998; Kobler, Klefoth *et al.* 2008), d'autres une hausse (Jepsen, Beck *et al.* 2001; Koed, Balleby *et al.* 2006), voire pas de différence (Diana, Mackay *et al.* 1977). Cette absence de consensus pourrait s'expliquer par des différences inter sites notamment en termes de disponibilité des proies, de structure de la rive, de disponibilité en habitats préférentiels ou

éventuellement par la méthode de suivi employée et/ou des techniques de triangulation différentes (Rogers 1998; Jepsen, Beck *et al.* 2001).

En zone littorale, les abondances de poissons (juvéniles principalement) diminuent régulièrement entre le printemps et l'hiver ce qui traduit des taux élevés de mortalité (Brosse, Grossman *et al.* 2007) ou des changements d'habitats (Brosse and Lek 2000). La diminution des abondances de proies observées en zone littorale peut être une des causes de la baisse de fréquentation de cette zone entre l'été et l'hiver. De plus, la zone littorale est nettement plus instable thermiquement que la zone pélagique en période froide. Malgré tout, certains auteurs ont observé chez le brochet un rapprochement des rives en hiver (Kobler, Klefoth *et al.* 2008).

Au cours du cycle journalier, la photopériode est un paramètre déterminant de la fréquentation de la zone littorale, de la même façon que la température de l'eau (n=22). Les individus fréquentent davantage cette zone la nuit, à l'aube et au crépuscule. Ils profitent alors soit de la plus grande complexité structurelle pour se reposer/protéger des prédateurs, soit de l'abondance des proies pour s'alimenter (Sanders 1992; Copp and Jurajda 1993; Copp and Jurajda 1999; Horky, Slavik *et al.* 2008).

La période échelonnée entre le début de l'été et la fin de l'hiver a été marquée par des fluctuations du niveau de l'eau, à l'origine d'une variabilité temporelle des caractéristiques de la zone littorale (dimension et degré de complexité de ces habitats). Les paramètres hydrologiques (cote et variations) contribuent à expliquer une partie de la variabilité comportementale individuelle pendant cette période, mais de façon moindre comparée à la température de l'eau et à la photopériode. Certains individus ont tendance à être plus mobiles (n=6, perche et sandre) et la zone littorale à être moins utilisée (n=10, sandre, perche et brochet) à cote basse, lorsque l'habitat littoral est homogène (faible complexité structurelle, disparition de la végétation).

En cours d'eau, des individus de perche ont également montré des mobilités plus élevées en sections homogènes (profondeur, substrat et vitesse de courant similaires) comparé aux sections hétérogènes (alternance de pool/radier) (Bruylants, Vandelannoote *et al.* 1986). La dispersion des habitats « clés » lorsque l'habitat est homogène, comparé à leur proximité dans les secteurs hétérogènes pourrait expliquer ces observations (Baras 1992). Lorsque l'habitat littoral tend à s'homogénéiser, les individus doivent parcourir de plus grandes distances pour atteindre des habitats favorables à l'accomplissement de leurs fonctions vitales (ici repos/protection et recherche alimentaire). D'autres études ont cherché à évaluer les effets

directs du débit et de ces variations sur l'activité des poissons. Les résultats diffèrent nettement selon les espèces, le sandre (Koed, Mejlhede *et al.* 2000; Vehanen and Lahti 2003), le barbeau (Baras and Cherry 1990) ou encore le chevaine (Allouche, Thevenet *et al.* 1999) ont été peu impactés alors que le silure a eu tendance à être plus mobile lors de l'élévation du débit pour accéder à de nouvelles ressources alimentaires (Slavik, Horky *et al.* 2007).

Les individus profitent de l'élévation du niveau de l'eau pour occuper de nouvelles zones favorables à l'accomplissement de leurs fonctions vitales (ici repos/protection et recherche alimentaire). Le rapprochement des rives lors de l'élévation du débit est régulièrement observé en cours d'eau (Brenden, Murphy *et al.* 2006). Les individus cherchent alors à rejoindre des zones de refuge pour se protéger.

Les fortes amplitudes de variations tendent à diminuer la fréquentation de la zone littorale (n=3, sandre, perche et brochet) soulignant une sensibilité des individus aux degrés de perturbation.

4.4. Variabilité inter individuelle

Notre étude révèle de fortes différences de sensibilité des individus aux fluctuations environnementales. Les causes exactes de ces différences restent encore à approfondir mais des hypothèses peuvent tout de même être évoquées.

L'effet taille explique une partie de la variabilité inter individuelle de la distribution spatiale et de l'activité (décrite avec la distance journalière parcourue). Les plus gros individus de chacune des espèces ont tendance (1) à se tenir plus éloignés des rives et dans des hauteurs d'eau plus importantes et (2) à être plus mobiles comme cela a déjà été observé chez le brochet par Kobler *et al.* (2008) et chez le sandre par Jepsen *et al.* (Jepsen, Koed *et al.* 1999). Ainsi, les individus les plus petits sont susceptibles d'être davantage impactés par les modifications de l'habitat littoral induites par le marnage.

Les individus fréquentent plus ou moins intensément la zone littorale ce qui peut expliquer une partie de la variabilité. Il faut noter que 6 sandres et 5 perches ont fréquenté très peu la zone littorale (individus non intégrés au travail de modélisation), ces individus sont donc susceptibles d'être assez peu perturbés par les variations du niveau de l'eau.

Les différentes stratégies mises en œuvre par les différents individus au sein d'une même espèce (mobile ou résident) pourraient expliquer des différences de sensibilité. Les

individus résidants dans les faibles profondeurs sont susceptibles d'être plus impactés par les variations du niveau de l'eau que les individus mobiles fréquentant une large gamme de profondeur. Par exemple, les populations de brochets sont connues pour présenter une forte variabilité comportementale, avec certains individus fréquentant des homes range relativement restrictifs (Grimm and Klinge 1996; Eklöv 1997; Jepsen, Beck *et al.* 2001) alors que d'autres utilisent des zones non restrictives (Diana, Mackay *et al.* 1977; Chapman and Mackay 1984; Jepsen, Beck *et al.* 2001). L'espèce est connue pour présenter un comportement de chasse à l'affût (chasse dite postée) mais aussi un comportement de chasse active (Diana 1980; Jepsen, Beck *et al.* 2001; Turesson and Bronmark 2004; Kobler, Klefoth *et al.* 2008; Baktoft, Aarestrup *et al.* 2012). La chasse active du brochet est notamment favorisée en l'absence de macrophyte (Baktoft, Aarestrup *et al.* 2012). Malgré tout, d'autres auteurs ont constaté que le brochet est capable de mener des attaques postées même lorsqu'il est exposé (Turesson and Bronmark 2004).

Notre étude n'a pas révélé de différence nette de comportement entre les deux lots de sandre (*i.e.* autochtone et introduit) mais une analyse plus détaillée serait nécessaire. Ce type d'étude comparative est fréquent en milieu marin (Hansen 2006; Hindar, Fleming *et al.* 2006; Hindar and Fleming 2007; Roberge, Normandeau *et al.* 2008; Hansen and Youngson 2010; Jensen, Dempster *et al.* 2010; Skilbrei, Holst *et al.* 2010; Chittenden, Rikardsen *et al.* 2011; Jensen, Karlsson *et al.* 2013; Skilbrei 2013) mais n'a, à notre connaissance, jamais été réalisée sur cette espèce.

La variabilité temporelle de l'activité journalière n'a pas pu être expliquée par les fluctuations de la température et de l'hydrologie pour les individus de brochet et pour une partie des individus de sandre et de perche suivis. La prise en compte de paramètres environnementaux additionnels (météorologiques par exemple) auraient peut être pu permettre d'expliquer davantage la variabilité temporelle de l'activité de ces individus (Chapman and Mackay 1984).

4.5. Comportement en période de reproduction

Les résultats obtenus sont à pondérer par le très faible nombre d'individus de chacune des espèces suivi pendant cette période en raison des arrêts d'enregistrement des hydrophones. La mise en place d'un suivi approfondi pendant cette période permettrait d'affiner ces premiers résultats (repérage des individus de sandres stationnaires sur frayères, repérage des œufs de perche en bordure, repérage d'individus de brochets à proximité des sites favorables, etc.). Malgré tout, la télémétrie a permis de repérer quelques individus lors de la surveillance du nid ou lors de la recherche du site. Cette technique est couramment utilisée aussi bien en eau douce qu'en milieu marin pour isoler les périodes de reproduction ou caractériser les sites fréquentés pendant cette période (Lucas 1992; Begout Anras, Cooley *et al.* 1999; Flavelle, Ridgway *et al.* 2002; Fredrich, Ohmann *et al.* 2003; Dean. M J, Hoffman. W S *et al.* 2012; McKinzie, Jarvis *et al.* 2014). Les faibles mobilités associées à la surveillance du nid comme c'est le cas du sandre (Deelder and Willemsen 1964; Roqueplo 1986; Poulet, Lek *et al.* 2005) ou les fortes mobilités associées au repérage des sites favorables comme c'est le cas du brochet et de la perche (Cook and Bergersen 1988; Lucas 1992; Koed, Balleby *et al.* 2006), sont facilement repérées. L'évolution de l'activité journalière des 3 espèces a permis d'estimer leur période de reproduction. Elle semble confirmer, pour le sandre, l'existence d'une période de « surveillance » de plusieurs semaines (Deelder and Willemsen 1964; Jepsen, Koed *et al.* 1999; Poulet, Lek *et al.* 2005). Le repérage d'un individu introduit en position stationnaire en 2012 semble mettre en évidence sa capacité à se reproduire au sein de son site d'accueil 38 jours après son introduction. Les deux nids de sandre repérés au cours de l'étude étaient relativement proches des rives et dans des hauteurs d'eau estimées entre 3.4 et 6.5 m ce qui correspond aux informations données par la littérature (Roqueplo 1986; Schlumberger and Elie 2008). Ces nids se retrouveraient exondés seulement lors des fortes amplitudes de marnage. Les individus de brochet ont fréquenté pendant cette période de nombreux secteurs avec notamment des zones très proches de la rive (profondeurs estimées entre 1.3 et 2.7 m). Un abaissement du niveau de l'eau pendant la période d'incubation serait alors susceptible d'engendrer l'exondation des œufs. L'individu de perche a fréquenté une large zone pendant son pic d'activité printanière (profondeur estimée entre 5.7 et 14.4 m) et seules de très fortes amplitudes de marnage influencent le succès de sa reproduction.

Conclusions générales et perspectives

Les recherches en écologie s'intéressent souvent aux écosystèmes naturels (comme les lacs et les rivières pour le milieu aquatique). Ces milieux cristallisent en effet des préoccupations sociétales fortes et sont la cible prioritaire des directives liées à la gestion environnementale des milieux et des espèces. Ainsi, de nombreuses questions sur le fonctionnement des systèmes anthropisés comme les retenues et leur impact sur les biocénoses restent peu étudiées. Ce travail s'est intéressé à l'une d'entre elles : le rôle joué par les facteurs environnementaux sur l'ictyofaune, au sein de la retenue des Bariousses, une retenue soumise à marnage. Une importance toute particulière a été donnée aux variations du niveau de l'eau, un paramètre clé de l'hydrologie de ces systèmes dont le rôle reste encore mal cerné. Dans ce contexte, la zone littorale a été étudiée avec attention car elle est directement impactée par les variations de niveau d'eau et elle joue un rôle capital sur le fonctionnement des écosystèmes lacustres.

Considérations générales sur les méthodes et les données collectées

La phase de recueil de données a constitué une part importante du travail. Une base de données inédite composée de données environnementales et piscicoles de qualité a pu être construite. A notre connaissance, la caractérisation incluant une quantification précise des différents types d'habitats de rives observés sur l'ensemble d'un plan d'eau n'a jamais été prise en compte dans les études cherchant à identifier les liens entre poissons et habitats. Cela est d'autant plus étonnant qu'en Europe, ces paramètres morphologiques sont reconnus d'importance dans le soutien des communautés biologiques et requis pour l'évaluation de l'état écologique des milieux (DCE 2000). Ainsi, les informations recueillies sur l'importance de la zone littorale et des différents habitats pourraient sans doute apporter des éléments intéressants et complémentaires de ceux actuellement collectées au niveau national (application des protocoles Alber et Charli) et dans la plupart des pays européens (Argillier communication personnelle) pour caractériser l'hydromorphologie lacustre et son altération dans le contexte d'application de la Directive Cadre Européenne sur l'eau. Il pourrait être envisagé par exemple de caractériser l'importance de l'hydrologie non pas par l'amplitude ou la fréquence du marnage mais par une mesure de son impact sur cette zone littorale en terme de surface mises hors d'eau ou de fractionnement des habitats les plus complexes.

Le système VPS utilisé ici pour un suivi individuel en continu des poissons a été développé très récemment (VEMCO Division 2008). Ce choix a été dicté par la nature des

informations recherchées, la disponibilité du matériel au niveau d'Irstea et les contraintes techniques qui rendaient difficile l'utilisation du système HTI également disponible (hydrophones non autonomes) (Ehrenberg and Steig 2003). Ce choix s'est avéré satisfaisant mais nous avons été pénalisés par l'absence de recul sur le système et nous en avons mesuré les limites notamment sur la quantité de poissons suivis simultanément (problème de saturation des hydrophones en début d'expérimentation, existence de collisions etc.). De plus, l'analyse des données a nécessité des analyses préalables de la performance du système ; ces résultats pourront s'avérer importants pour la mise en œuvre de nouveaux suivis dans d'autres contextes. En parallèle des difficultés techniques, l'analyse des données issus de ce type de système a nécessité le développement de méthodologies appropriées et ces questions sont encore très peu évoquées dans la littérature.

Notre expérimentation de télémétrie est novatrice à l'échelle internationale de par l'importance du nombre d'individus suivi (plus de 90 poissons). En effet, la plupart des études comportementales sont réalisées sur un nombre limité de poisson, et ciblent une espèce (Zamora and Moreno-Amich 2002; Carol, Zamora et al. 2007; Furey, Dance et al. 2013). La forte variabilité individuelle des différentes métriques comportementales mesurées ici est un résultat majeur de l'étude et incite à la prudence lors de la présentation des réponses comportementales spécifique. Cette variabilité mesurée souligne l'importance de se référer à des effectifs conséquents pour la définition de patrons comportementaux et incite à la prudence de l'analyse des résultats de certains auteurs (Vehanen and Lahti 2003; Horky, Slavik et al. 2008). De plus, l'expérimentation a été réalisée sur un même milieu relativement fermé et sur une longue période. Ces critères permettent de visualiser l'occupation complète du système et non pas l'utilisation de quelques habitats particuliers. Les informations collectées sur un cycle annuel complet offrent des perspectives intéressantes en terme d'exploitation future des données pour mieux comprendre le fonctionnement et les contraintes qui s'exercent sur les individus piscivores de la retenue.

Enfin, d'un point de vue plus général, à l'heure actuelle, l'évaluation de l'état écologique du peuplement de poissons en plan d'eau est ponctuelle et réalisée une fois tous les 6 ans par échantillonnage passif (protocole CEN. 2003). Notre étude a clairement montré que la distribution spatiale et l'activité des espèces piscivores évoluent temporellement (saison, photopériode). Il conviendrait donc de réaliser l'échantillonnage au cours d'un cycle journalier complet (24 heures) et de privilégier les périodes de l'année où les espèces ciblées sont les plus actives (par exemple en été pour les cyprinidés et les percidés). A contrario, il

convient d'accorder une grande importance aux heures et dates des campagnes d'échantillonnage lors de l'analyse des données et notamment lors de l'analyse du suivi de l'état écologique.

Lien habitat/poisson

Nous avons montré que les fluctuations de niveau d'eau se traduisent par une diminution de la surface et du volume occupés par la zone littorale mais surtout par une diminution de la complexité structurelle (tendance à l'homogénéisation) des habitats présents dans cette zone. Malgré tout, la composition de la communauté piscicole littorale n'a pas répondu très nettement à cette homogénéisation des conditions d'habitats induite par l'abaissement du niveau de l'eau. Il semblerait que la composition des peuplements inféodés à la zone littorale soit plutôt influencée par la variabilité des conditions d'habitat induite par les fluctuations de niveau d'eau comme le prédit la théorie de l'*Habitat Templet* (1994; 1997).

Ces résultats obtenus sur les assemblages d'espèces dans les habitats de la zone littorale ont été complétés par une approche du comportement individuel des poissons piscivores appartenant aux trois espèces majoritaires la retenue. Le système de télémétrie utilisé a alors permis d'étudier le rôle des facteurs environnementaux sur la distribution spatiale dans la retenue et l'activité aussi bien au cours du cycle annuel qu'au cours du cycle journalier. La forte variabilité inter individuelle mesurée complique l'interprétation des résultats. Cependant, nous avons montré l'importance de la température de l'eau et de la photopériode sur les deux descripteurs comportementaux étudiés. Nous avons montré aussi que certains individus fréquentent davantage la zone littorale et sont moins mobiles lorsque le niveau d'eau est élevé c'est-à-dire lorsque les habitats disponibles sont plus complexes. Cela suggère l'importance de la variable hydrologique pour au moins une fraction du peuplement sans que l'on ait pu identifier le ou les facteurs responsables de la sensibilité particulière de ces individus à l'hydrologie. Il semblerait que la taille des individus soit un facteur d'influence de la distribution spatiale et de l'activité journalière. Cette tendance pourrait être vérifiée à l'avenir en augmentant la gamme de taille des individus suivis (notamment plus petits).

Le couplage des deux méthodes d'échantillonnage/suivi a montré que la zone littorale est utilisée par les individus de petites tailles (juvéniles et jeunes adultes) mais aussi par les individus piscivores de grandes tailles. Le brochet est l'espèce particulièrement inféodée aux secteurs peu profonds et proches des rives confirmant ainsi les données de la littérature

(Chapman and Mackay 1984; Cook and Bergersen 1988). Ainsi, cette espèce est particulièrement sensible aux variations du niveau de l'eau.

Apport de l'étude pour la gestion des retenues

Les résultats de cette étude permettent de proposer quelques pistes de réflexion pour la gestion de cette retenue mais aussi de manière plus générale d'une retenue marnante.

La caractérisation des habitats littoraux a permis d'identifier qu'ils sont les plus diversifiés autour de la cote 511.5 m NGF. La zone littorale offre alors des secteurs de végétation complexe particulièrement favorables pour la recherche de nourriture mais aussi pour la survie des juvéniles. La contrainte touristique (511.5 +/- 0.25 m NGF) en place du 1er juillet au 31 août sur la retenue de Treignac se trouve être une mesure très satisfaisante pour le peuplement de poissons.

Le succès de la reproduction du brochet est étroitement dépendant de la gestion hydrologique de la retenue et de la qualité des supports de ponte disponibles. Le début de la période de reproduction (mars généralement à Treignac) serait à déterminer grâce à un suivi des paramètres environnementaux (température, pression atmosphérique etc.) et à des observations de terrain. Nous avons identifié la disponibilité de certains supports favorables à la reproduction du brochet (herbacées et hélophytes) (Billard 1983) dès lors que le niveau de l'eau est supérieur à 511.5 m NGF. Cette cote n'a été atteinte que 22.2 % des jours de mars entre 1997 et 2013. Le maintien d'un niveau d'eau au delà de cette cote pendant la ponte, l'incubation des œufs (120 degrés jours soit 20 jours à 6°C) et la résorption de la vésicule (130 degrés jours soit 22 jours à 6°C) (Billard 1983; Keith, Persat *et al.* 2011) permettrait une meilleure reproduction naturelle du brochet sur cette retenue. Compte tenu des fortes contraintes de gestion des niveaux d'eau que demanderait la reproduction naturelle de cette espèce (environ 40 jours de contrainte), la frayère artificielle parait être une alternative intéressante. Son efficacité n'a pu être vérifiée lors de cette étude mais il est nécessaire d'optimiser sa gestion hydrologique et d'intégrer des supports de ponte appropriés (naturel ou artificiel).

En ce qui concerne la reproduction du sandre et de la perche, les informations acquises suggèrent une moindre importance du niveau d'eau car les sites (n=3) sont situés en profondeur. Néanmoins, des mâles de sandre stationnaires sur les nids sont régulièrement observés dans des profondeurs inférieures à 2 m et des œufs de perches se retrouvent

fréquemment exondés (communication AAPPMA de Treignac). Finalement, le comportement de ces trois espèces piscivores, en période de reproduction, n'a pas été bien évalué à cause du très faible nombre d'individus suivis pendant cette période (problèmes méthodologiques) et nécessiterait d'être étudié dans le détail.

Les éléments obtenus sur les périodes de fréquentation de la zone littorale, couplés aux résultats observés sur les périodes d'activité permettent d'émettre plusieurs hypothèses quant à la sensibilité des espèces étudiées aux variations de niveau d'eau dans une retenue marnante :

- Les individus piscivores fréquentent davantage la zone littorale en période nocturne, mais la perche et le brochet ont alors un taux d'activité très réduit. Ces résultats ne permettent pas de supposer que les espèces suivies montreront une sensibilité particulière aux variations de niveau selon la phase de la journée.
- Les espèces piscivores se situent davantage en zone littorale l'été que l'hiver, qui est également la saison de plus forte activité pour le sandre et la perche. Les variations de niveau d'eau en période hivernale (décembre-février) auront donc moins d'influence sur ces deux espèces que les variations de niveau d'eau en été.

Perspectives

Une des principales limites de ce travail est l'absence de point de comparaison des réponses comportementales dans un milieu lacustre non impacté par les variations du niveau de l'eau et situé dans un contexte environnemental similaire. En effet, la multiplicité des méthodes/techniques utilisée pour le suivi comportemental et des contextes environnementaux rend difficile les comparaisons entre les études menées actuellement. Ce système comparable et peu impacté sera probablement difficile à trouver. Néanmoins, il pourrait être envisagé de comparer les comportements de ces mêmes espèces dans une retenue présentant une gestion différente (par exemple, un marnage saisonnier prononcé).

La richesse du jeu de données récoltées (paramètres environnementaux et suivi biologique) offre de nombreuses perspectives. Le taux de positionnement variant spatialement et étant généralement plus faible en zone littorale qu'en zone pélagique, il conviendrait de définir une méthodologie pour intégrer ce biais d'échantillonnage lors de l'analyse de l'utilisation de l'habitat littoral. Cette thèse se poursuit actuellement par une analyse des types d'habitats de rive fréquentés préférentiellement par les poissons suivis. L'habitat est décrit

avec le substrat dominant, le type de végétation et la distance à l'afférence principale en plus de la hauteur d'eau et de la distance à la rive. La comparaison de ces préférences dans des contextes hydrologiques et thermiques contrastés sera ensuite réalisée. Il serait intéressant de rajouter des informations liées à la fonctionnalité des habitats fréquentés. Des prélèvements d'échantillons d'invertébrés ont été effectués dans les différentes composantes d'habitat et de hauteur d'eau ; leur analyse en cours permettra peut-être de mieux comprendre les déterminants des choix d'habitats.

Les variations de niveau d'eau sont connus pour influencer le régime thermique des retenues et notamment la période de stratification (Leira and Cantonati 2008). Ainsi, il serait intéressant de mieux comprendre le comportement des poissons dans la zone pélagique. Les migrations verticales des poissons en lien avec la photopériode, le régime thermique et les variations de niveau d'eau mériteraient d'être approfondies. Jusqu'à présent, cet angle de recherche a principalement été abordé en milieu lacustre à partir de méthodes donnant une image ponctuelle (hydroacoustique et échantillonnage filets) (Mehner and Kasprzak 2011; Mehner 2012). Notre jeu de données offre la possibilité d'analyser les séries temporelles de déplacement dans la colonne d'eau. Quelques analyses exploratoires montrent l'existence de telles migrations verticales chez le sandre et la perche (ANNEXE IX). Les déterminants de ces migrations restent à explorer.

Finalement, toutes ces informations pourraient permettre de construire des modèles liant la distribution spatio-temporelle des espèces aux conditions d'habitats (Mason, Goyke et al. 1995; Hayes, Ferreri et al. 1996; McDermot and Rose 2000; Boisclair 2001; Holker and Breckling 2005; Baetens, Van Nieuland et al. 2013). Ces travaux permettraient alors d'alimenter un modèle plus complet liant la dynamique de la population d'une espèce cible aux conditions d'habitats, sous réserve de l'acquisition de paramètres additionnels issus de la littérature ou recueillis sur le terrain (taux de fécondité, taux de croissance, taux de mortalité, régime alimentaire).

Annexes

ANNEXE I: Description des catégories de substrat et de végétation de rive selon la nouvelle version du protocole CHARLI (version 2014)

Nom de la classe granulométrique	Classes de taille (diamètre en mm perpendiculaire au plus grand axe)	Code utilisé
Dalles *(dont dalles d'argile)*	>1024	D
Rochers	>1024	R
Blocs	256 - 1024	B
Pierres	64 - 256	P
Cailloux	16 - 64	C
Graviers	2 - 16	G
Sables	0.0625 - 2	S
Limon-Argile	< 0,0625	LA
Vase	sédiments fins (< 0,1 mm) avec débris organiques fins	V

Nom du type de végétation	Définition	Code utilisé
Hélophytes	plantes enracinées sous l'eau, mais dont les tiges, les fleurs et feuilles sont aériennes (exemple du roseau commun (*Phragmites* sp.), de la sagittaire (*Sagittaria* sp.), de la massette (*Typha* sp.)...	HE
Végétation surplombante	couverture végétale recouvrant significativement (au moins 1 mètre) une partie de l'eau	VS
Ligneux émergents vivants	arbres ou arbustes ayant les racines ou le tronc dans l'eau une partie de l'année	LE
Ligneux morts	arbres ou arbustes mort dans l'eau	LM
Chevelu racinaire	racines d'arbres ou d'arbustes plongeant dans l'eau	CR
Litière ou débris organiques grossiers	ensemble de feuilles mortes et débris végétaux en décomposition	LI
Bryophytes	végétaux caractérisés par l'absence de système vasculaire, et appelés plus communément mousses ou sphaignes	BR
Hydrophytes flottantes	plantes aquatiques flottant à la surface de l'eau	HF
Hydrophytes à feuilles immergées	plantes aquatiques plongées dans l'eau. Les herbacées temporairement immergées et pouvant avoir la même structure et le même rôle que de véritables hydrophytes sont également notées HI	HI

ANNEXE II: Article 1

Effects of water-level fluctuations on the environmental characteristics, fish communities and fish-environment relationships in the littoral zone of the Bariousses, a French reservoir

(*Hydrobiologia*, en révision)

Hydrobiologia

Effects of water-level fluctuations on the environmental characteristics, fish communities and fish-environment relationships in the littoral zone of the Bariousses, a French reservoir

--Manuscript Draft--

Manuscript Number:	
Full Title:	Effects of water-level fluctuations on the environmental characteristics, fish communities and fish-environment relationships in the littoral zone of the Bariousses, a French reservoir
Article Type:	Primary research paper
Keywords:	Reservoir; Littoral zone; Habitat; FISH; Water level fluctuations
Corresponding Author:	Romain Roy, Ph.D Irstea Aix en Provence Cedex 5, FRANCE
Corresponding Author Secondary Information:	
Corresponding Author's Institution:	Irstea
Corresponding Author's Secondary Institution:	
First Author:	Romain Roy, Ph.D
First Author Secondary Information:	
Order of Authors:	Romain Roy, Ph.D
	Maxime Logez
	Laurence Tissot
	Christine Argillier
Order of Authors Secondary Information:	
Abstract:	Water-level fluctuations are a major component of the functioning of artificial systems such as reservoirs. Such fluctuations had great impacts on the littoral zones of reservoirs, zones that have a high diversity of habitat and are of great importance for fish species in achieving their biological cycles. Working on the Bariousses, a French reservoir, we studied the influence of water-level fluctuations on intra-annual variation of littoral habitat availability (at different water levels) and their consequences on the structure of fish assemblages inhabiting these areas. As the water level decreased, even slightly, the habitat diversity decreased and the littoral zone became increasingly homogeneous. The temporal variability of habitat conditions had significant consequences on the balance of the factors controlling the structure of fish assemblages. At intermediate levels, habitat was a determining factor, whereas at high and low water levels other mechanisms such as interspecific interactions may have been the main drivers.
Suggested Reviewers:	Lourdes Encina, Pr Sevilla University lencina@us.es
	Avital Gasith, Pr Tel-Aviv University avitalG@tauex.tau.ac.il
	Jan Kubečka, Pr Institute of Hydrobiology Czech Republic kubecka@hbu.cas.cz

Powered by Editorial Manager® and Preprint Manager® from Aries Systems Corporation

Manuscript
Click here to download Manuscript: Roy_et_al.docx
Click here to view linked References

Effects of water-level fluctuations on the environmental characteristics, fish communities and fish–environment relationships in the littoral zone of the Bariousses, a French reservoir.

ROY Romain (1, 2), LOGEZ Maxime (2), TISSOT Laurence (1), ARGILLIER Christine (2)

(1) EDF R&D, Département LNHE, HYNES (Irstea – EDF R&D), 6 Quai Watier, 78401 Chatou Cedex, France

(2) Irstea, UR HYAX, HYNES (Irstea – EDF R&D), 3275 Route de Cézanne CS 40061, 13182 Aix en Provence Cedex 5, France

ROY Romain

Irstea UR HYAX Hydrobiologie

3275 Route de Cézanne

CS 40061 - 13182 Aix en Provence Cedex 5 - FRANCE

+33 (0)4 42 66 99 45

romain.roy@irstea.fr

Abstract Water-level fluctuations are a major component of the functioning of artificial systems such as reservoirs. Such fluctuations had great impacts on the littoral zones of reservoirs, zones that have a high diversity of habitat and are of great importance for fish species in achieving their biological cycles. Working on the Bariousses, a French reservoir, we studied the influence of water-level fluctuations on intra-annual variation of littoral habitat availability (at different water levels) and their consequences on the structure of fish assemblages inhabiting these areas. As the water level decreased, even slightly, the habitat diversity decreased and the littoral zone became increasingly homogeneous. The temporal variability of habitat conditions had significant consequences on the balance of the factors controlling the structure of fish assemblages. At intermediate levels, habitat was a determining factor, whereas at high and low water levels other mechanisms such as interspecific interactions may have been the main drivers.

Keywords Reservoir – Littoral zone - Habitat - Fish - WLF

Introduction

Understanding the factors that regulate the assembly of communities across space and time is a main focus of community ecology (Weiher & Keddy, 1999) and macroecology (Brown, 1995). The theory of habitat filters states that local lake fish assemblages are selected from regional species pools through various sieves acting at different spatial and temporal scales (Tonn, 1990; Poff, 1997). Therefore, local assemblages are immediate products of local and contemporary processes, but if the effects of regional and historical filters are strong, then the impact of these larger-scale factors can be significant (Tonn et al., 1990). The theory of landscape filters was proposed to understand the large-scale diversity in community compositions (Bellwood & Hughes, 2001; Bellwood et al., 2002; Bremner et al., 2003, 2006; Hoeinghaus et al., 2007).

Some ecological theories such as the habitat templet theory (Southwood, 1977, 1988) and its derivation to freshwater systems (Townsend & Hildrew, 1994) states that habitat, and especially its temporal dynamic, is the main driving force selecting species and thus structuring local communities. Numerous studies conducted at different spatial scales support these hypotheses (Townsend et al., 1997; Grossman et al., 1998; Logez et al., 2013). Other theories suggest that biotic interactions drive community structures and could for instance explain the longitudinal patterns of diversity observed toward the equator (Schemske et al., 2009). Nevertheless, it is commonly acknowledged that these two factors act conjointly to shape local communities (Gido et al., 2009). The spatial structure of fish communities is a function of abiotic and biotic factors such as hydrology (Poff and Allan 1995), interspecific competition or predation (Horwitz, 1978; Matthews, 1998; Jackson et al., 2001; Begon et al., 2006). Abiotic and biotic factors both control the spatiotemporal variability of local community structure (Brown, 1984; Cornwell & Ackerly, 2009). Among the factors acting at the local scale, the amount and quality of habitats is of prime importance in explaining biodiversity. Indeed, habitat diversity, complexity and continuity can impact different processes including growth, reproduction and mortality as well as dispersal and biotic interactions (Tonn & Magnuson, 1982; Benson & Magnuson, 1992; Lienesch & Matthews, 2000; Marsh-Matthews & Matthews, 2000).

In lentic systems, it is well known that depth, vegetation cover and substrate size are important in the spatial segregation of fish in the littoral zone (Werner et al., 1977; Rossier, 1995; Fischer & Eckmann, 1997b; Gasith et al., 2000; Laffaille et al., 2001; Lewin et al., 2004; Brosse et al., 2007; Kratochvıl et al., 2012). From a hydrological point of view, reservoirs are at the boundary between streams and lakes, with their own functioning, which is highly dependent on human uses resulting in irregular and extreme variations in physical factors

(Wetzel, 1990). In these systems, water-level fluctuations (WLFs) are often a major determinant of the ecosystem's functioning (Wilcox & Meeker, 1991, 1992; Poff et al., 1997; Poirel et al., 2001) and the main stressors for communities inhabiting the littoral area expose to temporal falling dry (Sutela & Vehanen, 2008).

Because they are interfacing aquatic and terrestrial systems, littoral zones have a greater heterogeneity of physical structure (Schmieder, 2004; Zohary & Ostrovsky, 2011), and thus habitat, and greater trophic resources than pelagic areas (Pierce et al., 1993). The littoral zone is crucial for the development of numerous species that use these habitats to accomplish their biological cycle (Werner et al., 1977; Keast, 1985; Savino & Stein, 1989). Most of the studies dedicated to the influence of WLFs in reservoirs have focused on the modifications of physical conditions and on macrophyte communities (Gafny & Gasith, 2000; Riis & Hawes, 2002; Leira & Cantonati, 2008). In Lake Kinneret and Lake Tahoe, the proportion of small particles increased, while the proportion of gravel, stones and boulders decreased, as did littoral complexity (Gasith & Gafny, 1990; Beauchamp et al., 1994; Zohary & Ostrovsky, 2011). With increasing WLFs, the littoral zones of deep lakes are affected first, their habitat diversity declines, and consequently species richness and abundance (Zohary & Ostrovsky, 2011). The WLF effects on fish have not been assessed directly and have been essentially inferred from the alterations of their habitats (Leira & Cantonati, 2008). The loss of reproduction habitats or the decrease in shelter availability following a water level drop, for example, has been well documented (Gafny et al., 1992; Fischer & Ohl, 2005). Studying long time series, some authors have also shown that WLFs may impact population dynamics: reproductive success is regularly correlated with the rates and magnitude of rising water levels (Ostrovsky & Walline, 2000; Kahl et al., 2008; Webb, 2008). In addition, several studies have attempted to evaluate the consequences of WLFs on fish communities by comparing highly contrasted systems with different management modes, but comparisons are not really significant because variables such as nutrient level and lake size also affect fish communities (James & Graynoth, 2002; Rowe et al., 2003; Sutela & Vehanen, 2008). Even if some studies have focused on WLF effects on habitat and communities, few studies have matched the temporal dynamic of habitat conditions and the temporal dynamic of littoral zone community structure.

The main objective of this study was to analyze the concomitant changes in habitat characteristics and fish community associated with the available habitats during the WLF period in the Bariousses reservoir. Environmental characteristics and fish community relationships were studied here at a single site but in different water-level contexts. This reservoir designed for electricity production constitutes a consistent case study to assess the relative importance of the WLFs. Indeed, water-level stability and variability alternate over a short temporal scale, which provides favorable conditions to study the effects of WLF by limiting the potential effects

88 of confounding factors that could blur the biological signals. In summer, the water level is relatively stable to
89 support touristic activities (fluctuations less than 0.5 m), but beginning in September the WLFs increase to
90 satisfy intensified electricity demand. The heterogeneity of the reservoir's morphology (Fig. 1) and of the littoral
91 habitats support the value of studying the Bariousses reservoir, because the WLF effects are expected to differ
92 over the spatial extent of the reservoir. In addition, the fish community of this reservoir is relatively diverse, with
93 14 species known, which is common in French reservoirs (Irz et al., 2006).

94 To achieve these goals, the environmental characteristics and of the fish communities of the littoral zone were
95 described. We first assessed the influence of WLF on shore habitats and then on fish communities. The second
96 step consisted in studying the relative influence of environmental characteristics on fish communities at different
97 water levels using multivariate analyses. The working hypothesis postulated that littoral habitat will become
98 increasingly homogeneous as the water level of the reservoir decreases and consequently following the habitat
99 templet theory, fish communities will respond to this homogenization by also becoming more and more
100 homogenous.

101

Methods

Study site

Bariousses reservoir is an 80.9-ha impoundment of the Vézère River in west central France (45.33°N, 1.49°E) (Fig. 1) operated by Electricité de France. Its perimeter is 9.9 km, its mean and maximum depths are 7.1 m and 18.9 m, respectively. This reservoir is monomictic with a period of summer stratification. In 2011, the water level fluctuated within an altitudinal range of 507.2 to 513.5 mNgF with a mean of 511 mNgF (Fig. 2). This amplitude is regularly observed at the inter-annual scale (EDF, personal source).

Fish sampling procedure

Thirty sampling sites throughout the reservoir were selected to represent a variety of habitats in the littoral zone. They were characterized by 45 m of shoreline (46.7 ± 14 m) with homogenous habitat (Gelwick & Matthews, 1990) with the depth between 0 and 1.5 m to maximize the efficiency of electrofishing (Gelwick & Matthews, 1990; Brosse et al., 2007). Fish were sampled monthly between July and October 2011, i.e., 19–21 July, 23–25 August, 20–22 September, and 18–20 October, during daylight hours by electrofishing (EFKO FEG 8000, Germany) using a continuous voltage between 300 and 600 V. A total of 120 samples (30 sites*4 months) were collected. Fish species caught were determined and individuals of each species were classified into "ecospecies" representing either young-of-the-year (0+) or older fish (hereafter referred to as adults) depending on their size (Brosse et al., 2007). To avoid observation of temporal trends that often occur in fish abundance data, fish samples were characterized by the presence/absence of all the ecospecies collected (Brosse et al., 2007).

Environmental characterization

During the fish sampling period, the water level decreased by 2.4 m (EDF, personal source). It was 511.64 ± 0.07 m NgF in July, 511.38 ± 0.07 mNgF in August, 510.15 ± 0.01 mNgF in September, and 508.98 ± 0.06 m NgF in October (Fig. 2). Moreover, each fish sampling site was described just after the fish sampling using seven environmental variables (four categorical and three numeric) known to influence fish distribution. The substrate was characterized according to the Cailleux & Tricart (1959) classification and then categorized into "thin" (< 2 mm) (T-Sub) and "coarser" (> 2 mm) (C-Sub) groups. Vegetation was categorized by two variables: presence of submerged vegetation (tree branches, flooded grasses, and helophytes) (P-Sub-Veg) and presence of riparian shade (P-Ri-Sh) (Gelwick & Matthews, 1990; Broadmeadow et al., 2011). The sampling period matched the development of both aquatic and terrestrial vegetation. Slope was classified into three classes, i.e., low (L-Slo),

130 medium (M-Slo), and high (H-Slo), whereas depth (D) was described by an average value over the whole
131 sampling site. Surface temperature (Temp-S) and oxygen concentration (Oxy) describing physical chemistry
132 were also collected during the sampling (WTW Oxi 197i). Finally, we recorded the water temperature with a
133 data logger located in the central zone 0.5 m deep throughout the study period (NKE - S2T600 with an accuracy
134 ± 0.05°C between 0 and +25°C). Subsequently, the sampling period will be designated by the month and this
135 term includes all the above mentioned environmental characteristics measured.

136 Data processing

137 The data set was composed of 120 samples with both environmental and biological data collected. We evaluated
138 the relationship between environmental variables with a Spearman rank correlation coefficient between numeric
139 environmental variables and a chi-square test between categorical environmental variables. Multivariate
140 approaches provided an objective approach to identifying patterns in species assemblages and their relationships
141 with environmental conditions (Jackson et al., 2001). We used a principal component analysis (PCA) to
142 simultaneously analyze categorical and numeric environmental variables (Hill & Smith, 1976). A PCA based on
143 a variance–covariance matrix was used to analyze in the third part the faunistic matrix. The differences in
144 environmental characteristics and fish communities between months were assessed with intergroup analyses.
145 Then, for each month, we studied the relation between environmental characteristics and fish communities with a
146 co-inertia analysis (Doledec & Chessel, 1994; Franquet et al., 1995; Verneaux et al., 1995; Castella & Speight,
147 1996). Co-inertia is a multivariate analysis that studies the link between two matrices by giving the same weight
148 to each table, as opposed to CCA, which explains one matrix by the second one. To quantify the link between the
149 two matrices, we also used the RV coefficient, which is an extension of the correlation coefficient to two
150 matrices (Robert & Escoufier, 1976). It ranges from 0 to 1. Finally, we performed a Monte-Carlo Test on the
151 sum of eigen values of the co-inertia analysis (999 random permutations) to check the significance of the
152 resulting correlation (Heo & Gabriel, 1997). All calculations and graphics were made using the R software (R
153 Development Core Team, 2008) and the ade4 package (Thioulouse et al., 1997).

154

Results

A. Characterization of the littoral habitats

The water level decreased over the sampling period (Fig. 2), first slightly between July and August (−0.26 m), and then increased in speed to reach its lowest level in October (−2.66 m compared to July). The habitat conditions changed with the WLFs, in particular the attribute related to vegetation and substrate: submerged vegetation, shade due to riparian vegetation, and to a lesser extent coarse substrate became rare in September and October. Conversely, the sites with a low slope became the most abundant in October (Table 1).

Average surface temperature and oxygen concentration in the littoral zone varied between the four periods, from 16.4 to 24.5°C and from 8.5 to 9.7mg.L^{-1} respectively (Table 2). These two parameters varied significantly between the periods studied (ANOVA, $p < 0.001$). The water temperature in the littoral zone warmed between July and August and then started cooling in September, but a slight warming was observed in October. Overall, the reservoir warmed between July and August and then started to cool, as revealed by the variations in the mean surface temperature of the central zone (Fig. 3). Temperatures in the central zone during sampling were very close to the littoral temperatures for the warmest months, but diverged for the two coldest months (−2°C for September and +5°C for October, compared to the littoral zone) (Fig. 3).

Oxygen concentration and water temperature were highly redundant. Similarly, the slope was highly related to the type of substrate and riparian shade. Oxygen concentration and the slope were not used for the multivariate analyses. The first two PCA axes explained 75% of the total variability of the environmental matrix (respectively, 45 and 30%) (Fig. 4A). The first axis represented a hydromorphological gradient associated with a gradient of shade. It opposed the deepest sites with riparian shade and coarse substrate to sites with fine substrate and no riparian shade. The second axis contrasted sites with or without submerged vegetation according to a temperature gradient (Fig. 4B). The PCA revealed a shift of environmental conditions over time, supported by the between-month inertia of 34% (permutation test, $p = 0.001$). These differences were driven by the shift of habitat and water temperature. August and September displayed the two most contrasted environmental conditions (Fig. 4C). The first factorial plane of the PCA also revealed a relative homogenization of the habitat conditions in September and October as shown by the higher proximity of the samples compared to summer

samples. However, some sites still had coarse substrate and riparian shade, observations that became rare in September and October.

B. Fish population changes in the littoral sites studied

Seven species representing ten ecospecies, four juveniles and six adults, with an occurrence greater than 5% were sampled (Table 3). Pumpkinseed (0+ and adult), adult perch, and 0+ rudd were the most frequently observed ecospecies on the sites. The first factorial plane of the PCA on the faunistic matrix explained 40% of the total inertia (Fig. 5A). The ordinations of the ecospecies displayed two gradients: the juveniles on the first axis and the adults on the second one. The relative orthogonality of these two axes indicated that occurrences of juveniles and adults are not related (Fig. 5B). In contrast to the environmental conditions, there were no temporal differences in species occurrences as demonstrated by the low between-month inertia (4.3%, permutation test, $p = 0.01$) (Fig. 5C).

C. Relations between environmental conditions and fish assemblages

The relations between environmental conditions and species occurrences differed between months, as revealed by the RV coefficients. The lowest relations between environment and species were observed for July and October, with RV equal to 0.27 and 0.18 (Monte-Carlo tests, $p < 0.01$ and > 0.05 respectively), whereas the highest relation was observed for August followed by September, with RV values equal to 0.42 and 0.35, respectively (Monte-Carlo tests, $p = 0.001$). These results are reinforced by the co-inertia results. For each month, the first factorial plane of the co-inertia explained more than 87% of the total inertia (87.2–93.5%), but the co-structure of the environmental and faunistic matrices were always mainly explained by the first axis. The simultaneous projections of the environment and species matrices on the first factorial plane of the co-inertia (arrows on Fig. 6) made it possible to identify sites with a high concordance between species composition and environmental conditions, symbolized by short arrows, and sites with high discrepancies between species and environment, symbolized by long arrows. With few exceptions, for August and September the base and head of arrows were close, revealing a consistent relation between environment and species composition. For July and especially October, numerous arrows with relatively distant starting points shared the same end points. This means that sites with very different habitat conditions had very similar species compositions. In addition, in

September and October, some sites had significantly different habitats and fish compositions. Therefore, the strength of the environmental conditions and species occurrence relationships varied with WLFs.

Discussion

In accordance with previous results, we expected a change in the littoral habitat characteristics of the Bariousses reservoir induced by WLFs. This study shows that the habitat conditions tended to be much more homogeneous as the water level decreased significantly and that some habitats disappeared. Concurrently with these physical modifications, the link between environment and local assemblage composition changed, from low for the highest and lowest water levels to high for the two intermediate water levels observed between 19 July and 20 October 2011.

Open areas with fine substrate provide a low structural complexity, offering no refuge and fewer food resources than coarse substrate, which provide intermediate complexity, while habitats with vegetation are known to have a greater diversity of life forms due to their higher complexity (Gasith & Gafny, 1998; Meerhoff et al., 2007; Brauns et al., 2008; Zohary & Ostrovsky, 2011). All these habitats participate in the high diversity of littoral habitats with diverse levels of structural complexity (Gasith & Gafny, 1990; Dembski et al., 2008). In this reservoir, the complex habitats were mainly available for fish during the highest water levels, close to the mean annual water level, i.e., during July and August. During the two following sampling periods, the majority of the habitats were composed of thin substrate without submerged vegetation and riparian shade. Therefore, habitat structural complexity dropped sharply when the water level decreased below 1 m from this mean annual water level, then remained stable when the water level continued to drop. This decrease in complexity was also observed in Lake Kinneret where the percentage of shoreline covered by small particles increased from 6% to 49% with a 3-m decrease in water level. Conjointly with the increase in small particles, the proportion of coarse substrate declined, and thus also littoral habitat complexity (Gasith & Gafny, 1990; Beauchamp et al., 1994; Zohary & Ostrovsky, 2011). Decreasing water levels tend to reduce habitat diversity in the reservoir and the degree of change is highly dependent on local conditions observed on-site. However, exposure of new thin substrate during extreme low-water periods facilitated the expansion of emergent plants (Gasith & Gafny, 1990; Hudon, 1997; Leira & Cantonati, 2008) and young-of-the-year fish used them for refuges and foraging habitat when the water level rose (Rozas & Odum, 1988; Savino & Stein, 1989; Eklöv, 1997; Dembski et al., 2008; Midwood & Chow-Fraser, 2012).

244 Moreover, despite a sharp decline in habitat complexity on most littoral sites, few isolated sites of coarse
245 substrate, with an intermediate structural complexity, were present whatever the water-level decrease, i.e., 1 and
246 2 m below the mean annual water level in 2011. These sites were the only source of refuge available for fish in
247 these water-level conditions (Fischer & Ohl, 2005), which may explain why they were composed of very
248 specific communities. Coarse habitats play a crucial role in reservoirs with WLFs. For instance, Gasith et al.
249 (2000) showed that species richness, abundance and biomass increased in areas with boulders with increasing
250 water levels because more fish and fish of a larger size range are attracted to this habitat.

251 Surface temperatures considered in this study reflect local conditions in the littoral zone during sampling.
252 Sampling occasions were quite different in the thermal context, which can be explained by season and weather
253 effects. The disappearance of the riparian shade in the littoral zone when the water level decreased in September
254 and October could explain the differences between littoral and central temperature. Several studies have shown
255 that riparian shade has a substantial impact on the thermal regime by reducing diel variability and temperature
256 extremes (France, 1997; Malcolm et al., 2004; Tanentzap et al., 2008; Broadmeadow et al., 2011).

257 Our biological results add to the understanding of the consequences of WLFs on fish assemblages in the littoral
258 zone of reservoirs. Fish data were collected by electrofishing, which allowed us to sample fish in complex or
259 intermediate structures at a depth where it was difficult or impossible to sample by seining or gill netting
260 (Gelwick & Matthews, 1990). This method did not allow using abundance data, a limitation to our analysis.
261 Alternative methods could be used to acquire abundance data (Eggers et al., 1978; Fischer & Eckmann, 1997a)
262 and to confirm or refute the results observed for presence/absence data. Nevertheless, the spatial segregation
263 between young and adult fish observed with the PCA is a very well-known pattern in lentic systems (Duncan &
264 Kubecka, 1995; Fischer & Eckmann, 1997b) and especially reservoirs (Matena, 1995; Brosse et al., 2007). This
265 confirms the advantages of our data and the consistency of the results.

266 The environmental variability (temporal changes in habitat availability) induced by WLFs here seems to be the
267 main driver of assemblage structure, as observed by Grossman et al. (1998) and predicted by the habitat templet
268 theory (Townsend & Hildrew, 1994). RV coefficients, as correlation coefficients, could not be directly compared
269 two by two (the samples were not exactly the same), but they give a valuable estimation of the strength of the
270 relations between environment and assemblage. The relation between habitat diversity and assemblage structure
271 was not as pronounced here. Indeed, the habitat effect on assemblage structure was strongest when the water
272 level decreased by 0.26 and 1.49 m (greatest RVs) and lowest for the lowest water level. Habitat diversity was

273 the highest for the highest water level, but the magnitude of the relation between environmental conditions and
274 assemblage structure was only the third. This suggests that temporal variability of environmental conditions had
275 a greater influence on fish assemblage structures of the littoral zone than habitat diversity (Grossman et al.,
276 1998), as predicted by the habitat templet theory (Townsend & Hildrew, 1994). This is also corroborated by the
277 patterns observed on the PCA. While the sites were closer on the PCA on habitat conditions, the sites were
278 increasingly homogeneous as the water level decreased; ordinations on the PCA based on fish data did not really
279 differ between time periods. During intermediate water-level periods, habitat was clearly the major factor
280 structuring littoral assemblages, whereas, during the highest and lowest water levels, habitat was overcome by
281 other factors such as interspecific competition, a shift in microhabitat uses, or random distributions of certain
282 individuals (Bystrom et al., 1998; Grossman et al., 1998; Fischer & Kummer, 2000; Persson et al., 2004; Brosse
283 et al., 2007). Some studies showed that intra- and interspecific interactions are common among littoral fishes
284 (Mittelbach, 1986; Pierce et al., 1993).

285 This study provides highly valuable and innovative results on the spatiotemporal dynamics of fish assemblages
286 in different water-level contexts. Our results showed that WLFs influenced habitat availability and that
287 complexity tended to decrease with decreasing water levels. Moreover, we observed a temporal dynamic in the
288 environment–fish relationships in the Bariousses reservoir, but water level does not seem to be the only
289 structuring factor.

290 In addition to the variations observed at the assemblage levels, we are convinced that it would be highly valuable
291 to study the response of fish individuals to WLFs to see how their behavior could be modified during important
292 phases of their biological cycle or to see how they can shift their microhabitat uses by moving within the
293 reservoir in search of available habitats. Such studies could lead to suggestions for managing the reservoirs that
294 satisfy both the biological needs of the biocenosis inhabiting the Bariousses reservoirs and hydroelectricity
295 production.

296 **Acknowledgements:**

297 We warmly thank Tiphaine Peroux from Irstea Aix-en-Provence for her assistance in the field. Our thanks are
298 also extended to Electricité De France, which manages the Treignac hydroelectric dam with its Bariousses
299 reservoir.

References

Beauchamp, D.-A., E.-R. Byron & W.-A. Wurtsbaugh, 1994. Summer Habitat Use by Littoral-Zone Fishes in Lake Tahoe and the Effects of Shoreline Structures. North American Journal of Fisheries Management 14: 385-394.

Begon, M., C. R. Townsend & J. L. Harper, 2006. Ecology From Individuals to Ecosystems. Blackwell Publishing Ltd, Liverpool, UK.

Bellwood, D. R. & T. P. Hughes, 2001. Regional-scale assembly rules and biodiversity of coral reefs. Science 292: 1532-1534.

Bellwood, D. R., P. C. Wainwright, C. J. Fulton & A. Hoey, 2002. Assembly rules and functional groups at global biogeographical scales. Functional Ecology 16: 557-562.

Benson, B. J. & J. J. Magnuson, 1992. Spatial heterogeneity of littoral fish assemblages in lakes: relation to species diversity and habitat structure. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 49: 1493-1500.

Brauns, M., X. F. Garcia & M. T. Pusch, 2008. Potential effects of water-level fluctuations on littoral invertebrates in lowland lakes. Hydrobiologia 613: 5-12.

Bremner, J., S. I. Rogers & C. L. J. Frid, 2003. Assessing functional diversity in marine benthic ecosystems: a comparison of approaches. Marine Ecology Progress Series 254: 11-25.

Bremner, J., S. I. Rogers & C. L. J. Frid, 2006. Matching biological traits to environmental conditions in marine benthic ecosystems. Journal of Marine Systems 60: 302-316.

Broadmeadow, S. B., J. G. Jones, T. E. L. Langford, P. J. Shaw & T. R. Nisbet, 2011. The influence of riparian shade on lowland stream water temperatures in southern England and their viability for brown trout. River Research and Applications 27: 226-237.

Brosse, S., G. D. Grossman & S. Lek, 2007. Fish assemblage patterns in the littoral zone of a European reservoir. Freshwater Biology 52: 448-458.

Brown, J. H., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. American Naturalist 124: 255-279.

Brown, J. H., 1995. Macroecology. The University of Chicago Press, Chicago.

Bystrom, P., L. Persson & E. Wahlstrom, 1998. Competing predators and prey: Juvenile bottlenecks in whole-lake experiments. Ecology 79: 2153-2167.

Cailleux, A. & J. Tricart, 1959. Tome 1 - Initiation à l'étude des sables et des galets ; Tome 2 - Valeurs numériques, morphométrie des sables ; Tome 3 - Valeurs numériques, galets, granulométrie, morphométrie et nature des sables. . Centre de documentation universitaire, Paris.

Castella, E. & M. C. D. Speight, 1996. Knowledge representation using fuzzy coded variables: An example based on the use of Syrphidae (Insecta, Diptera) in the assessment of riverine wetlands. Ecological Modelling 85: 13-25.

Cornwell, W. K. & D. D. Ackerly, 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. Ecological Monographs 79: 109-126.

Dembski, S., G. Masson, P. Wagner & J. C. Pihan, 2008. Habitat use by YOY in the littoral zone of an artificially heated reservoir. International Review of Hydrobiology 93: 243-255.

Doledec, S. & D. Chessel, 1994. Co-Inertia analysis - An alternative method for studying species environment relationships. Freshwater Biology 31: 277-294.

Duncan, A. & J. Kubecka, 1995. Land water ecotone effects in reservoirs on the fish fauna. Hydrobiologia 303: 11-30.

Eggers, D. M., N. W. Bartoo, N. A. Rickard, R. E. Nelson, R. C. Wissmar, R. L. Burgner & A. H. Devol, 1978. Lake washington ecosystemp - Perspective from the fish community production and forage base. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 35: 1553-1571.

Eklöv, P., 1997. Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distribution of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54: 1520-1531.

Fischer, P. & R. Eckmann, 1997a. Seasonal changes in fish abundance, biomass and species richness in the littoral zone of a large European lake, Lake Constance, Germany. Archive Für Hydrobiologie 139: 433-448.

Fischer, P. & R. Eckmann, 1997b. Spatial distribution of littoral fish species in a large European lake, Lake Constance, Germany. Archive Für Hydrobiologie 140: 91-116.

Fischer, P. & U. Ohl, 2005. Effects of water-level fluctuations on the littoral benthic fish community in lakes: a mesocosm experiment. Behavioral Ecology 16: 741-746.

Fischer, S. & H. Kummer, 2000. Effects of residual flow and habitat fragmentation on distribution and movement of bullhead (*Cottus gobio* L.) in an alpine stream. Hydrobiologia 422: 305-317.

358 France, R., 1997. Land-water linkages: influences of riparian deforestation on lake thermocline depth and
359 possible consequences for cold stenotherms. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54:
360 1299-1305.
361 Franquet, E., S. Doledec & D. Chessel, 1995. Using multivariate analyses for separating spatial and temporal
362 effects within species-environment relationships. Hydrobiologia 300/301: 425-431.
363 Gafny, S. & A. Gasith, 2000. Spatial and temporal variation in the standing biomass of emergent macrophytes :
364 effect of water level fluctuations. Archive für Hydrobiologie Special issues Advances in Limnology 55:
365 301-316.
366 Gafny, S., A. Gasith & M. Goren, 1992. Effect of water level fluctuation on shore spawning of *Mirogrex*
367 *terraesanctae* (Steinitz), (Cyprinidae) in lake Kinneret, Israel. Journal of Fish Biology 41: 863-871.
368 Gasith, A. & S. Gafny, 1990. Effects of water level fluctuation on the structure and function of the littoral zone.
369 In Tilzer MM, S. C. (ed), Large Lakes: Ecological Structure and Function. Springer-Verlag, Berlin
370 (Germany): p. 156-171.
371 Gasith, A. & S. Gafny, 1998. The importance of physical structure in lakes: the case study of Lake Kinneret and
372 general implications In E. Jeppesen, M. A. S., M.O. Sondergaard & K. Christoffersen (ed), The
373 structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag, Berlin: p. 331-338.
374 Gasith, A., S. Gafny & M. Goren, 2000. Response of the fish assemblage of rocky habitats to lake level
375 fluctuations : possible effect of varying habitat choice. Archive für Hydrobiologie Special issues
376 Advances in Limnology 55: 317-331.
377 Gelwick, F. P. & W. J. Matthews, 1990. Temporal and spatial patterns in littoral-zone fish assemblages of a
378 reservoir (lake Texoma, Oklahoma-Texas, USA). Environmental Biology of Fishes 27: 107-120.
379 Gido, K. B., J. F. Schaefer & J. A. Falke, 2009. Convergence of fish communities from the littoral zone of
380 reservoirs. Freshwater Biology 54: 1163-1177.
381 Grossman, G. D., R. E. Ratajczak, M. Crawford & M. C. Freeman, 1998. Assemblage organization in stream
382 fishes: Effects of environmental variation and interspecific interactions. Ecological Monographs 68:
383 395-420.
384 Heo, M. & K. R. Gabriel, 1997. A permutation test of association between configurations by means of the RV
385 coefficient Paper presented at the Communications in Statistics - Simulation and Computation.
386 Hill, M. O. & A. J. E. Smith, 1976. Principal Component Analysis of taxonomic data with multistate discrete
387 characters. Taxon 25: 249-255.
388 Hoeinghaus, D. J., K. O. Winemiller & J. S. Birnbaum, 2007. Local and regional determinants of stream fish
389 assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. Journal of Biogeography
390 34: 324-338.
391 Horwitz, R. J., 1978. Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. Ecological
392 Monographs 48: 307-321.
393 Hudon, C., 1997. Impact of water level fluctuations on St. Lawrence River aquatic vegetation. Canadian Journal
394 of Fisheries and Aquatic Sciences 54: 2853-2865.
395 Irz, P., M. Odion, C. Argillier & D. Pont, 2006. Comparison between the fish communities of lakes, reservoirs
396 and rivers: can natural systems help define the ecological potential of reservoirs? Aquatic Sciences 68:
397 109-116.
398 Jackson, D. A., P. R. Peres-Neto & J. D. Olden, 2001. What controls who is where in freshwater fish
399 communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic
400 Sciences 58: 157-170.
401 James, G. D. & E. Graynoth, 2002. Influence of fluctuating lake levels and water clarity on trout populations in
402 littoral zones of New Zealand alpine lakes. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research
403 36: 39-52.
404 Kahl, U., S. Hulsmann, R. J. Radke & J. Benndorf, 2008. The impact of water level fluctuations on the year class
405 strength of roach: Implications for fish stock management. Limnologica 38: 258-268.
406 Keast, A., 1985. The piscivore feeding guild od fishes in small fresh-water ecosystems. Environmental Biology
407 of Fishes 12: 119-129.
408 Kratochvıl, M., T. Mrkvicka, M. Vasek, J. Peterka, M. Cech, V. Drastık, T. Juza, J. Matena, M. Muska, J. Seda,
409 P. Znachor & J. Kubecka, 2012. Littoral age 0+ fish distribution in relation to multi-scale spatial
410 heterogeneity of a deep-valley reservoir. Hydrobiologia 696: 185–198.
411 Laffaille, P., S. Brosse, S. Gabas & S. Lek, 2001. Fish spatial distribution in the littoral zone of Lake Pareloup
412 (France) during summer. Archive Für Hydrobiologie 153: 129-144.
413 Leira, M. & M. Cantonati, 2008. Effects of water-level fluctuations on lakes: an annotated bibliography.
414 Hydrobiologia 613: 171-184.
415 Lewin, W. C., N. Okun & T. Mehner, 2004. Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area
416 of a shallow lake. Freshwater Biology 49: 410-424.

417 Lienesch, P. W. & W. J. Matthews, 2000. Daily fish and zooplankton abundances in the littoral zone of Lake
418 Texoma, Oklahoma-Texas, in relation to abiotic variables. Environmental Biology of Fishes 59: 271-
419 283.
420 Logez, M., P. Bady, A. Melcher & D. Pont, 2013. A continental-scale analysis of fish assemblage functional
421 structure in European rivers. Ecography 35: 001-012.
422 Malcolm, I. A., D. M. Hannah, M. J. Donaghy, C. Soulsby & A. F. Youngson, 2004. The influence of riparian
423 woodland on the spatial and temporal variability of stream water temperatures in an upland salmon
424 stream. Hydrology and Earth System Sciences 8: 449-459.
425 Marsh-Matthews, E. & W. J. Matthews, 2000. Geographic, terrestrial and aquatic factors: which most influence
426 the structure of stream fish assemblages in the midwestern United States? Ecology of Freshwater Fish
427 9: 9-21.
428 Matena, J., 1995. The role of ecotones as feeding grounds for fish fry in a Bohemian water-supply reservoir.
429 Hydrobiologia 303: 31-38.
430 Matthews, W. J., 1998. Patterns in Freshwater Fish Ecology. Chapman & Hall, New York.
431 Meerhoff, M., C. Iglesias, F. T. De Mello, J. M. Clemente, E. Jensen, T. L. Lauridsen & E. Jeppesen, 2007.
432 Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral
433 zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. Freshwater Biology 52: 1009-1021.
434 Midwood, J. D. & P. Chow-Fraser, 2012. Changes in aquatic vegetation and fish communities following 5 years
435 of sustained low water levels in coastal marshes of eastern Georgian Bay, Lake Huron. Global Change
436 Biology 18: 93-105.
437 Mittelbach, G., 1986. Predator-mediated habitat use : some consequences for species interactions. Environmental
438 Biology of Fishes 16: 159-169.
439 Ostrovsky, I. & P. Walline, 2000. Multiannual changes in the pelagic fish Acanthobrama terraesanctae in Lake
440 Kinneret (Israel) in relation to food sources. Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie 27:
441 2090-2094.
442 Persson, L., P. Bystrom, E. Wahlstrom & E. Westman, 2004. Trophic dynamics in a whole lake experiment:
443 size-structured interactions and recruitment variation. Oikos 106: 263-274.
444 Pierce, C. L., J. B. Rasmussen & W. C. Leggett, 1993. Littoral fish communities in Southern Quebec lakes -
445 Relationships with limnological and prey resource variables. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic
446 Sciences 51: 1128-1138.
447 Poff, N. L., 1997. Landscape filters and species traits: Towards mechanistic understanding and prediction in
448 stream ecology. Journal of the North American Benthological Society 16: 391-409.
449 Poff, N. L., J. D. Allan, M. B. Bain, J. R. Karr, K. L. Prestegaard, B. D. Richter, R. E. Sparks & J. C. Stromberg,
450 1997. The natural flow regime. Bioscience 47: 769-784.
451 Poirel, A., G. Merle, M. J. Salençon & F. Travade, 2001. Gestion hydraulique et ressources piscicoles dans les
452 retenues hydroélectriques. In INRA (ed), Gestion Piscicole des grands plans d'eau. Paris.
453 R Development Core Team, R: a language and environment for statistical computing. In: R Foundation for
454 Statistical Computing, Vienna, Austria, 2008.
455 Riis, T. & I. Hawes, 2002. Relationships between water level fluctuations and vegetation diversity in shallow
456 water of New Zealand lakes. Aquatic Botany 74: 133-148.
457 Robert, P. & Y. Escoufier, 1976. A unifying tool for linear multivariate statistical methods: The RV-coefficient.
458 Applied Statistics 25: 227-265.
459 Rossier, O., 1995. Spatial and temporal separation of littoral zone fishes of Lake Geneva (Switzerland - France).
460 Hydrobiologia 300/301: 321-327.
461 Rowe, D., E. Graynoth, G. James, M. Taylor & L. Hawke, 2003. Influence of turbidity and fluctuating water
462 levels on the abundance and depth distribution of small, benthic fish in New Zealand alpine lakes.
463 Ecology of Freshwater Fish 12: 216-227.
464 Rozas, L. P. & W. E. Odum, 1988. Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes - testing the roles of
465 food and refuge. Oecologia 77: 101-106.
466 Savino, J. F. & R. A. Stein, 1989. Behavior of fish predators and their prey - habitat choice between open water
467 and dense vegetation. Environmental Biology of Fishes 24: 287-293.
468 Schemske, D. W., G. G. Mittelbach, H. V. Cornell, J. M. Sobel & K. Roy, 2009. Is There a Latitudinal Gradient
469 in the Importance of Biotic Interactions? Annual Review of Ecology Evolution and Systematics 40:
470 245-269.
471 Schmieder, K., 2004. European lake shores in danger - concepts for a sustainable development. Limnologica 34:
472 3-14.
473 Southwood, T. R. E., 1977. Habitat, templet for ecological strategies ? Journal of Animal Ecology 46: 337-365.
474 Southwood, T. R. E., 1988. Citation classic - habitat, the templet for ecological strategies presidential address to
475 the british ecological society. Agriculture Biology & Environmental Sciences 16: 14-14.

476 Sutela, T. & T. Vehanen, 2008. Effects of water-level regulation on the nearshore fish community in boreal
477 lakes. Hydrobiologia 613: 13-20.
478 Tanentzap, A. J., N. D. Yan, B. Keller, R. Girard, J. Heneberry, J. M. Gunn, D. P. Hamilton & P. A. Taylor,
479 2008. Cooling lakes while the world warms: Effects of forest regrowth and increased dissolved organic
480 matter on the thermal regime of a temperate, urban lake. Limnology and Oceanography 53: 404-410.
481 Thioulouse, J., D. Chessel, S. Doledec & J. M. Olivier, 1997. ADE-4: A multivariate analysis and graphical
482 display software. Statistics and Computing 7: 75-83.
483 Tonn, W. M., 1990. Climate change and fish communities: a conceptual framework. Transactions of the
484 American Fisheries Society 119: 337-352.
485 Tonn, W. M. & J. J. Magnuson, 1982. Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in
486 Northern Wisconsin lakes. Ecology 63: 1149-1166.
487 Tonn, W. M., J. J. Magnuson, M. Rask & J. Toivonen, 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish
488 assemblages: The balance between local and regional processes. American Naturalist 136: 345-375.
489 Townsend, C. R., S. Doledec & M. R. Scarsbrook, 1997. Species traits in relation to temporal and spatial
490 heterogeneity in streams: A test of habitat templet theory. Freshwater Biology 37: 367-387.
491 Townsend, C. R. & A. G. Hildrew, 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems.
492 Freshwater Biology 31: 265-275.
493 Verneaux, J., A. Schmitt & V. Verneaux, 1995. Biological classification of nine French Jura lakes using a new
494 comparative analysis of the macrobenthic communities III. Relationships between biological data and
495 ecological factors. International Journal of Limnology 31: 277-286.
496 Webb, P. W., 2008. The Impact of Changes in Water Level and Human Development on Forage Fish
497 Assemblages in Great Lakes Coastal Marshes. Journal of Great Lakes Research 34: 615-630.
498 Weiher, E. & P. Keddy, 1999. Ecological assembly rules : perspectives, advances, retreats. Cambridge Univ.
499 Press, Cambridge, UK.
500 Werner, E. E., D. J. Hall, D. R. Laughlin, D. J. Wagner, L. A. Wilsmann & F. C. Funk, 1977. Habitat
501 partitioning in a freshwater fish community. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34:
502 360-370.
503 Wetzel, R. G., 1990. Reservoir ecosystems: conclusions and speculations. In Thornton, K. W., B. L. Kimmel &
504 F. E. Payne (eds), Reservoir limnology: ecological perspective. John Wiley & Sons, Inc., New York:
505 227-238.
506 Wilcox, D. A. & J. E. Meeker, 1991. Disturbance effects on aquatic vegetation in regulated and unregulated
507 lakes in Northern Minnesota. Environmental Science and Biology Faculty Publications 69: 1542-1551.
508 Wilcox, D. A. & J. E. Meeker, 1992. Implications for faunal habitat related to altered macrophyte structure in
509 regulated lakes in Northern Minnesota. Wetlands 12: 192-203.
510 Zohary, T. & I. Ostrovsky, 2011. Ecological impacts of excessive water level fluctuations in stratified freshwater
511 lakes. Inland Waters 1: 47-59.
512
513

Tables

Table 1 Occurrence of the categorical environmental conditions observed in the 30 sampling sites of the littoral zone during the sampling period

Period	July	August	September	October
L-Slo	15	17	17	22
M-Slo	9	7	8	5
H-Slo	6	6	5	3
T-Sub	15	18	25	24
C-Sub	15	12	5	6
P-Sub-Veg	16	21	0	0
P-Ri-Sh	13	18	2	4

Table 2 Numerical environmental conditions observed in the 30 sampling sites of the littoral zone (mean ± SD).

Variable	July	August	September	October
Temp-S (°C)	18.0 ± 0.4	24.5 ± 0.7	16.4 ± 1.6	19.7 ± 0.9
Oxy (mg/L)	9.7 ± 0.4	8.5 ± 0.3	8.6 ± 0.8	8.8 ± 0.5
D (m)	0.7 ± 0.4	0.7 ± 0.3	0.7 ± 0.3	0.6 ± 0.2

Table 3 Occurrence of each ecospecies among the sampling sites

Ecospecies	July	August	September	October	Pooled
Adult pumpkinseed (*Lepomis gibbosus L.*) (A_Pu)	33.3	33.3	13.3	20.0	25.0
Adult perch (*Perca fluviatilis L.*) (A_Pe)	30.0	23.3	20.0	20.0	23.3
Adult roach (*Rutilus rutilus L.*) (A_Ro)	16.7	13.3	6.7	3.3	10.0
Adult rudd (*Scardinius erythrophthalmus L.*) (A_Ru)	6.7	16.7	26.7	20.0	17.5
Adult wels catfish (*Silurus glanis L.*) (A_We)	13.3	26.7	6.7	10.0	14.2
Adult chub (*Squalius cephalus L.*) (A_Ch)	6.7	6.7	3.3	6.7	5.8
0+ freshwater bream (*Abramis brama L.*) (J_Br)	3.3	13.3	-	3.3	5.0
0+ pumpkinseed (*Lepomis gibbosus L.*) (J_Pu)	13.3	36.7	46.7	43.3	35.0
0+ perch (*Perca fluviatilis L.*) (J_Pe)	-	13.3	10.0	3.3	6.7
0+ rudd (*Scardinius erythrophthalmus L.*) (J_Ru)	20.0	46.7	36.7	10.0	28.3

Figure captions

Fig. 1 Location of the Vézère River in France and map of the Bariousses reservoir with altitudinal contour lines

Fig. 2 Water-level fluctuations in the Bariousses reservoir in 2011 (daily average ± 2 SD), water level during study period (black frame), and water level during samplings (black dots)

Fig. 3 Water temperature fluctuations in the deepest part of the Bariousses reservoir, 0.5 m deep, between 19 July and 20 October (daily average ± 2 SD) and water temperature during samplings (black dots)

Fig. 4 Position of the environmental variables on the first two axes of the PCA carried out on the 120 sampling site characteristics. a Scree plot, b Environmental variables on axes 1 and 2, c Sampling points grouped by month on axes 1 and 2

Fig. 5 Results of the PCA analysis carried out on the 120 fish samples. a Scree plot, b Ecospecies on axes 1 and 2, c Sampling points grouped by month on axes 1 and 2

Fig. 6 Results of the co-inertia analysis between environmental table and biological table: site positions in the co-inertia plane 1–2; the labels at the base of the arrow indicate the position as seen through the environment and the tip of the arrow indicates the fish population. a July, b August, c September, d October

Figure
Click here to download Figure: Fig1.eps

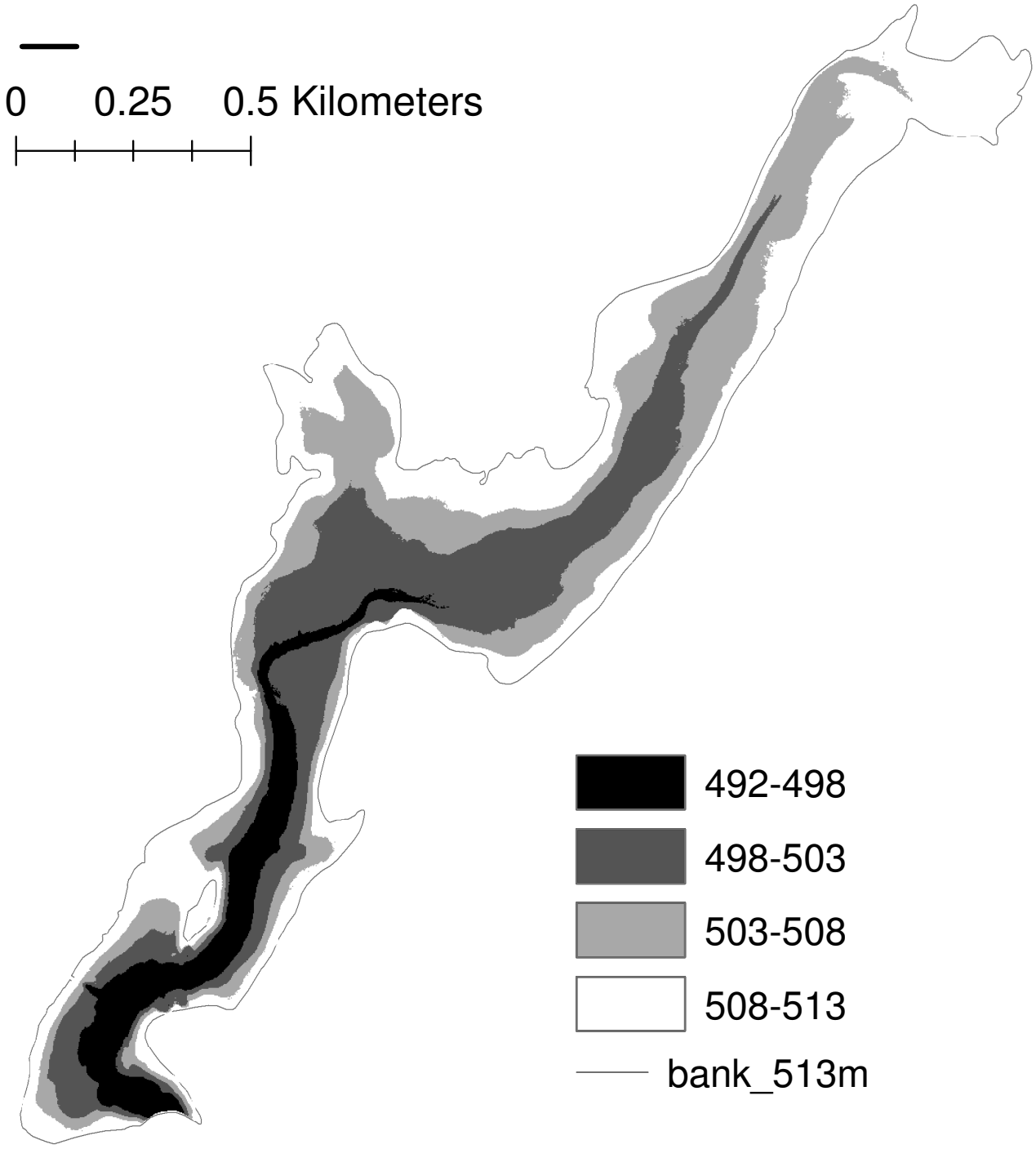


Figure
Click here to download Figure: Fig2.eps

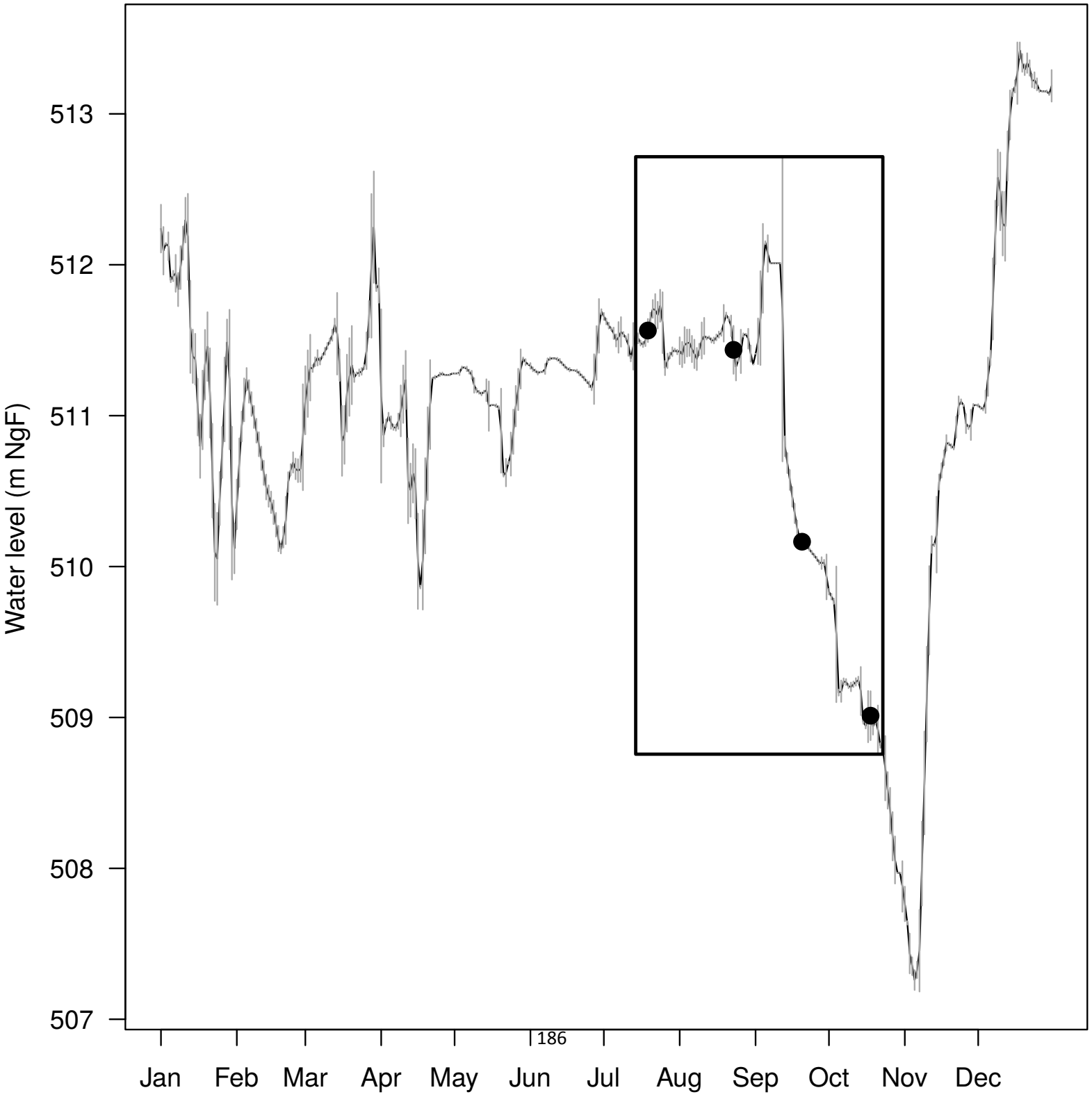


Figure
Click here to download Figure: Fig3.eps

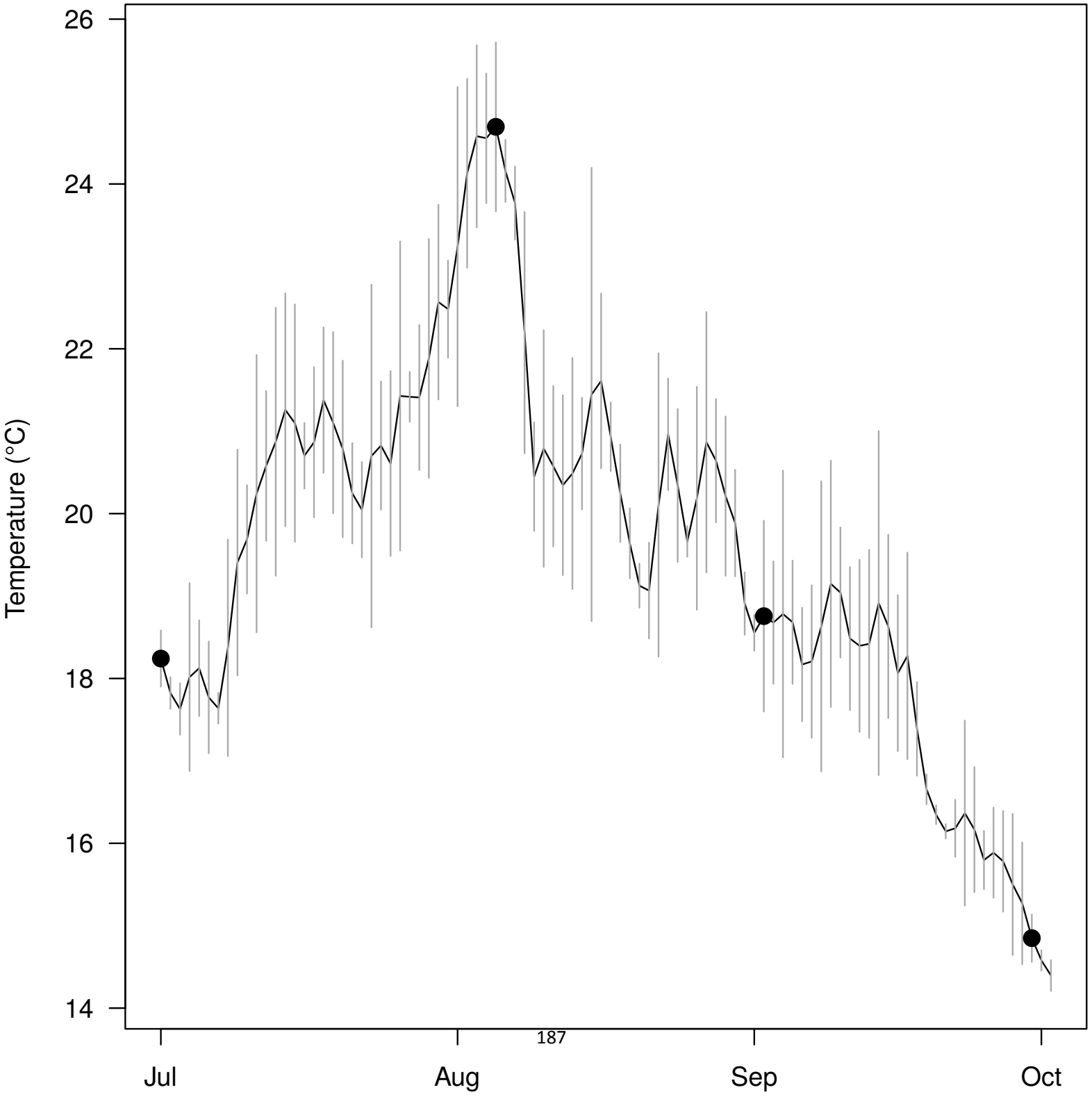


Figure
Click here to download Figure: Fig4.eps

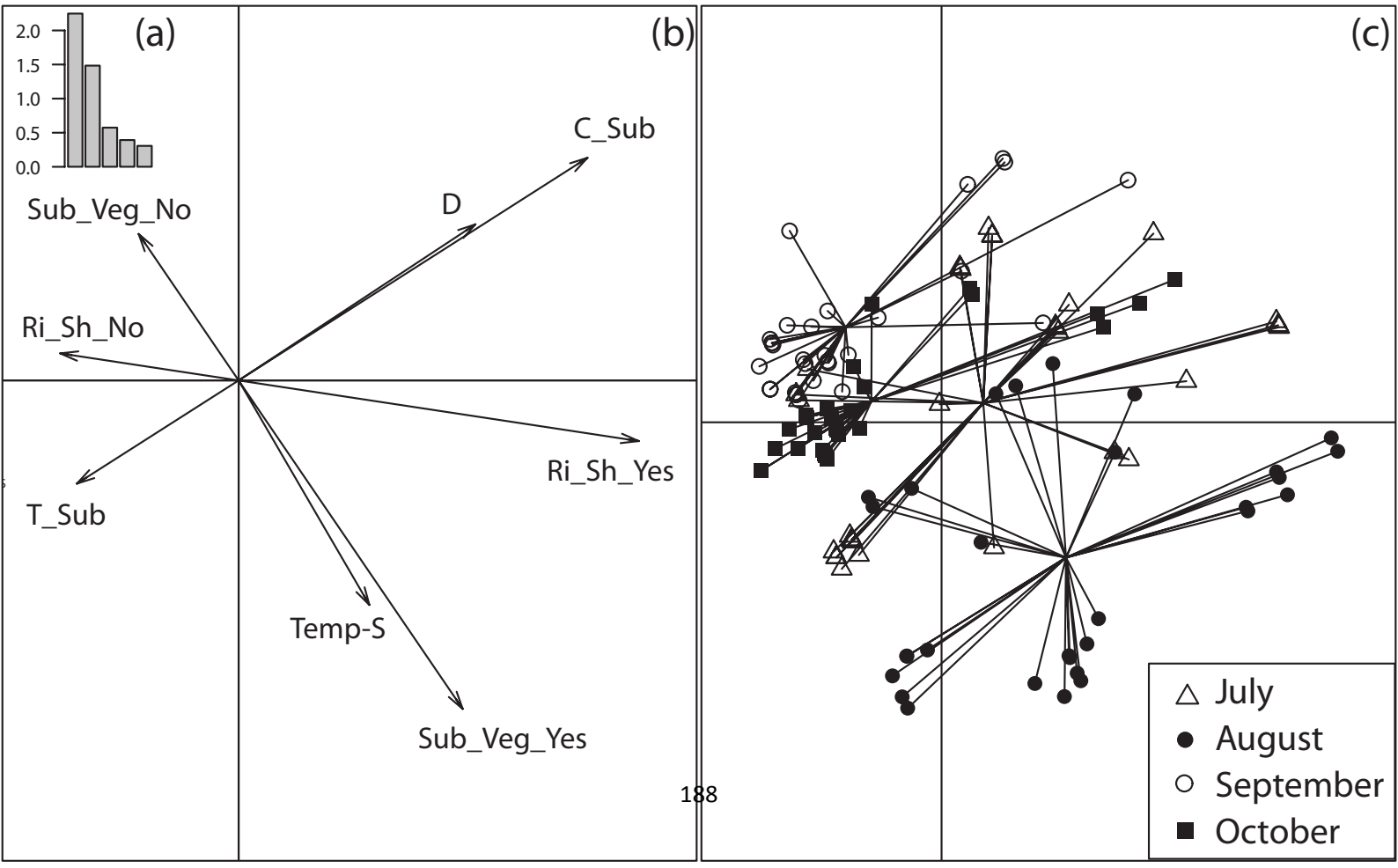


Figure
Click here to download Figure: Fig5.eps

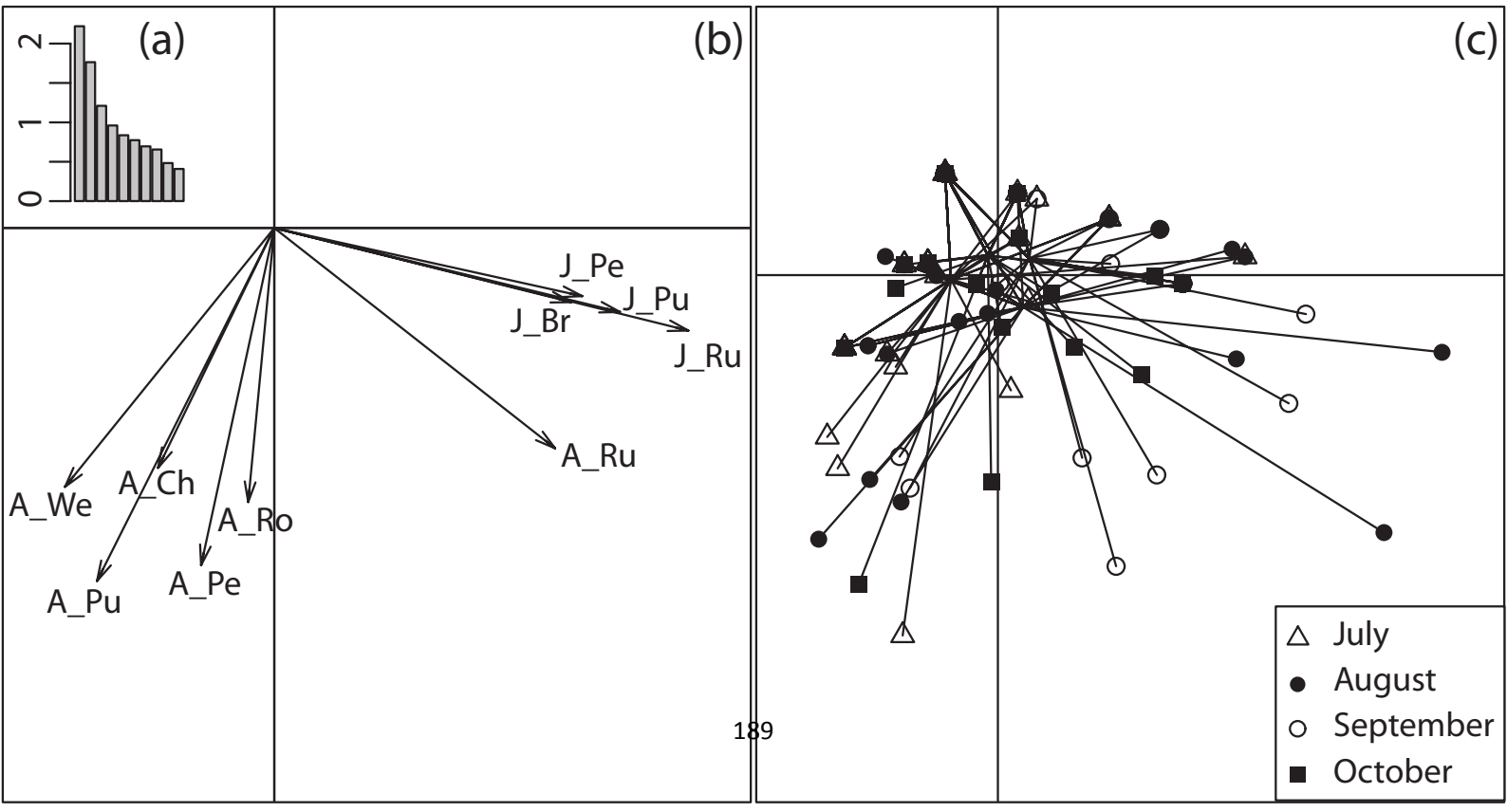
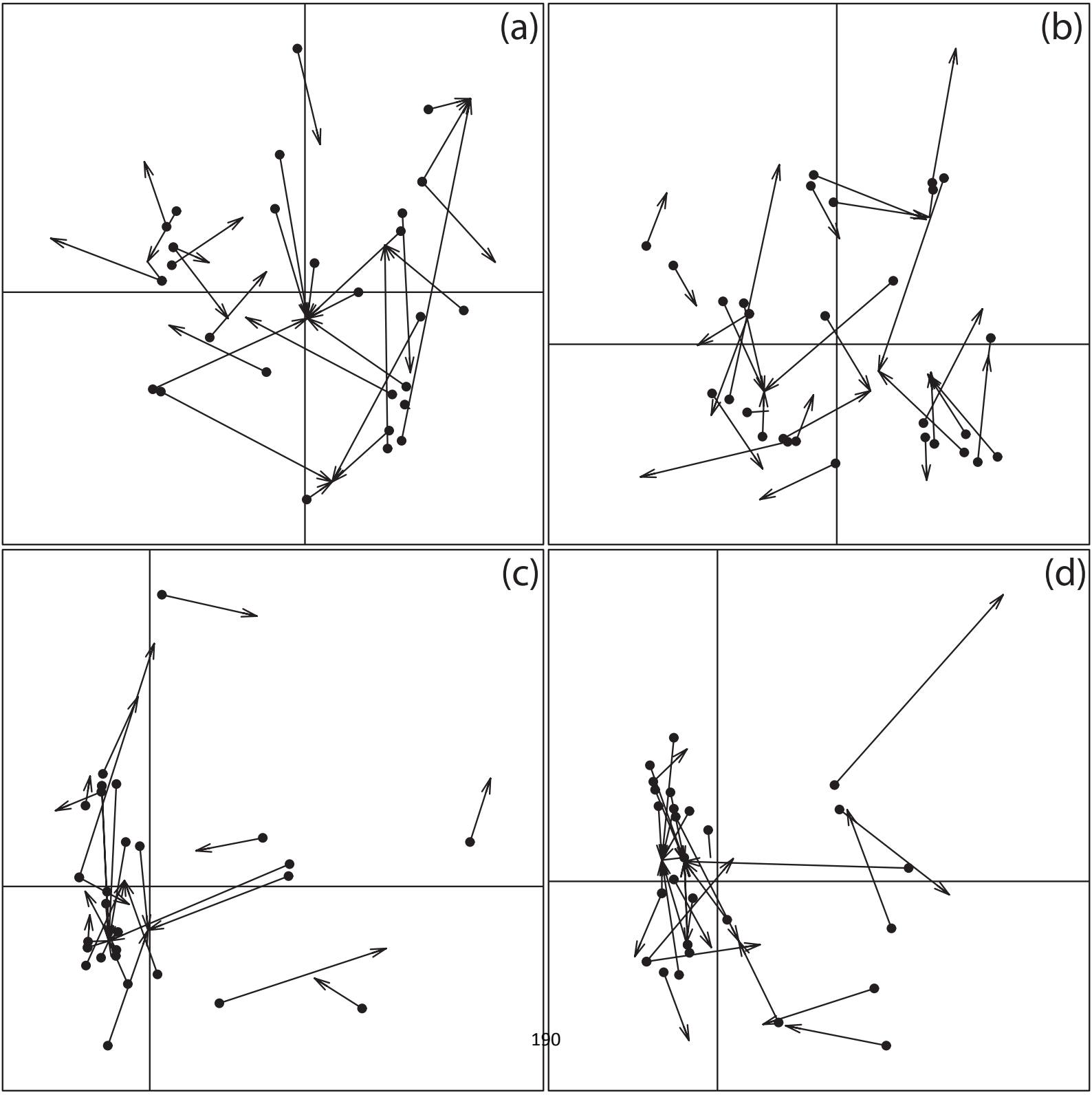


Figure
Click here to download Figure: Fig6.eps



ANNEXE III: Article 2

Testing the VEMCO Positioning System: spatial distribution of the probability of location and the positioning error in a reservoir

(*Animal Biotelemetry*)

Animal Biotelemetry



Testing the VEMCO Positioning System: spatial distribution of the probability of location and the positioning error in a reservoir

Roy *et al.*

BioMed Central

Roy *et al. Animal Biotelemetry* 2014, **2**:1
http://www.animalbiotelemetry.com/content/2/1/1

Roy et al. Animal Biotelemetry 2014, 2:1
http://www.animalbiotelemetry.com/content/2/1/1

Animal Biotelemetry

SHORT COMMUNICATION Open Access

Testing the VEMCO Positioning System: spatial distribution of the probability of location and the positioning error in a reservoir

Romain Roy[1*], Jeremy Beguin[2], Christine Argillier[2], Laurence Tissot[1], Frank Smith[3], Stephanie Smedbol[3] and Eric De-Oliveira[1]

Abstract

Background: Recent improvements in fixed acoustic monitoring receivers allow the tracking of individual aquatic animals over long periods of time with regular fine-scale positions. The VEMCO Positioning System (VPS) is now widely used, but various methodological issues remain to be clarified. The aim of this study was to analyze the spatial distribution of the probability of location and the positioning error over the entire surface of a hydropower reservoir, prior to analyzing fish behavior.

Findings: Filtering the data set by the horizontal position error (HPE) significantly reduced the positioning error. Retaining only the positions with an HPE less than 15 retained 79% of VPS positions and decreased the positioning error by 33% (mean = 3.3 m, SD = 3.3 m). A higher probability of location was observed inside than outside the receiver array (44% and 36%, respectively). Moreover, the positioning error significantly differed inside ($n = 243$, mean = 2.4 m, SD = 2.1 m) and outside ($n = 253$, mean = 4.2 m, SD = 4.0 m) the receiver array ($P < 0.001$). Finally, the lowest positioning errors were detected in the area with the highest receiver density.

Conclusions: The VPS measures fish positioning in a reservoir, under suitable conditions, with satisfactory accuracy. We showed that the probability of location and the positioning error differed spatially in accordance with previous results in other conditions. Consequently, these analyses are recommended as a prerequisite to further spatial analyses using VPS-derived data.

Keywords: Acoustic telemetry, VEMCO Positioning System, Probability of location, Positioning error, Spatial distribution

Findings

Background

Acoustic tracking is becoming an increasingly popular tool for determining activity patterns and habitat utilization by aquatic animals in acoustically amenable environments [1-4]. Recent improvements in fixed acoustic monitoring receivers potentially allow the tracking of a tagged aquatic animal anywhere in the instrumented region of interest, recording individual positions every few seconds [5]. Nevertheless, in spite of its effect on the quality of the behavioral data collected, the accuracy of positioning measurements is seldom assessed (but see [6-8]).

The probability of location, defined by the proportion of tag transmissions that result in a calculated position, and the positioning error, that is, the Euclidian distance between the calculated position and the actual position of the tag, are major characteristics of telemetry systems [6]. Various authors have pointed out the effects of multiple intrinsic and environmental factors on the probability of location and positioning error, such as the number of receivers deployed, the accuracy of the receiver location measurements, the receiver array characteristics, collisions between transmissions from multiple tags, the location of the tag relative to the locations of the receivers, time

* Correspondence: romain.roy@irstea.fr
[1]EDF R&D, LNHE Departement, HYNES (Irstea – EDF R&D), 6 Quai Watier, Chatou Cedex 78401, France
Full list of author information is available at the end of the article

BioMed Central

© 2014 Roy et al.; licensee BioMed Central Ltd. This is an open access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (http://creativecommons.org/licenses/by/2.0), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

measurement precision at the receivers, the bottom topography and thermal conditions [2,6,8-12].

The VEMCO Positioning System (VPS) is based on a three-receiver time difference of arrival (TDOA) algorithm used by the VEMCO Radio-Acoustic Positioning (VRAP) system [9,13]. The VPS has been extended to work with an array of three or more receivers that do not have clocks synchronized to real time [9,13]. The VPS can estimate fine-scale positional information on multiple tagged animals simultaneously over a large area [9]. This system is now widely used in fish behavior studies in marine and freshwater environments [7,14-20]. However, its performance has not yet been extensively documented (but see [7]). The aim of this study was to analyze the spatial distribution of the probability of location and the positioning error over the entire surface of a hydropower reservoir, prior to analyzing fish behavior.

Methods

Bariousses hydropower reservoir is an 80.9-ha impoundment of the Vézère River in west central France (45.33°N, 1.49°E) (Figure 1). Its shape is irregular and its water level fluctuates. An array of 40 underwater VR2W omnidirectional acoustic receivers (VEMCO, Halifax, NS, Canada) was deployed in January 2012 throughout the reservoir (Figure 1). The number and distribution of receivers was a compromise in terms of cost and the need to instrument the whole reservoir, while seeking to provide full local detection coverage and high precision of estimated locations. The receiver deployment took the bathymetry, the shape of the reservoir and the maximum intensity of water-level fluctuations into account to avoid the potential for receivers being beached. The receivers were positioned an average of 150 m apart (range was 72 m to 223 m) at an average depth of 6 m (range was 2 m to 15 m).

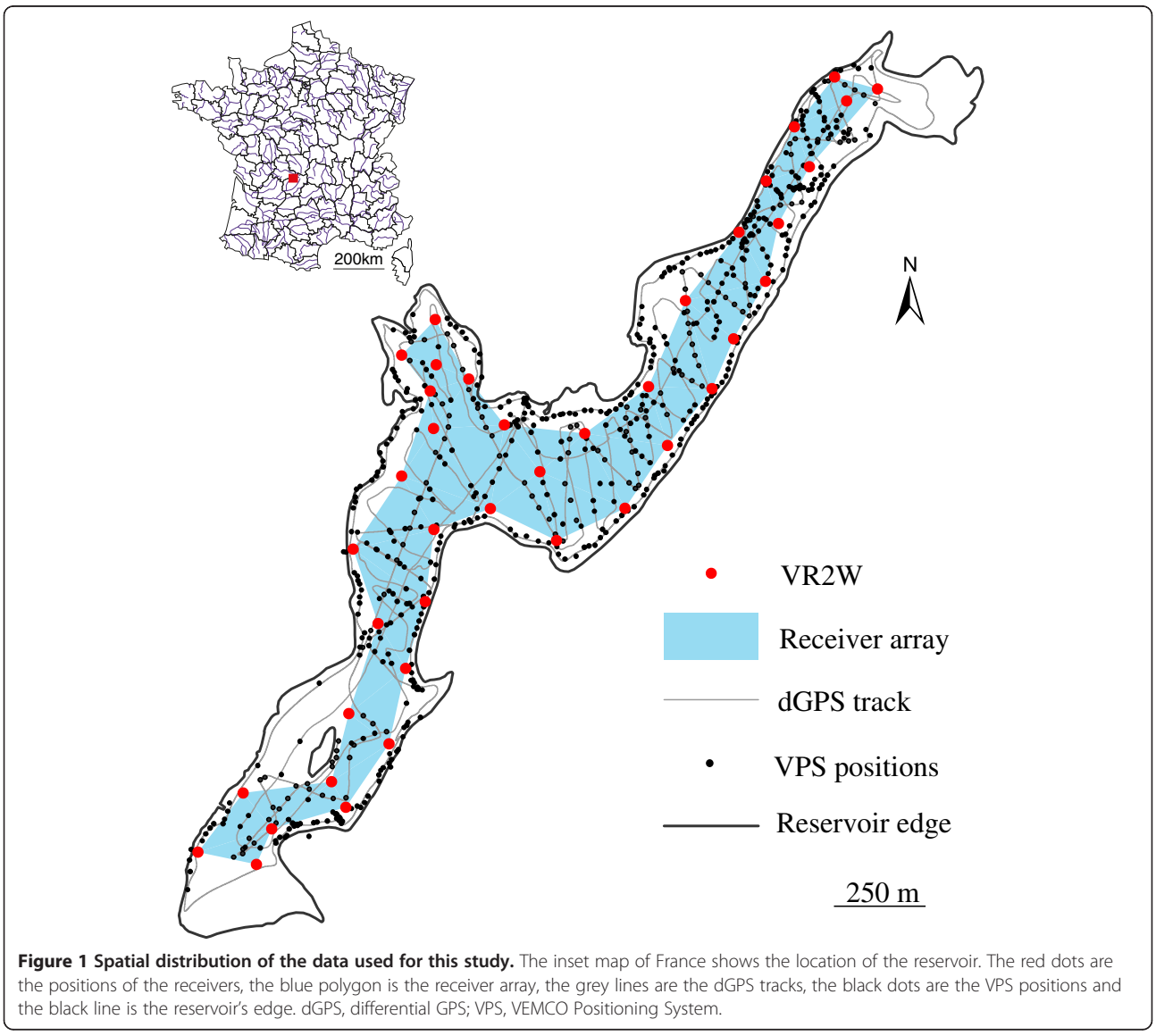


Figure 1 Spatial distribution of the data used for this study. The inset map of France shows the location of the reservoir. The red dots are the positions of the receivers, the blue polygon is the receiver array, the grey lines are the dGPS tracks, the black dots are the VPS positions and the black line is the reservoir's edge. dGPS, differential GPS; VPS, VEMCO Positioning System.

Moving tests were conducted with a V9P-2L coded tag (69 kHz, actual transmission delay of 25 s, at the start of its operational life) slowly dragged by boat (mean speed was 1.6 km h^{-1}) at a depth of 1 m. The actual position of the tag was measured every second with a differential GPS (dGPS) (Leica 1200®) (Figure 1). It was assumed that the performance of this test tag in terms of sound pressure level was typical of the V9P-2L model. The tests were conducted over three non-consecutive days (26 and 29 January 2012 and 15 January 2013), between 9 am and 5 pm, with comparable water temperatures (4.9°C to 5.2°C; thermal profile isothermal) and an unchanged receiver configuration.

The VPS positioning algorithm was used to calculate the positions of the transmissions of the test tag [13]. Because the receivers' clocks are not synchronized with GPS time, to match the calculated and GPS-measured positions accurately, the data needed to be synchronized. For each of the three days of testing, each calculated position was matched with its spatially closest GPS-measured position, and the time differences between the matched positions were averaged for that day. These daily averages were used to correct VPS time to GPS time.

To assess the probability of location, each test tag transmission not positioned by the VPS had to be located; the location of the test tag was obtained from the GPS-measured track of the boat at the precise time when the tag transmitted (every 25 s). For transmissions that were positioned by the VPS, the calculated position was used as the location of the test tag. The positioning error was calculated for each calculated position as the Euclidean distance between it and the GPS-measured position with the same time.

The horizontal position error (HPE) was estimated for each calculated position [13]. HPE is a relative and dimensionless measurement of how sensitive a particular calculated position is to error for the measurements of the arrival times of the transmission at the receivers [13]. A calculated position with a higher HPE provides less information on the position of the animal than a calculated position with a lower HPE. Because of this, VPS positions are usually filtered by HPE prior to fine-scale analysis of fish behavior. The changes in the number of calculated positions and the average positioning error were analyzed for different HPE filter values.

The probability of location over the entire surface of the reservoir was interpolated from calculated positions and transmissions not positioned using an inverse distance weighted technique (cell size = 10 m; power = 0.1; search radius = the ten nearest points) [21]. The positioning error was mapped in the same way as the probability of location.

A Wilcoxon nonparametric test was used to compare the difference in the positioning error inside and outside the receiver array, computed with R software [22]. Spatial analysis and representations were performed with ArcGIS 10 (ESRI, Redlands, CA).

Results

In this study, 628 positions were calculated over 8 h 54 min. The average probability of location was 49% and the average positioning error was 5.0 m (range = 0.05 m to 90.4 m, SD = 7.8 m).

Selecting the positions with an HPE less than 15 decreased the average positioning error by 33% (n = 496, mean = 3.3 m, SD = 3.3 m) (Figure 2A) while still retaining

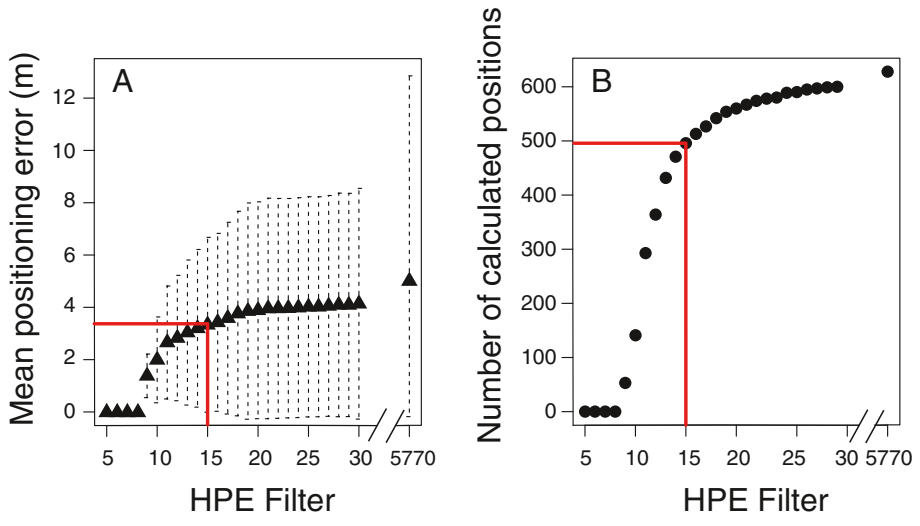


Figure 2 Relation between the mean positioning error (A) and number of calculated positions (B) with the HPE filter values. The dotted lines are the standard deviations (mean ± SD), and the red lines show the value of 15 for the HPE filter. Note the discontinuity of the *x*-axis; HPE filters between 30 and 5770 (only 28 positions concerned) have not been shown for clarity. HPE, horizontal position error.

79% of the calculated positions (Figure 2B). With this selection, a higher probability of location was observed inside than outside the receiver array (44% and 36%, respectively).

Moreover, the positioning error significantly differed inside ($n = 243$, mean = 2.4 m, SD = 2.1 m) and outside ($n = 253$, mean = 4.2 m, SD = 4.0 m) the receiver array with filtering ($P < 0.001$) and without filtering ($P < 0.001$).

The spatial interpolation maps confirmed that most of the lowest probability of location sites (<25%) and the highest positioning error sites (>5 m) were located outside the receiver array (Figures 3 and 4). Nevertheless, it can be seen from these maps that there is a positioning error less than 5 m over most of the reservoir surface and an error less than 2 m in one-third of the area (the upstream part) where the receiver density was highest (Figures 3 and 4).

Discussion

This study provides information on VPS performance and highlights the spatial distribution of the probability of location and the positioning error. Currently, positions calculated with the VPS are usually filtered by HPE before biological analysis. Our results confirm the usefulness of this technique in improving the quality of the positioning [7]. In many studies, the HPE threshold is set between 10 and 20 [16,17,23,24] but this choice is seldom discussed or objectively assessed. In the environmental conditions experienced in this study, we observed a large variability in the number of calculated positions and the mean positioning error for HPE filters between 10 and 20. A value of 15 was used in this study to minimize positioning error (mean 3.3 m) as much as possible while not decreasing sample size excessively.

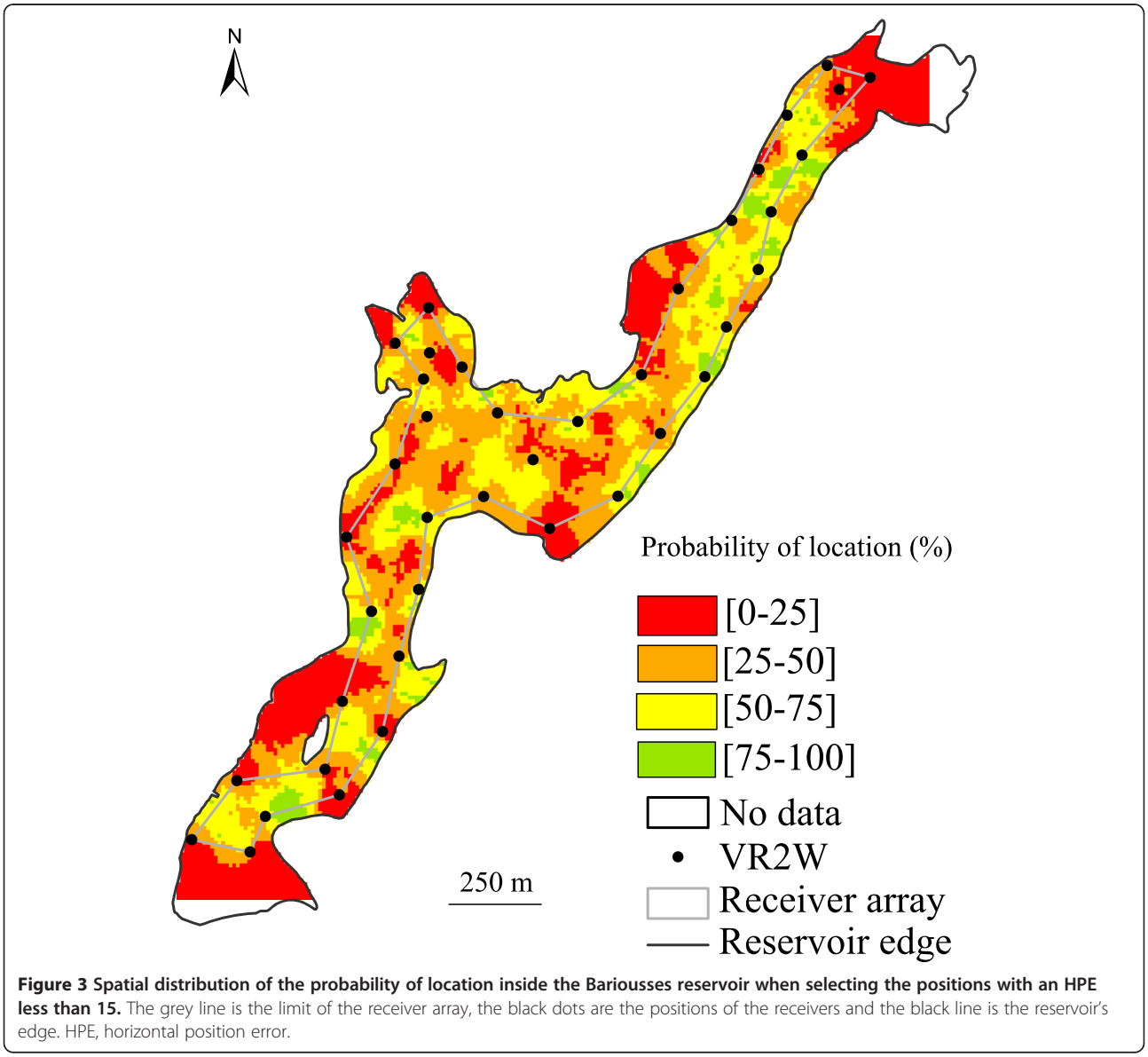


Figure 3 Spatial distribution of the probability of location inside the Bariousses reservoir when selecting the positions with an HPE less than 15. The grey line is the limit of the receiver array, the black dots are the positions of the receivers and the black line is the reservoir's edge. HPE, horizontal position error.

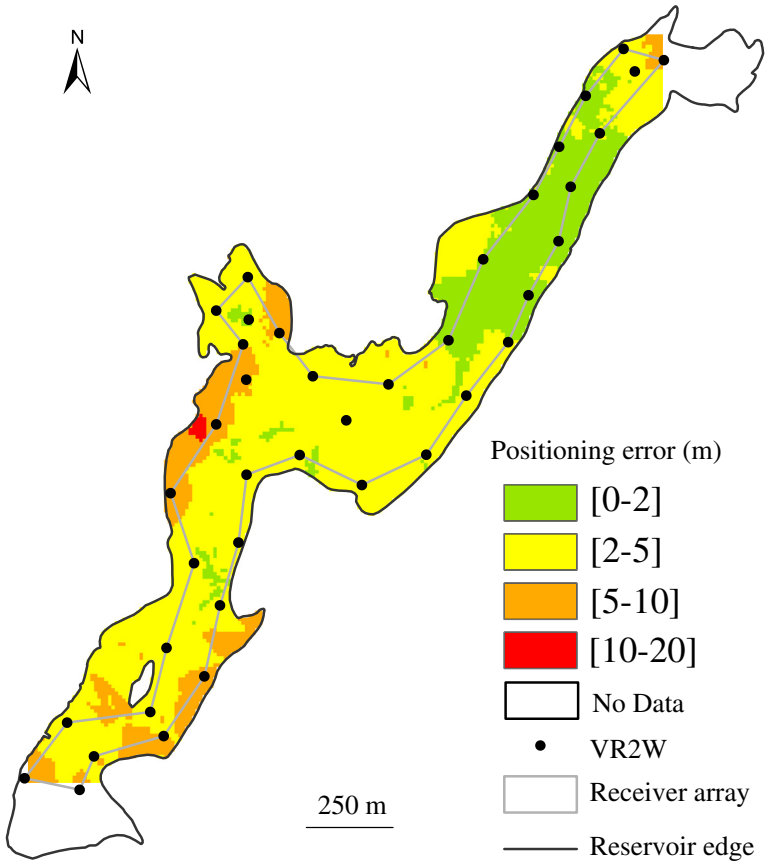


Figure 4 Spatial distribution of the positioning error inside the Bariousses reservoir when selecting the positions with an HPE less than 15. The grey line is the limit of the receiver array, the black dots are the positions of the receivers and the black line is the reservoir's edge. HPE, horizontal position error.

For each study site, located in different environmental conditions, the choice of this threshold value (here a compromise between the number of positions and positioning error) should be discussed according to the objectives of the study.

An average of 40% probability of location and positioning error of 3.3 m throughout the Bariousses reservoir when data are filtered by HPE less than 15 are consistent with the values obtained in an estuary by Espinoza *et al.* [7]. In the environmental conditions experienced in this study, using VR2W receivers and a V9P-2L tag, the probability of location was higher and the positioning error significantly lower inside than outside the receiver array and when more receivers were used for positioning. Therefore, with a more robust data set, we confirm the results of Espinoza *et al.* [7] regarding the distributions of the probability of location and the positioning error. However, we noted that the probability of location was rather low compared to our expectations. This has to be taken into account before choosing a transmission delay for the tag in accordance with the monitoring frequency desired.

Analyzing the spatial distribution of the probability of location and the positioning error makes it possible to isolate areas where aquatic animals would be detected with difficulty or inaccurately located. The present results demonstrate that in the Bariousses reservoir, fish can be tracked almost continuously with a reasonable positioning error (<5 m), even near the shores. With a positioning error of less than 2 m in the upstream part of the reservoir, where the density of receivers was the highest and the receiver array was the most optimal, this equipment can monitor fish habitat use at a fine scale. Nevertheless, the detection efficiency estimates are likely to be at the top end of the range of what can be expected during an actual tracking study because collisions increase when multiple tags are used.

Finally, these tests provide information on VPS performance under suitable conditions and confirm some previous results of the accuracy of the system. This kind of preliminary study could be very useful for the refinement of the array design itself. Additionally, these analyses are recommended as a prerequisite to any further spatial analyses using VPS-derived data.

To complete this work, a further sample is required in areas with a low probability of location (<25%) to refine the spatial distribution of the positioning error. Moreover, reservoirs experience thermal and chemical stratification over the year [25] and fish behavior may be studied over long periods during which there are fluctuations in these environmental parameters. Considering that the speed of an acoustic wave can also be influenced by these parameters, it would be useful to conduct a detailed study of how the probability of location and the positioning error evolve over the year.

Availability of supporting data

The data set supporting the results of this article is included within the article (and its additional files) and is not available.

Abbreviations

dGPS: differential GPS; HPE: horizontal position error; TDOA: time difference of arrival; VPS: VEMCO Positioning System; VRAP: VEMCO Radio-Acoustic Positioning.

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Authors' contributions

RR designed this study, worked on the data acquisition in the field and the interpretation of the data and wrote the manuscript. JB led the data analysis and participated in drafting the manuscript. CA and LT helped to design the study and draft the manuscript. FS and SS performed the post-processing and gave final approval of the version to be published. EDO participated in the study design and gave final approval of the version to be published. All authors have read and approved the final manuscript.

Acknowledgements

The authors thank Tiphaine Peroux for her assistance in the field, Yann Le Coarer for his help with dGPS measurements and Maxime Logez from Irstea Aix-en-Provence for his advice. Our thanks are also extended to Electricité de France, which manages the Treignac hydroelectric dam and the Bariousses reservoir.

Author details

[1]EDF R&D, LNHE Departement, HYNES (Irstea – EDF R&D), 6 Quai Watier, Chatou Cedex 78401, France. [2]Irstea, UR HYAX, HYNES (Irstea – EDF R&D), 3275 Route de Cézanne CS 40061, Aix en Provence Cedex 5 13182, France. [3]VEMCO, 20 Angus Morton Drive, Bedford, Nova Scotia B4B 0L9, Canada.

Received: 30 July 2013 Accepted: 18 November 2013
Published: 6 January 2014

References

1. How JR, De Lestang S: **Acoustic tracking: issues affecting design, analysis and interpretation of data from movement studies.** *Mar Fresh Res* 2012, **63:**312–324.
2. Heupel MR, Semmens JM, Hobday AJ: **Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays.** *Mar Fresh Res* 2006, **57:**1–13.
3. Cooke SJ, Hinch SG, Lucas MC, Lutcavage M: **Biotelemetry and biologging**. In *Fisheries techniques.* 2012th edition. Edited by Zale AV, Parrish DL, Sutton TM. Bethesda: AFS; 2012:819–881.
4. Lucas MC, Baras E: **Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment.** *Fish Fish* 2000, **1:**283–316.
5. Ehrenberg JE, Steig TW: **Improved techniques for studying the temporal and spatial behavior of fish in a fixed location.** *ICES J Mar Sci* 2003, **60:**700–706.
6. Bergé J, Capra H, Pella H, Steig T, Ovidio M, Bultel E, Lamouroux N: **Probability of detection and positioning error of a hydro acoustic telemetry system in a fast-flowing river: intrinsic and environmental determinants.** *Fish Res* 2012, **125–126:**1–13.
7. Espinoza M, Farrugia TJ, Webber DM, Smith F, Lowe CG: **Testing a new acoustic telemetry technique to quantify long-term, fine-scale movements of aquatic animals.** *Fish Res* 2011, **108:**364–371.
8. Niezgoda G, Benfield M, Sisak M, Anson P: **Tracking acoustic transmitters by code division multiple access (CDMA)-based telemetry.** *Hydrobiologia* 2002, **483:**275–286.
9. Andrews KS, Tolimieri N, Williams GD, Samhouri JF, Harvey CJ, Levin PS: **Comparison of fine-scale acoustic monitoring systems using home range size of a demersal fish.** *Mar Biol* 2011, **158:**2377–2387.
10. Ehrenberg JE, Steig TW: **A method for estimating the 'position accuracy' of acoustic fish tags.** *ICES J Mar Sci* 2002, **59:**140–149.
11. Clements S, Jepsen D, Karnowski M, Schreck CB: **Optimization of an acoustic telemetry array for detecting transmitter-implanted fish.** *North Am J Fish Manage* 2005, **25:**429–436.
12. Connolly JA: *Assessing factors that influence position accuracy in a hydroacoustic telemetry system. Master's thesis.* Guelph University; 2012.
13. *Understanding HPE in the VEMCO Positioning System (VPS), V1.0, September 27, 2013.* Retrieved on September 27, 2013 from [http://vemco.com/wp-content/uploads/2013/09/understanding-hpe-vps.pdf]
14. Dean MJ, Hoffman WS, Armstrong MP: **Disruption of an Atlantic cod spawning aggregation resulting from the opening of a directed gill-net fishery.** *North Am J Fish Manage* 2012, **32:**124–134.
15. Espinoza M: *Site fidelity, movements and habitat use of gray smooth-hound sharks, Mustelus californicus (Gill 1863), in a newly restored estuarine habitat. Master's thesis.* California State University; 2010.
16. Espinoza M, Farrugia TJ, Lowe CG: **Habitat use, movements and site fidelity of the gray smooth-hound shark (Mustelus californicus Gill 1863) in a newly restored southern California estuary.** *J Exp Mar Biol Ecol* 2011, **401:**63–74.
17. Furey NB, Dance MA, Rooker JR: **Fine-scale movements and habitat use of juvenile southern flounder Paralichthys lethostigma in an estuarine seascape.** *J Fish Biol* 2013, **82:**1469–1483.
18. Smith NJ: *The effect of seabed slope and other environmental variables on the movement patterns of the giant pacific octopus (Enteroctopus dofleini). Master's thesis.* Alaska Pacific University; 2012.
19. Steel AE, Sandstrom PT, Brandes PL, Klimley PA: **Migration route selection of juvenile Chinook salmon at the Delta Cross Channel, and the role of water velocity and individual movement patterns.** *Environ Biol Fish* 2012, **96:**215–224.
20. Thums M, Whiting SD, Reisser JW, Pendoley KL, Pattiaratchi CB, Harcourt RG, McMahon CR, Meekan MG: **Tracking sea turtle hatchlings – a pilot study using acoustic telemetry.** *J Exp Mar Biol Ecol* 2013, **440:**156–163.
21. Watson DF, Philip GM: **A refinement of inverse distance weighted interpolation.** *Geo-Processing* 1985, **2:**315–327.
22. R Core Team: *R: A Language and Environment for Statistical Computing.* Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing; 2012. URL http://www.R-project.org/. ISBN 3-900051-07-0.
23. Scheel D, Bisson L: **Movement patterns of giant Pacific octopuses, Enteroctopus dofleini (Wulker, 1910).** *J Exp Mar Biol Ecol* 2012, **416:**21–31.
24. Bisson L: *The effect of environmental variables on the movements of the giant pacific octopus. Master's thesis.* Alaska Pacific University; 2011.
25. Pourriot R, Meybeck M: *Limnologie générale.* Paris: Masson; 1995.

doi:10.1186/2050-3385-2-1
Cite this article as: Roy *et al.*: Testing the VEMCO Positioning System: spatial distribution of the probability of location and the positioning error in a reservoir. *Animal Biotelemetry* 2014 **2**:1.

ANNEXE IV: Le problème de décompression rapide chez les poissons

La vessie natatoire des poissons est un organe majeur servant d'appareil hydrostatique (Blanchard 1880). Elle leur permet de compenser le gradient de pression occasionné par la colonne d'eau. Lorsque les individus sont remontés rapidement des grandes profondeurs (pêche au filet ou à la ligne), un problème de décompression rapide peut être occasionné. Il engendre alors une surproduction de gaz dans la vessie natatoire et les vaisseaux sanguins (Nguyen, Gravel *et al.* 2009). Cette vessie natatoire augmente alors brutalement de volume et le poisson est incapable d'avoir un équilibre de nage correct. Les conséquences physiologiques et physiques peuvent être considérables avec par exemple, un élargissement de la vessie natatoire, des comportements de nage anormaux, des hémorragies, ou une hausse de la pression oculaire (Suski, Killen *et al.* 2004; Morrissey, Suski *et al.* 2005; Rummer and Bennett 2005). Une étude de télémétrie a récemment pu révéler que ce phénomène peut entraîner la mort des individus (Gravel and Cooke 2008).

Une méthode dénommée « fizzing » est couramment mise en œuvre pour limiter les conséquences de ce phénomène. Elle consiste à percer la vessie natatoire avec une aiguille hypodermique. L'aiguille, orientée avec un angle de 45° vers la tête, est insérée dans la vessie natatoire à une profondeur d'environ 10-15 mm. Le point d'insertion de l'aiguille doit être localisé entre la limite de la nageoire pectorale et la ligne latérale. L'immersion du poisson sous l'eau permet de bien vérifier que des gaz s'échappent de la vessie. Le positionnement optimal du site de « fizzing » variant selon les espèces, il est primordial avant toute intervention de s'informer et de pratiquer sur l'espèce ciblée (Nguyen, Gravel *et al.* 2009). Lorsque le « fizzing » ne peut être pratiqué, un relâcher immédiat du poisson, plutôt qu'une stabulation, peut diminuer les risques de dommages physiologiques mais n'éliminera pas les effets de la décompression rapide (Nguyen, Gravel *et al.* 2009).

Dans la littérature, les effets du « fizzing » sur le comportement des poissons ont été évalués à partir d'une étude de télémétrie (Nguyen, Gravel *et al.* 2009). Le « fizzing » n'a pas engendré de mortalité, n'a pas eu d'effet significatif sur le taux de mouvement et le temps de dispersion post-marquage (Suski, Killen *et al.* 2004; Nguyen, Gravel *et al.* 2009).

Dans le cadre de cette étude, 20 sandres et perches ont présenté les symptômes de la décompression rapide. Ils ont été capturés à la ligne ou à l'aide de filet, dans des profondeurs comprises entre 5 et 15 m, lorsque la température de fond était comprise entre 5.5°C et 9°C. La méthode du « fizzing » a alors été appliquée en positionnant l'aiguille entre la limite de la nageoire pectorale et la ligne latérale. La méthode a été inefficace pour 3 individus, probablement en raison d'une intervention trop tardive. Par contre, grâce à cette méthode, 17 individus (11 sandres et 6 perches) ont pu retrouver un comportement normal, être marqués puis relâchés après un séjour de quelques heures en stabulation. Le suivi télémétrique de ces individus a montré que l'intervention a été un succès pour 100% de ces individus. De plus, l'analyse des déplacements verticaux a montré que ces individus sont de nouveau capables d'effectuer des mouvements au sein de la colonne d'eau quelques jours après l'intervention.

ANNEXE V: Affiche installée en bordure de la retenue des Bariousses

Recherches en cours en écologie

La retenue des Bariousses a été choisie par EDF et le Cemagref (nouvellement nommé Irstea) comme site pilote pour étudier les effets des variations du niveau de l'eau sur la dynamique des populations de poissons et leur comportement (2011-2013).

Cette année, une centaine de poissons, majoritairement des Sandres, Brochets et Gardons sont équipés d'émetteurs acoustiques afin de suivre en permanence leur déplacements.

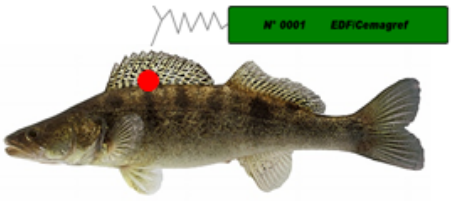
Comment reconnaître un poisson marqué ?





Les **émetteurs acoustiques** sont placés dans l'abdomen des poissons sous anesthésie.
La **cicatrice** est invisible quelques semaines après l'opération.

Les poissons ont également une **marque externe** numéroté (étiquette verte de 0.5*1.5 cm) au niveau de la nageoire dorsale.



Que faire si vous capturez un poisson marqué ?

Nous vous demandons de bien vouloir le **relâcher** rapidement et de transmettre les informations concernant le poisson (numéro, taille, état général, date, heure et lieu de capture) au responsable terrain **M. Romain ROY.**

Des poissons pouvant perdre leurs marques externes, vous retrouverez peut être un émetteur à l'intérieur d'un poisson sachez qu'il est important pour nos travaux de les récupérer.

Pour en savoir plus : Contacter M. Romain Roy au 06.71.50.75.90 ou par mail (romain.roy@irstea.fr).

Merci de votre collaboration

ANNEXE VI: Récapitulatif des caractéristiques[32] de l'ensemble des poissons marqués durant cette étude avec en rouge les individus conservés dans les analyses.

ID	Type émetteur	Délai	Espèce	Taille	Poids	Age	Origine	Sexe	Date relâché	Date dernière position	Durée de suivi	Statut
T04	V9P-2L	Type 1	Brochet	425	398	1	Filet	NA	12/03/2012	30/01/2013	324	Vivant
T05	V9P-2L	Type 1	Brochet	629	1513	5	Filet	NA	12/03/2012	08/08/2012	149	Vivant
T116	V9P-2L	Type 2	Brochet	551	1021	4	Filet	M	14/11/2012	20/05/2013	187	Vivant
T119	V9P-2L	Type 2	Brochet	596	1221	4	Filet	NA	15/11/2012	20/05/2013	186	Vivant
T120	V9P-2L	Type 2	Brochet	544	1013	3	Filet	NA	16/11/2012	20/05/2013	185	Vivant
T126	V8-4L	Type 4	Brochet	442	536	1	Pisciculture	NA	16/11/2012	05/03/2013	20	Vivant
T127	V8-4L	Type 4	Brochet	403	364	NA	Pisciculture	NA	16/11/2012	21/11/2012	5	Vivant
T128	V8-4L	Type 4	Brochet	394	322	NA	Pisciculture	NA	16/11/2012	19/05/2013	95	19/02/2013
T129	V8-4L	Type 4	Brochet	421	444	NA	Pisciculture	NA	16/11/2012	21/11/2012	5	Vivant
T130	V8-4L	Type 4	Brochet	426	482	NA	Pisciculture	NA	16/11/2012	21/11/2012	5	Vivant
T131	V8-4L	Type 4	Brochet	453	532	NA	Pisciculture	NA	16/11/2012	21/11/2012	5	Vivant
T132	V8-4L	Type 4	Brochet	467	593	NA	Pisciculture	NA	16/11/2012	21/11/2012	5	Vivant
T133	V8-4L	Type 4	Brochet	426	445	NA	Pisciculture	NA	16/11/2012	21/11/2012	5	Vivant
T134	V8-4L	Type 4	Brochet	433	473	NA	Pisciculture	NA	16/11/2012	20/05/2013	100	24/02/2013
T136	V8-4L	Type 4	Brochet	600	1105	NA	Filet	NA	18/04/2013	22/04/2013	4	Vivant
T137	V8-4L	Type 4	Brochet	546	890	NA	Filet	NA	18/04/2013	22/04/2013	4	Vivant
T16	V9P-2L	Type 1	Brochet	570	1217	3	Filet	M	12/03/2012	31/01/2013	325	Vivant
T22	V9P-2L	Type 1	Brochet	440	464	1	Pêcheur	NA	25/03/2012	28/04/2012	35	29/04/2012
T25	V9P-2L	Type 1	Brochet	440	457	1	Filet	M	25/03/2012	08/11/2012	228	Vivant
T27	V9P-2L	Type 1	Brochet	505	683	2	Filet	NA	25/03/2012	07/09/2012	104	07/07/2012
T29	V9P-2L	Type 1	Brochet	475	708	1	Pêcheur	NA	22/04/2012	29/04/2012	7	Vivant
T37	V9P-2L	Type 1	Brochet	420	429	1	Pêcheur	NA	23/04/2012	19/02/2013	7	30/04/2012
T46	V9P-2L	Type 1	Brochet	600	1187	5	Filet	NA	23/05/2012	12/04/2013	78	09/08/2012
T53	V9P-2L	Type 1	Brochet	570	1356	4	Pêcheur	M	24/05/2012	07/09/2012	106	Vivant
T62	V8-4L	Type 1	Brochet	375	239	NA	Pêcheur	NA	25/03/2012	28/03/2012	3	Vivant
T78	V8-4L	Type 1	Brochet	370	270	NA	Pêcheur	NA	22/04/2012	22/07/2012	5	27/04/2012
T112	V9P-2L	Type 2	Perche	486	1800	NA	Filet	F	15/11/2012	20/05/2013	186	Vivant
T113	V9P-2L	Type 2	Perche	438	1315	NA	Filet	F	15/11/2012	20/05/2013	166	30/04/2013
T114	V9P-2L	Type 2	Perche	379	700	NA	Filet	M	15/11/2012	20/05/2013	186	Vivant
T115	V9P-2L	Type 2	Perche	415	1185	NA	Filet	F	15/11/2012	20/05/2013	186	Vivant
T117	V9P-2L	Type 2	Perche	322	443	NA	Filet	M	15/11/2012	20/05/2013	186	Vivant
T118	V9P-2L	Type 2	Perche	405	959	NA	Filet	F	15/11/2012	20/05/2013	186	Vivant
T135	V8-4L	Type 4	Perche	445	1551	F	Filet	NA	18/04/2013	22/04/2013	4	Vivant
T138	V8-4L	Type 4	Perche	445	1815,5	F	Filet	NA	18/04/2013	22/04/2013	4	Vivant
T139	V8-4L	Type 4	Perche	450	1490	F	Filet	NA	18/04/2013	23/04/2013	5	Vivant
T26	V9P-2L	Type 1	Perche	480	1940	8	Pêcheur	F	25/03/2012	27/04/2012	33	Vivant
T28	V9P-2L	Type 1	Perche	325	434	6	Filet	F	22/04/2012	08/10/2012	169	Vivant
T39	V9P-2L	Type 1	Perche	410	872	7	Filet	M	24/04/2012	07/05/2012	26	20/05/2012
T42	V9P-2L	Type 1	Perche	435	889	6	Filet	NA	22/05/2012	12/04/2013	325	Vivant
T43	V9P-2L	Type 1	Perche	420	889	7	Filet	NA	22/05/2012	12/04/2013	325	Vivant
T44	V9P-2L	Type 1	Perche	460	1371	9	Filet	NA	22/05/2012	12/04/2013	325	Vivant
T47	V9P-2L	Type 1	Perche	370	662	5	Filet	F	23/05/2012	13/04/2013	0	23/05/2012

Délai Type 1 : 60-120 sec
Délai Type 2 : 95 jours à 400-600 sec et 385 jours à 80-160 sec
Délai Type 3 : 80-160 sec
Délai Type 4 : 5 jours à 80-160 sec, 95 jours arrêtés et 165 jours à 80-160 sec

ID	Type émetteur	Délai	Espèce	Taille	Poids	Age	Origine	Sexe	Date relâché	Date dernière position	Durée de suivi	Statut
T48	V9P-2L	Type 1	Perche	350	519	6	Filet	M	23/05/2012	02/10/2012	132	Vivant
T49	V9P-2L	Type 1	Perche	400	790	7	Filet	M	23/05/2012	13/04/2013	325	Vivant
T50	V9P-2L	Type 1	Perche	390	783	NA	Filet	M	23/05/2012	17/09/2012	117	Vivant
T51	V9P-2L	Type 1	Perche	400	868	7	Filet	M	23/05/2012	18/07/2012	56	Vivant
T55	V9P-2L	Type 1	Perche	430	1373	7	Filet	NA	24/05/2012	17/11/2012	177	Vivant
T56	V9P-2L	Type 1	Perche	430	1150	7	Filet	F	14/11/2012	20/05/2013	187	Vivant
T58	V9P-2L	Type 1	Perche	320	383	6	Filet	NA	24/05/2012	14/04/2013	325	Vivant
T59	V9P-2L	Type 1	Perche	360	605	NA	Filet	NA	24/05/2012	03/09/2012	102	Vivant
T60	V9P-2L	Type 1	Perche	385	683	7	Filet	NA	24/05/2012	07/08/2012	75	Vivant
T63	V8-4L	Type 1	Perche	240	167,5	NA	Pêcheur	F	25/03/2012	16/07/2012	26	20/04/2012
T93	V8-4L	Type 3	Perche	249	196	NA	Pêcheur	NA	28/08/2012	11/09/2012	7	04/09/2012
T01	V9P-2L	Type 1	Sandre	500	1089	3	Pêcheur	NA	11/03/2012	30/01/2013	325	Vivant
T02	V9P-2L	Type 1	Sandre	565	1662	5	Filet	NA	11/03/2012	30/01/2013	325	Vivant
T03	V9P-2L	Type 1	Sandre	491	991	3	Filet	NA	11/03/2012	06/10/2012	209	Vivant
T06	V9P-2L	Type 1	Sandre	485	997	3	Filet	NA	12/03/2012	28/07/2012	138	Vivant
T07	V9P-2L	Type 1	Sandre	695	>3000	7	Filet	NA	12/03/2012	31/01/2013	325	Vivant
T08	V9P-2L	Type 1	Sandre	471	967	3	Filet	NA	12/03/2012	31/01/2013	325	Vivant
T09	V9P-2L	Type 1	Sandre	410	532	1	Pisciculture	NA	12/03/2012	31/01/2013	325	Vivant
T10	V9P-2L	Type 1	Sandre	417	547	1	Pisciculture	F	12/03/2012	31/01/2013	4	16/03/2012
T11	V9P-2L	Type 1	Sandre	410	555	1	Pisciculture	NA	12/03/2012	31/01/2013	325	Vivant
T111	V9P-2L	Type 2	Sandre	570	1547	NA	Filet	NA	14/11/2012	20/05/2013	138	01/04/2013
T12	V9P-2L	Type 1	Sandre	360	354	1	Pisciculture	M	12/03/2012	31/01/2013	325	Vivant
T13	V9P-2L	Type 1	Sandre	385	385	1	Pisciculture	M	13/03/2012	17/09/2012	3	16/03/2012
T14	V9P-2L	Type 1	Sandre	402	578	1	Pisciculture	NA	12/03/2012	31/01/2013	22	03/04/2012
T15	V9P-2L	Type 1	Sandre	428	648	1	Pisciculture	F	12/03/2012	25/03/2012	13	Vivant
T17	V9P-2L	Type 1	Sandre	423	577	1	Pisciculture	F	13/03/2012	13/12/2013	3	16/03/2012
T18	V9P-2L	Type 1	Sandre	385	470	1	Pisciculture	F	13/03/2012	01/02/2013	325	Vivant
T19	V9P-2L	Type 1	Sandre	390	423	1	Pisciculture	F	13/03/2012	03/05/2012	51	Vivant
T20	V9P-2L	Type 1	Sandre	410	514	1	Pisciculture	M	13/03/2012	14/03/2012	2	15/03/2012
T21	V9P-2L	Type 1	Sandre	390	427	1	Pisciculture	M	13/03/2012	18/03/2012	5	Vivant
T23	V9P-2L	Type 1	Sandre	490	993	4	Filet	NA	25/03/2012	31/08/2012	160	01/09/2012
T24	V9P-2L	Type 1	Sandre	540	1424	NA	Filet	F	25/03/2012	24/05/2012	60	Vivant
T30	V9P-2L	Type 1	Sandre	450	753	3	Filet	M	22/04/2012	27/04/2012	5	27/04/2012
T31	V9P-2L	Type 1	Sandre	510	1285	3	Filet	M	22/04/2012	13/03/2013	325	Vivant
T32	V9P-2L	Type 1	Sandre	525	1237	NA	Filet	F	22/04/2012	13/03/2013	325	Vivant
T33	V9P-2L	Type 1	Sandre	555	1613	6	Filet	F	23/04/2012	14/03/2013	187	27/10/2012
T34	V9P-2L	Type 1	Sandre	540	1384		Filet	F	22/04/2012	11/10/2012	172	Vivant
T35	V9P-2L	Type 1	Sandre	620	2011	5	Filet	NA	23/04/2012	11/09/2012	141	Vivant
T36	V9P-2L	Type 1	Sandre	520	1298	4	Filet	F	23/04/2012	10/11/2012	201	Vivant
T38	V9P-2L	Type 1	Sandre	500	1048	4	Filet	M	24/04/2012	29/04/2012	5	29/04/2012
T40	V9P-2L	Type 1	Sandre	515	1147	4	Filet	M	24/04/2012	03/07/2012	70	Vivant
T41	V9P-2L	Type 1	Sandre	465	967	3	Filet	F	24/04/2012	28/11/2012	7	01/05/2012
T45	V9P-2L	Type 1	Sandre	520	1178	NA	Filet	M	22/05/2012	02/10/2012	133	Vivant
T52	V9P-2L	Type 1	Sandre	460	754	3	Filet	M	23/05/2012	22/08/2012	0	23/05/2012
T54	V9P-2L	Type 1	Sandre	515	1192	NA	Filet	F	24/05/2012	09/08/2012	77	Vivant
T57	V9P-2L	Type 1	Sandre	500	1203	7	Filet	M	24/05/2012	28/10/2012	157	Vivant
T61	V8-4L	Type 1	Sandre	143	280	1	Filet	NA	11/03/2012	23/03/2012	12	Vivant

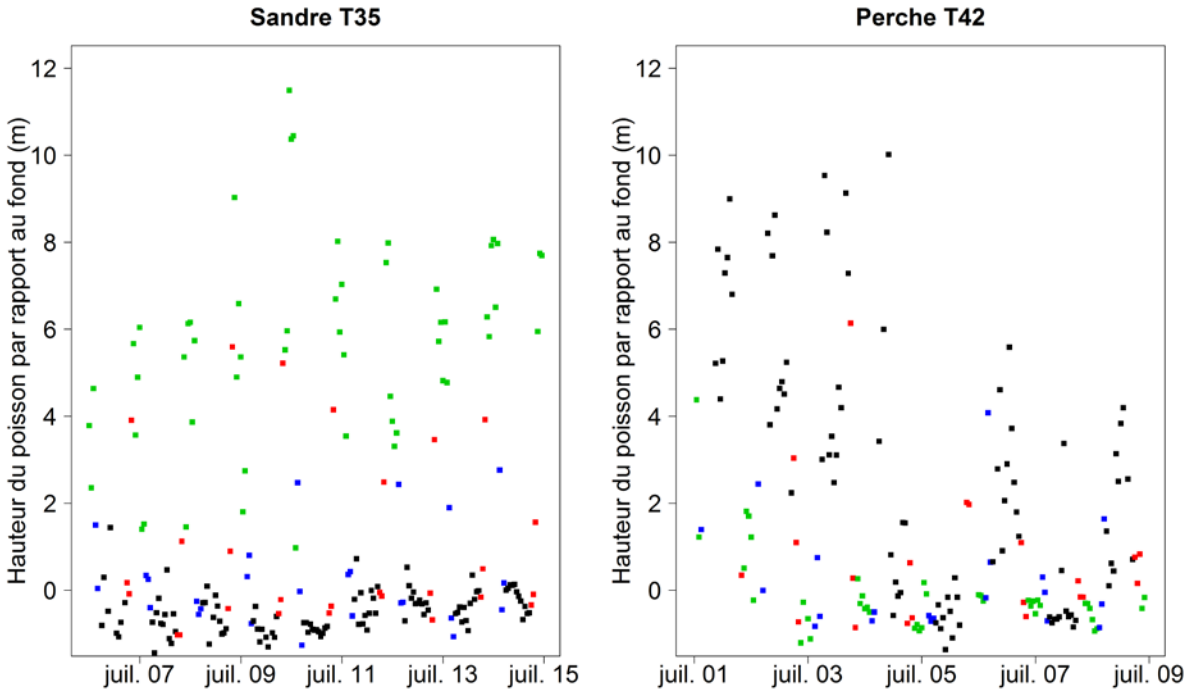
ANNEXE VII: Home range 95 % (ha) de chaque individu au cours de chacune des saisons et les valeurs moyennes par individu et par saison

ESPECCE	ID	PRINTEMPS_2012	ÉTÉ_2012	AUTOMNE_2012	HIVER_2012_2013	PRINTEMPS_2013	MOYENNE
BROCHET	T04			14,5	10,1		**12,3**
	T05		6,3				**6,3**
	T116			14,1	22,6	34,7	**23,8**
	T119				32,7	51,0	**41,8**
	T120				42,7		**42,7**
	T126				7,3		**7,3**
	T16		10,4	26,8	24,1		**20,4**
	T25			8,1			**8,1**
	T46		12,8				**12,8**
	T53		12,0				**12,0**
	MOYENNE		**10,4**	**15,9**	**23,2**	**42,8**	
PERCHE	T112				13,2	15,6	**14,4**
	T113				4,4	1,9	**3,2**
	T114				14,5		**14,5**
	T115				10,7	7,9	**9,3**
	T117			8,7	3,5	4,3	**5,5**
	T118			9,1	3,2	14,0	**8,8**
	T28		7,1				**7,1**
	T42		60,5	23,3	7,8	10,9	**25,6**
	T43		31,9	19,5	7,2	3,2	**15,5**
	T44		21,1	9,0	10,5	6,6	**11,8**
	T48		38,2				**38,2**
	T49		36,4	50,6	15,5	7,1	**27,4**
	T50		29,3				**29,3**
	T51		23,6				**23,6**
	T55		42,6	15,5			**29,1**
	T56			9,4	28,5	16,3	**18,1**
	T58			13,9	12,8	3,2	**10,0**
	T59		17,2				**17,2**
	T60		19,5				**19,5**
	MOYENNE		**29,8**	**17,7**	**11,0**	**8,3**	
SANDRE	T01	1,9	14,0	13,2	13,6		**10,7**
	T02	1,5	6,2	7,4	18,4		**8,4**
	T06	2,4	23,6				**13,0**
	T07	3,6	36,9	9,4	15,8		**16,4**
	T08	4,7	9,3	26,3	8,5		**12,2**
	T09	32,6		18,7			**25,7**
	T11	1,6		39,8	18,8		**20,1**
	T111			16,5	5,2	2,6	**8,1**
	T12	3,4		14,1	5,7		**7,7**
	T14	2,7					**2,7**
	T15	5,0					**5,0**
	T18	7,0	25,7	32,3	27,1		**23,0**
	T19	3,5					**3,5**
	T23		3,5				**3,5**
	T31		2,3	25,9	20,7		**16,3**
	T32		19,2	44,0	29,7		**31,0**
	T33			12,7			**12,7**
	T34			11,3			**11,3**
	T35		56,1				**56,1**
	T36			27,4			**27,4**
	T45		22,0				**22,0**
	T54		10,0				**10,0**
	T57		6,2	36,0			**21,1**
	T61	2,0					**2,0**
	MOYENNE	**5,5**	**18,1**	**22,3**	**16,3**	**2,6**	

ANNEXE VIII: Home range 50 % (ha) de chaque individu au cours de chacune des saisons et les valeurs moyennes par individu et par saison

ESPECCE	ID	PRINTEMPS_2012	ÉTÉ_2012	AUTOMNE_2012	HIVER_2012_2013	PRINTEMPS_2013	MOYENNE
BROCHET	T04			2,22	1,61		**1,9**
	T05		1,15				**1,2**
	T116			2,95	3,43	2,63	**3,0**
	T119				4,15	5,26	**4,7**
	T120				6,61		**6,6**
	T126				0,41		**0,4**
	T16		0,17	3,12	2,63		**2,0**
	T25			1,15			**1,2**
	T46		1,44				**1,4**
	T53		1,52				**1,5**
	MOYENNE		**1,07**	**2,36**	**3,14**	**3,94**	
PERCHE	T112				1,26	1,06	**1,2**
	T113				0,72	0,09	**0,4**
	T114				1,02		**1,0**
	T115				1,09	0,52	**0,8**
	T117			0,38	0,50	0,47	**0,5**
	T118			0,48	0,45	1,07	**0,7**
	T28		1,28				**1,3**
	T42		9,14	2,73	0,80	0,71	**3,3**
	T43		2,76	3,07	0,63	0,33	**1,7**
	T44		2,09	0,50	0,87	0,22	**0,9**
	T48		5,32				**5,3**
	T49		5,23	9,02	1,62	0,74	**4,2**
	T50		3,24				**3,2**
	T51		4,51				**4,5**
	T55		9,03	2,24			**5,6**
	T56			0,43	4,02	1,42	**2,0**
	T58			1,46	0,95	0,24	**0,9**
	T59		1,37				**1,4**
	T60		1,41				**1,4**
	MOYENNE		**4,12**	**2,26**	**1,16**	**0,62**	
SANDRE	T01	0,19	0,53	1,57	1,14		**0,9**
	T02	0,03	1,11	1,40	2,67		**1,3**
	T06	0,13	2,54				**1,3**
	T07	0,21	6,24	1,88	1,67		**2,5**
	T08	0,34	1,43	2,05	0,55		**1,1**
	T09	2,20		1,85			**2,0**
	T11	0,09		4,99	1,65		**2,2**
	T111			2,14	0,53	0,02	**0,9**
	T12	0,15		1,92	0,61		**0,9**
	T14	0,13					**0,1**
	T15	0,17					**0,2**
	T18	0,32	0,91	4,27	4,11		**2,4**
	T19	0,32					**0,3**
	T23		0,41				**0,4**
	T31		0,10	1,23	1,60		**1,0**
	T32		0,59	5,62	4,05		**3,4**
	T33			2,03			**2,0**
	T34			1,40			**1,4**
	T35		6,35				**6,4**
	T36			5,29			**5,3**
	T45		1,20				**1,2**
	T54		0,67				**0,7**
	T57		0,39	4,85			**2,6**
	T61	0,13					**0,1**
	MOYENNE	**0,34**	**1,73**	**2,83**	**1,86**	**0,02**	

ANNEXE IX: Exemples de migration verticale réalisée par deux individus en période estivale, sandre T35 (en haut) et perche T42 (en bas).



La hauteur du poisson au dessus du fond (correspondant à la hauteur totale de la colonne d'eau retranché de la pression hydrostatique) a été moyennée pour chaque heure. Les couleurs correspondent aux phases de la journée (jour en noir, crépuscule en rouge, nuit en vert, aube en bleu)

Liste des figures

Figure 1 : Le cycle de vie d'un poisson (A), les patrons d'utilisation de l'habitat et de mouvement (B) (d'après Schlosser, 1995) 24
Figure 2 : Schéma de la démarche..... 28
Figure 3 : Localisation du bassin de la Vézère en France et des 6 barrages hydroélectriques exploités actuellement par EDF présents sur son cours (réalisation Romain ROY) 33
Figure 4 : Profil en long de la Vézère avec les barrages exploités par EDF (réalisation Romain ROY, données EDF)..... 34
Figure 5 : Vue aval du barrage de Treignac (source : Romain ROY) et vue aérienne de la retenue des Bariousses avec la position du barrage au niveau du point rouge (données IGN) 34
Figure 6 : Schéma du chainage hydraulique lié à la retenue des Bariousses (réalisation Romain ROY, données EDF)..... 35
Figure 7 : Evolution de la cote moyenne journalière de la retenue des Bariousses entre le 1er Janvier 1997 et le 20 Mai 2013 (données EDF)..... 36
Figure 8 : Evolution de la cote moyenne journalière de la retenue des Bariousses cours de la période d'étude, entre le 1er Janvier 2011 et le 20 Mai 2013 (données EDF). En rouge, la cote moyenne journalière de 511.4 m NGF..... 37
Figure 9 : Courbe des cotes classées au cours de la période d'étude, entre le 1er Janvier 2011 et le 20 Mai 2013 (données EDF). En rouge, la cote moyenne journalière de 511.4 m NGF dépassée 53.4 % du temps. 38
Figure 10 : Zone d'observation du protocole Charli (extrait du protocole Charli)..... 39
Figure 11 : Substrats sur les rives et le littoral de la retenue des Bariousses à la cote 511.4 m NGF Bariousses (A : bloc, B : sable/limon, C : dalle, D : galet) (réalisation Romain ROY) 39
Figure 12 : Végétation de rives et du littoral de la retenue des Bariousses à la cote 511.4 m NGF (A : végétation surplombante et ligneux émergents, B : hélophytes, C ; ligneux morts, D : végétation surplombante) (réalisation Romain ROY)..... 40
Figure 13 : Altérations présentes sur les berges de la retenue des Bariousses (A : enrochement, B : apport de sable, C : compactage, D : mise à l'eau) (réalisation Romain ROY) 41
Figure 14 : Relevé bathymétrique de la retenue des Bariousses (réalisation Romain ROY, données EDF)..... 42
Figure 15 : Courbe hypsographique à la cote de 511.4 m NGF 43
Figure 16 : Substrats de fond de la retenue des Bariousses (réalisation Romain ROY, données INRA) 44
Figure 17 : Schéma de montage de la chaîne de 15 thermomètres enregistreurs (réalisation Romain ROY) 45
Figure 18 : Evolution de la température de l'eau de la retenue entre 28 avril 2011 et le 20 mai 2013 (réalisation Pierre Alain DANIS) 46
Figure 19 : Position des 4 enregistreurs de température sur le gradient amont-aval (à gauche) et évolution de la température moyenne journalière entre le 25 janvier 2012 et le 20 mai 2013 pour chacun des thermographes (à droite)..... 47
Figure 20 : Profils verticaux de la concentration en oxygène (à gauche) et du pourcentage de saturation en oxygène (à droite) en mars, mai, août et octobre 2011 (réalisation Romain ROY) 48
Figure 21 : Occupation du sol sur le bassin versant de la retenue des Bariousses (réalisation Romain ROY, données Corine Land Cover 2006) 49

Figure 22 : Occupation des sols dans les zones tampons de 15 à 300 m des berges de la retenue des Bariousses (réalisation Romain ROY, données de la BD TOPO®)..... 50
Figure 23 : Chronologie d'apparition des juvéniles (0+) et des adultes en zone littorale de la retenue des Bariousses entre fin mars et fin octobre 2011 (échantillonnage par pêche électrique)..... 53
Figure 24 : Illustrations de la frayère artificielle à brochet dans différents contextes hydrologiques... 54
Figure 25 : Evolution de la surface (A) et du volume (B) total ainsi que de la surface (C) et du volume (D) occupée par la zone littorale (0-2 m de profondeur) de la retenue des Bariousses en fonction du niveau de l'eau observé au cours de l'étude (513.5 à 507.3 m NGF) 59
Figure 26 : Evolution de la taille de la zone littorale entre le 1er Janvier 2011 et le 20 Mai 2013 exprimée en pourcentage de la valeur maximale observée (14.4 ha et 0.146 Mm^3 à la cote 510.9 m NGF). Les lignes pointillées vertes indiquent la valeur moyenne observée au cours de l'étude (respectivement 91 % et 92 % pour la surface et le volume). 60
Figure 27 : Cartographie des substrats majoritaires (bloc, galet, sable, vase et terre) observés, dans la partie amont de la retenue, entre les cotes 513.5 (en rouge) et 508.5 m NGF (en vert clair)..... 62
Figure 28 : Cartographie de la surface occupée par des ligneux émergents (en bleu), dans la partie amont de la retenue, entre les cotes 513.5 (en rouge) et 508.5 m NGF (en vert clair)..... 63
Figure 29 : Cartographie de la surface occupée par la végétation surplombante (en orange), dans la partie amont de la retenue, entre les cotes 513.5 (en rouge) et 508.5 m NGF (en vert clair)..... 63
Figure 30 : Illustrations du protocole de pêche électrique 70
Figure 31 : Positionnement des 30 stations de pêche électrique lors des 4 campagnes (Juillet, Août, Septembre et Octobre)..... 71
Figure 32 : Distribution par classes de tailles pour les 6 taxons majoritaires, la perche soleil, le rotengle, la perche commune, le gardon, le brème et le silure glane. La ligne bleu indique la séparation entre les juvéniles et les adultes. 74
Figure 33 : Distribution spatiale des stations situées en zone littorale occupées par au moins un individu juvénile (à gauche en rouge) et au moins un individu adulte (à droite en bleu) lors des campagnes de juillet, août, septembre et octobre. 75
Figure 34 : Position des variables environnementales sur les deux premiers axes de l'ACP effectué sur les caractéristiques environnementales des 120 stations. (a) Représentation des valeurs propres (b) Les variables environnementales sur les axes 1 et 2 (c) Les points d'échantillonnage regroupés par mois sur les axes 1 et 2..... 76
Figure 35 : Résultats de l'ACP effectuée sur les 120 stations de pêche. (a) Représentation des valeurs propres (b) Les espèces sur les axes 1 et 2 (c) Les points d'échantillonnage regroupés par mois sur les axes 1 et 2..... 77
Figure 36 : Résultats de l'analyse de co-inertie entre le tableau de variables environnementales et le tableau biologique : positions des stations dans le plan 1-2 de la co-inertie ; les points à la base des flèches indiquent la position vue à travers l'environnement et l'extrémité de la flèche indique la position vue à travers la composition de la communauté piscicole ; (a) juillet (b) août (c) septembre (d) octobre..... 78
Figure 37 : Hiérarchie spatio-temporelle de la sélection des ressources chez les poissons (adapté de (Frissel, Liss *et al.* 1986; Bayley and Li 1992; Lévêque 1995; Schmutz and Jungwirth 1999; Habersack 2000)) 83
Figure 38 : Classification des méthodes disponibles pour déterminer le comportement des poissons en eau douce (adapté de l'ouvrage de Lucas et Baras, 2000)..... 85
Figure 39 : Schéma de principe du système de positionnement VPS (A : une émission détectée par 3 hydrophones et B : une position à l'intersection de deux hyperboles) (adapté de VEMCO. 2008)..... 88
Figure 40 : Performances théoriques du VPS selon différentes configurations d'hydrophones (adapté de Smith, 2013) 89

Figure 41 : Photographies des différents éléments indispensables au déploiement du système VPS : hydrophone (A), synctag (B), émetteur pour les animaux aquatiques (C), enregistreur de température (D), GPS différentiel (E) et ordinateur (F) 89
Figure 42 : Synthèse des différentes étapes d'une étude VPS (en jaune, les étapes menées en collaboration entre le client et VEMCO, en orange, les étapes réservées au client, en bleu, les étapes réservées à VEMCO)..... 91
Figure 43 : Schéma des systèmes de fixation (A : système 1, B : système 2 et C : synctag de référence) 94
Figure 44 : Relevé bathymétrique de la retenue des Bariousses avec la localisation des couples hydrophones/synctags (systèmes 1 et 2) et des synctags de référence 95
Figure 45 : La récupération des données contenues dans les hydrophones à l'aide de plongeurs professionnels..... 96
Figure 46 : Chronique des marquages ayant eu lieu au cours de cette étude 96
Figure 47 : Illustrations des différentes étapes du protocole de marquage : la capture des espèces (A et B) à la ligne ou au filet (C), la stabulation des individus (D), la biométrie (E), l'anesthésie (F), le positionnement face dorsale sur le support en « V » (G), l'incision entre la ceinture pelvienne et l'anus (H), le placement de l'émetteur dans la cavité péritonéale (I), la suture (J et K), l'état avancé de cicatrisation 30 jours après l'intervention chirurgicale (L), le type de marque externe et sa localisation (M), la cicatrice d'un sandre capturé 467 jours après le marquage (N), le réveil dans un bac oxygéné (O), le relâcher du poisson sur sa position de capture (P et Q) 97
Figure 48 : Evolution temporelle du nombre total d'hydrophones en fonctionnement simultané (A), du nombre de positions de synctags calculées (B) et du nombre d'émetteurs poissons présents simultanément dans le site (C). En gris, les 3 périodes au cours desquelles 39 ou 40 hydrophones ont fonctionné simultanément 101
Figure 49 : Présentation des chroniques de données disponibles pour les 63 individus (les individus de sandre en bleu, les individus de brochet en vert et les individus de perche en rouge). En gris, les 5 périodes sélectionnées pour l'analyse de la distribution spatiale (39 ou 40 hydrophones en fonctionnement) 104
Figure 50 : Description des bases de données utilisées pour les analyses de la distribution spatiale et de l'activité..... 106
Figure 51 : Histogrammes de classes de taille des individus de chacune des 3 espèces (sandre [n=28], perche [n=21] et brochet [n=14]) retenus dans les analyses..... 106
Figure 52 : Evolution de la température de l'eau moyenne journalière observée à 50 cm de profondeur (en vert) et de la cote moyenne journalière (en rouge) entre le 25 Janvier 2012 et le 20 Mai 2013. .. 107
Figure 53 : Relation entre la valeur moyenne de la distance parcourue par heure (m) et le nombre de positions utilisées pour le calcul (à gauche pour les émetteurs ayant un délai de 60-120 sec et à droite pour les émetteurs ayant un délai de 80-160 sec). En bleu, le seuil choisi au dessus duquel les estimations de distance minimale parcourue par heure sont considérées comme fiables (8 pour le délai de 60-120 sec et 7 pour le délai de 80-160 sec). En vert, le seuil au dessus duquel la distance moyenne est fluctuante à cause de la faible taille de l'échantillon. 109
Figure 54 : Chroniques de données de Distance Parcourue par Heure à disposition par individu (sandre en bleu, brochet en vert et perche en rouge)..... 109
Figure 55 : Chronique de données de Distance Parcourue par Jour par individu (sandre en bleu, brochet en vert et perche en rouge) 110
Figure 56 : Relation entre la taille du Home Range 95 % saisonnier (A) et du home range 95 % journalier (B) en fonction du nombre de positions utilisées pour le calcul. En rouge, la courbe de tendance..... 112

Figure 57 : Exemples de couples individu/saison pour lequel l'estimation de la superficie des HR saisonniers a été conservée (à gauche) (la limite du HR 95 % est relativement fidèle aux données) et non conservée (à droite) (superficie surestimée à cause du faible jeu de données et de positions « extrêmes »). Les positions sont représentées en rouge, la limite du HR 95 % représentée en noir à l'intérieur du contour de la retenue et la superficie du HR 50 % est colorée en gris. 113
Figure 58 : Distribution spatiale du taux de positionnement au sein de la retenue des Bariousses lorsque les positions sont filtrées avec une valeur de HPE inférieure à 15 (à gauche) et Distribution spatiale de l'erreur de positionnement au sein de la retenue des Bariousses lorsque les positions sont filtrées avec une valeur de HPE inférieure à 15 (à droite)..... 117
Figure 59 : Relation entre le nombre de positions de synctags calculées (à gauche) et l'erreur de positionnement moyenne HPEm (à droite) en fonction de la valeur du filtre HPE, avec en rouge les lignes montrant la valeur de 15 pour le filtre HPE. Noter la discontinuité de l'axe x, les filtres HPE entre 30 et 2 397 318 (n = 61 187) n'ont pas été représentés pour améliorer la lisibilité 119
Figure 60 : Evolution temporelle de l'erreur moyenne journalière de positionnement des 48 synctags, HPEm (jeu de données filtré HPE < 15). La barre d'erreur correspondant à +/- l'écart type informe sur la variabilité inter synctag. Les rectangles permettent de délimiter les 5 périodes pendant lesquelles les 40 hydrophones ont fonctionné simultanément..... 119
Figure 61 : Distribution spatiale des 3 espèces au cours des périodes été (à gauche) et hiver (à droite) pour les 3 espèces, sandre (en bleu, n = 118 181 positions et 20 individus en été et n = 149 941 positions et 11 individus en hiver), perche (en rouge, n = 59 955 positions et 12 individus en été et n = 187 043 positions et 12 individus en hiver) et brochet (en vert, n = 15 848 positions et 6 individus en été et n = 44 130 positions et 6 individus en hiver)..... 121
Figure 62 : Distribution spatiale des individus en zone littorale au cours des périodes été, automne et hiver..... 123
Figure 63 : Positions des individus sur les axes F1/F2 de l'ACP (A), regroupement des individus par espèces (sandre en bleu, perche en rouge et brochet en vert) sur les axes F1/F2 de l'ACP (B), positions des variables sur les axes F1/F2 de l'ACP (C) et résultats de la CAH à 3 groupes (D)..... 126
Figure 64 : Représentations cartographiques des domaines vitaux 95 % (en rouge) et 50 % (en vert) fréquentés par des individus de chacune des espèces au cours d'un cycle annuel complet 129
Figure 65 : Evolution de la distance journalière parcourue par des individus des 3 espèces (en bleu, le sandre, en rouge, la perche et vert, le brochet) avec en gris la période de reproduction estimée (T11 : 18/04/2012 - 17/05/2012, T111 : 05/04/2013 - 20/05/2013, T112 : 13/04/2013 - 18/04/2013, T16 : 16/03/2012 - 24/03/2012, T116 : 08/03/2013 - 15/03/2013, T120 : 09/03/2013 - 06/04/2013)..... 136
Figure 66 : Distance moyenne parcourue par heure par chacun des individus de sandre autochtone (en haut) et introduit (en bas) en été (à gauche) et en hiver (à droite). En noir, la courbe moyenne tout individus du lot confondus 137
Figure 67 : Evolution de la hauteur de la colonne d'eau moyenne horaire pour chacun des individus de sandre autochtone (en haut) et introduit (en bas) en été (à gauche) et en hiver (à droite). En noir, la courbe moyenne tout individus du lot confondus..... 138
Figure 68 : Distance moyenne parcourue par heure par chacun des individus de perche (en rouge) et de brochet (en vert) en été (à gauche) et en hiver (à droite). En noir, la courbe moyenne tout individus confondus 139
Figure 69 : Evolution de la hauteur de la colonne d'eau moyenne horaire pour chacun des individus de perche (en rouge) et de brochet (en vert) au cours de la période estivale. En noir, la courbe moyenne tout individus de l'espèce confondus 140

Liste des tableaux

Tableau 1 : Principales caractéristiques de la retenue des Bariousses à la cote de 511 m NGF 35
Tableau 2 : Pourcentages en surface et volume représentés par chacune des classes de hauteur d'eau à la cote 511.4 m NGF (données extraites de la bathymétrie) 42
Tableau 3 : Comparatif des espèces recensées en 1997 (pêche aux filets maillants, à l'électricité et recensement lors de la vidange), en 2010 (protocole CEN) et en 2011 (pêche aux filets maillants et à l'électricité) 51
Tableau 4 : Synthèse des résultats de la campagne de pêche de 2010 (données ONEMA) 52
Tableau 5 : Pourcentages surfaciques occupés par chacune des catégories de substrat et de végétation de rive observées en zone littorale aux cotes 513.5, 512.5, 511.5 et 510.5 m NGF..... 61
Tableau 6 : Description environnementale des 30 stations de pêche lors des 4 campagnes (juillet, août, septembre et octobre). Les chiffres correspondent au nombre de stations par catégorie de substrat (fin ou grossier), de végétation immergée (présence ou absence), d'ombrage (présence ou absence) et de pente (faible, moyenne et forte) 71
Tableau 7 : Résultats obtenus pour les 8 campagnes de pêche électrique menées en zone littorale de la retenue entre mars et octobre 2011..... 73
Tableau 8 : Caractéristiques du peuplement piscicole observé en zone littorale entre mars et octobre 2011 74
Tableau 9 : Synthèse des principes de fonctionnement ainsi que des avantages/inconvénients des différents types d'émetteurs électroniques (informations extraites de Lucas et Baras, 2001) 86
Tableau 10 : Détails des paramètres associés à chacune des positions VPS..... 92
Tableau 11 : Caractéristiques des émetteurs utilisés 93
Tableau 12 : Nombre de positions par période et nombre moyen de positions par jour lors de la période de suivi (NB/JOUR), pour chacun des individus (jeu de données utilisées dans l'analyse de la distribution spatiale)..... 105
Tableau 13 : Valeurs moyennes de température de l'eau et de niveau de l'eau pour chacune des périodes sélectionnées pour l'analyse de la distribution spatiale 107
Tableau 14 : Présentation des variables environnementales associées à chacune des positions..... 114
Tableau 15 : Erreurs de positionnement obtenues à l'intérieur et à l'extérieur du réseau en conditions de tests..... 118
Tableau 16 : Valeurs moyennes des deux métriques de distribution spatiale (en gras, n = taille de l'échantillon) pour chacune des espèces et variabilité inter individuelle (en italique, n = nombre d'individu) en été et en hiver..... 122
Tableau 17 : Résultats de l'analyse de corrélation de Spearman entre les valeurs moyennes journalières des métriques de distribution spatiale et la température de l'eau..... 122
Tableau 18 : Synthèse des résultats des modèles de régressions logistiques (valeurs de l'AIC, l'AUC et des coefficients des variables)..... 124
Tableau 19 : Décomposition de la réduction totale de la déviance (R) en effets indépendant (I) et joint (J) en utilisant la méthode de partitionnement hiérarchique. Les effets indépendants associés à chaque variable environnementale et exprimés en pourcentage de l'effet total indépendant. 125
Tableau 20 : Caractéristiques des domaines vitaux 95 % et 50 % des 15 individus suivis au cours des 4 saisons, nombre de positions, superficies (ha) des domaines vitaux 95 % (HR95) et 50 % (HR50), % de la superficie du domaine vital 95 % comparé à la superficie totale de la retenue (% HR95) et % de la superficie du domaine vital 50 % comparé à la superficie du HR 95 % (% HR50)..... 128

Tableau 21 : Valeurs moyennes des métriques d'activité (en gras, n = taille de l'échantillon) pour chacune des espèces et variabilité inter individuelle (en italique, n = nombre d'individu) en été et en hiver..... 130
Tableau 22 : Résultats des modèles de régressions multiples entre la métrique « distance parcourue par jour » et les 4 variables environnementales (TEMP_S, COTE_JOUR, AMP_JOUR et AMP_SEMAINE), coefficients associés à chacune des variables (C) et leurs probabilités associées (P), le coefficient R^2 ajusté du modèle, les pourcentages de variation totale attribuables à l'effet de chacune des variables et à la part non expliquée du modèle (RES). En grisé, les modèles présentant une part non expliquée supérieure à 80 %. En rouge, les pourcentages de variation supérieurs à 10..... 132
Tableau 23 : Résultats des modèles de régressions multiples entre la métrique « HR 95 % journalier » et les 4 variables environnementales (TEMP_S, COTE_JOUR, AMP_JOUR et AMP_SEMAINE), coefficients associés à chacune des variables (C) et leurs probabilités associées (P), le coefficient R^2 ajusté du modèle, les pourcentages de variation totale attribuables à l'effet de chacune des variables et à la part non expliquée du modèle (RES). En grisé, les modèles présentant une part non expliquée supérieure à 80 %. En rouge, les pourcentages de variation supérieurs à 10. 133
Tableau 24 : Résultats des modèles de régressions multiples entre la métrique « HR 50 % journalier » et les 4 variables environnementales (TEMP_S, COTE_JOUR, AMP_JOUR et AMP_SEMAINE), coefficients associés à chacune des variables (C) et leurs probabilités associées (P), le coefficient R^2 ajusté du modèle, les pourcentages de variation totale attribuables à l'effet de chacune des variables et à la part non expliquée du modèle (RES). En grisé, les modèles présentant une part non expliquée supérieure à 80 %. En rouge, les pourcentages de variation supérieurs à 10. 134
Tableau 25 : Récapitulatif des périodes de reproduction estimées des différentes espèces en 2012 et 2013. La température est celle observée à 50 cm de profondeur en zone pélagique en début de période 135
Tableau 26 : Synthèse des résultats obtenus sur la description de la distribution spatiale et de l'activité 141
Tableau 27 : Synthèse des résultats sur l'influence des paramètres environnementaux sur la distribution spatiale et l'activité (n = nombre d'individu concerné) 141

Références

Ahrenstorff, T. D., G. G. Sass and M. R. Helmus (2009). "The influence of littoral zone coarse woody habitat on home range size, spatial distribution, and feeding ecology of largemouth bass (Micropterus salmoides)." Hydrobiologia **623**(1): 223-233.

Alleaume, S. and C. Argillier (2012). Corila : Corridors Rivulaires Lacustres (version 2012). Aix en Provence, Irstea**:** 22.

Alleaume, S., C. Heyd, C. Lanoiselée and C. Argillier (2014). CHARLi : Protocole de caractérisation des habitats des rives et du littoral (version 2014). Aix en Provence, Irstea**:** 30.

Alleaume, S., C. Lanoiselée and C. Argillier (2010). "AlBer : Protocole de caractérisation des Altérations des Berges."

Alleaume, S., C. Lanoiselée and C. Argillier (2010). "Charli : Protocole de Caractérisation des HAbitats des Rives et du Littoral."

Allen, L. G. (1982). "Seasonal abundance, composition, and productivity of the littoral fish assemblage in upper Newport Bay, California." Fish. Bull **80**: 769-790.

Allouche, S., A. Thevenet and P. Gaudin (1999). "Habitat use by chub (*Leuciscus cephalus* L. 1766) in a large river, the French Upper Rhone, as determined by radiotelemetry." Archiv Fur Hydrobiologie **145**(2): 219-236.

Anderson, D. J. (1982). "The home range - A new nonparametric estimation technique." Ecology **63**(1): 103-112.

Argillier, C., N. Cadic, B. Rivier and J.-P. Proteau (1997). Estimation de la biomasse totale et détermination de la composition spécifique du peuplement piscicole de la retenue des Bariousses (Treignac, Corrèze). Montpellier, Cemagref - Unité Ressources Ichyologiques en Plans d'Eau**:** 71p.

Aroviita, J. and H. Hamalainen (2008). "The impact of water-level regulation on littoral macroinvertebrate assemblages in boreal lakes." Hydrobiologia **613**: 45-56.

Baetens, J. M., S. Van Nieuland, I. S. Pauwels, B. De Baets, A. M. Mouton and P. L. M. Goethals (2013). "An individual-based model for the migration of pike (Esox lucius) in the river Yser, Belgium." Ecological Modelling **258**: 40-52.

Baktoft, H., K. Aarestrup, S. Berg, M. Boel, L. Jacobsen, N. Jepsen, A. Koed, J. C. Svendsen and C. Skov (2012). "Seasonal and diel effects on the activity of northern pike studied by high-resolution positional telemetry." Ecology of Freshwater Fish.

Balon, E. K. (1975). "Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition." Journal of the Fisheries Research Board of Canada **32**: 821-864.

Baras, E. (1991). "A bibliography on Underwater Telemetry, 1956-1990." Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences **1819**: 55p.

Baras, E. (1992). Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, (*Barbus barbus* L.)**:** 431p.

Baras, E. (1992). "Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, (*Barbus barbus* L.)." Cahiers d'Ethologie(12): 125-442.

Baras, E. and B. Cherry (1990). "Seasonal activities of female barbel *Barbus barbus* (L.) in the River Ourthe (Southern Belgium), as revealed by radio tracking." Aquatic Living Resources **3**(4): 283-294.

Baumgartner, D., M. Mortl and K. O. Rothhaupt (2008). "Effects of water-depth and water-level fluctuations on the macroinvertebrate community structure in the littoral zone of Lake Constance." Hydrobiologia **613**: 97-107.

Bayley, P. B. and H. Li (1992). Riverine fishes. The rivers handbook : hydrological and ecological principles. P. C. e. G. E. P. (Ed). Oxford, Blackwell**:** 251-281.

Beauchamp, D.-A., E.-R. Byron and W.-A. Wurtsbaugh (1994). "Summer Habitat Use by Littoral-Zone Fishes in Lake Tahoe and the Effects of Shoreline Structures." North American Journal of Fisheries Management **14**: 385-394.

Begon, M., J. L. Harper and C. R. Townsend (1996). Ecology : individuals, populations and communities.

Begout Anras, M.-L., P.-M. Cooley, R.-A. Bodaly, L. Anras and R.-J.-P. Fudge (1999). "Movement and Habitat Use by Lake Whitefish during Spawning in a Boreal Lake : Integrating Acoustic Telemetry and Geographic Informations Systems." Transactions of the American Fisheries Society **128**: 939-952.

Benson, B. J. and J. J. Magnuson (1992). "Spatial heterogeneity of littoral fish assemblages in lakes: relation to species diversity and habitat structure." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **49**: 1493-1500.

Bergé, J. (2012). Apport de la télémétrie acoustique pour la compréhension de l'utilisation dynamique des habitats par les poissons dans un grand fleuve aménagé, le Rhône. Ecole Doctorale Evolution Ecosystèmes Microbiologie Modélisation (E2M2). Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1**:** 289.

Bergé, J., H. Capra, H. Pella, T. Steig, M. Ovidio, E. Bultel and N. Lamouroux (2012). "Probability of detection and positioning error of a hydro acoustic telemetry system in a fast-flowing river: Intrinsic and environmental determinants." Fish Res **125– 126**: 1– 13.

Bergman, E. (1988). "Foraging abilities and niche breadths of 2 percids, Perca fluviatilis and Gymnocephalus cernua, under different environmental conditions." Journal of Animal Ecology **57**(2): 443-453.

Billard, R., Ed. (1983). Le brochet : gestion dans le milieu naturel et élevage. Hydrobiologie et Aquaculture. Paris.

Bisson, L. (2011). The effect of environmental variables on the movements of the giant pacific octopus. Alaska Pacific University**:** 54.

Blanchard, E. (1880). Les poissons des eaux douces de la France. Anatomie. Physiologie. Description des espèces. Mœurs. Instincts. Industrie. Commerce. Ressources alimentaires. Pisciculture. Législation concernant la pêche. Paris, Librairie J.-B. BAILLIERE & Fils.

Blanchfield, P. J., L. S. Tate, J. M. Plumb, M. L. Acolas and K. G. Beaty (2009). "Seasonal habitat selection by lake trout (Salvelinus namaycush) in a small Canadian shield lake: constraints imposed by winter conditions." Aquatic Ecology **43**(3): 777-787.

Boisclair, D. (2001). "Fish habitat modeling: from conceptual framework to functional tools." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **58**(1): 1-9.

Boulêtreau, S., A. Martino, A. Compin and F. Santoul (2012). Conséquences de la présence d'espèces non natives sur la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques de plans d'eau**:** 44p.

Bowser, P. R. (2001). Anaesthetic options for fish. Recent Advances in Veterinary Anaesthesia and Analgesia : Companion animals. R. D. a. L. Gleed, J. W. Ithaca, New York (USA), Internation Vetenary Information Service (www.ivis.org).

Bozek, M. A. (2001). "A second life for trees in lakes: as useful in water as they were on land. Lakeline." Lakeline **21**: 26-30.

Brauns, M., X. F. Garcia and M. T. Pusch (2008). "Potential effects of water-level fluctuations on littoral invertebrates in lowland lakes." Hydrobiologia **613**: 5-12.

Brenden, T. O., B. R. Murphy and E. M. Hallerman (2006). "Effect of discharge on daytime habitat use and selection by muskellunge in the New River, Virginia." Transactions of the American Fisheries Society **135**(6): 1546-1558.

Bridger, C. J. and R. K. Booth (2003). "The effects of biotelemetry transmitter presence and attachment procedures on fish physiology and behavior." Reviews in Fisheries Science **11**(1): 13-34.

Broadmeadow, S. B., J. G. Jones, T. E. L. Langford, P. J. Shaw and T. R. Nisbet (2011). "The influence of riparian shade on lowland stream water temperatures in southern England and their viability for brown trout." River Research and Applications **27**(2): 226-237.

Brosse, S., F. Dauba, T. Oberdorff and S. Lek (1999). "Influence of some topographical variables on the spatial distribution of lake fish during summer stratification." Archiv für hydrobiologie **145**(3): 359-371.

Brosse, S., G. D. Grossman and S. Lek (2007). "Fish assemblage patterns in the littoral zone of a European reservoir." Freshwater Biology **52**(3): 448-458.

Brosse, S. and S. Lek (2000). "Ontogenetic microhabitat shifts of 0+ rudd (Scardinius erythrophthalamus L.) in the littoral zone of a mesotrophic lake." Verh. Internat. Verein. Limnol. **27**: 1–3.

Brown, R. S., J. C. Steven, W. G. Anderson and R. S. Mckinley (1999). "Evidence to Challenge the ‘‘2% Rule’’ for Biotelemetry." North American Journal of Fisheries Management **19**: 867–871.
Bruslé, J. and J.-P. Quignard (2001). Biologie des poissons d'eau douce Européens.
Bruylants, B., A. Vandelannoote and R. Verheyen (1986). "The movement pattern and density distribution of perch, *Perca fluviatilis* L., in a channelized lowland river." Aquaculture and Fisheries Management **17**: 49-57.
Burt, W. H. (1943). "Territoriality and home range concepts as applied to mammals." Journal of Mammalogy **24**(3): 346-352.
Calenge, C. (2006). "The package "adehabitat" for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals." Ecological Modelling **197**(3-4): 516-519.
Calenge, C. (2013). Package "adehabitatHR"**:** 1-46.
Calenge, C. (2013). Package "adehabitatLT"**:** 1-94.
Carol, J., L. Zamora and E. Garcia-Berthou (2007). "Preliminary telemetry data on the movement patterns and habitat use of European catfish (Silurus glanis) in a reservoir of the River Ebro, Spain." Ecology of Freshwater Fish **16**(3): 450-456.
Casselman, J. M. (1978). "Effects of environmental factors on growth, survival, activity, and exploitation of northern pike." American Fisheries Society Special Publication(11): 114-128.
Casselman, J. M. and C. A. Lewis (1996). "Habitat requirements of northern pike (Esox lucius)." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **53**: 161-174.
Castella, E. and M. C. D. Speight (1996). "Knowledge representation using fuzzy coded variables: An example based on the use of Syrphidae (Insecta, Diptera) in the assessment of riverine wetlands." Ecological Modelling **85**(1): 13-25.
CEN (2005). Water quality - Sampling of fish with multi-mesh gillnets. EN 14757**:** 27.
Cerri, D. R. (1983). "The effect of light intensity on predator and prey behaviour in cyprinid fish: factors that influence prey risk." Animal Behaviour **31**: 736-742.
Chapman, C. A. and W. C. Mackay (1984). "Versatility in habitat use by a top aquatic predator, *Esox lucius* L." Journal of Fish Biology **25**(1): 109-115.
Charnov, E. L. and J. F. Gillooly (2004). "Size and temperature in the evolution of fish life histories." Integrative & Comparative Biology(44): 494-497.
Chave, J. (2013). "The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20years?" Ecology Letters **16**: 4-16.
Chevan, A. and M. Sutherland (1991). "Hierarchical partitioning." American Statistician **45**(2): 90-96.
Chittenden, C. M., A. H. Rikardsen, O. T. Skilbrei, J. G. Davidsen, E. Halttunen, J. Skardhamar and R. S. McKinley (2011). "An effective method for the recapture of escaped farmed salmon." Aquaculture Environment Interactions **1**(3): 215-224.
Clark, M. E., K. A. Rose, J. A. Chandler, T. J. Richter, D. J. Orth and W. Van Winkle (2008). "Water-level fluctuation effects on centrarchid reproductive success in reservoirs: A modeling analysis." North American Journal of Fisheries Management **28**(4): 1138-1156.
Cook, M. F. and E. P. Bergersen (1988). "Movements, habitat selection, and activity periods of Northern Pike in 11 mile reservoir, Colorado." Transactions of the American Fisheries Society **117**(5): 495-502.
Copp, G. H. and P. Jurajda (1993). "Do small riverine fish move inshore at night." Journal of Fish Biology **43**: 229-241.
Copp, G. H. and P. Jurajda (1999). "Size-structured diel use of river banks by fish." Aquatic Sciences **61**(1): 75-91.
Cowx, I. G. and P. Lamarque (1990). Fishing with electricity, applications in freshwater fisheries management. Oxford, Blackwell Science.
Craig, J. F. (1977). "Seasonal changes in day and night activity of adult perch, Perca fluviatilis L." Journal of Fish Biology **11**(2): 161-166.
Craig, J. F. (1987). The Biology of Perch and Related Fish Portland, Timber press.
Day, T. and R. Garratt (2006). Lakes and Rivers, Chelsea house publishers.
DCE (2000). DIRECTIVE 2000/60/CE DU PARLEMENT EUROPÉEN ET DU CONSEIL du 23 Octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau.
De Bortoli, J. and C. Argillier (2006). Hydromorphologie lacustre, mesure de son altération et réponses biologiques - Etude bibliographique. Montpellier, Cemagref**:** 28.

Dean. M J, Hoffman. W S and A. M. P (2012). "Disruption of an Atlantic Cod Spawning Aggregation Resulting from the Opening of a Directed Gill-Net Fishery." North American Journal of Fisheries Management **32**: 124-134.
Deelder, C. and J. Willemsen (1964). "Synopsis of biological data on pike-perch *Lucioperca lucioperca* (Linnaeus 1758)." FAO Fisheries Synopsis **28**: 1-52.
Dembski, S., G. Masson, P. Wagner and J. C. Pihan (2008). "Habitat use by YOY in the littoral zone of an artificially heated reservoir." International Review of Hydrobiology **93**(2): 243-255.
Diana, J. S. (1980). "Diel activity pattern and swimming speeds of northern pike (*Esox lucius*) in lac Ste Anne, Alberta." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **37**(9): 1454-1458.
Diana, J. S., W. C. Mackay and M. Ehrman (1977). "Movements and habitat preference of Northern Pike (*Esox Lucius*) in Lac Ste Anne, Alberta." Transactions of the American Fisheries Society **106**(6): 560-565.
Doledec, S. and D. Chessel (1994). "Co-Inertia analysis - An alternative method for studying species environment relationships." Freshwater Biology **31**(3): 277-294.
Dorner, H., S. Hulsmann, F. Holker, C. Skov and A. Wagner (2007). "Size-dependent predator-prey relationships between pikeperch and their prey fish." Ecology of Freshwater Fish **16**(3): 307-314.
Dubois, J. P., C. Gillet, N. Hilgert and G. Balvay (2008). "The impact of trophic changes over 45 years on the Eurasian perch, Perca fluviatilis, population of Lake Geneva." Aquatic Living Resources **21**(4): 401-410.
Duncan, A. and J. Kubecka (1995). "Land water ecotone effects in reservoirs on the fish fauna." Hydrobiologia **303**(1-3): 11-30.
Eadie, J. M. and A. Keast (1984). "Resource heterogeneity and fish species diversity in lakes." Canadian Journal of Zoology **62**(9): 1689-1695.
Ehrenberg, J. E. and T. W. Steig (2003). "Improved techniques for studying the temporal and spatial behavior of fish in a fixed location." ICES J Mar Sci **60**(3): 700-706.
Eklöv, P. (1997). "Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distribution of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*)." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **54**: 1520-1531.
Eriksson, L. O. (1978). "A laboratory study of diel and annual activity rythms and vertical distribution in the perch, *Perca fluviatilis*, at the Artic circle." Environmental Biology of Fishes **3**: 301-307.
Espinoza, M. (2010). Site fidelity, movements and habitat use of gray smooth-hound sharks, *Mustelus Californicus* (Gill 1863), in a newly restored estuarine habitat. Long Beach, California State University**:** 103p.
Espinoza, M., T. J. Farrugia and C. G. Lowe (2011b). "Habitat use, movements and site fidelity of the gray smooth-hound shark (*Mustelus californicus* Gill 1863) in a newly restored southern California estuary." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **401**(1-2): 63-74.
Espinoza, M., T. J. Farrugia, D. M. Webber, F. Smith and C. G. Lowe (2011). "Testing a new acoustic telemetry technique to quantify long-term, fine-scale movements of aquatic animals." Fisheries Research **108**(2-3): 364-371.
European Environment Agency. (2006). "CORINE land cover update, Technical Guidelines." from http://www.eea.europa.eu/.
Fischer, P. and R. Eckmann (1997). "Spatial distribution of littoral fish species in a large European lake, Lake Constance, Germany." Archive Für Hydrobiologie **140**(1): 91-116.
Fischer, P. and U. Ohl (2005). "Effects of water-level fluctuations on the littoral benthic fish community in lakes: a mesocosm experiment." Behavioral Ecology **16**(4): 741-746.
Flavelle, L. S., M. S. Ridgway, T. A. Middel and R. S. McKinley (2002). "Integration of acoustic telemetry and GIS to identify potential spawning areas for lake trout (*Salvelinus namaycush*)." Hydrobiologia **483**(1-3): 137-146.
Franquet, E., S. Doledec and D. Chessel (1995). "Using multivariate analyses for separating spatial and temporal effects within species-environment relationships." Hydrobiologia **300/301**: 425-431.
Fredrich, F., S. Ohmann, B. Curio and F. Kirschbaum (2003). "Spawning migrations of the chub in the River Spree, Germany." Journal of Fish Biology **63**(3): 710-723.
Frissel, C. A., W. J. Liss, C. E. Warren and M. D. Hurley (1986). "A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context." Environmental Management **10**(2): 199-214.

Fry, F. E. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish Fish physiology: environmental factors. W. S. R. Hoar, D.J. eds. New York, NY, Academic Press**:** 1-98.
Furey, N. B., M. A. Dance and J. R. Rooker (2013). "Fine-scale movements and habitat use of juvenile southern flounder *Paralichthys lethostigma* in an estuarine seascape." Journal of Fish Biology **82**(5): 1469-1483.
Gafny, S. and A. Gasith (1993). "Effect of low water-level on the water-quality of the littoral-zone in Lake Kinneret." Water Science and Technology **27**(7-8): 363-371.
Gafny, S. and A. Gasith (1999). "Spatially and temporally sporadic appearance of macrophytes in the littoral zone of Lake Kinneret, Israel: taking advantage of a window of opportunity." Aquatic Botany **62**(4): 249-267.
Gafny, S. and A. Gasith (2000). "Spatial and temporal variation in the standing biomass of emergent macrophytes : effect of water level fluctuations." Archive für Hydrobiologie Special issues Advances in Limnology **55**: 301-316.
Gafny, S., A. Gasith and M. Goren (1992). "Effect of water level fluctuation on shore spawning of *Mirogrex terraesanctae* (Steinitz), (Cyprinidae) in lake Kinneret, Israel." Journal of Fish Biology **41**(6): 863-871.
Gallego, J. (2001). Comparing CORINE Land Cover with a more detailed database in Arezzo (Italy). Towards Agri-environmental indicators. Copenhagen, European Environment Agency. **6/2001:** 118-125.
Gasith, A. and S. Gafny (1990). Effects of water level fluctuation on the structure and function of the littoral zone. Large Lakes: Ecological Structure and Function. S. C. Tilzer MM. Berlin (Germany), Springer-Verlag**:** p. 156-171.
Gasith, A. and S. Gafny (1998). The importance of physical structure in lakes: the case study of Lake Kinneret and general implications The structuring role of submerged macrophytes in lakes. M. A. S. E. Jeppesen, M.O. Sondergaard & K. Christoffersen. Berlin, Springer-Verlag**:** p. 331-338.
Gasith, A., S. Gafny and M. Goren (2000). "Response of the fish assemblage of rocky habitats to lake level fluctuations : possible effect of varying habitat choice." Archive für Hydrobiologie Special issues Advances in Limnology **55**: 317-331.
Gasith, A. and M. V. Hoyer (1998). Structuring role of macrophytes in lakes: changing influence along lake size gradients. In: E. Jeppesen, M.A. Sondergaard, M.O. Sondergaard & K. Christoffersen (Eds.), The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag. Berlin**:** 381-392.
Gelwick, F. P. and W. J. Matthews (1990). "Temporal and spatial patterns in littoral-zone fish assemblages of a reservoir (lake Texoma, Oklahoma-Texas, USA)." Environmental Biology of Fishes **27**(2): 107-120.
Gillet, A. (1989). "Le déroulement de la fraie des principaux poissons lacustres." Hydroécologie Appliquée **1/2**: 117-143.
Gilliam, J. F. and D. F. Fraser (2001). "Movement in corridors: Enhancement by predation threat, disturbance, and habitat structure." Ecology **82**(1): 258-273.
Goubier, J. (1972). "Acclimatation du Sandre (*Lucioperca lucioperca* L.) dans les eaux françaises." Internationale Vereinigung für Theoretishe und Angewandte Limnologie Verhandlung **18**: 1147-1154.
Gravel, M.-A. and S.-J. Cooke (2008). "Severity of barotrauma influences the physiological status, postrelease behavior, and fate of tournament-caught smallmouth bass." North American Journal of Fisheries Management **28**(2): 607-617.
Grimm, M. P. and M. Klinge (1996). Pike and some aspects of its dependence on vegetation. Pike: Biology and Exploitation. J. F. Craig. London, Chapman & Hall**:** 125-156.
Gustafson, E. J. (1998). "Quantifying landscape spatial pattern: What is the state of the art?" Ecosystems **1**(2): 143-156.
Habersack, H. M. (2000). "The river-scaling concept (RSC): a basis for ecological assessments." Hydrobiologia **422**: 49-60.
Hakanson, L. (2005a). "The importance of lake morphometry and catchment characteristics in linmology - ranking based on statistical analyses." Hydrobiologia **541**: 117-137.
Hakanson, L. (2005b). "The importance of lake morphometry for the structure and function of lakes." International Review of Hydrobiology **90**(4): 433-461.

Hall, D. J., E. E. Werner, J. F. Gilliam, G. Mittelbach, D. Howard and C. G. Doner (1979). "Diel foraging behaviour and prey selection in the golden shiner (*Notemigonus chrysoleucas*) " Journal of Fisheries Research Board of Canada **36**: 1029-1039.

Hansen, L. P. (2006). "Migration and survival of farmed Atlantic salmon (Salmo salar L.) released from two Norwegian fish farms." ICES Journal of Marine Science **63**: 1211-1217.

Hansen, L. P. and A. F. Youngson (2010). "Dispersal of large farmed Atlantic salmon, Salmo salar, from simulated escapes at fish farms in Norway and Scotland." Fisheries Management and Ecology **17**(1): 28-32.

Harmon, M. E., J. F. Franklin and F. J. Swanson (1986). "Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystem." Advances in Ecological Research **15**: 133-302.

Hawkins, A. D. and G. W. Smith (1986). "Radio-tracking observations on Altlantic salmon ascending the Aberdeenshire Dee." Scottish Fisheries Research Report(36).

Hayes, D. B., C. P. Ferreri and W. W. Taylor (1996). "Linking fish habitat to their population dynamics." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **53 Suppl. 1**: 383-390.

Hayes, D. B., C. P. Ferreri and W. W. Taylor (1996). "Linking fish habitat to their population dynamics." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **53**: 383-390.

Heikkinen, R. K., M. Luoto, M. Kuussaari and J. Poyry (2005). "New insights into butterfly-environment relationships using partitioning methods." Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences **272**(1577): 2203-2210.

Helfman, G. S. (1981). "The advantages to fishes of hovering in shade." Copeia **1981**: 392-400.

Helfman, G. S. (1993). Fish behaviour by day, night and twilight Behaviour of Teleost Fishes. T. J. Pitcher. London, Chapman & Hall.

Heo, M. and K. R. Gabriel (1997). A permutation test of association between configurations by means of the RV coefficient Communications in Statistics - Simulation and Computation. **27:** 843-856.

Heyd, C., S. Alleaume and C. Argillier (2012). BAVELA, BAssin VErsant LAcustre: Méthode de délimitation et extraction de données spatiales. Aix-en-Provence, Irstea**:** 23.

Hill, M. O. and A. J. E. Smith (1976). "Principal Component Analysis of taxonomic data with multistate discrete characters." Taxon **25**(2-3): 249-255.

Hindar, K. and I. A. Fleming (2007). Behavioral and genetic interactions between escaped farm salmon and wild Atlantic salmon.

Hindar, K., I. A. Fleming, P. McGinnity and O. H. Diserud (2006). "Genetic and ecological effects of salmon farming on wild salmon: modelling from experimental results." Ices Journal of Marine Science **63**(7): 1234-1247.

Hokanson, K. E. F. (1977). "Temperature requirements of some percids and adaptations to seasonal temperature cycle." Journal of the Fisheries Research Board of Canada **34**: 1524-1550.

Holker, F. and B. Breckling (2005). "A spatiotemporal individual-based fish model to investigate emergent properties at the organismal and the population level." Ecological Modelling **186**(4): 406-426.

Horky, P., O. Slavik and L. Bartos (2008). "A telemetry study on the diurnal distribution and activity of adult pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), in a riverine environment." Hydrobiologia **614**(1): 151-157.

Horne, J. S., E. O. Garton, S. M. Krone and J. S. Lewis (2007). "Analyzing animal movements using Brownian bridges." Ecology **88**(9): 2354-2363.

Hudon, C. (1997). "Impact of water level fluctuations on St. Lawrence River aquatic vegetation." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **54**(12): 2853-2865.

Huusko, A., O. Vuorimies and T. Sutela (1996). "Temperature- and light-mediated predation by perch on vendace larvae." Journal of Fish Biology **49**(3): 441-457.

Irz, P., A. Laurent, S. Messad, O. Pronier and C. Argillier (2002). "Influence of site characteristics on fish community patterns in French reservoirs." Ecology of Freshwater Fish **11**(2): 123-136.

Irz, P., M. Odion, C. Argillier and D. Pont (2006). "Comparison between the fish communities of lakes, reservoirs and rivers: can natural systems help define the ecological potential of reservoirs?" Aquatic Sciences **68**(1): 109-116.

Jackson, D. A., P. R. Peres-Neto and J. D. Olden (2001). "What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **58**(1): 157-170.

Jacobsen, L., S. Berg, M. Broberg, N. Jepsen and C. Skov (2002). "Activity and food choice of piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) in a eutrophic shallow lake: a radio-telemetry study." Freshwater Biology **47**(12): 2370-2379.

Jadot, C., A. Donnay, M. L. Acolas, Y. Cornet and M. L. B. Anras (2006). "Activity patterns, home-range size, and habitat utilization of Sarpa salpa (Teleostei : Sparidae) in the Mediterranean Sea." Ices Journal of Marine Science **63**(1): 128-139.

James, M. R., M. Weatherhead, C. Stanger and E. Graynoth (1998). "Macroinvertebrate distribution in the littoral zone of Lake Coleridge, South Island, New Zealand. Effects of habitat stability, wind exposure, and macrophytes." New Zealand Journal of Marine & Freshwater Research **32**: 287-305.

Jensen, A. J., S. Karlsson, P. Fiske, L. P. Hansen, K. Hindar and G. M. Ostborg (2013). "Escaped farmed Atlantic salmon grow, migrate and disperse throughout the Arctic Ocean like wild salmon." Aquaculture Environment Interactions **3**(3): 223-229.

Jensen, O., T. Dempster, E. B. Thorstad, I. Uglem and A. Fredheim (2010). "Escapes of fishes from Norwegian sea-cage aquaculture: causes, consequences and prevention." Aquaculture Environment Interactions **1**(1): 71-83.

Jepsen, N., S. Beck, C. Skov and A. Koed (2001). "Behavior of pike (*Esox lucius* L.) >50 cm in a turbid reservoir and in a clearwater lake." Ecology of Freshwater Fish **10**: 26-34.

Jepsen, N., A. Koed and F. Okland (1999). "The movements of pikeperch in a shallow reservoir." Journal of Fish Biology **54**(5): 1083-1093.

Jepsen, N., A. Koed, E. B. Thorstad and E. Baras (2002). "Surgical implantation of telemetry transmitters in fish: how much have we learned?" Hydrobiologia **483**(1-3): 239-248.

Jepsen, N., C. Schreck, S. Clements and E. B. Thorstad (2005). A brief discussion on the 2% tag/bodymass rule of thumb. Aquatic Telemetry Advances and Applications. C. T. R. a. F. R. Division. Rome**:** 295.

Jonsson, N. (1991). "Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers " Nordic Journal of Freshwater Research(66): 20-35.

Jurajda, P. and J. Regenda (2004). "Littoral 0+ fish assemblages in three reservoirs of the Nové Mlýny dam (Czech Republic)." Czech J. Anim. Sci. **10**(49): 450-457.

Kahl, U., S. Hulsmann, R. J. Radke and J. Benndorf (2008). "The impact of water level fluctuations on the year class strength of roach: Implications for fish stock management." Limnologica **38**(3-4): 258-268.

Kahl, U. and R. J. Radke (2006). "Habitat and food resource use of perch and roach in a deep mesotrophic reservoir: enough space to avoid competition?" Ecology of Freshwater Fish **15**(1): 48-56.

Kalikhman, I., Y. Z. Yacobi and M. Gophen (2003). "Distribution fields for aquatic ecosystem components: method of optimization of correlation zones." Ices Journal of Marine Science **60**(1): 1-10.

Karas, P. and G. Thoresson (1992). "An application of a bioenergetics model of Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.)." Journal of fish biology(41): 217-230.

Katajisto, J. and A. Moilanen (2006). "Kernel-based home range method for data with irregular sampling intervals." Ecological Modelling **194**(4): 405-413.

Keast, A. and J. Harker (1977). "Fish distribution and benthic invertebrate biomass relative to depth in an Ontario lake." Environ. Biol. Fishes **2**: 235-240.

Keith, P., H. Persat, E. Feunteu, J. Allardy and (coords) (2011). Les poissons d'eau douce de France. Paris, Biotope, Mèze ; Muséum national d'histoire naturelle (Collection Inventaires et biodiversité).

Kessel, S. T., S. J. Cooke, M. R. Heupel, N. E. Hussey, C. A. Simpfendorfer, S. Vagle and A. T. Fisk (2014). "A review of detection range testing in aquatic passive acoustic telemetry studies." Reviews in Fish Biology and Fisheries **24**(1): 199-218.

Kobler, A., T. Klefoth and R. Arlinghaus (2008). "Site fidelity and seasonal changes in activity centre size of female pike *Esox lucius* in a small lake." Journal of Fish Biology **73**(3): 584-596.

Kobler, A., T. Klefoth, C. Wolter, F. Fredrich and R. Arlinghaus (2008). "Contrasting pike (*Esox lucius* L.) movement and habitat choice between summer and winter in a small lake." Hydrobiologia **601**: 17-27.

Koed, A., K. Balleby, P. Mejlhede and K. Aarestrup (2006). "Annual movement of adult pike (*Esox lucius* L.) in a lowland river." Ecology of Freshwater Fish **15**(2): 191-199.
Koed, A., P. Mejlhede, K. Balleby and K. Aarestrup (2000). "Annual movement and migration of adult pikeperch in a lowland river." Journal of Fish Biology **57**: 1266-1279.
Kottelat, M. and J. Freyhof (2007). Handbook of European Freshwater Fishes. Cornol, Switzerland, Publications Kottelat.
Kubecka, J. (1993). "Night inshore migration and capture of adult fish by shore seining." Aquaculture and Fisheries Management **24**: 685-689.
Laffaille, P., S. Brosse, S. Gabas and S. Lek (2001). "Fish spatial distribution in the littoral zone of Lake Pareloup (France) during summer." Archive Für Hydrobiologie **153**(1): 129-144.
Lapointe, N. W. R., J. S. Odenkirk and P. L. Angermeier (2013). "Seasonal movement, dispersal, and home range of Northern Snakehead Channa argus (Actinopterygii, Perciformes) in the Potomac River catchment." Hydrobiologia(709): 73-87.
Lappalainen, J., H. Dörner and K. Wyzujack (2003). "Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) - a review." Ecology of Freshwater Fish **12**(2): 95-106.
Launois, L., J. Veslot, P. Irz and C. Argillier (2011). "Selecting fish-based metrics responding to human pressures in French natural lakes and reservoirs: towards the development of a fish-based index (FBI) for French lakes." Ecology of Freshwater Fish **20**(1): 120-132.
Legendre, P. and L. Legendre (1998). Numerical ecology. Amsterdam, Elsevier Science.
Lehtonen, H., J. Lappalainen, J. Kervinen and E. Fontell (2006). "Spatial distribution of spawning sites of pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in a highly eutrophic clay-turbid lake - implications for management." Journal of Applied Ichthyology **22**(6): 540-542.
Leira, M. and M. Cantonati (2008). "Effects of water-level fluctuations on lakes: an annotated bibliography." Hydrobiologia **613**: 171-184.
Lévêque, C. (1995). "L'habitat : être au bon endroit au bon moment ?" Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture **337/338/339**: 9-20.
Levin, S. A. (1992). "The problem of pattern and scale in ecology." Ecology **73**(6): 1943-1967.
Lewin, W. C., T. Mehner, D. Ritterbusch and U. Braemick (2014). "The influence of anthropogenic shoreline changes on the littoral abundance of fish species in German lowland lakes varying in depth as determined by boosted regression trees." Hydrobiologia **724**(1): 293-306.
Lewin, W. C., N. Okun and T. Mehner (2004). "Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area of a shallow lake." Freshwater Biology **49**(4): 410-424.
Lewis, W. M. J. (1983). "A revised classification of lakes based on mixing." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **40**(10): 1779-1787.
Loiselle, S. A., L. Bracchini, A. Cozar, A. M. Dattilo and C. Rossi (2005). "Extensive spatial analysis of the light environment in a subtropical shallow lake, Laguna Ibera, Argentina. : ." Hydrobiologia(534): 181–191.
Lorke, A., A. Weber, H. Hofmann and F. Peeters (2008). "Opposing diel migration of fish and zooplankton in the littoral zone of a large lake." Hydrobiologia **600**: 139-146.
Lucas, M. C. (1992). "Spawning activity of male and female pike (*Esox lucius*) determined by acoustic tracking." Canadian Journal of Zoology **70**(1): 191-196.
Lucas, M. C. and E. Baras (2000). "Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment." Fish and Fisheries **1**: 283-316.
Lucas, M. C. and E. Baras (2001). Migration of Freshwater Fishes. Oxford, Blackwell Science Ltd.
Mac Nally, R. (2000). "Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between and reconciliation of 'predictive' and 'explanatory' models." Biodiversity and Conservation **9**(5): 655-671.
Mac Nally, R. and C. J. Walsh (2004). "Hierarchical partitioning public-domain software." Biodiversity and Conservation **13**(3): 659-660.
Malavoi, J. R. (1989). "Typology of flow features or morphodynamic units in high-energy streams." Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture(315): 189-210.
Mason, D. M., A. Goyke and S. B. Brandt (1995). "A spatially explicit bioenergetics measure of habitat quality for adult salmonines - Comparaison between lakes Michigan and Ontario." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **52**(7): 1572-1583.

Massé, G., P. Dumont, J. Ferrais and R. Fortin (1991). "Influence of the hydrological and thermal regimes of the Aux Pins River (Quebec) on the spawning migrations of the northern pike and on the emigration of 0+ juveniles " Aquatic Living Resources(4): 275-287.

Masters, J. E. G., J. S. Welton, R. E. Beaumont, K. H. Hodder, A. C. Pinder, R. E. Gozlan and M. Ladle (2002). "Habitat utilisation by pike *Esox lucius* L. during winter floods in a southern English chalk river." Hydrobiologia **483**: 185-191.

Matena, J. (1995). "The role of ecotones as feeding grounds for fish fry in a Bohemian water-supply reservoir." Hydrobiologia **303**(1-3): 31-38.

McDermot, D. and K. A. Rose (2000). "An individual-based model of lake fish communities: application to piscivore stocking in Lake Mendota." Ecological Modelling **125**(1): 67-102.

McFarland, W. N. and G. W. Klontz (1969). "Anesthesia in fishes." Federation proceedings **28**(4): 1535-1540.

McGarigal, K. and B. J. Marks (1994). "Fragstats—Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Users Manual, Version 2.0." 67.

McKinzie, M. K., E. T. Jarvis and C. G. Lowe (2014). "Fine-scale horizontal and vertical movement of barred sand bass, *Paralabrax nebulifer*, during spawning and non-spawning seasons." Fisheries Research **150**: 66-75.

Meerhoff, M., C. Iglesias, F. T. De Mello, J. M. Clemente, E. Jensen, T. L. Lauridsen and E. Jeppesen (2007). "Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes." Freshwater Biology **52**(6): 1009-1021.

Mehner, T. (2012). "Diel vertical migration of freshwater fishes - proximate triggers, ultimate causes and research perspectives." Freshwater Biology **57**(7): 1342-1359.

Mehner, T. and P. Kasprzak (2011). "Partial diel vertical migrations in pelagic fish." Journal of Animal Ecology **80**(4): 761-770.

Metcalfe, N. B., N. H. C. Fraser and M. D. Burns (1999). "Food availability and the nocturnal vs diurnal foraging trade-off in juvenile salmon." Journal of Animal Ecology **68**(371-381).

Midwood, J. D. and P. Chow-Fraser (2012). "Changes in aquatic vegetation and fish communities following 5 years of sustained low water levels in coastal marshes of eastern Georgian Bay, Lake Huron." Global Change Biology **18**(1): 93-105.

Morin, J. and M. Leclerc (1998). "From pristine to present state: hydrology evolution of Lake Saint-Francois, St. Lawrence River." Canadian Journal of Civil Engineering(25): 864–879.

Morrissey, M. B., C. D. Suski, K. R. Esseltine and B. L. Tufts (2005). "Incidence and physiological consequences of decompression in smallmouth bass after live-release angling tournaments." Transactions of the American Fisheries Society **134**(4): 1038-1047.

Murphy, K. J. (2002). "Plant communities and plant diversity in softwater lakes of northern Europe." Aquatic Botany **73**(4): 287-324.

Muska, M., M. Tuser, J. Frouzova, V. Drastik, M. Cech, T. Juza, M. Kratochvil, T. Mrkvicka, J. Peterka, M. Prchalova, M. Riha, M. Vasek and J. Kubecka (2013). "To migrate, or not to migrate: partial diel horizontal migration of fish in a temperate freshwater reservoir." Hydrobiologia **707**(1): 17-28.

Muus, B. J. and P. Dahlström (2003). Guide des poissons d'eau douce et pêche Lausanne, Delachaux et Niestlé.

Neuman, E., G. Thoresson and O. Sandstrom (1996). "Swimming activity of perch, *Perca fluviatilis*, in relation to temperature, day-length and consumption." Annales Zoologici Fennici **33**(3-4): 669-678.

Nguyen, V., M. A. Gravel, A. Mapleston, K. C. Hanson and S. J. Cooke (2009). "The post-release behaviour and fate of tournament-caught smallmouth bass after 'fizzing' to alleviate distended swim bladders." Fisheries Research **96**(2-3): 313-318.

Niezgoda, G., M. Benfield, M. Sisak and P. Anson (2002). "Tracking acoustic transmitters by code division multiple access (CDMA)-based telemetry." Hydrobiologia **483**(1-3): 275-286.

Nyberg, P., E. Degerman and B. Sers (1996). "Survival after catch in trap-nets, movements and growth of the pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in Lake Hjaelmaren, Central Sweden." Annales Zoologici Fenneci **33**: 569-575.

Nyboer, E. A. and L. J. Chapman (2013). "Movement and home range of introduced Nile perch (Lates niloticus) in Lake Nabugabo, Uganda: Implications for ecological divergence and fisheries management." Fisheries Research **137**: 18-29.

Observ'ER (2013). La production d'électricité d'origine renouvelable dans le monde. 1. La production d'électricité dans le monde : perspectives générales., Observ'ER, EDF et FONDATION ENERGIES POUR LE MONDE.

Ostrovsky, I., A. Rimmer, Y. Z. Yacobi, A. Nishri, A. Sukenik, O. Hadas and T. Zohary (2013). Long-Term Changes in the Lake Kinneret Ecosystem: The Effects of Climate Change and Anthropogenic Factors. Climatic Change and Global Warming of Inland Waters: Impacts and Mitigation for Ecosystems and Societies. M. K. a. R. D. R. Charles R. Goldman, John Wiley & Sons, Ltd.

Ostrovsky, I. and P. Walline (2000). "Multiannual changes in the pelagic fish Acanthobrama terraesanctae in Lake Kinneret (Israel) in relation to food sources." Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie **27**: 2090-2094.

Parsons, D. M., R. C. Babcock, R. K. S. Hankin, T. J. Willis, J. P. Aitken, R. K. O'Dor and G. D. Jackson (2003). "Snapper *Pagrus auratus* (Sparidae) home range dynamics: acoustic tagging studies in a marine reserve." Marine Ecology Progress Series **262**: 253-265.

Pierce, C. L., J. B. Rasmussen and W. C. Leggett (1993). "Littoral fish communities in Southern Quebec lakes - Relationships with limnological and prey resource variables." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **51**(5): 1128-1138.

Poff, N. L., J. D. Allan, M. B. Bain, J. R. Karr, K. L. Prestegaard, B. D. Richter, R. E. Sparks and J. C. Stromberg (1997). "The natural flow regime : a paradigm for river conservation " Bioscience **47**(11): 769-784.

Poirel, A., G. Merle, M. J. Salençon and F. Travade (2001). Gestion hydraulique et ressources piscicoles dans les retenues hydroélectriques. Gestion Piscicole des grands plans d'eau. INRA. Paris.

Pont, D., B. Hugueny and T. Oberdorff (2005). "Modelling habitat requirement of European fishes: do species have similar responses to local and regional environmental constraints?" Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **62**(1): 163-173.

Poulain, T., C. Argillier, M. Gevrey and J. Guillard (2010). "Caractérisation de la nature des substrats lacustres par hydroacoustique. Rapport ONEMA-CEMAGREF." 22p.

Poulain, T., C. Argillier and J. Guillard (2010). Classification des fonds lacustres par hydroacoustique. Thonon et Aix en Provence, INRA et Cemagref**:** 29p.

Poulain, T., J. Guillard and C. Argillier (2011). "Détermination des substrats lacustres par hydroacoustique : application au suivi de qualité morphologique." Journal des Sciences Halieutiques et Aquatiques **3**: 67-71.

Poulet, N., S. Lek and C. Argillier (2005). "Pikeperch habitat use within a canal network in spring." Journal of Fish Biology **67**(5): 1460-1474.

Pourriot, R. and M. Meybeck (1995). Limnologie générale. Paris, Masson.

Ramade, F. (2009). Eléments d'écologie - Ecologie Fondamentale - 4ème Edition.

Rebière, D., C. Argillier and R. Roy (2012). Caractérisation environnementale de la retenue des Bariousses (Treignac, Corrèze), Irstea**:** 47p.

Reyjol, Y., P. Fischer, S. Lek, R. Rosch and R. Eckmann (2005). "Studying the spatiotemporal variation of the littoral fish community in a large prealpine lake, using self-organizing mapping." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **62**(10): 2294-2302.

Reynolds, J.-B. (1996). Electrofishing. Fisheries Techniques Second Edition. B. R. M. a. D. W. Willis. Bethesda, Maryland, American Fisheries Society**:** 221-251.

Rhodes, S. L. and K. B. Wiley (1993). "Great Lakes toxic sediments and climate change. Implications for environmental remediation." Global Environmental Change(3): 292–305.

Riis, T. and I. Hawes (2002). "Relationships between water level fluctuations and vegetation diversity in shallow water of New Zealand lakes." Aquatic Botany **74**(2): 133-148.

Roberge, C., E. Normandeau, S. Einum, H. Guderley and L. Bernatchez (2008). "Genetic consequences of interbreeding between farmed and wild Atlantic salmon: insights from the transcriptome." Molecular Ecology **17**(1): 314-324.

Robert, P. and Y. Escoufier (1976). "A unifying tool for linear multivariate statistical methods: The RV-coefficient." Applied Statistics **25**(3): 227-265.
Rochard, E., C. Le Pichon, H. Budzinski, J. Cachot and S. Duhamel (2012). Colinisation et utilisation des habitats estuariens par les poissons migrateurs thalassotoques. Approche comparative Seine-Gironde**:** 119p.
Rogers, K. B. (1998). Habitat use by Largemouth Bass and Northern Pike on the Rocky Mountain Arsenal, Colorado. Colorado State University Fort Collins. Colorado, Colorado State University**:** 414p.
Roqueplo, C. (1986). La reproduction des sandres (*Lucioperca lucioperca* L.) dans le lac de Cazaux-Sanguinet. Cestas, Cemagref**:** 12p.
Roqueplo, C. (1986). La reproduction des sandres (*Lucioperca lucioperca* L.) dans le lac de Cazaux-Sanguinet. Cestas, Cemagref**:** 12.
Rosenzweig, M. L. (1991). "Habitat selection and population interactions - The search for mechanism." American Naturalist **137**: S5-S28.
Rossier, O., E. Castella and J. B. Lachavanne (1996). "Influence of submerged aquatic vegetation on size class distribution of perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) in the littoral zone of Lake Geneva (Switzerland)." Aquatic Sciences **58**(1): 1-14.
Rowe, D., E. Graynoth, G. James, M. Taylor and L. Hawke (2003). "Influence of turbidity and fluctuating water levels on the abundance and depth distribution of small, benthic fish in New Zealand alpine lakes." Ecology of Freshwater Fish **12**: 216-227.
Roy, R., J. Beguin, C. Argillier, L. Tissot, F. Smith, S. Smedbol and E. De-Oliveira (2014). "Testing the VEMCO Positioning System: spatial distribution of the probability of location and the positioning error in a reservoir." Animal Biotelemetry **2**(1).
Rozas, L. P. and W. E. Odum (1988). "Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes - testing the roles of food and refuge." Oecologia **77**(1): 101-106.
Rummer, J. L. and W. A. Bennett (2005). "Physiological effects of swim bladder overexpansion and catastrophic decompression on red snapper." Transactions of the American Fisheries Society **134**(6): 1457-1470.
Sanders, R. E. (1992). "Day versus night electrofishing catches from near-shore waters of the Ohio Muskingum rivers." Ohio Journal of Science **92**(3): 51-59.
Sandstrom, O., E. Neuman and G. Thoresson (1995). "Effects of temperature on life-history variables in Perch." Journal of Fish Biology **47**(4): 652-670.
Savino, J. F. and R. A. Stein (1989). "Behavior of fish predators and their prey - habitat choice between open water and dense vegetation." Environmental Biology of Fishes **24**(4): 287-293.
Scheel, D. and L. Bisson (2012). "Movement patterns of giant Pacific octopuses, *Enteroctopus dofleini* (Wulker, 1910)." J Exp Mar Biol Ecol **416**: 21-31.
Schiemer, F., M. Zalewski and J. E. Thorpe (1995). "Land and inland water ecotones - intermediate habitats critical for conservation and management." Hydrobiologia **303**(1-3): 259-264.
Schindler, D. E. and M. D. Scheuerell (2002). "Habitat coupling in lake ecosystems." Oikos **98**(2): 177-189.
Schlosser, I. J. (1995). "Critical landscape attributes that influence fish population-dynamics in headwater streams." Hydrobiologia **303**(1-3): 71-81.
Schlumberger, O. and P. Elie (2008). Poissons des lacs naturels français - Ecologie des espèces et évolution des peuplements. France, Quae.
Schmieder, K. (2004). "European lake shores in danger - concepts for a sustainable development." Limnologica **34**(1-2): 3-14.
Schmutz, S. and M. Jungwirth (1999). "Fish as indicators of large river connectivity: the Danube and its tributaries." Archiv für hydrobiologie **3**: 329-348.
Simon, T. P., Ed. (1999). Assessing the sustainability and biological integrity of water resources using fish communities. Boca Raton, Florida, CRC Press LLC.
Skilbrei, O. T. (2013). "Migratory behaviour and ocean survival of escaped out-of-season smolts of farmed Atlantic salmon Salmo salar." Aquaculture Environment Interactions **3**(3): 213-221.
Skilbrei, O. T., J. C. Holst, L. Asplin and S. Mortensen (2010). "Horizontal movements of simulated escaped farmed Atlantic salmon (Salmo salar) in a western Norwegian fjord." Ices Journal of Marine Science **67**(6): 1206-1215.

Slavik, O., P. Horky, L. Bartos, J. Kolarova and T. Randak (2007). "Diurnal and seasonal behaviour of adult and juvenile European catfish as determined by radio-telemetry in the River Berounka, Czech Republic." Journal of Fish Biology **71**(1): 101-114.

Smith, B. D., P. S. Maitland and S. M. Pennock (1987). "A comparative study of water level regimes and littoral benthic communities in Scottish lochs." Biological Conservation **39**(4): 291-316.

Smith, F. (2013). "Understanding HPE in the VEMCO Positioning System (VPS), V1.0, September 27, 2013. Retrieved on September 27, 2013 from [http://vemco.com/wp-content/uploads/2013/09/understanding-hpe-vps.pdf]."

Smith, N. J. (2012). The effect of seabed slope and other environmental variables on the movement patterns of the giant pacific octopus (*Enteroctopus dofleini*). Alaska Pacific University. Anchorage**:** 67p.

Souchon, Y. and L. Tissot (2012). "Synthesis of thermal tolerances of the common freshwater fish species in large Western Europe rivers." Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems **03**: 405.

Southwood, T. R. E. (1977). "Habitat, templet for ecological strategies ?" Journal of Animal Ecology **46**(2): 337-365.

Stasko, A. B. and D. G. Pincock (1977). "Review of underwater biotelemetry, with emphasis on ultrasonic techniques." Journal of the Fisheries Research Board of Canada **34**(9): 1261-1285.

Steel, A. E., P. T. Sandstrom, P. L. Brandes and P. A. Klimley (2012). "Migration route selection of juvenile Chinook salmon at the Delta Cross Channel, and the role of water velocity and individual movement patterns." Environmental Biology of Fishes **96**(2-3): 215-224.

Strayer, D. L. and S. E. G. Findlay (2010). "Ecology of freshwater shore zones." Aquatic Sciences **72**(2): 127-163.

Suski, C. D., S. S. Killen, S. J. Cooke, J. D. Kieffer, D. P. Philipp and B. L. Tufts (2004). "Physiological significance of the weigh-in during live-release angling tournaments for largemouth bass." Transactions of the American Fisheries Society **133**(6): 1291-1303.

Sutela, T. and T. Vehanen (2008). "Effects of water-level regulation on the nearshore fish community in boreal lakes." Hydrobiologia **613**: 13-20.

Swierzowski, A., M. Godlewska and T. Poltorak (2000). "The relationship between the spatial distribution of fish, zooplankton and other environmental parameters in the Solina reservoir, Poland." Aquatic Living Resources **13**(5): 373-377.

Thienemann, A. F. (1918). "Lebensgemeinschaft und Lebensraum." Naturwissenschaftliche Wochenschrift N. F **17**(281-290): 297-303.

Thums, M., S. D. Whiting, J. W. Reisser, K. L. Pendoley, C. B. Pattiaratchi, R. G. Harcourt, C. R. McMahon and M. G. Meekan (2013). "Tracking sea turtle hatchlings — A pilot study using acoustic telemetry." Journal of Experimental Marine Biology and Ecology **440**: 156-163.

Tissot, L. and Y. Souchon (2010). "Synthèse des tolérances thermiques des principales espèces de poissons des rivières et fleuves de plaine de l'ouest européen." Hydroécologie Appliquée **17**: 17–76.

Tolimieri, N., K. Andrews, G. Williams, S. Katz and P. S. Levin (2009). "Home range size and patterns of space use by lingcod, copper rockfish and quillback rockfish in relation to diel and tidal cycles." Marine Ecology-Progress Series **380**: 229-243.

Townsend, C. R., S. Doledec and M. R. Scarsbrook (1997). "Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: A test of habitat templet theory." Freshwater Biology **37**(2): 367-387.

Townsend, C. R. and A. G. Hildrew (1994). "Species traits in relation to a habitat templet for river systems." Freshwater Biology **31**(3): 265-275.

Trefethen, P. S. (1956). Sonic equipment for tracking individual fish, U.S. Fish and Wildlife Service Special Science Report Fisheries.

Turesson, H. and C. Bronmark (2004). "Foraging behaviour and capture success in perch, pikeperch and pike and the effects of prey density." Journal of Fish Biology **65**(2): 363-375.

Tyus, H. M., C. W. Brown and J. F. Saunders (2000). "Movements of young Colorado pikeminnow and razorback sucker in response to water flow and light level." Journal of Freshwater Ecology **15**(4): 525-535.

Valdovinos, C., C. Moya, V. Olmos, O. Parra, B. Karrasch and O. Buettner (2007). "The importance of water-level fluctuation for the conservation of shallow water benthic macroinvertebrates: an example in the Andean zone of Chile." Biodiversity and Conservation **16**: 3095-3109.

Vasek, M., J. Kubecka, J. Peterka, M. Cech, V. Drastik, M. Hladik, M. Prchalova and J. Frouzova (2004). "Longitudinal and vertical spatial gradients in the distribution of fish within a canyon-shaped reservoir." International Review of Hydrobiology **89**(4): 352-362.

Vehanen, T. and M. Lahti (2003). "Movements and habitat use by pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) in a hydropeaking reservoir." Ecology of Freshwater Fish **12**(3): 203-215.

VEMCO Division, A. S. I. (2008). "VR2W Positioning System (VPS) User Manual (2008)." from http://vemco.com/products/vps/.

VEMCO Division, A. S. I. (2013). "VR2W Positioning System (VPS) Results Description (2013)." from http://vemco.com/products/vps/.

Verneaux, J., A. Schmitt and V. Verneaux (1995). "Biological classification of nine French Jura lakes using a new comparative analysis of the macrobenthic communities III. Relationships between biological data and ecological factors." International Journal of Limnology **31**(4): 277-286.

Weaver, M. J., J. J. Magnuson and M. K. Clayton (1997). "Distribution of littoral fishes in structurally complex macrophytes." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **54**: 2277-2289.

Webb, P. W. (2008). "The Impact of Changes in Water Level and Human Development on Forage Fish Assemblages in Great Lakes Coastal Marshes." Journal of Great Lakes Research **34**(4): 615-630.

Wentworth, C. K. (1922). "A scale of grade and class terms for clastic sediments." Journal of Geology **30**: 377-392.

Werner, E. E., J. F. Gilliam, D. J. Hall and G. G. Mittelbach (1983). "An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish." Ecology **64**(6): 1540-1548.

Werner, E. E., D. J. Hall, D. R. Laughlin, D. J. Wagner, L. A. Wilsmann and F. C. Funk (1977). "Habitat partitioning in a freshwater fish community." Journal of the Fisheries Research Board of Canada **34**(3): 360-370.

Wetzel, R. G. (1990). "Land-water interfaces : metabolic and limnological regulators." Verh . int. Ver. Limnol **24**: 6-24.

Wetzel, R. G. (1990). Reservoir ecosystems: conclusions and speculations. Reservoir limnology: ecological perspective. K. W. Thornton, B. L. Kimmel and F. E. Payne. New York, John Wiley & Sons, Inc.**:** 227-238.

White, M. S., M. A. Xenopoulos, K. Hogsden, R. A. Metcalfe and P. J. Dillon (2008). "Natural lake level fluctuation and associated concordance with water quality and aquatic communities within small lakes of the Laurentian Great Lakes region." Hydrobiologia **613**: 21-31.

Wilcox, D. A. and J. E. Meeker (1992). "Implications for faunal habitat related to altered macrophyte structure in regulated lakes in Northern Minnesota." Wetlands **12**(3): 192-203.

Winter, J. (1996). Advances in Underwater Biotelemetry. Fisheries Techniques Second Edition. B. R. M. a. D. W. Willis. Bethesda, Maryland, American Fisheries Society**:** 555-590.

Winter, J. D. (1983). Underwater biotelemetry. Fisheries Techniques. L.-A. Nielsen and D.-L. Johnson. Bethesda, Maryland, American Fisheries Society**:** 371–395.

Winter, J. D. (1996). Advances in Underwater biotelemetry. Fisheries Techniques, 2nd edition. B. R. W. Murphy, D.W. Bethesda, Maryland, American Fisheries Society**:** 555-590.

World-Commission-on-Dams (2000). Dams and Development - A new framework for decision-making**:** 356.

Zamora, L. and R. Moreno-Amich (2002). "Quantifying the activity and movement of perch in a temperate lake by integrating acoustic telemetry and a geographic information system." Hydrobiologia **483**(1-3): 209-218.

Zohary, T. and I. Ostrovsky (2011). "Ecological impacts of excessive water level fluctuations in stratified freshwater lakes." Inland Waters **1**: 47-59.