N° d'ordre 92-2012 Année 2012

THESE DE L'UNIVERSITE DE LYON

Délivrée par

L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD LYON 1

ECOLE DOCTORALE Evolution Ecosystèmes Microbiologie Modélisation (E2M2)

DIPLOME DE DOCTORAT

(arrêté du 7 août 2006)

soutenue publiquement le 29 Juin 2012

par

M BERGÉ Julien

TITRE : Apport de la télémétrie acoustique pour la compréhension de l'utilisation dynamique des habitats par les poissons dans un grand fleuve aménagé, le Rhône

Co-Directeurs de thèse : CAPRA Hervé (Irstea) & LAMOUROUX Nicolas (Irstea)
Co-Encadrant : OVIDIO Michaël (Université de Liège)

JURY

M. Pierre Marmonier (Pr., Université Lyon)	Président du Jury
M. Armin Peter (Pr., Eawag Lucerne)	Rapporteur
M. Normand Bergeron (Pr., INRS-ETE Québec)	Rapporteur
Mme Cécile Delattre (EDF Recherche et Développement)	Examinateur
M. Nicolas Lamouroux (DR, Irstea Lyon)	Co-directeur de Thèse

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON I

Président de l'Université	**M. A. BONMARTIN**
Vice-Président du Conseil Scientifique	M. le Professeur J.F. MORNEX
Vice-Président du Conseil d'Administration	M. le Professeur J. LIETO
Vice-Présidente du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire	M. le Professeur D. SIMON
Directeur Général des Services	M. G. GAY

SECTEUR SANTE

Composantes

Faculté de Médecine Lyon Est	Directeur : M. le Professeur J. ETIENNE
Faculté de Médecine et de Maïeutique Lyon Sud Charles Mérieux	Directeur : M. le Professeur F.N. GILLY
Faculté de Pharmacie - Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques	Directeur : M. le Professeur C. VINCIGUERRA
Faculté d'Odontologie	Directeur : M. le Professeur D. BOURGEOIS
Institut des Sciences et Techniques de Réadaptation	Directeur : M. le Professeur Y. MATILLON
Département de formation et de recherche en Biologie Humaine	Directeur : M. le Professeur P. FARGE

SECTEUR SCIENCES

Composantes

Faculté des Sciences et Technologies	Directeur : M. F. DE MARCHI
UFR de Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives (STAPS)	Directeur : M. C. COLLIGNON
Ecole Polytechnique Universitaire de Lyon (EPUL)	Directeur : M. P. FOURNIER
I.U.T. Lyon 1	Directeur : M. C. COULET
Institut des Sciences Financières et d'Assurance (ISFA)	Directeur : M. le Professeur J. C. AUGROS
I.U.F.M	Directeur : M. R. BERNARD
Observatoire Astronomique de Lyon	Directeur : B. GUIDERDONI
CPE	Directeur : G.PIGNAULT

REMERCIEMENTS

Cette thèse est celle de toute une équipe qui a cru en un projet fou, compliqué, mais au combien captivant.

Je tiens tout d'abord à remercier mes directeurs de thèse et co-encadrants qui m'ont suivi de très près, qui m'ont aidé durant toutes les étapes de ma thèse et qui ont très souvent relu/corrigé mes écrits : Hervé Capra, Michael Ovidio et Nicolas Lamouroux. Je leur dois cette thèse et mon avenir professionnel.

Un énorme merci à Pascal Roger et Raphaël Mons pour leur aide indispensable durant l'expérimentation de télémétrie. Ils ont fait preuve d'une volonté et d'un professionnalisme extraordinaire, qui ont grandement participé à la réussite de l'expérimentation. Ils m'ont formé aux difficultés et à la rigueur du terrain, m'ont appris le travail d'équipe et surtout m'ont fait rire durant plus de trois ans. Messieurs, merci !

De la même manière, je tiens à remercier chaleureusement les ingénieurs de la société HTI qui sont venus nous aider à mettre en place et étalonner le système de télémétrie. Leur aide a été TRES précieuse et leur formation indispensable. Merci à Tracey Steig, Patrick Nealson, Samuel Johnston et Dave Ouellette.

Je remercie l'ensemble des institutions collaboratrices pour le financement de cette thèse : l'Agence de l'Eau RMC, Electricité De France (EDF), l'Union Européenne/FEDER, la Direction Générale d'Irstea et la région Aquitaine. De plus et dans le cadre de l'expérimentation de télémétrie, je tiens à saluer à nouveau le soutien d'EDF à travers le dévouement de certaines personnes de la centrale nucléaire du Bugey, qui nous ont facilité le travail à l'intérieur et à l'extérieur du CNPE : Mr. Jean-Claude Zwald, Mr. Jean-Pierre Grosclaude, Mr. Dominique Diévart, Mr. Serge Alcaraz et Mr. Gabriel Rigot.

Je n'oublie pas non plus l'aide précieuse d'Hervé Pella qui m'a accompagné tout au long de la thèse et qui m'a fait profiter de ses talents de géomaticien, sigiste et gestionnaire de base de données. Un grand merci aussi à ses multiples aides de camp qui ont apporté, à leur manière et à différents moments de la thèse, une aide très importante : Kun-Théa, Aubanie et Anne-Laure.

Je n'aurai surement pas été au bout de cette thèse sans le soutien permanent de mes collègues du Cemagref qui m'ont réconforté, rassuré, houspillé durant ce travail. Je pense à Lise, Roland, Virginie, Cynthia, Guillaume, Jérôme, Elise, Tonio, Jacques, Evelyne, Marie-Claude, Michou, Olivier, Marie-Françoise, Heliott, Thibault et Jérémy. Dans une thèse qui comporte des hauts et des bas, vous avez toujours participé à mes hauts !

Un grand merci aux personnes de l'administration du Cemagref qui ont eu la patience de s'occuper de moi, des multiples OM et des frais de missions compliqués à gérer: Edwige, Michèle, Noëlle et Pascal Boistard.

Je tiens à remercier toutes les personnes de mon comité de thèse qui m'ont aiguillé tout au long de cette aventure et m'ont apporté de précieux conseils : Olivier Croze, Céline Le Pichon, Georges Carrel, Marie-Laure Bégout, Eric McNeil et Eric Oriol.

D'un point de vue plus personnel, mon travail de thèse n'aurait pas été possible sans le soutien et l'Amour de mes proches, chaque jour et chaque page écrite :

→ tout d'abord ma famille : mes parents, Emmanuel, Nathalie, Virginie, Jean-Luc, Ninon, Louis, Inès, Claude, Thérèse(s), Pierre(s), Hélène, Carmen, Jean-Marie.

→ mais aussi mes amis : Rémi, Adrien, Maïté, Marjorie, Amélie, Guillaume, Julien, Jean, Marion.

Enfin, un MERCI tout particulier à Anne qui m'a soutenu durant les moments difficiles de cette thèse, qui a relu de nombreuses fois mes écrits et qui m'a poussé, tous les jours, à donner le meilleur de moi-même…

A tous les stagiaires des autres équipes, plongeurs (Jan et Olivier), pêcheurs amateurs, pêcheur pro (Cédric Giroud) ou encore riverains du Bugey, qui ont participé, de près ou de loin, à la réussite de ce travail…

À mes parents pour leur soutien et aux souvenirs de Carmen et Pierre.

Résumé

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés aux réponses comportementales des poissons d'un grand fleuve aménagé aux variations fréquentes et contrastées de l'environnement (débit, température et photopériode), de manière à comprendre (1) comment les poissons réagissent à ces variations et (2) s'ils ont mis en place des stratégies comportementales en réponse à ces variations.

Le jeu de données comportementales utilisé dans cette thèse est issu d'un suivi télémétrique de 89 jours permettant l'enregistrement en continu de positions de 61 poissons, dont 23 barbeaux, 19 chevaines et 11 silures. Le site d'étude est un secteur du Rhône de 2 km soumis à des éclusées et situé au droit de la centrale nucléaire du Bugey qui rejette de l'eau échauffée en rive droite. Il est le sujet d'une modélisation hydrodynamique 2D permettant de connaitre en tout point du site et pour toutes valeurs du débit, les conditions abiotiques locales.

De manière à connaitre la qualité des positions acquises durant le suivi télémétrique et comprendre comment la performance du système de télémétrie est susceptible de varier au cours du suivi des déplacements de poissons, la précision de ce système a été préalablement étudiée dans cette thèse. Pour la meilleure des combinaisons de variables intrinsèques possibles, la probabilité de détection varie de 0 à 80 %, et l'erreur moyenne est de 3-5 m dans le chenal et < 10 m en berges. La configuration géométrique des hydrophones situés autour de l'émetteur acoustique ajuste la probabilité de détection, alors que le réglage des paramètres de traitement des signaux acoustiques ajuste l'erreur de positionnement.

Les données de position couplées au modèle hydrodynamique ont permis de déterminer les préférences d'habitat des poissons, leur distribution spatiale et leur mouvement en fonction des variations de l'environnement (phases de la photopériode, valeur du débit et température de l'eau). Les préférences d'habitat des trois espèces sont orientées vers des profondeurs < 1.4 m, des vitesses < 0.4 m.s-1 et un substrat grossier (plutôt caillou et pierre). La différence principale est observée avec la température de l'eau : les cyprinidés préfèrent des températures < 22°C, alors que les silures préfèrent des températures > 23°C. Ces préférences d'habitat varient majoritairement avec le débit puisque les trois espèces préfèrent à débit élevé (> 630 m3.s-1) des habitats ayant des caractéristiques physiques hydrauliquement moins contraignantes (profondeurs et vitesses moins importantes et un substrat plus grossier). La photopériode agit principalement sur le mouvement des poissons (les barbeaux sont crépusculaires, les chevaines diurnes et les silures nocturnes) alors que le débit et la température modifient la distribution spatiale des espèces. Les cyprinidés utilisent très peu la zone échauffée (< 10 % du temps) alors que les silures passent ~ 55 % de leur temps dans cette zone. Lors des heures de débit élevé, les poissons utilisent majoritairement les berges et exploitent rarement le chenal. Enfin, les variables environnementales agissent de manière combinée sur le comportement des poissons, par exemple pour les cyprinidés qui profitent des débits faibles durant leurs phases d'activité pour exploiter temporairement des habitats devenus accessibles.

Les poissons du Bugey ont donc mis en place des stratégies comportementales basées essentiellement sur une utilisation importante des zones de berge qui leur permettent de réaliser la majorité de leurs fonctions vitales. Les différentes espèces présentent une grande fidélité à quelques habitats clé qu'ils utilisent fréquemment tout au long de la journée, mais qu'ils peuvent quitter durant certaines combinaisons de variations environnementales.

Mots clé : comportement, télémétrie acoustique, stratégie, éclusée, rejet thermique, précision.

Abstract

In this thesis, we studied the behavioral responses of fish to contrasting variations of the environment (flow, temperature and photoperiod) in order to understand (1) how fish react to these changes and (2) if they have developed behavioral strategies in response to these variations.

The behavioral data set used in this thesis comes from a continuous telemetry monitoring realized during 89 days and recording positions of 61 fish of which 23 of barbel, 19 chub and 11 catfish. The study site is an area of 2 km of the Rhone River subject to hydropeaking and located front of the Bugey nuclear power plant that generates water heated on the right bank. The study site is the subject of a 2D hydrodynamic modeling to know, at any point of the site and for all flow values, the local abiotic conditions.

In order to know the quality of positions acquired during telemetric monitoring and how the performance of the telemetry system is likely to vary during the monitoring of fish movements, the accuracy of this system has been previously studied in this thesis. To the best of possible combinations of intrinsic variables, the probability of detection varies from 0 to 80%, and the average error is 3-5 m in the channel and <10 m in banks. The geometrical configuration of the hydrophones located around the acoustic transmitter adjusts the probability of detection, while the setting of processing acoustic signals parameters adjusts the positioning error.

The position data coupled with the hydrodynamic model were used to determine the habitat preferences of fish, their spatial distribution and their movement, in response to changes in the environment (phases of photoperiod, water temperature and flow value). Habitat preferences of the three species are referred to depths <1.4 m, velocities <0.4 $m.s^{-1}$ and coarse substrate (rather rock and stone). The main difference is observed with the water temperature: cyprinids prefer temperatures <22 ° C, while catfish prefer temperatures> 23 ° C. These habitat preferences vary mainly with the flow since the three species prefer during high flow (> 630 m3.s-1) habitats that are hydraulically less stringent (lower speeds and depths and a coarser substrate). Photoperiod primarily affects the movement of fish (barbel are crepuscular, the chub are diurnal and catfish are nocturnal) while the flow and temperature affect the spatial distribution of species. Cyprinids use very little the heated zone (<10% of the time) while catfish spend ~ 55% of their time in this area. During hours of high flow, the fish mostly use the banks and rarely exploit the channel. Finally, environmental variables acting in combination on fish behavior, such as cyprinids that benefit low flows during their phases of activity to exploit temporary habitats became available.

Bugey fish have therefore implemented behavioral strategies based primarily on extensive use of shoreline areas that allow them to conduct most of their vital functions. The different species show high fidelity to a few key habitats they use frequently throughout the day, but they can leave during certain combinations of environmental variations.

Keywords: behavior, acoustic telemetry, strategy, hydropeaking, water heated, accuracy.

PREMIÈRE PARTIE: SYNTHÈSE

1. Introduction 27

1.1. Contexte de la thèse 27

1.2. Étude des réponses comportementales des poissons pour comprendre l'importance de la variabilité environnementale 28

1.2.1. Pourquoi étudier les poissons ? 28

1.2.2. L'importance de l'étude de la relation habitat-poisson 29

1.2.2.1. Pourquoi étudier la relation habitat-poisson ? 29

1.2.2.2. Comment étudier la relation habitat-poisson ? 30

1.2.3. Stratégies comportementales et méthodes d'étude 32

1.2.3.1. Les stratégies comportementales et leurs descripteurs 32

1.2.3.2. Comment estimer les descripteurs des stratégies comportementales ? 34

1.3. Objectifs de la thèse et hypothèses de travail 37

2. Un échantillon piscicole étudié dans un site atelier à l'aide d'un système de télémétrie acoustique 43

2.1. Le site du Bugey 43

2.2. Le système de télémétrie acoustique utilisé 45

2.3. Le suivi de l'échantillon piscicole 46

2.3.1. L'échantillon piscicole 46

2.3.2. Le suivi télémétrique de la population échantillonnée 48

2.3.3. Les espèces ciblées dans les études comportementales 51

3. Étude de la précision du système HTI® utilisé durant la thèse 55

3.1. Comment caractériser la précision ? 55

3.2. Études prospectives de la précision du système HTI 56

3.3. Variabilité de la probabilité de détection et de l'erreur de positionnement du système HTI sous influence de variables environnementales et intrinsèques au système (**P1**) 56

3.4. Perspectives pour les études comportementales 60

4. Influence des variations de l'environnement sur le comportement des poissons et les stratégies mises en place (P2 et P3) 65

4.1. Les choix méthodologiques imposés par le système de télémétrie 65

4.2. Distribution spatiale et préférences d'habitat générales des poissons du Bugey 66

4.3. Influence de la photopériode 70

4.4. Influence du débit 73

4.5. Influence de la température de l'eau 77

5. Conclusion et Perspectives 85

5.1. Conclusion 85

5.2. Une perspective d'étude : l'étude de la réponse comportementale des individus 88

6. ANNEXES 95

ANNEXE I: Un hydrosystème étudié dans le cadre de la problématique : le fleuve Rhône appréhendé à travers le secteur du Bugey 97

1. Généralités sur le Rhône et le secteur du Bugey 97

1.1. Le Rhône 97

1.2. Le secteur du Bugey et sa modélisation hydrodynamique 97

2. Hydrologie et influence des aménagements 101

3. Thermie et influence des aménagements 104

3.1. Variation saisonnière de la température de l'eau du Rhône 104

3.2. Influence des rejets de centrales nucléaires sur le régime thermique local 105

ANNEXE II: Caractéristiques, fonctionnement et mise en place du système de télémétrie utilisé durant cette thèse. 109

1. Généralités sur la télémétrie acoustique et le système utilisé durant la thèse 109

1.1. Principe de la télémétrie acoustique 109

1.2. Composition et caractéristiques techniques du système HTI 110

2. Mise en place du système de télémétrie dans le Rhône et son fonctionnement durant l'expérimentation 112

ANNEXE III : Liste des poissons marqués pour l'expérimentation de télémétrie. 116

ANNEXE IV: Comparaison des caractéristiques des émetteurs et récepteurs acoustiques actuellement disponibles à l'achat. Données constructeur. Modifié d'après McMichael *et al.* 2010 119

7. Références citées 120

Liste des figures

Figure 1 : Beaucoup de facteurs physiologiques et environnementaux influent sur la performance du comportement des poissons. Après que des stimuli environnementaux appropriés ont été perçus, l'information sensorielle est généralement intégrée par le système nerveux central et des réactions physiologiques secondaires peuvent en découler. Les changements au niveau du système nerveux central et les réponses physiologiques secondaires peuvent ainsi déterminer, ensemble, des réponses comportementales aux stimuli détectés. Ces réponses comportementales peuvent alors avoir un effet rétroactif sur les processus physiologiques mis en place ou directement afin de limiter l'importance des stimuli sur l'individu : on parle alors de stratégies comportementales. Modifié d'après Scott et Sloman 2004..... 32

Figure 2 : Le site d'étude localisé à l'échelle du bassin versant du Rhône (A) et à l'échelle du tronçon (B). 44

Figure 3 : Distribution de la longueur totale (Lt, en mm) et du poids (en g) des huit espèces de poissons pêchés et marqués avant l'expérimentation de télémétrie. 47

Figure 4 : Abondance relative (effectif total capturé pour une espèce exprimé en % de l'effectif total capturé) et biomasse estimée relative (biomasse totale estimée pour une espèce exprimée en % de la biomasse totale estimée), toutes stations (8 stations entre l'amont de la centrale du Bugey et son aval) et campagnes de 2009 (suivi saisonnier) confondues. CHA= chabot, TRF= truite fario, VAI= vairon, LOF= loche franche, BLN= blageon, HOT= hotu, GOU= goujon, CHE= chevaine, VAN= vandoise, SPI= spirlin, BAF= barbeau fluviatile, PER= perche commune, BRO= brochet, GAR= gardon, CMI= carpe miroir, ABL= ablette, BRB= brème bordelière, EPI= épinoche, ROT= rotengle et SIL= silure. D'après Roger *et al.* (2010). 48

Figure 5 : Evolution du nombre d'individus localisés et du nombre de positions enregistrées durant les 89 jours d'expérimentation. 49

Figure 6 : Exemples de déplacements réalisés durant une heure par quatre individus (A à D). L'identifiant de chaque individu (Période), l'espèce (ESP) et le nombre de positions utilisées pour construire le déplacement (N) sont mentionnés. Le polygone en gris illustre la limite en eau estimée à 720 $m^3.s^{-1}$. 50

Figure 7 : Evolution des proportions des huit espèces suivies au cours des 89 jours de l'expérimentation de télémétrie..... 51

Figure 8 : Répartition spatiale des positions enregistrées pour les trois espèces ciblées durant les 89 jours du suivi télémétrique. 51

Figure 9 : Variabilité de la probabilité de détection (a., b. et c., données chenal) et de l'erreur de positionnement (d. et e.) en fonction des variables environnementales ayant le plus d'incidence (d'après les résultats de P1). Notez que la variabilité de l'erreur de positionnement est donnée pour une seule variable environnementale et pour les données de chenal (d.) et de berges (e.). Les caractéristiques des combinaisons sont données dans le Tableau 1. 58

Figure 10 : Distribution spatiale des poissons du Bugey déterminée pour toutes les heures de suivi confondues. Les densités représentent la proportion du nombre d'heures de suivi total enregistrées pour tous les individus de la même espèce, durant laquelle les poissons étaient situés dans chacun des carrés de 10 m de côté. 67

Figure 11 : Localisation des carrés de 10 x 10 limitrophes ou se superposant aux limites en eau estimées à 150 et 720 $m^3.s^{-1}$. Les points verts illustrent toutes les positions enregistrées pour les 19 chevaines présentes à l'intérieur des carrés identifiés, soit 82 % du nombre total de positions enregistrées pour cette espèce. 68

Figure 12 : Distributions spécifiques générales d'utilisation (histogrammes gris), de disponibilité (histogrammes noirs) et de préférence (ligne pointillée) des 23 barbeaux, 19 chevaines et 11 silures. La profondeur, la vitesse et la température sont discrétisées en 7 classes, alors que le substrat est discrétisé en 5 classes. Les histogrammes sont exprimés en proportions (de 0 à 1, la somme des histogrammes faisant 1) et les valeurs de préférence sont normalisées à une valeur maximale de 1. 69

Figure 13 : Distribution des distances horaires parcourues par les trois espèces de poissons durant différentes combinaisons de phases de photopériode (A=aurore, J=jour, C=crépuscule, N=nuit) et de variation du débit (M=montant, D=descendant, S=statique). 70

Figure 14 : Distributions spécifiques d'utilisation (histogrammes gris), de disponibilité (histogrammes noirs) et de préférence (ligne pointillée) des 23 barbeaux, 19 chevaines et 11 silures estimées pour des heures de débit faible (< 210 $m^3.s^{-1}$) et fort (> 630 $m^3.s^{-1}$). Voir P2 pour plus de détail. 74

Figure 15 : Répartition spatiale des trois espèces de poissons dans le site du Bugey en fonction des deux conditions hydrologiques contrastées du débit. Les pourcentages indiqués dans chaque carré représentent le pourcentage temporel de présence des différents individus de chaque espèce dans chaque carré (la somme des pourcentages par carré fait 100 %). 75

Figure 16 : Proportions d'heures de présence des trois espèces de poissons dans la zone échauffée et non échauffée. La classe 'Alternative' correspond aux heures durant lesquelles les poissons étaient localisés dans les deux zones thermiques. 78

Figure 17 : Visualisation de la répartition spatiale de la valeur d'habitat hydraulique pour le barbeau, le chevaine et le silure, pour trois débits simulés (150, 350 et 750 $m^3.s^{-1}$) au droit du CNPE du Bugey (produit des indices d'habitat de la profondeur, de la vitesse et du substrat dominant issus des préférences générales obtenues dans P2). 79

Figure 18 : Distributions spécifiques des distances cumulées horaires et de l'intensité d'utilisation de l'espace en fonction de la localisation des poissons dans le panache thermique ou hors de ce panache. Toutes les distributions sont statistiquement différentes entre elles (Tests de Mann-Whitney, $p<0.001$) lorsqu'elles sont comparées en fonction de la localisation des poisson par rapport au panache thermique. 81

Figure 19 : Variabilité interindividuelle des préférences observées pour différentes variables environnementales chez 5 barbeaux, 5 silures et 7 chevaines sélectionnés car fournissant une

quantité importante de couples [heure de suivi-carré] (> 1000) dans le jeu de données (résultat issu de P2). 90

Figure 20 : Répartition spatiale des positions enregistrées pour trois barbeaux (3051, 3128 & 3170) durant les 89 jours du suivi télémétrique. 91

DEUXIÈME PARTIE: ARTICLES

✓ **P1** : Probability of detection and positioning error of a hydro acoustic telemetry system in a fast-flowing river: intrinsic and environmental determinants (2012). Julien Bergé, Hervé Capra, Hervé Pella, Tracey Steig, Michaël Ovidio, Élise Bultel & Nicolas Lamouroux. Fisheries Research 125-126 : 1-13.

✓ **P2** : Adaptations des préférences d'habitat des poissons en réponse à l'influence combinée de la photopériode, d'éclusées et d'effluents thermiques dans un grand fleuve aménagé. **Manuscrit en préparation** par Julien Bergé et réalisé en collaboration avec Hervé Capra, Michaël Ovidio, Hervé Pella, Éric McNeil & Nicolas Lamouroux.

✓ **P3** : Living with fish in a large river with heterogeneous flow and water temperature: an acoustic telemetry experiment. **Manuscrit en préparation**. Julien Bergé, Hervé Capra, Michaël Ovidio, Hervé Pella & Nicolas Lamouroux.

Organisation du mémoire et cadre du travail de thèse

En plus des trois articles réalisés durant cette thèse (**P1**, **P2** et **P3,** cf. la Deuxième partie du manuscrit), ce mémoire contient une synthèse de mon travail de thèse (Première partie du manuscrit) par laquelle j'ai essayé de décrire la démarche choisie pour comprendre les stratégies comportementales mises en place par les poissons du Rhône en fonction des variations artificielles de l'environnement.

En introduction, je décris brièvement le cadre et la problématique de la thèse qui m'amènent à la nécessité de m'intéresser aux réponses comportementales des poissons dans un milieu caractérisé par des variations artificielles du débit et de la température de l'eau.

Le chapitre 2 est consacré à des aspects méthodologiques me permettant de décrire brièvement le site d'étude, le matériel utilisé pour réaliser les études comportementales et l'échantillon piscicole étudié dans ce cadre.

Les chapitres suivants (3 & 4) reprennent les résultats principaux et des éléments de discussion des trois papiers de la thèse :

(1) La précision du système de télémétrie utilisé durant cette thèse et

(2) la répartition spatiale, les préférences d'habitat et les mouvements des poissons en fonction de la photopériode, des valeurs du débit et de la température de l'eau.

Enfin, dans un dernier chapitre, je terminerai ce manuscrit par une conclusion et les perspectives de ce travail de thèse.

En Annexe, je détaille entre autre des aspects méthodologiques qui ne sont pas développés dans la synthèse par souci de concision. Je décris notamment les caractéristiques et le fonctionnement du Rhône et du site d'étude, les caractéristiques techniques et le fonctionnement du système de télémétrie utilisé ou encore les caractéristiques biométriques des poissons étudiés.

Ma thèse a été réalisée au laboratoire DYNAM d'Irstea (Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture, anciennement Cemagref) de Lyon et a été cofinancée par la Direction Générale d'Irstea, l'Agence de l'Eau RMC, Electricité De France (EDF) et l'Union Européenne/FEDER.

Irstea est un des acteurs du projet « Etude Thermique Globale Rhône » (EDF et partenaires) qui s'intéresse en premier lieu à l'état thermique du fleuve Rhône et de ses affluents, mais aussi à l'influence des rejets de centrales nucléaires sur les processus thermiques de la rivière et ses communautés aquatiques. Ce projet se décline en plusieurs phases successives dont la dernière en date (la phase 4 initiée en 2008) s'intéresse plus précisément à l' « impact thermique et hydrologique sur les milieux et sur les communautés d'organismes vivants ». C'est précisément la dernière phase de ce projet multi-acteurs qui a initié mon travail de thèse et qui a pour objectif principal la compréhension de l'influence des variations de l'environnement sur les réponses comportementales des poissons du Rhône. Cette étude a été réalisée dans un site atelier unique, le site du Bugey, qui présente une variabilité combinée de ses régimes hydrologiques et thermiques, et qui m'a donc permis d'appréhender l'objectif principal de la thèse dans le cadre de la phase 4 de l'Etude Thermique Globale Rhône.

PREMIÈRE PARTIE : SYNTHÈSE

CHAPITRE 1

INTRODUCTION

1. Introduction

1.1. Contexte de la thèse

Dans leur grand nombre, les grands cours d'eau européens sont altérés par les activités anthropiques (Dynesius et Nilsson 1994; Dudgeon *et al.* 2006). Parmi les grands types d'altérations observées dans les cours d'eau, nous pouvons citer celles chimiques observées à l'aval de zones urbaines (par exemple une forte concentration en nutriments) (Miserendino *et al.* 2008) ou encore celles biologiques avec l'introduction d'espèces exotiques (Moyle et Light 1996; Parker *et al.* 1999; Didham *et al.* 2007).

Les aménagements des cours d'eau sont en partie à l'origine des altérations physiques et peuvent avoir pour conséquences principales la fragmentation du linéaire de l'hydrosystème (Dynesius et Nilsson 1994; Fruget et Dessaix 2003; Fullerton *et al.* 2010), la modification des régimes hydrologiques (Vehanen *et al.* 2000; Murchie *et al.* 2008; Poff et Zimmerman 2010; García *et al.* 2011) ou encore le réchauffement local de la température de l'eau (Cooke et Schreer 2003; Contador 2005). Ces altérations sont souvent qualifiées comme de grands perturbateurs des organismes aquatiques (Bunn et Arthington 2002; Fruget et Dessaix 2003; Lake 2003; Coleman *et al.* 2008; Denda *et al.* 2008; Olden et Naiman 2010; Poff et Zimmerman 2010; García *et al.* 2011), puisqu'elles entraînent inévitablement des variations spatio-temporelles de l'habitat physique.

En conséquence, pour mettre en œuvre des plans de gestion de la ressource en eau adaptés dans le but de réduire l'importance de l'influence des aménagements sur les hydrosystèmes touchés, il est devenu nécessaire de caractériser les régimes hydrologiques et thermiques ainsi que l'influence réelle de leurs changements sur l'habitat et les communautés aquatiques (Dynesius et Nilsson 1994; Sparks 1995; Richter *et al.* 1996; Olden et Naiman 2010).

Dans ce contexte, l'objectif principal de cette thèse est de comprendre la manière dont les poissons d'un grand fleuve aménagé réagissent aux changements rapides et contrastés de l'environnement, en nous intéressant tout particulièrement à la relation habitat-poisson. De plus et afin de caractériser la réelle incidence des changements environnementaux sur les poissons, nous avons voulu comprendre s'ils sont capables, dans ce contexte environnemental, d'adapter leur comportement et leur utilisation des habitats afin de limiter l'influence de ces changements sur leur manière d'exploiter le milieu. C'est dans cette optique que nous avons étudié les stratégies comportementales mises en place par les poissons dans le fleuve Rhône, fleuve

aménagé, à l'aide d'un système de télémétrie acoustique haute résolution dont la précision et le fonctionnement ont été préalablement étudiés afin de déterminer la qualité des données écologiques obtenues durant la thèse.

1.2. Étude des réponses comportementales des poissons pour comprendre l'importance de la variabilité environnementale

1.2.1. Pourquoi étudier les poissons ?

De par leur sensibilité aux changements environnementaux, les poissons sont de bons marqueurs de la qualité des eaux (Lawrence et Williams 1991; Miserendino *et al.* 2008; Balcombe et Arthington 2009; Teresa *et al.* 2011) et des indicateurs robustes et incontournables de l'état de santé des rivières (Roux *et al.* 1993; Harris 1995; Norris et Thoms 1999; Weber *et al.* 2007).

De nombreuses variables environnementales influencent les réponses écologiques des poissons qui peuvent être appréhendées à des échelles d'études variées, allant de la communauté (richesse spécifique, abondance, structure démographique) (Karr 1999) à l'individu (comportement, réponses physiologiques et cellulaires) (Girard 1998; Schreer et Cooke 2002).

En particulier, les poissons sont très sensibles aux variations de débit (Tyus *et al.* 2000; Brenden *et al.* 2006; Jeffres *et al.* 2006) qui peuvent aussi avoir un effet important sur leur déplacement ou sur leur sélection des habitats. Concernant le mouvement, il a été montré que certaines espèces étaient plus mobiles lors des montées de débit, ce afin d'accéder à des ressources trophiques inaccessibles à bas débit. Ceci est le cas pour le silure (*Silurus glanis*) qui a tendance à augmenter ses mouvements en été (distance parcourue multipliée par cinq pour un débit passant de ~ 0 à 50 $m^3.s^{-1}$) pour accéder à ses proies (Slavik *et al.* 2007). A l'inverse, certaines espèces comme le chevaine (*Squalius cephalus*) sont faiblement impactées par les variations de débit étant donné leur caractère ubiquiste (Allouche *et al.* 1999). L'absence de corrélation entre le débit et le mouvement est aussi observée pour d'autres cyprinidés comme le barbeau (*Barbus barbus*) ou la brème (*Abramis brama*) (Langford 1981; Baras et Cherry 1990). Concernant l'utilisation de l'habitat, plusieurs auteurs ont rapporté un effet de la valeur du débit, avec un ajustement des positions individuelles lors des changements de conditions hydrauliques. Ainsi, Brenden *et al.* (2006) ont montré une forte corrélation entre le débit et la sélection des habitats, avec une sélection importante des berges par les maskinongés (*Esox masquinongy*) lors des augmentations de débit suggérant une recherche de refuge hydraulique.

En parallèle du débit, la température de l'eau est aussi une variable environnementale pouvant modifier les réponses écologiques des poissons puisque les régimes thermiques influencent leurs déplacements, la maturation des œufs, la ponte ou encore la résistance aux parasites et aux polluants (Fry 1971; Sandstrom *et al.* 1995). Par exemple, les poissons montrent des activités dépendantes des saisons, avec une tendance à limiter leurs déplacements pendant l'hiver et à l'augmenter en été. Ce comportement a notamment été observé chez le chevaine qui présente des déplacements <150 m en hiver contre > 1200 m en été (Allouche *et al.* 1999).

Enfin, la photopériode modifie aussi les réponses écologiques des poissons (au niveau du mouvement, du comportement) puisqu'elle favorise l'accomplissement de certaines fonctions vitales indispensables à la survie des individus tels que la prédation (Metcalfe *et al.* 1999), l'évitement (comportements inter spécifiques) (Bourke *et al.* 1996; Tyus *et al.* 2000) ou encore la reproduction (nécessité physiologique de la luminosité) (Maitra *et al.* 2006). Par exemple, lors des phases de la photopériode qui initient la prédation des silures (principalement la nuit), les déplacements horaires peuvent être multipliés par 10 la nuit chez cette espèce (Carol *et al.* 2007).

Etant donné la sensibilité des poissons aux modifications de l'environnement, il apparaît indispensable de s'intéresser à leurs réponses dans les milieux changeants présentant des variations artificielles fréquentes et contrastées du débit et/ou de la température de l'eau en parallèle des phases de la photopériode. Les poissons sont en effet susceptibles d'exprimer des réponses écologiques renseignant le degré d'impact de ces variations sur l'état de santé de l'hydrosystème.

1.2.2. L'importance de l'étude de la relation habitat-poisson

1.2.2.1. Pourquoi étudier la relation habitat-poisson ?

Les habitats sont des éléments spatio-temporels primordiaux dans la vie des poissons, puisqu'ils correspondent aux caractéristiques physico-chimiques et biologiques d'un lieu constituant l'environnement journalier d'un organisme aquatique (Milner *et al.* 1985). Les habitats permettent la réalisation des fonctions vitales des individus telles que la nutrition, le repos ou la reproduction (Magoulick et Kobza 2003; Aarts *et al.* 2004; Pander et Geist 2010; Marchildon *et al.* 2011) et assurent aussi le rôle de refuges et/ou abris lors des variations rapides des conditions physiques de l'hydrosystème (Vehanen *et al.* 2000; Magoulick et Kobza 2003).

La distribution spatio-temporelle des habitats piscicoles et donc la disponibilité de ceux-ci pour les poissons (Southwood 1977; Kramer *et al.* 1997), est connue pour être en partie dépendante de la valeur du débit (Aarts *et al.* 2004; Scruton *et al.* 2008; van de Wolfshaar *et al.* 2010; Mueller *et al.* 2011) et de la température de l'eau (Neill 1979; Cooke *et al.* 2004). De ce fait, les variations hydrologiques et thermiques artificielles modifient nettement la vie des poissons qui peuvent avoir des difficultés à correctement exploiter le milieu (Schreer et Cooke 2002; Cooke et Schreer 2003; García *et al.* 2011; Young *et al.* 2011) ; ce notamment pour les jeunes stades (alevins et juvéniles) qui ont des tolérances physiologiques plus limitées que les adultes (Ojanguren et Brana 2000; Vehanen *et al.* 2000; Korman *et al.* 2011). Ce constat est d'autant plus vrai dans les rivières aménagées qui présentent des variations rapides (journalières voire infra-journalières) et contrastées des valeurs de débit et/ou de la température de l'eau, et où la distribution spatio-temporelle des habitats peut fortement varier (Torgersen *et al.* 1999; Schreer et Cooke 2002; Mueller *et al.* 2011).

Dans une démarche de compréhension de l'influence des variations artificielles de l'environnement sur les populations piscicoles, il est donc incontournable de s'intéresser aux relations habitat-poisson, puisque ces relations font le lien entre la dynamique spatio-temporelle de variation du milieu et la vie des poissons.

De plus, de récents travaux ont montré la nécessité de comprendre l'influence combinée de variables environnementales clé, comme le débit et la température, sur les réponses comportementales des poissons (Lessard et Hayes 2003; Olden et Naiman 2010). En effet, est maintenant reconnue l'importance de la prise en compte de facteurs en plus du débit (comme la nourriture, la qualité de l'eau, la nature des abris ou encore la température) afin de mieux décrire la relation habitat-poisson (Cooke *et al.* 2004; Kuliskova *et al.* 2009; Pander et Geist 2010; Nunn *et al.* 2011). En conséquence et afin de mieux comprendre l'importance de la variabilité environnementale sur la relation habitat-poisson, il sera important de décrire au mieux l'influence synergique des variables environnementales sur les réponses des poissons.

1.2.2.2. Comment étudier la relation habitat-poisson ?

L'étude des réponses écologiques des poissons à des modifications du milieu peut être réalisée à l'échelle de l'individu, qui permet d'apporter des informations écologiques (par exemple sa capacité de reproduction) qui ne sont pas toujours appréhendables à des échelles d'études supérieures (e.g. populations, communautés), mais qui sont souvent la cause de

réponses plus grossières observées à des échelles temporelles et spatiales plus importantes (Pickett *et al.* 1989). En effet, d'après Pickett *et al.* (1989), chaque niveau d'étude des réponses écologiques des poissons à des perturbations apportent une vision limitée de ces réponses (et donc une compréhension incomplète de l'effet des changements environnementaux) qui sont toutes inter connectées entre elles avec une dépendance des réponses des niveaux supérieures aux réponses des niveaux inférieurs.

L'étude du comportement des poissons permet de traduire la relation entre les habitats et les individus, puisqu'il existe une relation étroite entre la perception des stimuli environnementaux (i.e. des signaux évocateurs d'une modification de l'environnement telle qu'une variation de la vitesse) et les réponses comportementales des poissons (Figure 1). En effet, le comportement est la partie de l'activité individuelle qui se manifeste rapidement à un observateur et qui peut être décrit comme l'ensemble des actions et réactions (mouvements, modifications physiologiques, etc.) d'un individu dans une situation donnée (Altmann 1974). Il est donc le premier niveau écologique observable permettant de traduire les premières réactions des poissons aux variations de l'environnement (Slobodkin et Rapoport 1974; Scott et Sloman 2004) (Figure 1).

La compréhension de la relation habitat-poisson peut donc passer par l'étude des réponses comportementales des individus puisqu'elles sont capables de traduire l'importance de la variabilité des habitats pour les poissons évoluant dans les milieux changeants rapidement et de manière contrastée.

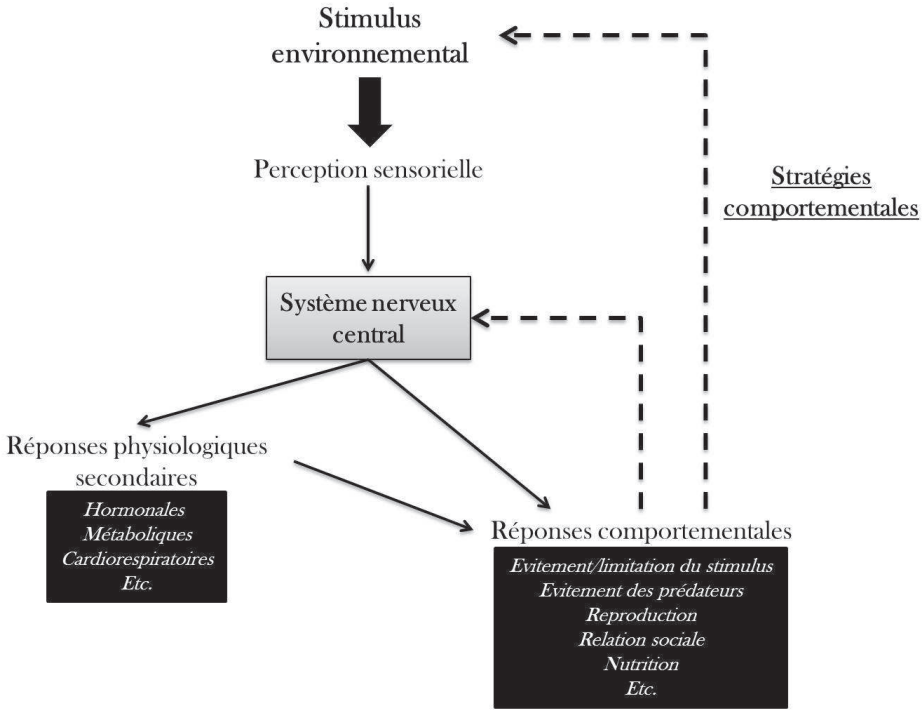


Figure 1 : Beaucoup de facteurs physiologiques et environnementaux influent sur la performance du comportement des poissons. Après que des stimuli environnementaux appropriés ont été perçus, l'information sensorielle est généralement intégrée par le système nerveux central et des réactions physiologiques secondaires peuvent en découler. Les changements au niveau du système nerveux central et les réponses physiologiques secondaires peuvent ainsi déterminer, ensemble, des réponses comportementales aux stimuli détectés. Ces réponses comportementales peuvent alors avoir un effet rétroactif sur les processus physiologiques mis en place ou directement afin de limiter l'importance des stimuli sur l'individu : on parle alors de stratégies comportementales. Modifié d'après Scott et Sloman 2004.

1.2.3. Stratégies comportementales et méthodes d'étude

1.2.3.1. Les stratégies comportementales et leurs descripteurs

Dans un contexte environnemental d'altération des habitats (en termes de qualité et de répartition spatio-temporelle), les poissons peuvent mettre en place des stratégies comportementales (Bunn et Arthington 2002) qui correspondent à des ajustements continus de l'utilisation de l'espace en réponse aux variations artificielles de l'environnement (sélection des habitats adéquats par exemple, Figure 1). En effet, ces stratégies leur permettent de limiter l'influence des variations sur leur survie en optimisant l'utilisation des habitats disponibles (Kramer *et al.* 1997; Cooke *et al.* 2004; Lapointe *et al.* 2010). Ainsi, dans des milieux présentant des variations hydrologiques et thermiques artificielles, les poissons sont susceptibles de présenter des réponses comportementales dépendantes de la nature des variations, de leurs amplitudes et de leurs fréquences (Southwood 1977; Kramer *et al.* 1997).

En fonction des stratégies mises en place et de leurs efficacités pour l'individu, l'influence réelle des variations de l'environnement sur l'individu est donc variable. En conséquence, dans

une démarche de compréhension de la réelle incidence des changements environnementaux sur les poissons, la qualification/quantification des stratégies comportementales mises en place et de leur importance pour les poissons est donc indispensable.

Chez les poissons, les stratégies comportementales se matérialisent entre autres par des modifications (1) de leurs localisations dans le milieu, (2) de leurs déplacements et (3) de leurs sélection/utilisation des habitats (Kramer *et al.* 1997). Ainsi, la distribution spatiale des individus, le mouvement et les préférences d'habitat sont des descripteurs potentiels des stratégies comportementales mises en place.

La distribution spatiale traduit l'intensité, la préférence et la fréquence d'utilisation par les poissons de certaines zones du milieu. Elle résulte de phénomènes d'attrait ou d'évitement, eux-mêmes déterminés par les caractéristiques physiques des habitats disponibles (Minns *et al.* 1978; Cooke *et al.* 2004; Butler et Wahl 2010; Pander et Geist 2010).

Le mouvement est un processus qui permet aux poissons de satisfaire leurs besoins en certaines ressources (e.g. des habitats favorables pour la survie et la croissance) dans des environnements spatialement et temporellement variables (Schlosser et Angermeier 1995; Railsback *et al.* 1999; Fausch *et al.* 2002; Gowan et Fausch 2002; Albanese *et al.* 2004).

Enfin, les poissons ont des préférences marquées pour les variables locales de l'habitat telles que la vitesse, la profondeur de l'eau, la rugosité ou encore les contraintes de cisaillement (Bovee 1986; Jowett et Richardson 1995; Jowett 1997; Lamouroux *et al.* 1999). En conséquence, les préférences d'habitat conditionnent les mouvements et la distribution spatiale des poissons qui recherchent et sélectionnent les habitats de manière à évoluer dans des zones présentant des conditions abiotiques en accord avec leurs préférences et leurs exigences vitales (Kramer *et al.* 1997). Les préférences d'habitat sont variables dans le temps et dans l'espace puisque les poissons ont besoin d'habitats variés pour réaliser leurs fonctions vitales (Schlosser et Angermeier 1995; Le Pichon *et al.* 2006). Par exemple les barbeaux utilisent des zones rapides et peu profondes pour se nourrir d'invertébrés benthiques au crépuscule, alors qu'ils se retirent en zones plus profondes et peu courantes le reste du temps afin de se reposer (Baras 1997). De plus, comme les variations du débit et de la température de l'eau modifient la disponibilité en habitats et leur accessibilité pour les poissons, les poissons ne peuvent pas toujours évoluer dans des zones en accord avec leurs préférences. Par exemple, les poissons sont capables d'utiliser des vitesses sub-optimales par rapport à leurs préférences normales durant des périodes de débit élevé (Jowett et Richardson 1994), ou encore de faire des incursions pour un temps limité dans des zones de température supérieure à leur *preferendum* thermique final (Schreer et Cooke

2002). Ainsi, il est probable que les variations environnementales entraînent une variabilité dans les préférences d'habitat qui permettrait aux poissons de tirer parti des conditions environnementales subies.

Dans les milieux présentant des variations artificielles de leurs régimes hydrologiques et thermiques, les poissons sont donc susceptibles de répondre aux variations de l'environnement en modifiant leur répartition spatiale, leur mouvement et leurs préférences d'habitat, qui permettent dès lors d'appréhender les stratégies comportementales mises en place.

1.2.3.2. Comment estimer les descripteurs des stratégies comportementales ?

Pour estimer ces descripteurs durant les variations de l'environnement, la connaissance combinée de la localisation des poissons dans le milieu et des caractéristiques des habitats physiques utilisés par ces derniers est indispensable. Traditionnellement, ces descripteurs sont estimés à partir de données ponctuelles (d'un point de vue spatial et temporel) puisque l'association entre la localisation des poissons et les habitats est généralement déterminée par la détection (visuelle ou par la télémétrie) ou la collecte (pêche électrique et autre engin de capture) de poissons et par la mesure de variables d'habitat à l'endroit de la localisation/capture (Sheldon 2011; Teresa *et al.* 2011; Wagner et Wahl 2011). Dans les milieux présentant des variations artificielles du débit ou de la température, ces stratégies d'échantillonnage ne permettent pas de caractériser les descripteurs dans toutes les situations de variations de l'environnement, étant donné la fréquence d'occurrence des variations ou encore la lourdeur des expérimentations à mettre en place (pêche et caractérisation des habitats). De ce fait, les descripteurs comportementaux estimés sont souvent une image incomplète des réponses comportementales des poissons, et il apparaît donc important d'enregistrer en continu la localisation des poissons et les caractéristiques abiotiques associées.

Il existe plusieurs techniques permettant de localiser les individus *in situ*, avec leurs avantages et inconvénients (Tableau 1). L'observation directe du comportement est la technique la plus simple à mettre en place, mais ne permet pas de réaliser des suivis en continue à cause des besoins logistiques conséquents (nombre de personnes et temps de travail principalement). Plus souvent utilisés, les systèmes passifs (qui ne fonctionnent que lorsque la marque implantée est interrogée par un lecteur actif) pallient en partie les faiblesses de l'observation directe en permettant l'acquisition, de manière autonome, d'une grande quantité d'information et ce à faible coût. Néanmoins ces systèmes ont des portées de détection très limités et sont donc

difficilement utilisables en grand cours d'eau. Plus récents et parmi les outils les plus sophistiqués, les systèmes de télémétrie acoustique (systèmes actifs car l'émetteur implanté émet un signal acoustique capté par des récepteurs) permettent d'enregistrer en continu les positions d'un grand nombre de poissons avec une précision inférieure au mètre et à un pas de temps inférieur à la seconde. La télémétrie acoustique est donc un choix méthodologique idéal pour répondre à nos interrogations sur les stratégies comportementales mises en place par les poissons en milieux fluctuant rapidement et de manière contrastée. Ces systèmes donnent de bons résultats dans les milieux hydrologiquement peu variables (comme en lacs par exemple, Cooke *et al.* 2005), mais malheureusement présentent des limites de fonctionnement en grands cours d'eau (Juell et Westerberg 1993; Wahlberg *et al.* 2001) à cause de variables intrinsèques (immobilité des récepteurs acoustiques, bruits ambiants) elles-mêmes dépendantes des conditions d'écoulement, de la topographie ou encore de la granulométrie de la rivière (e.g. substrat grossier). En conséquence et afin de connaître la qualité des données de positionnement issues du fonctionnement de ces systèmes en grands cours d'eau, les limites de ces derniers doivent être connues et quantifiées avant toute étude sur le comportement (Juell et Westerberg 1993; Kell *et al.* 1994).

La connaissance des caractéristiques des habitats physiques utilisés par les poissons durant la manifestation des variations environnementales, implique l'utilisation d'outils de description capables de renseigner dans n'importe quelles situations hydrologiques et thermiques les conditions abiotiques locales. La modélisation hydrodynamique est une solution méthodologique permettant cette description dynamique (Shen et Diplas 2010; van de Wolfshaar *et al.* 2010; Wheaton *et al.* 2010; Marchildon *et al.* 2011). Elle permet de connaître en tout point d'un site d'étude les valeurs des variables d'habitat en fonction du débit de la rivière.

Dans le cadre de cette thèse, l'avancée méthodologique innovante est donc le couplage d'un système de télémétrie acoustique haute résolution avec un modèle hydrodynamique 2D (haute résolution également) dans le but de préciser la relation habitat-poisson et décrire les stratégies comportementales des poissons à travers l'étude des trois descripteurs comportementaux estimés à partir de données de position enregistrées en continu.

Tableau 1 : Techniques d'étude du mouvement. Les exemples et les références ne sont pas exhaustifs.

Technique	Fonctionnement	Informations recueillies	Avantages	Inconvénients	Milieu	Classes ou Familles ou Espèces étudiées	Références
Plongée et observation directe	Observation *in situ* des individus	Localisation, caractéristiques des habitats utilisés, identification de l'espèce, taille, effectif	Coût très faible, équipe réduite	Fréquence d'observation limitée, représentativité des mesures, subjectivité des mesures, recherche active des poissons	Rivières, rivière en forêt tropicale, lac	Cichlidés, truite arc-en-ciel, truite commune, apron du Rhône, Cyprinidés, Amphibiens, Reptiles	Danancher *et al.* 2007; Hayes & Price 2007; Sheldon 2011; Teresa *et al.* 2011; Thompson *et al.* 2011
PIT (Passive Integrated Transponder) Tag --> **système passif**	Emission d'un signal d'identification lorsque le PIT est interrogé par un lecteur actif	Survie de passage de barrage, mouvement entre point de passage, comportement, taux de croissance quand recapture, mortalité	Durée de vie des PIT, coût des PIT, effectif suivi important, taille des PIT (juvéniles marquables)	Portée de réception des PIT, probabilité de détection en milieu profond	Tous les milieux	Saumon (adultes et juvéniles), omble chevalier, apron du Rhône, écureuil, Amphibiens, souris, chauve-souris, loutres	Thomas *et al.* 1987; Barnard 1989; Rao & Edmondson 1990; Schooley *et al.* 1993; Brännäs *et al.* 1994; Donnelly *et al.* 1994; Steig *et al.* 2005; Danancher *et al.* 2007
Radio-télémétrie--> **système actif**	Réception d'un signal radio émis par un émetteur implanté sur ou dans un individu	Localisation et identification de l'individu	Portée d'écoute, coût du matériel, possibilité de capter un signal dans l'eau et dans l'air	Chirurgie, fréquence des observations si système non autonome, précision des mesures	Tous les milieux hors hydrosystème salin	Poissons, Mammifères, Oiseaux, Reptiles	Aldridge & Brigham 1988; Warnock & Warnock 1993; Ovidio & Philippart 2002 ; Roe & Georges 2007; Wagner & Wahl 2011
Télémétrie acoustique--> **système actif**	Réception d'un signal acoustique émis par un émetteur. Le signal peut être émis dans les ultrasons	Localisation et identification de l'individu	Automatisme des mesures pour les nouvelles générations, précision des mesures	Signal capté uniquement dans l'eau, portée du signal diminuée si utilisation d'ultrasons, coût du matériel, chirurgie	Rivière, océan, estuaire	Poissons d'eau douce et marins, Mammifères marins	Wahlberg *et al.* 2001; Semmens 2008; Schaefer & Fuller 2010; Weiland *et al.* 2011
Couplage radio et acoustique		Localisation et identification de l'individu	Complémentarité des avantages des deux techniques, limitant les inconvénients précédemment listés hormis le prix		Milieux aquatiques	Esturgeon, plongeur	O'Dor *et al.* 1998; Trested *et al.* 2011

1.3. Objectifs de la thèse et hypothèses de travail

Le but de ma thèse est donc de comprendre les stratégies comportementales mises en place par les poissons vivant dans un grand cours d'eau présentant des variations rapides et contrastées de son hydrologie et de la thermie, de manière à rendre compte de l'importance de la variabilité environnementale pour les poissons. Etant donné que la photopériode est une variable naturelle capable d'ajuster les réponses comportementales des poissons et qu'elle est susceptible d'interférer avec les réponses issues des variations hydrologiques et thermiques, cette variable doit donc être étudiée en parallèle de l'influence du débit et de la température de l'eau sur le comportement des poissons.

Pour ce faire, mon premier objectif de thèse a été de récolter des données sur le comportement des poissons exprimé durant différents scénarii de variations environnementales, grâce à la mise en place d'une expérimentation de télémétrie acoustique durant l'été 2009 dans un site d'étude connu grâce à un suivi hydrobiologique (suivi de 30 ans par Irstea de Lyon) et grâce à un modèle hydrodynamique développé avant le début de la thèse (et validé en cours de thèse). Ainsi, l'enregistrement du mouvement individuel des poissons s'accompagne d'une caractérisation hydraulique et thermique des habitats utilisés.

Etant donné les limites de fonctionnement de la télémétrie acoustique en grand cours d'eau (§ 1.2.3.2) ainsi que les conditions hydrologiques et thermiques locales enregistrées dans le Rhône durant les différentes expérimentations de ma thèse (cf. Annexe II), je suppose que le système de télémétrie utilisé est susceptible de présenter une variabilité spatiale de la localisation des signaux acoustiques et de la qualité de ces localisations (i.e. l'incertitude de la mesure des positions). Afin de m'assurer d'utiliser des données de positions me permettant de comprendre les relations habitat-poisson à l'échelle du micro habitat, mon second objectif de thèse a donc consisté en (1) la compréhension des limites de fonctionnement du système de télémétrie utilisé et (2) la quantification de la précision des mesures de position issues de son fonctionnement. Ceci est le sujet de mon premier article de thèse (**P1**).

Dans le cadre de la compréhension des stratégies comportementales mises en place par les poissons (objectif 3), je me suis intéressé aux réponses comportementales de ces derniers en fonction de la variabilité de l'environnement. J'ai étudié tout particulièrement la variabilité des trois descripteurs de ces réponses que sont la distribution spatiale, les préférences d'habitats et le

mouvement individuel. Ces trois descripteurs sont le sujet des articles 2 (**P2**, distribution spatiale et préférences d'habitat) et 3 (**P3**, distribution spatiale et mouvement) de la thèse.

Nous avons pu voir dans le § 1.2.1 que les poissons sont des organismes très sensibles aux conditions environnementales, notamment aux conditions hydrologiques, thermiques et lumineuses. Le Rhône étant un fleuve soumis à des variations artificielles fréquentes et contrastées du débit et de la température de l'eau, j'envisage donc plusieurs hypothèses de travail concernant les réponses comportementales des poissons du Rhône.

Tout d'abord, je présume que la température de l'eau conditionne en premier lieu la distribution spatiale des poissons et ce en fonction de leurs exigences physiologiques. Ainsi, les espèces thermophiles sont susceptibles d'exploiter principalement les habitats situés dans les zones échauffées, alors que les espèces rhéophiles plus sensibles auront tendance à les éviter. Cette hypothèse sous-entend donc une limitation du nombre d'habitat piscicole spécifiques dans les milieux caractérisés par une hétérogénéité thermique.

De la même manière, je suppose que la distribution spatiale des poissons est fortement dépendante des caractéristiques hydrauliques des habitats disponibles et ce en fonction des préférences d'habitat spécifiques. Ainsi, les espèces faiblement rhéophiles sont susceptibles d'utiliser les habitats peu courants et protégés des conditions d'écoulement trop importantes. Pour ces espèces, je présume que les heures de débit élevé peuvent entrainer une utilisation importante de refuges hydrauliques comme les zones de berge (Schiemer *et al.* 2001; Pander et Geist 2010) au détriment du chenal. A l'inverse, les espèces rhéophiles sont susceptibles de pouvoir tirer parti de ces débits élevés.

Connaissant l'influence marquée de la photopériode dans l'initiation de certaines fonctions vitales journalières (§ 1.2.1), je suppose que les déplacements des individus sont principalement déterminés par les phases nycthémérales. Ainsi, les espèces nocturnes sont susceptibles de présenter des déplacements plus importants la nuit, à l'inverse des espèces se nourrissant au profit d'une luminosité plus importante (espèces diurnes) ou changeante (espèces sensibles aux heures d'aurore et/ou de crépuscule).

Enfin, il est probable que les poissons du Rhône aient mis en place des stratégies d'utilisation de l'espace pour exploiter au mieux les habitats disponibles. Ainsi durant certaines conditions environnementales ne permettant pas aux poissons de pleinement réaliser leurs activités (e.g. lors des débits extrêmes durant les heures de nutrition ou de repos), je suppose que les poissons sont capables d'ajuster leur préférence d'habitat (et donc leur distribution spatiale) de manière à trouver le meilleur compromis entre la réalisation des fonctions vitales et la limitation des contraintes. En lien avec les préférences, des mouvements initiés dans différents scenarii de

combinaisons environnementales (photopériode x débit) permettant aux poissons d'utiliser les habitats optimaux sont donc envisagés.

CHAPITRE 2

UN ÉCHANTILLON PISICOLE ÉTUDIÉ DANS UN SITE ATELIER À L'AIDE D'UN SYSTÈME DE TÉLÉMÉTRIE ACOUSTIQUE

2. Un échantillon piscicole étudié dans un site atelier à l'aide d'un système de télémétrie acoustique

Mon expérimentation de thèse s'est déroulée dans un secteur atelier du Rhône (voir l'Annexe II pour une description des caractéristiques du Rhône et de son fonctionnement), le site du Bugey, puisqu'il présente des modifications rapides et contrastées de l'environnement et qu'il est le sujet d'un suivi hydrobiologique réalisé par Irstea de Lyon depuis 1979. Un modèle hydrodynamique 2D a aussi été développé au niveau du site du Bugey, de manière à avoir une connaissance précise des conditions abiotiques présentes dans ce site en fonction des valeurs du débit. Ce modèle hydrodynamique était un travail préalable à la thèse indispensable car il est le seul outil actuel capable de caractériser les habitats utilisés par les poissons durant les conditions environnementales variables et contrastées observées dans le site d'étude. Par souci de concision, ce modèle est décrit en Annexe II § 1.2.

Durant le printemps 2009, un système de télémétrie acoustique a été installé dans le site du Bugey, de manière à suivre le déplacement de poissons durant différentes conditions environnementales. Pour ce faire, une campagne de pêche et de marquage de poissons a été réalisée une semaine avant le début d'un suivi télémétrique des déplacements qui a duré 89 jours (entre le 3 juillet et le 29 septembre 2009). Dans ce chapitre, le site du Bugey, le système de télémétrie utilisé et l'échantillon piscicole suivi sont décrits. Des éléments supplémentaires sont présentés dans différentes parties des Annexes II à IV, mentionnées tout au long du chapitre.

2.1. Le site du Bugey

Le site d'étude du Bugey est un secteur du fleuve Rhône (Figure 2.A.) qui se situe à 44 km en amont de la confluence avec la Saône, dans le département de l'Ain (45° 47' N; 5° 16' E). Il est situé à 10 km en amont de la confluence avec la rivière Ain (Figure 2.B.), dans un segment non court-circuité pour l'hydroélectricité (35 km) situé entre les barrages de Sault-Brénaz et Jons. Le site du Bugey est situé au droit de la centrale nucléaire du Bugey, elle-même située en rive droite (Figure 2.B.) et représente un secteur de 1730 m de long pour 156 m de large en moyenne (σ=32.4 m; min=113.1 m; max=235.7 m). À un débit de 473 $m^3.s^{-1}$ (débit moyen de 2009), sa surface en eau totale est de 270 273 m². Le site du Bugey présente une bathymétrie et une répartition spatiale du substrat complexes (décrites en Annexe II § 1.2) offrant ainsi une mosaïque d'habitats intéressante pour les espèces aquatiques.

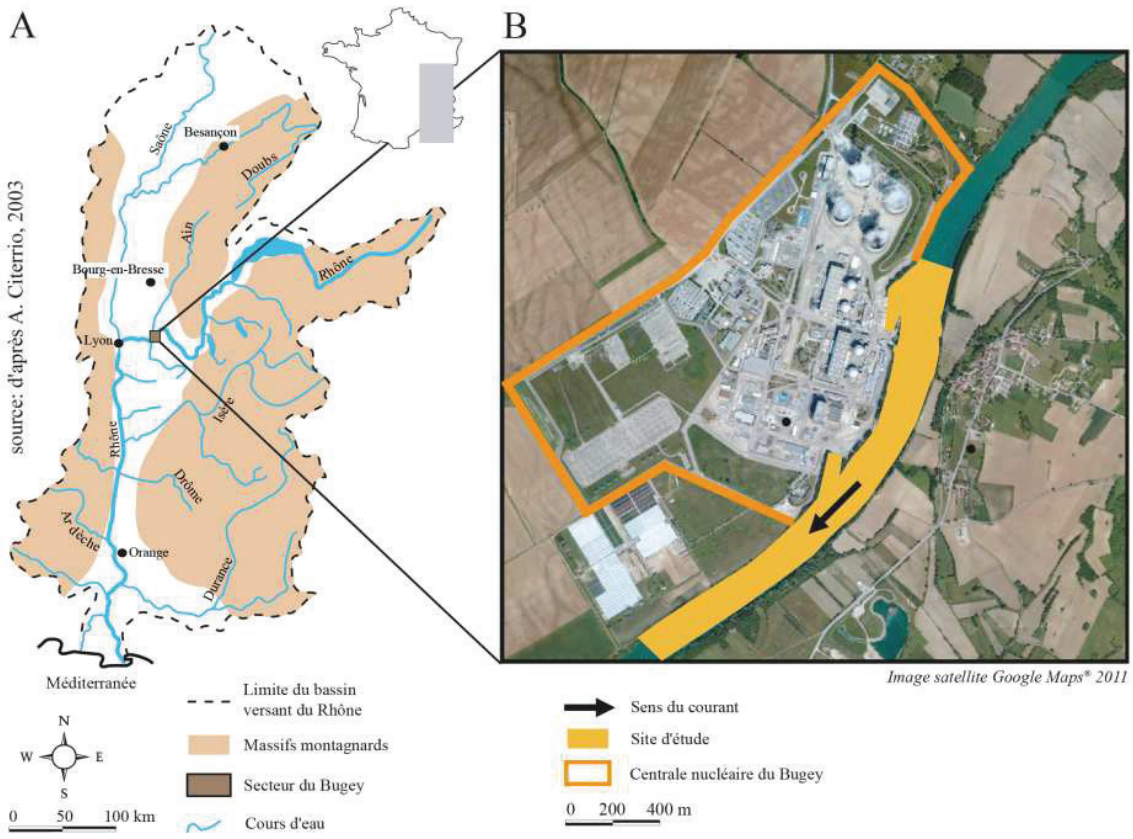


Figure 2 : Le site d'étude localisé à l'échelle du bassin versant du Rhône (A) et à l'échelle du tronçon (B).

Les caractéristiques hydrodynamiques du Rhône font de ce fleuve un très bon fournisseur d'énergie via l'installation de multiples barrages tout le long de son linéaire (Annexe II § 1.1). Ces aménagements ont considérablement modifié les régimes hydrologiques du fleuve (Vivian 1989; Bravard *et al.* 1992; Olivier *et al.* 2009), ayant des répercutions locales importantes. Au niveau du site du Bugey, les variations hydrologiques peuvent s'apparenter à des éclusées, même si une pré-étude basée sur l'amplitude et la fréquence des variations du débit a montré que seules 46% des baisses de débits s'apparentaient réellement à des éclusées (Capra *et al.* 2008a). Une variation hydrologique quotidienne type est caractérisée par (1) une augmentation matinale rapide du débit à partir d'un débit faible, (2) suivie d'un débit élevé le jour qui atteint souvent (3) une valeur maximale au début du crépuscule et qui (4) redescend rapidement au début de la nuit pour atteindre une valeur minimale quelques heures avant l'aurore. Durant l'expérimentation, le débit a varié de 142 à 725 $m^3.s^{-1}$ (hydrogramme présenté en Annexe II § 2) et la variation horaire maximale allait de -62 $m^3.s^{-1}$ (baisse de débit) à +79 $m^3.s^{-1}$ (augmentation du débit). Les éclusées modifient les conditions d'écoulement, puisque la profondeur moyenne du site passe de 1.6 (à 150 $m^3.s^{-1}$) à 3.8 m (à 750 $m^3.s^{-1}$) et la vitesse moyenne varie de 0.5 (à 150 $m^3.s^{-1}$) à 1.1 m. s^{-1} (à 750 $m^3.s^{-1}$) (voir Annexe II § 1.2 pour une description de la variation de la profondeur et de la vitesse moyenne en fonction du débit). Au débit moyen de l'expérimentation (473 $m^3.s^{-1}$), la

vitesse d'écoulement moyennée sur la profondeur est comprise entre 0 et 1.7 $m.s^{-1}$ et la profondeur moyenne est de 2.8 m (σ=1.4 m; max=8.7 m). Les éclusées observées à Bugey ont aussi des incidences sur la surface mouillée du site d'étude qui peut varier de 12 % entre 150 et 750 $m^3.s^{-1}$ (voir Annexe II § 2 pour une description de la variation de la surface mouillée en fonction du débit). La variation de la surface mouillée a des effets importants sur l'accessibilité des habitats de berges qui peuvent être exondés à bas débit (voir Annexe II § 2 pour un exemple illustré de cette exondation).

En parallèle de l'utilisation de l'eau du Rhône pour la production d'électricité via les centrales hydroélectriques, l'eau du Rhône est utilisée pour le refroidissement des centrales thermiques et tout particulièrement le refroidissement des centrales nucléaires françaises installées le long de son cours. Les rejets d'eau échauffée des centrales nucléaires peuvent avoir une incidence à l'échelle du secteur d'étude et à l'échelle du tronçon (> 10 km de linéaire). A l'échelle du tronçon, l'échauffement de l'eau par les deux rejets d'eau chaude situés en rive droite du site du Bugey peut être ressenti > 10 km en aval de la centrale, avec un refroidissement lent de la température de l'eau (voir Annexe II § 3.2 pour le détail de l'influence des rejets à l'échelle du tronçon). A l'échelle du site du Bugey, les deux rejets de la centrale du Bugey provoquent une forte hétérogénéité spatiale de la température de l'eau avec un gradient thermique élevé (entre 8 et 10°C) observé entre les deux rives. La température de l'eau présente aussi une variabilité naturelle (température entre 14.9 et 24.2 °C durant l'expérimentation, thermogramme présentée en Annexe II § 3.2) qui influence à la fois la température de l'eau en rive échauffée et non échauffée (Annexe II § 3.2). Enfin, le passage de « gouttes froides » (passage transitoire d'une eau froide venue des profondeurs du lac Léman) diminue rapidement et fortement la température de l'eau qui peut baisser de plus de 4°C en 6 jours (voir Annexe II § 3.2 pour une illustration des trois gouttes froides enregistrées durant l'expérimentation).

2.2. Le système de télémétrie acoustique utilisé

Le système de télémétrie utilisé dans les différentes études a été développé par la société HTI (*Hydroacoustic Technology Inc*., Seattle, Wa) et acheté en cofinancement par Irstea de Bordeaux, la région Aquitaine, la Direction Générale d'Irstea et Irstea de Lyon. Ce système a été choisi et acheté avant le début de cette thèse (courant 2008). Ce système de télémétrie est un système actif d'enregistrement d'ultrasons (fréquence : 307 kHz) produits par des émetteurs

acoustiques immergés. Le système HTI se compose aussi d'hydrophones qui (1) captent les ultrasons de 307 KHz produits dans le milieu et (2) communiquent l'information de réception du signal à une centrale d'acquisition qui traite en partie le signal. Durant l'expérimentation de télémétrie, 32 hydrophones ont été installés dans des blocs béton déposés au fond de la rivière et reliés à la centrale d'acquisition à l'aide d'un câble lesté. L'information traitée par la centrale d'acquisition est communiquée à deux logiciels de traitement qui assurent le filtre des signaux à utiliser dans la suite du traitement et la triangulation de ces derniers pour localiser la marque acoustique. Les caractéristiques techniques de ce système, les étapes de son installation et son fonctionnement durant l'expérimentation de télémétrie sont présentés en Annexe III.

2.3. Le suivi de l'échantillon piscicole

2.3.1. L'échantillon piscicole

Durant la semaine du 29/06 au 03/07, plus de 100 poissons ont été capturés par pêche électrique ou pêche au filet au niveau de 26 points de pêche, répartis sur les deux rives entre l'extrême amont et aval du site d'étude. Les individus trop petits, abîmés par la reproduction précédente ou affaiblis, n'ont pas été conservés. Au final, un échantillon de 94 poissons a été obtenu et tous les individus ont été mesurés, pesés et marqués pour l'expérimentation (cf. **P3** et l'Annexe IV pour une description de la technique de marquage et des individus marqués). Les 94 individus appartenaient à 8 espèces différentes : l'anguille (*Anguilla anguilla*, n=3), le barbeau (n=37), la brème bordelière (*Blicca bjoerkna*, n=1), la carpe (n=2), le chevaine (n=30), le hotu (*Chondrostoma nasus*, n=5), la perche (*Perca fluviatilis*, n=4) et le silure (n=12). Les distributions de la longueur totale (Lt) et du poids des individus appartenant à ces 8 espèces sont représentées dans la Figure 3. Les silures, les anguilles et les carpes sont les poissons les plus grands (Lt moyenne > 460 mm) et les plus lourds (poids moyen > 750 g) de l'échantillon. A l'inverse, les plus petits individus sont les perches (Lt moyenne de 147 mm) et la brème bordelière (Lt de 161 mm). Les barbeaux et les chevaines présentent des distributions intermédiaires avec une Lt moyenne de 297 mm (poids moyen de 395 g) pour les chevaines et une Lt moyenne de 306 mm (poids moyen de 492 g) pour les barbeaux.

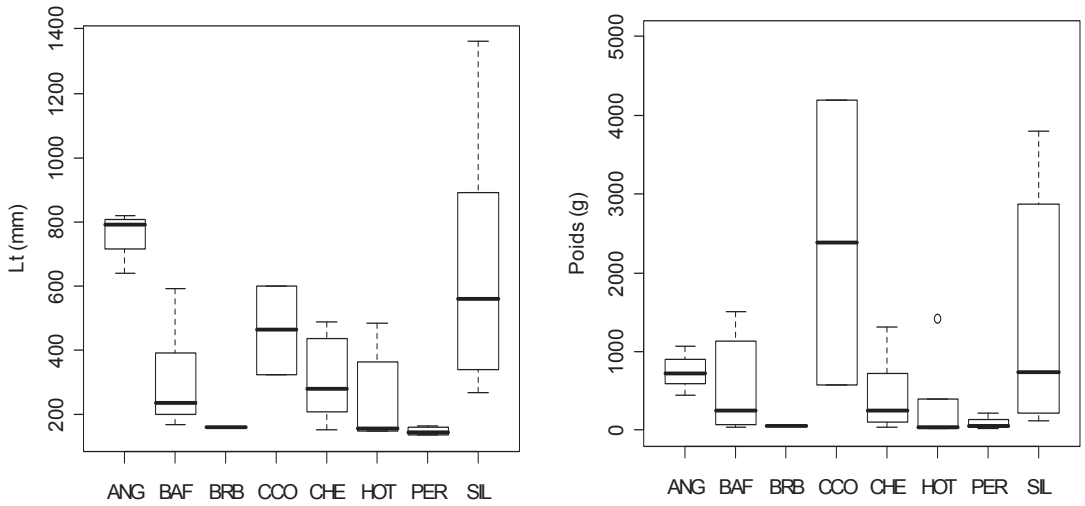


Figure 3 : Distribution de la longueur totale (Lt, en mm) et du poids (en g) des huit espèces de poissons pêchés et marqués avant l'expérimentation de télémétrie.

Cet échantillon piscicole est assez proche du peuplement du Bugey estimé dans le cadre du suivi hydrobiologique réalisé par Irstea de Lyon en 2009 (Roger *et al.* 2010). Le chevaine, le barbeau et le silure (trois des cinq espèces dominantes de ce suivi au niveau de l'effectif et de la biomasse) sont en effet les espèces dominantes de cet échantillon (Figure 4). Par contre, le hotu n'est pas très représenté dans ce dernier (5 % de l'échantillon), alors que c'est la deuxième espèce la plus importante en termes d'effectif (15 %) au niveau du Bugey en 2009 (88 % de juvéniles péchés en 2009). Le faible nombre de hotu capturé est principalement expliqué par notre difficulté à échantillonner le chenal de la rivière (notamment en pêche électrique) qui est principalement utilisé par les adultes de cette espèce. La pêche au filet n'a pas permis de pallier cette difficulté puisque peu d'individu (n=4) ont été capturé et marqué via cette technique. De la même manière, le spirlin (*Alburnoides bipunctatus*), bien que pêché et l'espèce dominante du Bugey (60 % de l'effectif et 20 % de la biomasse), n'a pas été retenu dans l'échantillon. Cette absence est due à la nécessité de marquer des individus avec un poids minimal de 40 g, de manière à ce que le poids de la plus petite marque HTI utilisée (0.7 g dans l'air) ne dépasse pas 2 % de la masse totale du poisson (recommandation issue de la littérature sur le marquage des poissons (Brown *et al.* 1999)). Pour cette même raison, notre échantillon est essentiellement composé d'adultes pour les différents cyprinidés pêchés (identifiés à partir des limites de taille données dans Roger *et al.* (2010), cf. Annexe IV) : 13 % des chevaines (seuil à 170 mm) et 35 % des barbeaux (seuil à 220 mm) peuvent être considérés comme des juvéniles, contre, près de la moitié de nos silures (basé sur une taille de reproduction d'environ 500 mm, soit 3-4 ans pour les mâles et 4-5 ans pour les femelles (Proteau *et al.* 2008)).

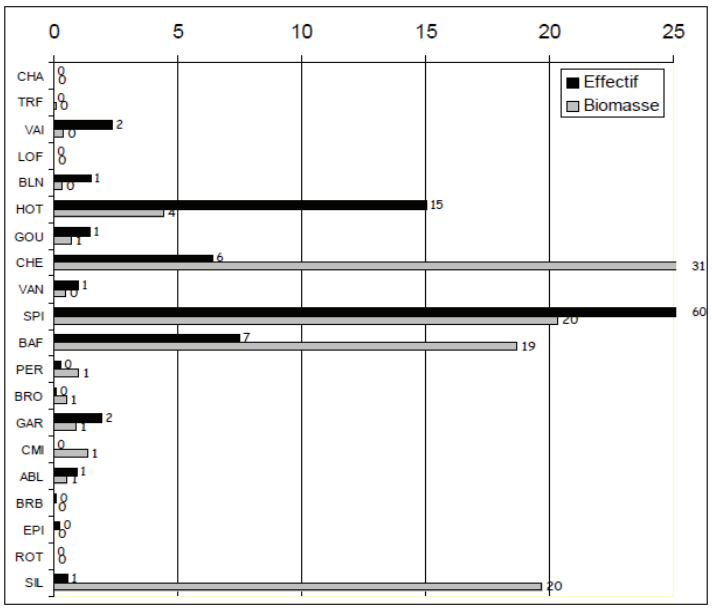


Figure 4 : Abondance relative (effectif total capturé pour une espèce exprimé en % de l'effectif total capturé) et biomasse estimée relative (biomasse totale estimée pour une espèce exprimée en % de la biomasse totale estimée), toutes stations (8 stations entre l'amont de la centrale du Bugey et son aval) et campagnes de 2009 (suivi saisonnier) confondues. CHA= chabot, TRF= truite fario, VAI= vairon, LOF= loche franche, BLN= blageon, HOT= hotu, GOU= goujon, CHE= chevaine, VAN= vandoise, SPI= spirlin, BAF= barbeau fluviatile, PER= perche commune, BRO= brochet, GAR= gardon, CMI= carpe miroir, ABL= ablette, BRB= brème bordelière, EPI= épinoche, ROT= rotengle et SIL= silure. D'après Roger *et al.* (2010).

2.3.2. Le suivi télémétrique de la population échantillonnée

L'expérimentation de télémétrie s'est déroulée du 3 juillet au 29 septembre 2009, soit 89 jours de suivi. Sur les 94 poissons marqués, 61 poissons ont été localisés durant le suivi (Figure 5) et le nombre total de positions enregistrées est de 5851257. Au maximum, 40 individus différents ont été localisés au cours d'une journée. Ce faible nombre d'individus suivis dès le début de l'expérimentation suggère plusieurs scénarii qui n'ont malheureusement pas pu être vérifiés durant le marquage, car les poissons n'ont pas été suivis immédiatement après leur relâcher dans le milieu pour des raisons techniques (plusieurs jours après pour les individus marqués en début de semaine). Nous pouvons tout d'abord penser à une mortalité post-opératoire qui est survenue quelque temps après que les poissons ont été relâchés à leur endroit de capture. Nous pouvons aussi penser à une migration active ou passive des individus hors du site d'étude dès leur relâcher dans le milieu. Cette migration peut être expliquée soit par une dévalaison imposée par des vitesses d'écoulement probablement trop importantes pour des individus récemment opérés et ayant des capacités de nage temporairement amoindries (Bridger et Booth 2003), soit par une utilisation préférentielle d'habitats présents hors de la zone du Bugey. Certains individus (n=18) ont en effet été pêchés en amont du site d'étude, dans un petit cours d'eau situé à environ 300 m

en rive gauche, étant donné le nombre réduit de poissons pêchés uniquement dans le secteur du Bugey.

Au cours du suivi, une diminution continue du nombre de marques différentes localisées est aussi observée (Figure 5) et est principalement expliquée par l'arrêt progressif du fonctionnement des marques les plus petites. Ainsi, au mois de juillet le nombre quotidien de marques différentes localisées a varié de 16 à 40 (moyenne de 24 individus, σ= 7 individus) et le nombre moyen de positions enregistrées par jour était de 142774 (σ= 43658). En août, le nombre quotidien de marques différentes localisées s'est stabilisé autour d'une valeur moyenne de 17 individus (σ=6 individus) pour un nombre moyen de positions enregistrées par jour de 163936 (σ=102054). Cette hausse du nombre de positions est expliquée par le branchement de certains hydrophones déconnectés durant le mois de juillet, permettant ainsi d'enregistrer plus de signaux acoustiques qu'en début de suivi. Enfin, le mois de septembre présente le plus faible nombre quotidien de marques localisées du fait de la durée de vie des marques acoustiques (moyenne de 6 individus, σ=2) et de ce fait une quantité moindre de positions enregistrées à la fin du suivi (nombre moyen de positions enregistrées par jour <73000).

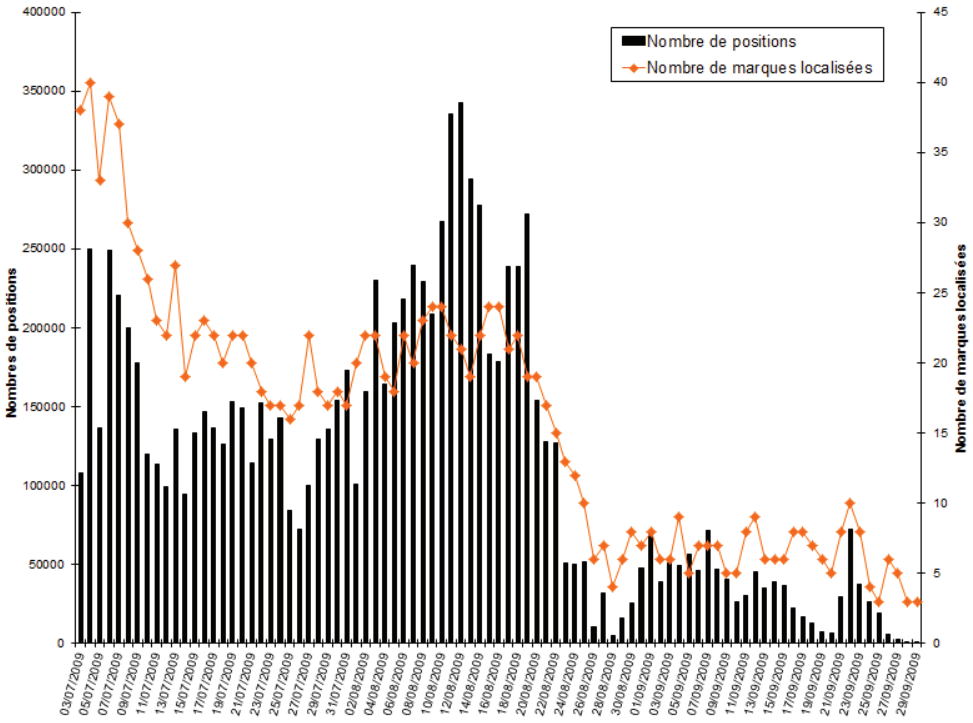


Figure 5 : Evolution du nombre d'individus localisés et du nombre de positions enregistrées durant les 89 jours d'expérimentation.

Quelques exemples d'enregistrements de déplacements horaires de poissons sont donnés dans la Figure 6. Le silure ID3835 (Figure 6.A) utilise exclusivement dans l'heure la rive droite, alors

que son congénère ID3870 (Figure 6.D) passe d'une rive à l'autre en remontant le courant. Le barbeau ID3100 (Figure 6.B) profite du courant pour se déplacer de l'amont vers l'aval, à proximité de la rive gauche, alors que le chevaine ID3212 (Figure 6.C) réalise dans l'heure un aller-retour à contre-courant sur un linéaire (axe des y) d'environ 400 m.

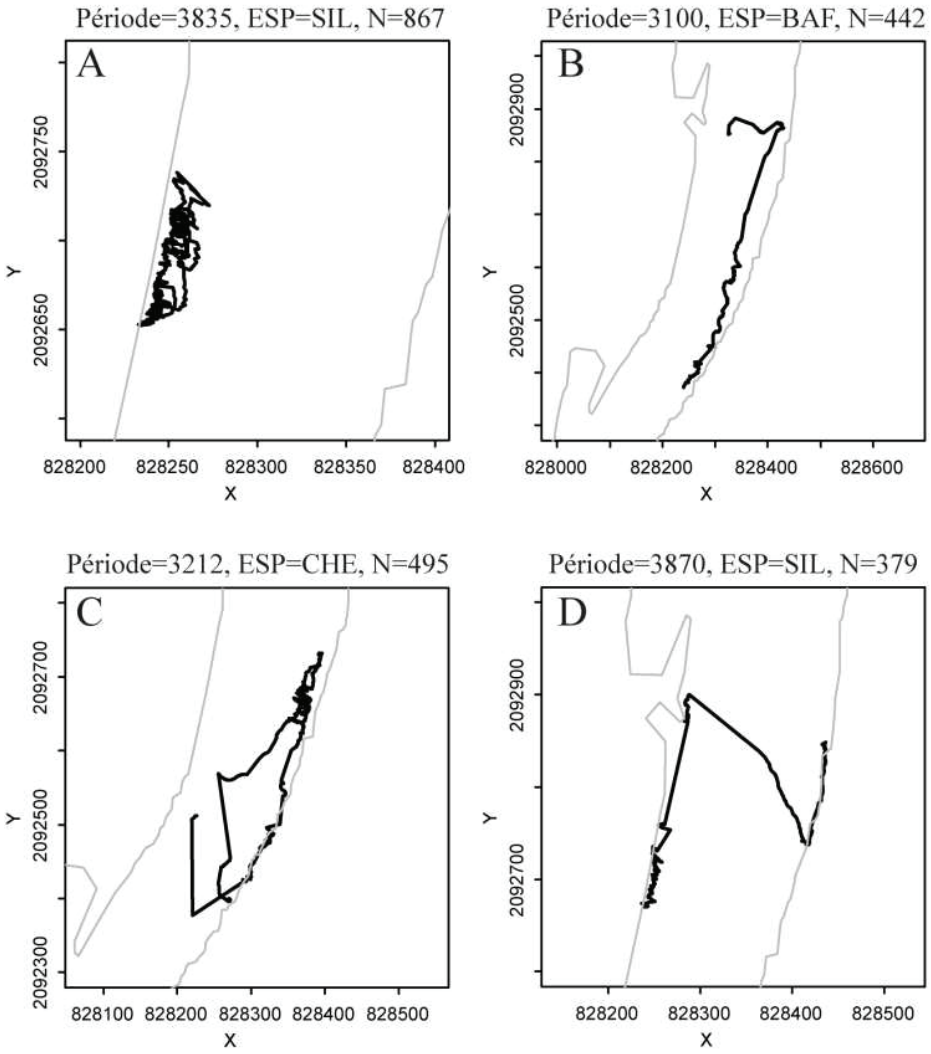


Figure 6 : Exemples de déplacements réalisés durant une heure par quatre individus (A à D). L'identifiant de chaque individu (Période), l'espèce (ESP) et le nombre de positions utilisées pour construire le déplacement (N) sont mentionnés. Le polygone en gris illustre la limite en eau estimée à 720 $m^3.s^{-1}$.

Trois espèces ont été majoritairement suivies durant ces 89 jours (Figure 7). Il s'agit du barbeau, du chevaine et du silure. La brème, les perches et les hotus ont été localisés très ponctuellement et principalement en début du suivi alors que les anguilles et les carpes ont été localisées sur une plus grande période (>30 jours).

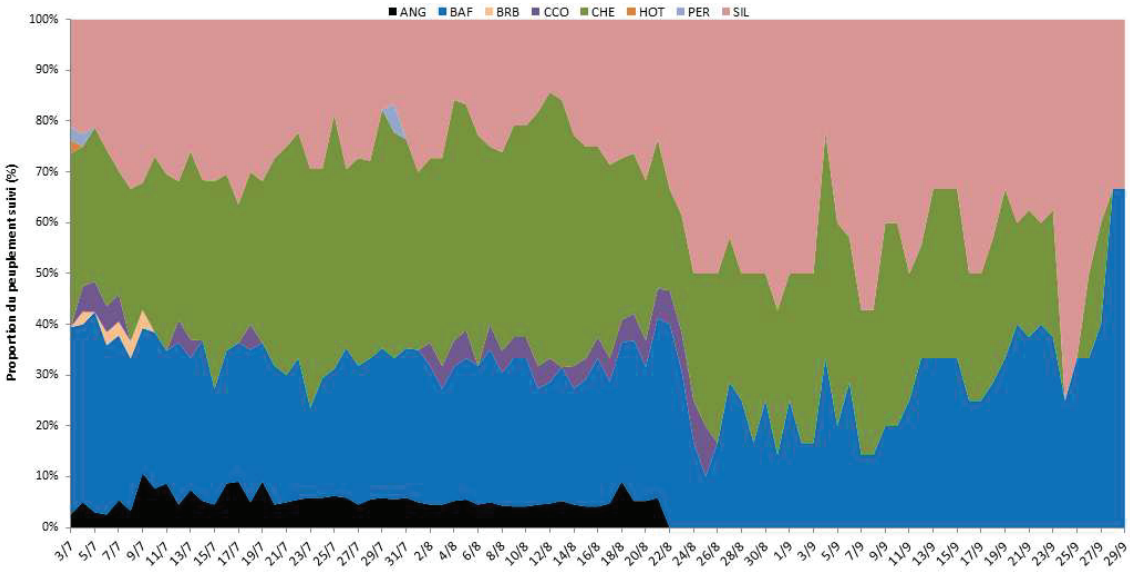


Figure 7 : Evolution des proportions des huit espèces suivies au cours des 89 jours de l'expérimentation de télémétrie.

2.3.3. Les espèces ciblées dans les études comportementales

Pour réaliser les différentes études comportementales, il est important d'utiliser des données de localisations issues d'un nombre important d'individus de la même espèce et suivis durant de multiples réplicas de différents scénarii de variations environnementales (afin d'augmenter la représentativité des données). En conséquence, seules les positions enregistrées durant le suivi pour les barbeaux (n=23, 1946671 positions), les chevaines (n=19, 2256434 positions) et les silures (n=11, 1107276 positions) sont conservées dans le jeu de données utilisé pour réaliser les études mentionnées dans **P2** et **P3** (au total n=53 individus soit 56 % de l'échantillon péché). Toutes les positions enregistrées pour ces trois espèces et utilisées dans les différentes études sont illustrées dans la Figure 8.

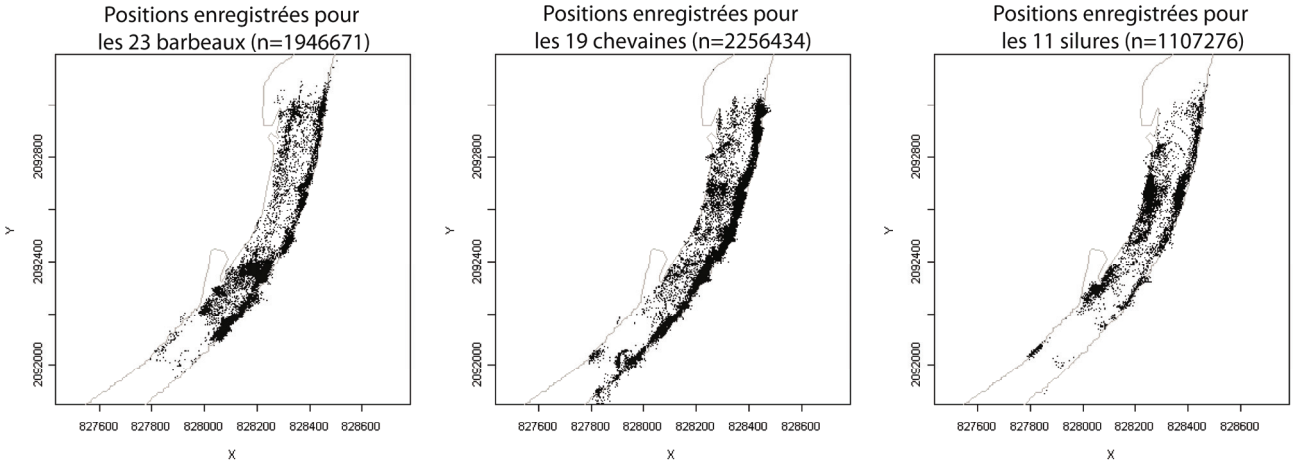


Figure 8 : Répartition spatiale des positions enregistrées pour les trois espèces ciblées durant les 89 jours du suivi télémétrique.

Les positions enregistrées pour les carpes et les anguilles n'ont pas été utilisées pour plusieurs raisons. Les carpes sont observées très ponctuellement (118 heures au total) et avec peu de détections (en moyenne 52 détections par heure, σ=79), ce qui posait des problèmes pour l'étude sur le mouvement (**P3**) et pour obtenir une image fiable des préférences de cette espèce (**P2**). Les anguilles, du fait de leur comportement (déplacement au contact du sol) et de leur utilisation importante de zones de refuge à substrat grossier (réfraction du signal acoustique qui dégrade le temps de réception du signal utilisé pour la triangulation), présentaient des positions entachées d'une erreur trop importante qui n'a pas pu être corrigée. Cette erreur provoquait des mouvements aberrants (e.g. des sauts successifs entre deux positions espacées d'une dizaine de mètres) qui ne pouvaient pas être utilisés dans **P3**.

Le choix de ne travailler qu'avec les barbeaux, les chevaines et les silures, implique donc que les réponses comportementales observées pour ces trois espèces ne seront pas représentatives des réponses comportementales des cinq espèces non étudiées. A plus forte raison que les espèces non étudiées sont susceptibles de présenter des réponses marquées aux variations de l'environnement (Mann 1996; Cooke et Schreer 2003; Ovidio et Philippart 2008; Du Colombier *et al.* 2009). Pour autant, les trois espèces sélectionnées présentent des traits écologiques assez différents entre eux, nous permettant de penser qu'elles auront des réponses comportementales spécifiques variées en réponse aux modifications de l'environnement ; réponses supportant les hypothèses de travail formulées en introduction (§ 1.3). Ainsi, le barbeau et le chevaine sont deux cyprinidés rhéophiles ayant des préférences thermiques pour les eaux dont la température est comprise entre 10 et 24 °C (Tissot et Souchon 2010). Une utilisation très ponctuelle de la zone des rejets (moyenne de 29.2 °C) est donc à envisager pour ces deux espèces. De plus, les chevaines diurnes et les barbeaux plutôt crépusculaires, sont susceptibles de présenter des réponses comportementales différentes en fonction de la photopériode (Baras 1992; Lucas et Batley 1996; Le Louarn *et al.* 1997; Bruslé et Quignard 2001). A l'inverse des cyprinidés, le silure est une espèce lénitophile, thermophile (optimum thermique entre 25 et 27°C) et nocturne, susceptible d'utiliser activement les zones de rejets d'eau chaude lors des phases de repos des deux cyprinidés (Carol *et al.* 2007; Slavik *et al.* 2007; Proteau *et al.* 2008; Copp *et al.* 2009). Ces trois espèces étudiées se révèlent donc assez complémentaires.

CHAPITRE 3

*ÉTUDE DE LA PRÉCISION DU SYSTÈME HTI® UTILISÉ DURANT LA THÈSE (**P1**)*

3. Étude de la précision du système HTI® utilisé durant la thèse

L'étude de la précision du système HTI est le sujet du premier papier de la thèse (**P1**). Elle est le résultat d'une interrogation forte sur la qualité des positions calculées par le système de télémétrie lors du suivi des déplacements des poissons, et sur l'adéquation de cette qualité avec le modèle hydrodynamique 2D développé pour associer des données abiotiques aux positions enregistrées.

3.1. Comment caractériser la précision ?

Habituellement, la précision d'un système de télémétrie renseigne l'erreur de positionnement moyenne associée à l'estimation de la position d'un émetteur acoustique (Juell et Westerberg 1993; Ehrenberg et Steig 2002; Cooke *et al.* 2005). Elle permet de caractériser la qualité du processus de positionnement réalisé par l'algorithme de triangulation et est essentielle pour l'interprétation des données disponibles (Kell *et al.* 1994). Le système HTI utilisé dans ma thèse est capable de localiser des émetteurs acoustiques avec une erreur de positionnement inférieure au mètre (Semmens 2008), tout particulièrement lorsqu'il est déployé dans de bonnes conditions d'écoute, i.e. une géométrie optimale des hydrophones et une distance raisonnable entre ces derniers (Ehrenberg et Steig 2002).

Dans le premier travail de thèse (**P1**), la précision est caractérisée à la fois par l'erreur de positionnement (en m), mais aussi par la probabilité de détection des signaux acoustiques (en %). Cette probabilité renseigne la capacité du système à détecter un signal acoustique émis et donc sa capacité à l'intégrer dans le processus de positionnement. Au même titre que l'erreur de positionnement, la probabilité de détection est très importante pour interpréter les données disponibles car elle permet de connaître les zones où la réception des signaux acoustiques est incertaine, mais aussi de comprendre les limites de fonctionnement du système utilisé, comme par exemple la portée d'écoute des hydrophones ou l'incidence du mouvement d'une marque sur la capacité de positionnement (Simpfendorfer *et al.* 2002; Heupel *et al.* 2006).

3.2. Études prospectives de la précision du système HTI

La méthodologie et les analyses de données réalisées dans **P1** ont été pensées à l'issue de deux études prospectives sur les variables déterminantes de l'erreur de positionnement et du fonctionnement du système HTI. Ces études correspondent à (1) un stage de DES (Diplôme d'Etudes Supérieures) réalisé par Élise Bultel en 2009 en parallèle de l'expérimentation de télémétrie (Bultel 2009) et à (2) une étude rapide de l'influence des paramètres de post-traitement sur le traitement des données acoustiques réalisée par le système HTI. Les premières conclusions de ces études sont que l'erreur de positionnement des émetteurs acoustiques et la capacité du système HTI à détecter et traiter des signaux, sont à la fois dépendantes de variables environnementales telles que la configuration spatiale d'écoute des hydrophones, mais aussi de variables intrinsèques au système HTI telles que la vitesse du son dans l'eau ou les paramètres de post-traitement. Comme tous les systèmes de télémétrie (O'Dor *et al.* 1998; Cooke *et al.* 2005; Espinoza *et al.* 2011), le système HTI présente donc une précision et un fonctionnement variables dans le temps et dans l'espace, et dépendants de l'environnement et des conditions d'étalonnage du système. Dans ce contexte, l'objectif du papier **P1** est à la fois la quantification de la probabilité de détection et de l'erreur de positionnement du système HTI au niveau du site du Bugey, mais aussi la compréhension de l'influence de variables intrinsèques et environnementales sur ces deux descripteurs de la précision du système.

3.3. Variabilité de la probabilité de détection et de l'erreur de positionnement du système HTI sous influence de variables environnementales et intrinsèques au système (**P1**)

Méthodologie - Pour atteindre l'objectif du papier **P1**, nous avons estimé en de nombreux endroits du site d'étude (notamment dans le chenal et en berge) la probabilité de détection et l'erreur de positionnement à l'aide de mesures simultanées de positions de plusieurs marques acoustiques par un dispositif référentiel (dGPS et/ou tachéomètre) et par le système HTI. Les méthodes de mesures et les estimations de la probabilité de détection et des erreurs de positionnement sont décrites dans P1 et ont été réalisées pour la plupart dans le cadre du stage de DES. Par la suite et à l'aide du modèle hydrodynamique 2D et de la position des hydrophones installés dans le Rhône, nous avons pu estimer, au droit de chaque position de marques acoustiques, les valeurs de variables environnementales telles que des variables de configuration d'écoute des marques acoustiques, des variables physiques et des variables indicatrices de la

qualité d'écoute (voir le tableau 3 de **P1**). Nous avons aussi estimé la probabilité de détection et l'erreur de positionnement pour différentes combinaisons de valeurs de variables intrinsèques au système HTI, (telles que la matrice de position des hydrophones, la vitesse du son dans l'eau et le réglage des 19 paramètres de post-traitement, voir le fichier supplémentaire S3 de **P1**).

Probabilité de détection - La probabilité de détection du système HTI varie de 0 à 80% dans le chenal et de 0 à 50% le long des berges. Trois variables environnementales influencent nettement cette probabilité : la densité d'hydrophones situé dans un rayon de 300 m autour de la marque acoustique (Figure 9.a.), l'angle de vision de la marque par le polygone d'écoute déterminé par les hydrophones autour de la marque (Figure 9.b.) et la granulométrie relative localisée au niveau de la marque (Figure 9.c.). Une marque a donc une plus grande probabilité d'être entendue lorsqu'elle est située à l'intérieur d'un polygone d'écoute formé par un nombre important d'hydrophones et à proximité d'un substrat fin qui limite les risques de cache du signal. La vitesse du courant a aussi un effet sur la probabilité de détection, mais celui-ci est indirect puisque les zones courantes augmentent les risques de dégradation du matériel qui diminuent fortement la densité en hydrophone.

Les trois variables qui influencent le plus la probabilité peuvent être prédites avant l'installation du système de télémétrie dans le milieu, en fonction du nombre d'hydrophones choisis et de leurs localisations. De ce fait, il est possible de maximiser la probabilité de détection pour une future étude de télémétrie en ajustant la configuration géométrique des hydrophones de manière à optimiser les valeurs de ces variables. Notre étude permet donc d'aider de futurs utilisateurs dans leur réflexion sur la faisabilité de leurs études de télémétrie et des précautions supplémentaires doivent être prises dans les zones courantes pour optimiser la probabilité de détection.

Dans notre étude, des variables environnementales telles que le bruit ambiant ou la distance entre la marque et les hydrophones ont eu peu d'effet sur la probabilité de détection, alors que leur effet était fortement supposé (Juell et Westerberg 1993; Simpfendorfer *et al.* 2002; Heupel *et al.* 2006). L'utilisation d'ultrasons par le système HTI, le nombre d'hydrophones utilisés et les dimensions du site d'étude ont principalement limité l'importance de ces variables. Pour autant, dans un milieu plus vaste et à proximité de sources de sons parasites (turbines, passage de bateau), l'importance de ces deux variables serait conséquente et à considérer dans une pré-étude de faisabilité.

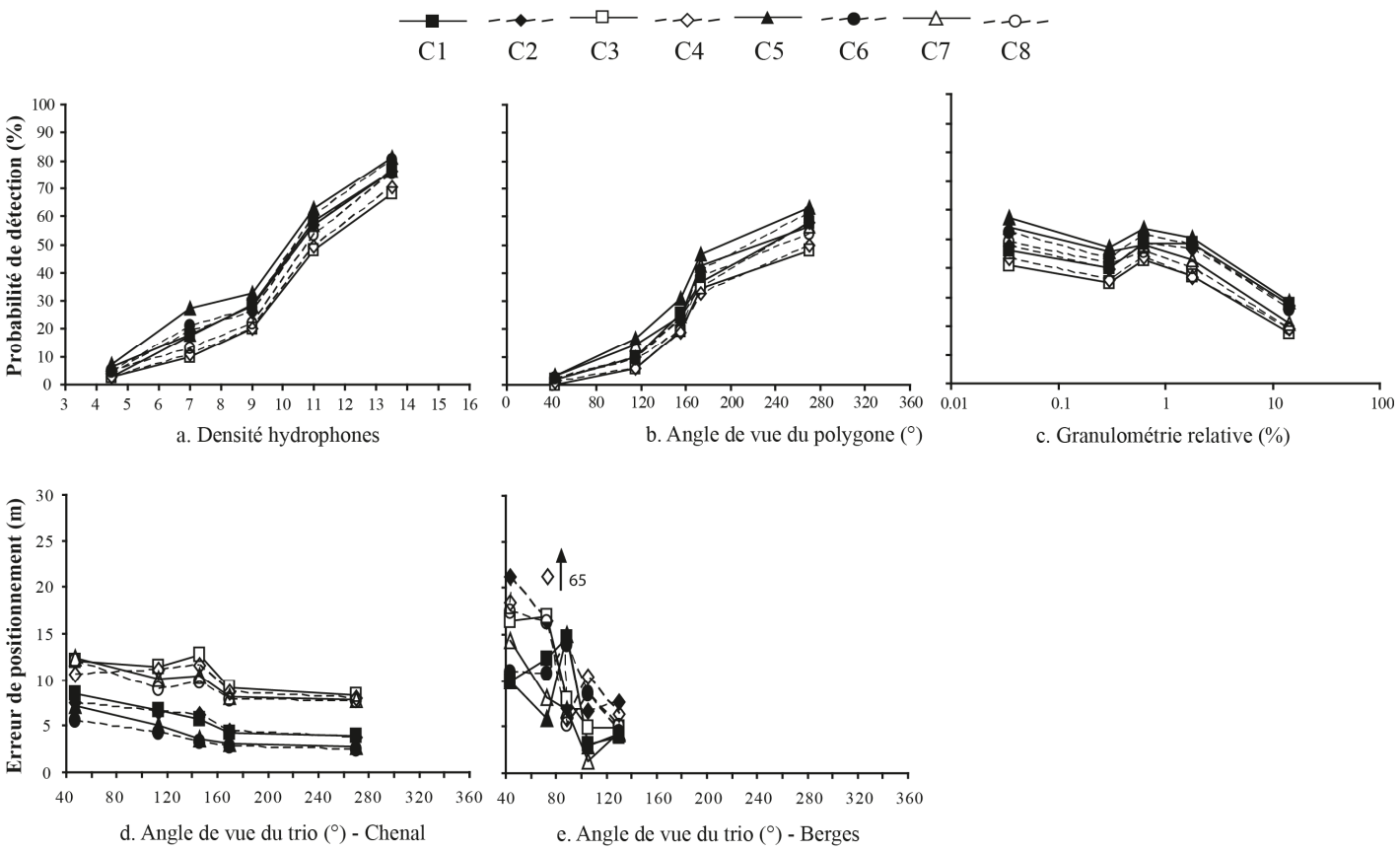


Figure 9 : Variabilité de la probabilité de détection (a., b. et c., données chenal) et de l'erreur de positionnement (d. et e.) en fonction des variables environnementales ayant le plus d'incidence (d'après les résultats de P1). Notez que la variabilité de l'erreur de positionnement est donnée pour une seule variable environnementale et pour les données de chenal (d.) et de berges (e.). Les caractéristiques des combinaisons sont données dans le Tableau 1.

Erreur de positionnement - L'erreur de positionnement est principalement influencée par les variables intrinsèques au système HTI puisque l'erreur moyenne varie de 3.6 à 10.7 m dans le chenal et de 7.7 à 22.3 m en berges, en fonction des combinaisons de variables intrinsèques testées (Tableau 1). A l'inverse, ces variables intrinsèques influencent moins nettement la probabilité de détection puisque celle-ci varie de 34.6 à 47.2% dans le chenal et de 8.3 à 17.7% en berges en fonction des combinaisons testées (Tableau 1). C'est principalement le réglage de certains paramètres de post-traitement qui influence le plus la valeur moyenne de l'erreur qui est doublée lorsque ce réglage est réalisé par un utilisateur novice. En effet, ces paramètres de post-traitement déterminent à la fois la quantité de signaux acoustiques à trianguler, ainsi que la qualité du positionnement des marques acoustiques en régulant entre autres la quantité de signaux non authentiques utilisés lors de la triangulation (Ehrenberg et Steig 2002). En plus du réglage des paramètres de post-traitement, la valeur de l'angle de vue de la marque par le trio d'hydrophones participant à la triangulation du signal acoustique est une variable qui influence aussi l'erreur de positionnement (Figure 9.d. et 9.e.). En effet, un angle réduit (i.e. la présence de

la marque hors du triangle d'écoute) entraine des imprécisions dans l'estimation du temps d'émission du signal acoustique qui peuvent augmenter significativement l'erreur de positionnement (Juell et Westerberg 1993; Smith *et al.* 1998; Ehrenberg et Steig 2002; Zamora et Moreno-Amich 2002). Au même titre que l'optimisation de la configuration géométrique des hydrophones pour améliorer la probabilité de détection, il conviendra donc d'étalonner au mieux les paramètres de post-traitement et de choisir des positions d'hydrophones limitant la localisation des marques hors des trios d'écoute, de manière à réduire la valeur de l'erreur de positionnement.

Dans notre étude, l'imprécision de la position des hydrophones ou de la température de l'eau (ayant un effet important sur la vitesse du son dans l'eau) ont eu peu d'effet sur l'erreur de positionnement, alors que ces variables sont connues pour être responsables de la précision de la localisation d'une marque acoustique (Juell et Westerberg 1993; Kell *et al.* 1994; Smith *et al.* 1998; Ehrenberg et Steig 2002). L'influence mineure de ces variables est probablement masquée par l'importance des paramètres de post-traitement qui ajustent la qualité des données acoustiques utilisées pour la triangulation. Dans un milieu moins bruyant et où l'importance des paramètres de post-traitement serait moindre pour la qualité de la triangulation (notamment en ce qui concerne le filtre des bruits ambiants), il est probable que les deux autres variables intrinsèques auraient un effet conséquent sur l'erreur de positionnement, justifiant ainsi de les mesurer avec précaution.

Tableau 1 : Caractéristiques des 8 combinaisons de variables intrinsèques au système HTI, appliquées aux données de chenal (descente bateau) et de berges. La probabilité de détection et l'erreur de positionnement moyenne sont mentionnées. Plus de détails (notamment les écart-types) sont disponibles dans le Tableau 2 de P1.

Caractéristiques combinaisons	Méthodes	Combinaisons							
		C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8
Variables intrinsèques									
Température (°C)		20	30	20	30	20	30	20	30
Matrice d'hydrophones		M1	M1	M1	M1	M2	M2	M2	M2
Utilisateur		HTI	HTI	JB	JB	HTI	HTI	JB	JB
Précision									
Probabilité de détection (%)	Chenal	41.9	41.6	34.6	35.5	47.2	43.9	42.1	38.9
	Berges	16.7	14.6	8.3	8.8	17.7	16	9.6	8.9
Erreur de positionnement moyenne (m)	Chenal	5.7	5.5	10.7	9.9	4.5	3.6	10.1	9.3
	Berges	8.3	10.7	11.5	22.3	8.2	9.5	7.7	10.5

La sensibilité du système HTI à certaines variables environnementales et intrinsèques fait que son fonctionnement est moins performant en berges puisque les marques acoustiques sont toujours localisées à l'extérieur des polygones d'écoute (et donc des trios d'hydrophones) et souvent à proximité d'un substrat grossier. Dans ces zones de berges, la probabilité de détection est deux fois moins importante que dans le chenal et l'erreur de positionnement est parfois le double de celle mesurée dans le chenal (Tableau 1). En conséquence, dans une future étude télémétrique où ces zones doivent être particulièrement bien surveillées, il sera important d'y augmenter la densité en hydrophones pour améliorer la précision du système de télémétrie.

3.4. Perspectives pour les études comportementales

Par rapport aux performances des systèmes de télémétrie acoustique utilisés dans la littérature, la probabilité de détection du système HTI est inférieure aux probabilités maximales de ces systèmes (probabilité > 80 %) et l'erreur de positionnement moyenne est supérieure aux erreurs mesurées dans les différentes études (erreur < 1 m) (Niezgoda *et al.* 2002; Cooke *et al.* 2005; Carol *et al.* 2007), bien que ces meilleures valeurs de probabilité et d'erreur aient été obtenues la plupart du temps dans des milieux moins variables que le Rhône (e.g. lacs et retenues). Pour autant, ces valeurs de probabilité et d'erreur sont tout à fait satisfaisantes pour la réalisation d'études sur le comportement des poissons du Bugey. Tout d'abord, une probabilité de détection autour de 50 % et une erreur de positionnement < 10 m (pour la meilleure des combinaisons de variables intrinsèques possibles) permettent de quantifier raisonnablement le déplacement des poissons à l'échelle d'un tronçon d'étude de près de 2 km de long sachant que le domaine vital des poissons, mais aussi leur déplacement journalier, peuvent largement excéder l'erreur de positionnement moyenne du système HTI (Allouche *et al.* 1999; Slavik *et al.* 2007; Britton et Pegg 2011). De plus, une erreur de positionnement moyenne < 10 m est en adéquation avec le modèle hydrodynamique qui présente une erreur de modélisation centimétrique. Le couplage entre les positions des poissons et le modèle hydrodynamique est donc tout à fait cohérent, assurant ainsi une caractérisation convenable des préférences d'habitat des poissons.

Les facteurs connus pour influencer la précision des systèmes de télémétrie (précision de la vitesse du son dans l'eau et la connaissance de la position précise des hydrophones) ont eu peu d'effets sur la précision du système HTI, en comparaison avec l'importance des paramètres de post-traitement et des variables environnementales de configuration. Or, l'influence de ces

facteurs était soupçonnée dans notre site d'étude, étant donné l'hétérogénéité des caractéristiques physiques qui y sont observées (voir chapitre 2). Nous pouvons donc supposer que, durant l'expérimentation, la variabilité de l'erreur de positionnement sera faible au niveau du site du Bugey, puisque les valeurs de paramètres de post-traitement utilisées pour la localisation des poissons seront toujours celles déterminées par l'utilisateur expert. A l'inverse, la probabilité de détection est susceptible de varier durant l'expérimentation puisque certains hydrophones ont été déconnectés à cause des variations du débit, puis rebranchés au cours de l'expérimentation (voir l'Annexe III § 2), modifiant ainsi temporellement la configuration d'écoute des émetteurs acoustiques.

Pour la meilleure des combinaisons de variables intrinsèques possibles, la probabilité de détection moyenne était de 43.9 % et près de 14.6 % de la surface totale du site du Bugey (soit 39341 m²) ne permet pas de localiser une marque acoustique (proportion calculée à partir de la Figure 5 de **P1** présentant la carte de répartition spatiale de la probabilité de détection). Cette valeur de probabilité moyenne et la carte de répartition spatiale de cette dernière supposent donc que le suivi télémétrique des déplacements de poisson est discontinu dans le temps et dans l'espace. Cette discontinuité peut avoir un effet important sur les valeurs des descripteurs comportementaux. Par exemple, la variabilité de la probabilité de détection implique un nombre de positions enregistrées plus important dans les zones les mieux suivies, générant un biais important sur l'estimation de la distribution spatiale des poissons et sur l'estimation de leurs préférences d'habitat. De la même manière, l'estimation des caractéristiques de mouvements individuels (fréquence et amplitude) peut être faussée par le manque de positions enregistrées durant le mouvement, mais aussi par l'erreur de positionnement moyenne qui peut être de 9.5 m en berge (pour la meilleure des combinaisons de variables intrinsèques possibles). Ces différents biais nécessitent donc des choix méthodologiques à appliquer dans les études comportementales (cf. partie 4.1), de manière à limiter l'influence de la variabilité du fonctionnement du système HTI sur les résultats obtenus.

En conclusion, le système HTI permet d'étudier le comportement des poissons du Bugey et de générer des données éco-hydrauliques indispensables aux différentes études comportementales de la thèse. Le choix de ce système, antérieur au début de la thèse, a donc été le garant du succès expérimental de ce travail de Recherche. Ce système présente en effet un certain nombre d'avantages (tels que l'utilisation d'ultrasons, la gestion complète de la donnée

acoustique, la possible optimisation utilisateur de la qualité du positionnement, ou encore l'enregistrement simultané d'un grand nombre d'émetteurs acoustiques) qui ont nettement participé à ce succès. Des alternatives commerciales à ce système existent (voir l'Annexe V pour un descriptif des caractéristiques des émetteurs acoustiques et des systèmes actuellement disponibles) et peuvent proposer des caractéristiques techniques plus adaptées à un fonctionnement en cours d'eau de la taille et de la puissance du Rhône. Par exemple l'utilisation d'hydrophones autonomes non câblés est une caractéristique importante qui peut nettement limiter les risques de casse du matériel et donc la variabilité de la probabilité de détection des marques acoustiques au cours du suivi télémétrique.

CHAPITRE 4

*INFLUENCE DES VARIATIONS DE L'ENVIRONNEMENT SUR LE COMPORTEMENT DES POISSONS ET LES STRATÉGIES MISES EN PLACE (**P2** ET **P3**)*

4. Influence des variations de l'environnement sur le comportement des poissons et les stratégies mises en place (P2 et P3)

4.1. Les choix méthodologiques imposés par le système de télémétrie

La discontinuité spatio-temporelle du suivi des déplacements de poissons impose certains choix méthodologiques afin de réduire l'influence de cette discontinuité sur les réponses comportementales enregistrées. Tout d'abord, les 89 jours de suivi sont discrétisés en heures de suivi afin (1) de caractériser les variations environnementales en phases environnementales homogènes tout au long du suivi et (2) d'estimer des stratégies comportementales moyennes mises en place par les poissons durant des conditions environnementales identiques et répétées. En prenant en compte toutes les heures de suivi enregistrées pour chaque individu, 14989 heures de suivi sont disponibles pour les différentes études (4749 heures pour les barbeaux, 6342 heures pour les chevaines et 3898 heures pour les silures). Chaque heure est caractérisée par une des quatre phases de photopériode considérées (cf. **P2** et **P3**, aurore, jour, crépuscule et nuit), une des trois phases de variation du débit (cf. **P3**, phase statique, phase de montée ou phase de baisse du débit) et une des deux phases hydrologiques contrastées (cf. **P2**, débit faible et débit fort).

Ensuite et du fait de la variabilité spatiale de la probabilité de détection et du taux d'émission élevé des marques acoustiques (un ultrason émis toutes les 3 sec. environ), il était important de limiter, dans notre estimation de la distribution spatiale et des préférences d'habitat, l'importance du nombre plus important de positions enregistrées dans les zones les mieux suivies. Ainsi, nous avons discrétisé l'espace en carrés (de 10 x 10 m ou 20 x 20 m de côté) et nous avons travaillé avec des couples [heure de suivi/carré] (i.e. des éléments spatio-temporels comparables entre eux) pour estimer les distributions spatiales et les préférences d'habitat (cf. les méthodes de **P2** et **P3** pour le détail). Chaque couple [heure de suivi/carré] qui présente des positions de poissons, a le même poids dans le jeu de données, quel que soit le nombre de positions enregistrées par couple. Ainsi, les zones les mieux suivis, même si elles procurent beaucoup d'informations au jeu de données, ne biaisent pas ce dernier de par leur plus grande expression dans le suivi télémétrique.

Enfin, étant donné l'erreur de positionnement moyenne maximale de 9.5 m obtenue en berges, il est impossible de considérer un déplacement lorsque deux positions successives étaient distantes de moins de 10 m. Dans cette situation, les coordonnées de la seconde position sont ramenées aux coordonnées de la première position. Un nouveau jeu de données filtrées est donc

utilisé dans les études **P2** et **P3** de manière à limiter l'influence de l'erreur de positionnement sur l'estimation du mouvement individuel et sur la caractérisation des préférences d'habitat.

Ces différents choix méthodologiques limitent grandement les biais entraînés par la variabilité du fonctionnement du système HTI. Pour autant, d'autres biais peuvent résulter de ces choix et doivent être mentionnés. Par exemple, la discrétisation spatiale et l'utilisation de couple [heure de suivi/carré] supposent que des zones peu utilisées auront le même poids dans le jeu de données que les zones fortement utilisées. Dans une situation où la probabilité de détection est identique dans ces deux types de zones, cette discrétisation augmente donc l'importance des comportements observés dans la zone peu utilisée. Etant donné le taux d'émission des marques acoustiques dans notre expérimentation de télémétrie, le risque de donner plus de poids aux positions entendues dans les zones les mieux couvertes est plus à craindre, justifiant ainsi l'importance de la discrétisation spatiale.

De la même manière, le filtrage des données à 10 m suppose un effet potentiel de ce choix méthodologique sur l'estimation du mouvement des poissons. Pour autant, il est impossible d'utiliser les données brutes car le taux élevé d'émission des marques acoustiques amplifie fortement les distances cumulées issues de déplacements réalisés sous la seule influence de l'erreur de positionnement (i.e. les distances successives < 10 m). Par exemple, un silure a parcouru plus de 12 km en une heure sous le simple effet de l'erreur de positionnement (validation visuelle d'un problème de localisation et non pas d'un comportement « naturel »). Ce filtrage limite donc plus fortement le biais du système HTI qu'il n'en crée en ne considérant pas les déplacements < 10 m.

4.2. Distribution spatiale et préférences d'habitat générales des poissons du Bugey

L'enregistrement des positions des poissons, durant les 89 jours de suivi, a permis en premier lieu la détermination de la distribution spatiale générale de ces derniers (i.e. déterminée pour toutes les heures de suivi confondues, Figure 10). Cette distribution spatiale générale est le résultat le plus simple qui peut être obtenu à partir de ce jeu de données et elle est déterminée en partie par les préférences d'habitat générales des poissons, i.e. les préférences estimées en utilisant toutes les heures de suivi confondues. Avant de décrire les réponses comportementales des poissons en fonction des phases de l'environnement et de discuter les stratégies

comportementales mises en place, il est important de donner une image générale de la localisation des poissons dans le site du Bugey et de leurs préférences d'habitat.

Les 23 barbeaux et les 19 chevaines ont plutôt tendance à utiliser la rive gauche du Rhône, avec une utilisation non négligeable par les barbeaux du banc de galet situé au milieu du site (Figure 10). Certains carrés de cette rive ont été utilisés plus de 5 % du nombre d'heure total de suivi enregistrées pour ces deux espèces (maximum de 10.5 % pour les barbeaux et de 8.7 % pour les chevaines) et sont distribués tout le long de la rive. Certaines zones sont visiblement plus utilisées que d'autres, formées par l'agglomération de plusieurs carrés avec une proportion du nombre d'heures de suivi total > 5 %. Pour les barbeaux et les chevaines, on peut observer deux zones principalement utilisées : deux zones assez proches et situées en milieu de site pour les barbeaux ; une zone étalée en milieu de site et une zone en amont pour les chevaines. A l'inverse, les silures présentent deux zones fortement utilisées en rive droite, chacune à l'aval direct d'un des deux rejets.

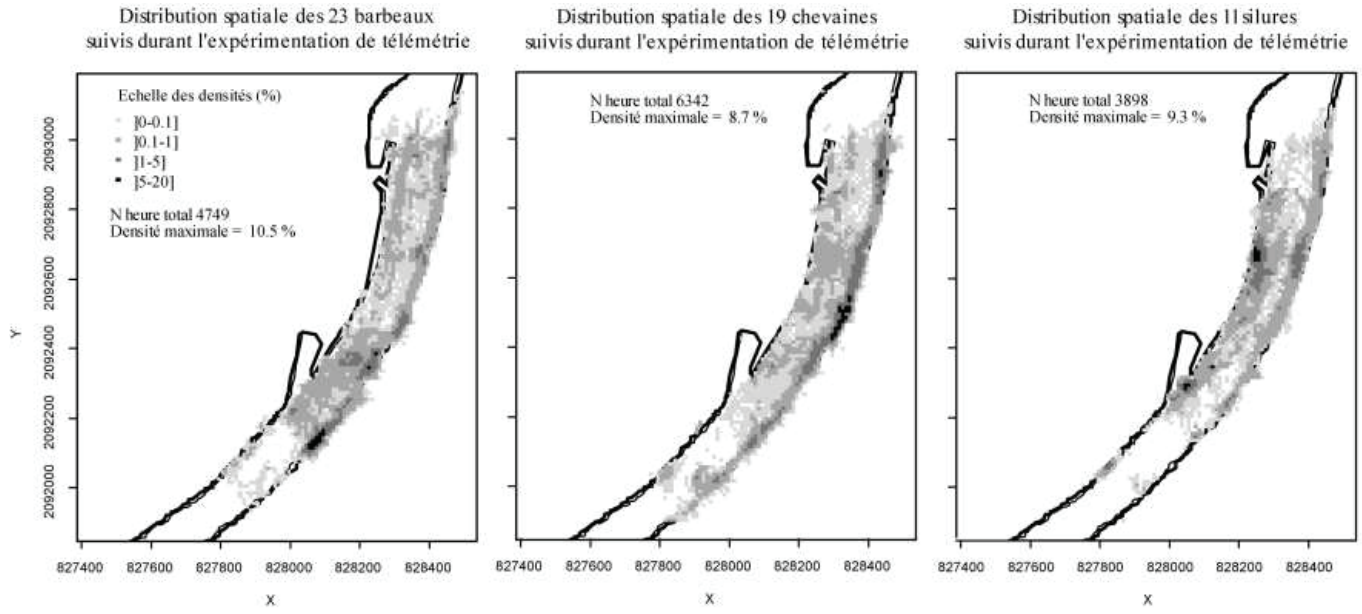


Figure 10 : Distribution spatiale des poissons du Bugey déterminée pour toutes les heures de suivi confondues. Les densités représentent la proportion du nombre d'heures de suivi total enregistrées pour tous les individus de la même espèce, durant laquelle les poissons étaient situés dans chacun des carrés de 10 m de côté.

Si l'on utilise les limites en eau estimées aux débits de 150 et 720 $m^3.s^{-1}$, il est possible d'identifier les carrés limitrophes ou superposés à ces limites, afin de déterminer arbitrairement les zones de berge (Figure 11). En sélectionnant toutes les positions enregistrées dans les carrés ainsi sélectionnés, nous pouvons constater que 64 % des positions enregistrées pour les 23

barbeaux (ou 66 % du nombre total d'heures de suivi enregistrées pour cette espèce), 82 % pour les 19 chevaines (ou 85 % du temps) et 63 % pour les 11 silures (ou 65 % du temps), sont localisées dans ces zones de berge.

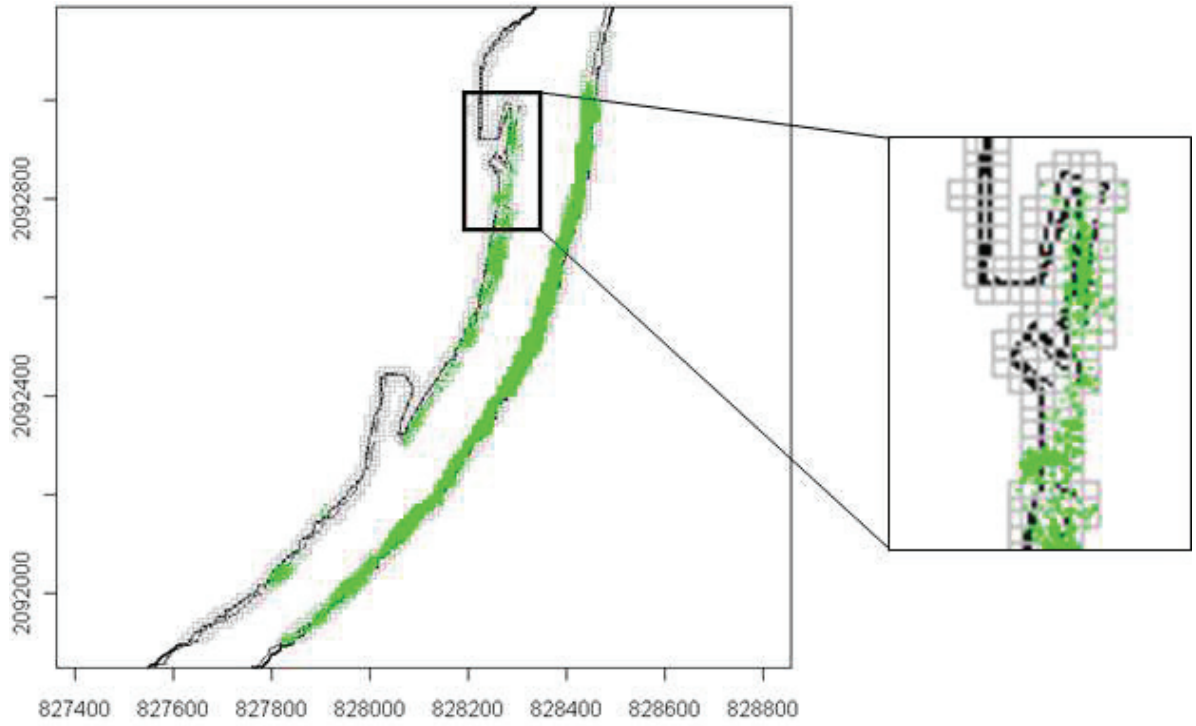


Figure 11 : Localisation des carrés de 10 x 10 limitrophes ou se superposant aux limites en eau estimées à 150 et 720 $m^3.s^{-1}$. Les points verts illustrent toutes les positions enregistrées pour les 19 chevaines présentes à l'intérieur des carrés identifiés, soit 82 % du nombre total de positions enregistrées pour cette espèce.

Cette distribution spatiale spécifique est expliquée en partie par les préférences d'habitat générales des espèces (Figure 12). Pour les trois espèces, ces préférences sont tout d'abord orientées vers des profondeurs inférieures à 1.4 m et des vitesses inférieures à 0.4 $m.s^{-1}$. Pour les cyprinidés, le substrat préféré correspond aux classes gravier et caillou, alors que les silures s'orientent plutôt vers un substrat plus grossier (classe pierre). La plus forte différence de préférence observée entre ces trois espèces correspond aux préférences thermiques spécifiques qui sont inférieures à 22°C pour les cyprinidés et supérieures à 23°C pour les silures.

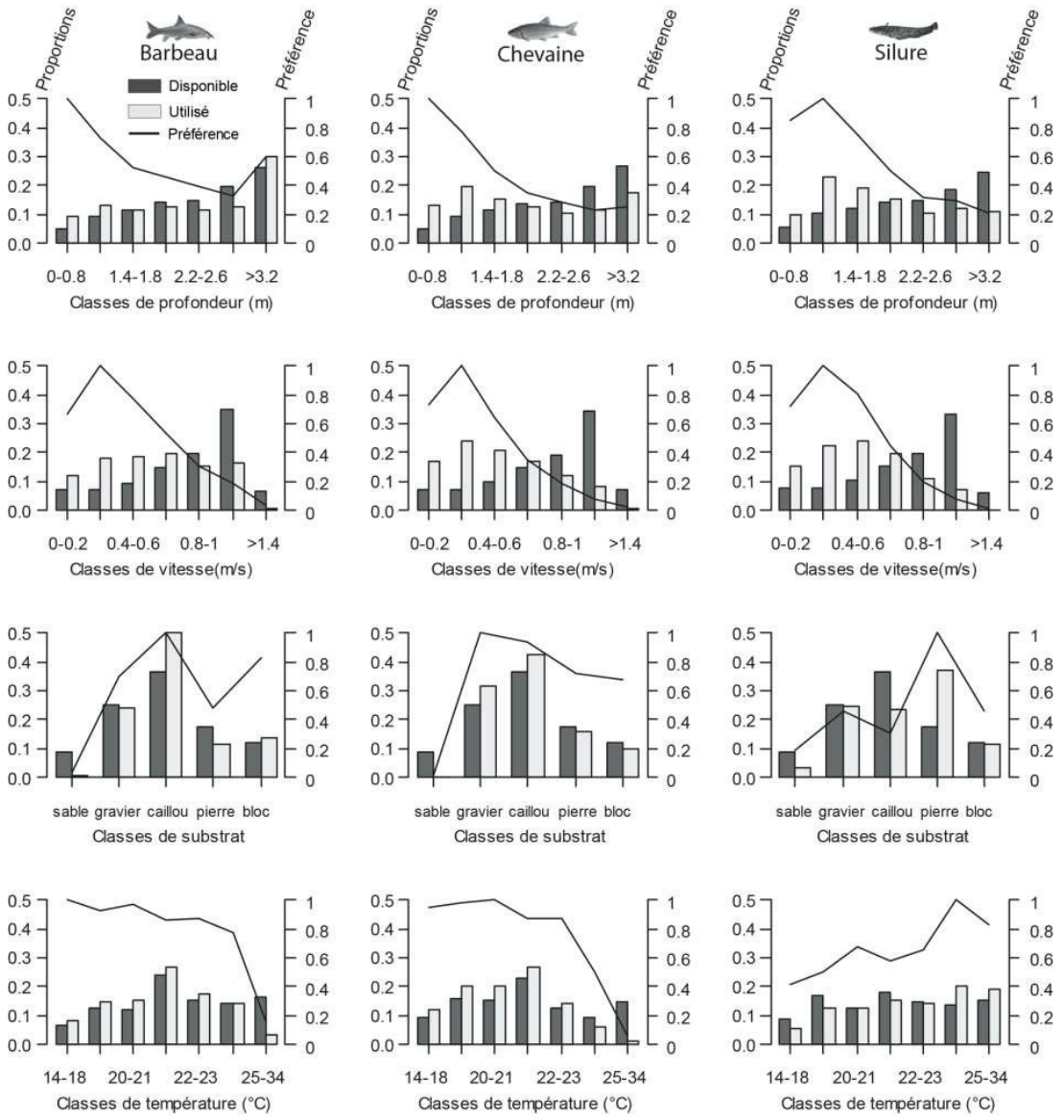


Figure 12 : Distributions spécifiques générales d'utilisation (histogrammes gris), de disponibilité (histogrammes noirs) et de préférence (ligne pointillée) des 23 barbeaux, 19 chevaines et 11 silures. La profondeur, la vitesse et la température sont discrétisées en 7 classes, alors que le substrat est discrétisé en 5 classes. Les histogrammes sont exprimés en proportions (de 0 à 1, la somme des histogrammes faisant 1) et les valeurs de préférence sont normalisées à une valeur maximale de 1.

Cette première visualisation de la distribution spatiale et des préférences d'habitat spécifiques nous montre que les trois espèces exploitent différemment le site du Bugey, suggèrant ainsi la mise en place de stratégies comportementales spécifiques nuancées. Néanmoins, d'une manière générale nous pouvons voir aussi que les trois espèces ont orienté ces stratégies vers la sélection d'habitats ayant des caractéristiques hydrauliques assez faibles comparées à celles des habitats disponibles, notamment en ce qui concerne les profondeurs et les vitesses. Les zones de berges semblent être les zones qui présentent principalement les caractéristiques abiotiques préférées par les poissons.

4.3. Influence de la photopériode

L'alternance des phases de photopériode a un effet très marqué sur les rythmes d'activité des poissons du Bugey (Figure 13), plutôt que sur leurs préférences d'habitat ou leur distribution spatiale.

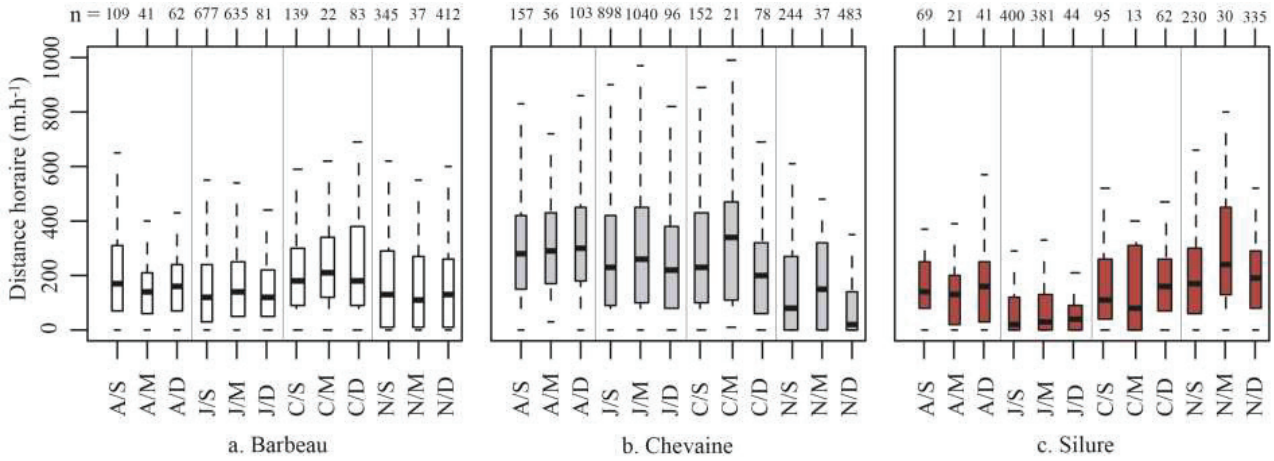


Figure 13 : Distribution des distances horaires parcourues par les trois espèces de poissons durant différentes combinaisons de phases de photopériode (A=aurore, J=jour, C=crépuscule, N=nuit) et de variation du débit (M=montant, D=descendant, S=statique).

Les barbeaux présentent un rythme d'activité bimodal (Figure 13.a) qui a déjà été observé en été chez cette espèce (Baras et Cherry 1990; Lucas et Batley 1996). En effet cette espèce parcoure une plus grande distance horaire au crépuscule (> 200 m/h contre ~ 100 m/h durant le jour et la nuit), mais aussi à l'aurore, même si les déplacements horaires sont moins importants qu'au crépuscule (entre 150 et 200 m/h). Les distances horaires parcourues par les barbeaux du Bugey sont du même ordre de grandeur que celles observées par Baras et Cherry (1990) qui ont étudié durant l'été le déplacement de deux barbeaux adultes. Ces auteurs rapportent en effet un déplacement horaire très faible (<< 100 m/h), voire nul le jour et la nuit et des déplacements importants (> 100 m/h) à l'aurore et au crépuscule.

Le pic d'activité crépusculaire est attribué à un comportement de nutrition chez le barbeau (Baras 1992). A l'inverse, une activité de repos est enregistrée chez cette espèce le jour (Lucas et Batley 1996; Baras 1997), ce qui corrobore les plus faibles mouvements diurnes enregistrés dans notre étude. De plus, les cartes de distribution de cette espèce, très ressemblantes entre elles quelles que soient les phases de la photopériode, suggèrent aussi une grande fidélité des barbeaux à quelques zones majoritairement situées en rive gauche. Ces zones permettraient donc aux poissons de réaliser la majorité de leurs fonctions vitales (principalement le repos et la

nutrition) au cours de la journée. Etant donné que les barbeaux bougent différemment entre les quatre phases de la photopériode, mais préfèrent toujours les habitats de berge avec des vitesses faibles par rapport à celles disponibles (< 0.4 $m.s^{-1}$, les vitesses d'écoulement varient très peu entre les phases de la photopériode, cf. Figure 7 de **P2**), il semble donc que la vitesse soit la première variable d'habitat qui explique la distribution spatiale de cette espèce au niveau du Bugey. Le rôle primordial de la vitesse dans la localisation de cette espèce a en effet déjà été signalé dans la littérature pour différents stades de vie (Baras 1997; Watkins *et al.* 1997; Bischoff et Freyhof 1999). Pour autant, les vitesses préférées par cette espèce sont généralement plus importantes que celles préférées au niveau du Bugey (e.g. une préférence marquée pour les vitesses > 0.8 $m.s^{-1}$ chez Lamouroux *et al.* 1999). Etant donné la distribution spatiale des poissons majoritairement situés en berge, nous pouvons donc supposer que cette différence est le résultat d'une adaptation comportementale de cette espèce qui utilise les berges comme refuge hydraulique en réponse aux conditions d'écoulement enregistrées au niveau du Bugey, notamment en ce qui concerne les vitesses observées dans le chenal (> 1.2 $m.s^{-1}$ pour un débit moyen de 500 $m^3.s^{-1}$).

Les chevaines bougent très peu la nuit (< 100 m/h) et sont très actifs entre l'aurore et le crépuscule (distance moyenne parcourue d'environ 300 m/h) (Figure 13.b). L'activité diurne des chevaines s'accompagne d'une utilisation plus importante de l'espace, i.e. les chevaines se déplacent beaucoup et sur une plus petite surface. Les distances diurnes parcourues par les chevaines du Bugey sont bien supérieures à celles rapportées par Allouche *et al.* (1999) qui ont observé au cours de 15 cycles de 24h un déplacement horaire diurne moyen d'une centaine de mètres au maximum durant l'été. En revanche, les faibles distances nocturnes des chevaines du Bugey sont du même ordre de grandeur que celles observées par ces auteurs (distances parcourues < 100 m/h). Cette différence d'amplitude de déplacement peut être en partie expliquée par les délais de mesure entre deux positions qui sont de 2 à 6h dans l'étude d'Allouche *et al.* (1999) , comparés à une mesure toutes les 3 secondes dans la présente étude de télémétrie.

L'activité diurne des chevaines a souvent été observée pour cette espèce dans la littérature (Le Louarn *et al.* 1997; Nunn *et al.* 2010), où les pics d'activité étaient associés à un comportement de nutrition, basé essentiellement sur l'observation des proies. En effet, le chevaine est un prédateur visuel qui, en été, recherche principalement des larves d'insectes à la dérive en se maintenant à la surface, la tête dirigée vers l'amont dans l'attente de la nourriture ou bien à l'affût le long des berges et à proximité des herbiers (Michel et Oberdorff 1995; Bruslé et

Quignard 2001). Au niveau du Bugey, cette utilisation des berges est observée durant toutes les phases de photopériode, i.e. lors des phases de repos comme de nutrition. Tout comme les barbeaux, les cartes de distribution montrent une grande fidélité des chevaines à certaines zones de la rive gauche qu'ils utilisent très fréquemment. Ce constat est d'ailleurs accentué par leurs préférences d'habitat, très peu variables dans le temps (cf. Figure 8 de **P2**), et qui illustrent clairement une préférence pour les zones de berges tout au long de la journée (habitats peu profonds < 0.8 m, peu courants < 0.4 $m.s^{-1}$ et à substrat moyen à grossier).

A l'inverse des chevaines, les silures sont nocturnes en bougeant trois fois plus dans l'heure quand la luminosité est nulle (> 150 m/h la nuit versus < 50 m/h le jour). Le mouvement nocturne est nettement initié au crépuscule et diminue fortement au point du jour (Figure 13.c). Les silures ont tendance, au crépuscule, à se diriger vers des habitats amont qu'ils utilisent fortement la nuit et une partie de l'aurore (utilisation de l'espace importante lors de ces deux phases) tout en redescendant vers des habitats aval affiliés à une activité diurne faible. Les mouvements nocturnes des silures du Bugey sont plus importants que ceux rapportés dans l'étude télémétrique de Carol *et al.* (2007) qui observent, pour cinq individus adultes suivis dans un réservoir, un déplacement journalier inférieur à une cinquantaine de mètres. Même si dans l'étude de Carol *et al.* (2007) la probabilité de détection était faible (7.3 %, principalement à cause de zones à végétation dense) et la durée maximum acceptée entre deux réceptions de signaux acoustiques était < 10 minutes, expliquant pour partie la distance horaire estimée moins importante, il semble donc que les silures du Bugey parcourent une plus grande distance la nuit que certains spécimens évoluant dans un milieu moins variable que le site du Bugey. Cette activité nocturne est clairement dédiée à la nutrition chez cette espèce carnivore opportuniste (Boujard 1995; Boujard et Luquet 1996) qui a lieu habituellement une heure après le crépuscule et jusqu'à l'aube (Copp *et al.* 2009). En effet, le silure a un sens du goût et de l'odorat qui lui permet de localiser les proies (régime majoritairement ichtyophage pour les individus dépassant les 12 cm) et de se nourrir la nuit, sans aucun problème d'orientation dans l'obscurité complète (Orlova et Popova 1986; Pohlmann *et al.* 2001; Proteau *et al.* 2008). Les cyprinidés représentant une large part du régime alimentaire des silures, (Wysujack et Mehner 2005; Copp *et al.* 2009), il est probable que ce comportement nocturne soit le résultat d'une adaptation spécifique à l'exploitation de poissons en phases de repos, moins mobiles et donc plus facilement localisables par cette espèce qui recherche activement ses proies plus vulnérables à la faveur de la faible luminosité (Cerri 1983).

Concernant la localisation de cette espèce au niveau du site du Bugey, tout comme les deux cyprinidés, le silure utilise principalement quelques zones situées en berge: un principal à l'aval direct du rejet secondaire, un plus réduit mais fréquemment utilisé à l'aval du rejet principal, et un ponctuel de taille intermédiaire en rive gauche. On peut remarquer ici la préférence de cette espèce à utiliser les zones échauffées situées à l'aval des installations (cf. la partie 4.5 pour le détail), confirmant ainsi son caractère thermophile (Copp *et al.* 2009; Tissot et Souchon 2010). Cette espèce semble limiter ses incursions dans le chenal, surtout durant ses phases de repos (entre l'aurore et le crépuscule), ce qui est cohérent avec l'inclination connue des silures pour les eaux stagnantes et faiblement oxygénées (Copp et al. 2009, Proteau et al. 2008).

L'habitat de la rive gauche est ponctuellement utilisé par les silures, principalement lors des heures de basses eaux des phases aurorales et nocturnes. Cet habitat n'est, par contre, jamais utilisé le jour et au moment où le débit est en pleine augmentation. Il est donc probable que les conditions d'écoulement observées dans le chenal durant les débits élevés de la journée, ajoutées à l'activité de repos diurne de cette espèce, limitent l'accessibilité et l'utilisation de cet habitat de la rive gauche en journée. Nous observons donc ici un premier constat de l'effet combiné des variables environnementales sur l'utilisation de l'espace par les poissons.

Etant donné que les poissons du Bugey utilisent principalement les mêmes zones tout au long de la journée (notion de fidélité) et que la photopériode conditionne la nature, la fréquence et la durée des fonctions vitales (Valdimarsson et Metcalfe 2001; Maitra *et al.* 2006; Du Colombier *et al.* 2009), les trois espèces étudiées exploitent majoritairement les berges pour y accomplir la majorité de leurs fonctions vitales. Les préférences pour des conditions hydrauliques faibles expliquent majoritairement cette distribution, et supposent par la même que les poissons recherchent le meilleur compromis entre l'économie d'énergie face aux conditions d'écoulement et l'apport énergétique via la nourriture et le repos. Il semble donc que la stratégie d'utilisation de l'espace des poissons du Bugey, en réponse à la photopériode, soit fortement orientée vers l'exploitation très fréquente de quelques habitats-clé qui assurent ce compromis.

4.4. Influence du débit

Les préférences d'habitat des trois espèces varient en fonction des phases contrastées du débit (Figure 14). Lorsque le débit est fort (> 630 $m^3.s^{-1}$), les barbeaux sélectionnent des vitesses < 0.2 $m.s^{-1}$ et un substrat de type gravier, alors qu'à débit faible (< 210 $m^3.s^{-1}$) les vitesses

sélectionnées sont comprises entre 0.4 et 0.6 $m.s^{-1}$ et le substrat sélectionné appartient à la classe bloc. Les chevaines et les silures (Figure 14) sélectionnent des profondeurs plus importantes lorsque le débit est faible (> 3.2 m pour les chevaines et entre 1.4 et 2.6 m pour les silures), alors que des profondeurs beaucoup plus faibles sont préférées à débit fort (< 0.8 m pour les chevaines et entre 0.8 et 1.4 m pour les silures). Les autres variables d'habitat ne montrent aucune variabilité au niveau des préférences spécifiques en fonction des phases hydrologiques. D'une manière générale, lorsqu'une différence entre les préférences d'habitat est observée, les habitats sélectionnés à fort débit sont donc moins contraignants hydrauliquement qu'à faible débit.

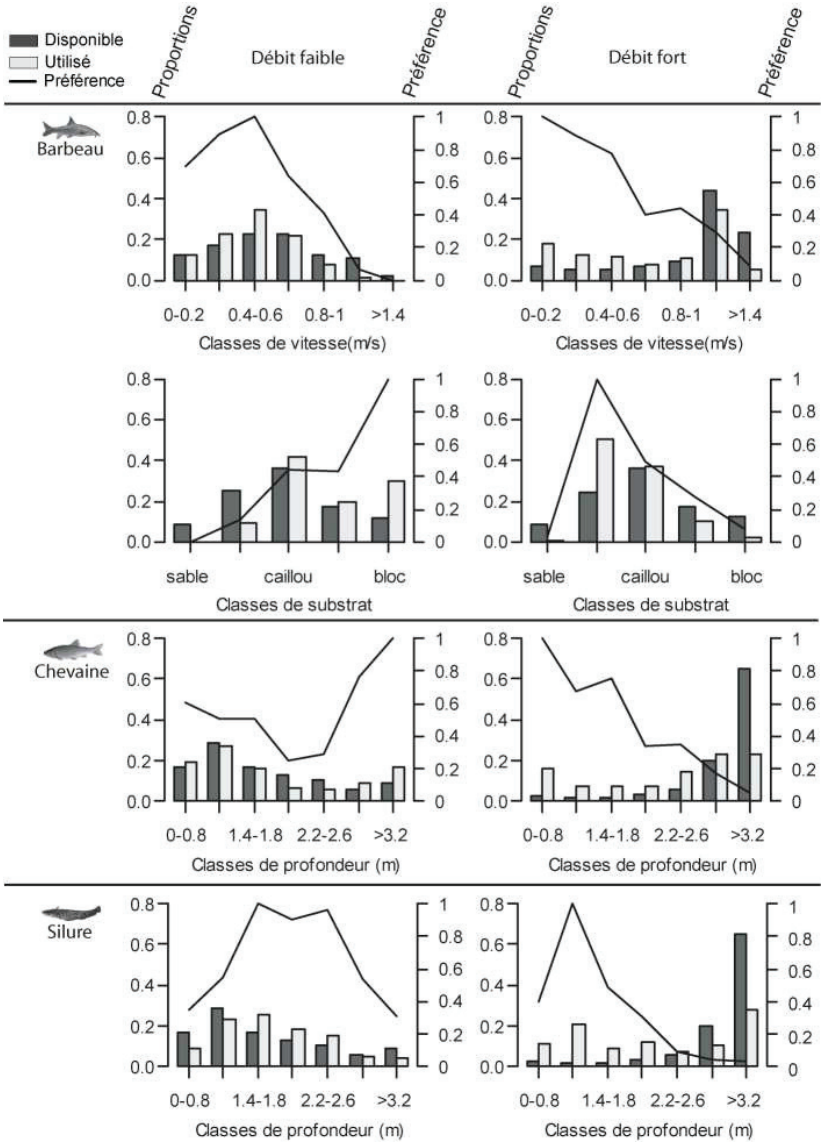


Figure 14 : Distributions spécifiques d'utilisation (histogrammes gris), de disponibilité (histogrammes noirs) et de préférence (ligne pointillée) des 23 barbeaux, 19 chevaines et 11 silures estimées pour des heures de débit faible (< 210 $m^3.s^{-1}$) et fort (> 630 $m^3.s^{-1}$). Voir P2 pour plus de détail.

La variabilité dans les préférences spécifiques détermine la distribution spatiale des poissons (Figure 15) et les habitats les plus fréquemment utilisés à bas débit sont localisés à des endroits

différents de ceux utilisés à fort débit. Les barbeaux utilisent principalement, à débit fort, un habitat en rive gauche qui n'est jamais utilisé à débit faible, et délaissent à débit fort une zone très courante observée en amont rive droite du rejet secondaire. Les chevaines utilisent principalement la rive gauche durant les débits faibles et forts. Un habitat en amont rive droite du rejet principal est néanmoins uniquement utilisé à bas débit. Il est intéressant de remarquer que les chevaines se concentrent majoritairement dans un seul habitat (milieu du site, rive gauche) lorsque les débits sont importants. Enfin pour les silures, on observe une forte contrainte à utiliser un habitat de faible surface en rive droite lorsque les débits sont importants. La préférence marquée de cette espèce pour les profondeurs intermédiaires à débit fort (Figure 14) semble indiquer que cette habitat est sélectionné car présentant une profondeur garantissant à la fois une protection hydraulique, mais aussi la possibilité de s'éloigner de la surface que cette espèce évite le jour (et donc lors des débits élevés) à cause de son caractère lucifuge (Proteau *et al.* 2008). Les habitats à l'aval direct du rejet principal et en rive gauche en face du rejet secondaire sont uniquement utilisés à bas débit.

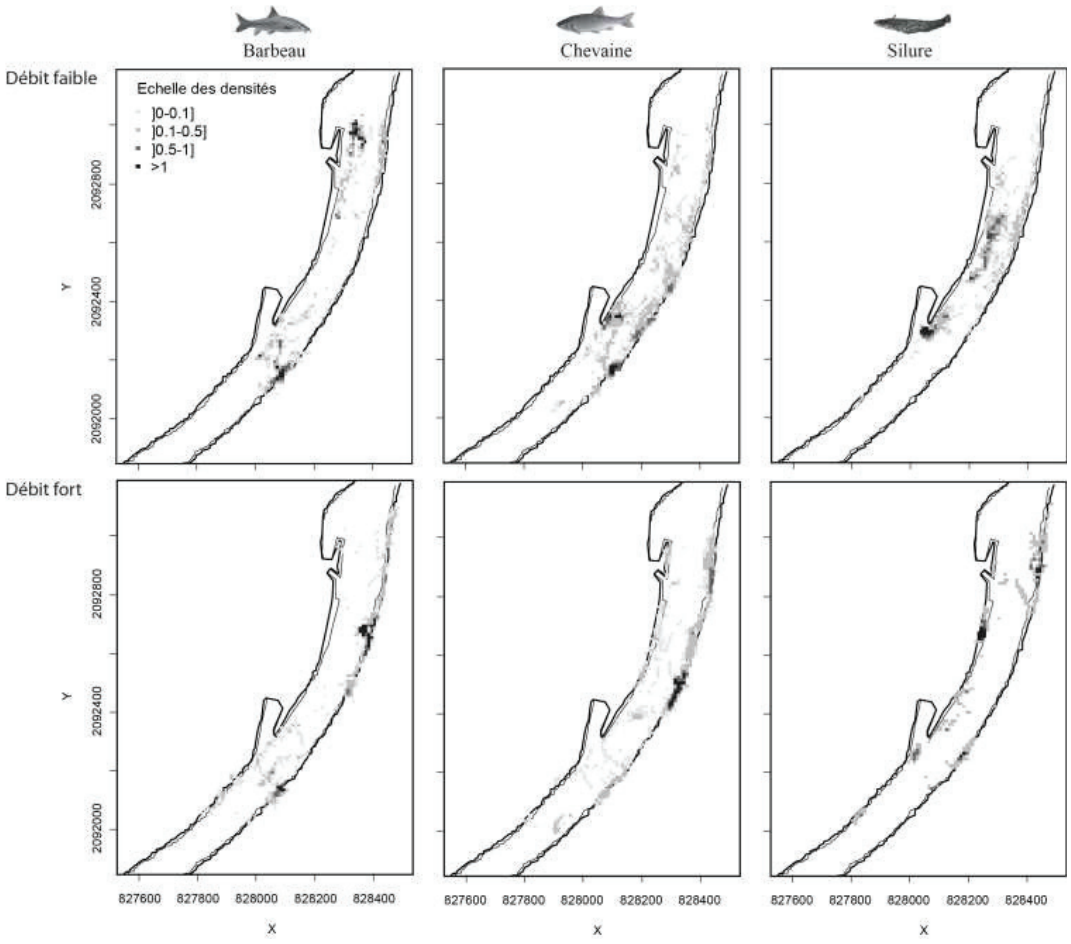


Figure 15 : Répartition spatiale des trois espèces de poissons dans le site du Bugey en fonction des deux conditions hydrologiques contrastées du débit. Les pourcentages indiqués dans chaque carré représentent le pourcentage temporel de présence des différents individus de chaque espèce dans chaque carré (la somme des pourcentages par carré fait 100 %).

Un débit élevé contraint globalement les poissons du Bugey à éviter les zones courantes du chenal, au profit des zones de berges qui présentent des conditions d'écoulement plus lentes et un substrat plus grossier (cf. Figure 1 de **P2**). En effet, les zones de berges sont connues pour proposer des zones refuges aux poissons de tous âges lorsque les conditions d'écoulement dépassent leurs limites spécifiques de tolérance (Baras et Nindaba 1999; Schiemer *et al.* 2001; Brenden *et al.* 2006; Pander et Geist 2010). Ces habitats permettent donc aux poissons d'exploiter le milieu tout en évitant de dépenser leur énergie à lutter contre l'écoulement (Murchie et Smokorowski 2004; Lembo *et al.* 2007). L'utilisation de ces zones est renforcée lorsque le débit est important, ce qui conforte l'idée d'une stratégie comportementale basée sur la recherche et l'utilisation d'habitats qui assurent la limitation des contraintes hydrauliques. Les préférences d'habitat des poissons et la répartition spatiale qui en est issue, illustrent donc le stress produit par les variations de débit qui poussent les trois espèces à préférer et exploiter majoritairement ces zones refuges.

Pour autant, les zones de berge au niveau du Bugey sont soumises à un phénomène de marnage (cf. Annexe II § 2) qui peut avoir des effets antagonistes à l'intérêt de ces zones dans la limitation des contraintes hydrauliques. Parmi les effets les plus importants, le risque d'échouement est le plus délétère pour les poissons (Saltveit *et al.* 2001; Halleraker *et al.* 2003; Magoulick et Kobza 2003) et peut initier des mouvements (parfois vers l'amont) de manière à rechercher d'autres habitats (Shirvell 1994; Harby et Halleraker 2001). Dans notre situation, la réaction des poissons au marnage peut être observée via l'étude du mouvement des poissons en fonction des phases hydrologiques (montée, descente et stabilité, cf. **P3** et Figure 13), puisque les poissons étaient principalement situés en zone de berge durant le suivi télémétrique. Les variations du débit ne semblent pas initier un mouvement différent (Figure 13) puisque la distance moyenne parcourue dans l'heure est la même entre les phases de débits enregistrées durant la même phase de photopériode. Dans notre étude, les variations du débit (jusqu'à 79 $m^3.s^{-1}$ en une heure, soit une variation horaire du débit représentant 6.0 % du débit moyen annuel de 2009) n'étaient peut-être pas si extrêmes pour que les poissons aient associé le marnage comme une incitation à se déplacer, comme cela a déjà été observé par Scruton *et al.* (2003) qui ont analysé l'incidence d'éclusées (variation du débit de 1.8 à 4.3 $m^3.s^{-1}$ en 10 heures, soit une variation horaire du débit représentant 7.8 % du débit moyen annuel) sur le mouvement de 27 saumons Atlantique et de 22 saumons de Fontaine suivis dans une rivière canadienne (débit annuel moyen de 1.95 $m^3.s^{-1}$).

Les cartes de distribution spatiale des poissons estimées en fonction des valeurs contrastées du débit (Figure 15) suggèrent une fidélité des poissons à certains habitats clé qu'ils sélectionnent et utilisent en fonction des conditions hydrologiques. Cette fidélité aux habitats clé n'est possible que grâce à la connaissance des poissons des caractéristiques hydrauliques des habitats du Bugey, et ce pour différentes valeurs de débit. Ceci suppose donc que tout au long de leur vie, les poissons explorent les habitats tout en gardant en mémoire l'association de la qualité de l'habitat et des conditions hydrologiques vécues. Il a en effet été montré que les poissons sont capables, par le biais de l'apprentissage et de la mémoire, d'apprendre des associations spécifiques de lieux et de moments précis, notamment dans le but de pallier des problèmes de navigation ou d'inadéquation des conditions de vie (Odling-Smee et Braithwaite 2003).

Enfin, les deux cyprinidés utilisent certains habitats à proximité du chenal uniquement lors des heures de débit faible. Etant donné que les débits faibles sont enregistrés la nuit et à l'aurore au niveau du site du Bugey, i.e. lors de l'initiation d'une activité spécifique ou durant cette activité (cf. partie 4.3), il est probable que les cyprinidés profitent de ces débits faibles pour se nourrir dans ces habitats uniquement exploitables à bas débit. La distribution spatiale observée semble donc être la résultante (1) d'une accessibilité accrue à des habitats intéressants permise par les débits bas et (2) la nécessité des poissons de se nourrir lors de phases particulières de la photopériode. Ce dernier constat, ajouté à l'influence probable de la photopériode et du débit sur l'utilisation d'un habitat de la rive gauche par les silures (cf. la partie 4.3), met donc en évidence que les trois espèces étudiées utilisent l'espace sous l'influence combinée de ces deux variables environnementales.

L'utilisation de l'espace par les poissons du Bugey est donc un processus dépendant fortement de la coïncidence entre les phases de débit et de photopériode, et il semble que les poissons du Bugey aient réussi à mettre en place des stratégies comportementales adaptées à la fois aux rythmes circadiens et hydrologiques.

4.5. Influence de la température de l'eau

Lorsque l'on s'intéresse à la distribution spatiale des poissons au regard de l'hétérogénéité thermique observée au niveau du site du Bugey (cf. Annexe II § 3.2), une forte ségrégation spatiale entre les deux cyprinidés et les silures est observée (Figure 16). Les deux cyprinidés

utilisent la zone non échauffée plus de 90 % du temps total du suivi (30 % du temps pour les silures), alors que les silures utilisent le panache thermique près de 55 % du temps.

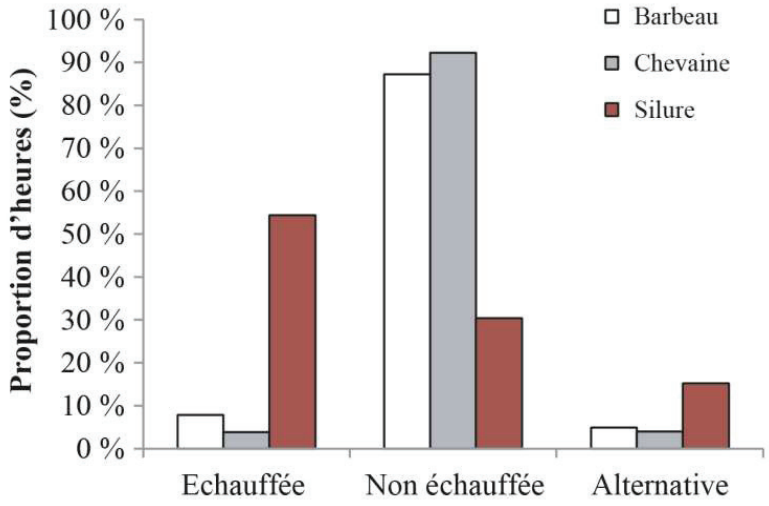


Figure 16 : Proportions d'heures de présence des trois espèces de poissons dans la zone échauffée et non échauffée. La classe 'Alternative' correspond aux heures durant lesquelles les poissons étaient localisés dans les deux zones thermiques.

Le rôle de la température de l'eau semble dominant dans cette ségrégation, puisque la répartition latérale des espèces coïncide avec la répartition latérale de cette dernière. Néanmoins, il est indispensable de considérer le rôle de la disponibilité en habitats dans cette répartition latérale spécifique. En effet, une absence d'habitat adéquat au niveau de l'une ou l'autre des rives peut aussi expliquer cette ségrégation spatiale. Pour ce faire et pour ces trois espèces, nous avons généré des cartes de répartition spatiale de la valeur d'habitat hydraulique (Figure 17), qui permet de localiser les habitats qui présentent des valeurs de profondeur, vitesse et substrat en accord avec les préférences générales spécifiques. Les valeurs d'habitat varient entre 0 (habitat caractérisé par au moins une variable d'habitat évitée par le poisson) et 1 (toutes les variables d'habitat caractérisant l'habitat sont préférées par le poisson). Les valeurs d'habitat hydraulique sont calculées pour chaque polygone de Thiessen du modèle hydrodynamique et à trois débits différents : un débit minimal simulable de 150 $m^3.s^{-1}$, un débit maximal observé de 750 $m^3.s^{-1}$, et le débit intermédiaire de 350 $m^3.s^{-1}$. Les polygones bleus (valeur d'habitat ≥ 0.8) sont considérés ici comme localisant les habitats les plus adéquats. Pour les trois espèces, des habitats hydrauliques adéquats sont observés au niveau des deux rives, et ce quelles que soient les valeurs du débit (Figure 17). La ségrégation spatiale observée pour ces espèces est donc principalement expliquée par la température de l'eau, puisque ils utilisent très peu souvent les habitats

hydrauliques disponibles en quantité dans le panache thermique (pour les cyprinidés) et moins fréquemment l'habitat situé en rive gauche (pour les silures).

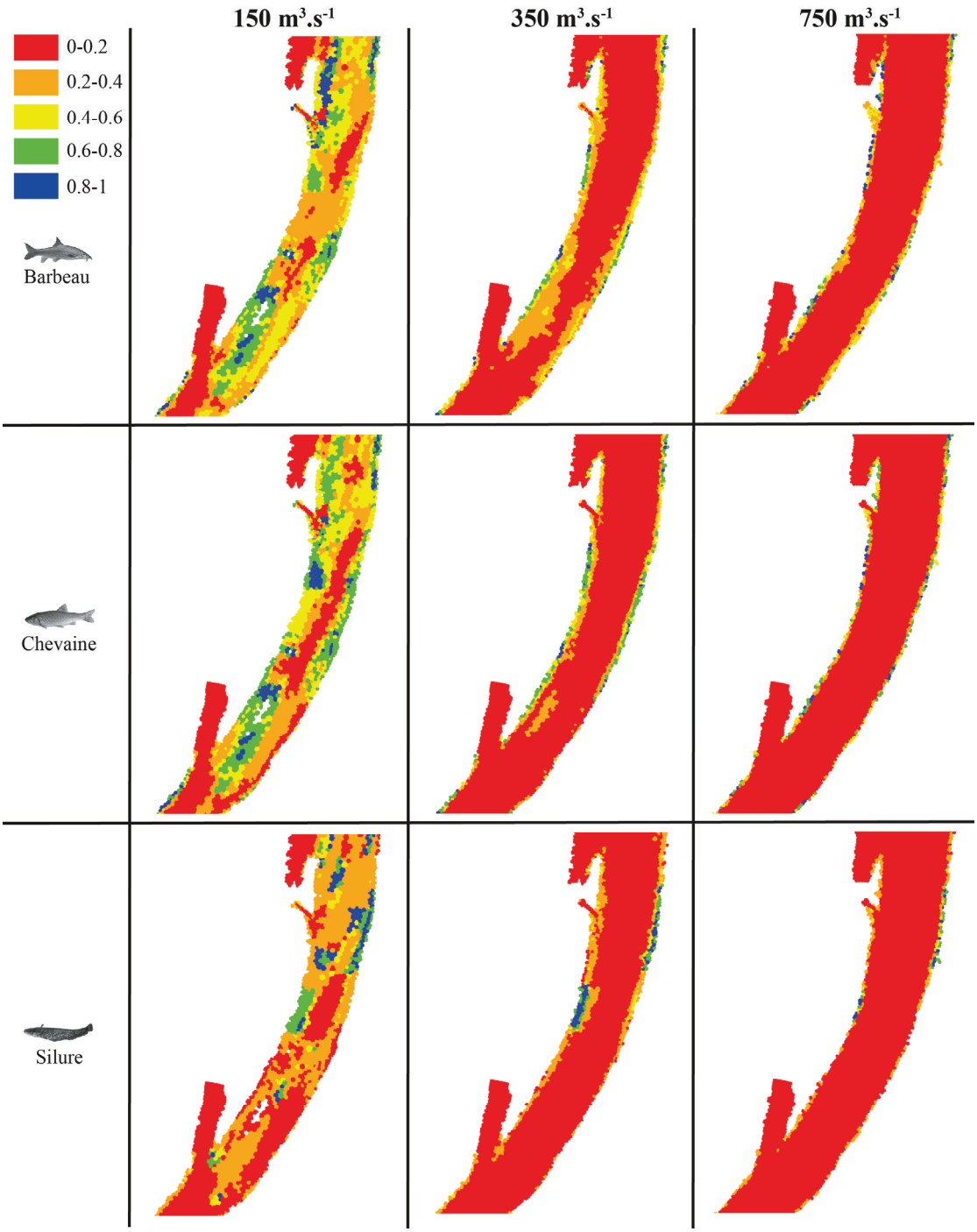


Figure 17 : Visualisation de la répartition spatiale de la valeur d'habitat hydraulique pour le barbeau, le chevaine et le silure, pour trois débits simulés (150, 350 et 750 $m^3.s^{-1}$) au droit du CNPE du Bugey (produit des indices d'habitat de la profondeur, de la vitesse et du substrat dominant issus des préférences générales obtenues dans P2).

Un tel ajustement de la distribution spatiale des trois espèces en fonction de la température de l'eau est assurée à la fois (1) par leurs capacités à détecter précisément les variations de

température (+/- 0.5°C (Elliott 1981)), mais aussi (2) par un mécanisme important de thermorégulation comportementale qui peut se produire, à une échelle temporelle allant de la seconde à la minute, en réponse à des stimuli sensoriels provenant de récepteurs thermiques (Neill 1979; Crawshaw *et al.* 1990). Dans ce contexte, nous pouvons aisément imaginer que les trois espèces seront capables de profiter de variations importantes de la température (par exemple lors du passage de gouttes froides ou de l'arrêt de fonctionnement d'une tranche de la centrale nucléaire) pour exploiter des habitats hydrauliques adéquats devenus temporellement disponibles.

La ségrégation spatiale observée est en adéquation avec les optima thermiques connus de ces espèces (cf. la partie 2.3.3) qui sont confirmés par les préférences d'habitat spécifiques pour la température (Figure 12). Ceci étant, les silures sont moins contraints que les cyprinidés à utiliser une seule zone thermique, laissant à penser que cette espèce est mieux adaptée aux milieux présentant une stratification thermique. Pour preuve sa répartition géographique qui révèle que cette espèce est capable de survivre sous des climats et des régimes de température de l'eau différents, indiquant ainsi une tolérance pour les températures relativement basses (Hilge 1985), même si ces dernières peuvent inhiber l'expression de certains traits biologiques, tels que la croissance somatique (David 2006; Britton *et al.* 2007).

La température de l'eau a aussi un effet sur le mouvement des poissons. En effet, lorsque les deux cyprinidés sont localisées durant une heure de suivi dans le panache thermique (Figure 18), l'amplitude de leurs déplacements horaires, ainsi que leur intensité de l'utilisation de l'espace, sont fortement diminuées : par exemple la valeur médiane de la distance cumulée horaire est plus de trois fois moindre dans le panache thermique que celle mesurée dans la zone non échauffée. A l'inverse, les silures présentent des déplacements horaires hors du panache thermique deux fois moins importants que ceux réalisés dans la zone échauffée, et ceux-ci sont réalisés sur une plus grande surface (intensité de l'utilisation de l'espace plus faible). La réduction des amplitudes de mouvements observée pour les poissons localisés dans les zones thermiques non optimales tend à confirmer que la température de l'eau a une incidence sur le métabolisme de ces derniers, potentiellement en altérant leur respiration, leurs capacités cardiovasculaires (Schreer et Cooke 2002) et donc leurs capacités de nage comme cela a souvent été montré en laboratoire et *in situ*

(Ojanguren et Brana 2000; Rome et Swank 2001; Schreer et Cooke 2002; O'Steen et Bennett 2003; Breau *et al.* 2011).

Les stratégies comportementales mises en place par les poissons du Bugey en fonction de la température de l'eau semblent donc déterminées par des nécessités physiologiques spécifiques qui contraignent les poissons à se situer dans les zones thermiques leur permettant un compromis optimal entre la croissance, l'activité métabolique et le taux de nutrition (Fry 1971; Magnusson *et al.* 1979).

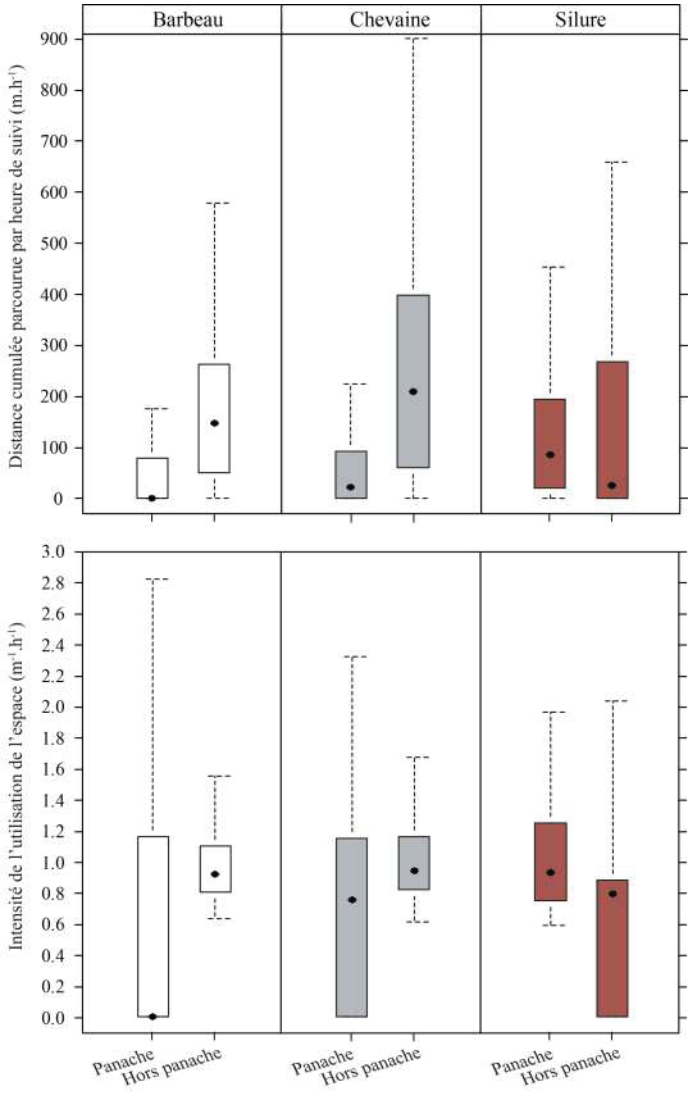


Figure 18 : Distributions spécifiques des distances cumulées horaires et de l'intensité d'utilisation de l'espace en fonction de la localisation des poissons dans le panache thermique ou hors de ce panache. Toutes les distributions sont statistiquement différentes entre elles (Tests de Mann-Whitney, p<0.001) lorsqu'elles sont comparées en fonction de la localisation des poisson par rapport au panache thermique.

Enfin, comme nous le montrent les cartes de répartition spatiale de la valeur d'habitat hydraulique (Figure 17), le nombre et la surface en habitats hydrauliques adéquats se réduisent

rapidement avec l'augmentation du débit. Par ailleurs, les résultats précédents montrent aussi clairement que la température de l'eau réduit considérablement la surface en habitats disponibles, avec pour exemple principal la privation de toute une rive pour les cyprinidés. En conséquence, dans un contexte de réalisation d'une stratégie d'utilisation de l'espace basée sur l'utilisation d'habitats ayant des caractéristiques hydrauliques adéquates (cf. partie 4.4), les poissons doivent donc aussi sélectionner les habitats qui conservent une température dans leur gamme thermique spécifique. Nous observons donc ici autre effet combiné des variables hydrologiques et thermiques qui impose aux poissons la sélection d'habitats physiques très localisés.

CHAPITRE 5

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

5. Conclusion et Perspectives

5.1. Conclusion

Durant cette thèse, nous avons réalisé une étude télémétrique sur les déplacements de trois espèces dominantes du Rhône, afin de comprendre (1) si les variations de la photopériode, du débit et de la température de l'eau, entrainent des changements dans le comportement spécifique et (2) si ces espèces ont mis en place des stratégies comportementales afin de réduire l'influence des variations environnementales sur leur vie quotidienne.

Grâce à notre étude télémétrique, nous avons tout d'abord pu récolter une quantité importante de données de positions de poissons et ainsi créer une base de données inédite qui apporte des informations primordiales sur le comportement des poissons dans un grand cours d'eau aménagé (objectif 1). Nous espérons que ce jeu de données conséquent permettra d'aller encore plus loin dans notre compréhension des relations habitat-poissons, notamment en s'orientant vers des thématiques qui n'ont pas pu être abordées durant cette thèse comme par exemple certains aspects d'écophysiologie (notion du rapport coût/bénéfice des stratégies mises en place) ou encore la construction de modèles individu-centré permettant de comprendre l'initiation des mouvements observés, ainsi que le déterminisme de la sélection des habitats (Railsback *et al.* 1999; Denda *et al.* 2008; Tang et Bennett 2010).

Dans le chapitre 3 de ce manuscrit, nous nous sommes intéressés aux déterminants environnementaux et intrinsèques de la précision du système de télémétrie utilisé durant cette thèse (objectif 2) ; précision que nous avons caractérisé via l'estimation de la probabilité de détection et de l'erreur de positionnement. Nous avons tout d'abord montré que la probabilité de détection d'une marque acoustique par le système de télémétrie est de l'ordre de 50 % dans le site d'étude du Bugey et que ce système permet d'enregistrer les positions des poissons avec une erreur de positionnement comprise entre 3-5 m dans le chenal et autour de 10 m en berge. Cette précision a donc permis l'enregistrement d'une quantité importante de positions durant différents scenarii de variations environnementales, et ce avec une qualité garantissant des études comportementales fiables.

En termes de variabilité, la précision du système de télémétrie est fluctuante dans l'espace et dans le temps, et est fortement dépendante de certaines variables environnementales et intrinsèques que nous avons pu identifier dans l'article **P1**. La nature même de ces variables fait qu'il est possible d'anticiper et de corriger les problèmes de réception et de positionnement des signaux acoustiques, avant de déployer le matériel dans le milieu. Ce travail permet donc de renseigner un futur utilisateur sur (1) la manière d'installer le matériel de télémétrie dans le milieu afin d'optimiser la configuration d'écoute des marques acoustiques et (2) les points sensibles à surveiller tout au long de l'expérimentation et après la récolte des données (e.g. le réglage des logiciels de traitement de la donnée acoustique ou l'importance de la maintenance du fonctionnement des hydrophones pour maintenir une forte densité de ces derniers).

La conclusion finale de cette étude, outre la validation des données de comportement récoltées pour réaliser l'objectif 3 de la thèse, est qu'un système de télémétrie acoustique haute résolution peut fonctionner dans un cours d'eau aménagé de la taille et de la puissance du Rhône, alors que ce résultat était incertain étant donné les contraintes physiques locales appliquées, telles que le bruit ambiant, l'hétérogénéité thermique ou encore la faible profondeur moyenne (Juell et Westerberg 1993; Kell *et al.* 1994; Ehrenberg et Steig 2002). Nous espérons donc que cette étude encouragera l'utilisation de système de télémétrie acoustique en grand cours d'eau, notamment au regard des informations écologiques cruciales qui peuvent être récoltées.

Dans le chapitre 4, nous nous sommes intéressés à l'influence de la variabilité de l'environnement sur le comportement des poissons via l'étude des préférences d'habitat, de la distribution spatiale et du mouvement des poissons (objectif 3).

L'originalité des résultats observés dans ce chapitre réside tout d'abord dans la mise en évidence de certains effets combinés de l'environnement qui ont été rarement décrits (Lessard et Hayes 2003; Olden et Naiman 2010), mais dont la nécessité de leur considération dans les études sur les relations entre les organismes aquatiques et l'environnement a été plusieurs fois avancée (Cooke *et al.* 2004; Flodmark *et al.* 2004; Murchie *et al.* 2008; Kuliskova *et al.* 2009; Pander et Geist 2010; Nunn *et al.* 2011). Au niveau du site du Bugey, ces effets combinés peuvent limiter les poissons dans leur exploitation de l'espace et donc dans la pleine réalisation de leur fonction vitale. Par exemple, l'occurrence des débits élevés durant les phases de repos des silures limite leur utilisation d'un habitat de la rive gauche, potentiellement important en termes de prédation étant donné la forte densité en cyprinidés au niveau de cette rive. De la même manière pour les

cyprinidés, le panache thermique réduit fortement la disponibilité en habitats hydrauliques adéquats qui sont déjà très limités en nombre et en surface à fort débit. A l'inverse de ces effets négatifs, il semble que la coïncidence entre les débits faibles et les périodes d'activité des poissons favorise parfois l'exploitation de l'espace par ces derniers, suggérant ainsi la capacité des individus à mettre en place des stratégies d'exploitation de l'espace en fonction des conditions environnementales (hypothèse de travail validée). Ceci est surtout observé pour les cyprinidés qui profitent des débits faibles à l'aurore pour exploiter des habitats à proximité du chenal. Ce dernier résultat nous montre donc qu'il est indispensable de prendre en compte les rythmes d'activité des poissons dans toutes les décisions de gestion entrainant un ajustement des valeurs du débit.

La seconde originalité des résultats observés dans le chapitre 4 est la mise en évidence de stratégies comportementales mises en place par les poissons en réponse aux phases contrastées de l'environnement. Les poissons sont donc des animaux capables de tirer parti des variations environnementales de manière à limiter les contraintes hydrauliques et thermiques, et exploiter au mieux les habitats disponibles. Le fait que nous ayons travaillé avec des poissons âgés (majorité d'adultes) explique en partie ces réponses comportementales, car nous pouvons supposer que ces stratégies sont issues d'une histoire de vie suffisamment longue et permettant aux individus de connaitre le milieu dans un maximum de situations environnementales contrastées. Nous pouvons dès lors nous demander quelles auraient été les réponses des plus jeunes stades et si ces derniers auraient été capables de mettre en place des stratégies comportementales. Nous avons pu aussi observer l'importance des zones de berges pour les poissons dans la réalisation des différentes stratégies et de leurs différentes fonctions vitales (hypothèse de travail validée). L'utilisation fréquente des zones de berges par les poissons est le résultat des variations hydrologiques qui contraignent les poissons à se localiser dans des habitats refuges de moins en moins disponibles avec l'augmentation du débit. La répartition spatiale des poissons et leurs préférences d'habitat peuvent donc être considérées comme une image du stress des poissons en réponse aux variations hydrologiques enregistrées au niveau du Bugey. En conséquence, dans les milieux présentant des variations artificielles de leurs régimes hydrologiques et thermiques, il semble très important de conserver une bonne accessibilité aux zones de berge et d'y conserver une bonne diversité en habitat (notamment en ce qui concerne les abris), de manière à permettre aux poissons de réaliser les stratégies décrites précédemment.

Une des limites de mon étude est la représentativité des réponses comportementales décrites au regard du cycle annuel de vie des poissons. En effet, j'ai observé le comportement des poissons uniquement durant l'été, c'est-à-dire en période de post-reproduction qui est une phase active de nutrition impliquant une exploitation dynamique des habitats disponibles. Ainsi, il est probable que durant l'hiver la distribution spatiale spécifique ainsi que les mouvements individuels soient très différents de ceux observés ici, puisque que les barbeaux et chevaines peuvent trouver dans le panache thermique des habitats qui n'étaient pas exploitables durant l'été (température >> 24°C). De la même manière, lors de la période de reproduction (fin printemps, début été) les cyprinidés sont susceptibles de réaliser des déplacements importants pour accéder aux frayères (Baras et Cherry 1990; Baras 1992; Fredrich *et al.* 2003). Les patrons d'activités observés dans l'article **P3** peuvent donc être différents lors de cette saison pour les barbeaux et les chevaines. Le silure étant une espèce se déplaçant peu durant le printemps (Copp *et al.* 2009), il est probable que la période de reproduction (de mai à juin et la reproduction est nocturne) modifie principalement le mouvement individuel observé pour cette espèce dans mon étude. Ainsi, les stratégies comportementales décrites dans mon travail sont à considérer pour une phase de vie bien identifiée et ne doivent en aucun cas prédisposer du comportement moyen annuel des trois espèces ciblées.

Enfin, il est doit être signalé une critique importante de ce travail qui est l'absence de référentiel comportemental. En effet, même si la littérature nous donne beaucoup de réponses comportementales des différentes espèces cibles aux variations de l'environnement, rares sont les exemples qui apportent ces informations dans des milieux non aménagés de la taille du Rhône. Pourtant, ces informations sont capitales pour évaluer si les réponses comportementales enregistrées dans le site du Bugey sont réellement issues de l'influence de ces variations et de quelle manière elles s'éloignent d'une réponse comportementale « de base ». En l'état, une restitution de ses propres observations du comportement dans un contexte bibliographique riche et varié est un moyen pertinent de pallier à ce manque de référentiel et de rendre compte du niveau d'originalité de ses propres résultats.

5.2. Une perspective d'étude : l'étude de la réponse comportementale des individus

De manière générale, on a accordé dans ce travail de thèse une place importante à la visualisation spécifique des réponses comportementales. Cette visualisation nous permet

d'obtenir une image « moyenne » du comportement des poissons et de discuter rapidement les grands types de stratégies mises en place en fonction des différents traits écologiques des espèces. Néanmoins, il est bien connu que les poissons ont des réponses comportementales qui peuvent différer entre les individus, que ce soit au niveau de leur préférence d'habitat (Vilizzi *et al.* 2004), de leur mouvement (Baras 1997; Penaz *et al.* 2002), ou de leur distribution spatiale (Baras 1997).

Dans une étude réalisée dans le cadre de **P2,** cette variabilité interindividuelle a été mise en évidence au niveau des préférences d'habitat pour quelques variables d'habitat (Figure 19). Ainsi, certains barbeaux préfèrent des profondeurs > 3.2 m et des vitesses entre 0.8 et 1 $m.s^{-1}$, alors que la majorité des individus préfèrent des profondeurs < 0.8 m et des vitesses comprises entre 0 et 0.4 $m.s^{-1}$. De la même manière les préférences des silures pour les profondeurs sont variables, notamment en ce qui concerne les profondeurs intermédiaires.

C'est surtout au niveau de la température que les différences les plus importantes sont observées, puisque 3 individus sur 5 préfèrent les températures entre 20 et 25 °C, alors que les deux autres individus ont une préférence marquée pour les températures > 25 °C. De la même manière, les chevaines ont des préférences variables pour les différentes classes de substrat. Néanmoins, l'étude de **P2** montre nettement que la variabilité interindividuelle pour les trois autres variables d'habitat est très réduite chez cette espèce.

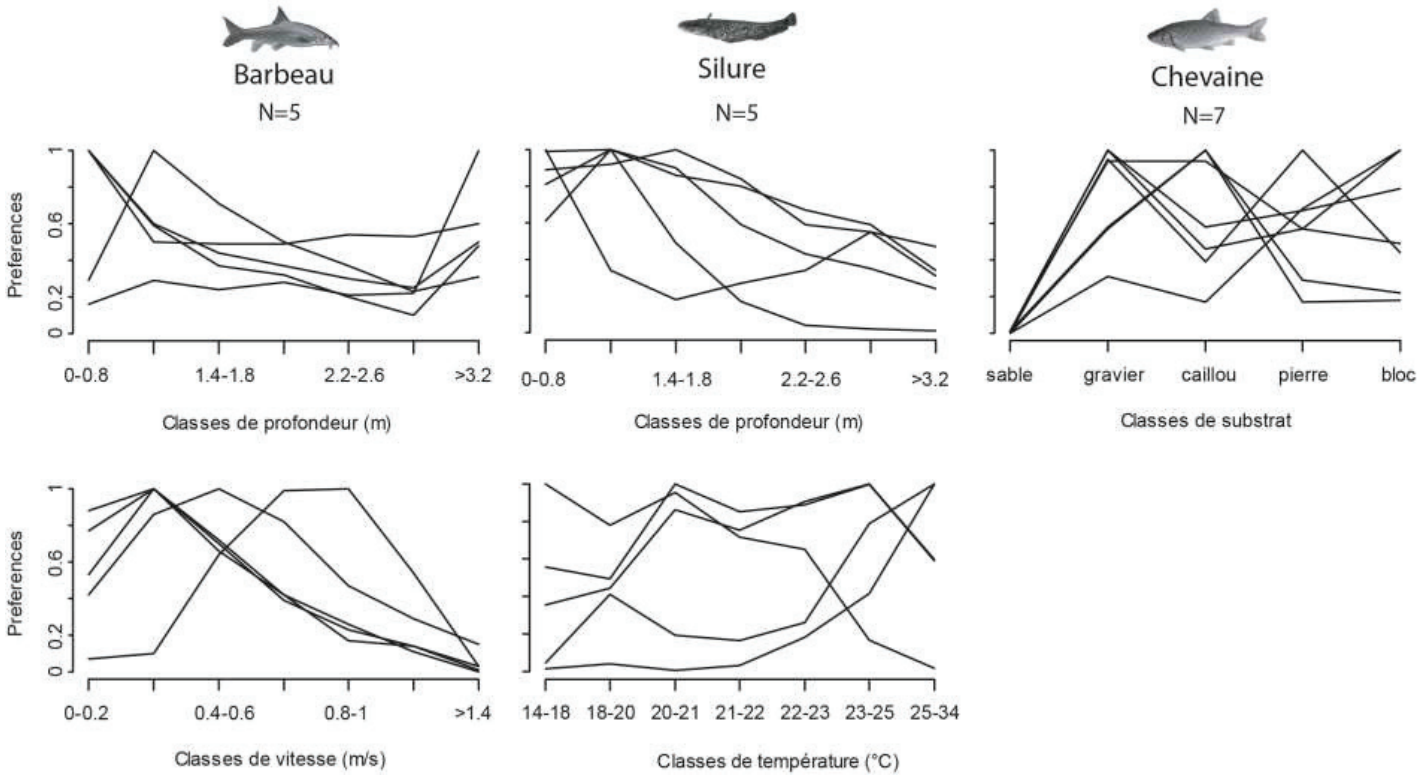


Figure 19 : Variabilité interindividuelle des préférences observées pour différentes variables environnementales chez 5 barbeaux, 5 silures et 7 chevaines sélectionnés car fournissant une quantité importante de couples [heure de suivi-carré] (> 1000) dans le jeu de données (résultat issu de P2).

La variabilité des préférences d'habitat a pour conséquence une distribution spatiale qui peut plus ou moins différer entre les individus. En effet, en prenant en exemple quelques barbeaux suivis durant l'expérimentation de télémétrie (Figure 20), on peut voir que les individus utilisent des zones du Bugey différentes. Le barbeau 3051 utilise principalement un habitat de la rive gauche en amont du site, au niveau d'un banc de gravier peu courant situé en berge ; alors que les barbeaux 3128 et 3170 utilisent à la fois des habitats de berges dans les deux rives, à proximité/dans le chenal ou encore en aval du rejet principal.

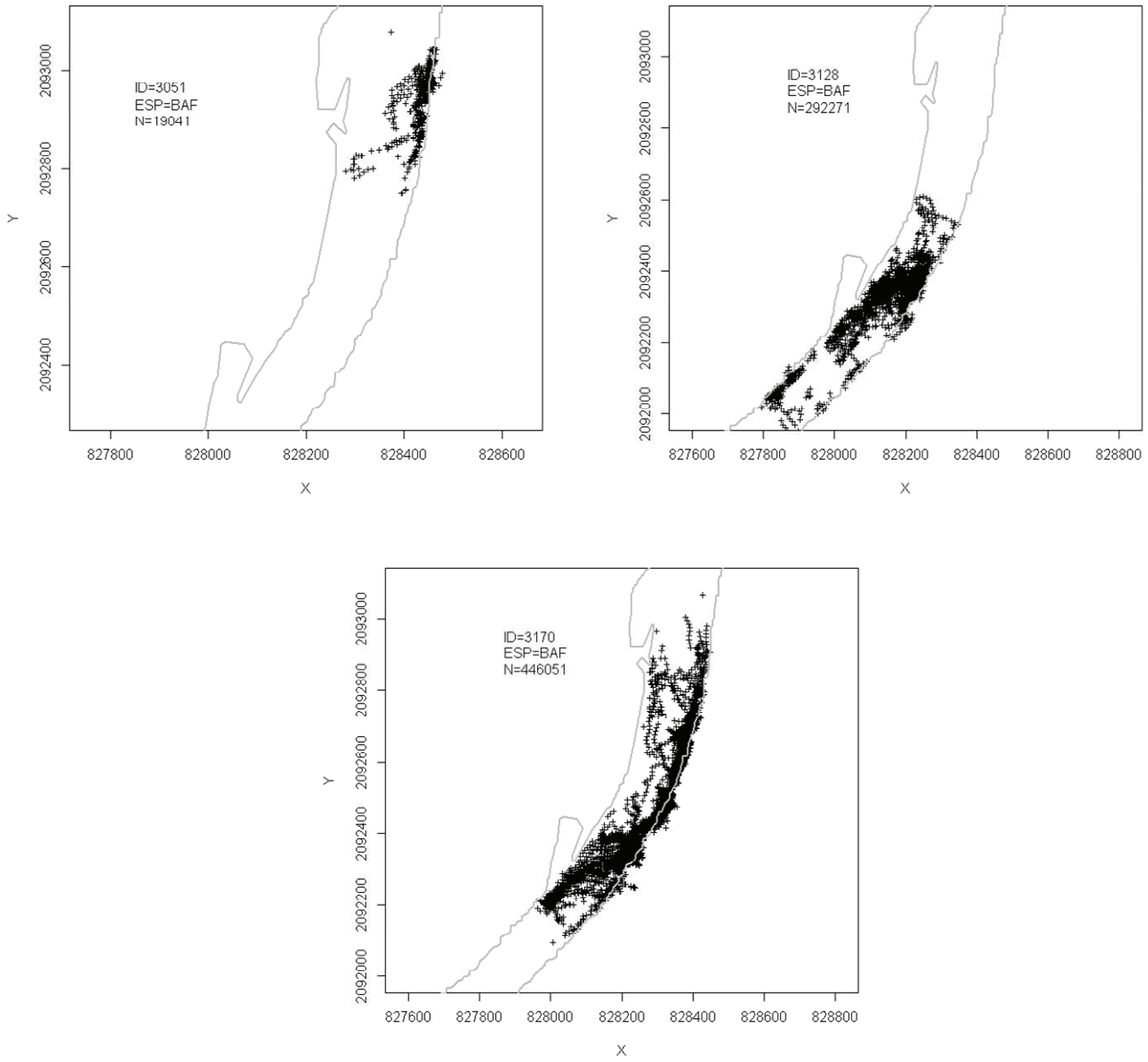


Figure 20 : Répartition spatiale des positions enregistrées pour trois barbeaux (3051, 3128 & 3170) durant les 89 jours du suivi télémétrique.

Ainsi, il est fort probable que les stratégies comportementales décrites dans cette thèse soient aussi variables en fonction de l'individu étudié, avec l'exploitation par certains individus d'habitat en marge des préférences spécifiques décrites dans cette thèse (notamment en ce qui concernent les températures utilisées dans cet exemple). En conséquence et de manière à obtenir une image complète (ou tout du moins plus détaillée encore) de l'éventail de stratégies comportementales mises en place par les poissons, il serait pertinent d'étudier rapidement les réponses comportementales des individus.

CHAPITRE 6

ANNEXES

6. ANNEXES

ANNEXE I: Un hydrosystème étudié dans le cadre de la problématique : le fleuve Rhône appréhendé à travers le secteur du Bugey

1. Généralités sur le Rhône et le secteur du Bugey

1.1. Le Rhône

A l'échelle internationale, le fleuve Rhône est un fleuve de taille modeste (812 km), prenant sa source dans un glacier Suisse (le glacier Furka à 2341 m d'altitude) et drainant la région du Valais jusqu'au lac Léman d'où il se déverse dans sa partie française sur 512 km (Olivier *et al.* 2009). A l'échelle nationale, le Rhône français est le premier fleuve au niveau de son débit à l'embouchure (1720 $m^3.s^{-1}$) et le second fleuve au niveau de sa longueur (à comparer aux 1013 km de la Loire). Il draine au total un bassin versant de 96500 km² (dont 90500 km² en France) et est alimenté par 34 principaux affluents, les affluents majeurs (en termes de débits à la confluence > 100 $m^3.s^{-1}$) étant l'Ain, la Saône, l'Isère et la Durance.

Le Rhône présente une structure de pente complexe qui permet de découper son cours en trois parties : (1) le Haut-Rhône français (et une partie d'environ 20 km du Rhône suisse), entre le Lac Léman et la confluence avec la Saône, qui présente une pente ~0.1% sur 200 km et est alimenté par quatre principaux affluents (l'Arve, le Fier, le Guiers et l'Ain) ; (2) le Rhône moyen, entre la confluence avec la Saône et la confluence avec l'Eyrieux, qui présente une pente ~0.05% sur 120 km et est principalement alimenté par l'Isère ; et (3) le Bas-Rhône, entre la confluence avec l'Eyrieux et l'embouchure, qui présente une pente de ~0.04% sur ~200 km et est principalement alimenté par l'Ardèche et la Durance.

Le bassin versant du Rhône comprend plusieurs zones climatiques, essentiellement d'influence océanique, avec des précipitations modérées en toutes saisons. Les régions du Nord et les montagnes reçoivent le plus de précipitations et l'altitude affecte la durée et l'épaisseur du manteau neigeux. Les précipitations annuelles moyennes du Rhône français sont de 103.1 cm alors que celles du Haut-Rhône suisse sont de 162.4 cm (Olivier *et al.* 2009).

1.2. Le secteur du Bugey et sa modélisation hydrodynamique

Le site d'étude du Bugey (45° 47' N; 5° 16' E) est situé au droit de la centrale nucléaire du Bugey, elle-même située en rive droite (Photo 1).



Photo 1 : La centrale nucléaire du Bugey située en rive droite du site d'étude. La photographie a été prise à un débit journalier stable de 272 $m^3.s^{-1}$: noter la présence de substrat grossier exondé à ce débit.

Le site d'étude présente une bathymétrie et une répartition spatiale du substrat complexes offrant ainsi une mosaïque d'habitats intéressante pour les espèces aquatiques (Figure 1). Son élévation est comprise entre 181 et plus de 189 m (zones de berge) ; cette variation est principalement expliquée par la présence, en milieu de site, d'un banc de graviers situé en rive droite (élévation entre 188 et 189 m) et d'une fosse située en rive gauche (Figure 1.A.). La composition du substrat se répartie globalement comme suivant la Figure 1.B. et est représentée par cinq classes de substrat déterminées par la taille du sédiment (en mm) : sable [0.06-2[(8.2 % de la surface), gravier [2-16[(26.4 %), caillou [16-64[(36.0 %), pierre [64-256[(14.4 %) et bloc > 256 mm (13.9 %).

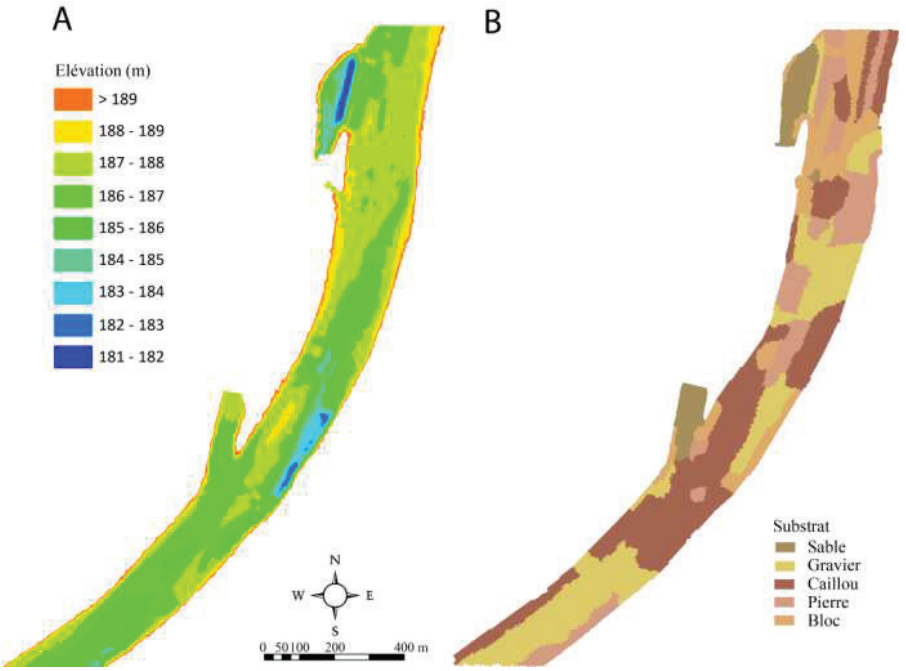


Figure 1 : Elévation du fond de la rivière (A, en mètres) et répartition du substrat dominant au niveau du site du Bugey. Les classes de substrat dominant sont (en mm) : sable [0.06-2[, gravier [2-16[, caillou [16-64[, pierre [64-256[et bloc > 256. D'après Capra *et al.* (2008a).

Le secteur du Bugey est le sujet d'une modélisation hydrodynamique réalisée par Irstea de Lyon en collaboration avec la société AECOM (anciennement RSW-Inc, Eric McNeil et collaborateurs). Ce modèle hydrodynamique a été construit en utilisant :

_ (1) un modèle numérique de terrain (MNT) basé sur des mesures précises de la topographie et de la bathymétrie (une moyenne de quatre points de mesure par m², (Pella *et al.* 2007)). Le MNT a été constitué sous la forme d'un maillage irrégulier d'éléments triangulaires. Un exemple de représentation de ce maillage au niveau du site du Bugey est présenté dans la figure 2.

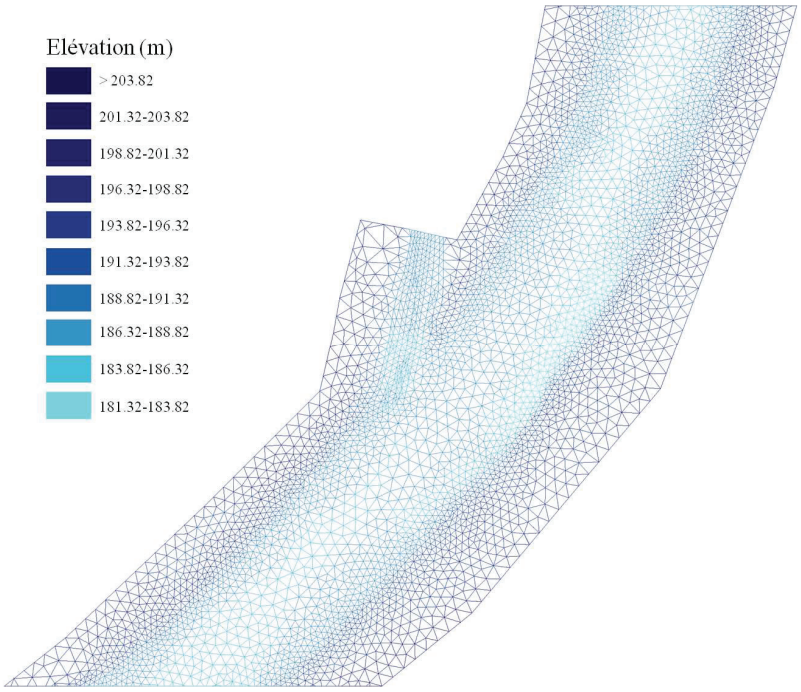


Figure 2 : Aperçu du maillage à hauteur du rejet principal de la centrale nucléaire du Bugey. La couleur donnée aux arrêtes est représentative de l'élévation du fond (valeur en m).

_ (2) la répartition spatiale du substrat (représentation de la micro-rugosité, Figure 1.B.) pour estimer les frottements de l'eau sur le fond (coefficient de Manning) (Capra *et al.* 2011);

_ (3) des enregistrements de nombreuses relations niveau d'eau (altitude de la surface libre) – débit (de 150 à plus de 1000 $m^3.s^{-1}$) effectuées sur six secteurs d'amont en aval. Les niveaux d'eau ont été obtenus par trois méthodes différentes qui sont l'utilisation des échelles limnimétriques, des sondes à pression et la réalisation de lignes d'eau obtenues en dévalant le courant au centre du chenal et en mesurant de manière continue le niveau d'eau et sa position précise à l'aide d'un GPS différentiel (Capra *et al.* 2011);

_ (4) des mesures de vitesse en différents secteurs du site du Bugey à des débits différents (Capra *et al.* 2011).

La modélisation hydrodynamique consiste donc à représenter la réalité des écoulements à partir de ces trois sources d'informations principales : bathymétrie, niveaux d'eau et substrat / frottements.

Ce modèle hydrodynamique est étalonné et validé pour une large gamme de débits compris entre 150 et 850 $m^3.s^{-1}$. Les différences entre les niveaux d'eau simulés et mesurés sont au maximales d'1 cm, et une comparaison des vitesses mesurées et simulées ne montrait aucune erreur dépassant 0.1 $m.s^{-1}$ sur tout le site d'étude (Capra *et al.* 2011). La finalité de ce modèle est la connaissance, en tout point du site d'étude et pour toutes les valeurs de débit de la gamme d'étalonnage, des valeurs de profondeurs (en m) et de modules de la vitesse moyennée sur la profondeur (en $m.s^{-1}$). Un exemple de simulation de profondeurs et de vitesses pour un débit de 550 $m^3.s^{-1}$ est présenté dans la figure 3. L'examen de cette figure souligne la présence d'une grande hétérogénéité des profondeurs pour ce débit moyen, ainsi qu'une zone d'accélération du courant dans le chenal, principalement à l'aval du site d'étude.

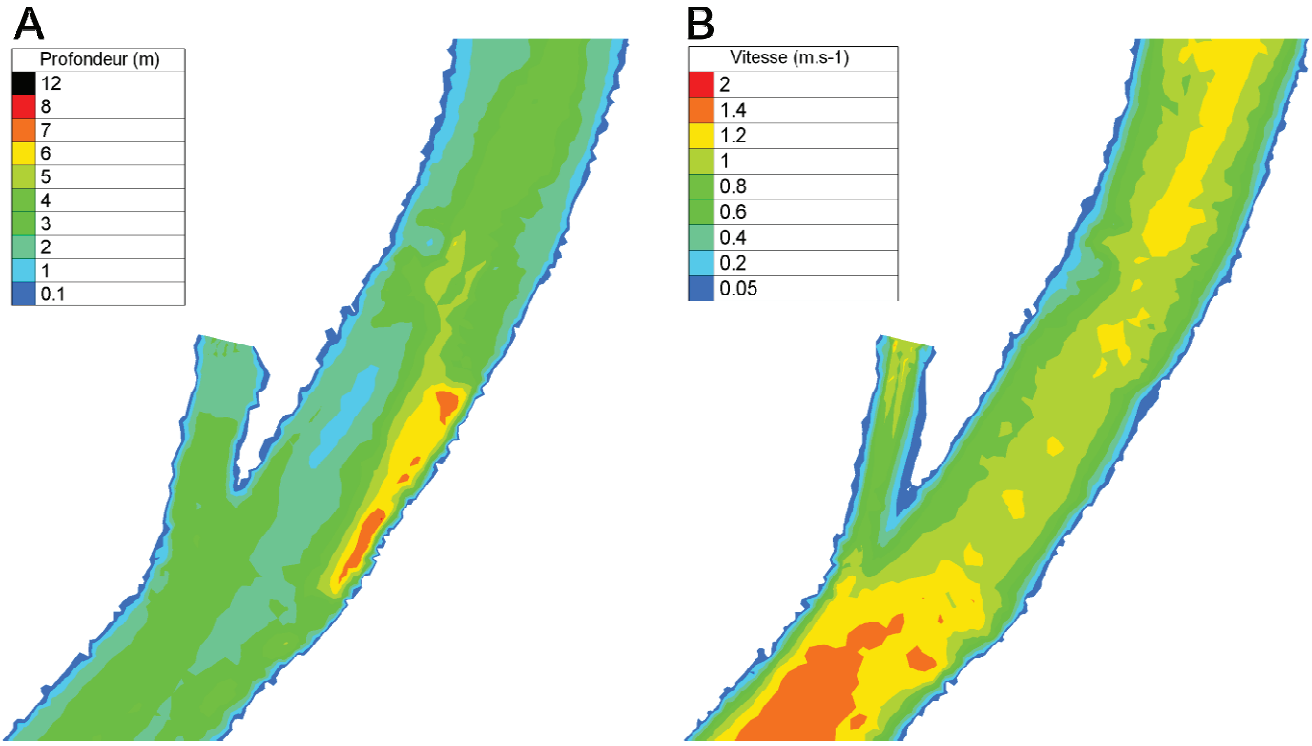


Figure 3 : Représentation de la profondeur (A) et de la vitesse scalaire (B) simulées par le modèle hydrodynamique 2D au niveau du site du Bugey pour un débit de 550 $m^3.s^{-1}$.

Concernant la gamme de débit observée durant l'expérimentation (i.e. entre 150 et 750 $m^3.s^{-1}$), la profondeur moyenne augmente de 1.57 (σ=0.93) à 3.84 m (σ=1.75). La vitesse moyenne passe quant à elle de 0.53 (σ=0.35) à 1.13 $m.s^{-1}$ (σ=0.65), avec un début de ralentissement observé autour de 500 $m^3.s^{-1}$.

2. Hydrologie et influence des aménagements

La structure de pente du Rhône, ajoutée à des débits importants, font du Rhône un hydrosystème idéal pour la production en électricité via le fonctionnement de barrages hydroélectriques. Entre l'usine de Chippis (usine située en amont du lac Léman, Suisse) et le barrage de Vallabrègues (barrage le plus en aval, France), 25 aménagements hydroélectriques sont référencés sur tout le linéaire du Rhône. Au total, le Rhône permet la production de 41700 GWh d'électricité via l'hydroélectricité, ce qui représente ~ 32 % de la production annuelle électrique totale (hydroélectricité + thermique ou nucléaire) dans le bassin Rhône-Méditerranée (Bravard *et al.* 2008).

De par leur fonctionnement, les multiples centrales hydroélectriques installées sur le fleuve ont fortement modifié le régime hydrologique du cours d'eau durant le dernier siècle (Bravard *et al.* 1992; Olivier *et al.* 2009), et ce en parallèle de l'utilisation de l'écoulement du Rhône pour la navigation et l'irrigation (Vivian 1989; Fruget et Dessaix 2003). Le niveau du lac Léman et le débit du Rhône français à la sortie du lac sont à la fois déterminés par le régime pluvial et nival du Haut-Rhône suisse, mais aussi par la régulation du barrage du Seujet situé à Genève (à l'aval direct du Léman, Suisse) par les services industriels de Genève (SIG). De ce fait, en fonction de la pluviométrie, de la fonte des neiges, de la cote du Léman et de la demande en énergie du canton de Genève, le débit en entrée du Rhône français est fortement variable. A l'aval de l'Arve, le fonctionnement des principaux barrages (Verbois, Chancy-Pougny et Génissiat) entraîne des variations journalières du débit qui se distinguent par des amplitudes et des fréquences importantes. Au niveau du site du Bugey, les variations hydrologiques peuvent s'apparenter à des éclusées (Capra *et al.* 2008a) avec une variation hydrologique quotidienne type observée dans la Figure 4 (voir le chapitre 2 pour une description type du débit au cours de la journée).

Durant l'année 2009, le débit journa1ier enregistré au niveau du site du Bugey a varié de 102 à 1023 $m^3.s^{-1}$ et le débit journalier moyen était de 378 $m^3.s^{-1}$ (Figure 2). Le débit moyen

mensuel a quant à lui varié de 387 $m^3.s^{-1}$ en septembre à 567 $m^3.s^{-1}$ en juin. L'année 2009 présentait des débits faibles comparés à la chronique hydrologique enregistrée depuis 1980. Les débits de 2009 ont oscillé la plupart du temps entre les débits journaliers minimaux et moyens de cette chronique : le débit journalier minimal enregistré en 2009 est le plus faible débit journalier enregistré durant cette chronique et le débit journalier moyen de 2009 est le troisième plus bas débit moyen des 29 années d'enregistrement (après 2005 et 1989).

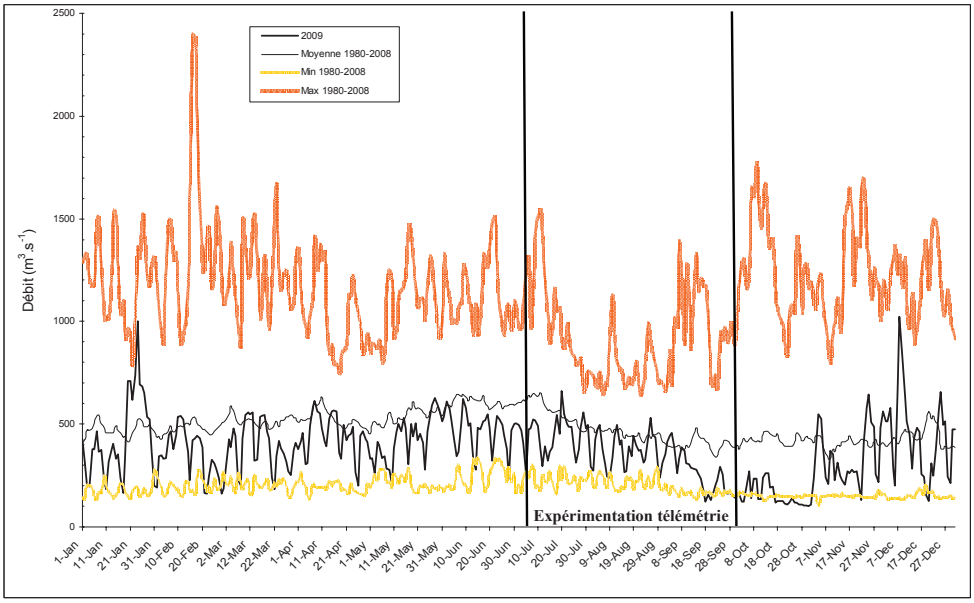


Figure 4 : Hydrogramme journalier de l'année 2009 enregistré au niveau de la zone du Bugey, entre les barrages de Sault-Brénaz et Jons (données EDF). Les valeurs moyennes, minimales et maximales des débits journaliers enregistrés entre 1980 et 2008 sont aussi renseignées. La période de l'expérimentation de télémétrie de la thèse est présentée entre le 3 juillet et le 29 septembre (d'après Roger *et al.* 2010).

Durant l'expérimentation de 2009, réalisée entre le 3 juillet et le 29 septembre 2009, les débits ont varié en suivant un profil de variation journalier de type éclusée (Figure 3), même si des variations atypiques (débits bas et moins variables) ont été observées à partir de la mi-septembre. Plus précisément, entre le 3 juillet et le 14 septembre, le débit du Rhône a varié entre 191 et 725 $m^3.s^{-1}$, pour un débit moyen de 404 $m^3.s^{-1}$ (σ=120 $m^3.s^{-1}$). A partir du 15 septembre et jusqu'à la fin du suivi, la fréquence et l'amplitude de variation du débit étaient plus faibles, avec des débits variant de 142 à 396 $m^3.s^{-1}$.

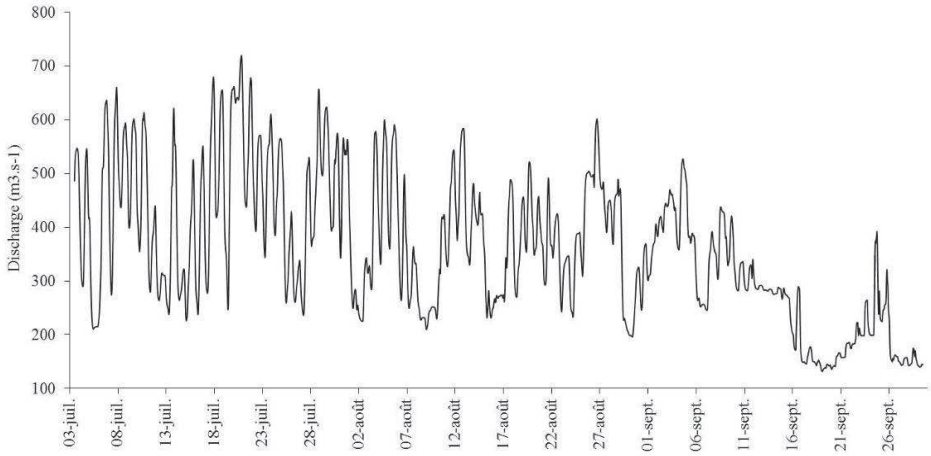


Figure 5 : Hydrogramme des débits horaires enregistrés durant l'expérimentation de l'été 2009 (données CNR).

Les variations du débit entraînent une variation importante de la hauteur d'eau moyenne du site du Bugey et sont responsables de l'exondation de zones de berges à bas débits (Photo 2). Ces variations hydrologiques ont donc une influence importante sur l'accessibilité des habitats de berge qui sont connus pour permettre aux populations piscicoles l'accomplissement de certaines fonctions vitales telles que la nutrition, le repos et la protection (Schiemer *et al.* 2001; Pander et Geist 2010).

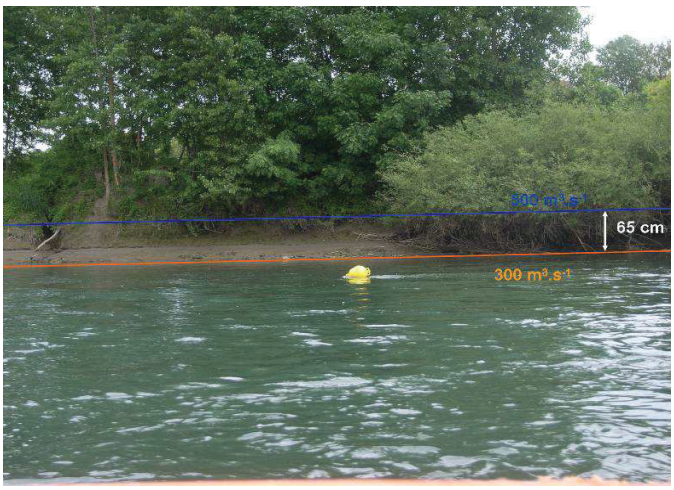


Photo 2 : Hauteur d'eau du Rhône à 300 $m^3.s^{-1}$ (limite orange) et 500 $m^3.s^{-1}$ (limite bleue). Noter la perte en habitats de berge lorsque le débit varie entre ces deux limites.

Lorsque le débit varie de 150 à 750 $m^3.s^{-1}$, la surface mouillée du site du Bugey passe de 207939 à 235825 m², soit une variation d'environ 12 % de la surface mouillée maximale calculée à 750 $m^3.s^{-1}$ (Figure 4). On peut remarquer une augmentation importante de la surface mouillée entre 150 $m^3.s^{-1}$ et environ 330 $m^3.s^{-1}$ (+ 14770 m², soit une variation de 82 m² par $m^3.s^{-1}$), puis une évolution plus lente entre 330 et 600 $m^3.s^{-1}$ (+ 6211 m², soit une variation de 23 m² par $m^3.s^{-1}$). Entre 600 et 750 $m^3.s^{-1}$, la surface augmente à nouveau plus rapidement de 6904 m² (soit une variation de 46 m² par $m^3.s^{-1}$). Ces changements dans les

vitesses de variations de la surface mouillée sont expliqués par la topographie des berges, abruptes et verticales sur une grande partie de leur hauteur. Nous comprendrons donc aisément que la variabilité des débits et l'alternance d'exondation-inondation des berges ont des conséquences directes sur la disponibilité des habitats piscicoles et l'utilisation de ces derniers par les poissons.

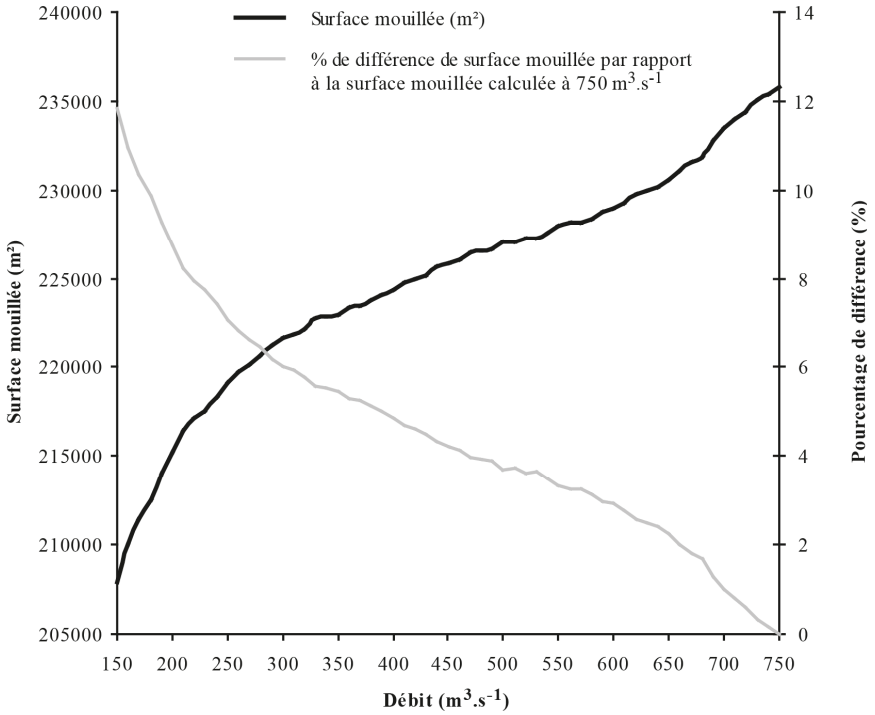


Figure 6 : Variation de la surface mouillée du site du Bugey entre 150 et 750 $m^3.s^{-1}$ (ligne noire). Le pourcentage de perte en surface mouillée par rapport à la surface mouillée maximale de 750 $m^3.s^{-1}$ est aussi figurée (ligne grise).

3. Thermie et influence des aménagements

3.1. Variation saisonnière de la température de l'eau du Rhône

En 2009, la température journalière du Rhône a varié entre 2.8 et 23.6°C (Figure 5), pour une moyenne annuelle de 12.7°C (σ=6.0 °C). Les températures moyennes journalières de l'année 2009 étaient la plupart du temps supérieures à la moyenne des températures moyennes journalières des 29 années du suivi thermique du Rhône. Seules les températures de 2009 enregistrées entre le 1er janvier et début mars étaient inférieures aux valeurs moyennes de la chronique d'enregistrement. L'année 2009 était la 3ème année la plus chaude après les années 2003 et 1989 présentant respectivement des températures moyennes annuelles de 13.3°C et 13.0°C.

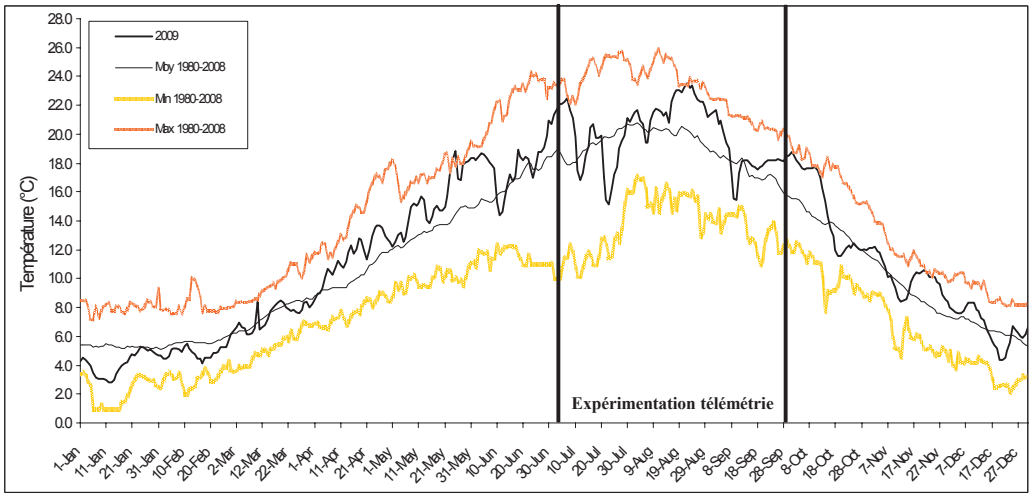


Figure 7 : Thermogramme journalier de l'année 2009 enregistré au niveau de la zone du Bugey (données EDF). Les valeurs moyennes, minimales et maximales des températures journalières enregistrées entre 1980 et 2008 sont aussi renseignées (d'après Roger *et al.* 2010).

3.2. Influence des rejets de centrales nucléaires sur le régime thermique local

En parallèle de l'utilisation de l'eau du Rhône pour la production d'électricité via les centrales hydroélectriques, l'eau du Rhône est utilisée pour le refroidissement des centrales thermiques et tout particulièrement le refroidissement des quatre centrales nucléaires françaises installées le long de son cours (Bugey, Saint-Alban, Cruas et Tricastin). Au total, les centrales thermiques et nucléaires assurent la production de 89200 GWh, soit ~ 68% de la production annuelle en électricité du bassin Rhône-Méditerranée (Bravard *et al.* 2008).

Ces centrales nucléaires rejettent de l'eau échauffée en aval des installations qui peut avoir un effet thermique localisé sur une grande partie du linéaire. Ainsi, une étude réalisée au niveau de la centrale nucléaire du Bugey (Figure 6) a montré que l'eau échauffée rejetée par les deux rejets de la centrale nucléaire engendrait un réchauffement localisé de la rive droite jusqu'à la confluence avec l'Ain (10 km en aval) où une homogénéisation de la température de l'eau sur toute la largeur du Rhône était alors observée (+2°C max par rapport à la température de l'eau en amont de la centrale) (Capra *et al.* 2008b). Un refroidissement d'environ 1°C par kilomètre a été observé entre les rejets de la centrale et la confluence avec l'Ain.

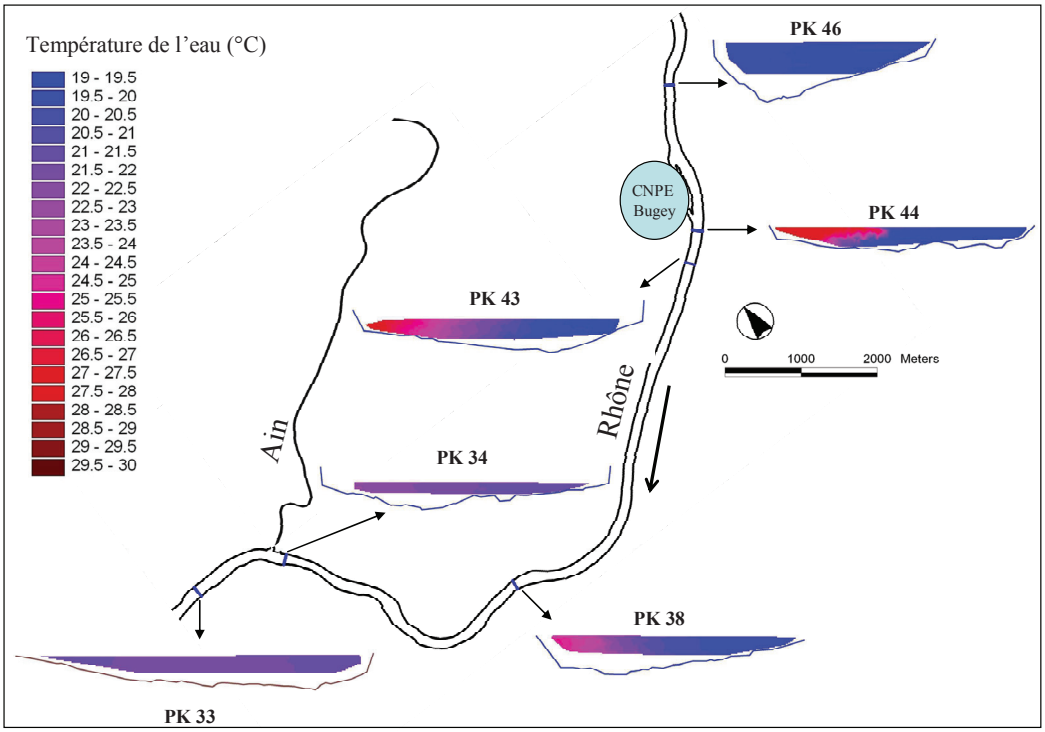


Figure 8 : Profils thermiques transversaux enregistrés durant l'été 2008 (23 juillet) aux points kilométriques (PK, kilomètres à l'amont de Lyon) 33 à 46. La centrale nucléaire du Bugey est signalée, ainsi que la confluence avec l'Ain (modifié d'après Capra *et al.* 2008).

A une échelle plus locale (i.e. au droit de la centrale nucléaire du Bugey), les deux rejets de la centrale du Bugey génèrent un panache thermique en rive droite où la température de l'eau peut être entre 8 et 10°C supérieure à la température de la rive gauche (Figure 7). La largeur du panache thermique résultant du fonctionnement des deux rejets est fortement dépendante de la valeur du débit du Rhône puisqu'elle peut varier par exemple, pour un fonctionnement constant de la centrale et une température amont de 20.3°C, de 67.2 m à 150 $m^3.s^{-1}$ (min=6.3, max=140.5, σ=23.1) à 24.8 m à 700 $m^3.s^{-1}$ (min=0, max=70.5, σ=19.0).

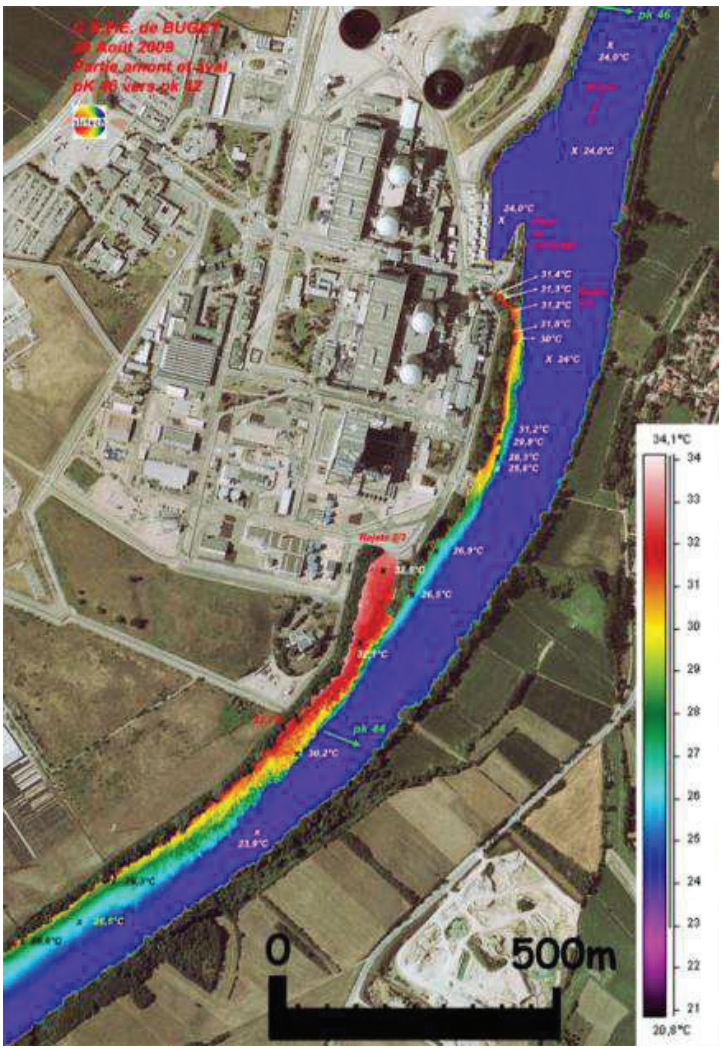


Figure 9 : Photographie thermique aérienne prise le 20/08/2009 à un débit moyen journalier de 465 m3/s. Photographie prise par la société *Sirtech* pour le compte d'EDF (gracieusement transmise par la centrale du Bugey) avec l'accord de Mr J.C. Zwald.

Au niveau du Bugey, la température de l'eau en amont et en rive gauche de la centrale est dépendante de la température de l'eau en sortie du lac Léman. Durant l'expérimentation de 2009, la température horaire de l'eau (Figure 8) en amont et en rive gauche du site était comprise entre 14.9 et 24.2 °C (moyenne=20.3 °C ; σ=2.2 °C), alors que celle du rejet principal a varié de 20.5 à 33.8 °C (moyenne=29.2 °C ; σ=2.3 °C). Les valeurs minimales de température sont expliquées par le passage de « gouttes froides » qui correspondent au basculement des masses d'eau profondes du lac Léman vers la surface du lac qui se déversent par la suite dans le Rhône et refroidissent transitoirement et fortement la température de l'eau du Rhône (Poirel *et al.* 2008). Durant l'expérimentation, trois gouttes froides ont été observées entre le 6 juillet et le 12 septembre (Figure 9), avec une baisse maximale de 4.9 °C en 6 jours, observée durant la première goutte froide.

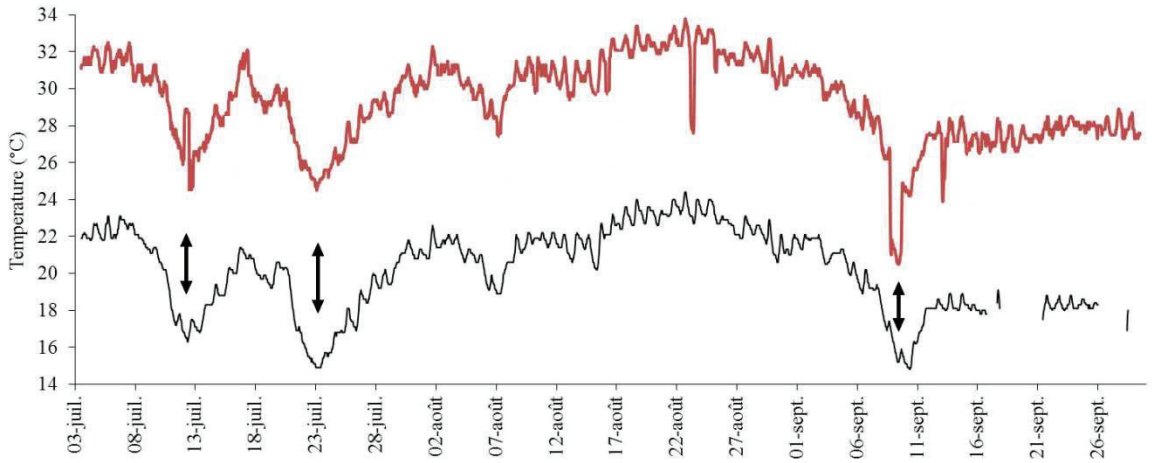


Figure 10 : Thermogramme enregistré durant l'expérimentation de télémétrie. En noir est renseignée la température enregistrée en rive gauche non-échauffée et en rouge est renseignée la température enregistrée dans le rejet principal. Les doubles flèches localisent le passage des trois gouttes froides enregistrées durant l'expérimentation (cf. explications dans le texte).

ANNEXE II: Caractéristiques, fonctionnement et mise en place du système de télémétrie utilisé durant cette thèse.

1. Généralités sur la télémétrie acoustique et le système utilisé durant la thèse

1.1. Principe de la télémétrie acoustique

Le principe de fonctionnement d'un système de télémétrie acoustique est le même que celui qui détermine la position via un GPS (Global Position Satellites). Un émetteur acoustique (appelé aussi marque, qui peut être implantée dans ou sur un poisson) émet un signal qui doit être reçu au minimum par 3 récepteurs acoustiques (hydrophones) pour un positionnement en 2 dimensions, ou par 4 hydrophones pour un positionnement en 3 dimensions (Figure 1).

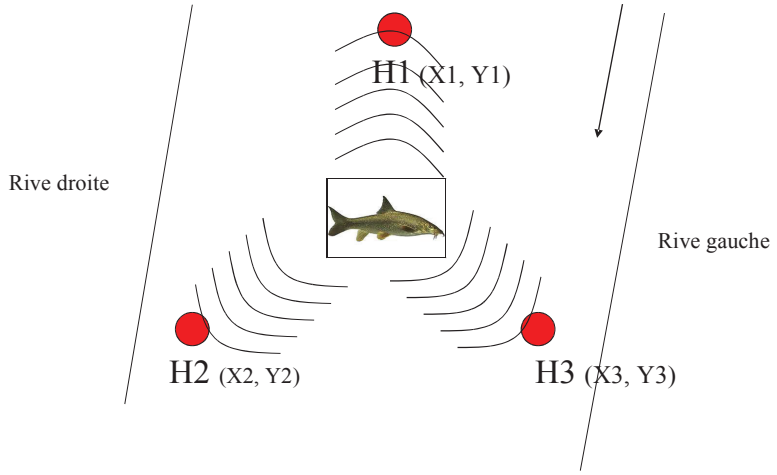


Figure 1 : Fonctionnement d'un système de télémétrie acoustique dans le cas d'un positionnement en 2D. Les hydrophones, en rouge, sont renseignés par un H et sont localisés (X,Y).

Connaissant la position des hydrophones et mesurant le temps précis d'arrivée du signal acoustique à chaque hydrophone, il est possible d'estimer la localisation de l'émetteur acoustique (Ehrenberg et Steig 2003). Si nous posons *hix*, *hiy* et *hiz* pour spécifier les coordonnées x, y et z du i^{ème} hydrophone, et *Fx*, *Fy* et *Fz* pour spécifier les coordonnées inconnues x, y et z de l'émetteur, le temps de propagation *ti* du signal de la marque au i^{ème} hydrophone est donné par la relation :

$$ti = \frac{1}{c}\sqrt{(hix - Fx)^2 + (hiy - Fy)^2 + (hiz - Fz)^2}$$

où *c* est la vitesse du son dans l'eau. Le temps *ti* ne peut pas être directement mesuré, puisque le moment de l'émission du signal par l'émetteur est inconnu. Mais il est possible de mesurer les différences entre les temps d'arrivée du signal acoustique aux différents hydrophones (*ti-tj*) et l'équation précédente devient :

$$(ti - tj) = \frac{1}{c}[\sqrt{(hix - Fx)^2 + (hiy - Fy)^2 + (hiz - Fz)^2} - \sqrt{(hjx - Fx)^2 + (hjy - Fy)^2 + (hjz - Fz)^2}]$$

Dans une résolution en trois dimensions, il existe trois équations de différence entre les temps d'arrivée. Le système d'équations non linéaires est déterminé par la résolution des coordonnées du poisson (*Fx*, *Fy* et *Fz*), tel que l'écart quadratique moyen entre les différences de temps mesurées et calculées soit réduit au minimum. De nombreux algorithmes de résolution de ces équations existent et sont souvent des algorithmes propriétaires, comme cela est le cas pour le système de télémétrie utilisé dans ma thèse.

La qualité de la localisation réalisée par l'algorithme de triangulation est donc dépendante (1) de la connaissance du temps précis de réception du signal acoustique, (2) de la connaissance de la position précise des hydrophones et (3) de la connaissance de la vitesse du son dans l'eau. Ces différentes variables intrinsèques aux systèmes de télémétrie sont considérées comme déterminantes pour la qualité du positionnement des émetteurs acoustiques par ces systèmes (Juell et Westerberg 1993; Kell *et al.* 1994; Smith *et al.* 1998).

1.2. Composition et caractéristiques techniques du système HTI

Le système HTI utilisé durant ma thèse est un système actif d'enregistrement d'ultrasons (fréquence : 307 kHz) produits par des émetteurs acoustiques immergés (puissance des émetteurs: 155 dB par rapport à 1 µPa @ 1 m). Plusieurs types d'émetteurs sont proposés par la société HTI et diffèrent au niveau de leur taille (de 16.4 à 73 mm), leur poids (de 0.7 à 24 g dans l'air) et leur durée de vie (de 15 jours à 3 ans). Durant l'expérimentation de télémétrie réalisée durant la thèse, tous les types de marques proposés ont été utilisés en fonction des différentes tailles de poissons capturés. Le délai entre deux émissions était d'environ 3 secondes, et ce dernier était utilisé pour identifier les marques entre elles. Le système HTI se compose aussi d'hydrophones (largeur du faisceau : 330°) qui (1) captent les ultrasons de 307 KHz produits dans le milieu et (2) communiquent l'information de réception du signal à une centrale d'acquisition (appelée ATR pour *Acoustic Tag Receiver*) via un câble acoustique (Figure 2, étapes 1 à 3). Le signal acoustique est ensuite traité automatiquement par l'ATR de

manière à le coder numériquement, afin d'être utilisé dans un processus de positionnement réalisé par la partie logiciel du système. Le traitement du signal (Figure 2, étape 4) consiste en (1) une amplification du signal acoustique qui est ensuite (2) filtré parmi les bruits ambiants produits naturellement dans le milieu, afin d'être (3) sélectionné pour la suite du traitement. Le signal filtré est alors analysé (mesure de forme du signal et utilisation d'un seuil d'authentification) pour s'assurer qu'il correspond effectivement à un signal d'émetteur acoustique. Lorsque ce signal est considéré comme authentique, le temps précis de réception du signal est alors mesuré au 12 millième de seconde. Le temps, l'identité de l'hydrophone qui a reçu le signal acoustique et les caractéristiques de forme de ce signal sont alors enregistrés physiquement dans un ordinateur (Figure 22, étape 5) à l'aide d'un fichier propriétaire (extension .RAT pour *Recorded Acoustic Tag*, Figure 2, étape 6).

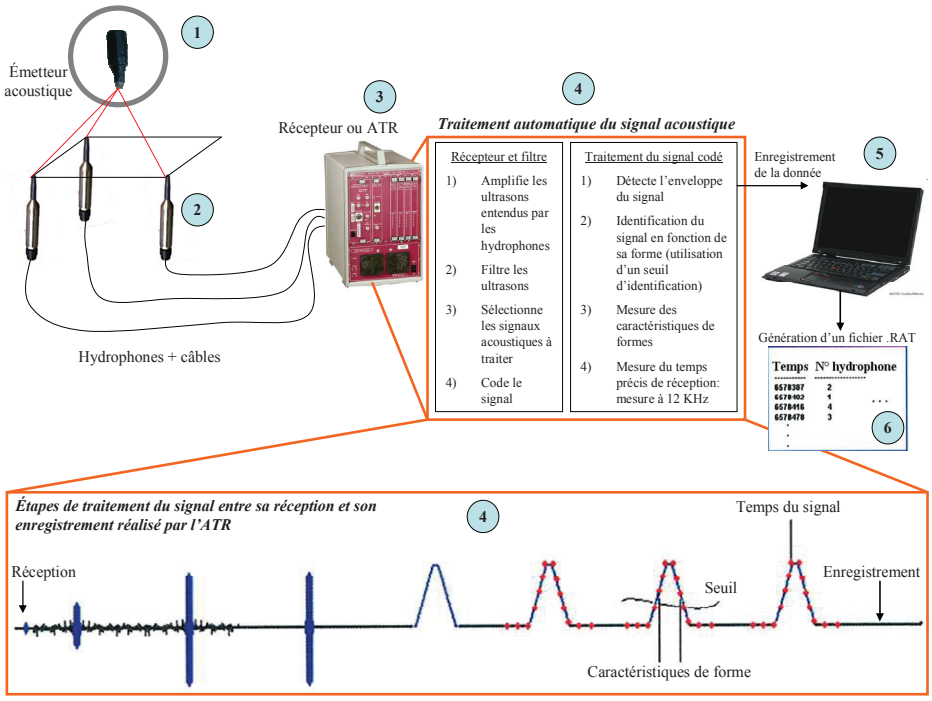


Figure 2 : Composition et fonctionnement du système HTI. Le détail du fonctionnement est donné dans le texte.

Ce fichier propriétaire est utilisé successivement par deux logiciels qui ont pour fonction (1) de trier les signaux acoustiques sélectionnés et identifier les émetteurs acoustiques ayant émis les signaux et (2) d'utiliser les données triées et identifiées pour localiser l'émetteur via l'algorithme de triangulation. En effet, l'étape de filtrage des signaux acoustiques par l'ATR ne permet pas de distinguer les signaux provenant de bruits ambiants et qui présentent des caractéristiques de forme proches d'un vrai signal émis par les émetteurs. Le premier logiciel (*MarkTags*) réalise ce filtre via un réglage utilisateur de paramètres de post-traitement (au nombre de 7, décrits dans le fichier Supplémentaire S1 de **P1**) qui déterminent la rigueur du

filtre. Ce premier traitement génère un nouveau fichier propriétaire (extension .TAT, pour *Tracked Acoustic Tag*) qui renseigne l'identifiant de l'émetteur du signal, l'identifiant de l'hydrophone ayant reçu le signal et le temps précis de réception. Ce fichier « épuré » est alors utilisé par le second logiciel (*AcousticTag*) qui localise les émetteurs via l'algorithme de triangulation. La vitesse du son dans l'eau et les positions des hydrophones dans le milieu sont renseignées au sein même de ce logiciel pour être utilisées directement par l'algorithme. Comme pour le premier logiciel, des paramètres de post-traitement (au nombre de 12, décrits dans le fichier Supplémentaire S1 de **P1**) doivent être réglés par l'utilisateur pour étalonner le fonctionnement de l'algorithme et la qualité de la localisation. Les positions ainsi générées sont ensuite stockées dans une base de données pour exploitation.

2. Mise en place du système de télémétrie dans le Rhône et son fonctionnement durant l'expérimentation

Etant donné l'importance de conserver une position d'hydrophone stable et connue pour optimiser la qualité du positionnement des émetteurs acoustiques, les hydrophones ont été installés dans des blocs béton de 300 kg (Figure 3.A.) posés sur le fond de la rivière. Les hydrophones réceptionnent des signaux acoustiques dans un rayon moyen de 300 m (donnée constructeur) et les rayons d'écoute des différents hydrophones doivent se recouvrir en partie pour permettre une écoute en continu dans tout le site d'étude. Ainsi, pour suivre le déplacement des poissons sur les 1730 m du site d'étude, 32 hydrophones ont été déployés dans le site du Bugey. Les positions des 32 hydrophones ont été préalablement choisies, connaissant la bathymétrie précise du fond de la rivière, afin d'assurer cette condition d'écoute. De plus et afin de permettre aux hydrophones de capter des signaux acoustiques en toutes situations hydrologiques, les positions des blocs ont aussi été choisies de manière à conserver au minimum 10 cm d'eau au-dessus de l'antenne des hydrophones lors d'un débit minimal de 140 $m^3.s^{-1}$. Les blocs béton ont été transportés jusqu'à leur position finale à l'aide d'un bateau modifié pour l'occasion (Figures 3.B et 3.C). Pour relayer l'information de réception d'un signal acoustique, les hydrophones étaient reliés aux deux ATR via des câbles acoustiques (16 km de câbles déployés dans tout le site d'étude, Figure 3.D.) qui couraient le long de la rive droite du site jusqu'à l'intérieur de la centrale nucléaire du Bugey, où étaient installées les ATR et le système informatique (Figure 3.E.). Au final, deux mois ont été nécessaires pour réaliser ces différentes étapes d'installation.



Figure 3 : Etapes de mise en place du système HTI dans le Rhône. Les hydrophones ont été installés dans des blocs béton (A) pour garantir leur immobilité. Les blocs béton, après avoir été installés le long de la berge (B), ont été transportés jusqu'à leur position finale à l'aide du bateau d'Irstea modifié à cet effet (C). En utilisant des câbles acoustiques (D), les hydrophones ont été reliés aux ATR (E) localisées dans la centrale nucléaire du Bugey.

La finalité de cette installation est présentée dans la figure 4 qui illustre la localisation de 28 des 32 hydrophones installés sur le fond de la rivière (réalisation Hervé Pella).

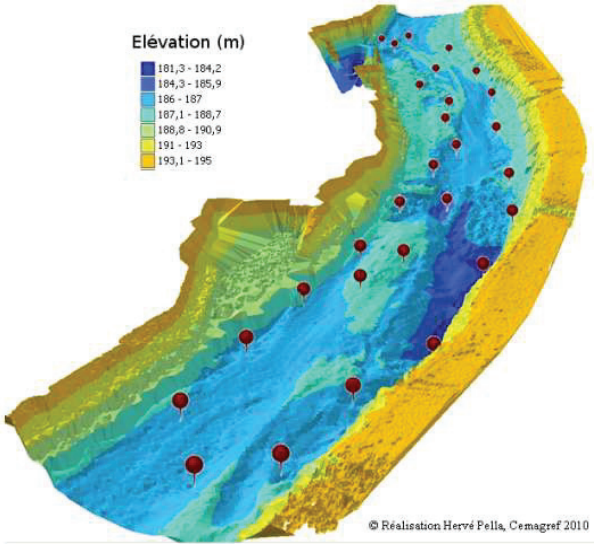


Figure 4 : Localisation des hydrophones installés dans le secteur du Bugey début mai 2009. 28 hydrophones sur 32 sont représentés ici : les quatre derniers couvrent l'extrémité aval du site d'étude (réalisation Hervé Pella 2010).

Après l'installation des hydrophones dans l'eau, des mesures in situ ont permis de montrer que le rayon moyen d'écoute des hydrophones était de 323.7 m (min=103, max=580, σ=124) et que les zones d'écoute de chaque hydrophone étaient en partie recouvertes par les hydrophones situés à proximité (Figure 5).

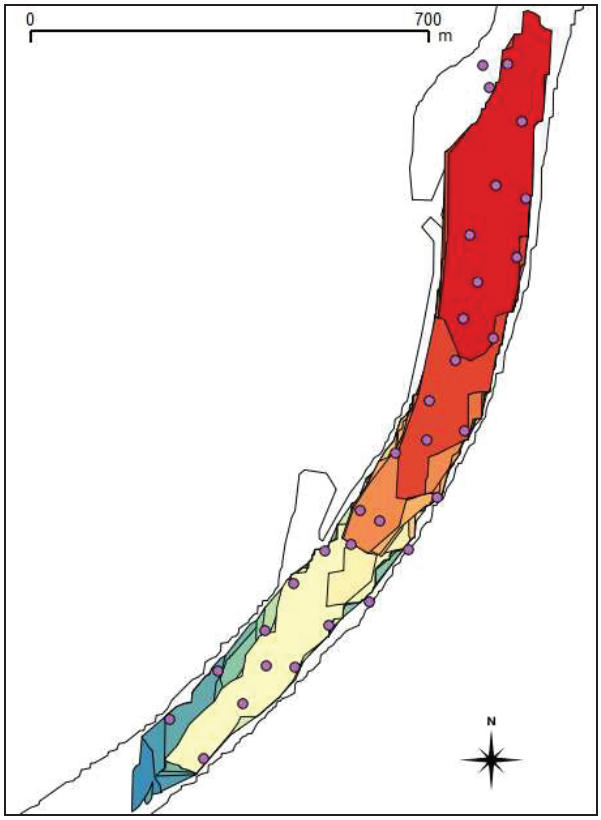


Figure 5 : Recouvrement des polygones d'écoute (polygones colorés) des hydrophones (points violets) au niveau du site du Bugey. Les polygones des trois premiers hydrophones ne sont pas représentés car ces hydrophones n'ont jamais fonctionné (voir P1 pour une description du fonctionnement des 32 hydrophones).

Au cours du suivi télémétrique des déplacements de poissons (voir le chapitre 2 pour une description de ce suivi), le fonctionnement des hydrophones a été discontinu puisque certains hydrophones ont été débranchés à cause des variations du débit, puis rebranchés en cours d'expérimentation (Figure 5). Quatre hydrophones n'ont jamais fonctionné durant l'expérimentation : les trois premiers en amont situés dans une zone très turbulente et un hydrophone situé en rive gauche dans le premier tiers amont du site. Vingt hydrophones sur 32 ont fonctionné plus de 80 % du temps de l'expérimentation (dont 19 à 100 %) et 8/32 ont fonctionné moins de 60 % du temps.

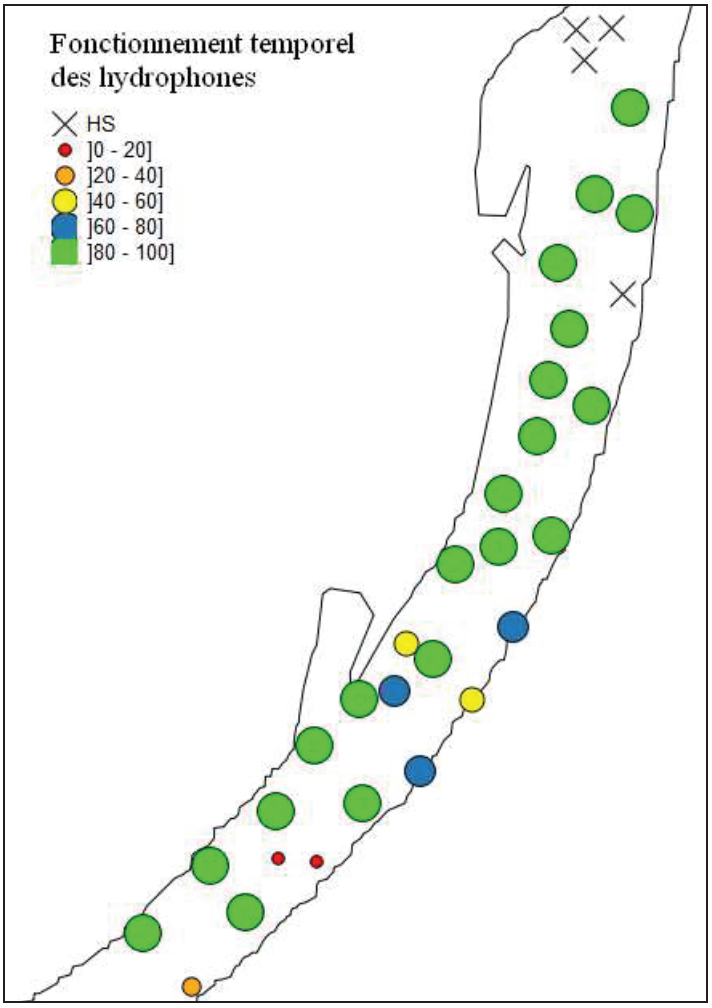


Figure 5 : Fonctionnement temporel des hydrophones installés dans le site d'étude.

ANNEXE III : Liste des poissons marqués pour l'expérimentation de télémétrie.

La colonne « Etudes » renseigne les 53 individus (*) et les 18 individus (**) utilisés dans les études **P2** et **P3**. Les durées de vie des différents types de marques utilisées sont (dans l'ordre de leurs tailles): Lm=20 j., S=15 j., E=25 j., G=50 j., X=180 j. et Z=3 ans. L'identifiant des marques (ID marque) correspond au temps précis (en ms) entre deux émissions successives qui est utilisé pour distinguer les marques entre elles.

#	Etudes	Date	Heure de la pêche	ID marque	Type de marque	Espèce	Longueur totale (mm)	Longueur fourche (mm)	Poids (g)
1	**	29/06/2009	17:36	3183	G	CHE	486	455	1302
2	*	29/06/2009	18:24	3674	X	BAF		480	1155
3		29/06/2009	18:57	2995	Lm	BAF	234	217	123
4		29/06/2009	19:15	3065	Lm	CHE	154	146	46
5		29/06/2009	19:27	3499	E	CHE	304	270	305
6		29/06/2009	19:46	3198	G	CHE	439	410	878
7		29/06/2009	20:03	3009	Lm	BAF	169	151	47
8	*	30/06/2009	09:40	3079	Lm	CHE	207	190	96
9	*	30/06/2009	10:00	3023	Lm	BAF	206	182	70
10	**	30/06/2009	10:37	3212	G	CHE	313	294	344
11	*	30/06/2009	11:40	3226	G	CHE	312	287	317
12	*	30/06/2009	12:09	3387	S	SIL	267		114
13		30/06/2009	12:33	3093	Lm	CHE	180	166	59
14		30/06/2009	14:00	3107	Lm	CHE	233	215	115
15		30/06/2009	14:11	3513	E	CHE	221	203	123
16	**	30/06/2009	14:30	3240	G	CHE	325	305	419
17	**	30/06/2009	14:49	3758	X	CHE	455	425	1003
18		30/06/2009	15:22	3037	Lm	BAF	230	206	113
19	*	30/06/2009	15:35	3555	E	BAF	240	215	128
20		30/06/2009	16:00	3135	Lm	HOT	156	137	30
21		30/06/2009	16:30	3401	S	SIL	325		205
22		30/06/2009	16:59	3275	S	BRB	161	142	55
23	*	30/06/2009	17:10	3415	E	SIL	303		160
24		30/06/2009	17:10	3254	G	CHE	247	232	176
25	**	30/06/2009	17:42	3352	G	CHE	248	232	174
26	*	30/06/2009	17:57	3121	Lm	CHE	169	155	50
27		30/06/2009	18:05	3541	E	CHE	243	225	156
28		30/06/2009	18:05	3289	S	CHE	156	145	39
29	*	30/06/2009	18:05	3303	S	CHE	152	140	41
30	*	30/06/2009	18:05	3772	Z	SIL	780		3800
31	*	01/07/2009	08:03	3569	E	BAF	215	194	84
32	*	01/07/2009	08:03	3051	Lm	BAF	176	160	44
33	*	01/07/2009	08:03	3317	S	BAF	183	166	52

34		01/07/2009	08:03	3716	X	ANG	820		1068
35		01/07/2009	08:03	3366	G	ANG	790		728
36		01/07/2009	06:00	3380	G	ANG	640		447
37	**	01/07/2009	06:00	3835	G	SIL	496		741
38	**	01/07/2009	06:30	3730	X	CHE	454	428	898
39	*	01/07/2009	06:30	3583	E	BAF	210	184	87
40	**	01/07/2009	06:30	3849	G	SIL	367		253
41	*	01/07/2009	06:30	3394	G	CHE	281	257	244
42		01/07/2009	06:30	3331	S	BAF	183	164	49
43	*	01/07/2009	06:30	3408	G	CHE	281	260	271
44		01/07/2009	06:30	3149	Lm	HOT	147	130	24
45		01/07/2009	06:30	3345	S	PER	163	155	50
46	**	01/07/2009	06:30	3786	Z	SIL	620		1390
47	**	01/07/2009	06:30	3100	G	BAF	397	363	564
48	*	01/07/2009	06:30	3422	G	CHE	301	278	318
49	*	01/07/2009	15:30	3800	Z	SIL	1360		27000
50		01/07/2009	15:30	3359	S	PER	154		50
51		01/07/2009	15:30	3765	E	BAF	229	204	103
52		01/07/2009	15:30	3205	Lm	PER	135	127	26
53	*	01/07/2009	16:30	3688	X	BAF	530	460	1064
54		01/07/2009	16:30	3114	G	BAF		469	1161
55		01/07/2009	16:30	3702	X	BAF	503	460	1182
56		01/07/2009	16:30	3436	G	HOT	482	439	1428
57		01/07/2009	16:30	3450	G	BAF	580	540	1499
58		01/07/2009	16:30	3016	G	HOT	364	324	400
59		01/07/2009	16:30	3219	Lm	BAF	219	197	92
60	*	02/07/2009	07:20	3429	E	SIL	350		219
61	**	02/07/2009	07:20	3632	X	SIL	720		1944
62	**	02/07/2009	07:30	3464	G	CHE	472	445	1016
63	**	02/07/2009	07:30	3128	G	BAF	311	280	254
64		02/07/2009	07:30	3163	Lm	HOT	146	132	29
65		02/07/2009	07:30	3142	G	BAF	382	335	476
66	**	02/07/2009	07:30	3156	G	BAF	336	299	330
67	*	02/07/2009	07:30	3233	Lm	BAF	170	151	38
68		02/07/2009	07:30	3247	Lm	BAF	180	159	48
69		02/07/2009	07:30	3261	Lm	BAF	195	173	55
70		02/07/2009	07:30	3527	E	CHE	206	191	99
71	*	02/07/2009	07:30	3597	E	BAF	255	229	153
72	**	02/07/2009	07:30	3170	G	BAF	302	265	244
73		02/07/2009	07:30	3478	G	CAR	322	288	575
74	*	02/07/2009	07:30	3814	Z	BAF	526	475	1135
75	*	02/07/2009	07:30	3506	G	CHE	435	400	716
76	*	02/07/2009	13:00	3520	G	BAF	368	324	599
77		02/07/2009	13:00	3534	G	BAF	361	327	398
78		02/07/2009	16:00	3548	G	BAF	429	380	623
79	**	02/07/2009	16:00	3856	Z	SIL	1001		
80		03/07/2009	08:00	3177	Lm	PER	134	128	220
81	*	03/07/2009	08:00	3625	E	CHE	182	169	72
82	*	03/07/2009	08:00	3639	E	CHE	209	189	93

83	*	03/07/2009	09:00	3611	E	BAF	200	177	77
84	*	03/07/2009	09:00	3828	Z	BAF		496	1247
85	**	03/07/2009	09:00	3870	Z	SIL	1050	1050	8000
86	**	03/07/2009	10:00	3744	X	BAF		477	1142
87		03/07/2009	10:00	3842	Z	CAR	600	555	4200
88		03/07/2009	10:00	3660	X	CHE	456	430	1059
89	*	03/07/2009	12:40	3646	X	BAF		473	1275
90	*	03/07/2009	12:40	3884	Z	BAF	504	464	1168
91	*	03/07/2009	12:40	3562	G	CHE	437	413	959
92	*	03/07/2009	12:40	3576	G	BAF	592	545	1290
93	*	03/07/2009	12:40	3590	G	CHE	346	322	470
94	*	03/07/2009	12:40	3191	Lm	BAF	170	152	44

ANNEXE IV: Comparaison des caractéristiques des émetteurs et récepteurs acoustiques actuellement disponibles à l'achat. Données constructeur. Modifié d'après McMichael *et al.* 2010.

Système	Modèle émetteur	Modèle récepteur compatible	Fréquence (kHz)	Délai entre deux émissions (s)	Poids dans l'air (g)	Poids dans l'eau (g)	Dimensions (mm)	Durée de vie (j)	Portée de détection (m)	Puissance (dB)
HTI	795s	290 & 291	307	3	0,7	0,3	6,7 x 16,4	15	> 1000	142
				16				28		
	795m	290 & 291	307	3	0,8	0,4	6,8 x 16,5	15	> 1000	142
				16				28		
	800	290 & 291	307	3	0,5	NA	6,5 x 15,0	19	> 1000	NA
				10				35		
	795Z	290 & 291	307	3	24,0	14,0	19,0 x 73,0	> 1095	> 1000	142
				10				> 1460		
Lotek	MAP6_1	CDMA MAP	200	1,3	0,9	0,6	6,2 x 13,0	7	NA	NA
				5,1				24		
				15,4				51		
	MAP6_2	CDMA MAP	200	1,3	1,1	0,7	6,2 x 15,0	4	NA	NA
				5,1				14		
				15,4				34		
Vemco	V7-1L	VRAP & VPS	69	30	1,4	0,7	7,0 x 18,0	24	292	136
	V7-2L	VRAP & VPS	69	30	1,6	0,8	7,0 x 20,0	52	292	136
	V7-4L	VRAP & VPS	69	30	1,8	1,0	7,0 x 22,5	77	292	136
	V9-6L	VRAP & VPS	69	60	2,9	1,6	7,0 x 21,0	79	418	142
	V13	VRAP & VPS	69	30-90	11,0	6,0	13,0 x 36,0	> 623	NA	146
Sonotronics	PT-1	USR-08 Ultrasonic Receiver	69-83	1	1,3	0,6	7,1 x 16,0	7	> 300	129-133
	PT-2	USR-08 Ultrasonic Receiver	69-83	1	1,7	1,0	7,1 x 19,0	12	> 500	132-136
	PT-3	USR-08 Ultrasonic Receiver	69-83	1	2,0	1,0	7,8 x 19,0	21	> 750	132-136
JSATS	SS130	Sonic Concepts Model N201	416,1	3	0,43	0,29	5,2 x 12,0	22	300	156
				5				30		
				10				55		

VRAP= VEMCO radio-acoustic positioning; VPS = VR2W Positioning System; CDMA=Code Division Multiple Access

7. Références citées

Aarts, B. G. W., F. W. B. Van Den Brink et P. H. Nienhuis (2004). Habitat loss as the main cause of the slow recovery of fish faunas of regulated large rivers in Europe: the transversal floodplain gradient. River Research and Applications 20: 3-23.

Albanese, B., P. L. Angermeier et S. Dorai-Raj (2004). Ecological correlates of fish movement in a network of Virginia streams. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 61: 857-869.

Allouche, S., A. Thévenet et 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: 219-236.

Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour 49: 227-267.

Balcombe, S. R. et A. H. Arthington (2009). Temporal changes in fish abundance in response to hydrological variability in a dryland floodplain river. Marine and Freshwater Research 60: 146-159.

Baras, E. (1992). Contribution à l'étude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez un poisson téléostéen dulcicole, le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). Etude par radiopistage, pêche à l'électricité et observation directe, University of Liège. Thesis: 214.

Baras, E. (1997). Environment determinants of residence area selection by Barbus barbus in the River Outhe. Aquatic Living Resources 10: 195-206.

Baras, E. et 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: 283-294.

Baras, E. et J. Nindaba (1999). Seasonal and Diel Utilisation of Inshore Microhabitats by Larvae and Juveniles of Leuciscus Cephalus and Leuciscus Leuciscus. Environmental Biology of Fishes 56: 183-197.

Bischoff, A. et J. Freyhof (1999). Seasonal shifts in day-time resource use of 0+ barbel, *Barbus Barbus*. Environmental Biology of Fishes 56: 199-212.

Boujard, T. (1995). Diel rhythms of feeding activity in the European catfish, *Silurus glanis*. Physiology & Behavior 58: 641-645.

Boujard, T. et P. Luquet (1996). Rythmes alimentaires et alimentation chez les Siluroidei. Aquatic Living Resources 9: 113-120.

Bourke, P., P. Magnan et M. A. Rodri?guez (1996). Diel locomotor activity of brook charr, as determined by radiotelemetry. Journal of Fish Biology 49: 1174-1185.

Bovee, K. D. (1986). Development and evaluation of habitat suitability criteria for use in the Instream Flow Incremental Methodology. Instream Flow information Paper 21. U.S. Fish and Wildlife Services 86.

Bravard, J. P., A. Clemens et R. Zone Atelier Bassin Du (2008). Le Rhône en 100 questions: 289 p.

Bravard, J. P., A. L. Roux, C. Amoros et J. L. Reygrobellet (1992). The Rhone River: a large alluvial temperate river. The rivers handbook. Vol. 1: 426-447.

Breau, C., R. A. Cunjak et S. J. Peake (2011). Behaviour during elevated water temperatures: Can physiology explain movement of juvenile Atlantic salmon to cool water? Journal of Animal Ecology 80: 844–853.

Brenden, T. O., B. R. Murphy et 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: 1546-1558.

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

Britton, J. R. et J. Pegg (2011). Ecology of European Barbel *Barbus barbus*: Implications for River, Fishery, and Conservation Management. Reviews in Fisheries Science 19: 321-330.

Britton, J. R., J. Pegg, R. Sedgwick et R. Page (2007). Investigating the catch returns and growth rate of wels catfish, Silurus glanis, using mark-recapture. Fisheries Management and Ecology 14: 263-268.

Brown, R. S., S. J. Cooke, W. G. Anderson et R. S. McKinley (1999). Evidence to challenge the '2% rule' for biotelemetry. North American Journal of Fisheries Management 19: 867-871.

Bruslé, J. et J. P. Quignard (2001). Biologie des poissons d'eau douce européens. Paris, Technique & documentation.

Bultel, E. (2009). Evaluation des limites et de l'erreur associée à l'utilisation du matériel acoustique HTI® dans le cadre d'un suivi de comportement de poissons dans le Rhône. Rapport de DES. Lyon, Cemagref: 57 p.

Bunn, S. E. et A. H. Arthington (2002). Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. Environmental Management 30: 492-507.

Butler, S. E. et D. H. Wahl (2010). Common carp distribution, movements, and habitat use in a river impounded by multiple low-head dams. Transactions of the American Fisheries Society 139: 1121-1135.

Capra, H., E. McNeil, M. C. Bouillon, H. Pella et C. Alfaro (2011). Relevance of 2D hydraulic model to address fish behaviour in large rivers. La Houille Blanche In Press.

Capra, H., H. Pella, J. Morin, C. Le Pichon, C. Perraud, T. Datry, Y. Secretan, P. Jouve et P. Matte (2008a). Conséquences de l'artificialisation de l'hydrologie du Rhône sur la structuration des communautés d'invertébrés et de poissons. Rapport Final. Rapport Cemagref – Agence de l'Eau RM&C: 104.

Capra, H., H. Pella et E. Oriol (2008b). Relevés de la température de l'eau du Rhône au cours de l'été 2008 (profils et enregistrements ponctuels). Rapport Cemagref/EDF: 38

Carol, J., L. Zamora et 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: 450-456.

Cerri, R. D. (1983). The effect of light intensity on predator and prey behaviour in cyprinid fish: Factors that influence prey risk. Animal Behaviour 31: 736-742.

Coleman, J. C., M. C. Miller et F. L. Mink (2008). Hydrologic disturbance reduces biological integrity in urban streams. Environmental Monitoring and Assessment: 1-25.

Contador, J. F. L. (2005). Adaptive management, monitoring, and the ecological sustainability of a thermal-polluted water ecosystem: A case in SW Spain. Environmental Monitoring and Assessment 104: 19-35.

Cooke, S. J., C. M. Bunt et J. F. Schreer (2004). Understanding fish behavior, distribution, and survival in thermal effluents using fixed telemetry arrays: a case study of smallmouth bass in a discharge canal during winter. Environmental Management 33: 140-150.

Cooke, S. J., G. H. Niezgoda, K. C. Hanson, C. D. Suski, F. J. S. Phelan, R. Tinline et D. P. Philipp (2005). Use of CDMA acoustic telemetry to document 3-D positions of fish: Relevance to the design and monitoring of aquatic protected areas. Marine Technology Society Journal 39: 17-27.

Cooke, S. J. et J. F. Schreer (2003). Environmental monitoring using physiological telemetry - A case study examining common carp responses to thermal pollution in a coal-fired generating station effluent. Water Air and Soil Pollution 142: 113-136.

Copp, G. H., J. R. Britton, J. Cucherousset, E. Garcia-Berthou, R. Kirk, E. Peeler et S. Stakenas (2009). Voracious invader or benign feline? A review of the environmental

biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. Fish and Fisheries 10: 252-282.

Crawshaw, L. I., L. P. Wollmuth, C. S. O'Connor, R. N. Rausch et L. Simpson (1990). Body temperature regulation in vertebrates: comparative aspects and neuronal elements. Thermoregulation: physiology and biochemistry. E. Schonbaum and P. Lomax. New York: 209-273.

David, J. A. (2006). Water quality and accelerated winter growth of European catfish using an enclosed recirculating system. Water and Environment Journal 20: 233-239.

Denda, M., K. Amano et T. Sugimo (2008). Using telemetry and a fish behavioral model to assess fish habitat changes caused by alteration of river morphology, Honolulu, HI.

Didham, R. K., J. M. Tylianakis, N. J. Gemmell, T. A. Rand et R. M. Ewers (2007). Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. Trends in Ecology and Evolution 22: 489-496.

Du Colombier, S. B., V. Bolliet et A. Bardonnet (2009). Swimming activity and behaviour of European *Anguilla anguilla* glass eels in response to photoperiod and flow reversal and the role of energy status. Journal of Fish Biology 74: 2002-2013.

Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z. I. Kawabata, D. J. Knowler, C. Leveque, R. J. Naiman, A. H. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. J. Stiassny et C. A. Sullivan (2006). Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society 81: 163-182.

Dynesius, M. et C. Nilsson (1994). Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. Science 266: 753-762.

Ehrenberg, J. E. et T. W. Steig (2002). A method for estimating the "position accuracy" of acoustic fish tags. ICES Journal of Marine Science 59: 140-149.

Ehrenberg, J. E. et T. W. Steig (2003). Improved techniques for studying the temporal and spatial behavior of fish in a fixed location. ICES Journal of Marine Science 60: 700-706.

Elliott, J. M. (1981). Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. Stress and Fish: 209-245.

Espinoza, M., T. J. Farrugia, D. M. Webber, F. Smith et C. G. Lowe (2011). Testing a new acoustic telemetry technique to quantify long-term, fine-scale movements of aquatic animals. Fisheries Research 108: 364-371.

Fausch, K. D., C. E. Torgersen, C. V. Baxter et H. W. Li (2002). Landscapes to riverscapes: Bridging the gap between research and conservation of stream fishes. BioScience 52: 483-498.

Flodmark, L. E. W., L. A. VÃ¸llestad et T. Forseth (2004). Performance of juvenile brown trout exposed to fluctuating water level and temperature. Journal of Fish Biology 65: 460-470.

Fredrich, F., S. Ohmann, B. Curio et F. Kirschbaum (2003). Spawning migrations of the chub in the River Spree, Germany. Journal of Fish Biology 63: 710-723.

Fruget, J. F. et J. Dessaix (2003). Changements environnementaux, dérives écologiques et perspectives de restauration du Rhône français : bilan de 200 ans d'influences anthropiques. VertigO 4: 1-40.

Fry, F. E. J. (1971). 1 The Effect of Environmental Factors on the Physiology of Fish. Fish Physiology. W. S. Hoar and D. J. Randall, Academic Press. Volume 6: 1-98.

Fullerton, A. H., K. M. Burnett, E. A. Steel, R. L. Flitcroft, G. R. Pess, B. E. Feist, C. E. Torgersen, D. J. Miller et B. L. Sanderson (2010). Hydrological connectivity for riverine fish: Measurement challenges and research opportunities. Freshwater Biology 55: 2215-2237.

García, A., K. Jorde, E. Habit, D. Caamaño et O. Parra (2011). Downstream environmental effects of dam operations: Changes in habitat quality for native fish species. River Research and Applications 27: 312-327.

Girard, P. (1998). Le poisson sentinelle des milieux aquatiques : pertinence et optimisation des indicateurs sanitaires. Bull. Fr. Pêche Piscic.: 429-443.

Gowan, C. et K. Fausch (2002). Why do Foraging Stream Salmonids Move During Summer? Environmental Biology of Fishes 64: 139-153.

Halleraker, J. H., S. J. Saltveit, A. Harby, J. V. Arnekleiv, H. P. Fjeldstad et B. Kohler (2003). Factors influencing stranding of wild juvenile brown trout (Salmo trutta) during rapid and frequent flow decreases in an artificial stream. River Research and Applications 19: 589-603.

Harby, A. et J. H. Halleraker (2001). Ecological impacts of hydro peaking in rivers International Journal on Hydropower & Dams 8: 132-135.

Harris, J. H. (1995). The use of fish in ecological assessments. Australian Journal of Ecology 20: 65-80.

Heupel, M. R., J. M. Semmens et A. J. Hobday (2006). Automated acoustic tracking of aquatic animals: Scales, design and deployment of listening station arrays. Marine and Freshwater Research 57: 1-13.

Hilge, V. (1985). The influence of temperature on the growth of the European catfish (*Silurus glanis* L.). Journal of Applied Ichthyology 1: 27-31.

Jeffres, C. A., A. P. Klimley, J. E. Merz et J. J. Cech Jr (2006). Movement of Sacramento sucker, *Catostomus occidentalis*, and hitch, *Lavinia exilicauda*, during a spring release of water from Camanche Dam in the Mokelumne River, California. Environmental Biology of Fishes 75: 365-373.

Jowett, I. G. (1997). Instream flow methods: a comparison of approaches. Regulated Rivers: Research & Management 13: 115-127.

Jowett, I. G. et J. Richardson (1994). Comparison of habitat use by fish in normal and flooded river conditions. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 28: 409-416.

Jowett, I. G. et J. Richardson (1995). Habitat preferences of common, riverine New Zealand native fishes and implications for flow management. New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research 29: 13-23.

Juell, J. E. et H. Westerberg (1993). An ultrasonic telemetric system for automatic positioning of individual fish used to track Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a sea cage. Aquacultural Engineering 12: 1-18.

Karr, J. R. (1999). Defining and measuring river health. Freshwater Biology 41: 221-234.

Kell, L. T., I. C. Russell et M. J. Challis (1994). Development of a high resolution tracking system for monitoring the movement of migratory fish past obstructions. IFM 25th annual study course.

Korman, J., C. Walters, S. J. D. Martell, W. E. Pine Iii et A. Dutterer (2011). Effects of flow fluctuations on habitat use and survival of age-0 rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in a large, regulated river. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 68: 1097-1109.

Kramer, D. L., R. W. Rangeley et L. J. Chapman (1997). Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decisions. Behavioural Ecology of Teleost Fishes. J. J. Godin, Oxford: Oxford University Press: 37-80.

Kuliskova, P., P. Horky, O. Slavik et J. I. Jones (2009). Factors influencing movement behaviour and home range size in ide *Leuciscus idus*. Journal of Fish Biology 74: 1269-1279.

Lake, P. S. (2003). Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. Freshwater Biology 48: 1161-1172.

Lamouroux, N., H. Capra, M. Pouilly et Y. Souchon (1999). Fish habitat preferences in large streams of southern France. Freshwater Biology 42: 673-687.

Langford, T. E. (1981). The movement and distribution of sonic-tagged coarse fish in two British rivers in relation to power station cooling-water outfalls. Proceedings of the

3rd International Conference on Biotelemetry F. M. Lang. Laramie : University of Wyoming: pp. 197–232.

Lapointe, N. W. R., J. T. Thorson et P. L. Angermeier (2010). Seasonal meso- and microhabitat selection by the northern snakehead (*Channa argus*) in the Potomac river system. Ecology of Freshwater Fish 19: 566-577.

Lawrence, J. et B. Williams (1991). Water quality-how best to monitor. W&\VT 40: 72-77.

Le Louarn, H., J. L. Baglinière, F. Marchand et J. M. Hamonet (1997). Caractéristiques biologiques et écologiques du chevaine (*Leuciscus cephalus*) dans quelques rivières de la façade atlantique française. Institut National de la Recherche Agronomique - Bulletin Scientifique et Technique 29: 2-27.

Le Pichon, C., G. Gorges, P. Boet, J. Baudry, F. Goreaud et T. Faure (2006). A spatially explicit resource-based approach for managing stream fishes in riverscapes. Environmental management 37: 322-335.

Lembo, G., P. Carbonara, M. Scolamacchia, M. Spedicato et R. McKinley (2007). Use of muscle activity indices as a relative measure of well-being in cultured sea bass Dicentrarchus labrax (Linnaeus, 1758). Hydrobiologia 582: 271-280.

Lessard, J. L. et D. B. Hayes (2003). Effects of elevated water temperature on fish and macroinvertebrate communities below small dams. River Research and Applications 19: 721-732.

Lucas, M. C. et E. Batley (1996). Seasonal movements and behaviour of adult barbel *Barbus barbus*, a riverine cyprinid fish: implications for river management. Journal of Applied Ecology 33: 1345-1358.

Magnusson, J. J., L. B. Crowder et P. A. Medvick (1979). Temperature as an ecological resource. American Zoologist 19: 331-343.

Magoulick, D. D. et R. M. Kobza (2003). The role of refugia for fishes during drought: A review and synthesis. Freshwater Biology 48: 1186-1198.

Maitra, S. K., M. Seth et A. Chattoraj (2006). Photoperiod, pineal photoreceptors and melatonin as the signal of photoperiod in the regulation of reproduction in fish. Journal of Endocrinology and Reproduction 10: p. 73-87.

Mann, R. H. K. (1996). Environmental requirements of European non-salmonid fish in rivers. Hydrobiologia 323: 223-235.

Marchildon, M. A., W. K. Annable, J. G. Imhof et M. Power (2011). A high-resolution hydrodynamic investigation of brown trout (Salmo trutta) and rainbow trout (Oncorhynchus mykiss) redds. River Research and Applications 27: 345-359.

McMichael, G. A., M. Brad Eppard, T. J. Carlson, J. A. Carter, B. D. Ebberts, R. S. Brown, M. Weiland, G. R. Ploskey, R. A. Harnish et Z. Daniel Deng (2010). The Juvenile salmon acoustic telemetry system: A new tool. Fisheries 35: 9-22.

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

Michel, P. et T. Oberdorff (1995). Feeding habits of fourteen European freshwater fish species. Cybium 19: 5-46.

Milner, N. J., R. J. Hemsworth et B. E. Jones (1985). Habitat evaluation as a fisheries management tool. Journal of Fish Biology 27: 85-108.

Minns, C. K., J. R. M. Kelso et W. Hyatt (1978). Spatial distribution of nearshore fish in the vicinity of two thermal generating stations, Nanticoke and Douglas Point, on the Great Lakes. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 35: 885-892.

Miserendino, M., C. Brand et C. Di Prinzio (2008). Assessing Urban Impacts on Water Quality, Benthic Communities and Fish in Streams of the Andes Mountains, Patagonia (Argentina). Water, Air, & Soil Pollution 194: 91-110.

Moyle, P. B. et T. Light (1996). Biological invasions of fresh water: Empirical rules and assembly theory. Biological Conservation 78: 149-161.

Mueller, M., J. Pander et J. Geist (2011). The effects of weirs on structural stream habitat and biological communities. Journal of Applied Ecology 48: 1450-1461.

Murchie, K. J., K. P. E. Hair, C. E. Pullen, T. D. Redpath, H. R. Stephens et S. J. Cooke (2008). Fish response to modified flow regimes in regulated rivers: Research methods, effects and opportunities. River Research and Applications 24: 197-217.

Murchie, K. J. et K. E. Smokorowski (2004). Relative activity of brook trout and walleyes in response to flow in a regulated river. North American Journal of Fisheries Management 24: 1050-1057.

Neill, W. H. (1979). Mechanisms of fish distribution in heterothermal environments. American Zoologist 19: 305–317.

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

Norris, R. H. et M. C. Thoms (1999). What is river health? Fresh Water Biology 41: 197-209.

Nunn, A. D., G. H. Copp, L. Vilizzi et M. G. Carter (2010). Seasonal and diel patterns in the migrations of fishes between a river and a floodplain tributary. Ecology of Freshwater Fish 19: 153-162.

Nunn, A. D., L. H. Tewson et I. G. Cowx (2011). The foraging ecology of larval and juvenile fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries: 1-32.

O'Dor, R., Y. Andrade, D. Webber, W. Sauer, M. Roberts, M. Smale et F. Voegeli (1998). Applications and performance of Radio-Acoustic Positioning and Telemetry (RAPT) systems. Hydrobiologia 371-372: 1-8.

O'Steen, S. et A. F. Bennett (2003). Thermal Acclimation Effects Differ between Voluntary, Maximum, and Critical Swimming Velocities in Two Cyprinid Fishes. Physiological and Biochemical Zoology 76: 484-496.

Odling-Smee, L. et V. A. Braithwaite (2003). The role of learning in fish orientation. Fish and Fisheries 4: 235-246.

Ojanguren, A. F. et F. Brana (2000). Thermal dependence of swimming endurance in juvenile brown trout. Journal of Fish Biology 56: 1342-1347.

Olden, J. D. et R. J. Naiman (2010). Incorporating thermal regimes into environmental flows assessments: Modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity. Freshwater Biology 55: 86-107.

Olivier, J.-M., G. Carrel, N. Lamouroux, M.-J. Dole-Olivier, F. Malard, J. P. Bravard et C. Amoros (2009). The Rhône River Basin. Rivers of Europe. London, Academic Press: 247-295.

Orlova, E. L. et O. A. Popova (1986). Age related changes in feeding of catfish, *Silurus glanis*, and pike, *Esox lucius*, in the outer delta of the Volga. Journal of Ichthyology 27: 54-63.

Ovidio, M. et J. C. Philippart (2008). Movement patterns and spawning activity of individual nase *Chondrostoma nasus* (L.) in flow-regulated and weir-fragmented rivers. Journal of Applied Ichthyology 24: 256-262.

Pander, J. et J. Geist (2010). Seasonal and spatial bank habitat use by fish in highly altered rivers - a comparison of four different restoration measures. Ecology of Freshwater Fish 19: 127-138.

Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P. M. Kareiva, M. H. Williamson, B. Von Holle, P. B. Moyle, J. E. Byers et L. Goldwasser (1999). Impact: Toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. Biological Invasions 1: 3-19.

Pella, H., H. Capra et S. Foulard (2007). Developpement d'un mnt du haut rhone a partir de releves bathymetriques realises avec un sondeur multi-faisceaux. Revue française de photogrammétrie et de télédétection 81-86.

Penaz, M., V. Barus, M. Prokes et M. Homolka (2002). Movements of barbel, *Barbus barbus* (Pisces: Cyprinidae). Folia Zoologica 51: 55-66.

Pickett, S. T. A., J. Kolasa, J. J. Armesto et S. L. Collins (1989). The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. Oikos 54: 129-136.

Poff, N. L. et J. K. H. Zimmerman (2010). Ecological responses to altered flow regimes: A literature review to inform the science and management of environmental flows. Freshwater Biology 55: 194-205.

Pohlmann, K., F. W. Grasso et T. Breithaupt (2001). Tracking wakes: The nocturnal predatory strategy of piscivorous catfish. Proceedings of the National Academy of Sciences 98: 7371-7374.

Poirel, A., F. Lauters et B. Desaint (2008). 1977-2006 : Trente années de mesures des températures de l'eau dans le Bassin du Rhône. Hydroécologie Appliquée 16: 191-213.

Proteau, J. P., O. Schlumberger et P. Elie (2008). Le silure glane : biologie, écologie, élevage, Quae Editions.

Railsback, S. F., R. H. Lamberson, B. C. Harvey et W. E. Duffy (1999). Movement rules for individual-based models of stream fish. Ecological Modelling 123: 73-89.

Richter, B. D., J. V. Baumgartner, J. Powell et D. P. Braun (1996). A Method for Assessing Hydrologic Alteration within Ecosystems. Conservation Biology 10: 1163-1174.

Roger, M. C., C. Capra, P. Roger et G. Le Goff (2010). Surveillance hydrobiologique du site du Bugey. Données recueillies au cours de l'année 2009. Report EDF/Cemagref: 69.

Rome, L. C. et D. M. Swank (2001). The influence of thermal acclimation on power production during swimming: I. In vivo stimulation and length change pattern of scup red muscle. Journal of Experimental Biology 204: 409-418.

Roux, D. J., H. R. van Vliet et M. van Veelen (1993). Towards integrated water quality monitoring: Assessment of ecosystem health. Water SA 19: 275-280.

Saltveit, S. J., J. H. Halleraker, J. V. Arnekleiv et A. Harby (2001). Field experiments on stranding in juvenile atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) during rapid flow decreases caused by hydropeaking. Regulated Rivers: Research & Management 17: 609-622.

Sandstrom, O., E. Neuman et G. Thoresson (1995). Effects of temperature on life history variables in perch. Journal of Fish Biology 47: 652-670.

Schiemer, F., H. Keckeis, W. Reckendorfer et G. Winkler (2001). The 'inshore retention concept' and its significance for large rivers. Arch Hydrobiol Suppl 135: 509-516.

Schlosser, I. J. et P. L. Angermeier (1995). Spatial variation in demographic processes of lotic fishes: Conceptual models, empirical evidence, and implications for conservation. Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation. American Fisheries Society Symposium No. 17.

Schreer, J. F. et S. J. Cooke (2002). Behavioral and physiological responses of smallmouth bass to a dynamic thermal environment. American Fisheries Society Symposium 2002: 191-203.

Scott, G. R. et K. A. Sloman (2004). The effects of environmental pollutants on complex fish behaviour: integrating behavioural and physiological indicators of toxicity. Aquatic Toxicology 68: 369-392.

Scruton, D. A., L. M. N. Ollerhead, K. D. Clarke, C. Pennell, K. Alfredsen, A. Harby et D. Kelley (2003). The behavioural response of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) to experimental hydropeaking on a Newfoundland (Canada) River. River Research and Applications 19: 577-587.

Scruton, D. A., C. Pennell, L. M. N. Ollerhead, K. Alfredsen, M. Stickler, A. Harby, M. Robertson, K. D. Clarke et L. J. LeDrew (2008). A synopsis of 'hydropeaking' studies on the response of juvenile Atlantic salmon to experimental flow alteration. Hydrobiologia 609: 263-275.

Semmens, B. X. (2008). Acoustically derived fine-scale behaviors of juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) associated with intertidal benthic habitats in an estuary. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 65: 2053-2062.

Sheldon, A. L. (2011). Comparative habitat use by grazing fishes in a Bornean stream. Environmental Biology of Fishes 92: 381-390.

Shen, Y. et P. Diplas (2010). Modeling unsteady flow characteristics of hydropeaking operations and their implications on fish habitat. Journal of Hydraulic Engineering 136.

Shirvell, C. S. (1994). Effect of changes in streamflow on the microhabitat use and movements of sympatric juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and chinook salmon (*O. tshawytscha*) in a natural stream. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57: p. 1644–1652.

Simpfendorfer, C. A., M. R. Heupel et R. E. Hueter (2002). Estimation of short-term centers of activity from an array of omnidirectional hydrophones and its use in studying animal movements. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59: 23-32.

Slavik, O., P. Horky, L. Bartos, J. Kolarova et 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: 101-114.

Slobodkin, L. B. et A. Rapoport (1974). An Optimal Strategy of Evolution. The Quarterly Review of Biology 49: 181-200.

Smith, G. W., G. G. Urquhart, D. N. MacLennan et B. Sarno (1998). A comparison of theoretical estimates of the errors associated with ultrasonic tracking using a fixed hydrophone array and field measurements. Hydrobiologia 371-372: 9-17.

Southwood, T. R. E. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? Journal of Animal Ecology 46: 337-365.

Sparks, R. E. (1995). Need for ecosystem management of large rivers and their floodplains - These phenomenally productive ecosystems produce fish and wildlife and preserve species. BioScience 45: 168-182.

Tang, W. et D. A. Bennett (2010). Agent-based modeling of animal movement: A review. Geography Compass 4: 682-700.

Teresa, F. B., R. d. M. Romero, L. Casatti et J. Sabino (2011). Fish as indicators of disturbance in streams used for snorkeling activities in a tourist region. Environmental Management: 1-9.

Tissot, L. et Y. Souchon (2010). Synthesis on thermal tolerances of the principal freshwater fish species of large Western Europe rivers. Hydroécologie Appliquée 17: 17-76.

Torgersen, C. E., D. M. Price, H. W. Li et B. A. McIntosh (1999). Multiscale thermal refugia and stream habitat associations of chinook salmon in northeastern Oregon. Ecological Applications 9: 301-319.

Tyus, H. M., C. W. Brown et J. F. Saunders Iii (2000). Movements of young Colorado pikeminnow and razorback sucker in response to water flow and light level. Journal of Freshwater Ecology 15: 525-535.

Valdimarsson, S. K. et N. B. Metcalfe (2001). Is the level of aggression and dispersion in territorial fish dependent on light intensity? Animal Behaviour 61: 1143-1149.

van de Wolfshaar, K. E., A. C. Ruizeveld de Winter, M. W. Straatsma, N. G. M. van den Brink et J. J. de Leeuw (2010). Estimating spawning habitat availability in flooded areas of the river Waal, the Netherlands. River Research and Applications 26: 487-498.

Vehanen, T., P. L. Bjerke, J. Heggenes, A. Huusko et A. Maki-Petays (2000). Effect of fluctuating flow and temperature on cover type selection and behaviour by juvenile brown trout in artificial flumes. Journal of Fish Biology 56: 923-937.

Vilizzi, L., G. H. Copp et J.-M. Roussel (2004). Assessing variation in suitability curves and electivity profiles in temporal studies of fish habitat use. River Research and Applications 20: 605-618.

Vivian, H. (1989). Hydrological changes of the Rhone river. Historical Change of Large Alluvial Rivers: Western Europe, John Wiley & Sons.

Wagner, C. P. et D. H. Wahl (2011). Movement, home range and habitat selection of stocked juvenile muskellunge, Esox masquinongy, in Forbes Lake, Illinois: exploring the effects of latitudinal origin. Fisheries Management and Ecology: no-no.

Wahlberg, M., B. Mohl et P. T. Madsen (2001). Estimating source position accuracy of a large-aperture hydrophone array for bioacoustics. Journal of the Acoustical Society of America 109: 397-406.

Watkins, M. S., S. Doherty et G. H. Copp (1997). Microhabitat use by 0+ and older fishes in a small English chalk stream. Journal of Fish Biology 50: 1010-1024.

Weber, C., A. Peter et F. Zanini (2007). Spatio-temporal analysis of fish and their habitat: A case study on a highly degraded Swiss river system prior to extensive rehabilitation. Aquatic Sciences 69: 162-172.

Wheaton, J. M., J. Brasington, S. E. Darby, J. Merz, G. B. Pasternack, D. Sear et D. Vericat (2010). Linking geomorphic changes to salmonid habitat at a scale relevant to fish. River Research and Applications 26: 469-486.

Wysujack, K. et T. Mehner (2005). Can feeding of European catfish prevent cyprinids from reaching a size refuge? Ecology of Freshwater Fish 14: 87-95.

Young, P. S., J. J. Cech Jr et L. C. Thompson (2011). Hydropower-related pulsed-flow impacts on stream fishes: A brief review, conceptual model, knowledge gaps, and research needs. Reviews in Fish Biology and Fisheries 21: 713-731.

Zamora, L. et 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: 209-218.

DEUXIÈME PARTIE: ARTICLES

P1 : Probability of detection and positioning error of a hydro acoustic telemetry system in a fast-flowing river: intrinsic and environmental determinants (2012). Julien Bergé, Hervé Capra, Hervé Pella, Tracey Steig, Michaël Ovidio, Élise Bultel & Nicolas Lamouroux. *Fisheries Research* (sous presse).

Probability of detection and positioning error of a hydro acoustic telemetry system in a fast-flowing river: intrinsic and environmental determinants

Julien Bergé [a,*], Hervé Capra [a], Hervé Pella [a], Tracey Steig [b], Michaël Ovidio [c], Elise Bultel [a], N. Lamouroux [a].

[a] IRSTEA, UR MALY, Laboratory Dynam, 3 bis Quai Chauveau - CP 220, F-69336 LYON, France.

[b] Hydroacoustic Technology Inc., 715 NE Northlake Way, Seattle, WA 98105, USA.

[c] University of Liège, Biology of Behaviour Unit-Cefra, Laboratory of Fish Demography and Hydroecology (LDPH), 10 Chemin de la Justice, 4500 Tihange, Belgium.

*Corresponding author: Hervé Capra. Tel.; +334 7220 8732; fax: +334 7847 7875

E-mail addresses: julien.berge@irstea.fr (J. Bergé), herve.capra@irstea.fr (H. Capra), herve.pella@irstea.fr (H. Pella), tsteig@htisonar.com (T. Steig), M.Ovidio@ulg.ac.be (M. Ovidio), elise.bultel@gmail.com (E. Bultel), Nicolas.lamouroux@irstea.fr (N. Lamouroux).

Abstract

In situ fixed acoustic telemetry methods make it possible to study simultaneously the detailed movements of individual fish and their relationship to the environment, but the properties of these methods is little known in harsh physical conditions. We examined the probability of tag detection by the system and the positioning error for detected tags of an existing telemetry system installed with 32 fixed hydrophones in a reach of the fast-flowing Rhône River in France. The reach was 1.8 km long and had heterogeneous thermal and hydraulic conditions described by a two-dimensional hydraulic model. We compared positions detected by the system with true positions estimated using a tachometer or a differential GPS, for various sets of experimental tag emissions. We analyzed how the probability of detection and the positioning error were affected by user-defined variables and three groups of environmental variables describing the configuration of the hydrophones around tag position, the physical environment at tag position and the reception quality. Tag emissions from the center channel had an average probability of detection (40-50%) higher than emissions originating from positions close to the banks, and were positioned with smaller average errors (3-5m). The probability of detection of emissions typically varied between near 0% and 80% with configuration variables (density of surrounding hydrophones and location of tag relative to the hydrophones) and also decreased in the presence of coarse substrate. The positioning error was mainly reduced when user-defined variables of the triangulation software were set by an expert user. Configuration variables also influenced the positioning error with weaker effects than those observed for detection probability.

1. Introduction

The sensitivity of fish and other freshwater organisms to changes in abiotic conditions of rivers has been reported in many studies with a particular emphasis on their ecological (e.g., behavioral, demographic, physiological) responses to modifications of hydrological or thermal regimes (Minns et al., 1996; Lukšiené et al., 2000; Vehanen et al., 2000; Ovidio et al., 2008; Craven et al., 2010; Olden and Naiman, 2010; Poff and Zimmerman, 2010). In particular, individual fish movements have often been related to short-term changes in discharge rate and temperature (Ovidio et al., 1998; Ovidio and Philippart, 2008). Behavioral studies in aquatic systems increasingly use biotelemetry (Lyons and Lucas, 2002; Cooke et al., 2004; Geeraerts et al., 2007; Ovidio et al., 2007) to record individual fish movements at different time steps, from seconds to multiple years (Lucas and Batley, 1996; Meyer and Hinrichs, 2000; Ehrenberg and Steig, 2003). The probability of detection and the positioning error are major characteristics of telemetry systems and have been improved in recent years. Low errors are essentially obtained with fixed acoustic telemetry systems that provide detailed information when sound transmitters (i.e. tags) are detected by acoustic hydrophones (Ehrenberg and Steig, 2003; Cooke et al., 2005). Compared to other systems, fixed systems enable the simultaneous detailed study of the movements of many individual fish. However, a better quantification of their properties is needed to find appropriate compromises between the probability of detection, the positioning error and the surface area covered by the system. For example, Clements et al. (2005) showed that the probability of detection of the VR2 system (Vemco Ltd, Canada) could vary between 0 and 100% in a stream reservoir and an estuary depending on the placement of the hydrophones and their mooring method. Cote et al. (1998), using the MAP_500 Lotek® system (Lotek Marine Technologies Inc., Ca) in the Bonavista Bay (Newfoundland, Canada), reported an average positioning error of 2 m or less inside the baseline of hydrophones used during a two months tracking of juvenile Atlantic cods (*Gadus morhua,* pulse rate of 5 min). The 3-dimensionnal positioning error of the Vemco radio-

acoustic positioning system was estimated in a South African bay (O'dor et al., 1998) to be about 1-2 m inside the hydrophones array and about 3-5 meters when emissions were 100 m outside the array.

The probability of detection and the positioning error of telemetry systems potentially depend on a large number of intrinsic and environmental factors (Kell et al., 1994; Voegeli and Pincock, 1996). Intrinsic factors include the estimation of the speed of sound, the knowledge of exact hydrophone positions and the adjustment of the parameters of the positioning software (Juell and Westerberg, 1993; Cote et al., 1998; Wahlberg et al., 2001; Ehrenberg and Steig, 2002). Among environmental factors, weak spatial configurations of hydrophones relative to the tag location (long distances, narrow viewing angles) have been identified as influencing the probability of detection and the positioning error (Baras and Lagardère, 1995; Smith et al., 1998; Ehrenberg and Steig, 2002; Niezgoda et al., 2002; Simpfendorfer et al., 2002; Heupel et al., 2006; Espinoza et al., 2011). In addition, the probability of detection and the positioning error likely decrease in heterogeneous substrate, hydraulic and thermal conditions that can favor sound refraction, ambient noise and variations in speed of sound (Voegeli and Pincock, 1996; Trevorrow, 1998; Ehrenberg and Steig, 2002). Quantifying the combined influence of intrinsic and environmental characteristics of the study site on the system properties can improve further study designs. It is particularly needed for telemetric studies made in fast-flowing rivers, whose heterogeneous physical characteristics may complicate tag detection and positioning.

In summer 2009, an acoustic fixed telemetry system (HTI®) was installed in a physically heterogeneous reach of the fast-flowing Rhône River in France to analyze the behavioral response of fish to variations in discharge rate (due to hydropeaking) and water temperature

101 (warm water is discharged in the reach by a nuclear power plant). In this paper, we describe
102 how we used this installation (1) to quantify the probability of detection and the positioning
103 error of the telemetry system in a fast-flowing heterogeneous river, (2) to infer which intrinsic
104 and environmental variables influence the detection and the position errors, and (3) to discuss
105 methods for optimizing installations in future studies. For this purpose, we simultaneously
106 estimated tag positions in the river using the HTI® system and using an independent
107 "reference" differential GPS or tachometer. We studied how the probability of detection and
108 the positioning error were affected by the user-defined variables in the telemetry system
109 (intrinsic variables), and various environmental variables associated with tag positions.
110
111 **2. Materials and methods**
112
113 *2.1. Study Site*
114
115 The Rhône river has a drainage basin area of 98,556 km² and a mean annual discharge of
116 1,720 $m^3.s^{-1}$ at its mouth (Olivier et al., 2009). Our study reach was 1.8 km long and 140 m
117 wide (at mean discharge) and was situated at Bugey (45° 47'N; 5°16' E), upstream from the
118 confluence of the Ain River and the town of Lyon, in the longest Rhône segment without
119 discharge derivation (Fig. 1). The Rhône at Bugey has a nival hydrological regime (i.e. under
120 the influence of snowmelt) characterized by a mean monthly discharge ranging from 387 $m^3.s^{-1}$
121 in September to 567 $m^3.s^{-1}$ in June. Mean annual discharge is 473 $m^3.s^{-1}$, and the mean daily
122 discharge ranges from 197 $m^3.s^{-1}$ (exceeded 95 % of the time) to 933 $m^3.s^{-1}$ (exceeded 5 % of
123 the time). A high discharge variability (daily changes up to 700 $m^3.s^{-1}$, Olivier et al., 2009) is
124 generally observed during the week due to hydropeaking at upstream dams, and discharge is
125 generally lower and more stable during week-ends. At mean discharge, point depth-averaged

velocity reaches 1.8 $m.s^{-1}$ and point depth reaches 8 m. The substrate composition was mapped using a combination of visual observations from a boat and high resolution aerial photographs. Substrate size was assigned to one of five ordinal classes and consisted of pebbles (36.0 % of the surface area), gravel (26.4 %), stones (14.4 %), blocks (13.9 %) and sand (8.2 %). The daily water temperature upstream from the study reach ranged in 2009 from 2.8 °C to 23.6 °C (Roger et al., 2010). A nuclear power plant (Bugey Power Plant), located on the west bank of the study reach, extracts 100 $m^3.s^{-1}$ to cool reactors and discharges warmer water (between 8 and 10 °C warmer) at two different places (Fig. 1), creating a strong transversal thermal heterogeneity. No vertical thermal stratification was observed in the reach (Capra et al., 2008). Downstream from the nuclear power plant, the warmed water cools down by around 1 °C per kilometer, and diffuses from the west bank to the whole channel 10 km downstream (Capra et al., 2008). Water turbidity recorded in 2009 ranged between 9.5 $mg.l^{-1}$ in February and 81 $mg.l^{-1}$ in November (Roger et al., 2010).

A two-dimensional hydraulic model of the reach was developed using (1) a digital elevation model based on extensive field measurements of topography and bathymetry (an average of four measuring points per m², Pella et al., 2007), (2) water level - discharge relationship records, and (3) velocity measurements at different discharge rates (Capra et al., 2011). The hydraulic model was calibrated and validated for a discharge rate between 150 and 850 $m^3.s^{-1}$. Differences between simulated and measured water levels were found to be around 1 cm, and a comparison of measured and simulated velocities did not show errors exceeding 0.1 $m.s^{-1}$ across the study site (Capra et al., 2011).

2.2. Telemetry system principles and deployment

We used an HTI® automatic acoustic telemetry system that included a set of pre-positioned hydrophones used to detect ultrasounds emitted by acoustic tags of various sizes, programmed with a frequency of 307 KHz (Ehrenberg and Steig, 2003). Each hydrophone was cabled to a receiver unit (the Acoustic Tag Receiver, model 290) that recorded acoustic signals and stored them on a computer. The Acoustic Tag Receiver was synchronized with UTC time (Universal Time Coordinated) thanks to an internal GPS, and its digital signal processor had a precision of 12 KHz. We used Model 795G tags (transmit power level: 155 dB relative to 1 µPa at 1 m; length: 25 mm; diameter: 11 mm; weight: 3.1 g). The average lifetime of tags was about 50 days in our experimental conditions (according to the manufacturer). Tag signals were series of pulses (1 ms long in our experiment) sent with different periods P (P varied around 3s in our experiment) that were used to identify and track individual tags. A secondary signal, called "subcode", which was a replication of the first signal, was used to improve tag signal reception and the identification of each tag in noisy environments. The subcode was usually not used for positioning tags, but sometimes it could be considered by the system as another principal signal. In such a case, two positions were estimated with close emission times. Such "duplicate" positions were identified and filtered. In our experiment, we positioned tags in two dimensions (2D). A three dimensional (3D) positioning of tags was not feasible because the study site had too little vertical separation in the hydrophone array to resolve tag depth. For our 2D analysis, the acoustic tag signal must be received by at least three hydrophones. Only three hydrophones were selected by the system to position a given tag and are called thereafter the "listening trio". During a post treatment stage, arrival times of pulses received by hydrophones were used to estimate the coordinates of tags at signal emission and the emission time. The post treatment of the acoustic signals (filtering and triangulation) was made using successively two HTI® proprietary softwares (see http://www.htisonar.com/).

176 A total of 32 hydrophones were installed in May 2009 (Fig. 1) and 16 km of weighted
177 acoustic cables were used to connect them to the Acoustic Tag Receiver. The connection of
178 acoustic cables to the hydrophones was made by a diver. Each hydrophone was mounted on a
179 concrete block of 300 kg (Fig. 2) and deposited on the river bed using a boat; an operation
180 that was sometimes difficult due to high current velocities. The hydrophone was positioned
181 about 10 cm above the block, and the block could constitute an acoustic shadow for signals
182 emitted from the bottom within an area of about 10 m^2 around the block. Hydrophone
183 positions were pre-defined using the digital elevation model so that most emission points
184 could be *a priori* heard by more than three hydrophones, as recommended by Kell et al.
185 (1994) or Voegeli and Pincock (1996), while taking into account that the theoretical detection
186 (hearing) range of hydrophones was 300 m (according to the manufacturer). We released
187 hydrophones at pre-defined positions using a dGPS (Leica® 1200) and a real time track
188 process on a computer taken on board. Pre-defined coordinates were stored in Matrix M1.
189 Because of local hydraulic or substrate constraints, seven hydrophones were positioned a few
190 meters away from their pre-defined position. Their theoretical coordinates in M1 were
191 replaced by coordinates measured in the field with a tachometer (Leica® 800). At the end of
192 the study (on September 18, 2009), the coordinates of the hydrophones were again measured
193 with a dGPS (Leica® 1200) and were stored in Matrix M2.
194
195 *2.3. Data used for estimating the probability of detection and positioning errors*
196
197 Two different sets of data were collected, one by dragging tags over the whole study site
198 from a boat (drags data), and the other by holding tags at fixed locations along the banks
199 (banks data). In both cases, the objective was to compare tag positions estimated by the HTI®
200 system with reference positions measured by dGPS or tachometer. We estimated the detection

probability of tags by the proportion of known emissions actually positioned by the HTI® system, and the positioning error of detected tags by the Euclidian distance between HTI® estimated position and the reference positions. The dGPS and tachometer systems used have themselves a centimetric positioning error (given in Takac and Walford, 2006, for the dGPS and by the manufacturer for the tachometer) and we assumed that they provided true positions. Because the errors of the dGPS and tachometer and the errors of the HTI® system can be assumed independent, our estimation of positioning error is conservative.

Drags data were collected with the dGPS during two surveys of the whole site by boat (Fig. 1), following zigzag trajectories at reduced relative velocity (less than 1 $m.s^{-1}$) to limit potential effects of the boat movement on the probability of detection (Melnychuk and Christensen, 2009). Characteristics of the two drag surveys are presented in Table 1. A NKE®- SP2T sonde (± 0.05°C) recorded water temperature every second. During drags, we used four tags with emission periods P equal to 3051, 3079, 3121 and 3247 ms, and subcodes emitted 225 ms after the principle signal. Tags were attached to the base of a pole supporting the antenna of the dGPS: two tags were submerged 50 cm below the surface and two tags were submerged at 1 m. UTC time was assigned to each boat's position recorded by the dGPS (frequency: 1 Hz). The data corresponding to the four tags were pooled for the analyses. The banks data set was less extensive and targeted shallower habitats where the boat could not navigate and where the dGPS could not work due to the presence of trees. We collected these data over two days (June 24-25, 2009) with a tachometer at 114 fixed locations chosen along both banks of the study site (Fig. 1). Characteristics of banks measurements are presented in Table 1. One tag (with P equal to 3121 or 3205 ms and subcode set up at 225 ms) was attached to the tachometer tip and we submerged the tag during a 15 seconds sequence just under the surface and just above the bed (one sequence each) at each fixed location. Each

fixed location was measured for each sequence of 15 seconds and a UTC time was recorded for each tachometer measurement.

2.4. Estimating true positions at emission times

All periods of times with dGPS gaps (absence of data) longer than 5 seconds were removed from all analyses to reduce dGPS interpolation errors. Before analyzing detection probability and positioning errors, we estimated true positions at emission times (UTC) using the dGPS and tachometer data, for all emissions, detected or not, by the HTI® system. Concerning positions detected by the HTI® system, the dGPS positions of drag data corresponding to the emission times (t_i) were interpolated from the raw dGPS data (gaps up to 5 s) using cubic spline functions that smoothed the x and y dGPS coordinates (Fritsch and Carlson, 1980; R Development Core Team 2010). Concerning positions undetected by the HTI® system, virtual emission times were estimated. Specifically, for each tag of emission period P and for each detected emission time by the HTI® system (t_i), if no position was estimated at $t_i + P$ (+/- 0.5 second of tolerance), we considered that an emission was undetected. In this case, we considered that $t_i + P$ was a virtual emission time. The virtual coordinates of this virtual emission time were interpolated from the dGPS data as described above and the position obtained was called a "virtual position". Several (k) consecutive virtual emission times could be identified using the same principle, and these virtual emission times were set as $t_i + P$, $t_i + 2P$ ... $t_i + kP$. Similarly, virtual emission times were identified between the start of the experiment and the first detection.

2.5. Intrinsic and environmental variables relationship with the probability of detection and positioning errors

We organized explanatory variables into one group of user-defined variables, and three groups of environmental variables: (1) the configuration of hydrophones surrounding tag positions (detected and virtual), (2) the physical characteristics at tag positions (detected and virtual), and (3) indicators of reception conditions (detected positions only). All variables were calculated similarly for drags and banks data.

User-defined variables can affect both detection probability and positioning error. These variables include: (1) the speed of sound (SpS), which determined how time was translated into distances in the positioning algorithm, (2) the hydrophone coordinates listed in the positions Matrix (M) and (3) a series of 19 Post-Treatment parameters (PT, detailed in Supplementary file S1). We analyzed the effects of SpS by using two SpS values: a first value of 1482 $m.s^{-1}$ corresponding to the SpS recorded in pure water at a temperature of 20 °C, and a second value of 1509 $m.s^{-1}$ corresponding to a SpS at 30 °C (Del Grosso and Mader, 1972). These values cover the temperature variations observed in our site during the experiment (Table 1). Hereafter, we refer to SpS values using their equivalent temperature (20 °C & 30 °C). We analyzed the effects of M using the matrices M1 and M2 that corresponded respectively to the hydrophone coordinates at the beginning and at the end of the experiment. PT parameters values were closely dependant on the user and on his experience of system operation. The influence of PT values was tested by using two independent sets of parameters defined by two persons using the same field data: 13 hours of survey of 17 tagged fish tracked on the 18 August 2009 throughout the site. The first set of PT values were defined by J. Bergé (PT-JB) and was based on an analysis of the influence of each parameter on the number of positioned points and the spatial consistency of these positions. The second set of PT values were defined by HTI® engineers (PT-HTI) using similar criteria but with greater acoustical

276 experience, and experience with the acoustic equipment and positioning software. Overall, we
277 used a total of eight user defined combinations (2 SpS x 2 M x 2 PT, named C1 to C8 and
278 detailed in Table 2) to infer the influence of user-defined variables.
279
280 Among environmental variables (Table 3), the first group (configuration of hydrophones)
281 included two variables. First, the viewing angle (C-VA, "C" for configuration) was defined as
282 the angle needed, from the tag position, to view the polygon formed by the surrounding
283 hydrophones (i.e. those located in a radius of 300 m, equal to the theoretical range of detection
284 of hydrophone). When the tag was present inside the polygon, C-VA was equal to 360 °. The
285 second variable was the number of hydrophones (C-NH) situated within a radius of 300 m.
286 The second group of environmental variables (physical characteristics) described the physical
287 environment at tag positions (detected or virtual). It included: the depth-averaged current
288 velocity (P-CV, "P" for physical), the size of the dominant substrate in the water column
289 relative to water depth (relative roughness, P-RR), the depth (P-Dp) and the water temperature
290 (P-WT). P-CV and P-Dp were obtained from the hydraulic model, and P-WT was recorded by
291 the NKE recorder (drags data) and by thermometers installed along the banks (temperatures
292 were interpolated using spline functions for both sampling methods). The third group
293 (indicators of reception conditions) included four variables potentially explaining positioning
294 errors, and concerned detected positions only. The first variable was the maximal distance
295 between the tag location and the hydrophones of the listening trio (I-MD, "I" for indicator).
296 The second variable was the maximal angle of the triangle formed by the listening trio (I-
297 MAT, in degrees) and illustrated the form of this triangle (flat triangle when I-MAT
298 approaches 180 °). The third variable was the viewing angle needed, from the tag position, to
299 view the triangle formed by listening trio (I-VA). The last variable was the amount of ambient
300 noise, i.e. sounds produced naturally in the environment recorded by the listening trio

(Voegeli and Pincock, 1996). A Noise Ratio (I-NR, equivalent to the signal-to-noise ratio index used by Cote et al., 1998) was calculated for each hydrophone of the listening trio, by dividing (1) the highest amplitude of the received signal (echo) in samples recorded by the hydrophone, by (2) the average noise level recorded over 1 second prior to the signal reception. The minimum I-NR (maximum noise) of the listening trio was retained as explanatory variable.

2.6. Data Analysis

We analyzed the data in two steps. First, in a "within combination analysis", we analyzed how environmental variables influenced the probability of detection and the positioning error within each combination (C1-C8). For this purpose, we produced plots of the average probability of detection and the average positioning error for ordinal categories of each environmental variable. We also produced smoothed maps of the probability of detection and the positioning error over the entire study site to check for spatial patterns related to the environment. The inter-correlation between environmental variables was checked using scatter plots and by computing Spearman rank correlation ρ for each pair of variables.

In a second step we performed a "between combination analysis", i.e. we analyzed the average detection probability and the average positioning error associated with the eight combinations of user-defined variables (C1-C8), for drags and banks data. To better inform future users of the telemetry system, the effect of the 19 PT parameters was further detailed using a sensitivity analysis. Once the most accurate PT combination identified (PT-JB or PT-HTI), each parameter was modified in turn and was given two to four values within the usual range covered in practical applications. The set of values included the extreme values of the

usual range of the parameter, and the values chosen in PT-JB and PT-HTI. We quantified the changes in probability of detection and positioning error among the different parameter values.

3. Results

3.1. General functionality of the system

Due to flow variability or scouring, four hydrophones did not work at all during the whole experiment; they included the first three hydrophones located in the upstream part of the study site (Fig. 1). Seven additional hydrophones did not work during the first drag, five during the second drag and two during bank measurements. For each data set, only functioning hydrophones were considered for calculating C-NH and C-VA. Six hydrophone positions could not be measured in September due to harsh hydraulic conditions, including the three hydrophones of the upstream part of the study site which never worked. For the three other hydrophones, we did not modify the coordinates of the hydrophones between matrices M1 and M2. The comparison of M1 and M2 indicated that twelve hydrophones had moved: 10 moved less than 6 m and two moved between 6 and 10 m. Concerning the positions estimated by the HTI® system (detected positions), approximately 40% of them presented duplicates which were not used for the analyses. In addition, 13.5 % of detected positions corresponded to positions extrapolated by the positioning software, i.e. that were derived using temporal extrapolations of reception signals at some hydrophones. These extrapolated positions can be identified and removed from the data base. However, we included these positions in our analyses because they were dependent on the choice of user-defined variables and were an

integral part of the positioning results. Finally, a total of 12,152 tag emissions (drag data) and 1,140 tag emissions (banks data) were considered in our analyses.

3.2. Environmental effects on detection probability within combinations

A number of environmental variables influenced the probability of detection consistently within the eight combinations of user-defined variables (Fig. 3 and Fig. 4). Detection probability was mainly influenced by configuration variables. Detection probability increased with C-NH within all combinations, for banks and drags data: from < 10 % for C-NH < 6 to about 70 % for C-NH > 12 for drags data (Fig. 3a) and from 0 % for C-NH < 6 to about 30 % for C-NH > 14 for banks data (Fig. 4a). The detection probability also increased with C-VA from less than 5 % (drags and banks, Fig. 3b and 4b) to about 55 % for drags (Fig. 3b) and 20 % for banks (Fig. 4b). Physical variables also influenced the probability of detection, since very high P-CV (> 1.44 $m.s^{-1}$) reduced the probability of detection from around 50 % to 20 % for drags (Fig. 3c), whereas low P-CV (< 0.52 $m.s^{-1}$) reduced the probability of detection from around 30 % to less than 10 % for banks (Fig. 4c). Low P-Dp (< 2.31 m) were also associated with reduced detection probabilities, for drags and banks (Fig. 3d and 4d). High P-RR values (> 2.8 %, Fig. 3f) could reduce about twofold the probability of detection for drags, and to a lesser extent for banks (Fig. 4f). An intermediate temperature category was also associated with higher detection probabilities, but this temperature differed for drags (21.1 °C, Fig. 3e) and banks (17.44 °C, Fig. 4e). Banks data generally covered shallower and slower-flowing habitats (compare Fig. 3 and Fig. 4). They had a lower detection probability than drags on average, consistently with their low C-VA and high P-RR. However, detection probability was lower for banks data, even for comparable values of environmental variables.

375 Maps of detection probability showed similar spatial patterns among combinations (see Fig.
376 5A for an example). The lowest detection probabilities were located where hydrophones did
377 not function and thus where the configuration variables were not favorable. Furthermore,
378 detection probability was lower along the river banks (Fig. 5A). Comparing Fig. 5A and 5B
379 showed that the lowest probabilities of detection were located where the current velocity
380 exceeded 1.6 $m.s^{-1}$. Scatter plots among environmental variables (see an example in
381 Supplementary file S2) indicated that the influence of environmental variables could be
382 complicated by a high positive correlation between C-NH and C-VA and a negative
383 correlation between P-Dp and P-RR, for both drags and banks data. For drags data, C-NH was
384 also negatively correlated with P-CV. For banks data, P-CV and P-Dp were positively related.
385
386 *3.3. Environmental effects on positioning error within combinations*
387
388 For detected tags, environmental variables had weaker relationships with positioning error
389 than with detection probability (Fig. 6 and Fig. 7). Configuration variables were again the
390 main driver of positioning error, which was reduced when C-NH was high (> 12 for drags, >
391 13 for banks, Fig. 6a and 7a) and C-VA was high (> 156° for drags and banks, Fig. 6b and
392 Fig. 7b). However, these effects were not obvious for the two most accurate user-defined
393 combinations for drags (C6 and C5). High roughness (P-RR) noticeably reduced the error for
394 banks data (Fig. 7f) and high velocities (P-CV) increased the error of drags data for the worse
395 combinations only (Fig. 6c). Finally, indicators of reception quality were consistently related
396 to the error, that could be increased (by a factor less than two) when I-VA decreased (Fig. 6i
397 and Fig. 7i) and when I-MD and I-MAT increased (Fig. 6g, 6h, 7g, 7h). I-NR had no obvious
398 relationship with the error (Fig. 6j and Fig. 7j). Detected banks data had errors generally two
399 times larger than drags data (Table 2). This was consistent with their C-VA and I-VA being

two times lower and their P-RR being ten times larger (see the Supplementary file S3). Note that I-NR of detected tags were two times lower for banks, i.e. though noise did not explain error variations within drags and banks data, it could partly explain differences between the two data sets.

Maps of positioning errors of detected tags showed similar spatial patterns among combinations (see Fig. 8 for an example) and reflected that the environment affected positioning errors less than detection probability. The positioning errors were higher along river banks, and tended to be higher in areas where hydrophones did not function properly. Scatter plots among environmental variables (see an example in Supplementary file S2) indicated that their influence on positioning errors could be complicated by the same inter-correlations as those described for the probability of detection. In addition, they indicated strong correlations among the indicators of reception conditions (except I-NR) and the configuration variables for banks data.

3.4. Differences in detection probability and positioning error between combinations

The average probability of detection varied among user-defined combinations between 34.6 % (combination C3) and 47.2 % (C5) for drags data (Table 2) and between 8.3 % (C3) and 17.7 % (C5) for banks data (Table 2). It was higher when PT was PT-HTI and M was M2 (for drags and banks). The average positioning error varied more strongly between combinations: between 3.6 m (C6) and 10.7 m (C3) for drags data (Table 2) and between 7.7 m (C7) and 22.3 m (C4) for banks data (Table 2). It was primarily influenced by PT (i.e. it generally reduced two-fold when PT was PT-HTI), and secondarily reduced when M was M2 and SpS was 30 (for drags only). Environmental variables did not differ much between combinations,

425 for both drags and banks (see the Supplementary file S3), and the most accurate combinations
426 (C6 and C5) did not select particular environmental characteristics.
427
428 The sensitivity analysis detailing the effects of PT parameters showed that the probability
429 of detection was very sensitive (i.e. could be modified by about 40%) to a few software
430 parameters influencing echo tracking (i.e. minimum and maximum number of echoes required
431 for a series of echoes from one hydrophone, maximum gaps allowed in this series and
432 maximum distance allowed between two echoes, Supplementary file S1). The average
433 positioning error was mostly influenced (with modifications of about 10 m) by an
434 interpolation parameter (number of echoes used to smooth positions, Supplementary file S1).
435 Different values of these parameters potentially explained differences observed between the
436 PT-HTI and PT-JB settings.
437
438 **4. Discussion**
439
440 Our assessment test of the HTI® system in heterogeneous environmental conditions showed
441 that the effects of intrinsic user-defined variables and environmental variables were largely
442 independent. Environmental variables were the main variables affecting detection probability,
443 principally the configuration of hydrophones around tags and secondarily relative roughness
444 and velocity. For detected tags, user-defined variables (the post-treatment parameters and
445 secondarily the knowledge of hydrophone positions) were the main determinants of
446 positioning error. Configuration variables had only a secondary influence on the positioning
447 error, especially along the banks.
448

449 In our study, the best user-defined combination provided an average detection probability
450 of 44% in the channel (16% for banks) and an average positioning error of 3.6 m in the
451 channel (9.5 m for banks). Our installation was less accurate than a few others made in more
452 homogeneous physical conditions and/or with higher hydrophone densities: e.g., a probability
453 of detection of 75 % in Niezgoda et al. (2002) obtained with a CDMA (Code Division
454 Multiple Access, Lotek Map_500^{TM}) or positioning errors around 1 m in Semmens (2008)
455 obtained with the same HTI system used in the present study. This was largely expected due
456 to the nature of our experiment, whose originality was to test the system in harsh conditions
457 for identifying the determinants of tag detection and positioning error and quantifying their
458 effects.
459
460 Our study quantifies how configuration variables can dramatically influence detection
461 probability, and to a lesser extent positioning errors, though the relative role of our two
462 configuration variables was difficult to sort out due to inter-correlation. This effect of
463 hydrophones configuration can partly explain differences in detection probability between
464 previous studies. For example, the study of Niezgoda et al. (2002) obtained a high probability
465 of detection with four hydrophones installed in a delta estuarine wetland with a density of one
466 hydrophone for around 375 m². In another study, Carol et al. (2007) reported a probability of
467 detection of less than 10% with three hydrophones (Vemco radio-acoustic positioning system)
468 installed in a Spanish reservoir with a density of one hydrophone for around 23,000 m² (one
469 third of the triangle surface formed by the listening trio). In our study, we had on average one
470 hydrophone for about 7,000 m², and correspondingly intermediate detection probabilities.
471 Other parameters such as transmitter power and frequency could also have contributed to
472 differences among studies. For example, the lower frequency used by Niezgoda et al. (2002),
473 i.e. 76 kHz, can also explain their higher detection probability.

The effect of hydrophone configuration on positioning error in our experiment was secondary compared to its effect on detection probability. Consistently, Carol et al. (2007) reported positioning errors of less than 1 m within the hydrophones array despite their low detection probability. Nevertheless, the influence of configuration (and in particular viewing angles) on positioning errors is consistent with previous results that reported higher errors outside the arrays of hydrophones (Juell and Westerberg, 1993; Kell et al., 1994; Ehrenberg and Steig, 2002; Niezgoda et al., 2002; Espinoza et al., 2011). In our study, both viewing angles and hydrophone densities were often low, largely explaining that our positioning errors could be higher than those obtained in some previous studies (e.g. Carol et al., 2007, Semmens, 2008).

The study of the effect of physical conditions at tag emissions is original to this study, and generally revealed weak effects on the probability of detection and the positioning error. However there was a negative influence of high relative roughness conditions. Higher velocities were associated with lower probabilities of detection for drags data, but this could be due to the negative correlation between velocity and the density of hydrophones (i.e. hydrophones did not work in high velocity areas). Similarly, higher detection probability in fast-flowing and deep conditions for banks data likely reflected a confounding effect: among points of the banks data, those with higher velocity and depth (the two variables being correlated) were closer to the main channel and were better detected. Similar confounding effects along the banks were reported by Melnychuk and Christensen (2009). Concerning the temperature, a weak effect of thermal conditions on detection probability was highlighted but was also likely confounded with spatial patterns. Indeed, the intermediate temperature

498 category associated with high detection probability was different for drags and banks, and was
499 situated in the middle of the reach for both data sets.
500
501 Therefore, it is very likely that physical variables affect the probability of detection and the
502 positioning error only through indirect mechanisms, as in fast-flowing zones where high
503 velocities may damage hydrophones or their connections. The clearer effect of the physical
504 environment is that a lower probability of detection was observed along banks, as expected
505 and reported in previous studies. This effect probably results from weak configurations and
506 high levels of sound reflection in these shallow areas with high relative roughness (Cato and
507 Bell, 1992; Juell and Westerberg, 1993; Trevorrow, 1998; Boswell et al., 2007), as also
508 suggested by our indirect indicators of reception quality.
509
510 Experience for tuning PT parameter values had, overall less influence on the probability of
511 detection than environmental factors in our study. However, our sensitivity analysis indicated
512 that a particular attention should be given in future applications to the parameters influencing
513 echo tracking, since these can alter the probability of detection. The lower positioning error
514 obtained with the expert parameter settings was partly due to an interpolation parameter
515 (number of echoes used to smooth tag position tracks) whose tuning also requires attention.
516 These results suggest that a full understanding of the parameter calibration process is
517 necessary to get the best capabilities from the system, especially when the possibilities of
518 parameter values are numerous and closely dependent on the physical characteristics of the
519 study site.
520
521 At the core of our study, the knowledge of the positions of hydrophones (matrix M) and
522 speed of sound (SpS) had much weaker influence on the positioning error than PT parameters.

523 This is surprising when considering their predominant role emphasized in the literature (Juell
524 and Westerberg, 1993; Kell et al., 1994; Cote et al., 1998; Wahlberg et al., 2001). Still, M and
525 SpS could affect positioning errors by a meter or more, and they would probably have played
526 a more important role in better configuration conditions. It is also possible that our two M
527 matrices were both inaccurate on the experimental days, but the hydraulic conditions of the
528 site prevented us from checking this aspect. Using the coordinates of the hydrophones
529 measured at the end of the experiment improved our results, and this procedure is
530 recommended for future experiments in fast-flowing rivers. Indeed, it is likely that the
531 hydrophones rapidly moved after deployment and then stabilized on the bed.
532
533 The main practical lesson of our methodological study is that fixed acoustic telemetry
534 systems can be used efficiently in fast-flowing rivers with high stresses and velocities, where
535 they provided a reasonable detection probability and positioning error, despite a relatively low
536 density of hydrophones installed within a 234,600 m^2 area. The probability of detection and
537 the positioning error obtained here can be certainly improved with higher hydrophone
538 densities and/or reduced study areas. However, it would be satisfactory for a number of
539 ecological studies for which a higher quantity of accurate positions is not needed. As an
540 example, for studies on the relationships between the physical habitat and the detailed
541 movement of many fish individuals of several fish species in our reach, a fixed telemetry
542 system is appropriate and a positioning error of 3-5 m is satisfactory considering the
543 uncertainty of the hydraulic model. The main limit of fixed telemetry systems in large rivers
544 seems to be the difficulty of deployment, illustrated by the length of weighted cables that were
545 needed in the Rhone River (16 km) and the number of hydrophones that were temporarily
546 disconnected (up to 11 out of 32), mostly due to scouring around blocks or accidents with
547 trees in fast-flowing areas.

548

549 Because our results quantify the probability of detection and the positioning error for a
550 variety of intrinsic and environmental combinations, we hope that they provide useful
551 guidelines for optimizing future installations. Recommendations for improving detection and
552 errors certainly depend on the objectives of the telemetry study (Kell et al., 1994). Studies for
553 which detection probability is important, for example when tracking animals with frequent
554 and large movements, should pay a particular attention to local hydrophone densities and
555 viewing angles. If banks are of particular importance in such studies, our results can be used
556 to quantify how the hydrophone density and angles should be increased near the banks to
557 obtain a satisfactory probability of detection. For studies for which positioning error is more
558 important (e.g. for some studies on species interaction), our results suggest paying particular
559 attention to system parameter values. Evaluation tests of the system would be particularly
560 useful in such conditions and can serve to optimize intrinsic parameter values. In all cases,
561 high roughness zones should be better covered. Zones with extreme velocities or temperature
562 fluctuations should not be problematic for the probability of detection and the positioning
563 error, but should be avoided if a risk of damaging the hydrophones is identified. We
564 recommend paying particular attention to the hydrophone mounting and installation method in
565 such conditions and to choose an aerial deployment of cables when possible.

566

567 ***Acknowledgement***

568

569 The authors thank the Water Agency Rhône Méditerranée & Corse, Electricity of France
570 (EDF), the European Union / FEDER, the General Direction of Irstea and the Aquitaine
571 region for their financial support, the Nuclear Power Plant of Bugey (EDF) for their
572 collaboration, Eric McNeil, Samuel Johnston, Patrick Nealson, Dave Ouellette, Pascal Roger

and Raphael Mons for their help during material installation and software calibration. Special thanks to Yann Le Coarer for his help with tachometer measures and to Alizés plongée® for its involvement in the diving operation. Finally, we thank the anonymous reviewers, André St Hilaire and Lise Vaudor for their comments and assistance.

References

Baras, E., Lagardère, J.P., 1995. Fish telemetry in aquaculture: review and perspectives. Aquacult. Int. 3, 77-102.

Boswell, K.M., Wilson, M.P., Wilson, C.A., 2007. Hydroacoustics as a tool for assessing fish biomass and size distribution associated with discrete shallow water estuarine habitats in Louisiana. Estuaries and Coasts 30, 607-617.

Capra, H., McNeil, E., Bouillon, M.C., Pella, H., Alfaro, C., 2011. Relevance of 2D hydraulic model to address fish behaviour in large rivers. La Houille Blanche. In press.

Capra, H., Pella, H., Oriol, E., 2008. Records from the water temperature of the Rhône river in the summer of 2008. Electricity of France - Cemagref Rep., 37 p.

Carol, J., Zamora, L., García-Berthou, E., 2007. Preliminary telemetry data on the movement patterns and habitat use of European catfish (*Silurus glanis*) in a reservoir of the River Ebro, Spain. Ecol. Freshwat. Fish 16, 450-456.

597 Cato, D.H., Bell, M.J., 1992. Ultrasonic ambient noise in Australian shallow waters at
598 frequencies up to 200 kHz. DSTO Mat. Res. Lab., Tech. Rep. MRL-TR-91-23, February,
599 25 p.
600
601 Clements, S., Jepsen, D., Karnowski, M., Schreck, C.B., 2005. Optimization of an acoustic
602 telemetry array for detecting transmitter-implanted fish. N. Am. J. Fish. Manage. 25, 429-
603 436.
604
605 Cooke, S.J., Bunt, C.M., Schreer, J.F., 2004. Understanding fish behavior, distribution, and
606 survival in thermal effluents using fixed telemetry arrays: a case study of smallmouth bass
607 in a discharge canal during winter. Environ. Manage. 33, 140-150.
608
609 Cooke, S.J., Niezgoda, G.H., Hanson, K., Suski, C.D., Phelan, F.J.S., Tinline, R., Philipp,
610 D.P., 2005. Use of CDMA acoustic telemetry to document 3-D positions of fish:
611 Relevance to the design and monitoring of aquatic protected areas. Mar. Technol. Soc. J.
612 39, 17-27.
613
614 Cote, D., Scruton, D.A., Niezgoda, G.H., Mckinley, R.S., Rowsell, D.F., Lindstrom, R.T.,
615 Ollerhead, L.M.N., Whitt, C.J., 1998. A coded acoustic telemetry system for high
616 precision monitoring of fish location and movement: application to the study of nearshore
617 nursery habitat of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). Mar. Technol. Soc. J. 32, 54-62.
618
619 Craven, S.W., Peterson, J.T., Freeman, M.C., Kwak, T.J., Irwin, E., 2010. Modeling the
620 relations between flow regime components, species traits, and spawning success of fishes
621 in warmwater streams. Environ. Manage. 46, 181-194.

Del Grosso, V.A., Mader, C.W., 1972. Speed of sound in pure water. J. Acoust. Soc. Am. 52, 1442-1446.

Ehrenberg, J.E., Steig, T.W., 2002. A method for estimating the "position accuracy" of acoustic fish tags. ICES J. Mar. Sci. 59, 140-149.

Ehrenberg, J.E., Steig, T.W., 2003. Improved techniques for studying the temporal and spatial behavior of fish in a fixed location. ICES J. Mar. Sci. 60, 700-706.

Espinoza, M., Farrugia, T.J., Webber, D.M., Smith, F., Lowe, C.G., 2011. Testing a new acoustic telemetry technique to quantify long-term, fine-scale movements of aquatic animals. Fish. Res. 108, 364-371.

Fritsch, F.N., Carlson, R.E., 1980. Monotone piecewise cubic interpolation. SIAM J. Numer. Anal. 17, 238-246.

Geeraerts, C., Ovidio, M., Verbiest, H., Buysse, D., Coeck, J., Belpaire, C., Philippart, J.C., 2007. Mobility of individual roach *Rutilus rutilus* (L.) in three weir-fragmented Belgian rivers. Hydrobiologia 582, 143-153.

Heupel, M.R., Semmens, J.M., Hobday, A.J., 2006. Automated acoustic tracking of aquatic animals: scales, design and deployment of listening station arrays. Mar. Freshwater Res. 57, 1-13.

647 Juell, J.E., Westerberg, H., 1993. An ultrasonic telemetric system for automatic positioning of
648 individual fish used to track Atlantic salmon (*Salmo salar L.*) in a sea cage. Aquacult.
649 Eng. 12, 1-18.
650
651 Kell, L.T., Russell, I.C., Challis, M.J., 1994. Development of a high resolution tracking
652 system for monitoring the movement of migratory fish past obstructions. Proc. of the IFM
653 25th annual study course, 269-288.
654
655 Lucas, M.C., Batley, E., 1996. Seasonal movements and behaviour of adult barbel *Barbus*
656 *barbus*, a riverine cyprinid fish: implications for river management. J. Appl. Ecol. 33,
657 1345-1358.
658
659 Lukšiené, D., Sandström, O., Lounasheimo, L., Andersson, J., 2000. The effects of thermal
660 effluent exposure on the gametogenesis of female fish. J. Fish Biol. 56, 37-50.
661
662 Lyons, J., Lucas, M.C., 2002. The combined use of acoustic tracking and echosounding to
663 investigate the movement and distribution of common bream (*Abramis brama*) in the
664 River Trent, England. Hydrobiologia 483, 265-273.
665
666 Melnychuk, M.C., Christensen, V., 2009. Methods for estimating detection efficiency and
667 tracking acoustic tags with mobile transect surveys. J. Fish Biol. 75, 1773-1794.
668
669 Meyer, L., Hinrichs, D., 2000. Microhabitat preferences and movements of the weatherfish,
670 *Misgurnus fossilis*, in a drainage channel. Environ. Biol. Fish. 58, 297-306.
671

672 Minns, C.K., Kelso, J.R.M., Randall, R.G., 1996. Detecting the response of fish to habitat
673 alterations in freshwater ecosystems. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53, 403-414.
674
675 Niezgoda, G.H., Benfield, M., Sisak, M., Anson, P., 2002. Tracking acoustic transmitters by
676 code division multiple access (CDMA)-based telemetry. Hydrobiologia 483, 275-286.
677
678 O'dor, R.K., Andrade, Y., Webber, D.M., Sauer, W.H.H., Roberts, M.J., Smale, M.J., Voegeli,
679 F.M., 1998. Applications and performance of Radio-Acoustic Positioning and Telemetry
680 (RAPT) systems. Hydrobiologia 372, 1-8.
681
682 Olden, J.D., Naiman, R.J., 2010. Incorporating thermal regimes into environmental flows
683 assessments: modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity.
684 Freshwater Biol. 55, 86-107.
685
686 Olivier, J.M., Carrel, G., Lamouroux, N., Dole-Olivier, M.J., Malard, F., Bravard, J.P.,
687 Amoros, C., 2009. The Rhône River Basin. In: Tockner, K., Robinson, C.T., Uehlinger, U.
688 (Eds.), Rivers of Europe. Academic Press, London, pp. 247-295
689
690 Ovidio, M., Baras, E., Goffaux, D., Birtles, C., Philippart, J.C., 1998. Environmental
691 unpredictability rules the autumn migration of brown trout (*Salmo trutta L.*) in the Belgian
692 Ardennes. Hydrobiologia 372, 263-274.
693
694 Ovidio, M., Capra, H., Philippart, J.C., 2007. Field protocol for assessing small obstacles to
695 migration of brown trout *Salmo trutta*, and European grayling *Thymallus thymallus*: a

696 contribution to the management of free movement in rivers. Fisheries Manag. Ecol. 14,
697 41-50.
698
699 Ovidio, M., Capra, H., Philippart, J.C., 2008. Regulated discharge produces substantial
700 demographic changes on four typical fish species of a small salmonid stream.
701 Hydrobiologia 609, 59-70.
702
703 Ovidio, M., Philippart, J.C., 2008. Movement patterns and spawning activity of individual
704 nase *Chondrostoma nasus* (L.) in flow-regulated and weir-fragmented rivers. J. Appl.
705 Ichthyol. 24, 256-262.
706
707 Pella, H., Capra, H., Foulard, S., 2007. Développement d'un MNT du haut Rhône à partir de
708 relevés bathymétriques réalisés avec un sondeur multi-faisceaux. Revue française de
709 photogrammétrie et de télédétection 186, 81-86.
710
711 Poff, N.L., Zimmerman, J.K.H., 2010. Ecological responses to altered flow regimes: a
712 literature review to inform the science and management of environmental flows.
713 Freshwater Biol. 55, 194-205.
714
715 R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing.
716 R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
717
718 Roger, M.C., Capra, C., Roger, P., Le Goff, G., 2010. Hydrobiological monitoring of the
719 Bugey site in 2009. Electricity of France - Cemagref Rep. 69 p.
720

721 Semmens, B.X., 2008. Acoustically derived fine-scale behaviors of juvenile Chinook salmon
722 (*Oncorhynchus tshawytscha*) associated with intertidal benthic habitats in an estuary. Can.
723 J. Fish. Aquat. Sci. 65, 2053-2062.
724
725 Simpfendorfer, C.A., Heupel, M.R., Hueter, R.E., 2002. Estimation of short-term centers of
726 activity from an array of omnidirectional hydrophones and its use in studying animal
727 movements. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59, 23-32.
728
729 Smith, G.W., Urquhart, G.G., Maclennan, D.N., Sarno, B., 1998. A comparison of theoretical
730 estimates of the errors associated with ultrasonic tracking using a fixed hydrophone array
731 and field measurements. Hydrobiologia 372, 9-17.
732
733 Takac, F., Walford, J., 2006. Leica system 1200 - High performance GNSS technology for
734 RTK applications. Proc. Conf. of Institute of Navigation GNSS - 19th International
735 Technical Meeting of the Satellite Division, 26-29 September 2006, Fort Worth, TX: p.
736 217-225.
737
738 Trevorrow, M.V., 1998. Boundary scattering limitations to fish detection in shallow waters.
739 Fish. Res. 35, 127-135.
740
741 Vehanen, T., Bjerke, P.L., Heggenes, J., Huusko, A., Maki-Petays, A., 2000. Effect of
742 fluctuating flow and temperature on cover type selection and behaviour by juvenile brown
743 trout in artificial flumes. J. Fish Biol. 56, 923-937.
744

745 Voegeli, F.A., Pincock, D.G., 1996. Overview of underwater acoustics as it applies to
746 telemetry. In: Baras, E. and Philippart, J.C. (Eds.), Proceedings of the First Conference
747 and Workshop on Fish Telemetry in Europe (no. 4-4-0095). Belgium: University of Liège,
748 pp. 23-30.
749
750 Wahlberg, M., Mohl, B., Madsen, P.T., 2001. Estimating source position accuracy of a large-
751 aperture hydrophone array for bioacoustics. J. Acoust. Soc. Am. 109, 397-406.
752
753 Zamora, L., Moreno-Amich, R., 2002. Quantifying the activity and movement of perch in a
754 temperate lake by integrating acoustic telemetry and a geographic information system.
755 Hydrobiologia 483, 209-218.
756
757
758
759
760
761
762
763
764
765
766
767
768
769

Figure Captions

Fig. 1. Location of the Bugey site on the Rhône River in France. Hydrophone positions and survey points.

Fig. 2. Concrete block of 300 kg and its hydrophone.

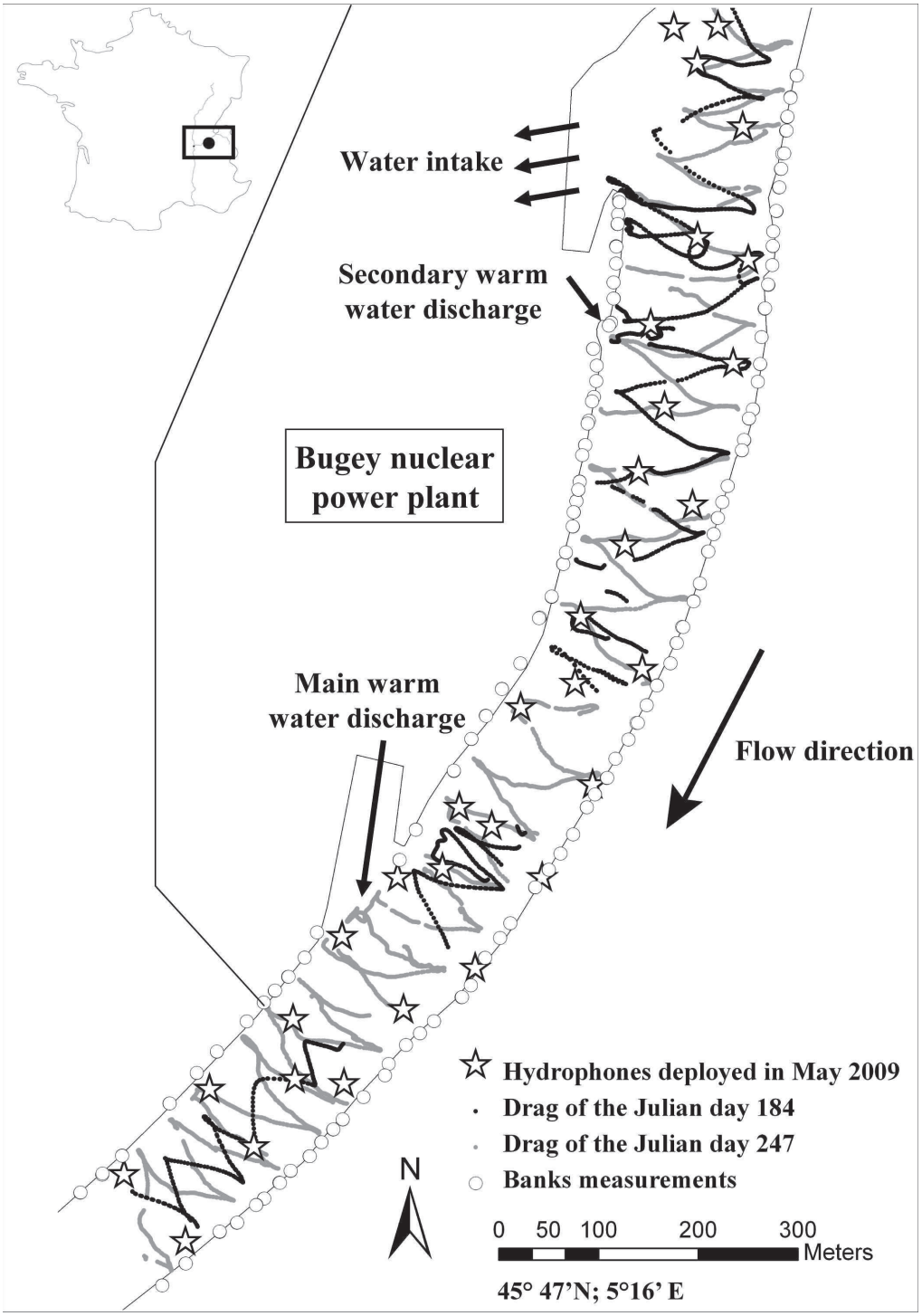
Fig. 3. Probability of detection of drags data as a function of six environmental variables, for the eight combinations of user-defined variables. We fixed the limits of environmental categories so that their sizes were balanced for all combinations, taking into account that some discrete values had a high frequency. The average class size across combinations and classes was 2429 (standard deviation = 1051). Note that the x-axis was log-transformed for the P-RR variable.

Fig. 4. Probability of detection of banks data as a function of six environmental variables, for the eight combinations of user-defined variables. We fixed the limits of environmental categories so that their sizes were balanced for all combinations, taking into account that some discrete values had a high frequency. The average class size across combinations and classes was 228 (standard deviation = 16). Note that the x-axis was log-transformed for the P-RR variable.

Fig. 5. Map of detection probability for the combination C6 associated with minimum positioning errors (A), and map of depth-averaged velocity for a discharge rate of 500 $m^3.s^{-1}$ (B). For readability, detection probabilities were averaged by regular categories of water depth (<1m; 1-2m; 2-3m; 3-4m; >4m) and by regular longitudinal sub-reaches (50 m long).

795 Values of velocity were averaged by cells of the hydraulic model. Triangles, squares and
796 circles correspond to hydrophones positions identified in the matrix M2.
797
798 **Fig. 6.** Positioning error of drags data as a function of six environmental variables and four
799 indicators of reception quality, for the eight combinations of user-defined variables. We fixed
800 the limits of environmental categories so that their sizes were balanced for all combinations,
801 taking into account that some discrete values had a high occurrence. The average class size
802 across combinations and classes was 985 (standard deviation = 504). Note that the x-axis was
803 log-transformed for the P-RR variable.
804
805 **Fig. 7.** Positioning error of banks data as a function of six environmental variables and four
806 indicators of reception quality for the eight combinations of user-defined variables. We fixed
807 the limits of environmental categories so that their sizes were balanced for all combinations,
808 taking into account that some discrete values had a high frequency. The average class size
809 across combinations and classes was 28 (standard deviation = 5). Note that the x-axis was log-
810 transformed for the P-RR variable and that outliers (positioning error> 30 m) were indicated
811 using arrows in each panel.
812
813 **Fig. 8.** Maps of positioning error for the combination C6. For readability, positioning errors
814 were averaged by regular categories of water depth (<1m; 1-2m; 2-3m; 3-4m; >4m) and by
815 regular longitudinal sub-reaches (50 m long). Triangles, squares and circles correspond to
816 hydrophones positions identified in the matrix M2.
817
818
819

820 **Fig. 1**
821



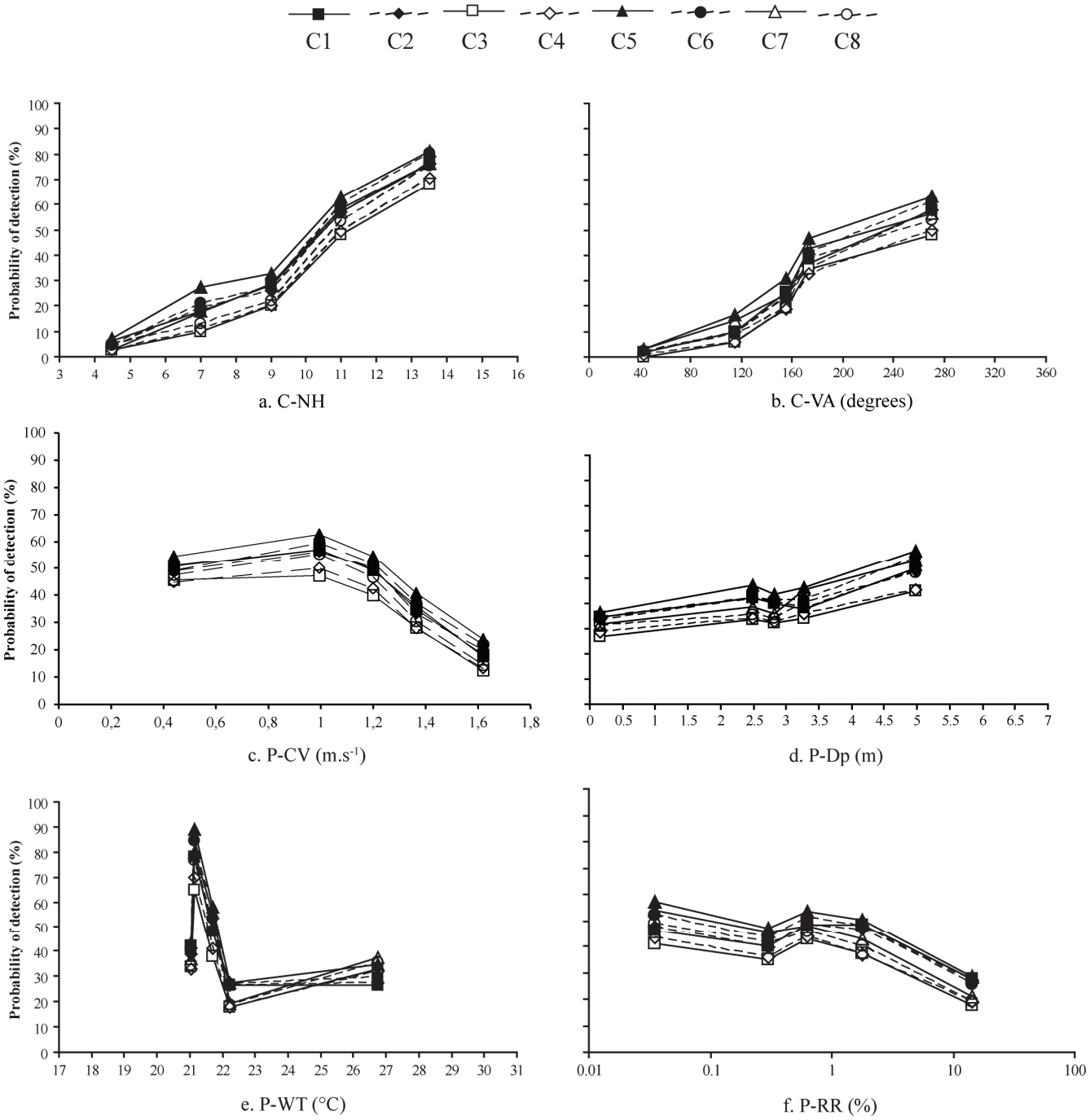
822
823
824

825 **Fig. 2**
826

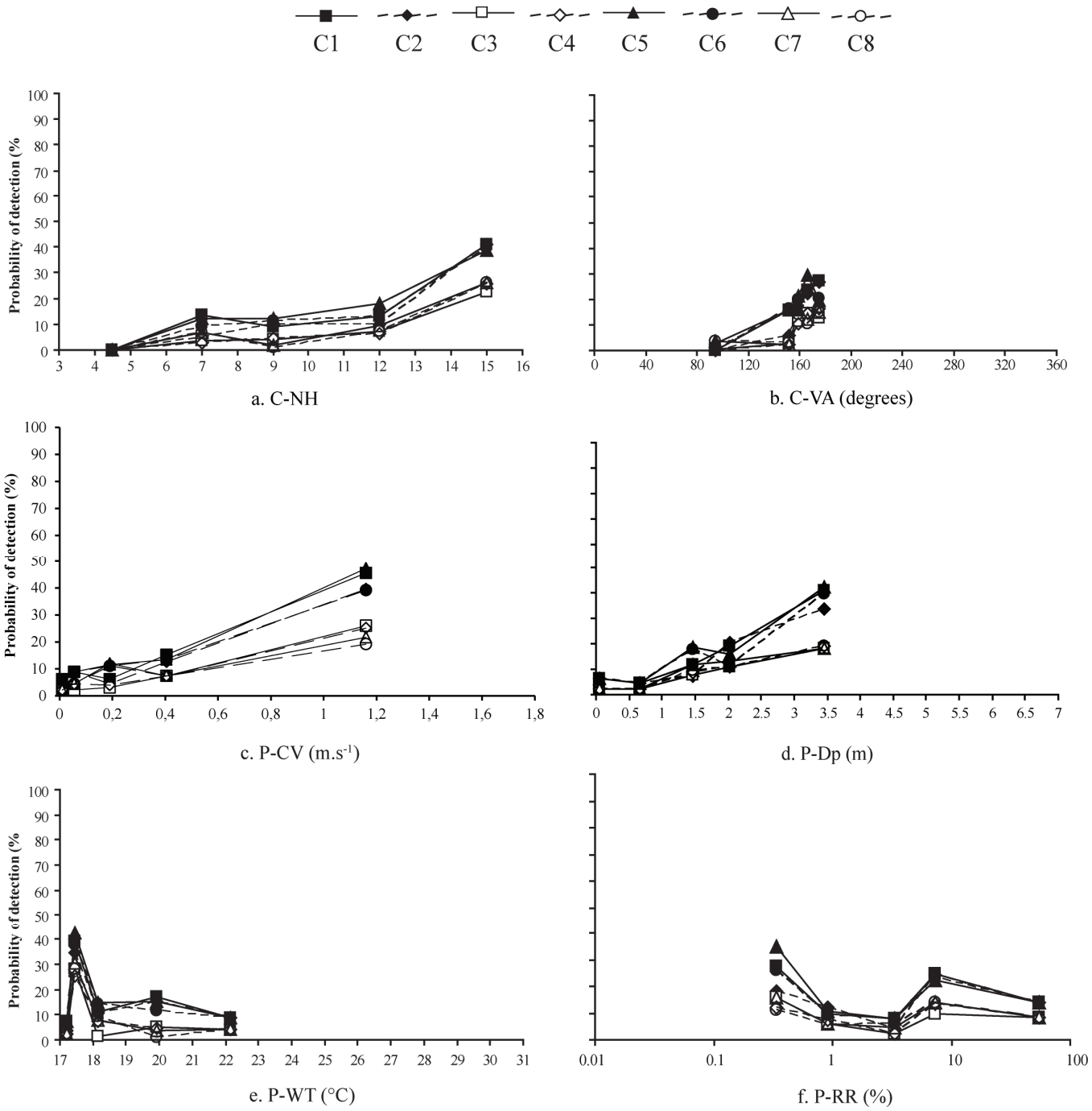


827
828
829

Fig. 3


C1
C2
C3
C4
C5
C6
C7
C8
Probability of detection (%)
a. C-NH
b. C-VA (degrees)
c. P-CV (m.s-1)
d. P-Dp (m)
e. P-WT (°C)
f. P-RR (%)

835 **Fig. 4**
836



837
838
839

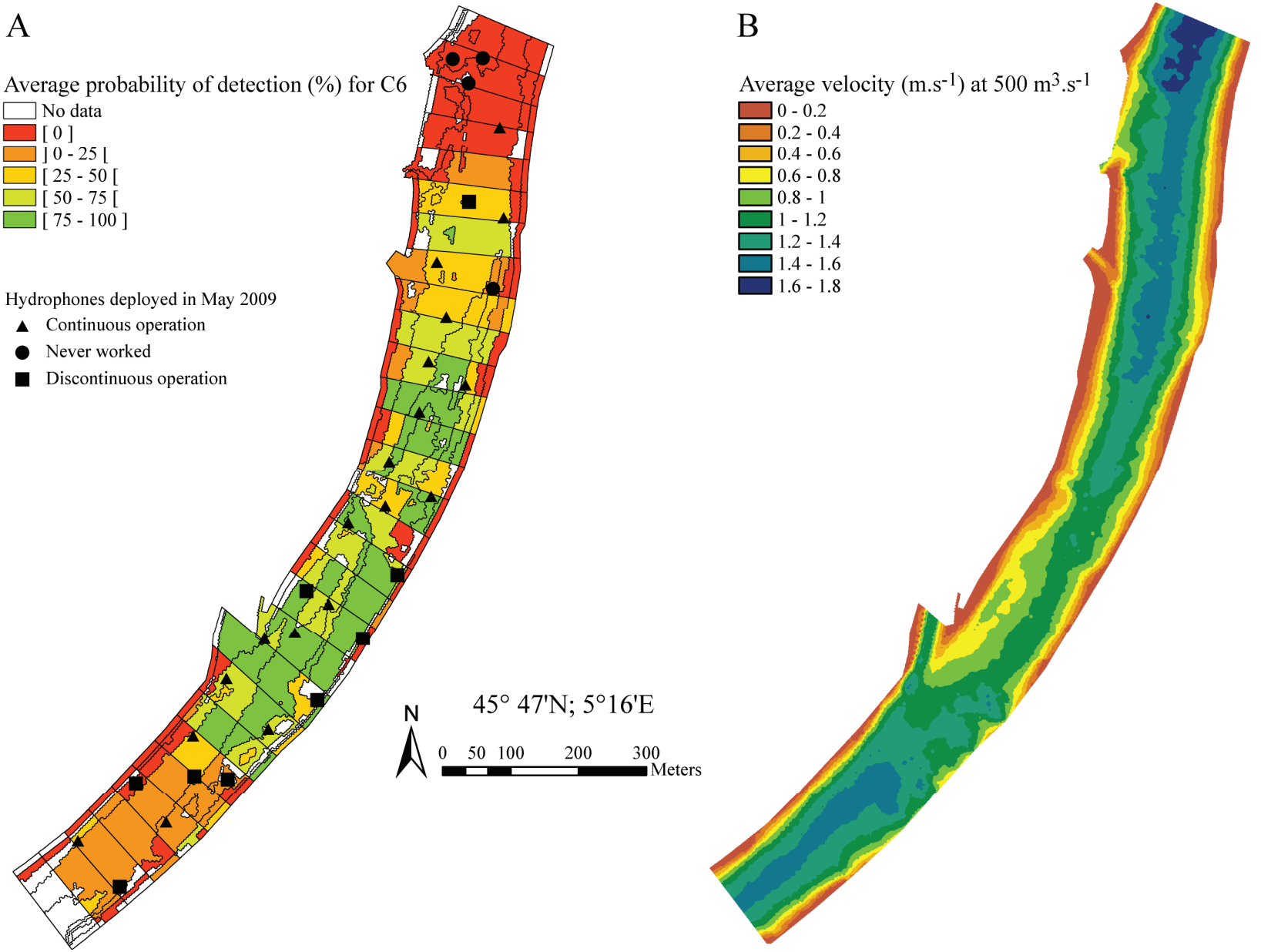
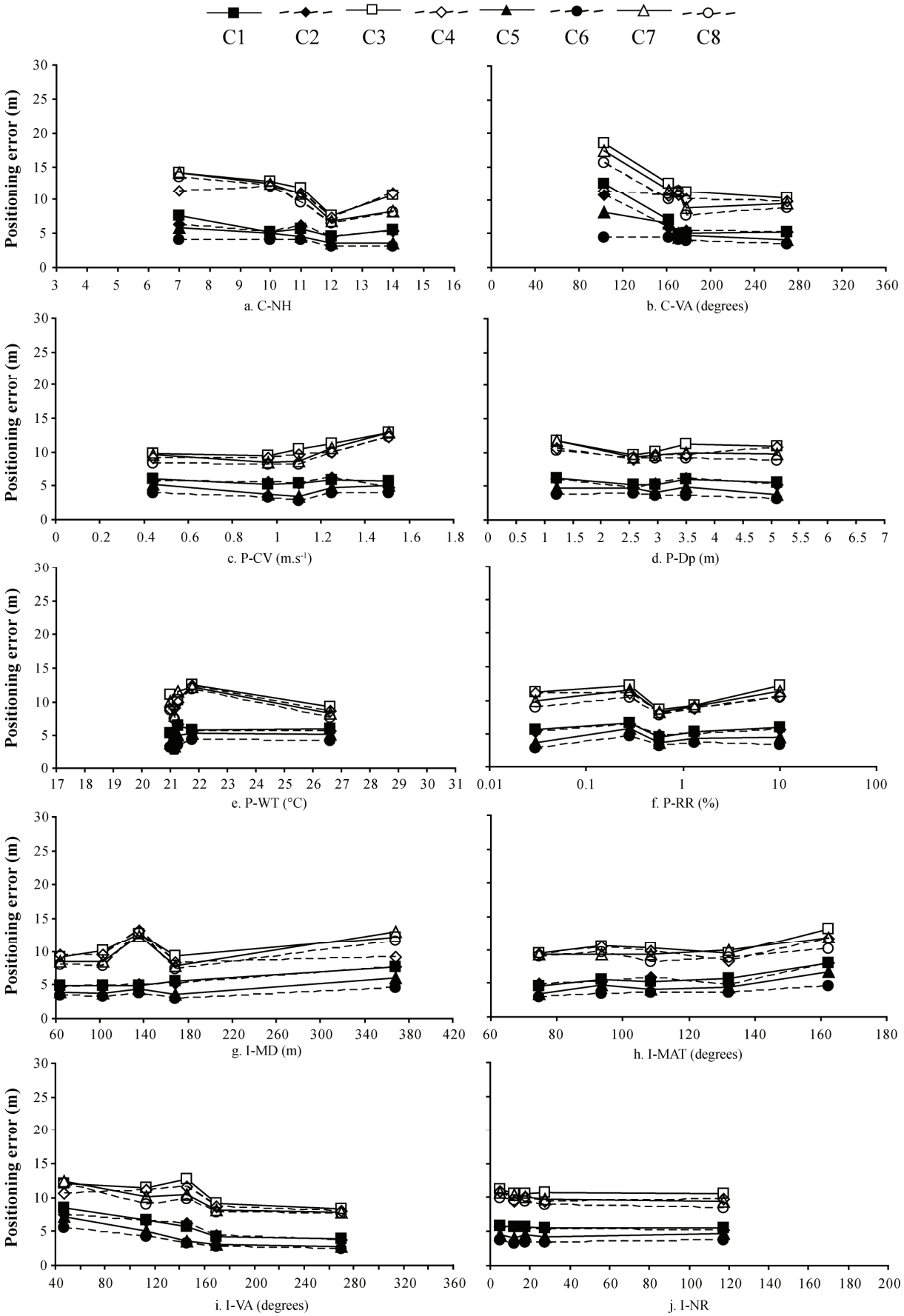

A
Average probability of detection (%) for C6
No data
[0]
] 0 - 25 [
[25 - 50 [
[50 - 75 [
[75 - 100]
Hydrophones deployed in May 2009
Continuous operation
Never worked
Discontinuous operation
N
45° 47'N; 5°16'E
0 50 100 200 300
Meters
B
Average velocity (m.s-1) at 500 m3.s-1
0 - 0.2
0.2 - 0.4
0.4 - 0.6
0.6 - 0.8
0.8 - 1
1 - 1.2
1.2 - 1.4
1.4 - 1.6
1.6 - 1.8

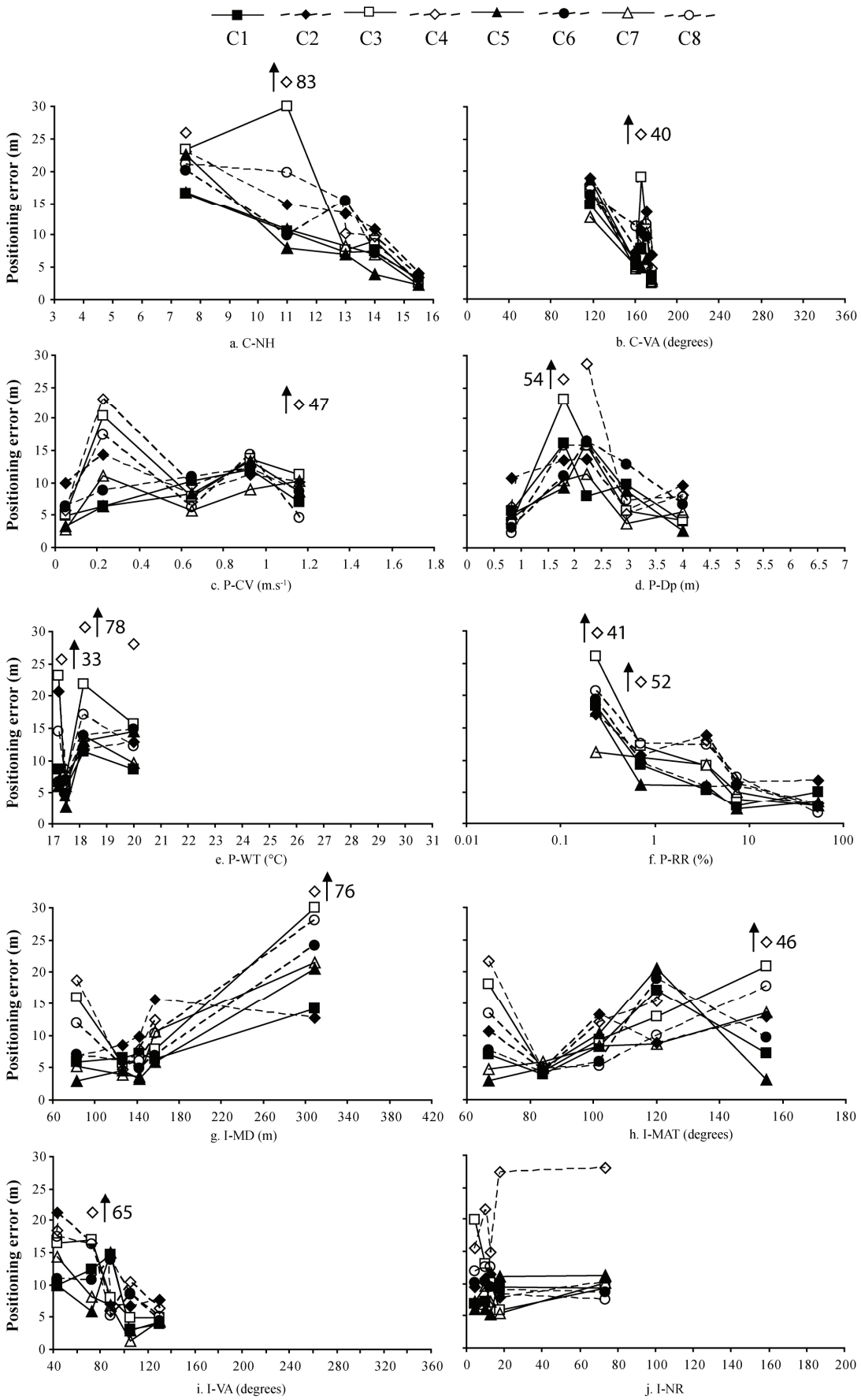
Fig. 5

845 **Fig. 6**
846



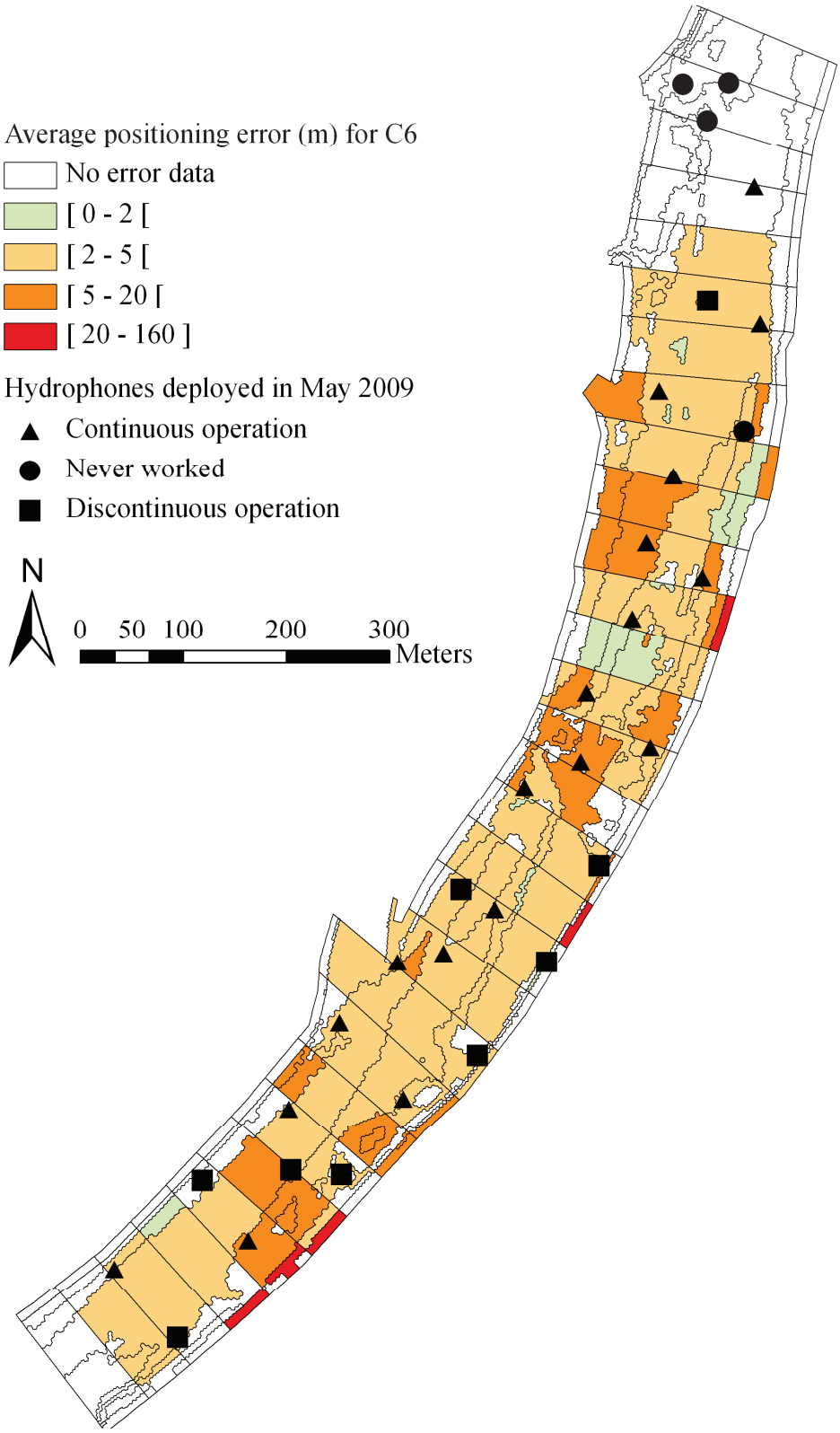
847

848 **Fig. 7**
849



850

851 **Fig. 8**
852



853
854
855

856 **Table 1**

857 Characteristics of drags and banks data. Water temperatures are daily averages measured at
858 fixed points situated upstream from the site and at power plant warm discharges.

859

Data set characteristics	Drags data		Banks data	
	July 3rd	September 4th	June 24th	June 25th
Recording time (min)	101.0	132.0	26.0	33.5
Daily discharge ($m.s^{-1}$)	546.0	525.0	519.0	522.0
Water temperature (°C)				
Cold zone	22.1	21.1	17.3	18.4
Main power plant discharge	29.1	23.3	24.8	26.1
Secondary power plant discharge	31.5	30.1	26.0	27.4

860
861

862 **Table 2**

Characteristics of the eight combinations defined for the treatment of drags and banks data: associated user-defined variables and statistics of probability of detection and positioning error. The mean positioning errors are given with their standard errors.

Combination characteristics	Methods	Combinations							
		C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8
User-defined variables									
SpS (°C)		20	30	20	30	20	30	20	30
M		M1	M1	M1	M1	M2	M2	M2	M2
PT		HTI	HTI	JB	JB	HTI	HTI	JB	JB
Accuracy statistics									
Probability of detection (%)	Drag	41.9	41.6	34.6	35.5	47.2	43.9	42.1	38.9
	Bank	16.7	14.6	8.3	8.8	17.7	16.0	9.6	8.9
Mean positioning error (m)	Drag	5.7 ± 0.05	5.5 ± 0.08	10.7 ± 0.16	9.9 ± 0.16	4.5 ± 0.06	3.6 ± 0.05	10.1 ± 0.14	9.3 ± 0.14
	Bank	8.3 ± 0.62	10.7 ± 0.59	11.5 ± 1.24	22.3 ± 3.68	8.2 ± 0.70	9.5 ± 0.79	7.7 ± 0.80	10.5 ± 1.09

863

Table 3

Environmental variables: notations and definitions.

Environmental Variable	Symbol	Unit	Description
Configuration variables			
Viewing angle	C-VA	degrees	The angle needed, from the tag position, to view the polygon formed by the surrounding hydrophones
Density of hydrophones	C-NH		Number of hydrophones situated within a radius of 300 m around the tag location
Physical characteristics			
Current velocity	P-CV	$m.s^{-1}$	Depth-averaged velocity at tag position
Relative roughness	P-RR	%	Substrate size divided by depth at tag position
Depth	P-Dp	m	Water depth at tag position
Water temperature	P-WT	°C	Water temperature at tag position
Indicators of reception conditions			
Maximal distance	I-MD	m	Maximal distance between the tag location and the hydrophones of the listening trio
Maximal angle of the triangle	I-MAT	degrees	Maximal angle of the triangle formed by the listening trio
Viewing angle	I-VA	degrees	The angle needed, from the tag position, to view the triangle formed by listening trio
Noise ratio	I-NR		Ratio of the highest amplitude of the received signal a hydrophone, by the average noise level recorded over 1 second prior to the signal reception

Probability of detection and positioning error of a hydro acoustic telemetry system in a fast-flowing river: intrinsic and environmental determinants

Julien Bergé, Hervé Capra, Hervé Pella, Tracey Steig, Michaël Ovidio, Elise Bultel, Nicolas Lamouroux.

Supplementary file S1

Description of the 19 Post-Treatment parameters (PT) used for the acoustic tag positioning. We indicated the usual range of each parameter in practical applications, as well as values corresponding to novice (PT-JB) and expert (PT-HTI) settings. Results of the sensitivity analysis report how the probability of detection and the positioning error varied when the value of each parameter was modified in turn, starting from the PT-HTI setting. ΔHTI-JB is the average difference between the probability of detection (%) or positioning error (m) when the PT-HTI setting is used compared with the PT-JB setting; it has a positive value when the PT-HTI setting provides a higher probability of detection, and a negative value when the PT-HTI setting provides a lower positioning error. Δmax is the maximum absolute difference observed among all pairs of values tested and represents the general sensitivity of the results to the parameter.

Software	Parameter group	ID	Unit	Parameter name	Parameter effect	Usual range				Sensitivity analysis							
										Drag				Bank			
										Detection (%)		Error (m)		Detection (%)		Error (m)	
						Min	Max	PT-JB	PT-HTI	Δ HTI- JB	Δ max	Δ HTI- JB	Δ max	Δ HTI- JB	Δ max	Δ HTI- JB	Δ max
MarkTags	Tag Detection	1	-	Minimum Tracked Echoes per Hydrophone	Minimum number of echoes that must be auto-tracked within each hydrophone data set.	0	10	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Data Selection	2	ms	Search Window around Tag Period	Time window (+/-) around the expected period in which an echo will be accepted as a tag pulse.	1/1	3/3	1.25/ 1.25	1/2	1	4	0	0	0	0	0	1
	Subcode Verification	3	ms	Search Window around Subcode	Time window (+-) around the expected subcode spacing used to verify an acceptable echo code and subcode.	1	5	1	5	-1	2	0	0	0	0	0	0
	Subcode Echo Selection	4	bins	Total Bins To Exceed	Number of bins around the theoretical subcode over which is an acceptable echo.	1	5	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0
	Echo Tracking	5	-	Minimum Acceptable Echoes	The minimum number of echoes acceptable for a series of echoes from one hydrophone.	1	10	8	4	7	17	0	1	5	9	-3	4
		6	-	Maximum Acceptable Echo Gap	The maximum number of echo gap acceptable between a series of echoes from one hydrophone.	1	10	8	8	0	27	0	1	0	6	0	1
		7	$m.s^{-1}$	Maximum between echo Swim Speed	The distance over time that cannot be exceeded between echoes.	0	5	4	0.6	-4	5	0	0	1	1	0	0

Table S1 (continued)

Software	Parameter group	ID	Unit	Parameter name	Parameter effect	Usual range				Sensitivity analysis							
										Drag				Bank			
										Detection (%)		Error (m)		Detection (%)		Error (m)	
						Min	Max	PT-JB	PT-HTI	Δ HTI- JB	Δ max	Δ HTI- JB	Δ max	Δ HTI- JB	Δ max	Δ HTI- JB	Δ max
Acoustictags	Echo Tracking	8	-	Minimum Acceptable Echoes.	The minimum number of echoes acceptable for a series of tracked echoes from one hydrophone.	0	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		9	s	Maximum Acceptable Echo Gap	The maximum time gap acceptable between a series of tracked echoes from one hydrophone.	1	60	45	50	0	17	0	0	0	2	0	0
		10	$m.s^{-1}$	Maximum distance between echo Swim Speed	The distance over time that cannot be exceeded between two echoes.	0	10	5	10	0	44	0	0	0	14	0	2
		11	-	Time Constant	The number of echoes over which a time smoothing is used. A constant filter is used which weights the nearer returns more than distant returns.	1	5	4	3	0	1	0	0	-1	1	0	0
	Subcode Verification	12	ms	Search Window around Subcode	Time window (+-) around the expected subcode spacing used to verify an acceptable echo code and subcode.	1	5	2	3	1	7	0	0	0	0	0	1

Table S1 (continued)

Software	Parameter group	ID	Unit	Parameter name	Parameter effect	Usual range				Sensitivity analysis							
										Drag				Bank			
										Detection (%)		Error (m)		Detection (%)		Error (m)	
						Min	Max	PT-JB	PT-HTI	Δ HTI- JB	Δ max	Δ HTI- JB	Δ max	Δ HTI- JB	Δ max	Δ HTI- JB	Δ max
Acoustictags	Choosing Hydrophones	13	-	Geometry Type	Ignore: uses any hydrophone combination without regard to hydrophone location geometry. Require: only uses hydrophone combinations with user input minimum planar separation.	Ignore	Require	Ignore	Require	-3	3	-1	1	0	0	0	0
	Echo Interpolation	14	s	Maximum Gap	The maximum time between position echoes over which interpolation will occur.	0	12	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		15	m	Position Change	The maximum distance between consecutive position echoes over which interpolation will occur.	0	6	5.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		16	-	Time Constant	The number of echoes used in smoothing the tag position tracks.	0	10	5	0	0	0	-4	10	0	0	-1	3
	Solutions Options	17	-	Transit (Normal or Advanced)	Normal transit does not attempt to use results when multiple valid solutions are calculated. This often occurs when the position is outside the array of hydrophones.	Normal	Advanced	Normal	Normal	0	7	0	0	0	5	0	3

Table S1 (continued)

Software	Parameter group	ID	Unit	Parameter name	Parameter effect	Usual range				Sensitivity analysis							
										Drag				Bank			
										Detection (%)		Error (m)		Detection (%)		Error (m)	
						Min	Max	PT-JB	PT-HTI	Δ HTI- JB	Δ max	Δ HTI- JB	Δ max	Δ HTI- JB	Δ max	Δ HTI- JB	Δ max
Acoustictags	Solutions Options	18	ms	Transmit Window	The acceptable time window (+-) around the calculated transmit time from one position to the next.	0	10	5	6	1	7	0	5	1	8	1	10
		19	-	Number Solutions	The number of hydrophone combinations used to calculate 3D positions. The 3D position reported is the one closest to the cluster center.	0	100	100	100	0	1	0	0	0	0	0	3

Probability of detection and positioning error of a hydro acoustic telemetry system in a fast-flowing river: intrinsic and environmental determinants

Julien Bergé, Hervé Capra, Hervé Pella, Tracey Steig, Michaël Ovidio, Elise Bultel, Nicolas Lamouroux.

Supplementary file S2

Figures S2.1 to S2.4 are pair-wise scatter plots showing the inter-correlation between pairs of environmental variables potentially explaining the detection probability and the positioning error of the telemetry system. Each figure concerns the probability of detection or the error, and is based on the drags or the banks data set. Each figure shows the frequency distribution of the environmental variables (diagonal), paired scatter plots (below the diagonal) and corresponding Spearman ρ values (above the diagonal). All Figures correspond to the results obtained for the user-defined parameters of the combination C6, see Table 2 in the full paper. Codes of the environmental variables are defined in Table 3 in the full paper.

Figure S2.1: Scatter plots corresponding to the environmental variables used to explain the probability of detection of drags data (Figure 3 in the full paper).

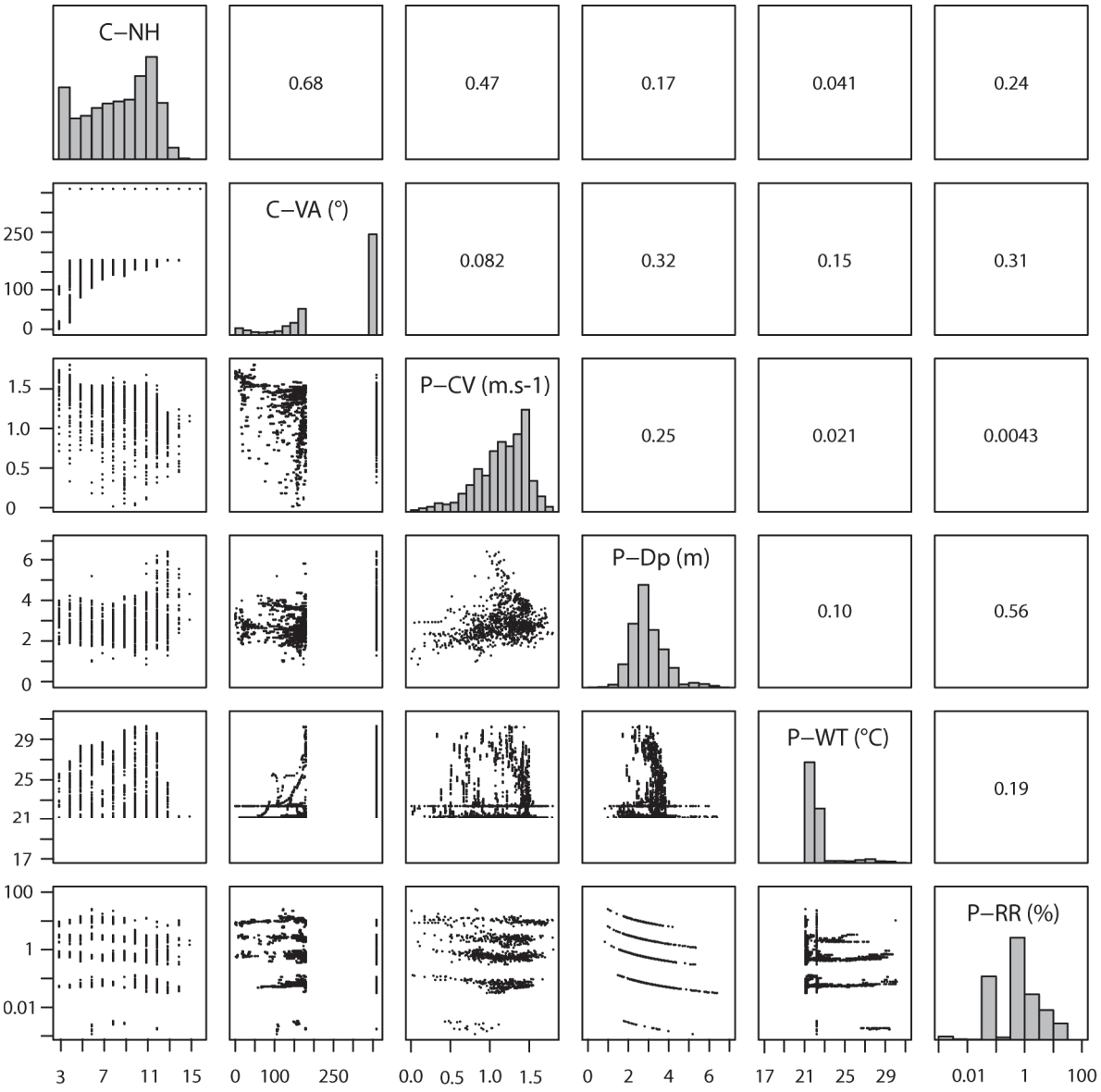


Figure S2.2: Scatter plots corresponding to the environmental variables used to explain the probability of detection of banks data (Figure 4 in the full paper).

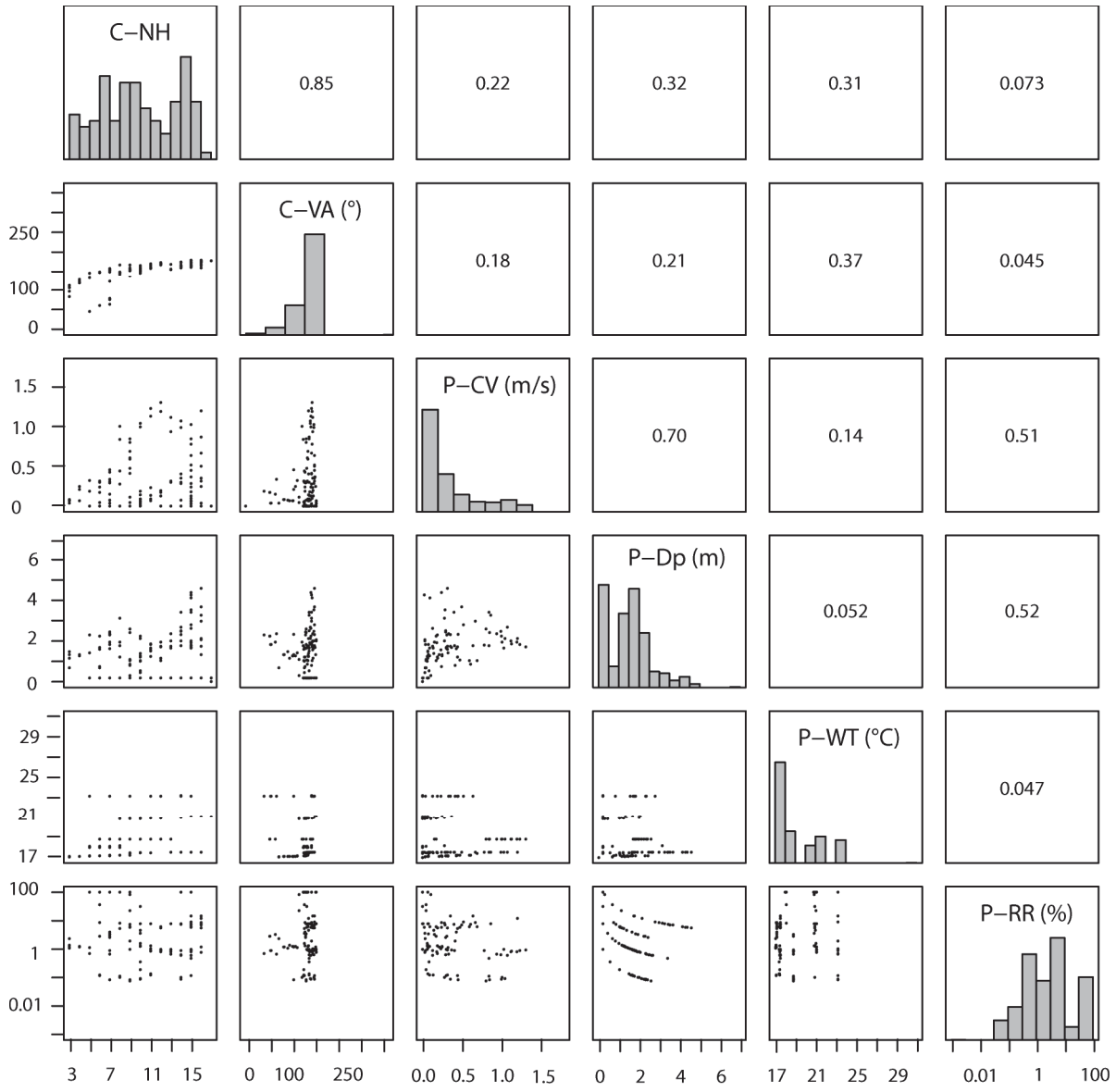


Figure S2.3: Scatter plots corresponding to the environmental variables used to explain the positioning error of drags data (Figure 6 in the full paper).

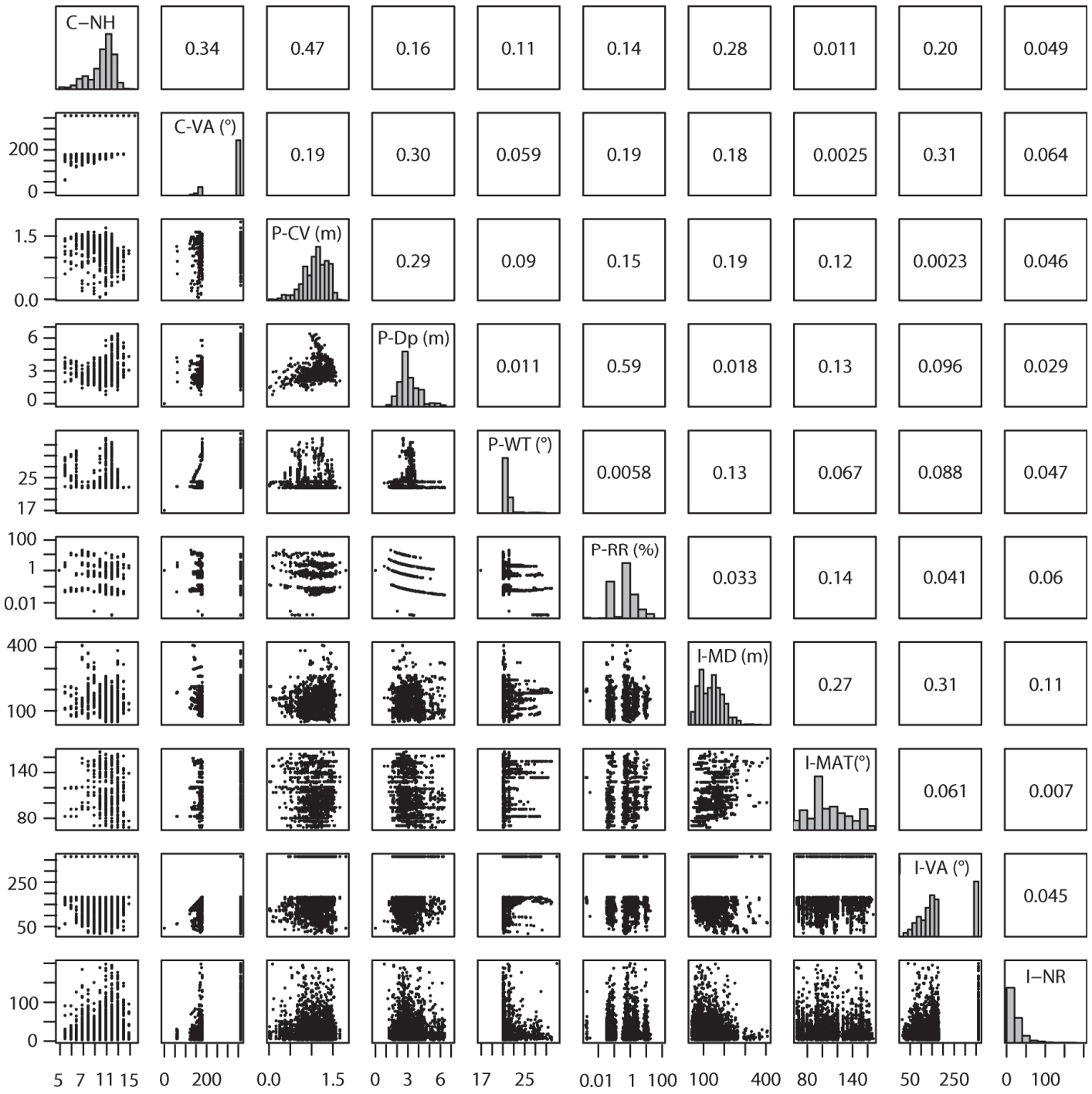
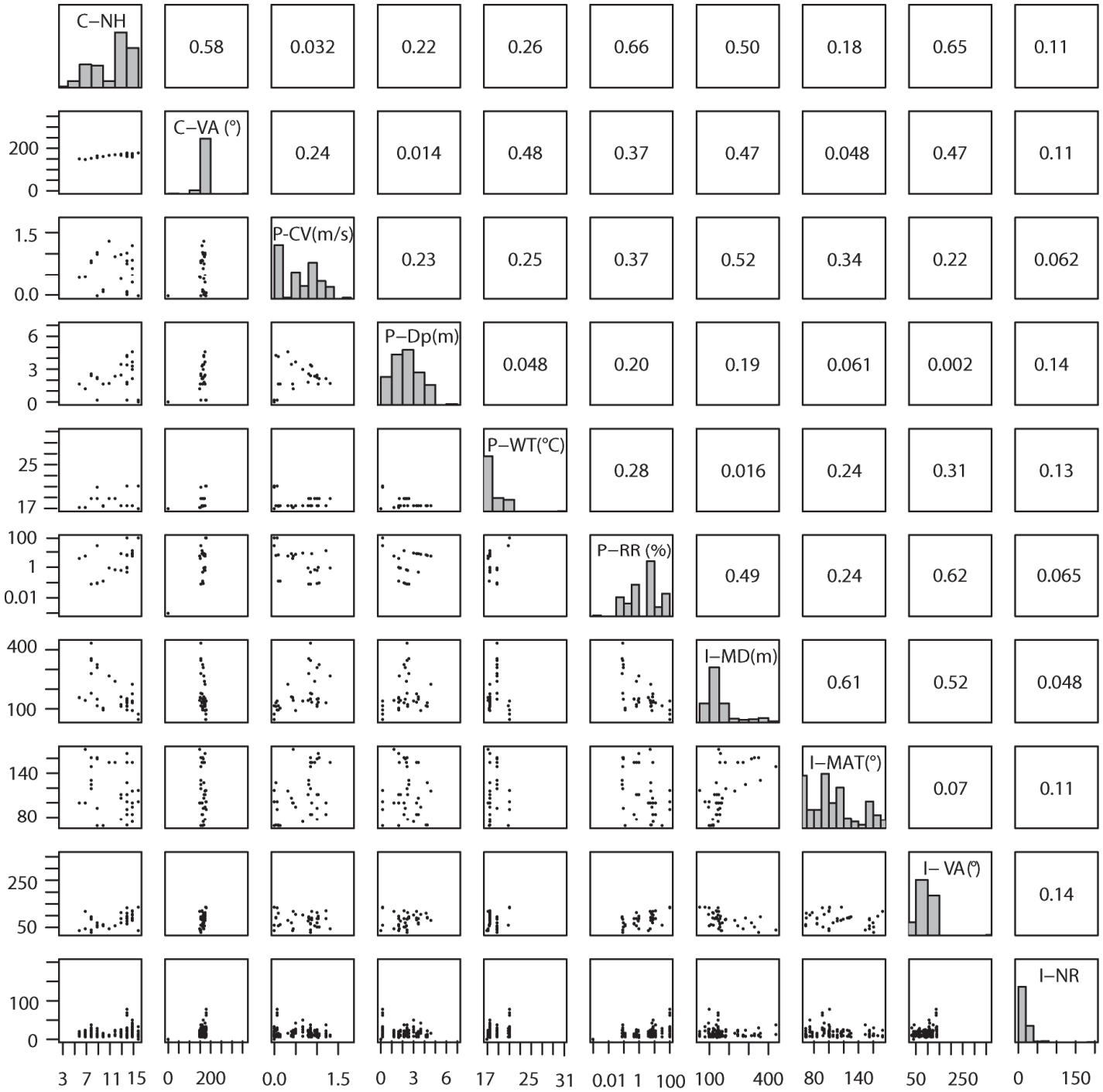


Figure S2.4: Scatter plots corresponding to the environmental variables used to explain the positioning error of banks data (Figure 7 in the full paper).



Probability of detection and positioning error of a hydro acoustic telemetry system in a fast-flowing river: intrinsic and environmental determinants

Julien Bergé, Hervé Capra, Hervé Pella, Tracey Steig, Michaël Ovidio, Elise Bultel, Nicolas Lamouroux.

Supplementary file S3

Characteristics of the eight combinations of user-defined variables used to analyze drags and banks data: associated user-defined variables and average environmental characteristics of detected points (± standard errors). Codes of user-defined variables and environmental variables are from Table 3 in the full paper.

Combination characteristics	Combinations							
	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8
User-defined variables								
SpS (°C)	20	30	20	30	20	30	20	30
M	M1	M1	M1	M1	M2	M2	M2	M2

PT	HTI	HTI	JB	JB	HTI	HTI	JB	JB
Environmental variables-drags data								
C-NH	11.0 ± 0.03	10.9 ± 0.03	11.1 ± 0.03	11.1 ± 0.03	10.7 ± 0.03	10.9 ± 0.03	10.8 ± 0.03	11.0 ± 0.03
C-VA (°)	324.5 ± 1.08	325.9 ± 1.06	326.4 ± 1.14	327.7 ± 1.11	316.9 ± 1.03	324.5 ± 1.05	318.1 ± 1.15	323.2 ± 1.13
P-CV ($m.s^{-1}$)	1.1 ± 0.01	1.1 ± 0.01	1.1 ± 0.01	1.1 ± 0.01	1.1 ± 0.01	1.1 ± 0.01	1.1 ± 0.01	1.1 ± 0.01
P-WT (°C)	21.6 ± 0.01	21.7 ± 0.02	21.8 ± 0.02	21.8 ± 0.02	21.7 ± 0.02	21.7 ± 0.02	21.8 ± 0.02	21.8 ± 0.02
P-RR (%)	1.7 ± 0.04	1.7 ± 0.04	1.5 ± 0.04	1.5 ± 0.04	1.6 ± 0.04	1.6 ± 0.04	1.4 ± 0.04	1.4 ± 0.04
P-Dp (m)	3.1 ± 0.01	3.1 ± 0.01	3.1 ± 0.01	3.1 ± 0.01	3.1 ± 0.01	3.1 ± 0.01	3.1 ± 0.01	3.1 ± 0.01
I-MD (m)	143.6 ± 0.90	137.6 ± 0.77	136.1 ± 0.85	131.4 ± 0.79	153.0 ± 0.98	138.1 ± 0.76	148.5 ± 0.95	131.4 ± 0.79
I-MAT (°)	110.0 ± 0.38	108.8 ± 0.37	116.6 ± 0.49	116.3 ± 0.47	109.6 ± 0.33	109.2 ± 0.35	115.4 ± 0.42	117.7 ± 0.45
I-VA (°)	184.0 ± 1.49	188.5 ± 1.47	171.8 ± 1.58	177.5 ± 1.54	172.3 ± 1.41	184.2 ± 1.45	159.3 ± 1.42	172.0 ± 1.47
I-NR	26.0 ± 0.51	26.2 ± 0.51	28.5 ± 0.57	28.3 ± 0.57	26.6 ± 0.67	26.3 ± 0.50	27.1 ± 0.58	28.3 ± 0.65
Environmental variables-banks data								
C-NH	12.3 ± 0.22	12.8 ± 0.21	12.8 ± 0.28	13.0 ± 0.25	12.1 ± 0.21	12.3 ± 0.22	12.5 ± 0.27	12.7 ± 0.28
C-VA (°)	165.7 ± 0.68	167.7 ± 0.61	165.9 ± 0.83	167.6 ± 0.77	163.7 ± 0.61	164.4 ± 0.63	161.5 ± 1.95	159.2 ± 2.54
P-CV ($m.s^{-1}$)	0.6 ± 0.03	0.6 ± 0.03	0.7 ± 0.04	0.7 ± 0.04	0.6 ± 0.03	0.6 ± 0.03	0.5 ± 0.04	0.5 ± 0.04
P-WT (°C)	18.2 ± 0.09	18.2 ± 0.10	18.0 ± 0.11	18.1 ± 0.11	18.2 ± 0.08	18.2 ± 0.09	18.0 ± 0.11	18.0 ± 0.12
P-RR (%)	14.6 ± 2.16	16.4 ± 2.44	14.1 ± 3.06	13.9 ± 2.91	13.5 ± 2.05	15.0 ± 2.25	12.8 ± 2.66	13.9 ± 2.84

P-Dp (m)	2.3 ± 0.09	2.3 ± 0.10	2.2 ± 0.10	2.3 ± 0.12	2.2 ± 0.08	2.3 ± 0.09	2.3 ± 0.11	2.3 ± 0.12
I-MD (m)	169.0 ± 6.27	169.9 ± 6.29	159.3 ± 8.31	161.5 ± 8.19	157.9 ± 5.06	155.5 ± 5.39	144.2 ± 5.18	145.4 ± 5.70
I-MAT (°)	103.8 ± 2.13	110.4 ± 2.35	100.8 ± 2.84	111.4 ± 3.31	105.0 ± 2.22	105.3 ± 2.26	101.6 ± 2.83	106.3 ± 3.25
I-VA (°)	94.7 ± 2.25	96.8 ± 2.28	82.9 ± 2.99	92.7 ± 2.73	87.3 ± 1.98	91.1 ± 2.14	85.3 ± 2.42	87.3 ± 2.49
I-NR	15.4 ± 1.00	17.2 ± 1.38	15.9 ± 1.24	16.4 ± 1.21	14.7 ± 0.73	15.7 ± 0.84	15.9 ± 1.08	15.7 ± 1.24

P2 : Adaptations des préférences d'habitat des poissons en réponse à l'influence combinée de la photopériode, d'éclusées et d'effluents thermiques dans un grand fleuve aménagé.

Manuscrit **en préparation** par [1] Bergé Julien et réalisé en collaboration avec [1] Capra Hervé, [2] Ovidio Michaël, [1] Pella Hervé, [3] McNeil Eric & [1] Lamouroux Nicolas.

[1] Irstea, UR MALY, Laboratoire Dynam, 3 bis Quai Chauveau - CP 220, F-69336 LYON, France.

[2] Université d Liège, Unité de Biologie du Comportement - Cefra, Laboratoire de Démographie des Poissons et Hydroécologie (LDPH), 10 Chemin de la Justice, 4500 Tihange, Belgique.

[3] Hydro-Québec, 75, boul. René-Lévesque Ouest, Montréal QC Canada, H2Z 1A4.

Mots clés: barbeau, chevaine, silure, profondeur, vitesse, substrat, température, classes

Correspondant: Julien Bergé
E-mail: bergejulien319@gmail.com

Introduction

Chez les poissons, les préférences d'habitat conditionnent la sélection d'habitats optimaux qui apportent, dans un contexte environnemental donné, des conditions de vie assurant un avantage à l'individu (e.g. un refuge à la prédation) (Kramer *et al.* 1997). Cette sélection d'habitat correspond plus précisément à une utilisation non aléatoire de l'espace qui résulte d'une décision comportementale. En conséquence, les préférences d'habitat ont des effets importants sur la répartition spatiale des individus, les caractéristiques des composantes de la fitness des poissons (e.g. survie, taux d'alimentation ou croissance) (Kramer *et al.* 1997, Girard *et al.* 2004) ou encore le partitionnement des ressources au sein de la communauté (Rosenfeld et Boss 2001). La profondeur, la vitesse, le substrat ou encore la température de l'eau sont souvent utilisés pour caractériser les préférences des poissons (Neill 1979, Jowett et Richardson 1994, Lamouroux *et al.* 1999). Ces variables sont en effet très importantes dans la sélection des habitats optimaux car elles traduisent les conditions de vie locales que le poisson recherchent en fonction de ses préférences (Kramer *et al.* 1997).

Les préférences d'habitat sont variables entre les espèces (Jowett et Richardson 1995, Lamouroux *et al.* 1999, Rifflart *et al.* 2009), notamment en raison de l'existence d'exigences physiologiques spécifiques qui obligent les différentes espèces à utiliser principalement des habitats avec des caractéristiques physiques dans leurs gammes de tolérance (Rice 2005). Les préférences d'habitat sont aussi variables au sein même d'une espèce, principalement en fonction des différents stades ontogéniques et de certains facteurs environnementaux. Des préférences variables sont par exemple observées entre les barbeaux (*Barbus barbus*) 0+ et > 1+, puisque le plus jeune stade semble préférer les zones lentiques (entre 0 et 4.5 $cm.s^{-1}$), peu profondes à proximité des berges (< 45 cm), alors que les individus plus âgés préfèrent les

zones plus profondes et plus rapides (jusqu'à > 12 $cm.s^{-1}$) à proximité du chenal (Watkins *et al.* 1997). Cette espèce présente aussi une variabilité de ses préférences au sein d'une même classe d'âge puisque plusieurs auteurs rapportent une préférence de certains juvéniles (0+) pour des zones lentiques alors que d'autres individus de la même population ont préféré un environnement plutôt lotique (Copp *et al.* 1994, Baras *et al.* 1995, Watkins *et al.* 1997). Les préférences d'habitat peuvent aussi varier en fonction de facteurs environnementaux soumis à une variabilité temporelle (Vilizzi *et al.* 2004). Ainsi, en fonction de la saison ou du moment de la journée, les préférences peuvent être très contrastées. Par exemple, le sandre (*Sander lucioperca*) préfère des profondeurs plus importantes en hiver (autour d'une vingtaine de mètres), alors que les préférences enregistrées durant les trois autres saisons sont orientées vers de profondeurs beaucoup plus réduites (< 15 m, voire < 5 m au printemps) (Vehanen et Lahti 2003). De la même manière, il a été montré chez des juvéniles d'ombre commun (*Thymallus thymallus*), une préférence pour les faibles profondeurs la nuit (entre 0 et 20 cm en fonction des âges), alors que cette préférence est orientée vers des profondeurs plus importantes (entre 10 et 50 cm en fonction des âges) le jour (Sempeski et Gaudin 1995).

Les poissons sont aussi des organismes très plastiques puisqu'ils sont capables d'utiliser des zones qui n'offrent pas des conditions de vie optimales (i.e. différentes des préférences spécifiques), surtout lorsqu'ils sont exposés à des conditions environnementales contrastées. Par exemple, les poissons sont capables d'utiliser des vitesses sub-optimales par rapport à leurs préférences normales durant des périodes de débit élevé (Jowett et Richardson 1994), ou encore de faire des incursions pour un temps limité dans des zones de température supérieures à leur *preferendum* thermique final (Schreer et Cooke 2002) et même de subir (pour un temps très bref) des températures bien supérieures à ce *preferendum* (Brett 1956). Ainsi, dans les milieux très changeants (par exemple sous l'influence d'éclusées ou de la présence d'un

échauffement de l'eau), les poissons sont à même d'avoir des préférences variables dans le temps à la fois en réponse à des changements naturels de l'environnement, mais aussi à des changements amplifiés et contrastés d'origine anthropiques qui peuvent contraindre les poissons à ajuster leurs préférences. De ce fait, dans une démarche de gestion des variations environnementales en milieu très changeants, il est nécessaire (1) de comprendre si les poissons ont des préférences variables en conséquence de ces changements et (2) de quantifier cette variabilité pour caractériser le réel impact des changements environnementaux sur les poissons.

Pour quantifier la variabilité des préférences d'habitat et son importance dans la vie des poissons, il est nécessaire de mesurer simultanément et durant différentes conditions environnementales, la localisation des poissons dans le milieu et la variabilité de leur préférence d'habitat. En effet, ces deux variables sont dépendantes l'une de l'autre et chacune explique les réponses de l'autre : par exemple, une absence de variabilité des préférences d'habitat peut être expliquée par la localisation des poissons à des endroits différents qui proposent aux poissons des caractéristiques physiques adéquates. Estimer simultanément la localisation des poissons et leurs préférences d'habitat au cours du temps dans les milieux changeants nécessite des outils adaptés qui permettent le couplage de connaissances écologiques et hydrauliques précises (Fladung *et al.* 2003) qu'il est très souvent difficile (voire impossible) à obtenir en grands cours d'eau où l'échantillonnage par pêche ou encore la simple mesure de variables hydrauliques est problématique (chenal trop profond, vitesse trop importante, surface à échantillonner et mesurer). La télémétrie acoustique permet l'enregistrement en continue de la position d'un grand nombre d'individus durant des périodes de suivis conséquentes (de quelques jours à plusieurs années) (Lucas et Batley 1996, Meyer et Hinrichs 2000, Bergé *et al.* Soumis). Elle peut être implantée dans des cours d'eau

75 larges et changeants, tout en conservant une qualité de fonctionnement satisfaisante (erreur de
76 positionnement faible) pour la plupart des études sur le comportement (Bergé *et al.* 2012). La
77 modélisation hydrodynamique des cours d'eau renseigne en tout point d'un site d'étude les
78 variables d'habitat qui caractérisent les préférences d'habitat des poissons (profondeur,
79 vitesse, substrat et température) (van de Wolfshaar *et al.* 2010, Capra *et al.* 2011). Cet outil
80 peut être développé dans de grands cours d'eau et permet d'estimer la disponibilité en habitat
81 quelle que soit la valeur du débit (dans sa gamme d'étalonnage). Ainsi, la télémétrie
82 acoustique couplée à la modélisation hydrodynamique permet de pallier aux limites
83 traditionnelles d'échantillonnage tout en améliorant nos connaissances sur (1) la localisation
84 en continue des poissons dans le milieu, (2) la manière dont les poissons utilisent les habitats
85 et (3) la disponibilité totale en habitat au moment de la mesure de la position de chaque
86 individu. Ce couplage permet aussi d'obtenir des courbes de préférence fiables en grands
87 cours d'eau et dans des contextes environnementaux contrastés puisque les données éco-
88 hydrauliques peuvent être obtenues durant de multiples scenarii de variations
89 environnementales. L'obtention de données éco-hydrauliques en grands cours d'eau
90 changeants apparait donc indispensable pour décrire la localisation des poissons et
91 comprendre leurs préférences temporelles en habitats.
92
93 Le Rhône est un fleuve aménagé qui présente des variations quotidiennes de son débit
94 (assimilables à des éclusées) et des intrants d'eau chaude via les rejets de centrales nucléaires
95 (Olivier *et al.* 2009, Roger *et al.* 2010). La localisation des poissons du Rhône et leurs
96 préférences d'habitat peuvent donc varier sous l'influence des variations de la photopériode,
97 de l'hydrologie et de la thermie. Dans ce contexte, le but de la présente étude est (i) de
98 déterminer la localisation et les préférences d'habitats de trois espèces représentatives du
99 fleuve Rhône (barbeaux, chevaines *Squalius cephalus* et silures *Silurus glanis*) en utilisant le

couplage d'un système de télémétrie acoustique et d'un modèle hydrodynamique 2D, et (ii) d'étudier la possible variabilité de la localisation et des préférences d'habitat spécifiques en fonction des changements environnementaux enregistrés dans le fleuve Rhône (i.e. les variations de la photopériode, du débit et de la température de l'eau). L'intérêt de cette possible variabilité des préférences pour les individus sera discutée au regard des variations environnementales observées.

Méthodes

Le site d'étude

Le site d'étude est un secteur du Haut-Rhône français (45° 47' N; 5° 16' E) situé en amont de la confluence avec la rivière Ain dans le plus long segment du Rhône français non dérivé par une installation électrique (Fig. 1). Le site d'étude fait 1730 m de long et 156 m de large en moyenne (ET = 32.4 m; min = 113.1 m; max = 235.7 m ; dimensions calculées à partir de largeurs de transects espacés entre eux de 5 m), pour une surface totale de 270 273 m² à un débit moyen annuel de 473 $m^3.s^{-1}$ en 2009. Des variations journalières de débit résultant du fonctionnement en éclusées des principaux barrages en amont (Olivier *et al.* 2009) sont continuellement observées dans notre site d'étude (Fig. 2). Les débits horaires les plus faibles sont généralement observés le matin, alors que les débits horaires les plus importants sont observés au crépuscule. Durant notre expérimentation réalisée du 3 juillet au 29 septembre 2009, le débit du Rhône était enregistré toutes les heures au niveau du site d'étude (données Compagnie Nationale du Rhône). Entre le 3 juillet et le 29 septembre, le débit a varié de 142 à

725 $m^3.s^{-1}$, pour un débit moyen horaire de 368 $m^3.s^{-1}$ (ET=136 $m^3.s^{-1}$). Pour l'année 2009, le débit moyen annuel enregistré était de 473 $m^3.s^{-1}$ (Roger *et al.* 2010). En rive droite du site, la centrale nucléaire de Bugey prélève de l'eau en amont (~ 100 $m^3.s^{-1}$) pour refroidir les réacteurs et décharge de l'eau échauffée (entre 8 et 10 °C plus chaud) au niveau de deux rejets (Fig.1) créant une forte hétérogénéité thermique transversale à leur aval. Durant notre étude, la température de l'eau était enregistrée toutes les heures en amont du site (Fig. 2) et dans les rejets d'eau échauffée (voir (Bergé *et al.* Soumis) pour le détail). Durant le suivi, la température en amont du site était comprise entre 14.9 à 24.2 °C (moyenne=20.3 °C ; ET=2.2 °C, Fig.2). Entre les débits extrêmes enregistrés durant le suivi, la différence entre la température de la zone non échauffée et la température la plus forte de la zone échauffée était relativement constante. Pour une température amont de 20.3°C et un fonctionnement des rejets d'eau chaude constant, la largeur moyenne de la zone échauffée peut varier entre 67.2 m à 150 $m^3.s^{-1}$ (min=6.3, max=140.5, ET=23.1) et 24.8 m à 700 $m^3.s^{-1}$ (min=0, max=70.5, ET=19).

Modèle hydrodynamique et composition du substrat

Un modèle hydrodynamique en deux dimensions a été développé pour simuler en tout point du site des variables d'habitat (profondeur, vitesse et température). Ce modèle a été construit en utilisant (1) un modèle numérique de terrain (MNT) basé sur des mesures précises de la topographie, et de la bathymétrie (une moyenne de quatre points de mesure par m², Pella et al., 2007), (2) des enregistrements du niveau d'eau en fonction du débit en plusieurs points le long du site d'étude et pour plusieurs débits contrastés, (3) des mesures de vitesse du courant sur différents transects et pour des débits différents (Capra *et al.* 2011) et

147 (4) de la description de la distribution spatiale de la granulométrie du substrat qui a été
148 cartographiée en utilisant une combinaison d'observations visuelles réalisées à partir d'un
149 bateau ou issues de photographies aériennes de haute résolution. La composition du substrat
150 (Fig. 1) a été décrite à l'aide de cinq classes de substrat déterminées par la taille du sédiment
151 (en mm) : sable [0.06-2[, gravier [2-16[, caillou [16-64[, pierre [64-256[et bloc > 256. La
152 composition du substrat est principalement représentée à Bugey par les cailloux (36.0% de la
153 surface), le gravier (26.4%), les pierres (14.4%), des blocs (13.9%) et le sable (8.2%). Le
154 modèle hydrodynamique a été étalonné et validé pour des débits compris entre 150 et 850
155 $m^3.s^{-1}$. Les différences entre les niveaux d'eau simulés et mesurés sont estimées à environ 1
156 cm, et une comparaison des vitesses mesurées et simulées ne montrait pas d'erreur dépassant
157 0.1 $m.s^{-1}$ sur tout le site d'étude (Capra *et al.* 2011). Les données spatiales de profondeur,
158 vitesse et température ont été générées à partir du modèle hydrodynamique 2D : les valeurs
159 des variables d'habitat, calculées pour toute la gamme du débit observée, ont été simulées aux
160 6591 nœuds du maillage du modèle hydrodynamique. L'aire d'influence de chaque nœud
161 dans le modèle était déterminée par des polygones de Thiessen (les surfaces des polygones de
162 Thiessen varient de 3.6 à 402.8 m², Fig. 1).

163

164 **Pêche et marquage**

165

166 Durant l'été 2009, une campagne de marquage et un suivi télémétrique ont été réalisés
167 dans le cadre d'une étude sur les réponses comportementales des poissons du Bugey aux
168 variations de l'environnement (Bergé *et al.* Soumis). En cinq jours, plus d'une centaine de
169 poissons ont été capturés par pêche électrique ou pêche au filet et 94 individus appartenant à 8
170 espèces différentes ont été marqués en suivant la procédure de marquage d'Ovidio et al.
171 (2009) et détaillée dans l'article de Bergé et al. (Soumis). Les 94 individus ont été marqués

avec des marques acoustiques (fréquence de 307 KHz; puissance de transmission de 155 dB par rapport à 1 µPa à une distance de 1 m, période ~ 3 sec, Hydroacoustic Technology Inc., Seattle, Wash.) prévues pour émettre des signaux entre 15 jours et trois ans en fonction de la taille de la marque. L'expérimentation de télémétrie a duré 89 jours, après la période de reproduction des différentes espèces ciblées, en utilisant 28 hydrophones fixes installés à des positions prédéfinies choisies pour optimiser le suivi des poissons sur la totalité du site d'étude. La procédure d'installation des hydrophones dans la rivière est détaillée dans l'article de Bergé et al. (2012) qui ont analysé la précision du système dans les mêmes conditions d'écoute que la présente étude, bien que les marques acoustiques utilisées pour les tests de précision étaient immergées à des profondeurs différentes (entre 50 cm et 1 m) de celles des poissons qui sont susceptibles de nager sur le fond de la rivière. L'erreur de positionnement était en moyenne de l'ordre de 4 m dans le chenal et proche de10 m le long des berges, et la probabilité de détection des émissions a varié de 0 à 80 % en fonction de la localisation des marques acoustiques dans le site d'étude. Dans notre étude, les poissons ont été localisés en deux dimensions car la faible profondeur moyenne de la rivière ne permettait pas une localisation sur la verticale.

Données utilisées

Les courbes de préférence utilisées dans cette étude sont déterminées à partir des données de position issues du suivi télémétrique des poissons marqués et suivis durant les 89 jours d'expérimentation. Pour autant, étant donné que la probabilité de détection du système HTI est variable dans l'espace et dans le temps (Bergé *et al.* 2012), et que la période entre l'émission de deux signaux acoustiques est courte, nous avons discrétisé l'espace et le temps de manière à ne pas compter comme une utilisation de l'habitat des enregistrements de

197 positions répétés pendant un laps de temps court. Ainsi, les zones mieux couvertes que
198 d'autres n'ont pas plus d'importance dans l'estimation des préférences d'habitat. L'espace a
199 été discrétisé en carrés de 10 m de côté et toutes les positions de poissons appartenant à
200 chaque carré ont été identifiées. Nous considérons qu'une surface de 100 m² permet de rendre
201 compte de l'habitat physique local, sans pour autant intégrer une trop grande hétérogénéité en
202 habitat. Compte tenu de l'erreur de positionnement moyenne maximale (autour de 10 m en
203 berge) associée à l'utilisation de l'étalonnage logiciel choisi dans cette étude (Bergé *et al.*
204 2012), une position observée à moins de 10 mètres de la précédente était ramenée à la
205 position précédente. Ainsi nous réduisons le risque d'attribuer à un poisson l'utilisation d'un
206 carré voisin à celui réellement utilisé, sous le simple effet de l'erreur de positionnement. La
207 chronique d'enregistrement des positions des poissons a été découpée en 2136 heures de suivi
208 (du 3 juillet minuit au 29 septembre minuit). Chaque heure de suivi était caractérisée par une
209 phase de photopériode et par un débit moyen horaire. Les deux heures de suivi encadrant au
210 plus près les heures de lever et de coucher du soleil ont été identifiées comme les phases
211 d'aurore et de crépuscule. Les heures de jour et de nuit correspondaient aux heures
212 enregistrées entre les phases d'aurore et de crépuscule.
213
214 **Préférences d'habitat**
215
216 Par carré utilisé durant une heure de suivi, nous considérons la disponibilité comme la
217 distribution des valeurs des variables d'habitat calculées à tous les nœuds en eau du maillage
218 et simulées pour l'heure sélectionnée. En face de la disponibilité, nous considérons une
219 utilisation comme la distribution des valeurs des variables d'habitat calculées aux nœuds du
220 maillage inclus dans chaque carré de 10 m utilisé au moins une fois dans l'heure par les
221 poissons. Pour les différents groupes d'heures sélectionnées pour les différentes analyses, la

préférence d'habitat correspond au ratio de la moyenne des distributions d'utilisation par rapport à la moyenne des distributions de disponibilités (Bovee 1986). Nous obtenons ainsi une distribution de préférence qui illustre la sélection par les poissons de certaines valeurs de variables d'habitat. Nous avons discrétisé les variables d'habitats en classes afin de comparer les valeurs de préférence à travers ces classes. Les limites de classes ont été choisies pour assurer des proportions de disponibilité comparables dans chaque classe. Ainsi, la profondeur a été découpée en 7 classes [0-0.8[, [0.8-1.4[, [1.4-1.8[, [1.8-2.2[, [2.2-2.6[, [2.6-3.2[et >3.2 m; la vitesse en 7 classes [0-0.2[, [0.2-0.4[[0.4-0.6[, [0.6-0.8[, [0.8-1[, [1-1.4[et >1.4m, le substrat en cinq classes précédemment décrites et la température en 7 classes [14-18[, [18-20[, [20-21[, [21-22[, [22-23[, [23-25[, [25-34[. Les distributions de préférence ont été normalisées à une valeur maximum de préférence égale à 1, en divisant chaque valeur de préférence par classe par l'ordonnée maximale calculée.

Analyses de données

Nos différentes analyses ont tout d'abord consisté en la caractérisation de la répartition spatiale des trois espèces de poissons à partir de toutes les heures appartenant à la même phase environnementale, puis en la détermination des préférences d'habitat spécifiques en fonction de ces mêmes phases de manière à expliquer la répartition spatiale observée. Les différentes phases environnementales étudiées correspondent aux mêmes heures de photopériode (aurore, jour, crépuscule et nuit), ou aux mêmes heures caractérisées par des conditions hydrologiques contrastées, i.e. des heures de suivi définies par un débit faible ou un débit fort. Le choix des limites de débits utilisées est issu d'un compromis entre (1) l'utilisation d'une quantité importante d'heures de suivis provenant d'un grand nombre d'individus différents pour déterminer des distributions de préférence représentatives et (2) notre volonté d'étudier ces distributions dans des conditions hydrologiques contrastées. Après

une pré étude (non présentée ici) sur l'évolution du nombre d'individus différents fournissant au moins une heure de suivi caractérisée par un débit inférieur ou supérieur à un débit limite variant dans la gamme hydrologique étudiée (150 à 750 $m^3.s^{-1}$), nous avons choisi 210 $m^3.s^{-1}$ comme limite de débit faible et 630 $m^3.s^{-1}$ comme limite de débit fort. Ces limites de débit nous permettent de conserver au minimum 50 % du nombre d'individus de chaque espèce fournissant au moins une heure de suivi avec un débit inférieure ou supérieure aux limites de débit choisies. Au débit limite faible, la profondeur disponible moyenne est de 1.84 m (ET=1.02 m) et la vitesse disponible moyenne est de 0.65 $m.s^{-1}$ (ET=0.40 $m.s^{-1}$). Au débit limite fort, la profondeur disponible moyenne est de 3.51 m (ET=1.59 m) et la vitesse disponible moyenne est de 1.07 $m.s^{-1}$ (ET=0.61 $m.s^{-1}$).

Les cartes de répartition spatiale des positions des différentes espèces ont été réalisées en utilisant les carrés de 10 m et nous avons calculé un pourcentage temporel de présence au sein des différents carrés. Ce pourcentage correspond au nombre d'heures de présence des individus de la même espèce dans le carré considéré, divisé par le nombre d'heure total de présence des poissons dans le site d'étude. Ainsi, 18 cartes (3 espèces x 4 phases de photopériode ou x 2 phases hydrologiques contrastées) ont été générées. Les préférences d'habitat ont été étudiées en deux temps. Nous avons tout d'abord décrit les préférences d'habitat générales pour chaque espèce qui correspondent aux préférences calculées à partir des distributions d'utilisation et de disponibilité estimées pour tous les carrés utilisés par tous les individus durant toutes les heures de suivis (i.e. toutes phases environnementales confondues). De cette manière, nous obtenons une image générale des préférences spécifiques des poissons qui nous permettra de discuter la variabilité des préférences d'habitats obtenues durant les différentes phases environnementales. Afin de comprendre si ces préférences générales peuvent être expliquées par certains individus, nous avons aussi réalisé une analyse intra spécifique en comparant visuellement entre elles les courbes de préférences individuelles

déterminées à partir de toutes les heures de suivis. Pour éviter de comparer des distributions de préférences issues d'individus fournissant un faible nombre de couples [heure de suivi x carré utilisé] dans le jeu de données global (et donc susceptibles de présenter des distributions individuelles ne reflétant pas une utilisation et une préférence complète), seuls les individus présentant un nombre de couples > 1000 ont été utilisés (seuil choisi après étude de la distribution du nombre de couple fourni par les tous les individus suivis et permettant de cibler les individus les mieux suivi durant l'expérimentation). Dans un second temps, nous nous sommes intéressés à l'influence des différentes phases environnementales sur les distributions de préférence spécifiques. Pour ce faire, nous avons visuellement comparé entre elles les distributions de préférences obtenues pour les différentes phases environnementales.

Résultats

Le suivi des poissons

Sur les 94 individus marqués, 61 individus ont été localisés au moins une fois durant le suivi. Parmi les espèces les moins bien suivies, la majorité des hotus (*Chondrostoma nasus*, n = 5) et toutes les perches (*Perca fluviatilis*, n = 4) n'ont jamais été détectés lors de l'expérience. Sur les 61 individus suivis, nous avons utilisé pour notre étude les positions des individus appartenant aux espèces les plus abondantes de l'échantillon suivi (n=53, Table 1) : 23 barbeaux (Lt moyenne de 310 mm ± 139 mm et un poids moyen de 532 g), 19 chevaines (Lt moyenne de 319 mm ± 110 mm et un poids moyen de 463 g) et 11 silures (Lt moyenne de 665 mm ± 356 mm et un poids moyen de 4362 g). Les barbeaux ont été suivis entre 0.02 jour (i.e. 29 min) et 87.82 jours pour un nombre moyen total de localisations par individu égal

à 84638 (au maximum 641148 localisations pour un individu, Table 1). Les chevaines ont été suivis entre 0.87 jour (i.e. 20.9 heures) et 81.81 jours pour un nombre total moyen de localisations par individu égal à 118760 (Table 1). Enfin, les silures ont été suivis entre 4.10 jours et 86.28 jours, pour un nombre moyen de localisations par individu égal à 100661 (Table 1).

Répartition spatiale des poissons en fonction des phases environnementales

Les barbeaux et les chevaines ont passé le plus de temps en rive gauche où l'on peut comptabiliser entre 4 et 5 zones souvent utilisées (i.e. > 1% du temps total) par les barbeaux et entre 3 et 5 zones pour les chevaines (dépendant des phases de photopériode, Fig. 3). La répartition spatiale est relativement proche entre les différentes phases de photopériode pour ces deux espèces. On peut néanmoins noter que les barbeaux ont plus souvent utilisé une zone située à l'aval d'un banc de caillou présent en rive droite à hauteur du rejet principal (cf. Fig. 1) lors des heures crépusculaires et nocturnes et que les chevaines ont un peu plus exploité une zone amont rive gauche lors des phases aurorales et diurnes. Les barbeaux ont tendance à moins se répartir dans le site du Bugey la nuit, alors que cette répartition est retrouvée le jour chez les chevaines. Enfin, les silures ont principalement utilisé la rive droite, avec deux zones plus souvent utilisées à l'aval direct des deux rejets d'eau chaude (Fig. 3). Les cartes de répartition spatiale sont assez proches entre les phases de luminosité, hormis en ce qui concerne l'utilisation d'une troisième zone présente en rive gauche à hauteur du rejet secondaire, et principalement utilisée (> 1% du temps) durant la nuit et l'aurore.

321 Les barbeaux ont fréquemment utilisé trois zones à bas débit (> 0.5 % du temps, Fig. 4) :
322 deux zones situées en rive gauche et longitudinalement opposées, et une troisième zone à
323 proximité du chenal, plutôt rive droite. A fort débit, cette espèce a utilisé les deux mêmes
324 zones situées en rive gauche (Fig. 4), mais surtout une troisième (utilisée > 1 % du temps)
325 localisée en milieu de site. Les chevaines ont utilisé majoritairement à bas débit des zones
326 concentrées en rive gauche à proximité de la fosse et du radier, mais aussi une zone située à
327 l'aval direct du banc de caillou à hauteur du rejet principal (Fig. 4). A débit élevé, les
328 chevaines ont utilisé plus fréquemment (> 1% du temps) une zone de grande taille en milieu
329 de site rive gauche (amont direct de la fosse et faisant > 2000 m²), ainsi que deux autres zones
330 de la rive gauche (entre 0.5 et 1 % du temps) localisées en amont de la première. Enfin, les
331 silures ont présenté des cartes très différentes en fonction des conditions hydrologiques (Fig.
332 4). Cette espèce utilise fréquemment trois zones à bas débit : principalement celles situées en
333 rive droite à l'aval direct du rejet principal et une centaine de mètres à l'aval du rejet
334 secondaire. A fort débit, cette espèce a utilisé presqu'exclusivement une zone restreinte à
335 l'aval du rejet secondaire.
336

337 **Préférence générale et variabilité inter individuelle**

338

339 Les préférences spécifiques pour les différentes classes de profondeur, vitesse, substrat et
340 température sont présentées dans la Figure 5. Les proportions d'utilisation et de disponibilité
341 par classe sont aussi représentées. Les trois espèces ont une préférence pour les faibles classes
342 de profondeur (< 0.8 m pour les barbeaux et les chevaines et < 1.4 m pour les silures) et la
343 classe de vitesse [0.2-0.4[(Fig. 5). A l'inverse, les trois espèces ont préféré des classes de
344 substrat différentes (Fig. 5). Les barbeaux ont préféré la classe caillou, les chevaines ont
345 préféré les classes gravier et caillou (préférence > 0.9) et les silures ont une préférence

346 maximale pour la classe pierre. Enfin, les barbeaux et les chevaines ont une préférence
347 importante pour les températures < 23-25°C (Fig. 5), alors que les silures ont des préférences
348 élevées (préférence > 0.8) pour les températures > 23°C (préférence maximale pour la classe
349 23-25°C).
350

351 La variabilité interindividuelle pour les différentes variables d'habitat est présentée dans la
352 Figure 6. Pour cette analyse, cinq barbeaux, sept chevaines et cinq silures ont été retenus. La
353 majorité des individus des trois espèces ont présenté une préférence pour les profondeurs <
354 1.4 m (Fig. 6). On observe néanmoins des divergences au niveau des fortes profondeurs pour
355 les cyprinidés et au niveau des profondeurs intermédiaires pour les silures. La grande majorité
356 des individus des trois espèces ont préféré les vitesses < 0.4 $m.s^{-1}$ (Fig. 6), même si deux
357 barbeaux et un silure ont présenté des courbes de préférence décalées vers les vitesses plus
358 fortes (entre 0.6 et 1 $m.s^{-1}$). Les courbes de préférence estimées pour le substrat sont très
359 variables entre les individus des trois espèces (Fig. 6). La majorité des cyprinidés a tout de
360 même présenté des préférences maximales pour les classes gravier et caillou. Le silure est
361 l'espèce qui présente la plus grande variabilité entre les courbes de préférence du substrat,
362 même si la majorité des individus a toutefois présenté des préférences fortes (préférence >
363 0.9) pour la classe pierre. Les cyprinidés ont présenté une grande similitude entre leurs
364 courbes de préférences pour la température puisque les températures inférieures à 23-25°C ont
365 été préférées (Fig. 6). Une variabilité interindividuelle est tout de même observée et est
366 expliquée par certains individus qui ont de plus faibles préférences (préférence < 0.6) pour les
367 classes < 20°C. Enfin, on peut distinguer chez les silures deux groupes d'individus : ceux qui
368 ont préféré les températures > 23°C (n=2) et ceux qui ont nettement préféré les températures
369 entre 20 et 25°C (n=3).
370

371 **Influence de l'environnement sur les préférences spécifiques**

372

373 Les courbes de préférence des barbeaux estimées pour la profondeur, la vitesse et la
374 température sont proches entre les phases de photopériode (Fig. 7). Seule la courbe de
375 préférence estimée pour la profondeur lors des heures d'aurore est différente des autres
376 courbes, puisque la classe > 3.2 m y est préférée au lieu de la classe [0-0.8[. Les différences
377 les plus importantes sont observées entre les courbes de préférence estimées pour le substrat :
378 les barbeaux ont préféré la classe bloc à l'aurore et le jour, alors que seule la classe caillou est
379 préférée au crépuscule et la nuit. Les chevaines ont présenté des courbes de préférence très
380 proches entre elles quelles que soient les phases de photopériode et les variables d'habitat
381 étudiées (Fig. 8). Seule la courbe de préférence estimée pour la température à l'aurore est
382 distincte de la courbe du crépuscule, puisqu'une une préférence maximale pour les
383 températures comprises entre 20 et 21°C est observée à l'aurore, alors que les températures
384 préférées au crépuscule sont comprises entre 22 et 23°C (Fig. 8). Les silures ont présenté des
385 préférences maximales pour la classe de profondeur [0.8-1.4[, hormis au crépuscule où la
386 classe [0-0.8[est préférée. On observe aussi des préférences moyennes (entre 0.4 et 07) pour
387 les profondeurs comprises entre 1.8 et 3.2 m uniquement à l'aurore, alors que ces profondeurs
388 sont moins préférées durant les autres phases (préférence < 0.2). Cette espèce a préféré des
389 vitesses plus importantes à l'aurore (comprises entre 0.4 et 0.6 $m.s^{-1}$) alors que la classe [0.2-
390 0.4[est préférée durant les trois autres phases. Concernant le substrat, on observe à l'aurore et
391 le jour un pic de préférence pour la classe [23-25[, alors qu'au crépuscule et la nuit, des
392 préférences élevées (> 0.6) sont observées pour les températures > 21 °C. Enfin, aucune
393 différence entre les courbes de préférence estimées pour le substrat n'est observée entre les
394 phases de photopériode.

395

Les barbeaux ont présenté une préférence maximale pour la classe de profondeur [0-0.8[que le débit soit faible ou fort (Fig. 10.A). A débit fort, cette espèce a préféré des vitesses plus faibles (classe [0-0.2[) et un substrat plus fin (classe gravier) qu'à faible débit (préférence pour les vitesses comprises entre 0.4 et 0.6 $m.s^{-1}$ et un substrat de type bloc). Les barbeaux ont aussi montré une préférence maximale pour les températures < 18 °C à débit faible, alors que la classe [18-20[est préférée à fort débit. Les chevaines ont présenté des courbes de préférence estimées pour la profondeur opposées en fonction de la phase de débit étudiée (Fig. 10.B). Cette espèce a en effet préféré les profondeurs > 3.2 m à débit faible, alors que la classe [0-0.8[est préférée lors des débits forts. Les vitesses préférées à débit fort sont plus élevées (classe [0.2-0.4[ ) que celles préférées à débit faible et la même classe de substrat (classe caillou) est préférée quelles que soient les phases de débit. Enfin, les chevaines ont préféré des températures plus importantes à débit faible (entre 20 et 21 °C). Les silures ont présenté des courbes de préférence estimées pour la vitesse, le substrat et la température très proche quelles que soient les phases de débit considérées. La classe de vitesse [0.2-0.4[, la classe de profondeur pierre et la classe de température [23-25[sont en effet préférées dans les deux situations hydrologiques. A l'inverse, on observe une préférence maximale pour des profondeurs plus faibles à fort débit (comprises entre 0.8 et 1.4 m), alors que des préférences élevées (> 0.9) sont observées pour les profondeurs comprises entre 1.4 et 2.6 m à débit faible.

Discussion

Avantages du couplage méthodologique

Le couplage d'un système de télémétrie acoustique haute résolution avec un modèle hydrodynamique a permis de déterminer les préférences d'habitat de poissons d'un grand fleuve durant des conditions environnementales dynamiques et contrastées. La grande originalité de ce couplage réside tout d'abord dans notre capacité à déterminer la disponibilité totale en habitat de notre site d'étude, et ce pour chaque heure de suivi des déplacements des poissons. Contrairement à une estimation « locale » de la disponibilité au niveau du point de capture et/ou d'observation du poisson (Sempeski et Gaudin 1995, Rabeni et Sowa 1996), nous considérons dans notre étude que les poissons connaissent l'ensemble des habitats du site du Bugey et notamment la qualité de ces habitats en fonction des conditions hydrologiques. Il a en effet été montré que les poissons sont capables, par le biais de l'apprentissage et de la mémoire, d'apprendre des associations spécifiques de lieux et de moments précis, notamment dans le but de pallier des problèmes de navigation ou d'inadéquation des conditions de vie (Odling-Smee et Braithwaite 2003). Notre estimation de la préférence nous permet donc de prendre en compte l'influence de la mosaïque d'habitat (dans sa globalité) sur l'exploitation de l'espace par les poissons. Le suivi en continu de l'utilisation des habitats par les poissons nous permet aussi d'obtenir une image fiable et représentative de leurs préférences d'habitat. En effet, contrairement à une estimation discrète de cette utilisation imposée par les méthodes d'échantillonnage classiques (Roussel et Bardonnet 2002, Sheldon 2011), l'enregistrement en continu du comportement des poissons permet de donner un aspect temporel à l'utilisation de l'espace. Ainsi, les préférences estimées dans notre étude intègrent le fait que certaines zones sont plus souvent utilisées que d'autres, et reflètent mieux le réel choix des poissons pour certains types d'habitat. Néanmoins, les courbes de préférences estimées dans notre étude sont issues d'un nombre d'individus par espèce assez restreint (max=23) et tous les poissons n'ont pas pu être suivis continuellement durant l'expérimentation. Les préférences d'habitat estimées ici sont donc à

considérer avec précaution puisqu'elles n'ont pas été construites dans le but d'une évaluation de la qualité des habitats physiques du secteur du Bugey, mais uniquement pour l'appréhension de leur variabilité.

Préférences individuelles et générales

Les trois espèces ont montré une variabilité interindividuelle entre les courbes de préférence, notamment pour le substrat où des différences importantes ont été observées pour les classes autres que sable. Cette variabilité est essentiellement expliquée par le fait que nous travaillons avec le substrat dominant (i.e. le plus représentatif de la zone échantillonnée), sans considérer une variabilité granulométrique à l'échelle du micro habitat qui peut être exploitée par les individus (e.g. une utilisation d'un substrat plus fin situé au milieu du substrat grossier). Outre le substrat et hormis pour quelques individus (essentiellement deux barbeaux), les courbes de préférence estimées pour la profondeur et la vitesse sont assez proches entre elles. La majorité des individus des trois espèces ont préféré des classes plutôt réduites de profondeurs (< 1.4 m) et de vitesses (< 0.4 $m.s^{-1}$) comparées aux distributions de ces paramètres disponibles au niveau du site du Bugey (profondeurs de 0 à > 8 m et vitesses de 0 à > 2.4 $m.s^{-1}$). Les préférences d'habitat générales des cyprinidés issues de ces préférences individuelles sont cohérentes avec celles citées dans des travaux précédents, où leurs préférences étaient orientées vers des profondeurs comprises entre 0.2 et 0.4 m, des vitesses comprises entre 0.4 et 0.8 $m.s^{-1}$ et un substrat grossier (taille du substrat > 256 mm) (Lamouroux *et al.* 1999, Caffrey *et al.* 2004, Britton et Pegg 2011). En d'autre terme, même dans un cours d'eau où la distribution des profondeurs et des vitesses est large, et où la distribution du substrat est très hétérogène, les poissons ont des préférences d'habitat très

étroites (surtout en ce qui concerne la vitesse et la profondeur). Ceci réaffirme le fait que ces trois variables d'habitat déterminent fortement la localisation des poissons dans des zones ayant des conditions hydrauliques répondant aux exigences biologiques spécifiques (Jowett 1997, Kramer *et al.* 1997). Les préférences des silures sont proches de celles des deux cyprinidés, principalement en ce qui concerne les profondeurs et les vitesses. Cette préférence pour les vitesses < 0.4 $m.s^{-1}$ est cohérente avec l'inclination connue des silures pour les eaux stagnantes, peu courantes et faiblement oxygénées (Copp et al. 2009, Proteau et al. 2008). A l'inverse, la préférence pour les profondeurs réduites (à comparer à ce qui est disponible) est en contradiction avec les préférences rapportées dans la littérature puisque les silures sont considérés comme affectionnant plutôt les zones profondes à substrat grossier au stade adulte (Copp et al. 2009). Cette préférence par les zones moins profondes peut être expliquée (1) par une plus faible occurrence en habitats profonds en rive droite qui est tout particulièrement appréciée par cette espèce probablement en raison de la présence des rejets d'eau chaude (Bergé *et al.* Soumis), mais aussi (2) par une sélection importante des zones de berges, potentiellement pour la prédation de poissons et d'invertébrés (Wysujack et Mehner 2005).

Seuls les silures ont présenté une variabilité interindividuelle marquée entre les courbes de préférence estimées pour la température. Cette variabilité souligne la capacité de cette espèce à utiliser une gamme thermique relativement large comme cela a déjà été suggéré dans l'étude de Bergé et al. (Soumis) qui a montré que cette espèce était capable d'exploiter des zones thermiques très contrastées. De plus, les courbes de préférence générales sont très différentes entre les cyprinidés et les silures puisque la température préférée par ces derniers est en moyenne plus de 2°C plus importante que celle préférée par les cyprinidés. Cette préférence pour les plus fortes températures est cohérente avec l'optimum physiologique de cette espèce (25–27°C) (Copp et al. 2009, Tissot and Souchon 2010) qui est plus importante que la gamme

thermique optimale des deux cyprinidés (entre 10 et 24°C pour les barbeaux et entre 14 et 24°C pour les chevaines)(Tissot et Souchon 2010). Ces préférences thermiques spécifiques ont pour conséquence une forte ségrégation spatiale chez ces trois espèces comme nous le montre les cartes de répartition spatiale. Cette ségrégation a été décrite dans l'étude de Bergé et al. (Soumis) qui a quantifié l'utilisation temporelle des différentes zones thermiques par les trois espèces au niveau du Bugey et qui a montré une utilisation importante de la rive gauche par les barbeaux et les chevaines (> 90 % du temps) et une utilisation relativement élevée des berges de la rive échauffée par les silures (65 % du temps). Au même titre que la profondeur et la vitesse, la température de l'eau est donc une variable qui conditionne fortement la répartition spatiale des poissons.

Influence du débit sur la répartition spatiale et la variabilité des préférences d'habitat

En fonction des espèces, les phases hydrologiques ont modifié les préférences des poissons pour quelques variables d'habitat uniquement, suggérant ainsi que les espèces ont adapté leurs préférences en réponses aux conditions d'écoulement. Le barbeau, espèce la plus rhéophile, a ajusté ses préférences dans le sens d'une sélection de zones peu profondes, plus courantes et avec un substrat plus grossier lors des phases de débit faible. Les zones utilisées lors de ces phases sont des zones à proximité du chenal en amont (courant et à substrat grossier) ou d'un radier à l'aval rive gauche, qui sont des zones typiques d'alimentation pour cette espèce (Britton et Pegg 2011). Cette espèce semble donc avoir adaptée ses préférences de manière à pouvoir se nourrir dans des zones plus accessibles à bas débit. A l'inverse, lors des phases de débit élevé, cette espèce a principalement utilisé les zones de berge, moins courantes et à substrat moins grossier, correspondant plus à des zones de refuges hydrauliques (Schiemer *et*

518 *al.* 2001). Les chevaines et les silures ont présenté une variabilité similaire de leurs
519 préférences d'habitat, puisqu'ils ont tendance à préférer des profondeurs plus importantes lors
520 des débits faibles, tout en sélectionnant des zones à vitesses réduites. Ces deux espèces
521 semblent donc avoir ajusté leurs préférences à bas débits de manière à se réfugier dans les
522 zones qui restent toujours en eau, surement en réponse à un stress lié au risque d'échouement
523 comme cela a déjà été observé chez certains salmonidés (Scruton *et al.* 2003). A l'inverse, ces
524 deux espèces préfèrent des zones moins profondes et tout aussi peu courantes à fort débit
525 (typiquement des zones de berges à proximité de la limite en eau), surement de manière à (1)
526 limiter l'importance des conditions d'écoulement dans ces zones refuge et (2) pouvoir se
527 nourrir dans une zone où la nourriture est susceptible de plus dériver (en lien avec le
528 comportement alimentaire des chevaines (Le Louarn *et al.* 1997)) et où d'autres espèces sont
529 susceptibles de se réfugier (en lien avec la prédation du silure (Copp *et al.* 2009)).

530

531 La variabilité des préférences thermiques des silures est expliquée par un effet combinée
532 de l'hydrologie et de la thermie. A débit fort la largeur du panache thermique se réduit en rive
533 droite (Fig. 1), entrainant une baisse de la disponibilité des températures élevées (> 25 °C) au
534 niveau du site du Bugey. Les conditions d'écoulement plus importantes observées dans le
535 chenal contraignent les silures à sélectionner les zones de berges pour leurs caractéristiques
536 hydrauliques et les *preferendum* thermiques de cette espèce la dirigent vers la rive droite à
537 cause des deux rejets d'eau chaude. De ce fait à débit élevé, les préférences marquées des
538 silures pour les températures > 23 °C sont expliquées par l'utilisation importante d'une rive
539 ayant une température faiblement disponible au niveau du Bugey. Les barbeaux et les
540 chevaines présentent aussi une variabilité des préférences thermiques, mais celle-ci est
541 expliquée par la manière de calculer les préférences plutôt que par une réelle sélection de
542 certaines classes de température. On peut remarquer en effet qu'à débit fort, ces deux espèces

543 ont des proportions d'utilisation très proches des proportions de disponibilité. Dans cette
544 situation, il est donc difficile de parler d'une modification des préférences thermiques
545 imposées par les valeurs du débit.

546

547 Au regard des adaptations des préférences d'habitat observées dans notre étude, nous
548 pouvons nous demander si ces dernières sont bénéfiques pour les individus. Pour le barbeau,
549 qui semble être l'espèce la plus enclin à s'exposer à des conditions d'écoulement importantes
550 à bas débit, le bénéfice énergétique peut être conséquent grâce à un taux d'alimentation
551 supérieur. Pour autant, le maintien dans la colonne d'eau face à des vitesses non négligeables
552 (entre 0.4 et 0.6 $m.s^{-1}$) peut entrainer une dépense énergétique importante, ayant à terme des
553 répercutions sur la croissance des individus ou la condition (Murchie et Smokorowski 2004,
554 Lembo *et al.* 2007). De la même manière, les chevaines et les silures semblent avoir adaptés
555 leurs préférences dans le sens d'un évitement de conditions hydrauliques trop importantes.
556 Cette stratégie peut s'avérer intéressante grâce à une économie de l'énergie, mais soulève la
557 question de la qualité des habitats préférés en ce qui concerne le taux d'alimentation ou le
558 refuge à la prédation. Ceci est notamment le cas lors des périodes de basses eaux où une
559 compétition inter et intra spécifique est possible étant donné la réduction du nombre de zones
560 qui présentent des profondeurs recherchées par ces deux espèces. A débit fort, leur
561 comportement alimentaire (dérive d'insectes en berge pour les chevaines et prédation à l'affut
562 pour le silure) est au contraire bien adapté aux préférences mises en place et le rapport
563 coût/bénéfice est susceptible d'être en faveur d'un gain net d'énergie. Enfin, nous pouvons
564 aussi nous demander si ces adaptations sont présentes chez les stades plus jeunes, puisqu'il est
565 clair qu'elles ne sont permises que grâce à une connaissance importante des caractéristiques
566 physiques des habitats en fonction des valeurs de débit. Il est probable que les jeunes stades,

n'ayant pas encore eu le temps d'explorer les habitats dans différentes conditions hydrologiques, aient des préférences moins variables et peut être moins adaptées aux éclusées.

Influence de la photopériode sur la répartition spatiale et la variabilité des préférences d'habitat

Dans notre étude, nous avons étudié l'effet de la photopériode sur les préférences d'habitat des poissons. Etant donné que ces préférences sont fortement déterminées par les valeurs du débit, il était probable que les résultats observés soient en partie expliqués par un effet combiné de la photopériode et du débit. Pour autant dans notre étude, le débit moyen horaire a varié entre 317 et 416 $m^3.s^{-1}$ entre les quatre phases de la photopériode, i.e. que les conditions d'écoulements étaient assez proches. Les résultats observés au regard de l'effet de la photopériode sont donc principalement expliqués par cette dernière.

Les préférences d'habitat ont très peu varié en fonction des phases de la photopériode et les poissons ont été localisés dans des zones très proches entre ces phases, quelles que soient les espèces considérées. Etant donné que ces espèces accomplissent leurs fonctions vitales (nutrition, repos) à des moments clé de la journée (le barbeau est auroral et crépusculaire, le chevaine est diurne et le silure nocturne) (Lucas et Batley 1996, Allouche *et al.* 1999, Carol *et al.* 2007, Bergé *et al.* Soumis) et que la réalisation de ces fonctions nécessite l'utilisation d'habitats variés (Schlosser et Angermeier 1995, Le Pichon *et al.* 2006), il semble donc que les quelques habitats clé localisés dans notre étude assurent des conditions abiotiques locales en accord avec les besoins temporels des différentes espèces.

Les berges du Bugey proposent les habitats clés aux trois espèces, notamment aux chevaines et aux silures. Ces zones sont en effet connues pour jouer un rôle primordial dans l'alimentation des poissons, dans la protection fasse aux prédateurs et aux conditions d'écoulement importantes (pour les juvéniles et les adultes) ou encore dans le repos des individus (Gaudin et Sempeski 2001, Schiemer *et al.* 2001, Pander et Geist 2010). A l'inverse pour le barbeau, étant donné qu'il sélectionne volontairement des zones éloignées des berges à bas débit, il est probable que les berges ne lui permettent pas de réaliser pleinement ses fonctions vitales, notamment la nutrition qu'il préfère réaliser dans des zones plus courantes.

Conclusion

Dans notre étude, les poissons ont clairement montré des adaptations de leurs préférences d'habitat en réponse aux conditions d'écoulement déterminées par les valeurs de débit. Les poissons, âgés de plusieurs années, semblent en effet avoir mis en place une exploitation de l'espace de manière à tirer parti des changements environnementaux ressentis. La capacité des jeunes stades à s'adapter comme les adultes est moins certaine.

Des études supplémentaires, sur les possibles avantages énergétiques permis par les adaptations décrites dans notre étude, permettraient de quantifier finement l'influence des changements environnementaux sur les poissons. En effet, même si les adaptations des préférences semblent jouer en la faveur des espèces, il est probable qu'elles ne soient pas à même de garantir aux individus un rapport coût/bénéfice intéressant.

Enfin, notre étude a montré la nécessité de s'intéresser à la variabilité temporelle des préférences d'habitats, en plus d'avoir une vision générale de ces dernières. En effet, la non

613 considération de cette variabilité peut entrainer la prise de décisions non adaptées qui peuvent
614 pénaliser une exploitation optimale des ressources par les individus.

615

616 Remerciements

617

618 Les auteurs tiennent à remercier l'Agence de l'Eau RMC, Electricité De France (EDF-
619 DTG), l'Union Européenne/FEDER et la région Aquitaine pour leur financement ; ainsi que
620 la Centrale Nucléaire du Bugey (EDF) pour leur collaboration et leur assistance durant
621 l'expérimentation de télémétrie. Nous remercions aussi très chaleureusement les ingénieurs de
622 la société HTI (Tracey Steig, Patrick Nealson, David Ouellette & Samuel Johnston) pour leur
623 précieuse assistance dans l'étalonnage du système de télémétrie et le traitement des données
624 acoustiques ; ainsi que Marie-Claire Bouillon et Carola Alfaro (anciennement RSW, Canada)
625 pour le traitement de la modélisation hydrodynamique. Enfin, nous tenons à remercier Pascal
626 Roger, Raphaël Mons & Olivier Croze pour l'aide précieuse qu'ils ont fourni sur le terrain.

627

628

629 **Références**

630

631 Allouche S., Thévenet A., Gaudin P. (1999). Habitat use by chub (*Leuciscus cephalus* L.
632 1766) in a large river, the French Upper Rhone, as determined by radiotelemetry. *Archiv*
633 *fur Hydrobiologie* **145**: 219-236.

634 Baras E., Nindaba J., Philippart J.C. (1995). Microhabitats utilisés par les alevins 0+ d'une
635 communauté de cyprins rhéophiles : analyse de l'évolution de la communauté et des
636 densités de population. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*: 241-247.

637 Bergé J., Capra C., Ovidio M., Pella H., Lamouroux N. (Soumis). Living with fish in a large
638 river with heterogeneous discharge and temperature: an acoustic telemetry experiment.

639 Bergé J., Capra C., Pella H., Steig T.W., Ovidio M., Bultel E., Lamouroux N. (2012).
640 Probability of detection and positioning error of a hydro acoustic telemetry system in a
641 fast-flowing river: intrinsic and environmental determinants. *Fisheries Research*.

642 Bovee K.D. (1986). Development and evaluation of habitat suitability criteria for use in the
643 Instream Flow Incremental Methodology. *Instream Flow information Paper 21. U.S. Fish*
644 *and Wildlife Services* **86**.

645 Brett J.R. (1956). Some Principles in the Thermal Requirements of Fishes. *The Quarterly*
646 *Review of Biology* **31**: pp. 75-87.

647 Britton J.R., Pegg J. (2011). Ecology of european barbel *Barbus barbus*: implications for
648 river, fishery, and conservation management. *Reviews in Fisheries Science* **19**: 321-330.

649 Caffrey J.M., Acevedo S., Gallagher K., Britton R. (2004). Chub (*Leuciscus cephalus*): a new
650 potentially invasive fish species in Ireland. *Aquatic Invasions* **3**: pp 201-20.

651 Capra H., McNeil E., Bouillon M.C., Pella H., Alfaro C. (2011). Relevance of 2D hydraulic
652 model to address fish behaviour in large rivers. *La Houille Blanche* **In Press**.

653 Carol J., Zamora L., Garcia-Berthou E. (2007). Preliminary telemetry data on the movement
654 patterns and habitat use of European catfish (*Silurus glanis*) in a reservoir of the River
655 Ebro, Spain. *Ecology of Freshwater Fish* **16**: 450-456.
656 Copp G., Guti G., Rovný B., Černý J. (1994). Hierarchical analysis of habitat use by 0+
657 juvenile fish in Hungarian/Slovak flood plain of the Danube River. *Environmental Biology*
658 *of Fishes* **40**: 329-348.
659 Copp G.H., Britton J.R., Cucherousset J., Garcia-Berthou E., Kirk R., Peeler E., Stakenas S.
660 (2009). Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of
661 European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries* **10**:
662 252-282.
663 Fladung E., Scholten M., Thiel R. (2003). Modelling the habitat preferences of preadult and
664 adult fishes on the shoreline of the large, lowland Elbe River. *Journal of Applied*
665 *Ichthyology* **19**: 303-314.
666 Gaudin P., Sempeski P. (2001). The role of river bank habitat in the early life of fish: The
667 example of grayling, thymallus thymallus. *Ecohydrology and Hydrobiology* **1**: 203-208.
668 Girard I.L., Grant J.W.A., Steingrímsson S.Ó. (2004). Foraging, growth, and loss rate of
669 young-of-the-year Atlantic salmon (Salmo salar) in relation to habitat use in Catamaran
670 Brook, New Brunswick. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**: 2339-
671 2349.
672 Jowett I.G. (1997). Instream flow methods: a comparison of approaches. *Regulated Rivers:*
673 *Research & Management* **13**: 115-127.
674 Jowett I.G., Richardson J. (1994). Comparison of habitat use by fish in normal and flooded
675 river conditions. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **28**: 409-416.

676 Jowett I.G., Richardson J. (1995). Habitat preferences of common, riverine New Zealand
677 native fishes and implications for flow management. *New Zealand Journal of Marine and*
678 *Freshwater Research* **29**: 13-23.
679 Kramer D.L., Rangeley R.W., Chapman L.J. (1997). Habitat selection: patterns of spatial
680 distribution from behavioural decisions. Behavioural Ecology of Teleost Fishes. J. J.
681 Godin, Oxford: Oxford University Press**:** 37-80.
682 Lamouroux N., Capra H., Pouilly M., Souchon Y. (1999). Fish habitat preferences in large
683 streams of southern France. *Freshwater Biology* **42**: 673-687.
684 Le Louarn H., Baglinière J.L., Marchand F., Hamonet J.M. (1997). Caractéristiques
685 biologiques et écologiques du chevaine (*Leuciscus cephalus*) dans quelques rivières de la
686 façade atlantique française. *Institut National de la Recherche Agronomique - Bulletin*
687 *Scientifique et Technique* **29**: 2-27.
688 Le Pichon C., Gorges G., Boet P., Baudry J., Goreaud F., Faure T. (2006). A spatially explicit
689 resource-based approach for managing stream fishes in riverscapes. *Environmental*
690 *management* **37**: 322-335.
691 Lembo G., Carbonara P., Scolamacchia M., Spedicato M., McKinley R. (2007). Use of
692 muscle activity indices as a relative measure of well-being in cultured sea bass
693 *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758). *Hydrobiologia* **582**: 271-280.
694 Lucas M.C., Batley E. (1996). Seasonal movements and behaviour of adult barbel *Barbus*
695 *barbus*, a riverine cyprinid fish: implications for river management. *Journal of Applied*
696 *Ecology* **33**: 1345-1358.
697 Meyer L., Hinrichs D. (2000). Microhabitat preferences and movements of the weatherfish,
698 Misgurnus fossilis, in a drainage channel. *Environmental Biology of Fishes* **58**: 297-306.

699 Murchie K.J., Smokorowski K.E. (2004). Relative activity of brook trout and walleyes in
700 response to flow in a regulated river. *North American Journal of Fisheries Management*
701 **24**: 1050-1057.
702 Neill W.H. (1979). Mechanisms of fish distribution in heterothermal environments. *American*
703 *Zoologist* **19**: 305–317.
704 Odling-Smee L., Braithwaite V.A. (2003). The role of learning in fish orientation. *Fish and*
705 *Fisheries* **4**: 235-246.
706 Olivier J.-M., Carrel G., Lamouroux N., Dole-Olivier M.-J., Malard F., Bravard J.P., Amoros
707 C. (2009). The Rhône River Basin. *Rivers of Europe. London, Academic Press*: 247-295.
708 Ovidio M., Detaille A., Bontinck C., Philippart J.C. (2009). Movement behaviour of the small
709 benthic Rhine sculpin *Cottus rhenanus* (Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005) as revealed by
710 radio-telemetry and pit-tagging. *Hydrobiologia*: 1-10.
711 Pander J., Geist J. (2010). Seasonal and spatial bank habitat use by fish in highly altered rivers
712 - a comparison of four different restoration measures. *Ecology of Freshwater Fish* **19**: 127-
713 138.
714 Pella H., Capra H., Foulard S. (2007). Developpement d'un MNT du Haut-Rhône a partir de
715 releves bathymetriques realisés avec un sondeur multi-faisceaux. *Revue française de*
716 *photogrammétrie et de télédétection* 81-86.
717 Rabeni C.F., Sowa S.P. (1996). Integrating biological realism into habitat restoration and
718 conservation strategies for small streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic*
719 *Sciences* **53**: 252-259.
720 Rice J.C. (2005). Understanding fish habitat ecology to achieve conservation. *Journal of Fish*
721 *Biology* **67**: 1-22.
722 Rifflart R., Carrel G., Le Coarer Y., Fontez B.N.T. (2009). Spatio-temporal patterns of fish
723 assemblages in a large regulated alluvial river. *Freshwater Biology* **54**: 1544-1559.

724 Roger M.C., Capra C., Roger P., Le Goff G. (2010). Surveillance hydrobiologique du site du
725 Bugey. Données recueillies au cours de l'année 2009. Report EDF/Cemagref**:** 69.
726 Rosenfeld J.S., Boss S. (2001). Fitness consequences of habitat use for juvenile cutthroat
727 trout: Energetic costs and benefits in pools and riffles. *Canadian Journal of Fisheries and*
728 *Aquatic Sciences* **58**: 585-593.
729 Roussel J., M., Bardonnet A. (2002). The habitat of juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.) in
730 small streams: preferences, movements, diel and seasonal variaitons. *Bull. Fr. Pêche*
731 *Piscic.*: 435-454.
732 Schiemer F., Keckeis H., Reckendorfer W., Winkler G. (2001). The 'inshore retention
733 concept' and its significance for large rivers. *Archiv für Hydrobiologie Supp* **135**: 509-516.
734 Schlosser I.J., Angermeier P.L. (1995). Spatial variation in demographic processes of lotic
735 fishes: Conceptual models, empirical evidence, and implications for conservation.
736 *Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation.*
737 *American Fisheries Society Symposium No. 17.*
738 Schreer J.F., Cooke S.J. (2002). Behavioral and physiological responses of smallmouth bass
739 to a dynamic thermal environment. *American Fisheries Society Symposium* **2002**: 191-203.
740 Scruton D.A., Ollerhead L.M.N., Clarke K.D., Pennell C., Alfredsen K., Harby A., Kelley D.
741 (2003). The behavioural response of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook
742 trout (*Salvelinus fontinalis*) to experimental hydropeaking on a Newfoundland (Canada)
743 River. *River Research and Applications* **19**: 577-587.
744 Sempeski P., Gaudin P. (1995). Établissement de courbes de préférences d'habitat pour les
745 frayères et les jeunes stades d'ombre commun (Thymallus Thymallus, L.). *Bull. Fr. Pêche*
746 *Piscic.*: 277-282.
747 Sheldon A.L. (2011). Comparative habitat use by grazing fishes in a Bornean stream.
748 *Environmental Biology of Fishes* **92**: 381-390.

749 Tissot L., Souchon Y. (2010). Synthesis on thermal tolerances of the principal freshwater fish
750 species of large Western Europe rivers. *Hydroécologie Appliquée* **17**: 17-76.
751 van de Wolfshaar K.E., Ruizeveld de Winter A.C., Straatsma M.W., van den Brink N.G.M.,
752 de Leeuw J.J. (2010). Estimating spawning habitat availability in flooded areas of the river
753 Waal, the Netherlands. *River Research and Applications* **26**: 487-498.
754 Vehanen T., Lahti M. (2003). Movements and habitat use by pikeperch (Stizostedion
755 lucioperca (L.)) in a hydropeaking reservoir. *Ecology of Freshwater Fish* **12**: 203-215.
756 Vilizzi L., Copp G.H., Roussel J.-M. (2004). Assessing variation in suitability curves and
757 electivity profiles in temporal studies of fish habitat use. *River Research and Applications*
758 **20**: 605-618.
759 Watkins M.S., Doherty S., Copp G.H. (1997). Microhabitat use by 0+ and older fishes in a
760 small English chalk stream. *Journal of Fish Biology* **50**: 1010-1024.
761 Wysujack K., Mehner T. (2005). Can feeding of European catfish prevent cyprinids from
762 reaching a size refuge? *Ecology of Freshwater Fish* **14**: 87-95.
763
764
765

Liste des figures

Figure 1. Localisation du site d'étude au niveau du Rhône en France (A), entre Lyon et le lac Léman (B). La carte C présente l'élévation du fond de la rivière au niveau du site d'étude situé en face de la centrale nucléaire du Bugey. Le banc de caillou et la fosse sont signalés. Les cartes à droite de la figure présentent les profondeurs moyennes, les vitesses et les températures de l'eau simulées pour des débits de 150 et 720 $m^3.s^{-1}$ et pour une température de l'eau en amont de 20.3 ° C. Les deux figures du dessous présentent la répartition spatiale du substrat (cinq classes de substrat sont utilsées) et une représentation des nœuds du maillage du modèle hydrodynamique et des polygones de Thiessen situés à l'aval du rejet principal.

Figure 2. Température de l'eau non échauffée (A) et débit horaire (B, données CNR) enregistrés dans le site du Bugey durant l'expérimentation de télémétrie réalisée du 3 juillet au 29 septembre 2009. L'absence de températures enregistrées en fin d'expérimentation est expliquée par l'exondation ponctuelle des thermomètres.

Figure 3. Répartition spatiale des trois espèces de poissons dans le site du Bugey en fonction des quatre phases de photopériode. Les pourcentages indiqués dans chaque carré représentent le pourcentage temporel de présence des différents individus de chaque espèce dans chaque carré (la somme des pourcentages par carré fait 100 %).

Figure 4. Répartition spatiale des trois espèces de poissons dans le site du Bugey en fonction des deux conditions hydrologiques contrastées –du débit. Les pourcentages indiqués dans chaque carré représentent le pourcentage temporel de présence des différents individus de chaque espèce dans chaque carré (la somme des pourcentages par carré fait 100 %).

Figure 5. Distributions spécifiques générales d'utilisation (histogrammes gris), de disponibilité (histogrammes noirs) et de préférence (ligne pointillée) des 23 barbeaux, 19 chevaines et 11 silures. La profondeur, la vitesse et la température sont discrétisées en 7 classes, alors que le substrat est discrétisé en 5 classes. Les histogrammes sont exprimés en proportions (de 0 à 1, la somme des histogrammes faisant 1) et les valeurs de préférence sont normalisées à une valeur maximale de 1.

Figure 6. Variabilité interindividuelle au sein des courbes de préférences estimées pour cinq barbeaux, sept chevaines et cinq silures sélectionnés pour le nombre important (> 1000) de couples heure de suivi x carré utilisé que chaque individu fourni au jeu de données (détail dans le texte).

Figure 7. Distribution spécifique d'utilisation (histogrammes gris), de disponibilité (histogrammes noirs) et de préférence (ligne pointillée) estimée pour les 23 barbeaux en fonction des quatre phases de la photopériode. Les histogrammes sont exprimés en proportion (la somme des histogrammes faisant 1) et les valeurs de préférence sont normalisées à 1.

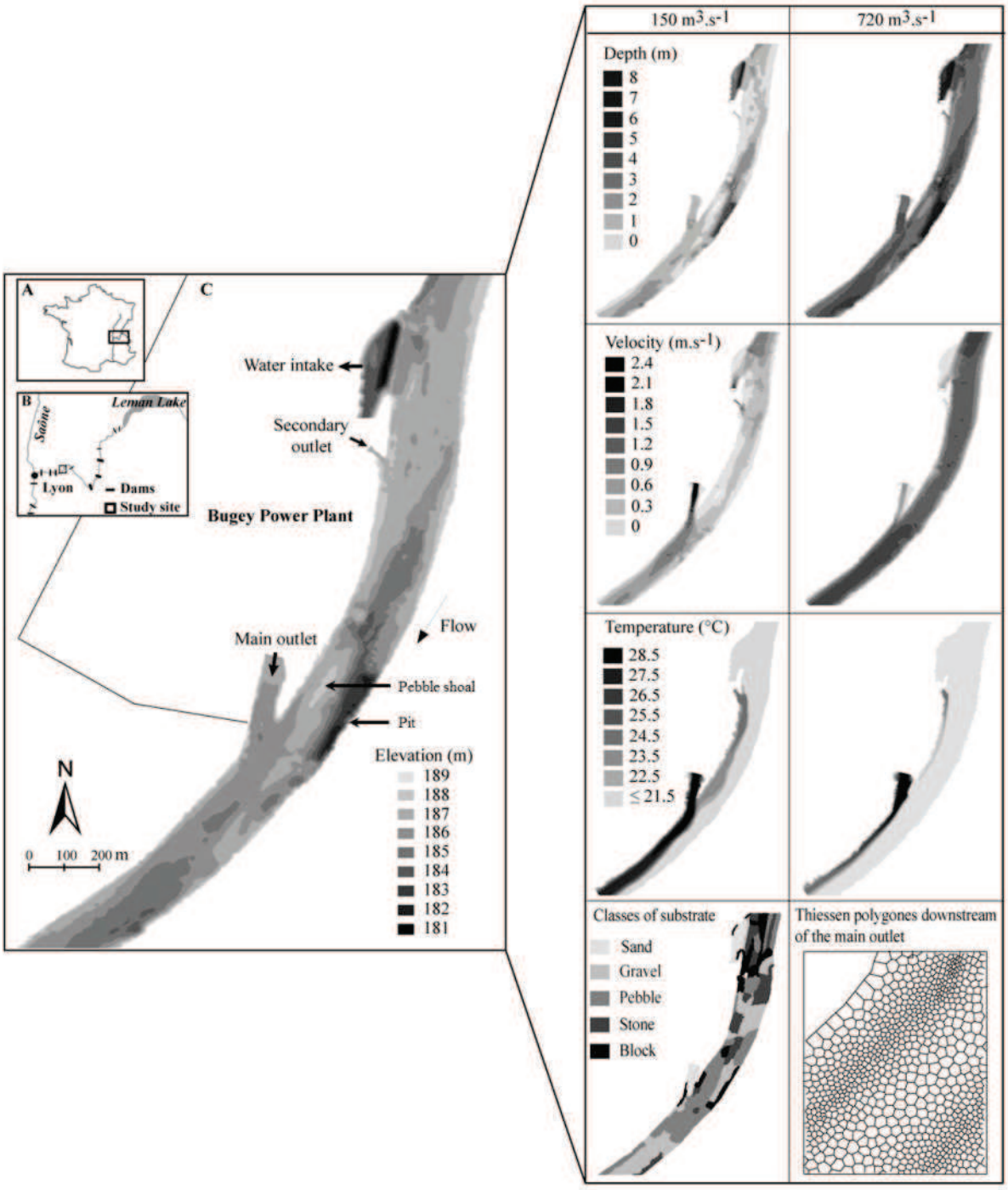
Figure 8. Distribution spécifique d'utilisation (histogrammes gris), de disponibilité (histogrammes noirs) et de préférence (ligne pointillée) estimée pour les 19 chevaines en fonction des quatre phases de la photopériode. Les histogrammes sont exprimés en proportion (la somme des histogrammes faisant 1) et les valeurs de préférence sont normalisées à 1.

Figure 9. Distribution spécifique d'utilisation (histogrammes gris), de disponibilité (histogrammes noirs) et de préférence (ligne pointillée) estimée pour les 11 silures en fonction

816 des quatre phases de la photopériode. Les histogrammes sont exprimés en proportion (la
817 somme des histogrammes faisant 1) et les valeurs de préférence sont normalisées à 1.
818
819 **Figure 10.** Distribution spécifique d'utilisation (histogrammes gris), de disponibilité
820 (histogrammes noirs) et de préférence (ligne pointillée) estimée pour les 23 barbeaux (A), les
821 19 chevaines (B) et les 11 silures (C) en fonction des conditions hydrologiques contrastées
822 (débit faible < 210 $m^3.s^{-1}$ et débit fort > 630 $m^3.s^{-1}$). Les histogrammes sont exprimés en
823 proportion (la somme des histogrammes faisant 1) et les valeurs de préférence sont
824 normalisées à 1.
825

826 **Figure 1**

827



828

829

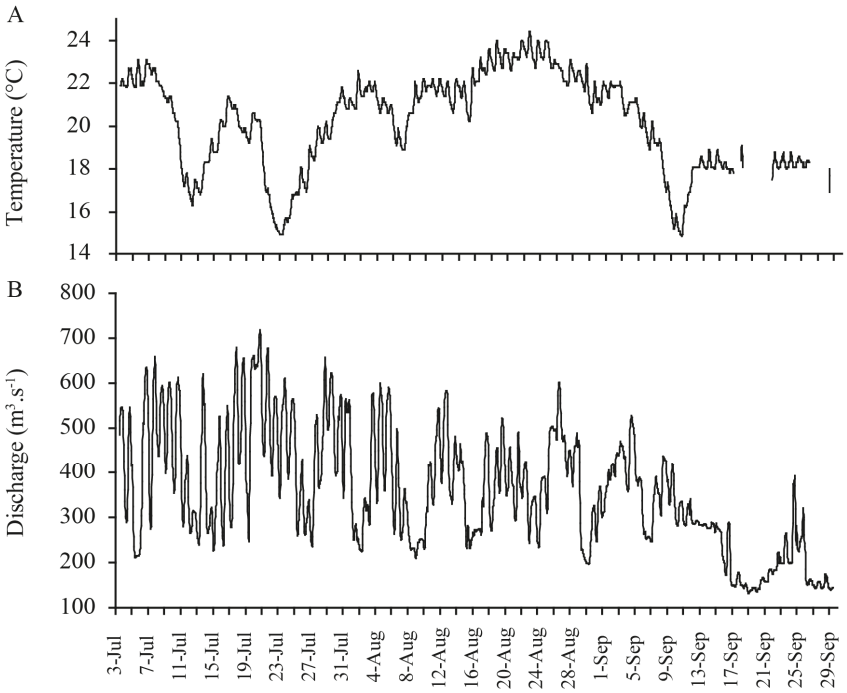
830

831

832

833 **Figure 2**

834

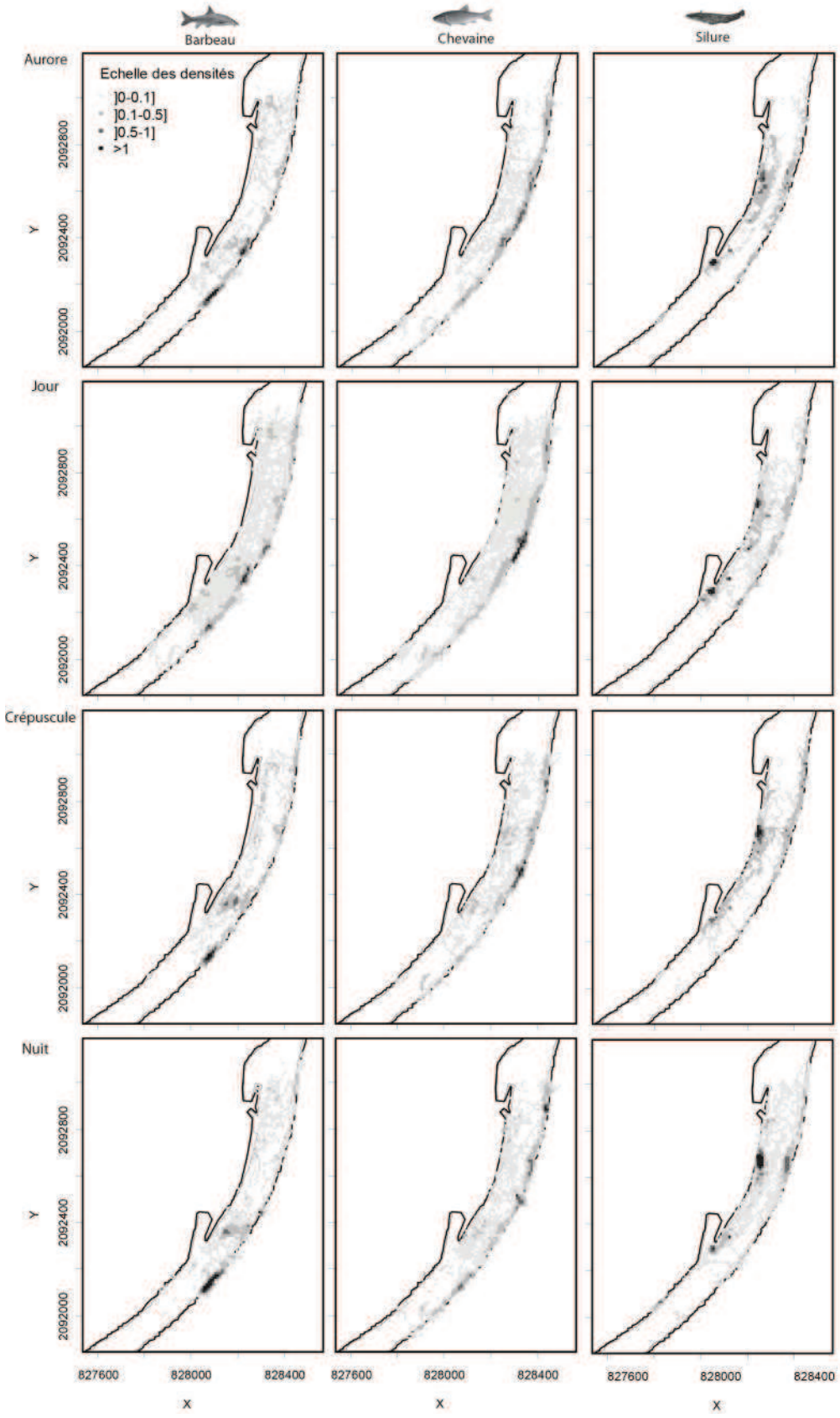


835

836

837 **Figure 3**

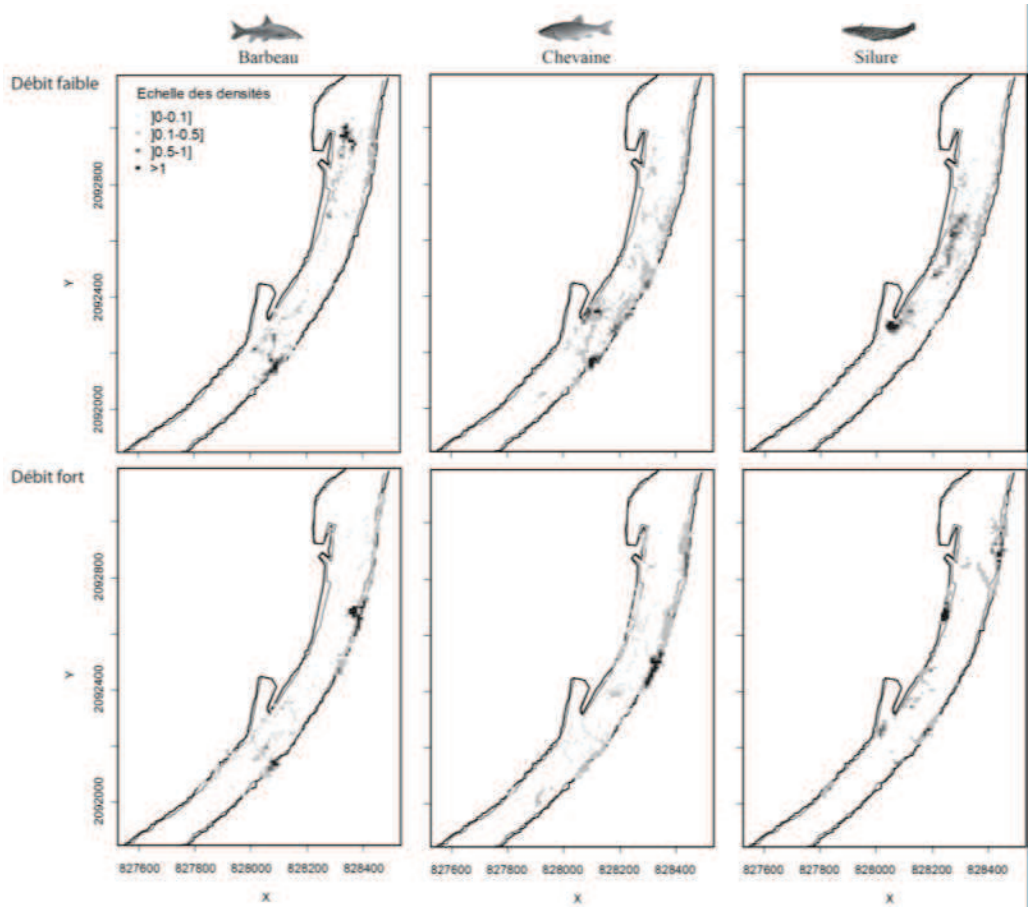
838



839

840 **Figure 4**

841

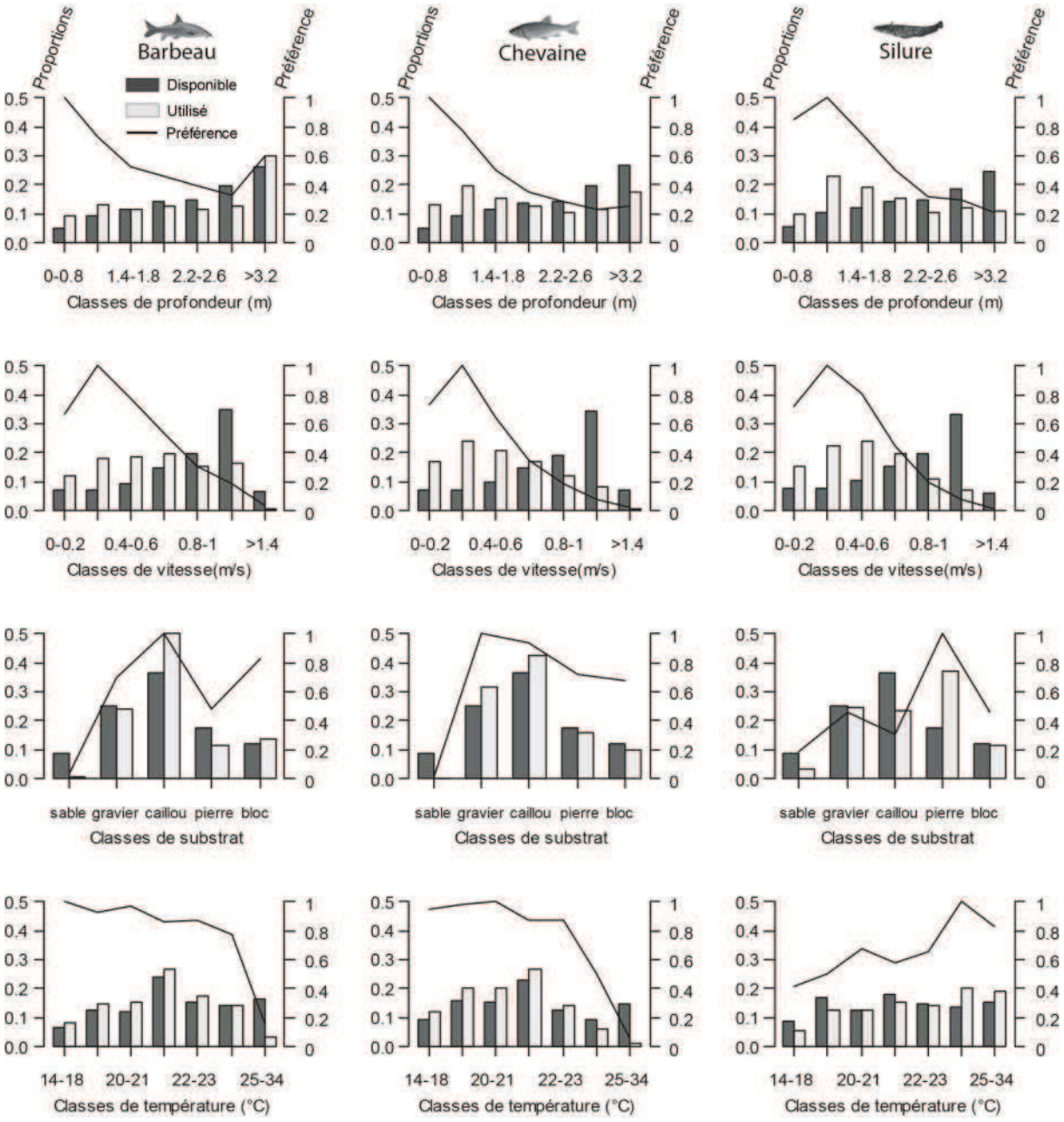


842

843

844 **Figure 5**

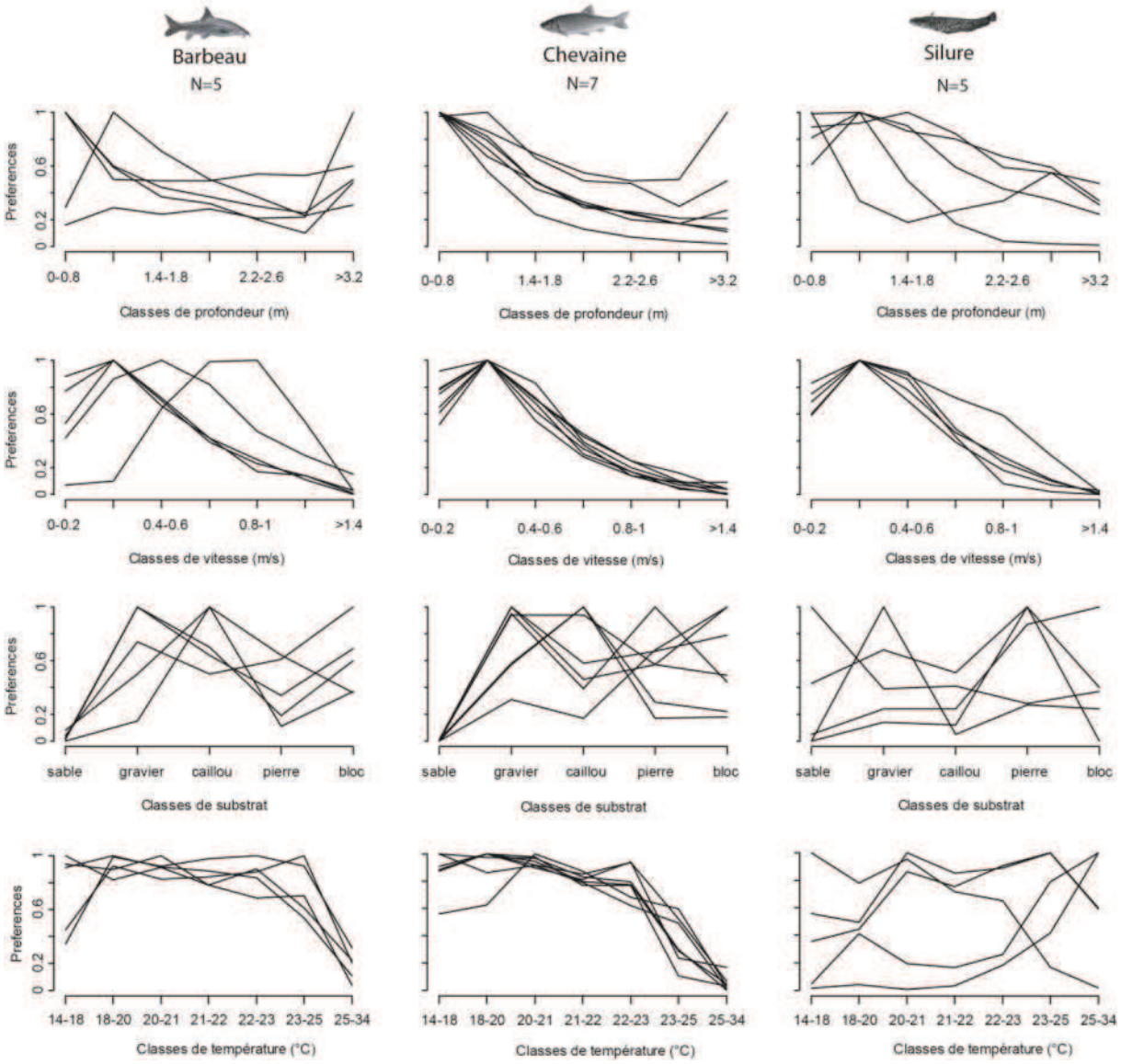
845



846

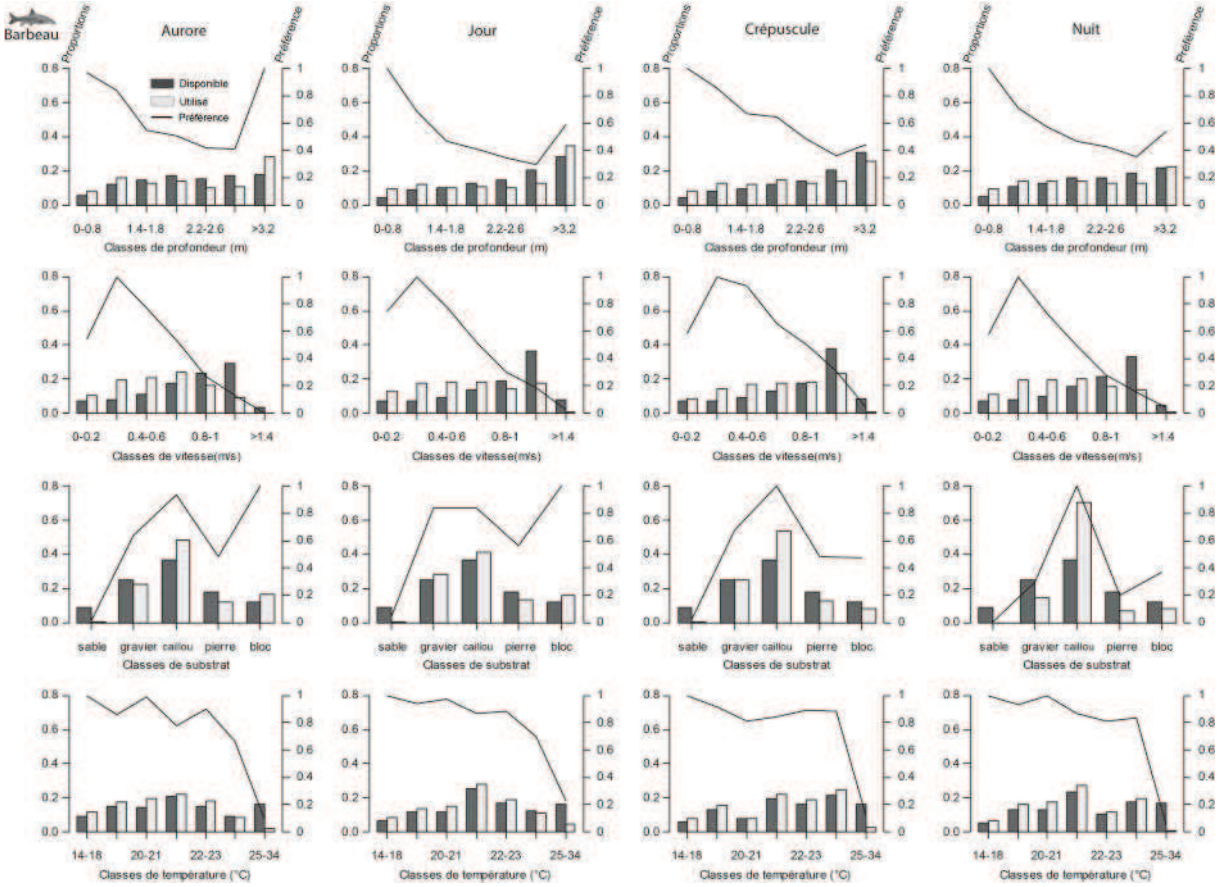
847

Figure 6


Barbeau
N=5
Chevaine
N=7
Silure
N=5
Preferences
0 0.2 0.6 1
0-0.8 1.4-1.8 2.2-2.6 >3.2
Classes de profondeur (m)
0-0.2 0.4-0.6 0.8-1 >1.4
Classes de vitesse (m/s)
sable gravier caillou pierre bloc
Classes de substrat
14-18 18-20 20-21 21-22 22-23 23-25 25-34
Classes de température (°C)

852 **Figure 7**

853



854

855

Figure 8

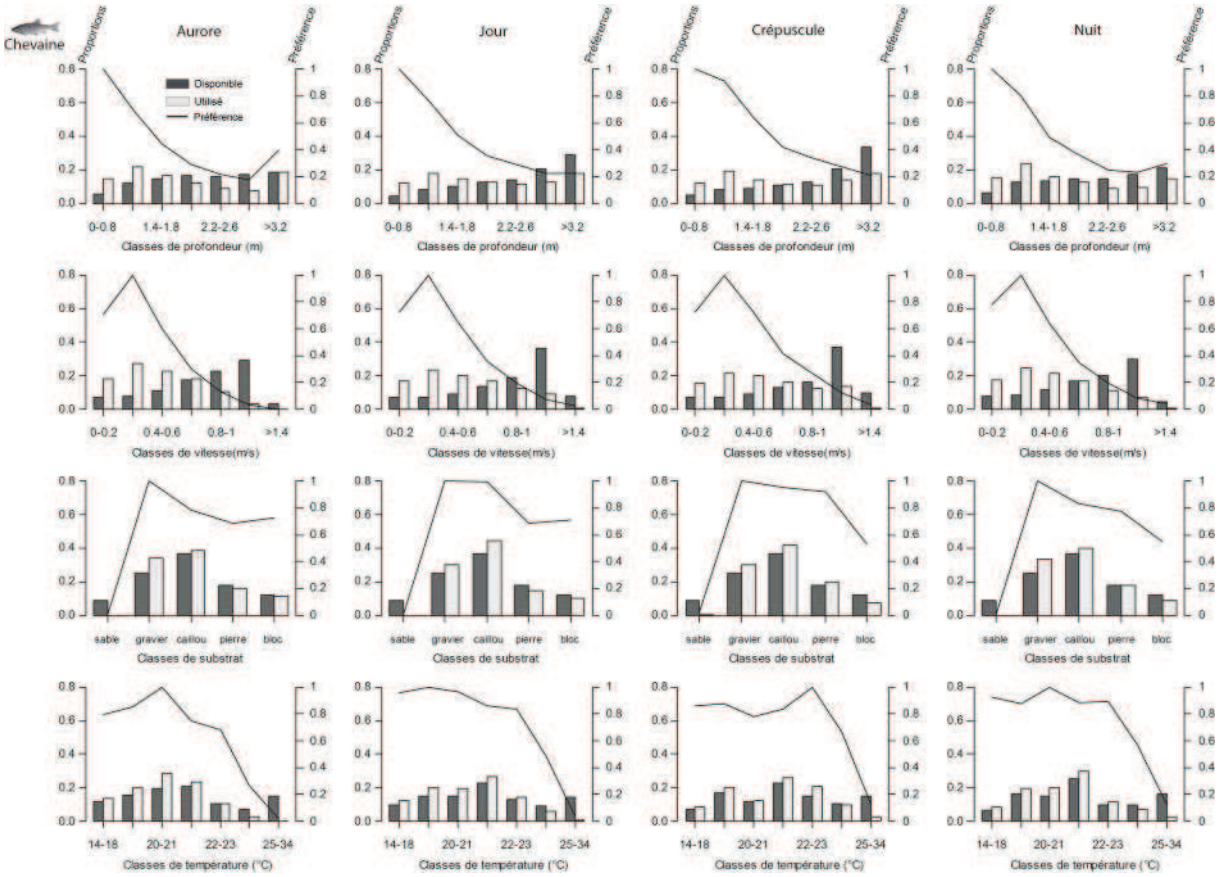
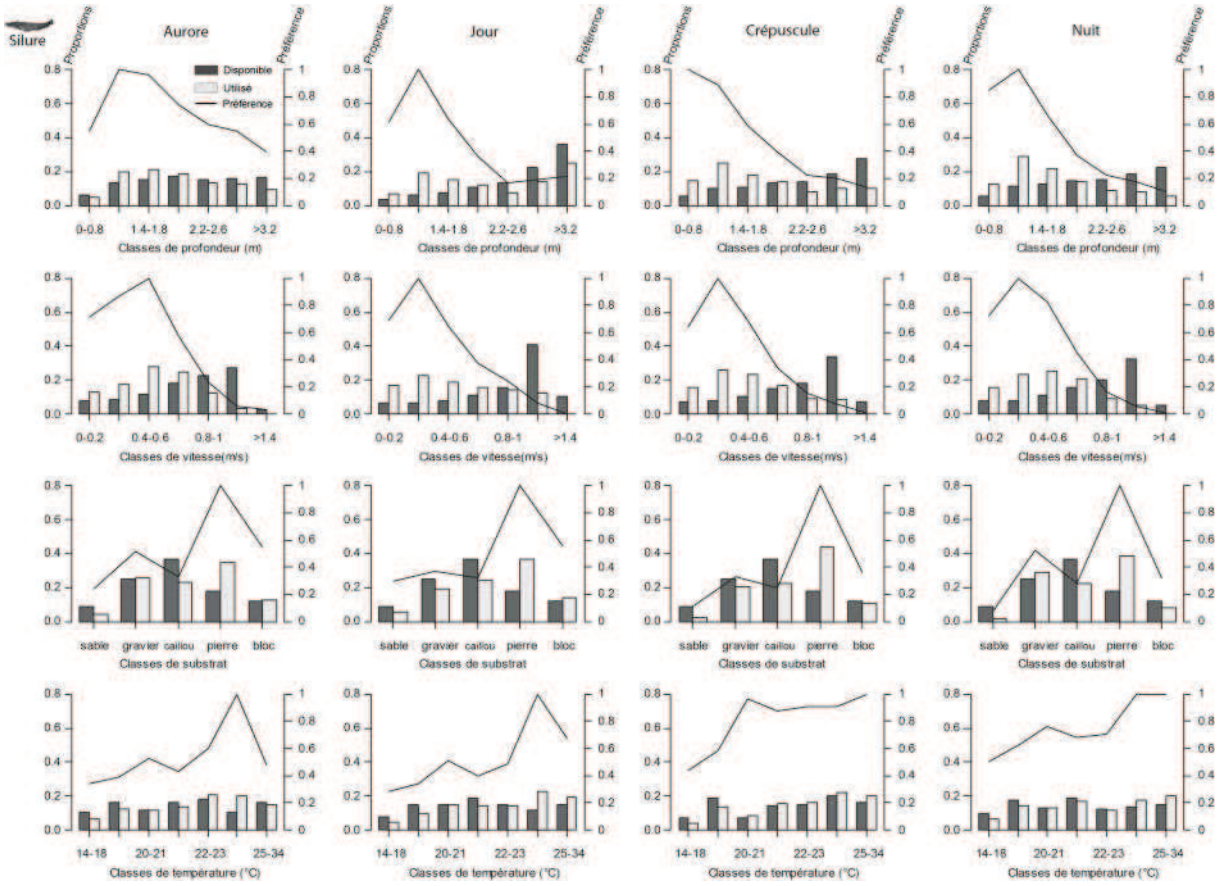
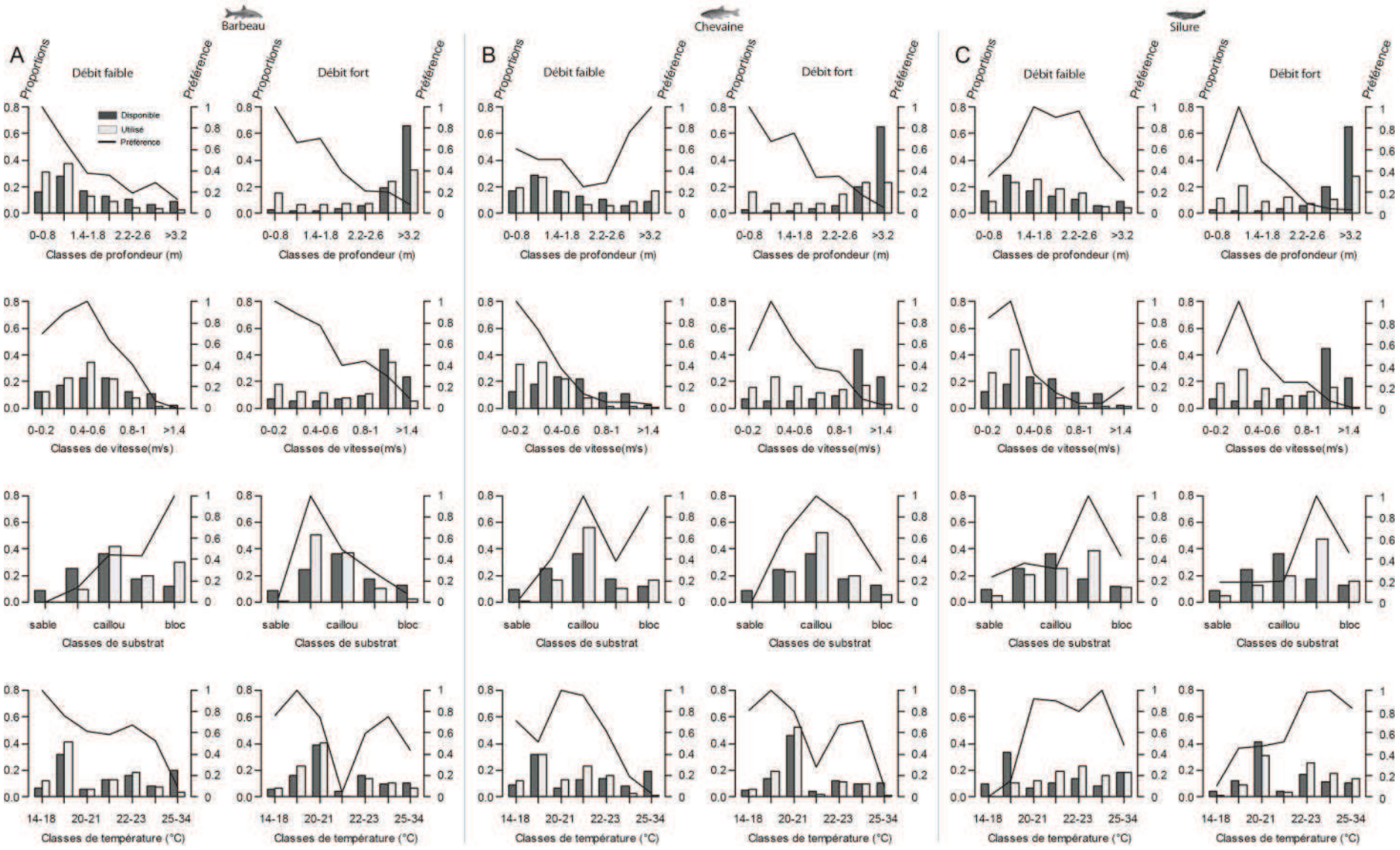

Chevaine
Aurore
Jour
Crépuscule
Nuit
Proportions
Préférence
Disponible
Utilisé
Préférence
0-0.8
1.4-1.8
2.2-2.6
>3.2
Classes de profondeur (m)
0-0.2
0.4-0.6
0.8-1
>1.4
Classes de vitesse(m/s)
sable
gravier
caillou
pierre
bloc
Classes de substrat
14-18
20-21
22-23
25-34
Classes de température (°C)

Figure 9


Silure
Aurore
Jour
Crépuscule
Nuit
Proportions
Préférence
Disponible
Utilisé
Préférence
0-0.8
1.4-1.8
2.2-2.6
>3.2
Classes de profondeur (m)
0-0.2
0.4-0.6
0.8-1
>1.4
Classes de vitesse(m/s)
sable
gravier
caillou
pierre
bloc
Classes de substrat
14-18
20-21
22-23
25-34
Classes de température (°C)

863 **Figure 10**

864



865

866 **Tables**

867

868 **Table 1.** Statistiques de description des poissons utilisés durant cette étude. Notez que la

869 longueur à la fourche n'a pas pu être mesurée pour les silures.

870

Espèce	Statistiques	Descripteur				
		Longueur totale (mm)	Longueur fourche (mm)	Poids (g)	N jours de suivi	N localisations
Barbeau	Moyenne	310	314	532	24,04	84638
(N=23)	ET	139	139	510	30,57	167247
	Min	170	151	38	0,02	227
	Max	592	545	1290	87,82	641148
Chevaine	Moyenne	319	297	463	29,91	118760
(N=19)	ET	110	105	394	22,91	166592
	Min	152	140	41	0,87	2251
	Max	486	455	1302	81,81	512473
Silure	Moyenne	665		4362	48,42	100661
(N=11)	ET	356		8324	33,54	125663
	Min	267		114	4,10	4792
	Max	1360		27000	86,28	400105

871

872

P3 : Living with fish in a large river with heterogeneous flow and water temperature: an acoustic telemetry experiment.

Manuscrit **en préparation** pour le journal *Hydrobiologia* par * Bergé Julien, * Capra Hervé, ‡ Ovidio Michaël, * Pella Hervé, * Lamouroux Nicolas.

**Irstea, UR MALY, Laboratory Dynam, 3 bis Quai Chauveau - CP 220, F-69336 LYON, France.*

‡*University of Liège, Biology of Behaviour Unit, Laboratory of Fish Demography and Hydroecology - CEFRA, 10 Chemin de la Justice, 4500 Tihange, Belgium.*

Keywords: behaviour, spatial distribution, habitat, hydropeaking, thermal effluent, activity.

Correspondant: Julien Bergé
E-mail: bergejulien319@gmail.com

Abstract

Using a fixed acoustic telemetry system, we examined the influence of three environmental variables (luminosity, flow rate and temperature) on the use of space (analysed through spatial distribution of fish and their movements) of 53 adult fish belonging to three species (barbel, chub and wels catfish), in a 1.8 km long section of the Rhone (France) subject to hydropeaking and discharges of warmed water. For the three species, individual movement was mainly linked to the different phases of luminosity rather than to variations of flow rate in spite of the considerable frequency and amplitude of flow. Barbels were more active during twilight whereas chub mainly move during the day, with movement starting from morning onwards. Wels catfish are nocturnal and active from twilight onwards. Barbel and chub used the warmed area little (< 10% time) and moved less in this area than outside it. On the contrary, wels catfish mainly used the warmed area (> 50% time) with more considerable movements. We conclude that the influence of flow rate was weak on the adult stage of these three species compared to the importance of luminosity and water temperature; and wels catfish appear to be the species most generally ecologically adapted to disturbed environments.

Introduction

The alteration of fish habitats in rivers is increasing (Currie, 2003) and has several origins including: (1) warmer water temperature related to climatic changes (Daufresne et al., 2003) or discharges of heated water from thermal power plants (Cooke et al., 2003; Contador, 2005), (2) the fragmentation of continuous lengths of river by the installation of dams and weirs (Dynesius & Nilsson, 1994; Fullerton et al., 2010), and (3) the modification of hydraulic regimes (e.g. hydropeaking, compensation water) linked to supplying drinking water, and water for agriculture and hydro-electricity production (Bain et al., 1988; Allan, 1995; Vehanen et al., 2000; Poff et al., 2010; García et al., 2011). The responses of fish populations vary as a function of the intensity of the disturbances caused by these alterations, ranging from extinction (Bunn & Arthington, 2002), to rarefaction (Brenden et al., 2006; Scruton et al., 2008) or to adaptation by drawing advantage from the anthropic constraints applied (Cooke et al., 2004). It has therefore become essential to obtain information on the ecological responses of fish to disturbances of anthropic origin so as to better evaluate the effects of these disturbances on hydrosystems, especially by taking into account simultaneously flow rate and temperature as has been recommended for optimising management decisions (Olden & Naiman, 2010).

In fish, the ecological responses that can be observed following natural or artificial modifications of the environment are behavioural responses, i.e. retroactive responses of individuals (Slobodkin & Rappoport, 1974; Scott & Sloman, 2004). Possible behavioural responses include adaptations of space-use strategies that can be implemented through time in order to optimise the survival of individuals in disturbed environments (Brenden et al., 2006; Lapointe et al., 2010). Behavioural adaptations can be manifested by modifications of movement and/or habitat use, that can be observed by studying individual movement (Gowan

49 & Fausch, 1996; Albanese et al., 2004, Brenden et al., 2006; Thompson et al., 2011).
50 Understanding the strategies implemented by fish through time after prolonged contact with
51 one or more environmental disturbances is thus a means of understanding the fate of
52 populations in disturbed systems.
53
54 A large number of studies on the effect of fragmenting rivers on fish migrations (i.e. at
55 large spatial scale) have been performed over the last decade (Geeraerts et al., 2007; Ovidio &
56 Philippart, 2008; Fullerton et al., 2010). Far less work has been focused on the effect of
57 alterations of hydrology (e.g. hydropeaking) and heat (e.g. discharge of warmed water) on the
58 daily fish movements (i.e. at microhabitat scale). Existing works have mainly focused on
59 Salmonidae (Vehanen et al., 2000; Murchie & Smokorowski, 2004; Flodmark et al., 2006;
60 Scruton et al., 2008; Breau et al., 2011) though little on Cyprinidae (Brenden et al., 2006;
61 Murchie et al., 2008), in spite of the importance of the latter in the fish fauna of major
62 European rivers (with more than 2000 species of Cyprinidae in the world including nearly 130
63 species in Europe, Bruslé & Quignard, 2001). Among the twenty species of Cyprinidae living
64 in the Upper-Rhone River (France's largest river in terms of flow rate at the estuary), chub
65 (*Squalius cephalus*) and barbel (*Barbus barbus*) are representative of the river as they have
66 been present in large number for many years (Daufresne et al., 2003). In parallel with these
67 two Cyprinidae, the allochthonous species wels catfish (Silurus glanis, Siluridae) is an
68 interesting species as it is susceptible to benefit from the disturbances recorded (Copp et al.,
69 2009). The invasive nature of this species and the proven success of its introduction (Poulet et
70 al., 2011) make it necessary to understand how it responds to variations of the environment in
71 order to identify initial elements regarding its capacities to persist in changing environments.
72 These three species of fish are, moreover, complementary as they display very different
73 ecological behaviours, leading to the assumption of contrasting responses to environmental

74 disturbance: the chub is an oxyphilic and rheophilic species (Bruslé & Quignard, 2001); the
75 barbel is a rheophilic and thermopholic species (Baras, 1992; Britton & Pegg, 2011) and wels
76 catfish is a thermophilic species of slow flowing rivers (Proteau et al., 2008). Flows of the
77 Rhone are influenced by the river water development and its watershed. Daily changes in flow
78 can result in significant oscillations of depths and velocities, especially in the sections on
79 natural slope located between two dams. In parallel to the hydro-electric development, several
80 thermal power plants cooling with river waters reject warm water directly into the river. The
81 Rhône has locally large variations in hydraulic and thermal conditions (Olivier et al., 2009),
82 and the study of behavioural responses of these three representative species therefore allows
83 understanding the initial adaptive mechanisms potentially deployed by fish in major disturbed
84 aquatic systems.
85
86 One of the reasons that few studies have been performed on the daily movements of fish
87 in response to modifications of the physical environment is that these modifications can be
88 considerable and frequent in the daily cycle (Bain et al., 1988; Thompson et al., 2011) and
89 that it is necessary to perform detailed behavioural studies at scales of observation adapted to
90 the spatial and temporal variations of the disturbances (i.e. the micro habitat). Acoustic
91 telemetry conducted with fixed station receivers is one possible technical solution as it can be
92 used to obtain precise and frequent position data satisfying these imperatives (Cooke et al.,
93 2005; Bergé et al., submitted). However, these systems are particularly sensitive to flow
94 conditions (Juell & Westerberg, 1993; Kell et al., 1994) which makes their deployment in
95 large rivers a genuine challenge.
96 Our acoustic telemetry system (developed by HTI, Hydroacoustic Technology Inc.,
97 Seattle, Wash.), with an accuracy consistent with a study of fish movements in a large river
98 (Bergé et al., submitted), was deployed in the River Rhone in an ideal working area (study site

of Bugey, France) for studying the daily behaviour of fish subject to fast and significant changes in hydrology and temperature, since it is located downstream of the main dams on the Upper Rhone and adjacent to a nuclear power plant that discharges heated water downstream of the installations (Roger et al., 2010). This telemetry system allowed 2-dimensional recording of the movement of acoustic signals with a signal detection probability of 44% in the channel and a positioning error of less than 10 m (Bergé et al., submitted) for a signal pulse rate of about three seconds.

The aim of this study was to analyse the use of habitats via the spatial distribution and individual movements of three species of fish in the French Upper-Rhone as a function of the combined influence of temporal variations of flow rate and luminosity, the latter proving to be a natural environmental variable having a strong influence on fish movements (Baras, 1992; Lucas & Batley, 1996). Indeed, as has been demonstrated for certain species, changes in the daily movements of fish were partly related to changes in luminosity (Ovidio et al. 2002) or length of day (Lucas and Batley 1996) with increased movement assumed to result from an increase in predation or avoidance behaviours sometimes (depending on age and/or species) accompanied with a change of habitat (Horky et al. 2008). The fish in our study were studied with a high resolution acoustic telemetry system (HTI Sonar) during hourly environmental combinations of hydrology (rising, falling and stable flow rate hours) and circadian cycle (hours of morning, day, twilight and night). Likewise, we analysed the influence of the spatial heterogeneity of water temperature on this use of habitat by performing a more specific study on the spatial distribution and movements of fish inside and outside the warmed within our study site.

Method

124

125 **Study site**

126

127 The experiment took place from 3 July to 29 September 2009 in a sector of the French
128 Upper- Rhone (45° 47' N; 5° 16' E) located upstream of the confluence with the Ain River in
129 the longest section not bypassed by a canal for hydroelectricity production (Fig. 1). The study
130 site was 1 730 m long and 156 m wide on average (SD=32.4 m; min=113.1 m; max=235.7 m),
131 for a total surface area of 270 273 m² at an average annual flow rate of 473 $m^3.s^{-1}$ in 2009. At
132 this average flow rate, the mean water column velocity was from 0 to 1.7 $m.s^{-1}$ for an average
133 depth of 2.8 m (SD=1.4 m; max=8.7 m).

134 In the framework of a seasonal survey of the fish population of the Bugey site, 32
135 different species had been captured by electric fishing over the last thirty years (Roger et al.,
136 2010). In 2009, the population was mainly dominated (in biomass) by chub, spirlin
137 (*Alburnoides bipunctatus*), wels catfish and barbel.

138 Daily variations of flow rate resulting from hydropeaking at the main dams upstream
139 (Olivier et al., 2009) were observed at our study site (Fig. 2). These variations were recorded
140 every five minutes downstream of the study sector, by using a pressure transducer (YSI Level
141 Scout®, ± 0.05% (manufacturer's data) for a depth less than 3 m and ± 0.10% for a depth over
142 3 m), and averaged per hour. Hydropeaking was observed from the beginning of monitoring
143 (Fig. 2) until 14 September with a flow rate that varied from 180 to 719 $m^3.s^{-1}$, for an average
144 flow rate of 360 $m^3.s^{-1}$ (SD=134 $m^3.s^{-1}$). From 15 September and until the end of monitoring,
145 the frequency and amplitude of the flow rate variations were lower, with flow rates varying
146 from 132 to 390 $m^3.s^{-1}$.

147 The average monthly temperature of the water recorded during the last 30 years upstream
148 of the study site ranged from 3.3°C (interannual average for January) to 23.1°C (August)
149 (Roger et al., 2010). These averages were 2.8°C and 23.6°C in 2009. The Bugey nuclear

150 power plant, located on the right bank of the site, takes in water upstream (~ 100 $m^3.s^{-1}$) to
151 cool the reactors and discharges the heated water (from 8 to 10°C warmer) using two outlets
152 (Fig.1), leading to considerable transversal thermal heterogeneity downstream of these outlets
153 (Capra et al., 2008). For our study, we recorded the water temperature every hour upstream of
154 the site and inside the outlets of warmed water using Minilog sensors (Vemco, Halifax, Nova
155 Scotia, Canada) with a precision of 0.05 °C (manufacturer's data) for temperatures from 0 to
156 20 °C and 0.1°C outside this range. During monitoring, the temperature upstream of the site
157 was between 14.9 to 24.2°C (mean=20.3 °C; SD=2.2 °C), whereas that of the main outlet
158 varied from 20.5 to 33.8°C (mean=29.2 °C; SD=2.3 °C) (Fig. 2). For our study, we localised
159 the heated area situated downstream of the outlets (Fig. 1) by using thermal imaging
160 (Electricité de France data) taken on 22 August 2009 for a flow rate of 465 $m^3.s^{-1}$. The
161 boundary temperature between the heated area and the non heated area allowed tracing the
162 heat diffusion profile of the power plant located on the right bank and measuring on average a
163 length of 1600 m and a width of 40 m. Lastly, during the year (mainly during the summer),
164 "cold drops" can be observed (Poirel et al., 2008), a phenomenon that involves the rising of
165 masses of deep water in Lake Geneva towards its surface. This water then flows into the
166 Rhone and significantly and temporarily lowers the temperature of the river. During
167 monitoring, three cold drops were observed from 6 July and 12 September (Fig. 2), with a
168 maximum fall of 4.9°C in 6 days, observed during the first event.
169
170 **Tagging, fish monitoring and the telemetry system used**
171
172 In June 2009, following the reproduction period of the species studied, an initial total of
173 94 fish belonging to 8 species were captured by electric fishing and net fishing over the entire
174 site, and placed in stabilisation tanks for a minimum period of one hour. By using the

technique described by Ovidio et al. (2009), we implanted acoustic tags in the intra peritoneal cavity of the fish. The fish were anaesthetised with a solution of AQUI-S® (Aqui-S, NZ Ltd.) at 0.08 $ml.l^{-1}$ and we injected an antibiotic (Marbocyl 2%) in the dorsal muscle to reduce risks of post operative infection. The weight of the tags used (frequency of 307KHz; transmission power level of 155 dB over 1 µPa at a distance of 1 m, Hydroacoustic Technology Inc., Seattle, Wash.) ranged from 0.65 to 24 g and care was taken that they did not exceed 2 % of the fishes' weight (Brown et al., 1999). The duration of tag emission varies from 20 days to 3 years, depending on (1) the sizes of the tags and (2) their emission frequency, which ranged from 2995 to 3884 ms for the 94 individuals. One hour following the surgical intervention, the fish were released at precisely their point of capture, after having taken care to verify that they had regained equilibrium.

In our experiment, we tracked the fish in two dimensions only (i.e. plane) since the low average depth of the river did not permit vertical localisation. The fish were monitored by using 28 fixed hydrophones (Hydroacoustic Technology Inc., Seattle, Wash.) installed at predefined positions chosen to optimise the tracking into the entire study site (Fig. 1). The installation procedure of the hydrophones in the river has been described by Bergé et al. (submitted) who analysed the accuracy of the system under the same listening conditions as the present study. The accuracy of the system varied in the Bugey site and depended on: (1) the localisation of the tag in relation to the positions of the hydrophones; (2) the configuration of the hydrophones used to triangulate the tag; (3) and the calibration of the two proprietary software using the acoustic signals picked up by the hydrophones to locate the tags. Using the best software calibration identified by Bergé et al. (submitted), the positioning error was on average of 4 m in the channel and less than 10 m along the banks, and the probability of emission detection varied from 0 to 44% as a function of the hydrophones configurations. The

199 signals emitted at the banks and in the areas further up and downstream of the study site were
200 detected with the worst accuracy.
201
202 **Hourly discretization and environmental combinations**
203
204 In order to define position and movement statistics over comparable periods, the fish
205 position record was divided into monitoring hours from midnight 3 July to midnight 29
206 September, i.e. 2136 monitoring hours. Each monitoring hour was characterised by an
207 environmental combination of a circadian phase and a flow rate phase. The two monitoring
208 hours giving framing times of sunrise and sunset were identified as morning and twilight
209 phases. The hours of day and night corresponded to the hours recorded between morning and
210 twilight phases. A circadian phase was identified for each monitoring period: morning (M,
211 8.5% of monitoring hours), day (D, 55.0%), twilight (T, 8.6%) and night (N, 27.8 %).
212 Analysis of the frequency distribution of flow rate variations over time, not described here,
213 highlighted that a threshold of change of 10 $m^3.s^{-1}.h^{-1}$ allowed discriminating the phases of
214 rising and falling flow rate (Fig. 2). Thus for every monitoring hour, identifying variations of
215 flow rates lower or higher than 10 $m^3.s^{-1}$ made it possible to classify the hours into three
216 categories of flow rate: static (S, 45.5% of monitoring hours), rising (R, 30.2 %) and falling
217 (F, 24.3 %). Therefore we attributed one of twelve categories of luminosity/flow rate (e.g. T/R
218 for twilight/rising) to each monitoring hour.
219
220 **Filtering positioning data**
221
222 Given the possible positioning errors identified by Bergé et al. (submitted), in this study
223 care was taken not to consider movements of less than 10 m as real movements. Thus for each

individual, a position recorded less than 10 metres away from the previous position was brought back to the previous position.

For each individual, only the monitoring hours that contained a sufficient quantity of positions were used in the analyses to limit the effect of lack of data on behaviour measurement. We divided each monitoring hour into 12 windows of 5 min and we determined the number of positions recorded in each window. The monitoring hours having more than 5 windows without positions recorded (i.e. > 40% lack of information) were not used for the analyses. This threshold of 40% stemmed from an analysis of data scarcity (not detailed here) that consisted in simulating, in the hours without missing windows, how a random reduction of the number of windows with positions modified the estimation of the total hourly distance travelled by individuals. The simulation indicated that the threshold of 40% of lack of information corresponded on average to an estimation of the total distance less than 30%.

Analysis of the spatial distribution of individuals

In order to describe the spatial distribution of each tagged individual, we discretized the study sector into 20 m sided squares (twice the maximal inaccuracy of the localisation, according to Bergé et al., submitted). The percentage of use of each square was therefore defined for each individual as the percentage of distinct hours during which the individual used the square. We considered the squares presenting percentages of use > 20 % as preferred squares and drew up a map of preferred squares for each environmental combination. Between pairs of environmental combinations (each pair corresponded to two distinct phases of flow rate or two distinct circadian phases), the similarity (S) of the preferred squares was defined by the ratio between the number of identical preferred squares and the maximum number of preferred squares observed in the two maps. This index varied between 0 (spatially

249 distinct preferential squares) and 1 (similar preferential squares). Since this index of similarity
250 is dependent on the quantity of information recorded in the different combinations, only the
251 data of the fish presenting a large number of positions (> 1200 a day) and sufficiently long
252 observation (> 15 days) to cover a maximum number of combinations were used. For each
253 species and each pair of environmental combinations considered, the values of S were
254 averaged between individuals to identify the environmental combinations linked to the most
255 different distributions of individuals.

256 To describe the influence of warming on the spatial distribution of individuals, we
257 classified each monitoring hour of each individual as warmed hour (every position of the hour
258 localised in the heat diffusion profile), non-warmed (every position of the hour localised
259 outside the heat diffusion profile) or alternative (the positions of the hour were observed in the
260 two thermal areas). The proportion of hours spent in each thermal area was then calculated
261 and detailed for each phase of each environmental variable. Chi 2 tests for homogeneity (with
262 a threshold of 0.05%) were performed to know whether the proportions spent in each thermal
263 area differed between the environmental combinations.

264

265 **Analysis of individual movements**

266

267 For each individual and each monitoring hour, we calculated three movement indexes: (1)
268 total distance (Td in $m.h^{-1}$) corresponding to the sum of distances between successive
269 positions recorded in the hour, (2) longitudinal distance (Ld, in $m.h^{-1}$) corresponding to the
270 upstream-downstream distance calculated between the first and last position recorded in the
271 hour and (3) the intensity of spatial use (U, in $m^{-1}.h^{-1}$) estimated with the ratio Td over the
272 surface area used during the hour. The index Ld was used to inform upstream or downstream
273 direction taken by the fish between the beginning and the end of the monitoring hour, but did

not allow us to detail this longitudinal movement during the hours (round trip for example). To calculate the surface area used during one hour by a fish and used to calculate U, the study site was divided into a grid of squares of 1 m². The surface area used by the fish corresponded to the number of distinct squares crossed during the hour. For each species and each movement index, Kruskal-Wallis non parametric tests were used to detect differences between environmental combinations; then the Steel-Dwass *post hoc* tests (S-D test, Siegel & Castellan, 1988) to identify couples of different environmental combinations.

The influence of heating on movement statistics was also studied by using non parametric tests (Mann Whitney U-test), comparing warmed and non warmed hours.

Results

Telemetric monitoring

Of the 94 individuals fished, 61 were localised during the experiment. Certain species, such as nase (*Chondrostoma nasus*, n=5, Lt between 146 and 482 mm) and perch (*Perca fluviatilis*, n=4, Lt between 134 and 163 mm), were never detected during the experiment. Of the 61 individuals monitored, we used the movements of 23 barbel (Lt between 170 and 592 mm; mean=311; SD=139), 19 chub (Lt between 152 and 486 mm; mean=319; SD=139) and 11 wels catfish (Lt between 267 and 1360 mm; mean=665; SD=35) in this study. The biometric characteristics of these 53 fish are given in Table 1. The effective durations of localisation (Table 1) were shorter for barbel (24.0 d.; SD=30.6 d.) and chub (29.9 d.; SD=22.9 d.) due to the higher number of tags of small size for small individuals. Consequently, wels catfish presented longer localisation durations (48.4 d.; SD=33.5 d.) with four of the 11 individuals localised for more than 90% of the total monitoring period (i.e. > 80 d).

From 3 July to 29 September, 7 729 monitoring hour x individual combinations were analyzed. The hourly gradient of the maximum flow rate observed was 79 $m^3.s^{-1}$ for rising flow rate phases and -62 $m^3.s^{-1}$ for falling flow rate phases. The rising flow rate phases were mainly observed during the day (86% of rising flow rate hours), whereas the falling flow rate phases were mainly observed at night (65% of falling flow rate hours) (Fig. 3). For static hours, we observed a larger number of diurnal hours, which is consistent with the longer diurnal period during summer. Lastly, for the three species confounded, we recorded 1272 hours of monitoring exclusively in the heated area, 5931 hours recorded exclusively in the non heated area and 526 hours with alternation.

Spatial distribution of fish

Of the 53 fish studied, 18 fish (5 barbel; 7 chub; 6 catfish) were located sufficiently often to study the combined influence of the circadian cycle and flow rate on their spatial distribution (individuals with an * in Table 1). Figure 4 shows the maps of percentage of use of each square for the 18 individuals selected and built using all the hours monitored (i.e. all environmental combinations confounded). The three species mainly used habitats located along the banks, with incursions by barbel in the channel. Barbel and chub mainly used the preferential areas located on the left bank (squares with percentage of use > 20% in Fig. 4, n=18 for barbel and n=35 for chub), although barbel frequented several preferential areas (n=3) near the right bank. On the contrary, wels catfish used preferential areas located on the two banks, with a higher quantity for these areas on the right bank (n= 17 for the right bank and n= 8 fort the left bank).

For barbel, the median of similarities was 0.40 (mean=0.39; SD=0.16) (Table 2) for a minimal value of 0.13 (comparison M/R vs. T/R) and a maximum value of 0.81 (comparison N/S vs. N/F). For chub, the median of similarities was 0.29 (mean=0.30; SD=0.15) (Table 2) for a minimal value of 0.05 (comparison N/R vs. N/F; an example is given in Fig. 5.A) and a maximal value of 0.61 (comparison D/S vs. D/F). Lastly, for wels catfish, the median of similarities was 0.32 (mean=0.32; SD=0.14) (Table 2) for a minimal value of 0.06 (comparison D/R vs. N/R) and a maximal value of 0.60 (comparison D/S vs. D/R, an example is given in Fig. 5.C).

Within the comparisons of environmental combinations belonging to the same circadian phase that differed only regarding their flow rate phases (comparisons framed in black, Table 2), the combinations of morning and day differed little from each other as their values of similarity were higher than the median of the similarities calculated by species. On the contrary, the comparisons of combinations of variables that differed most (S < than the median of similarities) were observed in twilight for the three species, but only when we compared the phases of stable and rising flow rate. Catfish presented a low S value (S=0.24) when comparing the morning combinations of rising and falling flow rates, whereas chub used different preferential areas at night as a function of the three phases of flow rate (S<0.25).

Within comparisons of environmental combinations belonging to the same phase of flow rate and which differed only regarding their circadian cycles (comparisons framed in grey, Table 2), we observed that the combinations of flow stability with morning and day differed very little from each other (S > than the median of similarities) for the three species. During the rising flow rate phases, barbel and chub were observed with high values of similarity for a majority of circadian phases, whereas catfish presented the lowest values of similarity whatever the circadian phase. Lastly, during falls in flow rate, we observed a significant effect

of circadian phase on the similarity between environmental combinations since only one comparison (M/F vs. N/F) presented an S value higher than the median of similarities.

Concerning the spatial distribution of fish as a function of the heat diffusion profile, barbel stayed in the warmed area 8% of time (i.e. of selected hours), 87% of time in non warmed areas and alternated between the two areas for 5% of time (Fig. 6). The presence of barbel in the heat diffusion profile was not linked to certain circadian or flow rate phases (Fig. 7) as we did not observe any significant difference in the distributions of environmental phases in the different types of hours (Chi2 homogeneity test, $p > 0.05$).

Chub stayed 4% of time in the warmed area, 92% of time in the non warmed area and alternated between the two areas for 4% of time (Fig. 6). For this species, use of the warmed area most often occurred at night (Chi2 homogeneity test, $p < 0.01$; Fig. 7) with nearly 10% of hours recorded in the warmed area during nocturnal phases.

Lastly, wels catfish remained 55% in the warmed area, 30% of time in the non warmed area and alternated between the two for 15% of time (Fig. 6). The presence of catfish inside and outside the heat diffusion profile was not explained by circadian or flow rate phases (Fig. 7), since we observed no significant difference in the distributions of environmental phases in the different types of hours (Chi2 homogeneity test, $p > 0.05$).

Fish movements

The total distances (Td) travelled by the barbel are influenced by the environmental combinations recorded during the monitoring (Kruskal-Wallis test, $X^2=48.7$, $df=11$, $p<0.001$). Barbel mainly moved during twilight (two significant S-D tests, medians of Td ~ 190 $m.h^{-1}$, Fig. 8) and to a lesser extant during the morning (a significant S-D test, medians of Td ~ 160

374 $m.h^{-1}$) whereas the smallest movements were recorded during the day and the night (medians
375 of Td ~ 120 $m.h^{-1}$). In the different groups of circadian phases (combinations [M/S, M/R,
376 M/F]; etc.), we did not observe any effect of flow rate phase since there was no significant
377 pair-wise test. This result was the same for the different groups of flow rate phases ([M/S,
378 D/S, T/S, N/S]; etc.). Regarding indexes U and Ld, the distributions of these indexes did not
379 differ from the others as a function of the different environmental combinations (Kruskal-
380 Wallis test, X^2=18.9, df=11, p>0.05 for index U and X^2=9.30, df=11, p>0.05 for index Ld).
381 The Td and U movement indexes determined for chub were influenced by environmental
382 combinations (Kruskal-Wallis test, X^2=453.0, df=11, p<0.001 for Td and X^2=164.0, df=11,
383 p<0.001 for U). Chub moved least at night (S-D tests, $p < 0.05$, medians of Td between 20
384 and 120 $m.h^{-1}$, Fig. 8) and more during the morning and during twilight with medians of Td >
385 200 $m.h^{-1}$. In the different groups of circadian phases, no effect of flow rate phase was
386 observed for nocturnal phases when the N/F combination was lower (S-D test, $p < 0.05$) by
387 about 100 m in comparison to the combination N/S. Chub used the area less intensely (low U)
388 during nocturnal phases of falling flow rate (combination N/F, median of $U < 0.8$ $m^{-1}.h^{-1}$),
389 whereas the diurnal and morning phases of rising flow rate (M/R and D/R) presented the
390 highest U values (S-D tests, $p < 0.05$, medians of $U \sim 1$ $m^{-1}.h^{-1}$). In the different groups of
391 circadian cycles, we observed that chub used the space more during rising flow rates in the
392 morning (S-D test, $p < 0.05$). Lastly, no trend of movement upstream or downstream could be
393 observed in this species between the different environmental combinations (Kruskal-Wallis
394 test, , X^2=10.9, df=11, p>0.05).
395 Environmental combinations influenced distributions of three movement indexes for the
396 wels catfish studied (Kruskal-Wallis test, X^2=279.4, df=11, p<0.001 for Td; X^2=63.6, df=11,
397 p<0.001 for U et X^2=113.5, df=11, p<0.001 for Ld). Catfish moved less during the day (S-D
398 tests, $p < 0.05$, medians < 50 $m.h^{-1}$, Fig. 8) in comparison with combinations of morning

399 (M/S, M/F), day (T/S and T/F) and night (N/S, N/R and N/F). The combination N/R presented
400 the highest Td distribution (median > 200 $m.h^{-1}$), but it was not different from the other
401 nocturnal distributions (S-D tests tests, $p < 0.05$). The distribution of U was lowest during the
402 day for combinations D/S and D/R. In the different groups of circadian phases, no effect of
403 flow rate was observed for these two indexes (S-D tests, $p > 0.05$). Catfish moved upstream
404 during twilight (Ld max ~ + 160 $m.h^{-1}$), whereas movements downstream were observed in
405 the morning and at night (Ld max ~ -80 $m.h^{-1}$). As with the other movement indexes, no effect
406 of flow rate phase was observed in the groups of circadian cycles (S-D test, $p>0.05$).
407
408 Barbel and chub moved less in the warmed area than in the non warmed area (Mann
409 Whitney U-tests, $p<0.05$; Fig. 9). When they are present in the warmed area, the Td values
410 fell by about 150 $m.h^{-1}$ for barbel and by about 180 $m.h^{-1}$ for chub and these two species use
411 less intensely space with medians of U of around 0 $m^{-1}.h^{-1}$ for barbel and 0.7 $m^{-1}.h^{-1}$ for chub.
412 Inversely, wels catfish moved significantly more in the warmed area (Mann Whitney U-test,
413 $p<0.05$) with a higher median value of Td of about 70 $m.h^{-1}$. This species used the warmed
414 area significantly more intensely than the non warmed area with a higher median value of U
415 of 0.3 $m^{-1}.h^{-1}$. Lastly, for the three species, the presence or not of fish in the warmed area had
416 no significant effect on longitudinal movements, although a greater dispersion of Ld values
417 was observed for movements occurring in the non warmed area.
418
419 ## Discussion
420
421 The acoustic telemetry system deployed in the Rhone next to the Bugey nuclear power
422 plant allowed monitoring the movement of 53 fish for 89 days during summer 2009. The
423 behavioural database obtained was used to describe the strategies of habitat use and the

424 movement of fish in response to combined variations of flow rate and luminosity, and to the
425 spatial heterogeneity of water temperature due to two outlets of heated water. The results
426 obtained suggest that these strategies are highly dependent (1) on luminosity which influences
427 rhythms of activity, as well as on (2) the heat distribution profile which influences spatial
428 distribution of the fish but also (3) that of the species studied.

429 Given the positioning error (from 4 to 10 m) estimated for the HTI system deployed in the
430 Rhone at Bugey (Bergé et al., submitted), the movements quantified during this study are
431 considered as being very close to the movements really made by the fish and this accuracy
432 contributes to increasing the veracity of the behavioural results highlighted in this study.
433 However, an average probability of detection of about 44% involves spatial and temporal
434 discontinuity in the monitoring that supposes an absence of information at certain times
435 during the monitoring and/or for certain places in the study site. Therefore the movements of
436 fish during certain environmental combinations (for example D/R) and in certain areas of the
437 study sector (area downstream of the main outlet and the water intake) were under-represented
438 or absent from our dataset, leading to the omission in our results of certain behavioural
439 responses related to these areas and environmental combinations. The distributions of
440 movement indexes suggest considerable inter-individual variability for the three species,
441 particularly when focusing on the space-use index (U). However, these distributions permit
442 characterising specific patterns of activity as a function of environmental combinations, which
443 justifies the presentation of the results by species chosen in this study. Lastly, regarding the
444 use of monitoring hours with less than 40% missing information, we consider that the
445 degradation they generate (e.g. ~30 % decrease on total distance estimated) has a negligible
446 effect on our results given the differences in movement indices observed between the different
447 environmental combinations.
448

449 The three species studied presented marked behavioural responses, determined by
450 photoperiod. In barbel, the pattern of bimodal movement observed in the morning and mainly
451 in twilight has already been reported in the literature and is preferentially observed in summer
452 (Baras & Cherry, 1990; Baras, 1992), whereas unimodal diurnal activity has been reported in
453 winter (Lucas & Batley, 1996). These twilight peaks of activity can mostly be explained by
454 feeding behaviour in this species (Baras & Cherry, 1990). Therefore, in agreement with the
455 results obtained by other studies, the movements observed during phases of changing
456 luminosity would allow barbel to gain access to different habitats to ensure the possible
457 performance of vital functions: (i) mainly use at twilight, and secondly at night, of spatially
458 distinct feeding habitats in our study, and (ii) diurnal use of resting habitats (shorter distances
459 travelled) initiated from the onset of morning (Baras & Cherry, 1990; Baras, 1992; Baras &
460 Philippart, 1993). The chub studied in this experiment were mostly diurnal, with activity
461 starting at the beginning of the morning and ending at the end of twilight (long distances
462 travelled for these three phases). This activity can be explained by feeding behaviour
463 dominated by sight-oriented predation with the fish seeking drifting insects among other
464 things, by preferential positioning along river banks (Le Louarn et al., 1997), as illustrated by
465 our spatial distribution maps (Fig. 4). The habitats used in the morning and during the day
466 were the same (high similarity whatever the flow rate phase), but very different from those
467 used in twilight (low similarity), suggesting a spatial dispersion of chub in preferential areas
468 in the Bugey site during the day. Chub also moved less at night (and within small surface
469 areas) using habitats different from those used during the three other circadian phases. This
470 lower activity, in contrast to what was observed during the day, can be explained by resting
471 behaviour or behaviour of avoidance of possible predation by catfish, which were mostly
472 nocturnal at the Bugey site. Indeed, during our study catfish exhibited nocturnal activity with
473 diurnal resting, a pattern that was also observed in spring in a Spanish reservoir by Carol et al.

474 (2007). This rhythm of nocturnal activity therefore appears to persist in summer in the Bugey
475 site. More precisely, the activity of catfish intensifies in twilight to reach its maximum at
476 night where the habitats used are very spatially different from those used in the day (whatever
477 the flow rate phase). Diurnal rest is explained by the fact that this species is photophobic
478 whereas nocturnal activity can be attributed to predatory behaviour in adults which profit from
479 low light levels to surprise their prey (Proteau et al., 2008). In this context, the movements
480 upstream observed in twilight and returns downstream observed in the morning lead to
481 surmising that activity is dependent on the nocturnal activity phase, allowing catfish to reach
482 feeding habitats during periods of falling luminosity, while they return to resting habitats
483 when luminosity increases.
484
485 In addition to the influence of luminosity, strong spatial segregation was observed in these
486 three species since barbel and chub mostly used the non warmed left bank, whereas the wels
487 catfish were more concentrated on the right bank (Fig. 4). For barbel, this result agrees with
488 the conclusions formulated by Leynaud & Allardi (1974) who showed that artificial summer
489 heating by the thermal power plant of Montereau (France) did not appear to suit this species.
490 On the contrary, the observations made in our study for chub run counter to certain previous
491 results that showed that this species (no information on the age of individuals) showed a
492 preference for the warmed water of power plants, as with the example of the Vistula site
493 where this species is considered as very eurythermal (Epler & Biniarz, 1973). Avoidance by
494 barbel and chub of the warmed bank can be explained by the temperature of the water
495 downstream of the two discharges of warm water, as it is higher than the optimal thermal
496 range of these species: from 10 to 24°C with a maximum tolerated temperature of 32°C for
497 barbel and from 14 and 24°C with a maximum tolerated temperature of 30°C for chub (Tissot
498 & Souchon, 2010). Contrary to the Cyprinidae, wels catfish mainly used the warmed area

499 with > 50% of monitoring hours recorded in the heat distribution profile. The rates of
500 movement and spatial use in the warmed area were higher than those recorded outside the
501 profile for this species, leading to the assumption that specific adaptation allows wels catfish
502 to exploit the warmed area more efficiently. This positive relation between water temperature
503 and the rate of movement of catfish has already been indicated by Slavik et al. (2007) who
504 presented movements of catfish multiplied by a factor > 1000 from 0 to 28 °C. In the same
505 way as for Cyprinidae, preferential use of the warmed bank by wels catfish is consistent with
506 the optimal thermal range of this species which is from 12 to 28°C, and above all with the
507 maximum temperature tolerated, i.e. ~ 33°C for an acclimatisation temperature at 20°C
508 (Tissot & Souchon, 2010). Lastly, the quantity of hours when wels catfish were present
509 outside the warmed area (~ 30 %) also underlines the capacity of this species to use varied
510 thermal areas, making it a species particularly well adapted to thermally disturbed/contrasted
511 environments.
512 Besides the thermal variable, habitat availability can explain the spatial segregation
513 observed in these three species, since the right bank of the Bugey site presents slower flow
514 velocities than on the left bank (< 0.5 m.s-1, Bergé et al., submitted) and is without doubt less
515 appreciated by barbel and chub, which are two rheophilic species (Pouilly & Souchon, 1994;
516 Le Louarn & Baglinière, 1997). Likewise, wels catfish is a calm water species (Proteau et al.,
517 2008) that prefers slower flow velocities, which explains its preference for the right bank
518 where flow speeds are lower.
519
520 Barbel and wels catfish presented patterns of activity independent of hydrology regardless
521 of phases of luminosity. Similar conclusions have been formulated by certain authors on the
522 movements of barbel studied in summer in less impacted rivers smaller than the Rhone (Baras
523 & Philippart, 1989; Baras & Cherry, 1990). Conversely, Slavik et al. (2007) highlighted a

524 positive relation between the rate of movement of wels catfish and the flow rate value. In
525 chub, the combined effect of circadian phase and flow rate was only observed during
526 nocturnal phases with falling flow rate with a reduction of the distances travelled and of the
527 intensity of spatial use. The effect of flow rate was therefore only recorded during the
528 supposed rest phases of this species, which is perhaps less able to move to avoid the effect of
529 the hydraulic stress. Moreover, during falls in flow rate, the reduction of the usable wetted
530 surface area (especially since the lowest flow rates were mostly observed at night) likely
531 reduces the movement of chub which are obliged to use the areas that always remain under
532 water, potentially less interesting than the bank areas in terms of abiotic characteristics
533 (depth/velocity) and for shelter against predation.

534 For these three species these results therefore lead to the assumption that the hydrological
535 variations of the site of Bugey may have altered the habitat use of the species but apparently
536 did not affect the rhythms of activity of the fish studied. This result can be explained partially
537 by the physical characteristics of the habitats used, which were mainly bank habitats with
538 current velocities (from 0 to 0.6 $m.s^{-1}$) and depths (from 0 to 2 m) subject to little variation in
539 the range of flow rate observed. The substrate of the banks at Bugey is also coarser (Bergé et
540 al., submitted) and thus liable to provide shelter during phases of rising flow rate, as well as
541 areas not subject to flow rate fluctuations (given the minimum flow rate value ~ 130 $m^3.s^{-1}$
542 recorded during the experiment) that allow fish to move and use functional habitats stayed
543 under water whatever the changes in hydraulic regime, even if their size and number are
544 substantially reduced under low flow rates.

545 The low sensitivity of movement indices to hydrology observed for adult barbel and chub
546 (all aged at least 4 years) in our study can also be partially explained by specific swimming
547 capacity that endows these two rheophilic species with the possibility of tolerating high flow
548 velocities (> 0.5 $m.s^{-1}$)(Pouilly & Souchon, 1994; Le Louarn & Baglinière, 1997; Lamouroux

549 et al., 1999; Bruslé & Quignard, 2001). This hypothesis therefore raises the question of the
550 influence of flow rate variations on fish at younger stages (0+ individuals) that show a
551 preference for the slow running and shallow habitats of the banks (Watkins et al., 1997;
552 Schiemer et al., 2001) which provide them with shelter from strong flow velocities (Copp,
553 1992) that may have a significant energy cost on this stage of life (Rosenfeld & Boss, 2001).
554 The hydrological variations of the Rhone observed at Bugey, mainly during phases of rising
555 flow rate, involve a restriction in the number of preferential habitats available for the fish of
556 this age category, which could in turn lead to them making fewer movements in our study site
557 or to be absent from this river reach.
558
559 In conclusion, the 53 individuals studied here exhibited movements strongly linked to
560 innate biological rhythms related to natural variations of luminosity. Barbels are more active
561 during phases of changing luminosity, whereas diurnal chub and nocturnal wels catfish
562 exhibit strongly contrasting patterns of activity.
563 Flow rate, which was seen to be highly variable and assumed to be restrictive in our study,
564 was the only environmental variable with little effect on the habitat use and movement of the
565 individuals studied. It therefore appears that these three species, at adult stage, are relatively
566 tolerant to the hydrological disturbances observed at Bugey, which explains in part why they
567 are still present (at this stage of life) at this site in spite of the large number of developments
568 on the river. It is possible that the species have adapted their habitat use by often avoiding
569 areas with strong hydraulic changes. Tolerance to hydraulic disturbances can be explained by,
570 among other things, better physiological resistance (swimming capacity and eurythermal
571 level) at the adult stage of these species (Mateus et al., 2008; Tissot and Souchon, 2010), and
572 also by the characteristics of bank habitats subject to substantial use by the fish during our
573 study.

574 Regarding thermal variability, it leads to clear spatial segregation between the two
575 Cyprinidae and wels catfish, with barbel and chub avoiding the warmed area, whereas wels
576 catfish is strongly attracted by it. This segregation can be explained by specific physiological
577 affinities and also by the availability of preferential habitats. The spatial segregation thus
578 observed could be responsible for a significant reduction of available habitat, liable to deprive
579 fish (especially barbel and chub) of activity areas. Lastly, the high tolerance of wels catfish to
580 water temperature, their tolerance to flow rate variations, and their daily activity focused on
581 the rest period of other species, makes this species well-adapted to disturbed sites and inclined
582 to exploit habitat resources with greater efficiency than the other two species studied.
583

584 ## Acknowledgment

585

586 The authors thank the RMC Water Agency, Electricity de France (EDF-DTG), the
587 European Union/FEDER, the General Direction of Irstea and the Aquitaine region for their
588 financial support; and the Nuclear Power Plant of Bugey (EDF) for their collaboration and
589 assistance during the experiment. We gratefully acknowledge HTI engineers (Tracey Steig,
590 Patrick Nealson, David Ouellette & Samuel Johnston) for their valuable assistance in the
591 installation and adjustment of the telemetry system, and the processing of acoustic data; and
592 Marie-Claire Bouillon for the processing of hydrodynamics modeling. Specific thanks to
593 Georges Carrel and Eric Sauquet for their comments and assistance. Finally, we wish to thank
594 Roger Pascal, Raphael Mons & Olivier Croze for field work and the numerous trainees who
595 participated in various stages of experimentation.

596

597 ## References

598

599 Albanese, B., P. L. Angermeier & S. Dorai-Raj, 2004. Ecological correlates of fish movement
600 in a network of Virginia streams. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 61:
601 857-869.

602 Allan, J. D., 1995, Stream ecology: structure and function of running waters. Springer, First
603 Edition, 400 pp.

604 Bain, M. B., J. T. Finn & H. E. Booke, 1988. Streamflow regulation and fish community
605 structure. Ecology 69: 382-392.

606 Baras, E. & J. C. Philippart, 1989. Application du radio-pistage à l'étude éco-éthologique du
607 barbeau fluviatile (*Barbus barbus*) : problèmes, stratégies et premiers résultats. Cahiers
608 d'Ethologie Appliquée 9: 467-494.

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

612 Baras, E., 1992. Contribution à l'étude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez
613 un poisson téléostéen dulcicole, le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). Étude par
614 radiopistage, pêche à l'électricité et observation directe. Liège: 214.

615 Baras, E. & J. C. Philippart, 1993. Habitat requirements in cyprinid assemblages: keypoints
616 and recommendations. In FAO/CEPCI (eds), Effects of physical modifications of the
617 aquatic habitat on fish populations. Lyon, September 27-29, 1993.

618 Bergé, J., C. Capra, H. Pella, T. W. Steig, M. Ovidio, E. Bultel & N. Lamouroux. Accuracy of
619 a hydro acoustic telemetry system in a large fast-flowing river: intrinsic and
620 environmental determinants. Submitted.

621 Breau, C., R. A. Cunjak & S. J. Peake, 2011. Behaviour during elevated water temperatures:
622 Can physiology explain movement of juvenile Atlantic salmon to cool water? Journal of
623 Animal Ecology 80: 844–853.

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

627 Britton, J. R. & J. Pegg, 2011. Ecology of European Barbel *Barbus Barbus*: Implications for
628 River, Fishery, and Conservation Management. Reviews in Fisheries Science 19: 321-330.

629 Brown, R. S., S. J. Cooke, W. G. Anderson & R. S. McKinley, 1999. Evidence to challenge
630 the '2% rule' for biotelemetry. North American Journal of Fisheries Management 19: 867-
631 871.

632 Bruslé, J. & J. P. Quignard, 2001, Biologie des poissons d'eau douce européens. Technique &
633 documentation, Paris, 625 pp.

634 Bunn, S. E. & A. H. Arthington, 2002. Basic principles and ecological consequences of
635 altered flow regimes for aquatic biodiversity. Environmental Management 30: 492-507.

636 Capra, H., H. Pella & E. Oriol, 2008. Records from the water temperature of the Rhône river
637 in the summer of 2008. Rapport Cemagref/EDF.

638 Carol, J., L. Zamora & E. Garcia-Berthou, 2007. Preliminary telemetry data on the movement
639 patterns and habitat use of European catfish (*Silurus glanis*) in a reservoir of the River
640 Ebro, Spain. Ecology of Freshwater Fish 16: 450-456.

641 Contador, J. F. L., 2005. Adaptive management, monitoring, and the ecological sustainability
642 of a thermal-polluted water ecosystem: A case in SW Spain. Environmental Monitoring
643 and Assessment 104: 19-35.

644 Cooke, S. J. & J. F. Schreer, 2003. Environmental monitoring using physiological telemetry -
645 A case study examining common carp responses to thermal pollution in a coal-fired
646 generating station effluent. Water Air and Soil Pollution 142: 113-136.

647 Cooke, S. J., C. M. Bunt & J. F. Schreer, 2004. Understanding fish behavior, distribution, and
648 survival in thermal effluents using fixed telemetry arrays: a case study of smallmouth bass
649 in a discharge canal during winter. Environmental Management 33: 140-150.

650 Cooke, S. J., G. H. Niezgoda, K. C. Hanson, C. D. Suski, F. J. S. Phelan, R. Tinline & D. P.
651 Philipp, 2005. Use of CDMA acoustic telemetry to document 3-D positions of fish:
652 Relevance to the design and monitoring of aquatic protected areas. Marine Technology
653 Society Journal 39: 31-41.

654 Copp, G., 1992. Comparative microhabitat use of cyprinid larvae and juveniles in a lotic
655 floodplain channel. Environmental Biology of Fishes 33: 181-193.

656 Copp, G. H., J. R. Britton, J. Cucherousset, E. Garcia-Berthou, R. Kirk, E. Peeler & S.
657 Stakenas, 2009. Voracious invader or benign feline? A review of the environmental
658 biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. Fish and
659 Fisheries 10: 252-282.

660 Currie, D. J., 2003. Conservation of endangered species and the patterns and propensities of
661 biodiversity. Comptes Rendus - Biologies 326.

662 Daufresne, M., M. C. Roger, H. Capra, N. Lamouroux, 2003. Long-term changes within the
663 invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: Effects of climatic factors.
664 Global Change Biology 10(1) : 124-140.

665 Dynesius, M. & C. Nilsson, 1994. Fragmentation and flow regulation of river systems in the
666 northern third of the world. Science 266: 753-762.

667 Epler, P. & K. Bieniarz, 1973. Influence of heated discharge waters from the "Skawina"
668 Electric Power Station on the ichtyofauna of the rivers Skawinka and Vistula. Acta
669 Hydrobiologica 15: 331-339.

670 Flodmark, L. E. W., T. Forseth, J. H. L'Abée-Lund & L. A. Vollestad, 2006. Behaviour and
671 growth of juvenile brown trout exposed to fluctuating flow. Ecology of Freshwater Fish
672 15: 57-65.

673 Fullerton, A. H., K. M. Burnett, E. A. Steel, R. L. Flitcroft, G. R. Pess, B. E. Feist, C. E.
674 Torgersen, D. J. Miller & B. L. Sanderson, 2010. Hydrological connectivity for riverine
675 fish: Measurement challenges and research opportunities. Freshwater Biology 55: 2215-
676 2237.

677 García, A., K. Jorde, E. Habit, D. Caamaño & O. Parra, 2011. Downstream environmental
678 effects of dam operations: Changes in habitat quality for native fish species. River
679 Research and Applications 27: 312-327.

680 Geeraerts, C., M. Ovidio, H. Verbiest, D. Buysse, J. Coeck, C. Belpaire & J. C. Philippart,
681 2007. Mobility of individual roach *Rutilus rutilus* (L.) in three weir-fragmented Belgian
682 rivers. Hydrobiologia 582: 143-153.

683 Gowan, C. & K. D. Fausch, 1996. Mobile brook trout in two high-elevation Colorado streams:
684 Re-evaluating the concept of restricted movement. Canadian Journal of Fisheries and
685 Aquatic Sciences 53: 1370-1381.

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

689 Juell, J. E. & H. Westerberg, 1993. An ultrasonic telemetric system for automatic positioning
690 of individual fish used to track Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a sea cage.
691 Aquacultural Engineering 12: 1-18.

692 Kell, L. T., I. C. Russell & M. J. Challis, 1994. Development of a high resolution tracking
693 system for monitoring the movement of migratory fish past obstructions. Proceedings of
694 the IFM 25th annual study course: 269-288.

695 Lamouroux, N., H. Capra, M. Pouilly & Y. Souchon, 1999. Fish habitat preferences in large
696 streams of southern France. Freshwater Biology 42: 673-687.

697 Lapointe, N. W. R., J. T. Thorson & P. L. Angermeier, 2010. Seasonal meso- and
698 microhabitat selection by the northern snakehead (*Channa argus*) in the Potomac river
699 system. Ecology of Freshwater Fish 19: 566-577.

700 Le Louarn, H. & J. Baglinière, L., 1997. Apports et limites du marquage individuel dans la
701 connaissance de l'écobiologie du chevaine (*Leuciscus cephalus*). Bulletin Français de
702 Pêche et de Pisciculture: 557-571.

703 Le Louarn, H., J. L. Baglinière, F. Marchand & J. M. Hamonet, 1997. Caractéristiques
704 biologiques et écologiques du chevaine (*Leuciscus cephalus*) dans quelques rivières de la
705 façade atlantique française. Institut National de la Recherche Agronomique - Bulletin
706 Scientifique et Technique 29: 2-27.

707 Leynaud, G. & J. Allardi, 1974. Incidences d'un rejet thermique en milieu fluvial sur les
708 mouvements des populations ichtyologiques. Bulletin Français de Pisciculture 255 : 41-
709 50.

710 Lucas, M. C. & E. Batley, 1996. Seasonal movements and behaviour of adult barbel *Barbus*
711 *barbus*, a riverine cyprinid fish: implications for river management. Journal of Applied
712 Ecology 33: 1345-1358.

713 Mateus, C. S., B. R. Quintella & P. R. Almeida, 2008. The critical swimming speed of Iberian
714 barbel *Barbus bocagei* in relation to size and sex. Journal of Fish Biology 73: 1783-1789.

715 Murchie, K.J. & K. E. Smokorowski, 2004. Relative activity of brook trout and walleyes in
716 response to flow in a regulated river. North American Journal of Fisheries Management
717 24(3)**:** 1050-1057.

718 Murchie, K. J., K. P. E. Hair, C. E. Pullen, T. D. Redpath, H. R. Stephens & S. J. Cooke,
719 2008. Fish response to modified flow regimes in regulated rivers: Research methods,
720 effects and opportunities. River Research and Applications 24(2):197-217.

721 Olden, J. D. & R. J. Naiman, 2010. Incorporating thermal regimes into environmental flows
722 assessments: Modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity.
723 Freshwater Biology 55: 86-107.

724 Olivier, J.-M., G. Carrel, N. Lamouroux, M.-J. Dole-Olivier, F. Malard, J. P. Bravard & C.
725 Amoros, 2009. The Rhône River Basin. Rivers of Europe. In Tockner, K., C. T. Robinson
726 & U. Uehlinger (eds), Rivers of Europe. London, Academic Press: 247-295.

727 Ovidio, M., E. Baras, D. Goffaux, F. Giroux & J. C. Philippart, 2002. Seasonal variations of
728 activity pattern of brown trout (*Salmo trutta*) in a small stream, as determined by radio-
729 telemetry. Hydrobiologia 470: 195-202.

730 Ovidio, M. & J. C. Philippart, 2008. Movement patterns and spawning activity of individual
731 nase *Chondrostoma nasus* (L.) in flow-regulated and weir-fragmented rivers. Journal of
732 Applied Ichthyology 24: 256-262.

733 Ovidio, M., A. Detaille, C. Bontinck & J. C. Philippart, 2009. Movement behaviour of the
734 small benthic Rhine sculpin *Cottus rhenanus* (Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005) as
735 revealed by radio-telemetry and pit-tagging. Hydrobiologia: 1-10.

736 Poff, N. L. & J. K. H. Zimmerman, 2010. Ecological responses to altered flow regimes: A
737 literature review to inform the science and management of environmental flows.
738 Freshwater Biology 55: 194-205.

739 Poirel, A., F. Lauters & B. Desaint, 2008. 1977-2006 : Trente années de mesures des
740 températures de l'eau dans le Bassin du Rhône. Hydroécologie Appliquée 16: 191-213.

741 Pouilly, M. & Y. Souchon, 1994. Physical habitat simulation of barbel (*Barbus barbus*, L.
742 1758) : selection of biological models based on predictability criteria. Bulletin Français de
743 la Pêche et de la Pisciculture 334: 213-225.

744 Poulet, N., L. Beaulaton & S. Dembski, 2011. Time trends in fish populations in metropolitan
745 France: insights from national monitoring data. Journal of Fish Biology. In Press.

746 Proteau, J. P., O. Schlumberger & P. Elie, 2008. Le silure glane : biologie, écologie, élevage.
747 221 pp.

748 Roger, M. C., C. Capra, P. Roger & G. Le Goff, 2010. Surveillance hydrobiologique du site
749 du Bugey. Données recueillies au cours de l'année 2009. EDF/Cemagref.

750 Rosenfeld, J. S. & S. Boss, 2001. Fitness consequences of habitat use for juvenile cutthroat
751 trout: Energetic costs and benefits in pools and riffles. Canadian Journal of Fisheries and
752 Aquatic Sciences 58: 585-593.

753 Schiemer, F., H. Keckeis, W. Reckendorfer & G. Winkler, 2001. The 'inshore retention
754 concept' and its significance for large rivers. Archiv für Hydrobiologie Supplement 135:
755 509-516.

756 Scott, G. R. & K. A. Sloman, 2004. The effects of environmental pollutants on complex fish
757 behaviour: integrating behavioural and physiological indicators of toxicity. Aquatic
758 Toxicology 68: 369-392.

759 Scruton, D. A., C. Pennell, L. M. N. Ollerhead, K. Alfredsen, M. Stickler, A. Harby, M.
760 Robertson, K. D. Clarke & L. J. LeDrew, 2008. A synopsis of 'hydropeaking' studies on
761 the response of juvenile Atlantic salmon to experimental flow alteration. Hydrobiologia
762 609: 263-275.

763 Siegel, S., N.J. Castellan, 1988. Nonparametric statistics for the behavioral Sciences. 2nd
764 Edit. 399 p. New York: McGraw Hill Publications.

765 Slavik, O., P. Horky, L. Bartos, J. Kolarova & T. Randak, 2007. Diurnal and seasonal
766 behaviour of adult and juvenile European catfish as determined by radio-telemetry in the
767 River Berounka, Czech Republic. Journal of Fish Biology 71: 101-114.

768 Slobodkin, L. B., A. Rapoport, 1974. An optimal strategy of Evolution. The Quarterly Review
769 of Biology 49(3) : 181-200.

770 Thompson, L. C., S. A. Cocherell, S. N. Chun, J. J. Cech Jr & A. P. Klimley, 2011.
771 Longitudinal movement of fish in response to a single-day flow pulse. Environmental
772 Biology of Fishes 90: 253-261.

773 Tissot, L. & Y. Souchon, 2010. Synthesis on thermal tolerances of the principal freshwater
774 fish species of large Western Europe rivers. Hydroécologie Appliquée 17: 17-76.

775 Vehanen, T., P. L. Bjerke, J. Heggenes, A. Huusko & A. Maki-Petays, 2000. Effect of
776 fluctuating flow and temperature on cover type selection and behaviour by juvenile brown
777 trout in artificial flumes. Journal of Fish Biology 56: 923-937.

778 Watkins, M. S., S. Doherty & G. H. Copp, 1997. Microhabitat use by 0+ and older fishes in a
779 small English chalk stream. Journal of Fish Biology 50: 1010-1024.

780

781
782
783

784 **Tables**

785

786 Table 1 : Characteristics of the tracked fish during the experiment. Fish are ordered by species
787 and ID and a lack of information indicating an inability to measure.

788

789 Table 2 : Average similarity indices expressed for pairs comparisons of environmental
790 combinations for the three species. Bold italic numbers indicate similarity indices higher than
791 the average species similarity. Black boxes indicate combinations which differ by one flow
792 rate phases and grey boxes indicate combinations which differ by one circadian phase. For
793 circadian phases, M=morning, D=day, T=twilight and N=night. For flow rate phases, S=
794 static, R=rising and F=falling.

795

796 **Figures captions**

797

798 **Fig. 1.** Location of the study site in the Upper-Rhone in Middle East France (A), in between
799 Lyon and Leman Lake (B). Transverse bars on the Rhone on map B are dams. Map C presents
800 elevation recorded in the study site (filled contour) in front of the Bugey nuclear power plant
801 with the location of the 28 hydrophones deployed on a 1.8 km stream linear. The heat
802 diffusion profile (dashed line) generates a transversal thermal heterogeneity downstream of
803 both outlets.

804

805 **Fig.2.** Water discharge and water temperature variations recorded from the 3 July 2009 to the
806 29 September 2009. Three cold drops were recorded during the study and the lack of
807 temperature data are explained by the dewatering of the thermometers.

808

809 **Fig. 3.** Proportion of monitoring hours recorded during circadian phases (y-axis) within each
810 flow rate phases (x-axis).
811
812 **Fig. 4.** Maps of percentage of presence in squares for the three species, any environmental
813 combinations combined. Five classes of percentage of presence are used to localized 20 m
814 sided squares used by fish and the squares of more than 20 % are considered as "preferred
815 squares". Some squares are distributed out of water because of the greater inaccuracy of the
816 telemetry system along the banks (on average 10 m).
817
818 **Fig. 5.** Maps comparisons of percentage of presence in squares with low (A) and high (B)
819 similarity index for one chub (A) and one wels catfish (B). The fish ID, the combination and
820 the similarity index value (ranging from 0 = completely different to 1 = identical) are
821 indicated at the top of each figure.
822
823 **Fig. 6.** General proportions of monitoring hours exclusively in warmed water, non warmed
824 water and with alternating use of both thermal zones for the three fish species (100% for each
825 species).
826
827 **Fig. 7.** Proportions of monitoring hours exclusively spent for each species in warmed water
828 and non warmed water according to circadian phases (a) and flow rate phases (b). Numbers in
829 histograms correspond to the quantity of monitoring hours used to calculate proportions. *P*
830 values of Chi2 tests for homogeneity of phases distributions according to each type of hours
831 are expressed with stars for each species (*** $p<0.001$; ** $p<0.01$; * $p<0.05$).
832

Fig.8. Influence of environmental combinations (circadian and flow rate phases) on fish movement represented by boxes with 10th/90th percentiles (whiskers), 25th/75th percentiles (box boundaries) and 50th percentile (black line). Fish movement is analysed through the total distance (Td in $m.h^{-1}$), the intensity of spatial use (U in $m^{-1}.h^{-1}$) and the longitudinal distance (Ld in $m.h^{-1}$, positive values indicate a movement upstream whereas negative values indicate a movement downstream). For circadian phases, M=morning, D=day, T=twilight and N=night. For flow rate phases, S= static, R=rising and F=falling. The numbers at the top of the figure correspond to the number of monitoring hours used for distributions estimations. The bold numbers above the boxplots the number of environmental combinations with which each box has significant differences from the results of Steel-Dwass pair tests ($p<0.05$).

Fig. 9. Fish movement (see Figure 8 for details of indexes) depending on the fish positions exclusively in warm water (W) or non warmed water (NW) during each hour. Boxes are presented with 10th/90th percentiles (whiskers), 25th/75th percentiles (box boundaries) and 50th percentile (black point in box). P values of Mann Whitney U-tests applied between distributions are expressed with stars (*** $p<0.001$; ** $p<0.01$; * $p<0.05$).

860 **Table 1**

Fish no	Fish ID	Species	Total length (mm)	Fork length (mm)	Weight (g)	Track days	N relocations
1	3023	*B. barbus*	206	182	70	7.34	6926
2	3051	*B. barbus*	176	160	44	8.25	19041
3*	3100	*B. barbus*	397	363	564	46.11	263003
4*	3128	*B. barbus*	311	280	254	49.64	292271
5*	3156	*B. barbus*	336	299	330	49.09	95955
6*	3170	*B. barbus*	302	265	244	50.76	446051
7	3191	*B. barbus*	170	152	44	7.28	1296
8	3233	*B. barbus*	170	151	38	2.09	648
9	3317	*B. barbus*	183	166	52	7.16	20731
10	3520	*B. barbus*	368	324	599	0.13	966
11	3555	*B. barbus*	240	215	128	5.42	8837
12	3569	*B. barbus*	215	194	84	5.57	12952
13	3576	*B. barbus*	592	545	1290	50.68	15459
14	3583	*B. barbus*	210	184	87	0.38	1210
15	3597	*B. barbus*	255	229	153	5.97	3787
16	3611	*B. barbus*	200	177	77	0.73	13874
17	3646	*B. barbus*		473	1275	0.27	5578
18	3674	*B. barbus*		480	1155	84.29	61444
19	3688	*B. barbus*	530	460	1064	0.13	660
20*	3744	*B. barbus*		477	1142	80.96	641148
21	3814	*B. barbus*	526	475	1135	0.02	227
22	3828	*B. barbus*		496	1247	87.82	30794
23	3884	*B. barbus*	504	464	1168	2.80	3813
24	3079	*L. cephalus*	207	190	96	3.05	4843
25	3121	*L. cephalus*	169	155	50	8.61	75701
26*	3183	*L. cephalus*	486	455	1302	43.14	78773
27*	3212	*L. cephalus*	313	294	344	47.69	442692
28	3226	*L. cephalus*	312	287	317	0.87	2318
29*	3240	*L. cephalus*	325	305	419	48.87	512473
30	3303	*L. cephalus*	152	140	41	4.82	26692
31*	3352	*L. cephalus*	248	232	174	42.64	358667
32	3394	*L. cephalus*	281	257	244	52.04	28029
33	3408	*L. cephalus*	281	260	271	11.22	29860
34	3422	*L. cephalus*	301	278	318	35.02	6286
35*	3464	*L. cephalus*	472	445	1016	16.27	135355
36	3506	*L. cephalus*	435	400	716	45.91	46753
37	3562	*L. cephalus*	437	413	959	40.91	19913
38	3590	*L. cephalus*	346	322	470	24.05	4441
39	3625	*L. cephalus*	182	169	72	10.00	3714
40	3639	*L. cephalus*	209	189	93	1.15	2251
41*	3730	*L. cephalus*	454	428	898	81.81	363054
42*	3758	*L. cephalus*	455	425	1003	50.14	114619
43	3387	*S. glanis*	267		114	4.10	6208
44	3415	*S. glanis*	303		160	4.90	4792
45	3429	*S. glanis*	350		219	7.38	16755
46*	3632	*S. glanis*	720		1944	81.07	93872
47	3772	*S. glanis*	780		3800	83.89	6615
48*	3786	*S. glanis*	620		1390	51.80	58332
49	3800	*S. glanis*	1360		27000	25.12	9354

50*	3835	*S. glanis*	496	741	53.97	400105
51*	3849	*S. glanis*	367	253	48.71	91304
52*	3856	*S. glanis*	1001		85.38	216598
53*	3870	*S. glanis*	1050	8000	86.28	203341

861

862
863

864

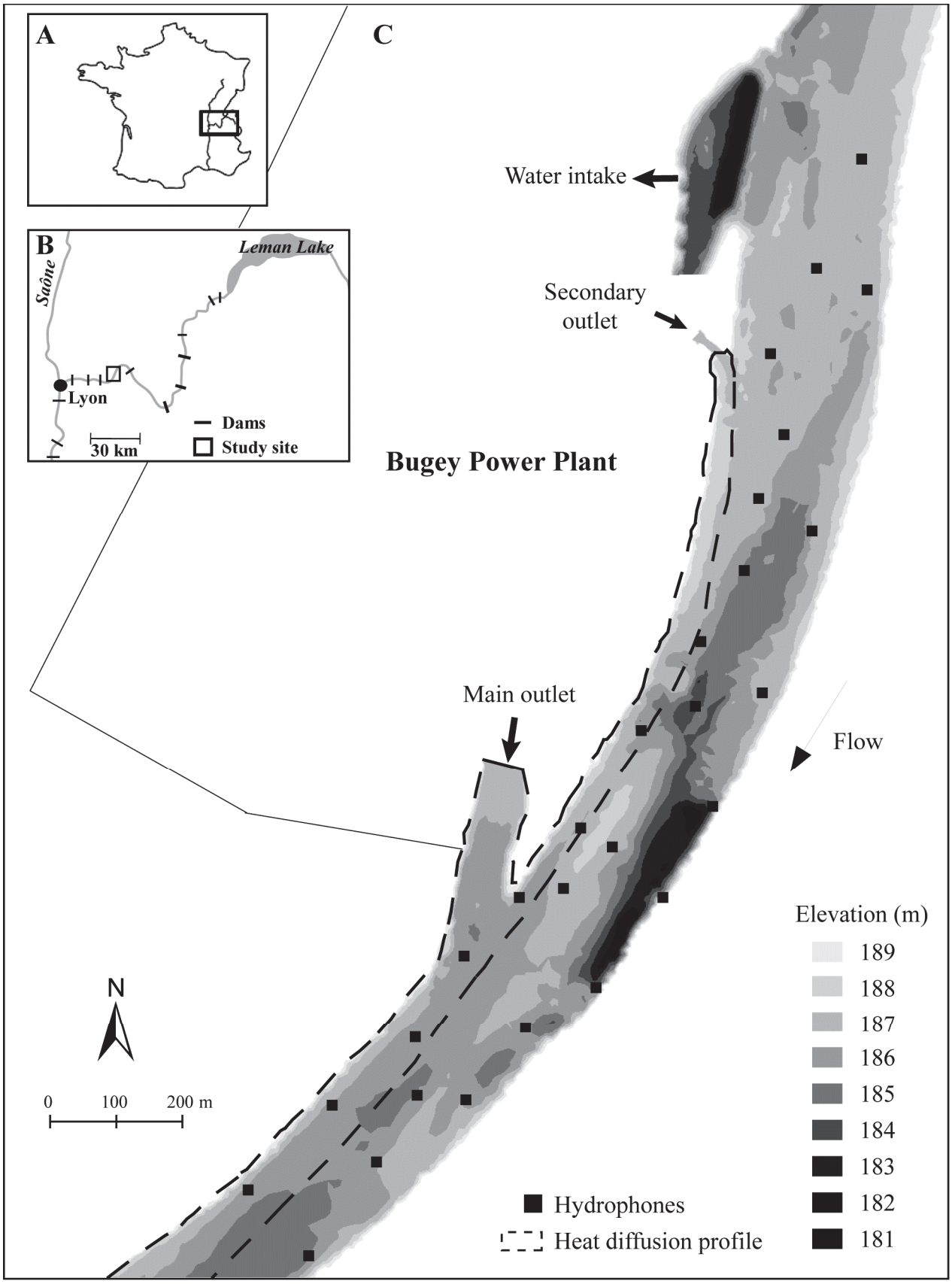
865

Table 2

Combination A	Species	Combination B										
		M/R	M/F	D/S	D/R	D/F	T/S	T/R	T/F	N/S	N/R	N/F
M/S	*B. barbus*	***0.56***	***0.43***	***0.40***			0.37			0.35		
	S. cephalus	***0.48***	***0.42***	***0.43***			***0.36***			0.21		
	S. glanis	***0.45***	***0.40***	***0.32***			0.26			***0.58***		
M/R	*B. barbus*		***0.40***		***0.44***			0.13			***0.41***	
	L. cephalus		***0.41***		***0.42***			0.17			***0.32***	
	S. glanis		0.24		0.16			0.26			0.30	
M/F	*B. barbus*					0.34			0.24			***0.41***
	S. cephalus					***0.38***			0.28			0.11
	S. glanis					0.26			***0.45***			***0.41***
D/S	*B. barbus*				***0.64***	***0.50***	0.21			0.20		
	S. cephalus				***0.55***	***0.61***	***0.40***			0.17		
	S. glanis				***0.60***	***0.35***	0.20			0.22		
D/R	*B. barbus*					***0.41***		0.25			***0.45***	
	S. cephalus					***0.53***		0.15			***0.30***	
	S. glanis					***0.37***		0.14			0.06	
D/F	*B. barbus*								0.18			0.15
	S. cephalus								***0.32***			0.09
	S. glanis								0.21			0.11
T/S	*B. barbus*							0.32	***0.50***	***0.51***		
	S. cephalus							0.21	***0.34***	0.16		
	S. glanis							0.30	***0.55***	0.24		
T/R	*B. barbus*								0.25		0.28	
	S. cephalus								0.15		0.17	
	S. glanis								0.25		0.17	
T/F	*B. barbus*											0.38
	S. cephalus											0.24
	S. glanis											***0.40***
N/S	*B. barbus*										***0.65***	***0.81***
	S. cephalus										0.20	0.25
	S. glanis										***0.46***	***0.52***
N/R	*B. barbus*											***0.58***
	S. cephalus											0.05
	S. glanis											***0.41***

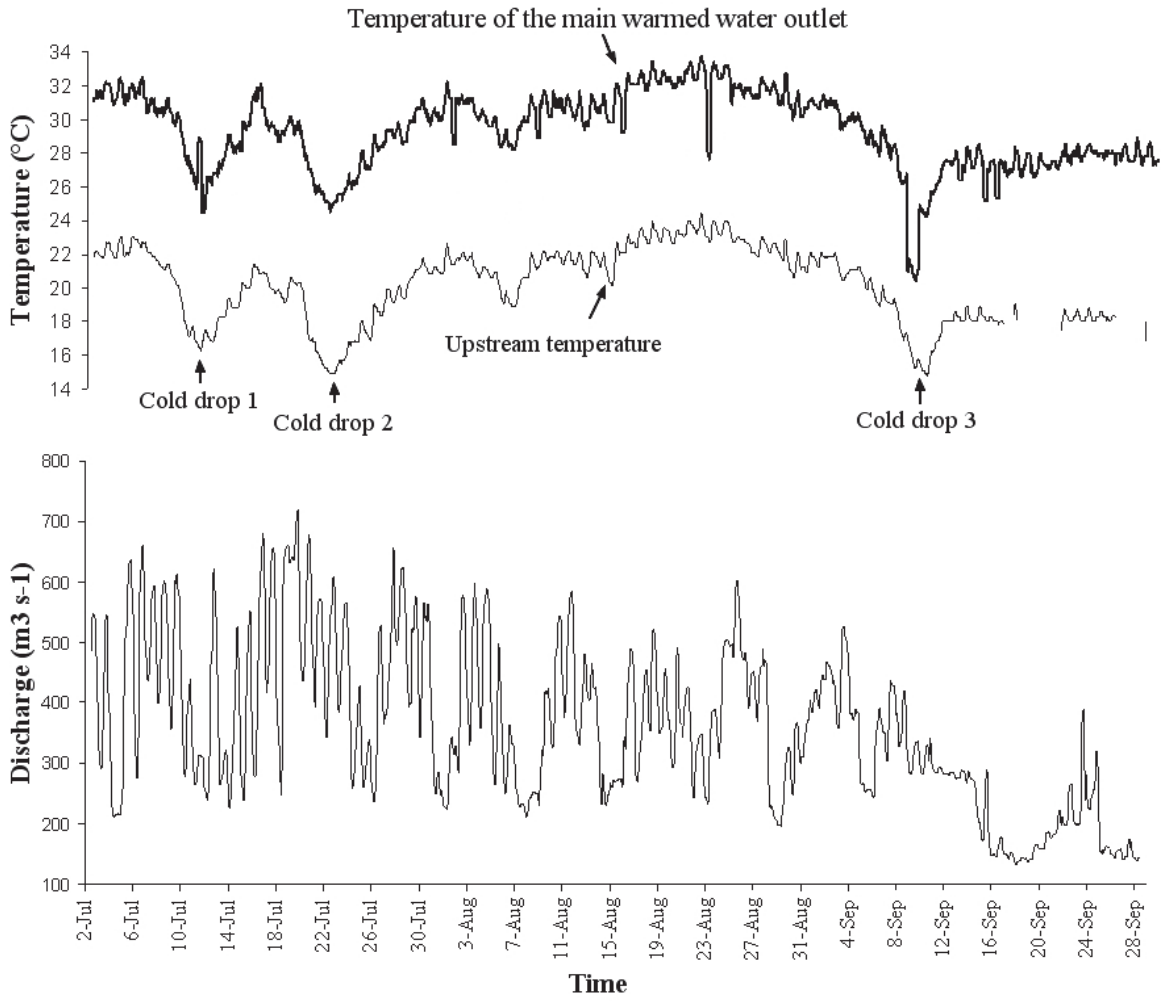
871 **Fig. 1**

872



873

874 **Fig. 2**



875

876

877

878

879

880

881

882

883

884

885

Fig. 3

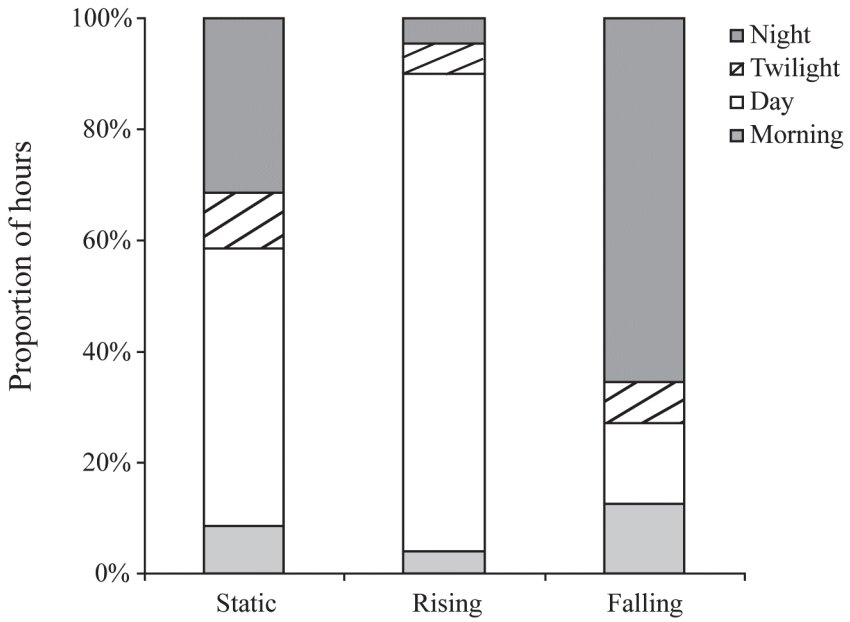
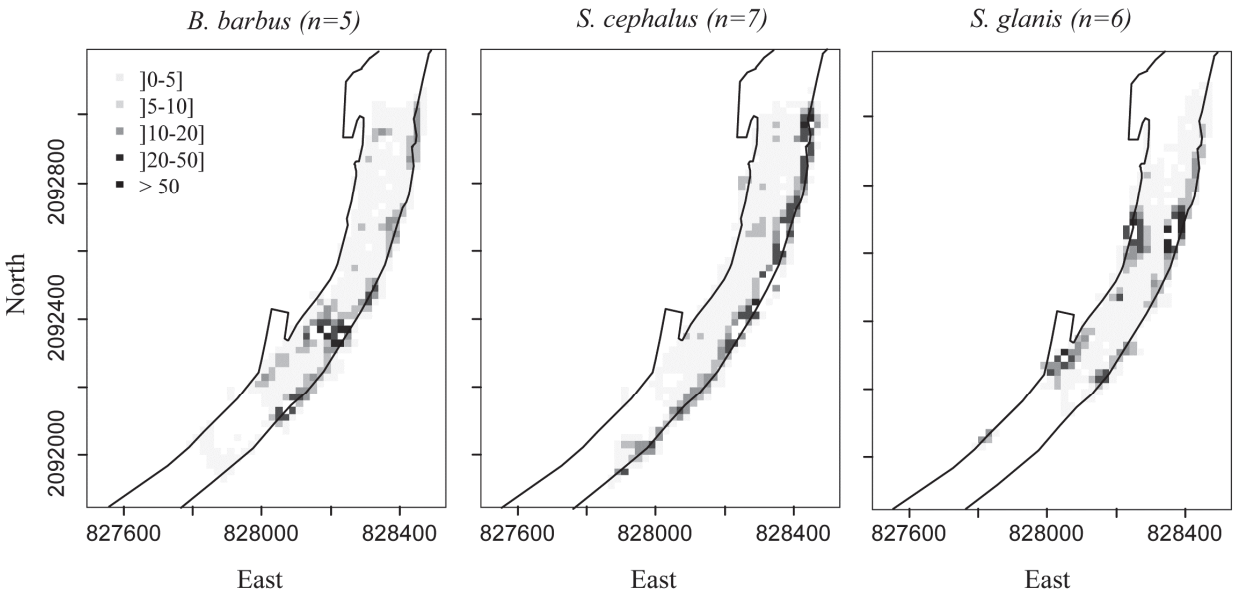
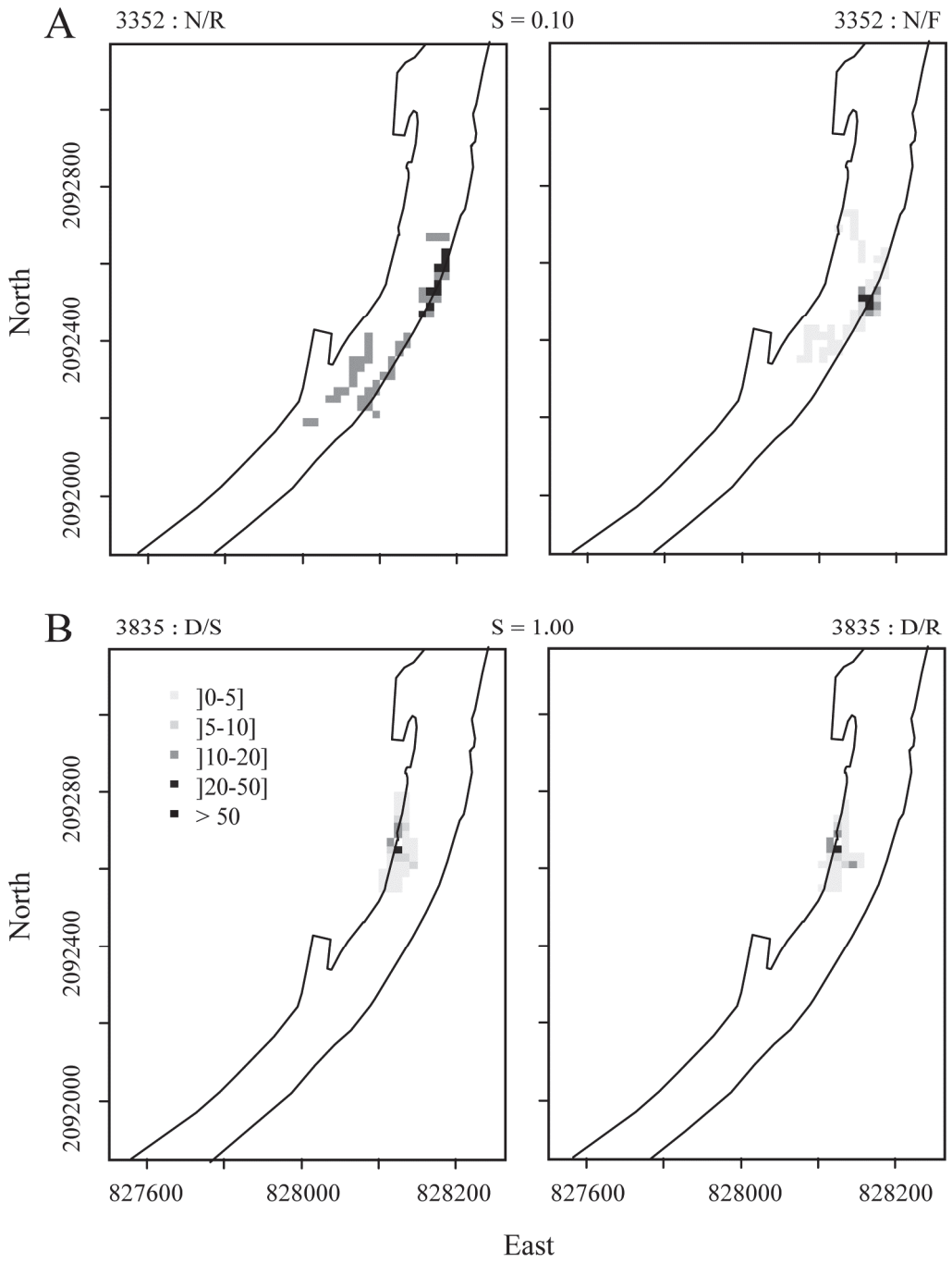

Proportion of hours
100%
80%
60%
40%
20%
0%
Static
Rising
Falling
Night
Twilight
Day
Morning

Fig. 4


B. barbus (n=5)
S. cephalus (n=7)
S. glanis (n=6)
]0-5]
]5-10]
]10-20]
]20-50]
> 50
North
2092800
2092400
2092000
827600
828000
828400
East

922 **Fig. 5**

923



924

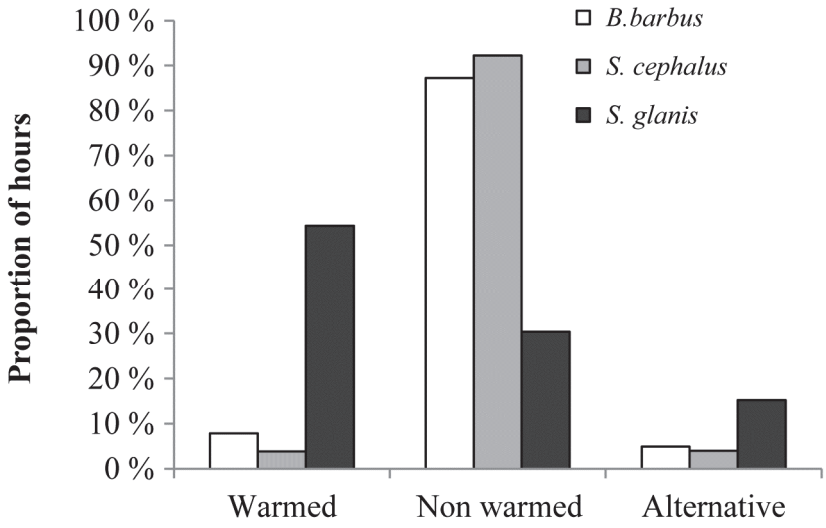
925

926

927

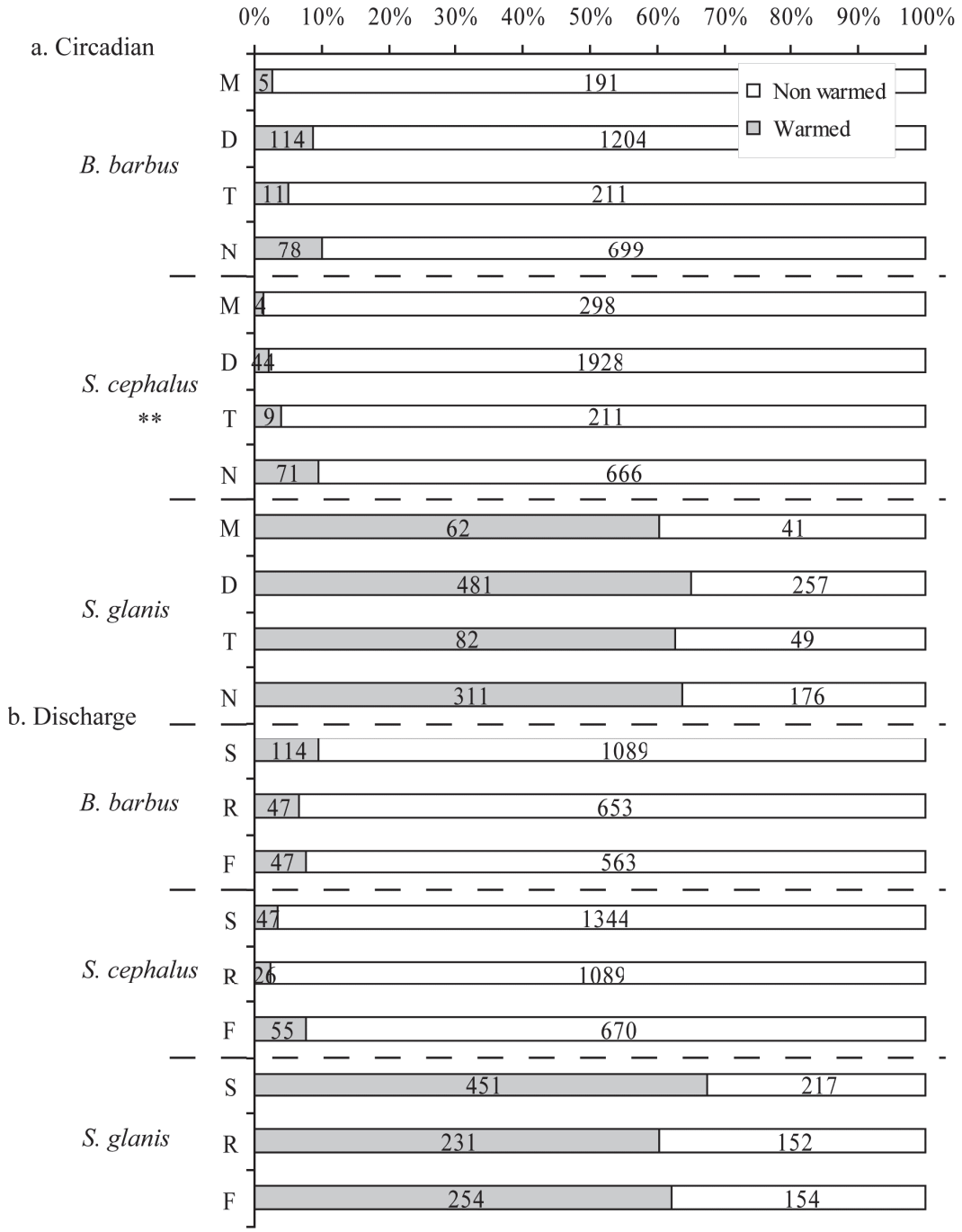
928

Fig. 6


Proportion of hours
100 %
90 %
80 %
70 %
60 %
50 %
40 %
30 %
20 %
10 %
0 %
B.barbus
S. cephalus
S. glanis
Warmed
Non warmed
Alternative

947 **Fig. 7**

948



949

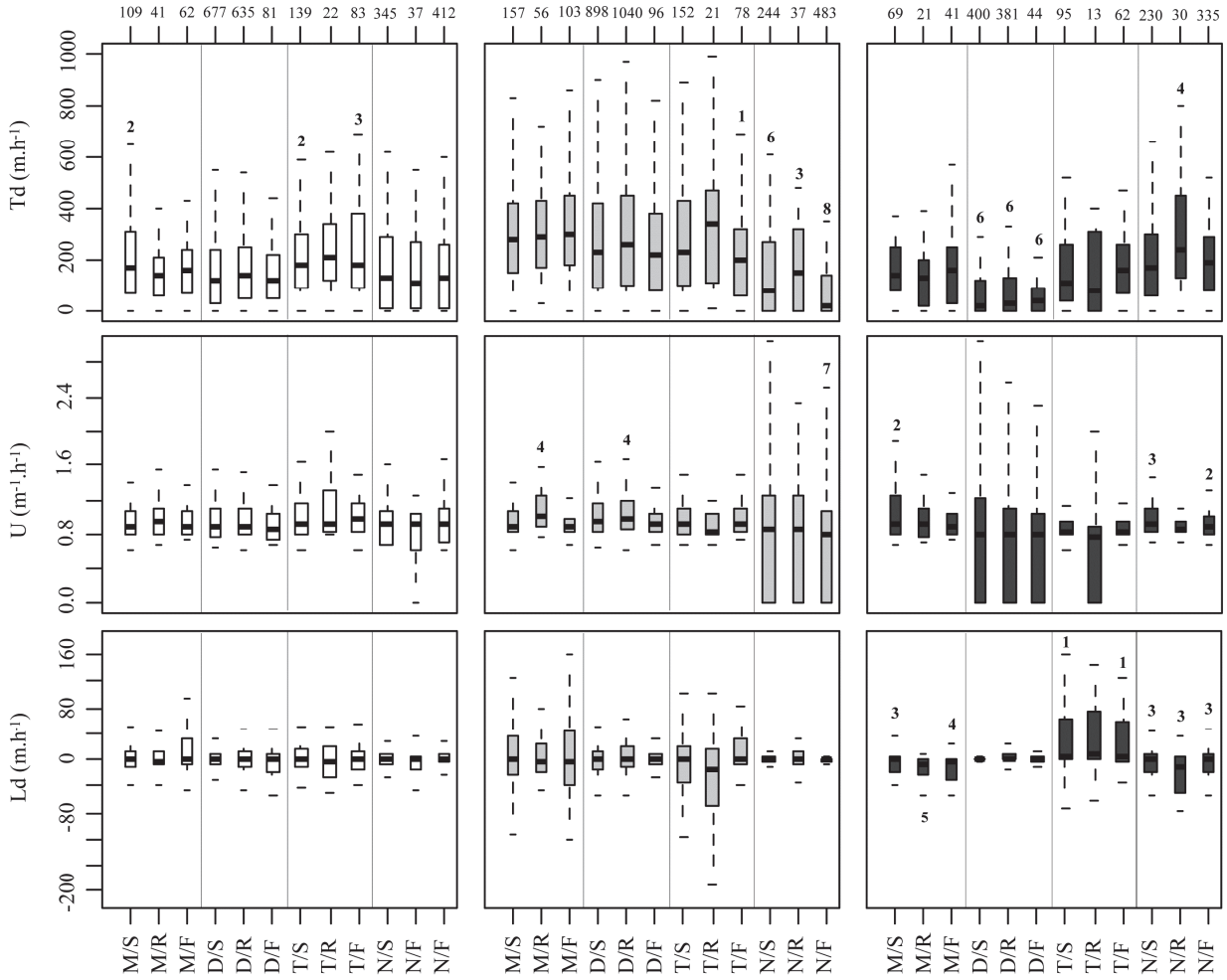
950

951

952

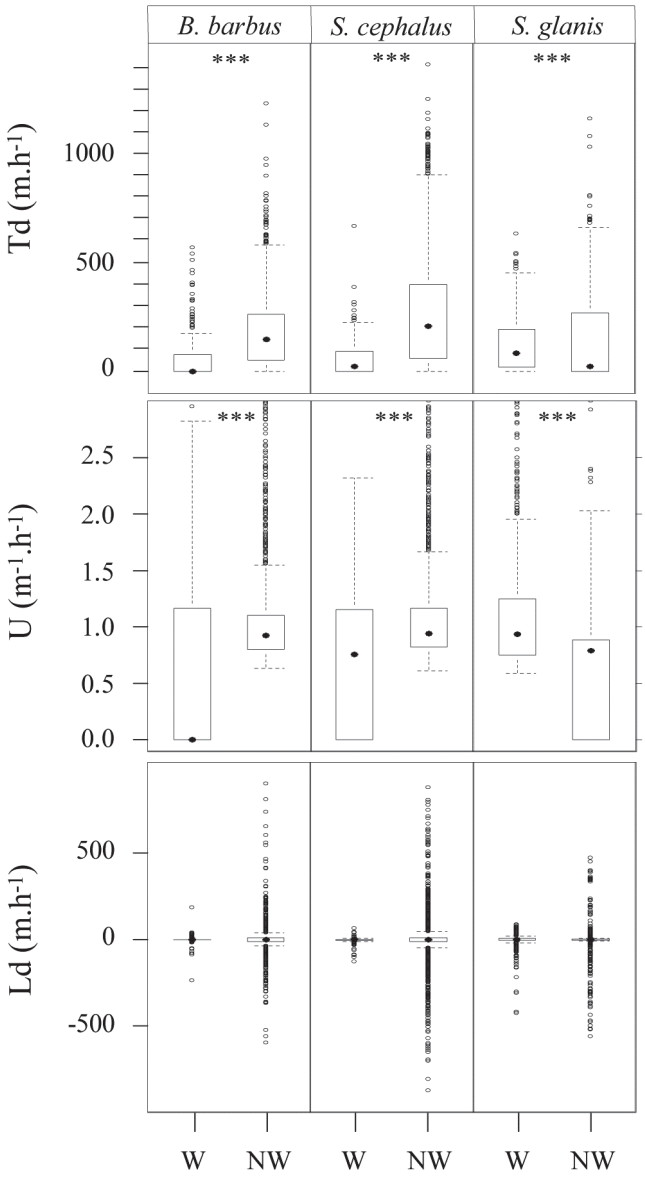
953

Fig. 8



a. *B. barbus* b. *S. cephalus* c. *S. glanis*

Fig. 9


B. barbus
S. cephalus
S. glanis
***
Td (m.h-1)
1000
500
0
U (m-1.h-1)
2.5
2.0
1.5
1.0
0.5
0.0
Ld (m.h-1)
500
0
-500
W
NW