



HAL
open science

A riverscape approach for the ecology and management of riverine fishes

Céline Le Pichon

► **To cite this version:**

Céline Le Pichon. A riverscape approach for the ecology and management of riverine fishes. Environmental Sciences. Université Pierre et Marie Curie, Paris VI, 2006. English. NNT : 2006PA066538 . tel-02588829

HAL Id: tel-02588829

<https://hal.inrae.fr/tel-02588829>

Submitted on 8 Dec 2022

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

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



Université Pierre et Marie Curie,
Paris VI

École Doctorale : Diversité du Vivant

THÈSE de doctorat de l'Université Paris VI
Spécialité : Écologie

Présentée par
Céline MADÉORE - LE PICHON

Pour obtenir le grade de :
DOCTEUR de l'UNIVERSITÉ PARIS VI

UNE APPROCHE «PAYSAGE AQUATIQUE» POUR UNE MEILLEURE CONNAISSANCE DU
FONCTIONNEMENT DES ECOSYSTEMES FLUVIAUX ET L'AMELIORATION DE LA
CONSERVATION DES PEUPELEMENTS DE POISSONS

Soutenance prévue le 7 juin 2006

Jury composé de : Françoise BUREL (rapporteur)
William FISHER (rapporteur)
Denis COUVET (examineur)
Bernard DUMONT (examineur)
Claude AMOROS (membre invité)
Philippe BOËT (Directeur de thèse)
Jacques BAUDRY (co-directeur de thèse)

*Merlin, Merlin, où allez-vous
Si bon matin avec votre chien noir ?
-J'ai été à la recherche du moyen
De trouver par ici l'œuf rouge,
L'œuf rouge du serpent marin
Sur le bord du rivage, dans le trou du rocher.*

Marzin divinour *Vieux chant populaire breton*

Les savants devraient avoir conscience qu'ils ne pêchent le Saumon de la Connaissance que pour le rejeter à l'eau. En d'autres termes, leur initiation leur permet d'avancer des hypothèses, mais ils ne doivent pas formuler d'affirmations catégoriques, car, tôt ou tard, leurs hypothèses seront rejetées. Mais il en restera tout de même un certain acquis, un squelette qui retrouvera une certaine chair et régénéré, servira à alimenter de nouvelles hypothèses. Le savoir évolue sans cesse. La vérité d'hier n'est plus celle d'aujourd'hui et celle de demain sera autre.

Yann Brékilien

*à Alexis et Géraud
à mes parents*

Remerciements

Ce n'est qu'en apparence qu'un seul nom est associé à ce mémoire de thèse tant sont nombreuses les personnes qui y ont contribué, par leur travail, leurs encouragements et leur présence. Ce travail s'est trouvé à la croisée de l'écologie des cours d'eau et de l'écologie du paysage et je remercie toutes les personnes, d'horizons scientifiques divers, avec lesquelles les échanges se sont révélés toujours très intéressants et enrichissants. A tous ceux qui étaient là le 7 juin 2006 : votre présence m'a beaucoup touchée.

Je tiens à remercier en premier lieu mes deux directeurs de thèse pour la confiance qu'ils m'ont accordée (bien avant la thèse) et leur complémentaire soutien disciplinaire tout au long de ces années. **Philippe Boët** lorsqu'il a accepté d'accueillir dans l'équipe « poisson » une novice issue du milieu forestier et **Jacques Baudry** lorsqu'il a répondu à ma question électronique : « peut on étudier les cours d'eau comme les réseaux de haies ? ».

Un grand merci aux autres membres de mon comité de thèse, **Isabelle Poudevigne**, **Pierre Joly**, **Steve Ormerod** et **François Goreaud**, qui ont toujours répondu à mon appel pour des discussions fructueuses lors des réunions annuelles et pour les relectures des nombreuses versions d'articles dont je les inondais.

J'ai été très honorée que tous les membres du jury sollicités aient accepté de juger mon travail et que **Denis Couvet** ait présidé mon jury de thèse. Merci à **Françoise Burel** d'avoir bien voulu évaluer mon travail nécessitant une plongée dans la connectivité du milieu aquatique. I would like also to thank **Bill Fisher** to accept to judge my thesis, to read it in French and to cross the Atlantic Ocean to see how the Seine river looks like. Merci également à **Bernard Dumont** pour sa participation « hydroécologiquement » enthousiaste. Enfin, un remerciement tout particulier à **Claude Amoros** qui a soutenu ce projet à diverses occasions, depuis sa formulation initiale jusqu'à la réponse à mon invitation pour la soutenance. Je vous suis reconnaissante des discussions qui ont suivi l'exposé.

Un chaleureux merci à toute l'équipe « poisson » du Cemagref d'Antony pour le soutien constant durant toutes ces années; en particulier à **Guillaume Gorges**, pilier des expéditions cartographiques, des pêches électriques nocturnes et de la base SIG ; à **Evelyne Talès** pour sa formation à la reconnaissance des alevins et pour leur temps passé aux discussions scientifiques constructives ; aux stagiaires **Mathilde Kenarlikjan** et **Clélia Bilodeau** pour leur contribution précieuse.

Un autre réel merci à l'équipe SAD-Armorique de l'INRA de Rennes et notamment à **Nicolas Schermann** pour la formation au logiciel CHLOE et **Hughes Boussard** pour la seconde version du logiciel ANAQUALAND.

Tous mes remerciements aux autres équipes du Cemagref qui ont été sollicités scientifiquement et techniquement au cours de cette thèse. Les autres équipes « HYDRECO » de Lyon et Aix-en-Provence, **Hervé Capra** et **Georges Carrel** pour les discussions « habitat » et leur aide sur la préparation des campagnes de terrain ; **Pascal Roger** et **Michaël Rabotin** pour leur participation avec bonne humeur aux pêches d'aurore et de crépuscule. Le Laboratoire d'Ingénierie des Systèmes Complexes d'Aubière, particulièrement **Thierry Faure** pour la première version du logiciel ANAQUALAND.

Merci enfin au **Cemagref** de m'avoir permis de réaliser cette thèse dans de bonnes conditions en conciliant ces travaux avec mon poste d'ingénieur d'études.

Sincères remerciements aux gestionnaires du milieu aquatique qui ont apporté leur soutien moral, technique ou financier ; notamment **Luc Barbe** et **Sarah Gimet** de la Diren Ile-de-France; **Aïcha Amezal** de l'Agence de l'eau Seine-Normandie. Merci au Programme de Recherche en Environnement **Piren-Seine** qui a soutenu une partie des travaux de cette thèse.

Résumé

Des mesures efficaces de gestion et de restauration des habitats piscicoles devraient considérer l'arrangement spatial des différents habitats ressources et la localisation des populations sources. Comme peu de méthodes opérationnelles sont disponibles pour étudier ces questions, une approche « paysage aquatique » est proposée, couplant les concepts de l'écologie du paysage et de l'écologie des cours d'eau. Elle permet d'étudier l'influence de la structure spatiale et de la connectivité fonctionnelle des habitats aquatiques sur l'organisation des populations de poissons d'eau courante.

Pour quantifier la structure spatiale des habitats à différents niveaux d'organisation (tache d'habitat ressource, aire d'activité journalière ou aire de population locale), diverses méthodes d'analyse spatiale ont été utilisées. Elles sont testées pour deux espèces de cyprinidés (*Barbus Barbus* et *Chondrostoma nasus*) sur des biefs naturel et aménagé de la Seine. La capacité des méthodes à détecter l'effet de la variabilité hydrologique et du degré d'aménagement sur la composition et la configuration des habitats ressources est étudiée.

L'utilisation de données piscicoles issues de pêches électriques a permis de valider la fonctionnalité des cartes d'habitat ressource. La distribution longitudinale dans le bief naturel est agrégée dans des taches voisines d'habitat d'alimentation et semble correspondre aux domaines vitaux de populations locales de ces espèces. Leur présence est aussi expliquée par la complémentation entre les taches d'habitat d'alimentation et de repos.

Cette approche peut permettre d'évaluer le degré d'altération et de fragmentation des taches d'habitats piscicoles et hiérarchiser les mesures de préservation et de restauration.

Mots-clés : Cartographie d'habitat, fragmentation, complémentation, SIG, écologie des poissons, structure spatiale, restauration.

Summary

Effective management and restoration of habitat for stream fish should consider how the different resource habitats need to be arranged spatially and the location of source populations. As few operational methods are available to study these issues, we propose a riverscape approach based on landscape ecology and stream ecology concepts. It aims at studying the multi-scale relationships between the spatial pattern of fish habitat patches and processes depending on the fish movements. To quantify spatial patterns at nested levels (patch of resource habitat, area of daily activities and area of sub-population), we calculate their composition, configuration, complementation and connectivity with multiple spatial analysis methods: patch metrics, moving window analysis and least cost modelling.

Two cyprinid species (*Barbus barbus* and *Chondrostoma nasus*) and two reaches of the Seine River (France) were used to test this riverscape approach. Relevance of some metrics and methods of landscape ecology to detect the effects of flow variability and human alterations on fish habitat composition and configuration is demonstrated.

Using electrofishing data, we validate the functionality of the resource habitat maps for both species. The longitudinal pattern of their distribution in the natural reach is aggregated in the neighbouring patches of feeding habitat, which seems to match home range of local population of these species. The role of complementation and supplementation of resource habitat in the presence of species is demonstrated. This approach helps evaluating impacts of habitat alteration and isolation and prioritises preservation and restoration policies.

Keywords : habitat mapping, fragmentation, complementation, GIS, stream fish, spatial pattern, restoration.

Sommaire

INTRODUCTION

<i>Contexte général : conservation des poissons d'eau courante dans les cours d'eau aménagés.....</i>	<i>13</i>
<i>Problématique scientifique.....</i>	<i>17</i>
<i>Objectifs et plan de la thèse.....</i>	<i>19</i>

CHAPITRE 1 – BASES CONCEPTUELLES ET MODÈLES D'ÉTUDE

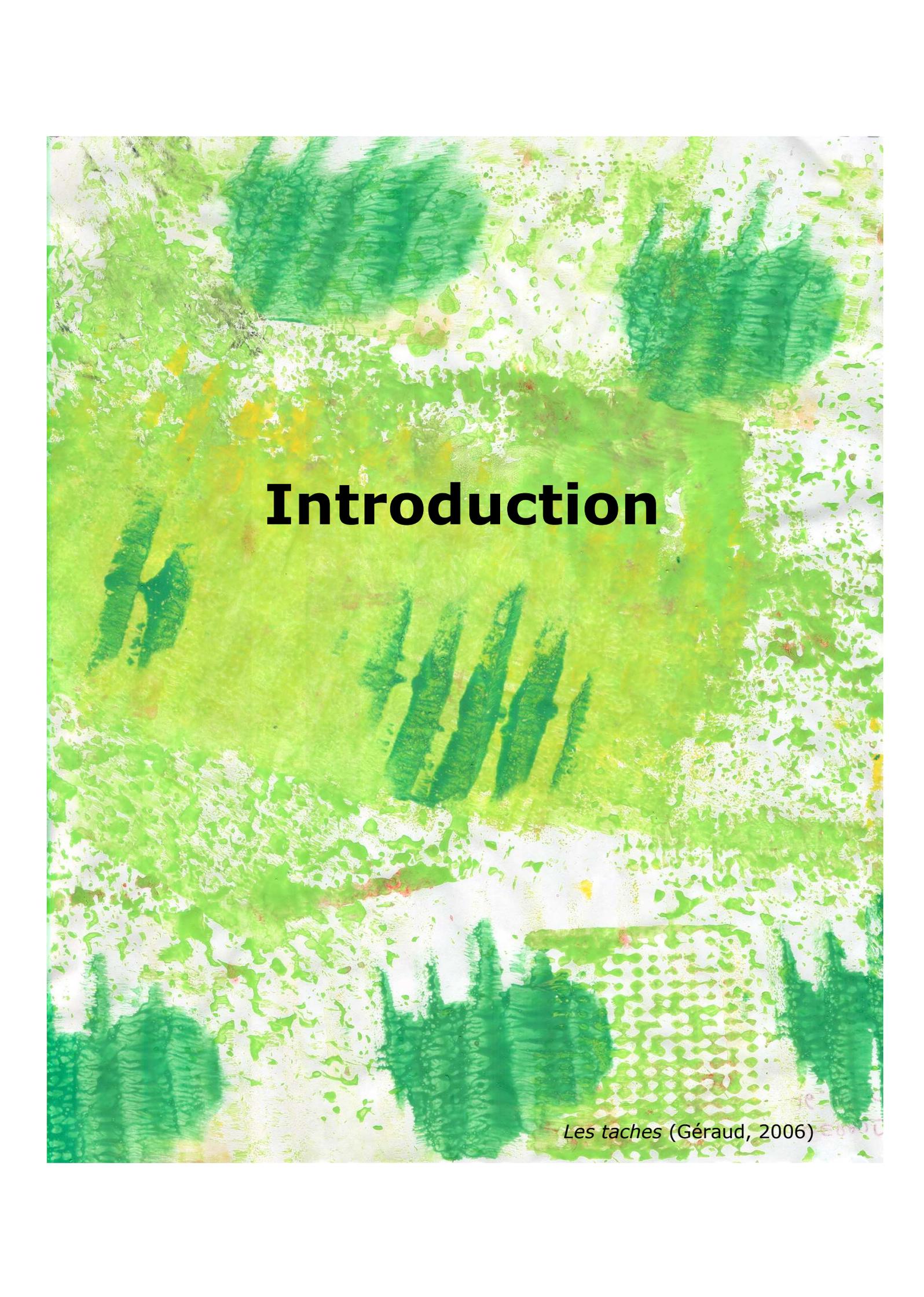
1 – BASES CONCEPTUELLES.....	21
1.1 – LES HYDROSYSTÈMES FLUVIAUX.....	21
1.1.1 Systèmes linéaires et hiérarchiques.....	21
1.1.2 Hétérogénéité longitudinale et latérale.....	22
1.1.3 Connectivité hydraulique.....	23
1.2 – ÉCOLOGIE DES POISSONS D'EAU COURANTE.....	23
1.2.1 Structure spatiale des populations de poissons.....	23
1.2.2 Sélection des ressources pour ces espèces mobiles.....	26
1.2.3 Relations spatiales entre taches de ressources.....	30
1.3 – ÉCOLOGIE DU PAYSAGE.....	31
1.3.1 Holisme et notion d'émergence.....	31
1.3.2 Hétérogénéité et fragmentation.....	32
1.3.3 Connectivité structurelle et fonctionnelle.....	32
1.4 – INFLUENCES RÉCIPROQUES DE L'ÉCOLOGIE DU PAYSAGE ET DE L'ÉCOLOGIE DES COURS D'EAU.....	34
2 – SECTEUR D'ÉTUDE ET MODÈLE BIOLOGIQUE.....	39
2.1 – LA SEINE ET LA PLAINE ALLUVIALE DE LA BASSÉE.....	39
2.1.1 Le Bassin de la Seine.....	39
2.1.2 La plaine alluviale de la Bassée.....	40
2.1.3 Structure hydro-géomorphologique des biefs étudiés.....	43
2.1.4 Deux biefs présentant un gradient d'anthropisation.....	46
2.2 – LE PEUPEMENT PISCICOLE.....	47
2.2.1 Caractéristiques du peuplement piscicole du bassin de la Seine.....	47
2.2.2 Le peuplement piscicole des biefs de la Bassée.....	48
2.2.3 Les cyprinidés rhéophiles étudiés : <i>Barbus barbus</i> et <i>Chondrostoma nasus</i>	49

CHAPITRE 2 – ANALYSE SPATIALE DU PAYSAGE SUB-AQUATIQUE

1 – CHOIX MÉTHODOLOGIQUES.....	53
1.1 – ÉTENDUE ET RÉOLUTION.....	53
1.2 – DÉLIMITATION DES TACHES D’HABITAT.....	54
1.3 – REPRÉSENTATION DE LA VARIABILITÉ TEMPORELLE.....	57
1.4 – CONNECTIVITÉ DU PAYSAGE SUB-AQUATIQUE.....	58
1.5 – ADAPTATION DU CALCUL DE DISTANCE AU PAYSAGE SUB-AQUATIQUE.....	59
2 – REPRÉSENTATION DU PAYSAGE SUB-AQUATIQUE DES BIEFS ÉTUDIÉS.....	62
2.1 – CARTOGRAPHIE DE LA MOSAÏQUE DES MILIEUX AQUATIQUES.....	62
2.1.1 Couches d’informations du bief naturel.....	62
2.1.2 Couches d’informations du bief aménagé.....	66
2.1.3 Cartes finales de la mosaïque des milieux.....	67
2.2 – CARTOGRAPHIE DES HABITATS RESSOURCES DES CYPRINIDÉS RHÉOPHILES ÉTUDIÉS : <i>BARBUS BARBUS</i> ET <i>CHONDROSTOMA NASUS</i>	69
3 – COMPOSITION, FRAGMENTATION ET CONNECTIVITÉ DES HABITATS RESSOURCES.....	70
3.1 – OUTILS LOGICIELS.....	72
3.2 – DESCRIPTION DES MÉTRIQUES ET DES MÉTHODES D’ANALYSE.....	73
3.2.1 Métriques de composition et de fragmentation.....	73
3.2.2 Métrique et carte de complémentation journalière.....	74
3.2.3 Métrique et carte de complémentation saisonnière.....	77
3.3 – RÉSULTATS ET DISCUSSION.....	86
3.3.1 Structure du paysage sub-aquatique et des habitats ressources.....	86
3.3.2 Complémentation à l’échelle journalière.....	90
3.3.3 Complémentation à l’échelle saisonnière.....	92
4 – STRUCTURE SPATIALE DES HABITATS RESSOURCES ET VIABILITÉ DE POPULATION.....	99
4.1 – MÉTHODES.....	100
4.2 – LE MODÈLE SIMPLE.....	101
4.2.1 Données et calculs.....	101
4.2.2 Résultats.....	102
4.3 – LE MODÈLE DENSITÉ-DÉPENDANT.....	103
4.3.1 Données et calculs.....	103
4.3.2 Résultats.....	104
4.4 – LE MODÈLE SPATIALISÉ.....	106
4.4.1 Données et calculs.....	106
4.4.2 Résultats.....	107
4.5 – CONCLUSION.....	110
5 – CONCLUSION DU CHAPITRE.....	111

CHAPITRE 3 – ÉTUDE DE LA REPONSE DES POISSONS A LA STRUCTURE SPATIALE DE LEURS HABITATS RESSOURCES

1 – FONCTIONNALITÉ DES HABITATS D’ALIMENTATION.....	116
1.1 – MÉTHODOLOGIE.....	117
1.1.1 Echantillonnage spatio-temporel des poissons.....	117
1.1.2 Méthodes d’analyse.....	122
1.2 – RÉSULTATS ET DISCUSSION.....	124
1.2.1 Analyse globale des données faunistiques.....	124
1.2.2 Utilisation des habitats d’alimentation à l’aurore/crépuscule par les barbeaux, hotus et vandoises.....	130
1.2.3 Distribution longitudinale des densités.....	135
1.2.4 Modélisation des relations habitat-poisson.....	137
1.3 – CONCLUSION.....	139
2 – FONCTIONNALITÉ DES FRAYÈRES.....	140
2.1 – MÉTHODOLOGIE.....	142
2.1.1 Echantillonnage spatio-temporel des 0+.....	142
2.1.2 Variables environnementales et spatiales.....	144
2.1.3 Méthodes d’analyses.....	146
2.2 – RÉSULTATS ET DISCUSSION.....	147
2.2.1 Le peuplement de jeunes de l’année en 1995 et 1996.....	147
2.2.2 Densités globale de 0+ et surface totale de frayère.....	151
2.2.3 Modélisation des relations habitat-0+.....	153
2.3 – CONCLUSION.....	158
3 – CONCLUSION DU CHAPITRE.....	159
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	163
<i>Contribution à l’écologie du paysage fluvial.....</i>	<i>163</i>
<i>Implications pour la gestion et la restauration des habitats piscicoles.....</i>	<i>168</i>
<i>Axes de recherche à approfondir et perspectives.....</i>	<i>170</i>
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	173
ANNEXES.....	195

An abstract painting featuring a complex interplay of green and white. The composition is dominated by various shades of green, from light, airy tones to deep, saturated hues. The texture is highly varied, with areas of fine, stippled dots, broad, sweeping brushstrokes, and dense, layered applications of paint. The overall effect is one of organic, almost cellular growth or decay, with the green appearing to emerge from and interact with the white background. The central focus is a large, irregular shape in a medium green tone, surrounded by more chaotic and textured areas.

Introduction

Les taches (Géraud, 2006)

Introduction

Contexte général : conservation des poissons d'eau courante dans les cours d'eau aménagés

Diversité des écosystèmes fluviaux

La distribution de la biodiversité dans les écosystèmes d'eau douce est différente de celle des écosystèmes marins ou terrestres. Les réseaux hydrographiques et les lacs ont une structure en « îles » dont une des implications est le fort taux d'endémisme. La diversité des vertébrés y est importante et en particulier celle des poissons d'eau douce dont 41 % des espèces décrites sont concentrés sur 0,01 % des zones en eaux de la planète (Juma, 1998).

Parmi les écosystèmes d'eau douce, les milieux fluviaux naturels sont des milieux dominés par un régime fréquent de perturbations, lié à la dynamique hydrologique, et considérés en équilibre dynamique (Amoros et Petts, 1993). Leurs structures physiques résultent de processus géomorphologiques et hydrologiques qui agissent à différentes échelles spatiales et temporelles (Bayley et Li, 1992). Les variations d'intensité des flux d'eau et de sédiments, agissant dans les dimensions longitudinales, latérales, verticales et temporelles, génèrent une hétérogénéité spatio-temporelle des milieux. Elles permettent aussi leur interdépendance et la connectivité hydraulique de l'hydrosystème fluvial (Amoros et Bornette, 2002). Cette connectivité hydraulique est cruciale pour de nombreux processus comme le propre fonctionnement de l'hydrosystème ainsi que les flux de matières et d'organismes (Pedroli et al., 2002).

A l'état naturel, des niveaux élevés d'hétérogénéité spatio-temporelle, associés à une connectivité structurelle et à l'existence de nombreux écotones (Bretschko, 1995), font de ces milieux des environnements où la richesse spécifique est très élevée. La répartition de cette richesse dans les milieux fluviaux semble suivre l'hypothèse de perturbation intermédiaire (Connell, 1978), où un grand nombre d'espèces peuvent tolérer les conditions de perturbation mais aucune ne peut dominer le peuplement. Elle apparaît maximale dans les secteurs de cours d'eau à méandres où les milieux fluviaux et périfluviaux sont variés. La productivité y est importante ainsi que la connectivité hydrologique latérale par le biais des crues de grande ampleur (Ward et al., 1999).

Pressions anthropiques

Cependant, les milieux fluviaux et les lacs font partie des écosystèmes les plus modifiés de la planète en relation avec les multiples activités humaines qui s'y déroulent et la demande croissante sur les ressources en eau. La plupart des grands fleuves du tiers nord de la planète est altérée par la fragmentation longitudinale et latérale et par la régulation des débits (Dynesius et Nilsson, 1994). C'est particulièrement le cas pour les rivières européennes (Petts, 1989) qui sont considérées comme des écosystèmes à hauts risques (Noss, 2000), notamment la Seine, intimement liée à la mégalopole parisienne (Boët et al., 1999).

Dans les zones anthropisées de ces grands fleuves, l'aménagement et de la gestion des lits fluviaux à différentes échelles spatiales jouent un rôle dans l'altération et la fragmentation des milieux aquatiques (Ward et Stanford, 1995a). Les endiguements et les rectifications modifient le tracé des cours d'eau, les berges et réduisent la connectivité latérale ; les barrages diminuent la connectivité longitudinale et la régulation des débits modifie la dynamique fluviale, à l'origine de la mosaïque des milieux aquatiques (Junk et al., 1989; Richards et al., 2002). Tous ces impacts conduisent à une perte de complexité structurale et à la réduction de l'hétérogénéité spatio-temporelle des milieux aquatiques (Ward, 1998). Aux effets internes aux cours d'eau s'ajoutent les effets liés à l'usage du bassin versant dont le cours d'eau est le réceptacle (Kelly et al., 1998 ; Allan, 2004).

Ces pressions anthropiques sur les milieux naturels agissent à diverses échelles temporelles en fonction de la durée de la perturbation et de la réponse des organismes. Elles peuvent mettre en jeu un ou plusieurs types de perturbations : perturbation courte (pollution accidentelle), perturbation longue (construction d'un barrage, changement climatique) ou perturbation de type catastrophe (Underwood, 1996). Bien que la première soit un changement environnemental de courte durée et la seconde de longue durée, les deux peuvent avoir des effets à long terme et des modifications irréversibles qui dépendent de l'inertie et de la résilience des populations. Les multiples altérations que subissent les cours d'eau dans le temps et l'espace ont donc des conséquences sur les espèces aquatiques en lien avec (i) leur utilisation des milieux aquatiques pour réaliser leur cycle de vie, (ii) la biologie de leurs populations et (iii) leurs capacités de mouvements.

Les poissons d'eaux douces sont non seulement le groupe de vertébrés le plus diversifié avec presque 10 000 espèces décrites, mais aussi le plus menacé avec plus de 20 % de ces espèces ayant un risque d'extinction future (Leidy et Moyle, 1998). 35 familles sur 111 recensées contiennent au moins une espèce menacée mais aucun lien entre des traits écologiques particuliers et le risque d'extinction n'a été montré (Duncan et Lockwood, 2001). Les poissons d'eau courante sont des indicateurs biologiques d'un grand intérêt. Leur position est intégrative des conditions de milieu en haut de la chaîne trophique des écosystèmes aquatiques et leur variété reflète une gamme diversifiée de conditions environnementales (Moyle et Leidy, 1992). Ils sont actuellement choisis comme indicateurs biotiques du bon état écologique des cours par la Directive Cadre Européenne sur l'eau (DCEE) et dans ce cadre un « indice poisson » à l'échelle de l'Europe a été proposé (Pont et al., 2006). Leurs valeurs pour les sociétés humaines sont amplement reconnues autant comme ressource trophique, ressource de biodiversité ou valeur patrimoniale pour la gestion des milieux aquatiques (Ormerod, 2003). Le déclin des populations de poissons d'eau courante est le résultat d'effets multiples et cumulatifs à court et long termes comme la dégradation des habitats aquatiques, l'introduction d'espèces exotiques, la pollution et l'exploitation commerciale (Moyle et Leidy, 1992).

Parmi ces effets, les altérations physiques sont impliquées dans 93 % des déclin d'espèces (Juma, 1998). Parce que ce sont des organismes mobiles, au cycle de vie complexe, les poissons d'eaux courantes sont sensibles à la dégradation et à la fragmentation de leurs différents habitats aquatiques. La réduction de la taille et de la qualité de ces habitats et leur isolement par divers obstacles affecte la viabilité de leurs populations. En effet, la réduction de la taille des populations locales et la rupture des voies de migration et de dispersion accroît le risque d'extinction (Rabeni et Jacobson, 1993 ; Baras et al., 1994; Morita et Yamamoto, 2002). En Europe, 42 % des espèces de poissons d'eau douce sont menacées (Juma, 1998).

Conservation de la faune piscicole

La prise de conscience de cette perte de richesse spécifique conduit les décideurs à demander aux chercheurs de fournir des principes d'actions aux échelles de gestion qui sont en général plus larges que la plupart des études scientifiques écologiques (Baudry, 1992). Les différents enjeux sociaux liés aux milieux aquatiques fluviaux (aménagement, pollution, ressources en eau, maintien d'une diversité piscicole) nécessitent en effet le développement de méthodes de gestion intégrée, *a minima* à l'échelle de secteurs de cours d'eau, ou au mieux au niveau des bassins versants. La gestion de ces secteurs, avec la conservation des espèces

piscicoles pour objectif, implique principalement la protection et la restauration (ou réhabilitation) des habitats aquatiques ainsi que la restauration de la connectivité (ou continuité) biologique (Schiemer et Waidbacher, 1992 ; Cowx et Welcomme, 1998). La définition de principes de protection et de restauration efficaces est rendue difficile par la complexité et les diverses échelles impliquées qui imposent des limites de validité aux actions de gestion (Annexe 2). L'échelle de gestion souvent contrainte par des considérations économiques, doit cependant être adaptée au domaine vital des espèces pour tenir compte de toutes les ressources nécessaires à leur cycle de vie. Ainsi, raisonner la restauration des habitats à l'échelle des segments (10^3 - 10^5 m) ou des bassins versants est sans doute plus pertinente pour la viabilité des populations que les mesures locales déconnectées de leur contexte (Rieman et Dunham, 2000 ; Fausch et al., 2002 ; Rabeni et Sowa, 2002). Parmi les facteurs importants qui contribuent au succès ou à l'échec de la restauration locale (10^1 - 10^3 m) d'un type d'habitat, son contexte spatial joue un rôle majeur. En particulier, les obstacles à la colonisation de cet habitat, l'existence d'habitats sources de colonisateurs ou les changements temporels d'utilisation de divers habitats ressources, font partie des processus majeurs (Bond et Lake, 2003 ; Pretty et al., 2003).

Concernant le bassin de la Seine, la réduction du cloisonnement des cours d'eau et le rétablissement de la libre circulation des poissons sont mentionnés dans le Schéma Directeur d'Aménagement et de Gestion des Eaux (SDAGE) Seine Normandie (1996). Les opérations réalisées concernent essentiellement l'équipement des barrages par des passes à poissons pour les grands migrateurs (saumon). Les autres efforts de protection et de restauration des cours d'eau ont été largement orientés depuis 30 ans vers la lutte contre la pollution avec des améliorations sensibles (Boët et al., 1999), alors que les altérations physiques souvent irréversibles ont peu fait l'objet de restaurations. Depuis l'entrée en vigueur le 22 décembre 2000 de la Directive Cadre sur l'Eau de l'Union européenne (DCEE), centrée sur la préservation du milieu naturel et de son état écologique, les actions territoriales de restauration sont encouragées. Dans ce cadre, la Direction Régionale de l'Environnement (DIREN) Île-de-France a initié une demande de recherche finalisée sur la Seine, avec l'objectif de hiérarchiser les secteurs stratégiques de restauration physique dans les cours d'eau aménagés.

Problématique scientifique

Dans ce contexte d'altération des habitats, une des questions clés pour conserver à long terme les peuplements de poissons est de comprendre les facteurs et les processus écologiques responsables de leur distribution spatiale. Cette question est complexe car elle nécessite d'intégrer l'hétérogénéité spatio-temporelle du milieu aquatique et la réponse des organismes à ces « patrons d'habitat » (ou *habitat templet* au sens de Southwood (1977)). Cette forte hétérogénéité spatio-temporelle des hydrosystèmes fluviaux influence notamment les niveaux d'organisation des populations et des peuplements (Palmer et Poff, 1997). Parmi les facteurs clés déterminant la distribution spatiale des populations de poissons (physico-chimie, ressources trophiques et interactions biotiques), la structure physique joue un rôle déterminant chez ces organismes mobiles occupant des milieux variés pendant de longues périodes de temps (Wasson et al., 1998). La persistance des populations de poissons d'eau courante est ainsi influencée par (i) la quantité d'« habitat » disponible pour un individu et une population locale, et par (ii) les comportements de mouvements des individus.

Il est important de définir quelle définition de l'« habitat » est utilisée car elle conditionne l'ensemble du travail. Classiquement, les hydro-écologistes entendent par « habitat » : la structure physique et sa dynamique perçues et utilisées par les organismes. Cependant, bien que les relations entre la structure physique et les poissons permettent des inférences sur leurs besoins en certains types d'« habitats » (ou milieux), elles renseignent peu sur les types d'« habitats » nécessaires à un individu pendant son cycle de vie ou au maintien d'une population (Rosenfeld, 2003). Nous avons choisi la définition opérationnelle de l'« habitat » de Hall et al. (1997) : “*The resources and conditions present in an area that produce occupancy – including survival and reproduction – by a given organism*”. Cette définition, proche du concept d'habitat basé sur les ressources (Dennis et al., 2003), considère l'habitat comme un ensemble de taches de ressources nécessaires à la réalisation des diverses fonctions (alimentation, refuge, reproduction...) qui sont interconnectées par des mouvements à différentes échelles de temps et d'espace. Cela correspond à l'unité fonctionnelle définie par Schlosser (1995) dans son modèle de paysage dynamique. Nous utilisons dans la suite du manuscrit le terme « habitat ressource » comme l'ensemble des taches de ressources qui permettent la réalisation d'une fonction vitale : habitat d'alimentation, habitat de repos ou habitat de reproduction.

L'utilisation de différentes taches de ressources substituables ou non substituables *via* des mouvements est appelée supplémentation et complémentation respectivement. Celles-ci font partie des processus écologiques qui agissent à l'échelle de paysages, avec les relations sources/puits et les effets de voisinage (Dunning et al., 1992). Ces concepts de complémentation et de supplémentation ont été utilisés pour comprendre l'utilisation de l'habitat, les mouvements et la distribution de densité de certaines espèces des écosystèmes terrestres, particulièrement les batraciens, les grand herbivores et les insectes (Delettre et Morvan, 2000; Ouin, 2000; Joly, 2001; Choquenot et Ruscoe, 2003; Ouin et al., 2004). Ces processus écologiques peuvent être importants pour la dynamique de population des poissons d'eau courante (Schlosser, 1995 ; Kocik et Ferreri, 1998 ; Baxter, 2002; Dunham et al., 2003). Les notions présentées sont indissociables des comportements individuels de mouvement et de choix des taches de ressources pour ces organismes mobiles (Wiens et al., 1993). La possibilité de mouvement des individus dans les paysages est prise en compte à travers le concept de connectivité fonctionnelle (Baudry et Merriam, 1988).

La prise en compte de la structure spatiale et de la connectivité des habitats au sein de la mosaïque du paysage comme facteur agissant sur les peuplements est un des fondements de l'écologie du paysage ; elle s'intéresse, entre autres, aux écosystèmes anthropisés (Burel et Baudry, 1999). L'intégrité des unités fonctionnelles ou « habitat » ne doit donc plus seulement être évaluée en termes de quantité de taches de ressources disponibles mais aussi en terme de structure spatiale (Schumacker, 1996) et de connectivité fonctionnelle de ces taches de ressources en lien avec la fonction à accomplir (Ims, 1995).

Cette approche est maintenant jugée indispensable à une meilleure connaissance des milieux fluviaux (Wiens, 2002) et à l'amélioration de la conservation des organismes aquatiques et des poissons en particulier. Le cours d'eau devient un « paysage aquatique spatialement continu et hétérogène » (Rabeni et Sowa, 2002; Wiens, 2002). Cependant, cette approche est délicate à cause de la nature très dynamique des milieux aquatiques et de l'influence du débit sur les mouvements des organismes (Palmer et al., 2000).

Ainsi, notre problématique principale est l'influence de la structure spatiale et de la connectivité fonctionnelle du milieu aquatique sur l'organisation des populations de poissons d'eau courante.

Objectifs et plan de la thèse

Le premier objectif de cette thèse est de proposer une approche globale qui rende opérationnelle l'étude de l'influence de la structure spatiale des habitats aquatiques sur la distribution des poissons. Cet objectif méthodologique s'appuie sur l'analyse des influences conceptuelles réciproques entre l'écologie des cours d'eau et l'écologie du paysage. Il implique d'adapter, voire de modifier les concepts, méthodes et outils de l'écologie du paysage pour quantifier la structure spatiale des taches de ressources utilisées par les espèces de poissons d'eau courante. Nous privilégions le choix de métriques et de méthodes simples ayant une signification écologique pour rendre compte de l'utilisation des habitats ressources et des processus impliquant le mouvement. Cette adaptation et le choix des méthodes doivent aussi permettre de quantifier les impacts anthropiques et de proposer des méthodes opérationnelles pour leur conservation à long terme. Faire le pont entre la recherche et la gestion nécessite de développer ces méthodes à des échelles de l'ordre des segments de cours d'eau (10^3 - 10^5 m) et implique des contraintes méthodologiques supplémentaires.

Ce travail d'adaptation au milieu aquatique doit contribuer à l'élargissement du concept de « paysage » en écologie, puisque le « paysage sub-aquatique » du poisson ne nous est pas directement visible. Il pourrait par exemple alimenter la réflexion sur le concept de mosaïque de taches de ressources et l'importance de leurs relations spatiales (supplémentation et complémentarité) pour définir l'habitat supportant une population locale.

Le second objectif est d'évaluer la capacité des méthodes proposées à rendre compte de la distribution des espèces par l'étude de leur réponse à la composition et à la configuration spatiale de leurs habitats ressources. Nous avons hiérarchisé le rôle du contexte spatial des taches de ressources par rapport aux conditions physiques locales. Les métriques et méthodes d'analyses spatiales sont testées pour leur capacité à rendre compte des processus écologiques impliquant le mouvement entre des taches de ressources.

Ces objectifs sont des préalables au développement de méthodes d'aide au choix de sites à restaurer pour la conservation des poissons d'eau courantes menacés.

Le rapport de thèse est structuré en trois chapitres de synthèse et quatre articles publiés ou soumis présentés en Annexes. Certaines méthodes et résultats, détaillés dans les articles, sont synthétisés dans les chapitres.

Le Chapitre 1 présente les concepts clés de l'écologie des cours d'eau, de l'écologie des poissons d'eau courante et de l'écologie du paysage qui nous ont servi à définir une approche adaptée à la problématique scientifique. Nous avons ensuite choisi de tester cette approche sur une plaine alluviale du bassin de la Seine pour deux espèces de cyprinidés d'eau courante.

Le Chapitre 2 décrit les choix méthodologiques réalisés pour représenter et quantifier la structure spatiale dynamique des habitats ressources des poissons d'eau courante à différentes échelles. Ils font l'objet de l'Annexe 1. Puis, ceux-ci sont appliqués à deux biefs de la plaine alluviale de la Bassée pour le barbeau (*Barbus barbus*) et le hotu (*Chondrostoma nasus*). Une partie de l'analyse spatiale des habitats ressources de ces deux espèces est détaillée dans l'Annexe 3.

Dans le Chapitre 3, nous étudions la pertinence de certaines des méthodes d'analyse spatiale pour décrire la distribution des espèces en liaison avec la fonctionnalité des habitats ressources. En particulier, le rôle de la fonctionnalité des habitats d'alimentation et de la complémentarité de deux habitats ressources sur la distribution spatiale des espèces choisies est détaillée dans l'Annexe 4.

The background of the page is an abstract, textured composition of various shades of green and white. The colors are applied in a painterly, expressive style, with visible brushstrokes and splatters. The overall effect is organic and somewhat chaotic, resembling a natural scene like a forest or a close-up of foliage. The text is overlaid on this background.

Chapitre 1

Bases conceptuelles et modèles d'étude

Chapitre 1 – Bases conceptuelles et modèles d'étude

1 Bases conceptuelles

1.1 Les hydrosystèmes fluviaux

1.1.1 Systèmes linéaires et hiérarchiques

Les cours d'eau sont des écosystèmes linéaires, parce qu'ils ont un faible rapport largeur sur longueur, comme les écosystèmes de haies. Ils forment un réseau hydrographique où chaque cours d'eau n'est en général représenté sur les cartes que par une ligne dont la largeur est considérée comme négligeable. De par le rôle majeur de vecteur que joue l'eau dans ces milieux, ce réseau est le lieu de flux orientés, des parties amont vers les parties aval. Ainsi, une particularité des milieux d'eau courante est d'avoir une topologie de graphes orientés, très différente des topologies euclidiennes des milieux terrestres (territoire agricole, bocage, forêt). Dans cette optique, le premier concept majeur des systèmes d'eau courante, le concept de continuum fluvial (RCC) (Vannote et al., 1980), a été développé en rapport avec la dimension longitudinale du cours d'eau. Le cours d'eau est alors un continuum sujet à des changements graduels amont-aval des diverses composantes de l'écosystème.

Les cours d'eau sont des écosystèmes hiérarchisés car le continuum aquatique et les flux de matières et d'organismes font le lien entre les nombreuses échelles spatiales des cours d'eau (Décamps et Izard, 1992). Leur organisation hiérarchique est perçue comme un emboîtement de différents niveaux ou comme une série de filtres (Poff, 1997). Frissell et al. (1986) ont proposé une structure hiérarchique, couramment utilisée pour les milieux d'eau courante : de l'aire biogéographique au bassin versant, type de vallée, tronçon, segment, secteur, faciès et microhabitat (Figure 1.1). Comme la structure physique des hydrosystèmes résulte de divers processus hydro-géomorphologiques agissant à des échelles de temps variables, la dimension spatiale est intimement corrélée à la dimension temporelle. Ce lien des échelles spatiales et temporelle est la base de la théorie de la hiérarchie (Allen et Starr, 1982). Elle postule qu'un processus à court terme est localisé dans l'espace alors qu'un processus long terme s'étend sur une large étendue spatiale. Un autre postulat important est que les

niveaux hiérarchiques supérieurs imposent des contraintes aux niveaux inférieurs et que ceux-ci imposent des conditions limites.

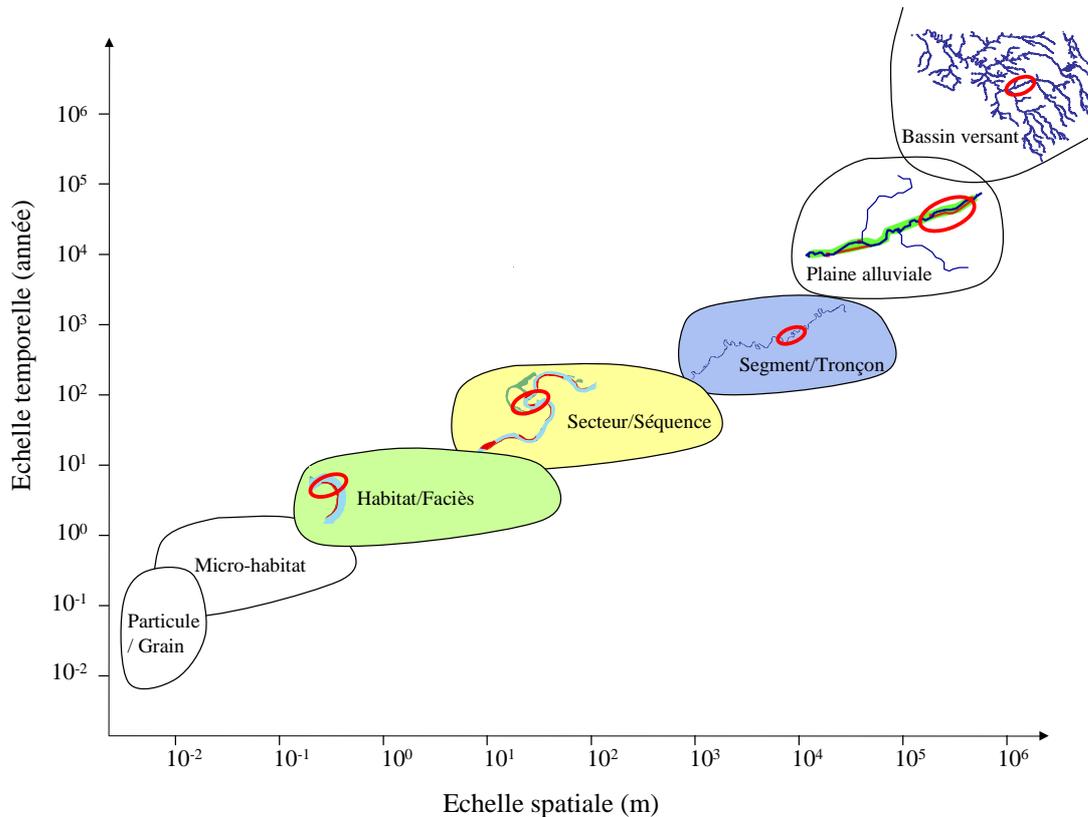


Figure 1.1 – Hiérarchie spatio-temporelle de la structure des hydrosystèmes d'eau courante (d'après Frissell et al. (1986)). En couleur, les échelles privilégiées dans ce travail.

1.1.2 Hétérogénéité longitudinale et latérale

Si le concept de continuum fluvial a beaucoup apporté à la compréhension du fonctionnement global d'un cours d'eau, chacun est dans la réalité divisé longitudinalement en de multiples unités limitées par des discontinuités. Un exemple simple est la discontinuité naturelle introduite par l'arrivée d'un affluent, qui par apport d'eau et de sédiments, peut changer radicalement les conditions à l'aval de la confluence. En particulier, la reconnaissance des discontinuités longitudinales générées par les barrages a conduit à la formalisation du *Serial Discontinuity Concept* (SDC) (Ward et Stanford, 1983). Au même moment, l'introduction de la théorie des taches (*Patch Dynamics*) (Pringle et al., 1988; Townsend, 1989) dans le concept de continuum fluvial a permis une meilleure prise en compte des caractéristiques de ces discontinuités vues comme des écotones (Bretschko, 1995). Ce concept conduit aujourd'hui à l'idée que chaque secteur de cours d'eau est unique car il résulte d'une combinaison et d'interactions uniques entre les niveaux hiérarchiques supérieurs auquel il appartient (Poole, 2002). Ainsi l'hydrosystème devient un système

emboîté de tâches dynamiques à chaque niveau hiérarchique exprimé par le concept de *Hierarchical Patch Dynamics* (HPD) (Wu et Loucks, 1995), lequel peut servir de cadre pour comprendre les liens multi-échelles des hydrosystèmes (Poole, 2002).

La vision linéaire des interactions et des flux de matière et d'organismes s'est révélée incomplète pour les plaines alluviales larges dont l'intégrité écologique dépend des flux dans les dimensions latérale et verticale (Amoros et Petts, 1993). Dans ces milieux, les interactions latérales et verticales entre les éléments de la mosaïque fluviale ont été formulées à l'aide du *Flood Pulse Concept* (Junk et al., 1989; Tockner et al., 2000) et du *Hyporheic Corridor Concept* (Stanford et Ward, 1993). Le *Serial Discontinuity Concept* est alors étendu à la dimension latérale (Ward et Stanford, 1995b).

1.1.3 Connectivité hydraulique

Toutes les interactions hydrodynamiques entre les divers éléments du cours d'eau et de sa plaine alluviale dans les dimensions longitudinales, latérales, verticales et temporelles ont été formalisées par le concept de connectivité hydraulique (*Hydrological Connectivity*) (Petts et Amoros, 1996; Amoros et Bornette, 2002). L'importance relative de chacune de ces composantes de la connectivité hydraulique en chaque point du réseau hydrographique est liée à la structure physique du cours d'eau aux diverses échelles spatiales, laquelle à son tour détermine la composition des communautés (Poole, 2002).

1.2 Ecologie des poissons d'eau courante

1.2.1 Structure spatiale des populations de poissons

Bien que les aires de répartition des espèces de poissons d'eau courante puissent former de grands ensembles biogéographiques, ils sont inféodés aux réseaux hydrographiques considérés comme ayant une structure en « îles ». Ainsi, dans ce type de milieux, les populations de poissons sont spatialement structurées car distribuées dans un ensemble de secteurs de cours d'eau plus ou moins fragmentés. Elles peuvent être considérées comme des populations spatialement sub-divisées (Blondel, 1995) ou des métapopulations (Hanski, 1991). Les métapopulations étant caractérisées par de faibles taux de dispersion entre populations locales. Divers modèles de structure de métapopulation ont été proposés à partir de celui de Levins (Levins, 1969), notamment en prenant en compte un nombre fini de sites géoréférencés, de tailles et de connectivités variables (Hanski et Gilpin, 1997) (Figure 1.2). Les populations sub-divisées sont des populations en taches d'habitats fragmentés (Figure 1.2

D) pouvant fonctionner comme des métapopulations selon les taux de dispersion (Wiens, 1997). Certains modèles sont basés sur les différences entre les habitats (Burel et Baudry, 1999) : ainsi le modèle source-puits décrit une métapopulation dans laquelle le taux d'accroissement est supérieur à 1 dans les sous-populations, appelées sources, et inférieur à 1 pour les autres, appelées puits (Pulliam, 1988). Les modèles ont l'intérêt d'être définis par la structure des taches d'habitats pouvant accueillir des populations locales et non pas seulement sur la distribution des individus. Une tache non occupée pourra être colonisée à un moment donné et servir au maintien de la population totale.

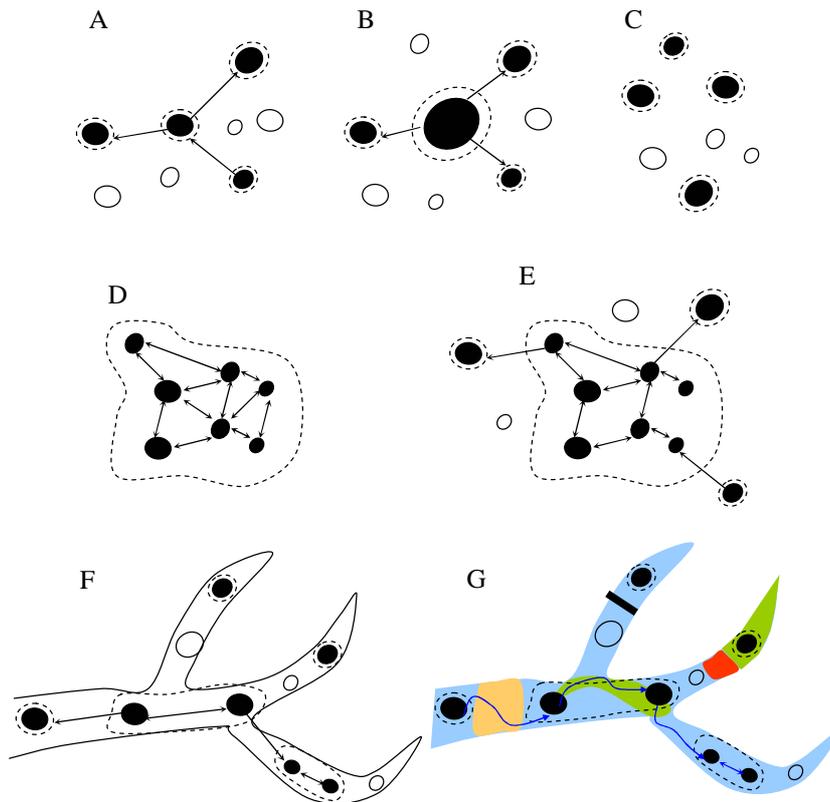


Figure 1.2 – Différents types de métapopulations. Cercles pleins : tache occupée ; cercles vides : tache vacante ; pointillés : limites de la population ; flèches : dispersion. A : classique (Levins) ; B : continent-île ; C : métapopulation déséquilibrée ; D : en tache d'habitat fragmenté ; E : combinaison des cas précédents ; F : structure potentielle théorique en cours d'eau ; G : structure potentielle spatialement explicite en cours d'eau, la composition de la matrice influence la dispersion (modifié d'après Harrison et Taylor (1997) et Wiens (1997)).

Lorsque les espèces ont des exigences qui les cantonnent à certaines parties des cours d'eau, des populations locales peuvent alors former des unités isolées. Par exemple, des bassins versants d'altitude supérieure à 1600 m sont définis comme propices à des populations locales de truite (*Salvelinus confluentus*). Ils sont alors d'autant plus occupés par l'espèce que le bassin versant est grand et proche d'un autre bassin versant (Dunham et

Rieman, 1999). Des espèces en danger d'extinction sont parfois constituées de quelques populations aux faibles effectifs comme l'Apron (*Zingel asper*) qui occupe seulement 4 bassins versants isolés du Rhône (Changeux et Pont, 1995).

Si pour certaines espèces la structure en populations locales isolées est claire, d'autres espèces largement réparties dans les réseaux peuvent présenter des structures en populations subdivisées ou en métapopulations (Figure 1.3).

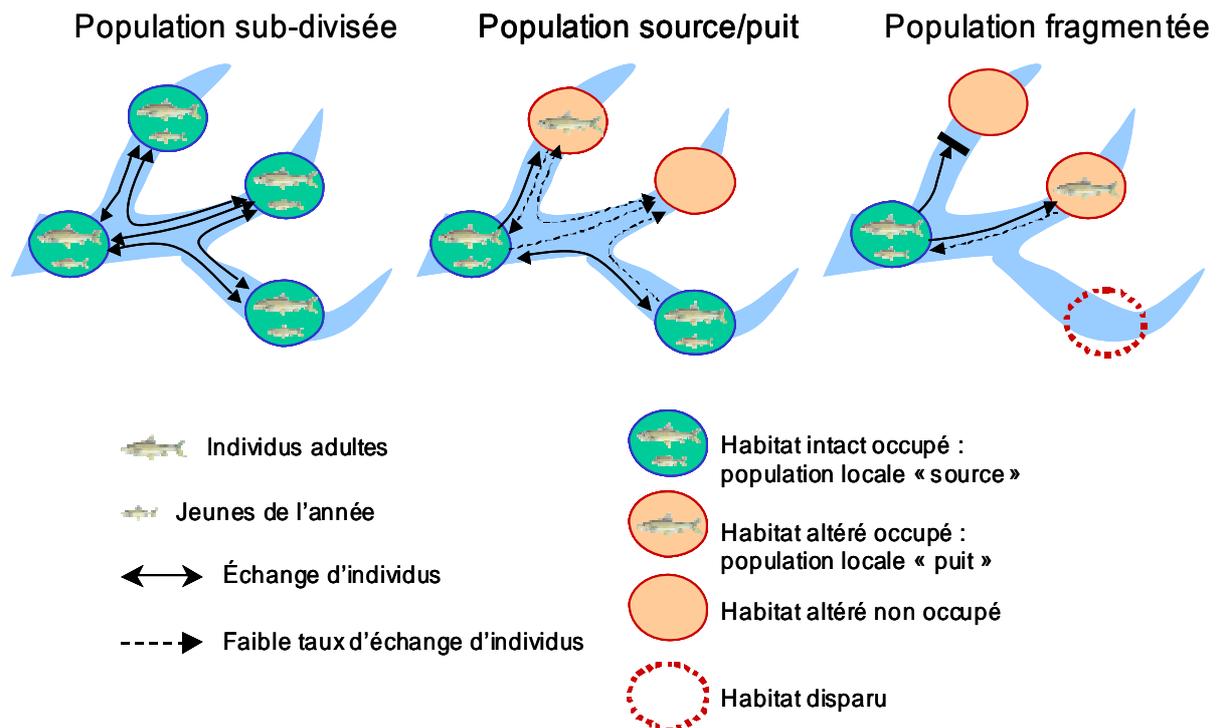


Figure 1.3 – Type de population en fonction du degré d'altération de l'habitat (habitat = toutes les ressources nécessaires à l'accomplissement du cycle de vie selon la définition de Hall *et al.* (1997)).

Peu de preuves de l'existence de réelles structures en métapopulation existent pour les poissons, mais des structures en populations subdivisées interconnectées par des échanges d'individus d'intensité variables sont cependant observées (Lucas et Batley, 1996; Johnston, 2000). Plusieurs espèces de truites nord-américaines, pour lesquelles les frayères et les habitats de croissance des jeunes sont limités aux petits cours d'eau (ordre 1 à 3), peuvent présenter une structure en populations subdivisées ; mais aucune extinction locale n'est observée (Rieman et Dunham, 2000). Le modèle classique (Levin) ne semble pas adapté aux espèces d'eau courante car la position dans le gradient amont-aval influence la dynamique de colonisation/extinction (Gotelli et Taylor, 1999). Les exemples de structures en métapopulation observée pour des salmonidés (*Hucho hucho* et *Oncorhynchus tshawytscha*) semblent plutôt de type source / puit (Schmutz et Jungwirth, 1999) (Figure 1.3).

Lorsque les activités humaines fragmentent longitudinalement et latéralement les cours d'eau, le passage d'une population sub-divisée à une métapopulation de type source/puit ou fragmentée est envisageable par réduction des flux de gènes (Figure 1.3). L'étude de la structure génétique permet de mettre en évidence d'éventuelles divergences génétiques entre populations. Par exemple, les populations de chevaine du Rhône présentent un isolement par la distance sur 100 km dans les systèmes les moins perturbés ainsi qu'une divergence génétique entre des populations situées en amont et en aval d'un barrage vieux de 45 ans (Laroche et al., 1999).

1.2.2 Sélection des ressources pour ces espèces mobiles

La sélection des ressources par les poissons est hiérarchique. Elle dépend d'une série de processus conditionnés par les échelles spatio-temporelles définies dans les hydrosystèmes (Bayley et Li, 1992) et par la connectivité de l'hydrosystème à ces échelles (Schmutz et Jungwirth, 1999) (Figure 1.4). A une échelle biogéographique, la capacité de dispersion entre réseau hydrographique et de colonisation d'un réseau hydrographique conditionne l'aire de répartition des espèces et la richesse de la faune piscicole. Un exemple est donné avec le gradient décroissant de richesse Est-Ouest (Danube-Rhin-Rhône-Seine) observé aujourd'hui en Europe, qui résulte d'une recolonisation post-glaciaire à partir du refuge Danubien (Belliard, 1994). Aux échelles comprises entre le cours d'eau et le bassin versant, la dispersion entre populations locales joue un rôle dans la formation et le fonctionnement des populations subdivisées ou métapopulations. Aux échelles comprises entre le micro-habitat et le segment, les mouvements journaliers et les migrations saisonnières conditionnent la réalisation du cycle de vie (Figure 1.4). Le terme de mouvement est utilisé pour tous les déplacements courants concernant un ou plusieurs individus ; celui de migration lorsqu'il s'agit d'un mouvement de masse dirigé, ayant une fréquence de retour annuelle ; et celui de dispersion lorsqu'il s'agit d'individus quittant leur population locale de naissance (Begon et al., 1996).

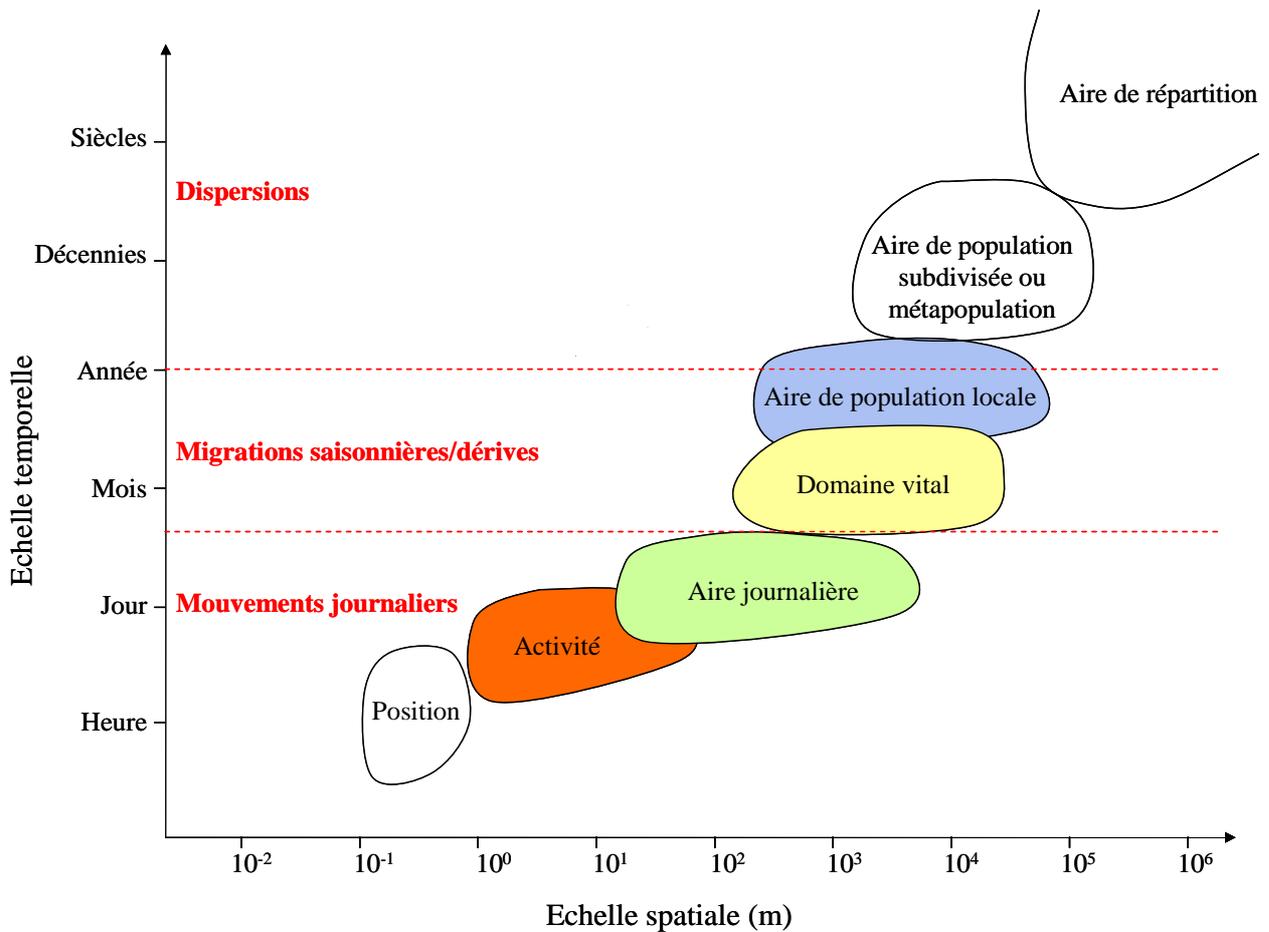


Figure 1.4 – Hiérarchie spatio-temporelle de la sélection des ressources chez les poissons d'eau courante et types de mouvements impliqués (inspiré de Frissell et al. (1986) ; Schmutz et Jungwirth (1999); et Habersack (2000)). En couleur, les échelles privilégiées dans ce travail.

Le cycle de vie des poissons est complexe et requiert divers types de milieux aquatiques pour chaque stade de développement (larve, juvénile et adulte) et pour chaque type d'activité (alimentation, reproduction, protection) (Figure 1.5). La période embryonnaire se caractérise par une nutrition sur les réserves de l'œuf alors que la larve commence à se nourrir dans le milieu. Le juvénile ressemble à l'adulte mais il n'est pas encore capable de se reproduire. Ainsi, les principales contraintes exercées par l'environnement sur les stades œuf et embryon sont l'oxygénation et la protection, lesquelles sont assurées par le choix des sites de ponte. À partir du stade larvaire, la relation avec l'environnement est principalement nutritionnelle et vise à assurer la croissance et le développement des gonades (Nikolsky, 1963). Aux stades juvénile et adulte un cycle saisonnier se met en place (Figure 1.5 B). Dans le cas de l'adulte, ce cycle se déroule en plusieurs étapes variables selon les espèces : hivernage, alimentation, reproduction, alimentation, repos. Pour certaines espèces, toutes ces étapes s'effectuent dans le même type de milieu et, pour d'autres au contraire, des milieux différents séparés par de

grandes distances sont nécessaires. Les divers stades de développement et les cycles saisonniers impliquent des mouvements passifs ou actifs. Il s'agit de dérive passive dans les cas des œufs non adhérents aux supports de ponte, ou dans celui des larves avec le courant. En revanche, les mouvements journaliers et les migrations saisonnières des adultes sont actifs.

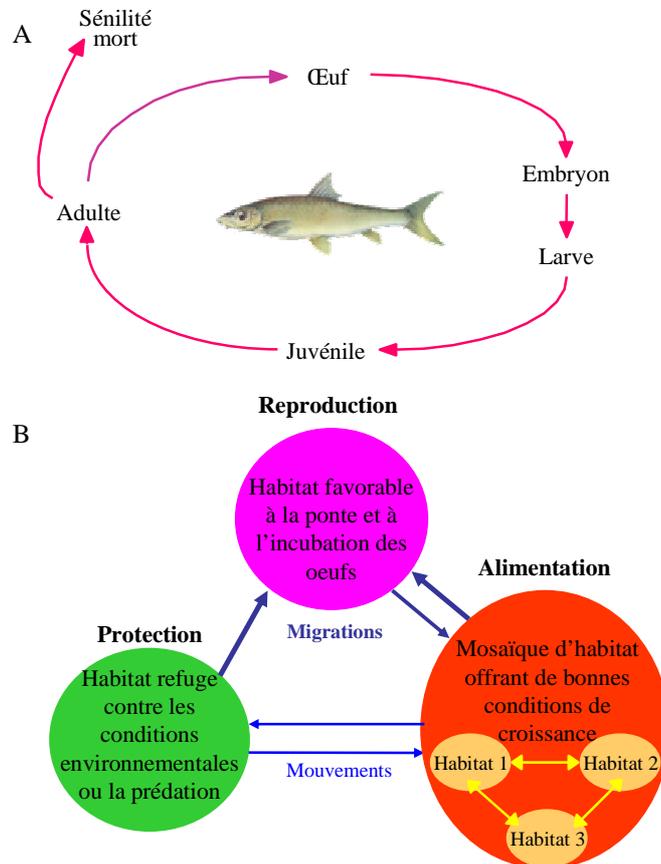


Figure 1.5 – A : cycle de vie d'un poisson d'eau courante ; B : modèle conceptuel de paysage dynamique adapté au cycle de vie des poissons d'eau courante (d'après Schlosser (1995)).

Quelle que soit leur origine, les mouvements des poissons sont un compromis entre la nécessité de trouver l'habitat ressource adéquat pour accomplir une fonction vitale (alimentation, repos, reproduction, dispersion), tout en limitant les dépenses d'énergie et l'exposition au risque de prédation. C'est pourquoi les mouvements sont sous l'influence à la fois de facteurs abiotiques, comme le débit et la température (Lucas et Baras, 2001), et biotiques, comme la présence de prédateurs (Gilliam et Fraser, 2001).

Le coût énergétique de déplacement, liée aux capacités de nage, dépend de la diversité des formes et des longueurs de corps et des stratégies du métabolisme énergétique. Le comportement de choix des milieux traversés est lié en partie à leur déplacement contre le courant, appelée rhéoréaction. Chez les espèces pélagiques, ce sont les organes optiques qui dominent le contrôle de l'orientation face au courant. Ces espèces se déplacent près de la

surface ou à travers les zones peu profondes le long des berges (par exemple les brèmes et les gardons). Chez les espèces benthiques ce sont les organes tactiles qui dominent le contrôle de l'orientation face au courant. D'une façon générale, les poissons semblent éviter, particulièrement le jour, les habitats de faibles hauteurs d'eau (< 1m) en liaison avec les pêcheurs et la prédation par les oiseaux piscivores (héron et cormoran). Une espèce de hotu (*Chondrostoma prespensis*) effectue sa migration de reproduction uniquement la nuit et les auteurs l'attribuent aux fortes abondances d'oiseaux (Crivelli et al., 1997).

De nombreux travaux mettent en évidence des variations individuelles de comportement de mouvement avec des poissons mobiles et d'autres peu mobiles (Smithson et Johnston, 1999 ; Hilderbrand et Kershner, 2000). Selon les auteurs et les espèces étudiées, cela peut être en partie liée à la taille et la croissance (Skalski et Gilliam, 2000). Au niveau population, cela se traduit par des fractions plus ou moins importantes de poissons migrants (30-40 % pour le barbeau fluviatile (Philippart, 1977; Penaz et al., 2002) ; 12-32 % pour la brème commune ((Goldspink, 1978 et Whelan, 1983) cité par Donnelly et al. (1998)).

Pour certaines espèces, la sélection des habitats ressources n'est pas uniquement liée à la qualité de ces habitats, mais dépend aussi de deux autres aspects de l'écologie des poissons : la fidélité aux sites et le comportement grégaire. La fidélité au site est un comportement lié à la connaissance de la localisation des ressources favorables. Elle est connue spécialement pour la fidélité aux habitats de reproduction chez certains salmonidés (*homing*). Elle est aussi observée pour des espèces non-migratrices comme le gardon qui présente une fidélité aux frayères ainsi qu'aux habitats d'alimentation (L'Abée-Lund et Vollestad, 1987). Des individus déplacés expérimentalement retournent sur les lieux de leur capture (Smith, 1991 ; Clough et Ladle, 1997; Dauble et al., 1999). Ce comportement permet de réduire le temps des trajets et celui de recherche des habitats favorables (Baras, 1997).

Pour les espèces grégaires, qui forment des bancs d'individus, il n'est pas nécessaire de trouver un habitat ressource non occupé contrairement aux espèces territoriales. Un individu non familier de l'environnement (par exemple un individu déplacé) atténue son désavantage en rejoignant ses congénères et en apprenant la localisation des habitats favorables en suivant le banc (Baras, 1997). Ce comportement, appelé attraction conspécifique en écologie comportementale, est un moyen de sélection des taches d'habitat favorable basée sur leur plus grande détectabilité plutôt que leur attractivité (Lima et Zollner, 1996). La structure en banc présente divers avantages comme l'hydrodynamisme, la rapidité à trouver la nourriture et la

diminution du risque de prédation (Pitcher, 1986 ; Moyle et Cech Jr., 1988). La diminution du risque de prédation laisse ainsi plus de temps à la recherche de nourriture.

1.2.3 Relations spatiales entre taches de ressources

Les espèces utilisant un seul type d'habitat ressource, favorable à l'ensemble du cycle de vie, ont des aires de populations locales homogènes (Figure 1.6 A-B). Pour des espèces mobiles utilisant plusieurs habitats ressources afin d'accomplir leur cycle de vie (Figure 1.6 C-D), les processus de complémentation et de supplémentation décrits par Dunning et al. (1992) sont fondamentaux. Il y a supplémentation lorsque les taches voisines d'un même habitat ressource (ressources substituables) sont utilisées par des individus, mais que chacune a une taille trop faible pour fournir la quantité suffisante de cette ressource particulière à la population locale (Figure 1.6 D a). La complémentation est au contraire l'exigence de plusieurs taches d'habitat ressources différents (ressources non substituables) permettant de subvenir à l'ensemble des exigences de ressources (Figure 1.6 D c). De tels processus dépendent de la structure spatiales des taches des divers habitats ressources, mais aussi des capacités de déplacement des espèces entre les taches.

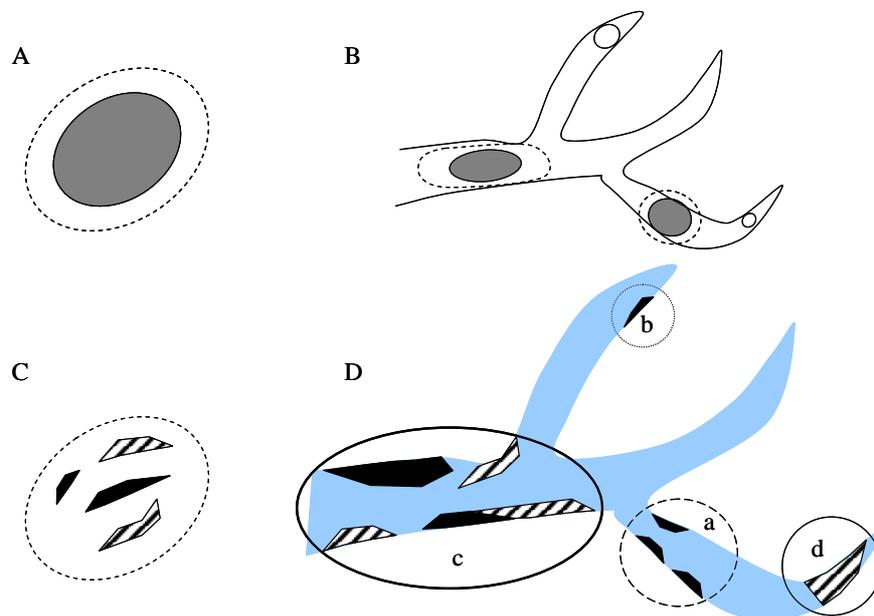


Figure 1.6 – Aires de populations locales (A et B) et détail des relations spatiales entre taches de deux habitats ressources présents dans une aire de population locale (C et D). En gris : aire de population locale occupée ; en blanc : aire de population locale non occupée ; en noir : habitat ressource 1, en hachures : habitat ressource 2. a : supplémentation des taches de l'habitat ressource 1 permettant la survie d'une population locale ; b : la tache d'habitat ressource 1 n'est pas suffisante pour soutenir une population locale ; c : complémentation des taches d'habitat ressource 1 et 2 ; d : la tache de l'habitat ressource 2 est suffisante mais il n'y a pas complémentation avec l'habitat ressource 1.

1.3 Écologie du paysage

D'après Wiens (1997), il existe trois conceptions de l'écologie du paysage en lien avec son développement historique en Europe et en Amérique du Nord. C'est soit une écologie synthétique et holiste, où l'homme tient une place importante, soit une écologie classique, où le niveau d'organisation ou l'échelle d'étude deviennent plus large, soit une écologie spatiale qui étudie les liens entre la structure et la dynamique des paysages hétérogènes et les phénomènes écologiques (Turner, 1989). Concilier ces trois conceptions est sans doute le meilleur moyen de développer une écologie des paysages sub-aquatiques. Après avoir explicité quelques concepts clé de l'écologie du paysage, les influences réciproques existant actuellement entre cette discipline et l'écologie aquatique sont présentées.

1.3.1 Holisme et notion d'émergence

Le holisme est une vision relationnelle de la réalité du monde et une stratégie de recherche. Il considère un système complexe comme une entité possédant des caractéristiques liées à sa totalité, et des propriétés qui ne sont pas déductibles de celles de ses éléments. La vision holiste a contribué à élargir le domaine d'observation des disciplines scientifiques en faisant apparaître la nécessité des approches pluridisciplinaires. Bien que l'écologie mentionne fréquemment un besoin de recourir à des approches holistes, il est souvent difficile d'en proposer qui soient réellement opérationnelles (Bergandi et Blandin, 1998). Récemment, un certain nombre d'auteurs ont proposés des approches holistes pour l'étude des systèmes écologiques lors du colloque de *l'International Association for Landscape Ecology (IALE)* « Holistic Landscape Ecology in Action » (Landscape and Urban Planning, volume 50, issue 1-3). En particulier, Baudry et al. (2000) et Li (2000) qui propose des principes pouvant agir sur l'auto-organisation des systèmes. De cette vision holiste, découle surtout des conséquences importantes en terme de recherche (Antrop, 2000) :

- la valeur d'un élément n'est pas absolue, le même élément peut avoir une valeur différente selon sa position spatiale,
- changer un élément change le tout,
- changer le contexte change la qualité de l'élément.

Un thème clé de l'écologie du paysage est lié à la prise en compte du contexte spatial d'un élément (ou tache) comme facteur agissant sur la qualité de cet élément. Cette dépendance contextuelle fait que l'écologie du paysage nécessite d'être spatialement explicite.

1.3.2 Hétérogénéité et fragmentation

Les concepts d'hétérogénéité et de fragmentation sont à la base du développement de l'écologie du paysage. Depuis 1970, la reconnaissance de l'hétérogénéité des systèmes écologiques a pris progressivement le pas sur le choix de systèmes écologiques homogènes. Désormais, l'hétérogénéité des systèmes écologiques et la variabilité dans l'espace et le temps sont explicitement prises en compte. L'hétérogénéité d'un milieu a deux composantes : la diversité des éléments qui le composent et la complexité des relations spatiales entre ces éléments. Cette hétérogénéité spatio-temporelle résulte des contraintes environnementales et du régime de perturbations naturelles et anthropiques du milieu considéré (Burel et Baudry, 1999).

La fragmentation implique plus que des changements dans la taille et l'isolement des éléments. Elle entraîne en particulier le remplacement de ces éléments par d'autres, change le contexte spatial et altère la connectivité (Wiens, 1997). Ces deux phénomènes spatiaux peuvent être perçus de façons très différentes selon les espèces en fonction de leurs utilisations des éléments, de la biologie de leurs populations et de leurs capacités de mouvements. Leur quantification a donné lieu à diverses métriques et méthodes d'analyses spatiales (O'Neill et al., 1988 ; Baras, 1992; McGarigal et Marks, 1995 ; Cooper et al., 1997; Gustafson, 1998), mais ces dernières ne sont pas indépendantes de l'étendue et du grain d'étude. Beaucoup de ces métriques, notamment celles évaluant l'hétérogénéité, doivent donc être considérées de façon relative pour comparer des paysages ayant les mêmes types d'éléments, ou étudier la dynamique temporelle d'un paysage (Burel et Baudry, 1999).

1.3.3 Connectivité structurelle et fonctionnelle

La connectivité possède une composante structurelle qui dépend de la forme, de la taille et de la position relative des éléments dans le paysage ; et une composante fonctionnelle qui décrit la réponse des individus à ces structures en termes de mouvements (migration et dispersion), de coûts et de risques de mortalité (Baudry et Merriam, 1988). Ainsi la connectivité est la façon dont le milieu facilite ou empêche les mouvements, la migration entre les taches d'habitats ressources ou la dispersion entre populations locales (Taylor et al., 1993). Elle est à la fois reconnue à l'échelle des paysages ainsi qu'à celle des taches d'habitat (Moilanen et Hanski, 2001). De plus, elle est spécifique d'un milieu et d'une espèce pour laquelle la composante fonctionnelle nécessite l'intégration de la composante structurelle (Schumacker, 1996; Tischendorf et Fahrig, 2000; Moilanen et Hanski, 2001). Cependant,

selon les capacités de mouvements de l'espèce et la structure de ses ressources, les deux composantes peuvent être confondues (Tischendorf et Fahrig, 2000).

Prédire la connectivité d'un paysage est crucial lorsque l'on connaît l'importance de ce paramètre dans la persistance des populations (Fahrig et Merriam, 1985 ; Fahrig et Merriam, 1994). Les mesures empiriques de la connectivité fonctionnelle, taux de migration (ou de dispersion) et comportements lors des mouvements, nécessitent souvent des méthodes coûteuses et difficiles à mettre en place, comme le radio-pistage ou les méthodes dites de capture, marquage, recapture (Ims et Yoccoz, 1997). Il est donc important de pouvoir estimer indirectement par modélisation la connectivité d'un paysage en fonction de ses caractéristiques et des connaissances de la biologie des espèces.

Trois types d'approches sont possibles pour modéliser la connectivité fonctionnelle entre des taches d'habitat. La première est basée sur la mesure de la connectivité structurelle considérant la distance simple (en général euclidienne) entre ces taches. Ainsi, la distance au voisin le plus proche est une métrique classiquement utilisée en écologie du paysage, seule ou combinée avec l'aire des taches (O'Neill et al., 1988 ; Gustafson et Parker, 1994 ; Gustafson, 1998 ; Hargis et al., 1998 ; Moilanen et Hanski, 2001). Plusieurs métriques sont développées pour mieux rendre compte de la composition et de la configuration des taches, des types de taches et du paysage global (McGarigal et Marks, 1995) : indice de contagion (O'Neill et al., 1988), indice d'agrégation (He et al., 2000), de lacunarité (Plotnick et al., 1993).

La seconde approche utilise une distance fonctionnelle par l'intégration de la distance et de la résistance au déplacement d'une espèce dans un milieu. Dans cette approche, le déplacement de l'individu est considéré de façon indirecte puisque la résistance est attribuée au milieu et non aux individus. La résistance, appelée aussi « coût de friction » traduit à la fois un coût énergétique de déplacement, un évitement comportemental et un risque de mortalité. En pratique, des gammes de résistance peuvent être établies sur la base d'avis d'experts, de littérature sur l'utilisation des habitats, des expériences de radio-tracking ou de capture-marquage-recapture. Des gammes de résistance ont été établies en milieu terrestre pour divers taxons afin dévaluer la connectivité fonctionnelle des paysages (Schippers et al., 1996; Ray et al., 2002 ; Vuilleumier et Prelaz-Droux, 2002 ; Joly et al., 2003 ; Verbeylen et al., 2003 ; Baum et al., 2004).

La troisième approche est la modélisation dite individu-centrée (IBM pour *Individual-based model*) qui consiste à représenter explicitement le comportement de chaque individu,

ainsi que ses interactions avec les autres individus et l'environnement. Ces modèles de dispersion individu-centrée permettent de prédire des taux de migration entre des taches en simulant un grand nombre d'individus. Ces modèles sont souvent complexes et nécessitent un paramétrage important; le temps de calcul peut devenir long lorsque l'étendue et la résolution augmentent (Pain, 2001). Ils fournissent cependant une approche pertinente pour étudier le rôle de la fragmentation du cours d'eau sur la viabilité de population de poissons (Jager et al., 2001).

Bien qu'il y ait un équilibre du nombre de travaux utilisant la modélisation ou les approches empiriques pour estimer la connectivité (Goodwin, 2003), peu d'études ont tenté de confronter les mesures de connectivité structurelle ou fonctionnelle aux données empiriques de mouvements, de taux de migration ou de dispersion. Par contre, les mesures de connectivités ont été utilisées souvent comme variable explicative de la distribution des espèces (Petit et Burel, 1998 ; Goodwin, 2003).

1.4 Influences réciproques de l'écologie du paysage et de l'écologie des cours d'eau

Le paysage est défini à l'origine comme une scène de notre environnement perçue dans sa globalité par un observateur. Actuellement, ce terme est utilisé dans le sens d'une aire spatialement hétérogène pour au moins un facteur d'intérêt (Turner et al., 2001). Dans ce cas, le regard porté sur les rivières peut suivre un degré croissant de détail. Le cours d'eau peut être un simple élément homogène du paysage terrestre comme le voit les images satellites classiques (Figure 1.7 A). Il peut être un élément homogène dont les écotones avec le milieu terrestre sont soumis à des flux de matière et d'organismes (Figure 1.7 B). Il peut enfin être considéré comme intrinsèquement hétérogène, avec ses éléments terrestres et aquatiques, tel qu'un observateur peut le percevoir du bord de la rive: chenal, annexes hydrauliques, bras morts, bancs de sable... (Figure 1.7 C).

A ces trois niveaux défini par Wiens (2002), un quatrième peut être ajouté, plus difficile à appréhender car peu visible pour un observateur terrestre. Il s'agit de l'hétérogénéité de l'environnement sub-aquatique tel que le poisson peut le « percevoir » (Figure 1.7 D) et c'est ce paysage sub-aquatique dont il est question dans cette thèse.

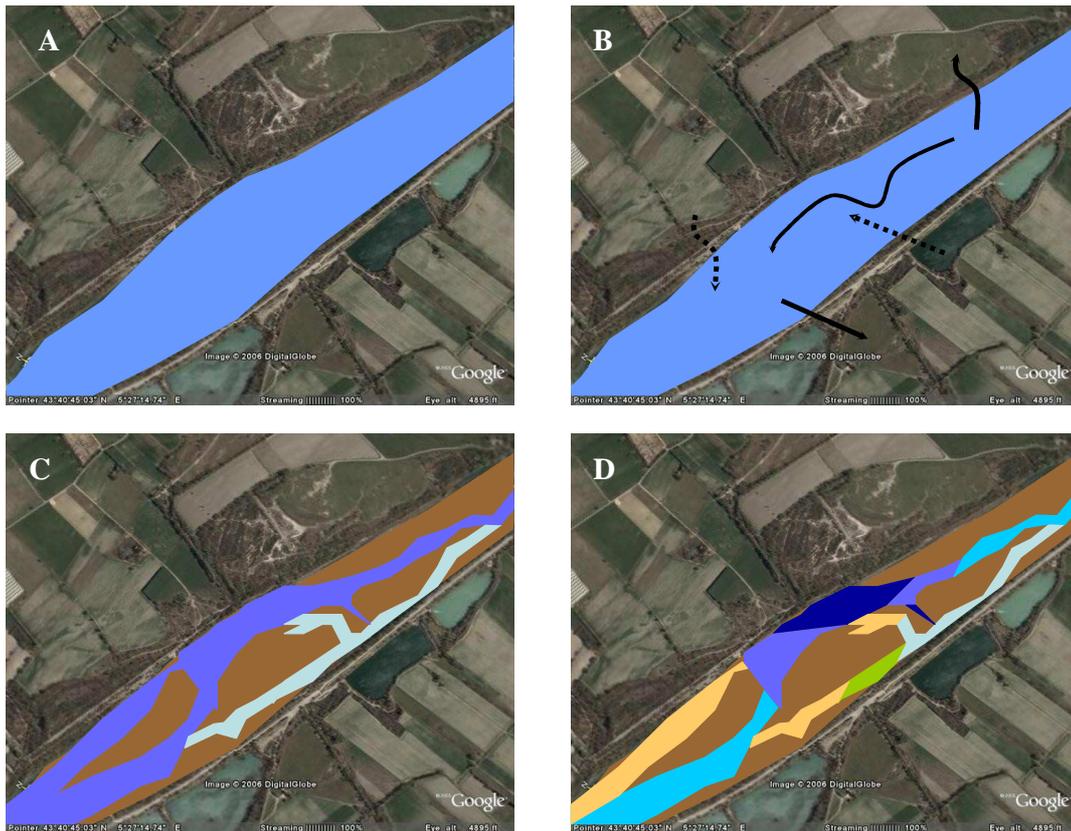


Figure 1.7 – Différentes perceptions d'un cours d'eau. A : le cours d'eau est un élément homogène du paysage ; B : le cours d'eau est connecté au milieu terrestre par des flux longitudinaux ou latéraux à travers les écotones ; C : le cours d'eau est un paysage en lui-même, hétérogène pour un observateur terrestre (d'après Wiens (2002)) ; D : le cours d'eau est un paysage pour le poisson, hétérogène dans sa composante sub-aquatique.

Pour les écologues des cours d'eau, l'écologie du paysage est considérée vis à vis de ce quelle peut apporter pour enrichir les concepts de l'écologie des cours d'eau. Certains titres d'articles récents sont en ce sens révélateurs : "*Landscape ecology: a framework for integrating pattern and process in river corridors*" (Ward et al., 2002) ou "*Riverine landscapes: Taking landscape ecology into the water*" (Wiens, 2002). Mais il y a presque 20 ans Pringle et al. (1988) décrivaient déjà comment les concepts de l'écologie du paysage et de dynamique des taches (Pickett et White, 1985) pouvaient être utiles aux milieux d'eau courante pour : (i) comprendre le rôle des éléments de la mosaïque fluviale et leurs interactions, (ii) améliorer le pouvoir prédictif des concepts clés de l'écologie des cours d'eau, et (iii) permettre des liens entre les approches réductionnistes et holistes. Ce concept de dynamique des taches a joué un rôle clé pour décrire le fonctionnement des communautés d'algues et d'invertébrés marins ou de plantes terrestres (Levin, 1993). Il a été appliqué aux milieux d'eau courante par Townsend (1989), et aux poissons par Angermeier et Karr (1984) et Schlosser, (1991).

Les références aux principes de l'écologie du paysage signifient souvent l'élargissement de l'échelle d'observation à celle du « paysage » (Lowe, 2002), l'étude de plusieurs échelles (revue dans Annexe 2), ou la prise en compte de facteurs terrestres, comme l'usage du sol, pour expliquer la qualité du cours d'eau ou la distribution des organismes (Kelly et al., 1998 ; Watzin et McIntosh, 1999). Ce n'est que récemment que cette discipline a été le moyen de renforcer une perspective holiste à l'étude des cours d'eau en intégrant structure, dynamique et fonction (Ward, 1998; Ward et al., 2002; Wiens, 2002). Le premier colloque « *Riverine landscapes* » tenu en 2001 à Ascona (Suisse) a permis, d'une part une synthèse et un dialogue de diverses disciplines liés à ces paysages aquatiques, parmi lesquelles l'écologie du paysage tient une place importante et d'autre part, de dégager des perspectives de recherche (Tockner et al., 2002).

Presque au même moment, le 16^{ème} colloque annuel de l'association US de IALE faisait la liste des 10 thèmes majeurs pour l'Écologie du Paysage du 21^{ème} siècle (Wu et Hobbs, 2002). Bien que la référence aux environnements aquatiques soit très marginale, ils sont mentionnés dans les besoins de développement théorique et conceptuel. Alors que les paysages de cours d'eau sont désormais considérés comme des « *riverscapes* » (Ward, 1998), l'écologie du paysage n'a pas encore réellement intégré l'écologie des cours d'eau.

En effet, derrière le terme « *riverscape* » se cache une diversité d'acceptions par les écologues des cours d'eau, lesquelles dépendent du thème privilégié parmi les six listés par (Wiens, 2002) : la qualité des taches varie, les limites de taches influencent les flux, le contexte est pris en considération, la connectivité est un facteur déterminant, les organismes sont importants et le choix d'échelle est crucial. Chacun de ces thèmes n'est pas forcément nouveau en écologie aquatique et l'emploi du terme « *riverscape* » ne signifie pas toujours un changement d'approche. C'est l'intégration de ces thèmes qui doit permettre l'étude des patrons et des processus. Le dernier thème, associé aux trois premiers, est privilégié dans l'étude des structures géomorphologiques complexes et dynamiques des mosaïques fluviales (Arscott et al., 2000 ; Richards et al., 2002). L'influence de ces structures est étudiée sur les diverses communautés terrestres et aquatiques, végétales et animales (Bornette et al., 1998 ; Robinson et al., 2002), ainsi que sur la biodiversité (Ward, 1998 ; Godreau et al., 1999 ; Ward et al., 1999).

Un apport de l'écologie du paysage à celle des cours d'eau est de l'avoir rendue plus spatialement explicite (Fisher et al., 2001). En particulier pour les organismes exclusivement aquatiques qui vivent dans la partie sub-aquatique, comme les invertébrés vivant à l'échelle

des « *streambed landscape* » (Downes et al., 1993; Palmer et al., 2000; Silver et al., 2000) ou les poissons (Kocik et Ferreri, 1998; Dunham et Rieman, 1999; Baxter, 2002; Torgersen, 2002; Fisher et Rahel, 2004; Torgersen et Close, 2004). En résumé, après avoir intégré certains concepts de l'écologie du paysage, il apparaît que l'écologie des cours d'eau devient plus intégrative, plus réaliste spatialement et incorpore des échelles d'études de plus en plus larges où les cours d'eau deviennent un réseau interconnecté (Fisher et al., 2001).

Cependant, dès l'application de certains concepts comme la dynamique des taches, certains auteurs recommandent la prudence ; à cause des particularités de la faune aquatique des cours d'eau, comme la mobilité des organismes et l'utilisation complexe de la ressource (Frid et Townsend, 1989 ; Downes, 1990).

De façon plus générale, les milieux d'eau courante sont inféodés à la force physique permanente, variable et directionnelle qu'exerce le flux d'eau. L'équivalent en milieu terrestre, pourrait en partie se concevoir lorsqu'il est parcouru par des vents violents. Les processus qui génèrent les régimes de perturbations sont différents dans les deux milieux, les milieux d'eau courantes se structurant selon des lois particulières (Begon et al., 1996). Ceci fait dire à Poole (2002) que les concepts de l'écologie du paysage ne sont pas applicables tels quels aux milieux d'eau courantes mais qu'ils doivent tenir compte de la dynamique particulière des écosystèmes d'eau courante. Il propose ainsi une écologie des paysages fluviaux qui serait un champ de recherche différent de l'écologie du paysage, bien que la différence des disciplines fondatrices soit faible (Figure 1.8). Sa proposition est ici modifiée en ajoutant aux perturbations climatiques, les perturbations anthropiques, et en indiquant par des flèches de taille différente l'intensité des influences réciproques actuelles. Le point de vue de Wiens (2002) semble plus constructif lorsqu'il dit que l'écologie du paysage peut contribuer à l'élargissement de l'écologie des cours d'eau mais qu'elle a sans doute aussi à apprendre de cette dernière.

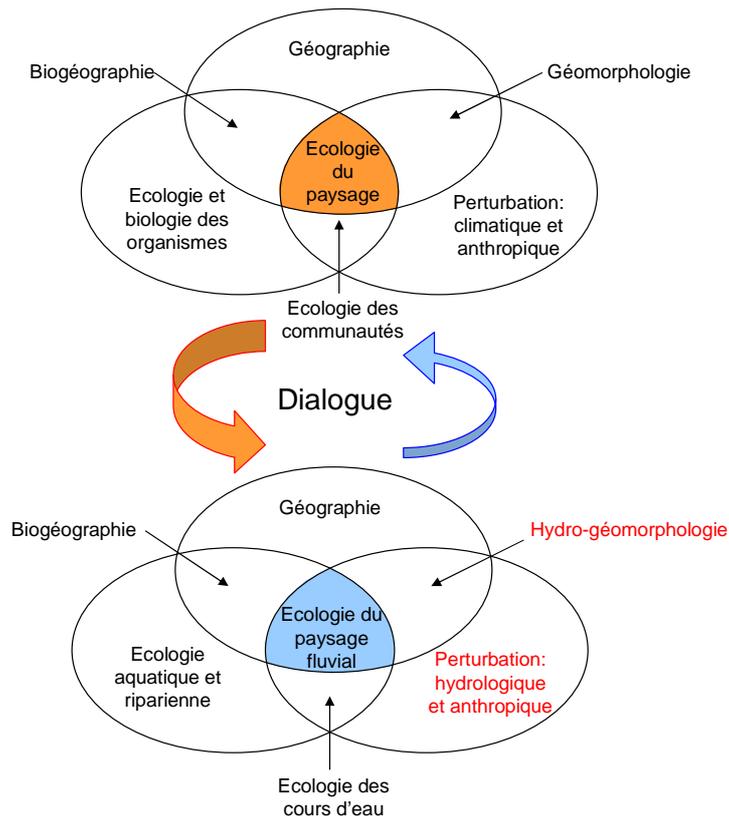


Figure 1.8 – Disciplines fondatrices de l'écologie du paysage et de l'écologie du paysage fluvial (modifié d'après (Poole, 2002)). L'intensité des influences réciproques est représentée par l'épaisseur des flèches.

2 Secteur d'étude et modèle biologique

2.1 La Seine et la plaine alluviale de la Bassée

2.1.1 Le Bassin de la Seine

Le bassin versant de la Seine (78 600 km² à Tancarville) est quasiment inscrit dans la cuvette sédimentaire du Bassin parisien. Sa géologie, son climat et son relief, où plus de 70 % de la superficie du bassin se situe en dessous de 200 m d'altitude, sont très homogènes à la différence des autres bassins hydrographiques français (Guerrini et al., 1998). Dans ce contexte géologique, la plupart des rivières sont des cours d'eau de plaine avec des pentes souvent inférieures à 2 ‰. Seule la partie amont du bassin de l'Yonne, drainant une partie du massif cristallin du Morvan, présente des altitudes supérieures à 600 m et des secteurs de cours d'eau avec des pentes supérieures à 40 ‰ (Belliard, 1994) (Figure 1.9).

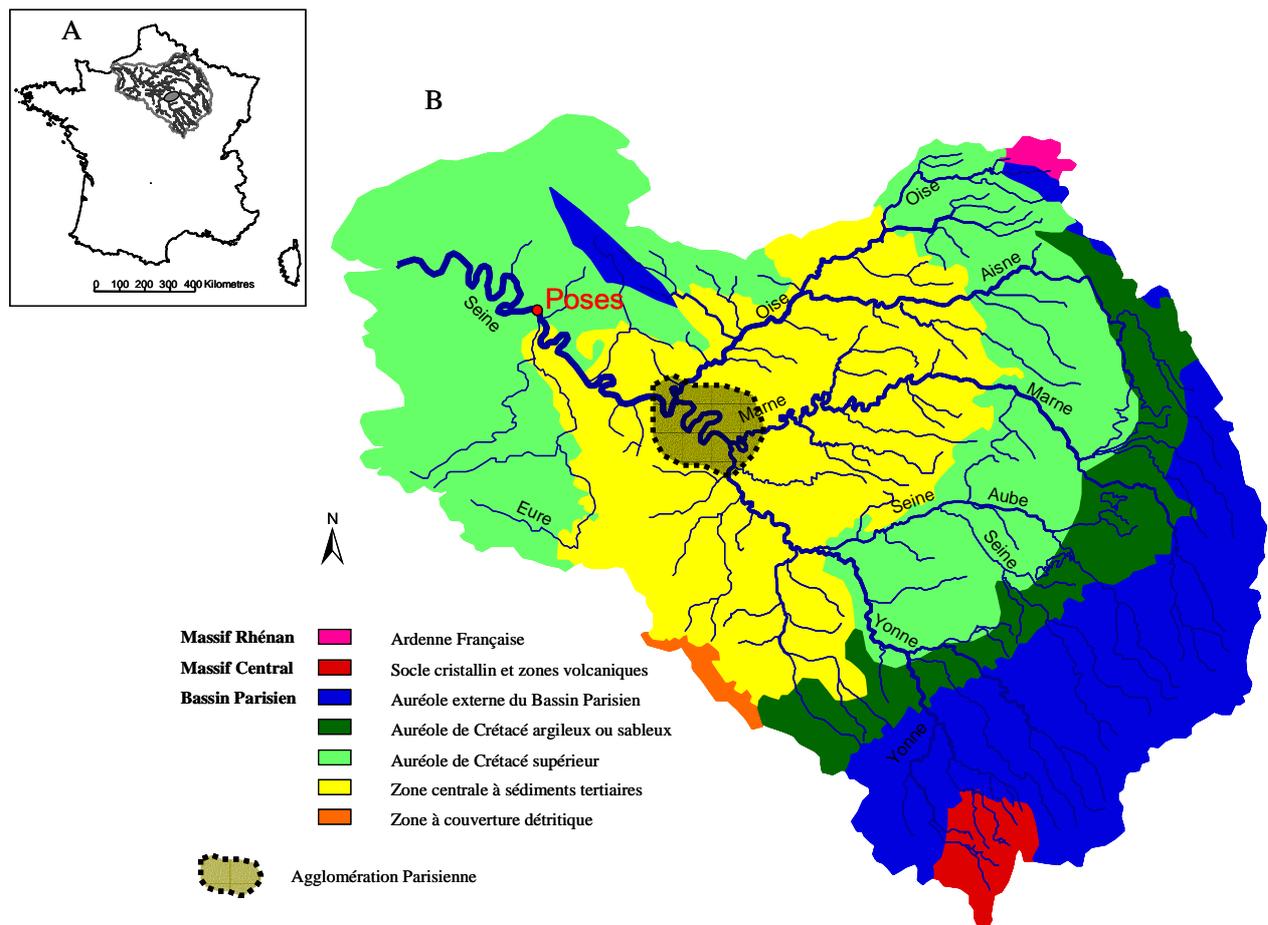


Figure 1.9 – A : Situation du bassin de la Seine en France ; B : carte géologique simplifiée du bassin de la Seine et réseau hydrographique principal.

Sur les 17 millions d'habitants du bassin, 10 millions sont concentré sur les 2 500 km² de la région parisienne, située au centre du bassin (Figure 1.9). Le rapport du nombre d'habitants sur le débit indique une forte pression anthropique, juste derrière la Tamise et devant le Nil, plaçant le bassin de la Seine parmi les plus densément peuplés d'Europe à égalité avec le Pô (Guerrini et al., 1998). À cette pression humaine, s'ajoute la concentration de 40 % des activités industrielles et de 50 % du trafic fluvial national, utilisant 496 km de voies navigables au grand gabarit (3 000 t). Ces impacts font peser une lourde charge polluante sur les 350 km de fleuve de l'agglomération parisienne jusqu'à la mer (Belliard, 1994). L'agriculture occupe plus de 60 % de la surface du bassin, avec l'agriculture intensive céréalière au centre et l'élevage sur les marges moins fertiles du bassin.

2.1.2 La plaine alluviale de la Bassée

En amont de Paris, dans un secteur de la Seine en ordre 5 de Strahler (Strahler, 1957), la Bassée est une plaine alluviale inondable située entre la confluence de l'Aube et celle de l'Yonne (Figure 1.10). Elle s'étend longitudinalement sur environ 90 km et sur 4 km dans sa plus grande largeur avec des pentes longitudinales du cours d'eau comprises entre 0,3 et 0,6 ‰.

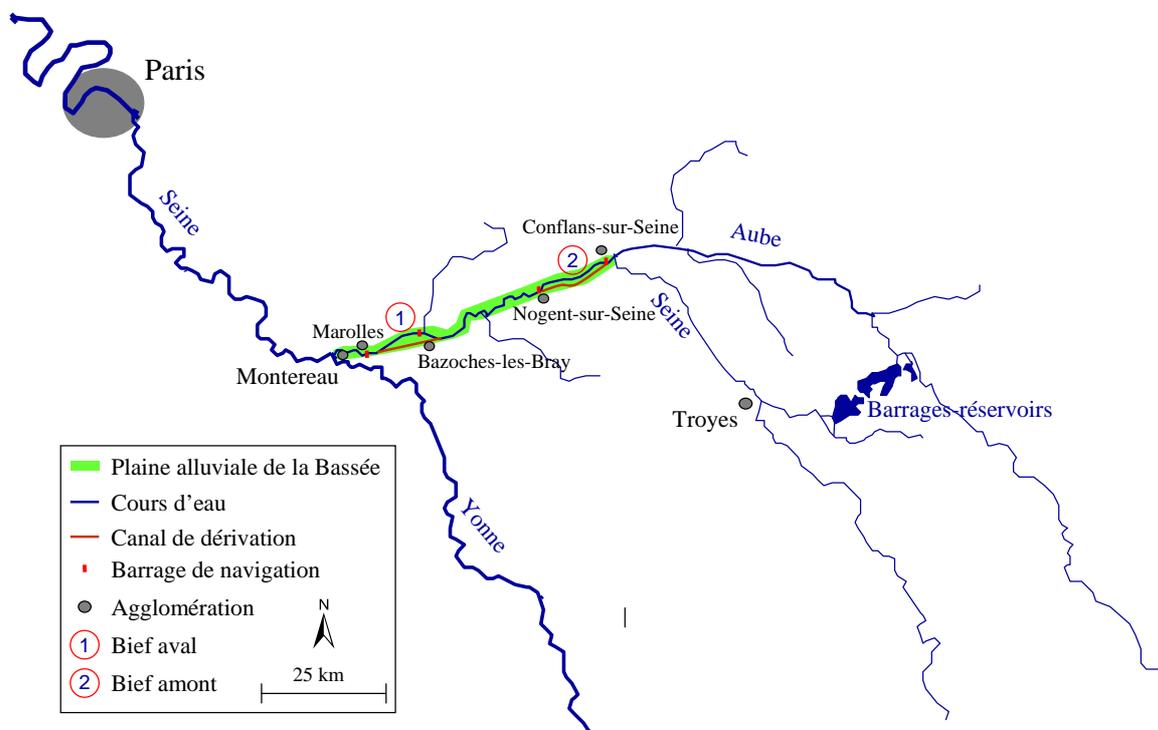


Figure 1.10 – Plan de situation de la plaine alluviale de la Bassée sur l'axe Seine entre la confluence avec l'Aube et celle avec l'Yonne. Le bief aval est limité par les barrages de Marolles et de la Grande Bosse (Bazoche-les-Bray) ; le bief amont est limité par les barrages de Nogent-sur-Seine et Conflans-sur-Seine.

Cette plaine, parfois distinguée en deux parties : La Bassée (partie aval) et la plaine de Romilly (partie amont), est le lieu d'enjeux importants et souvent antagonistes. Elle présente un haut potentiel écologique : elle a été identifiée comme une zone humide d'importance nationale par l'Office National des Zones Humides (ONZH), et une zone d'intérêt national pour la biodiversité, avec notamment 46 Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF) (Poinsot, 2002). Le Schéma de Services Collectifs des Espaces Naturels et Ruraux de l'Île-de-France (1996) insiste sur la protection de la continuité biologique de la Seine et de ses affluents. Elle subit des pressions anthropiques multiples du fait de la proximité de l'agglomération parisienne. La nappe des alluvions de la Bassée est identifiée comme une masse d'eau souterraine (au sens de la DCEE), fournissant une réserve aquifère pour l'alimentation en eau de l'Île-de-France. Cette plaine alluviale présente aussi un potentiel en termes d'expansion des crues à l'amont de l'agglomération parisienne et constitue une réserve de granulats pour la construction.

Originellement, la plaine alluviale de la Bassée était homogène avec un chenal à méandres mobiles. Les parties amont et aval de cette plaine ont été différemment touchées dans l'espace et le temps par les aménagements et les modes d'exploitation (Figure 1.11).

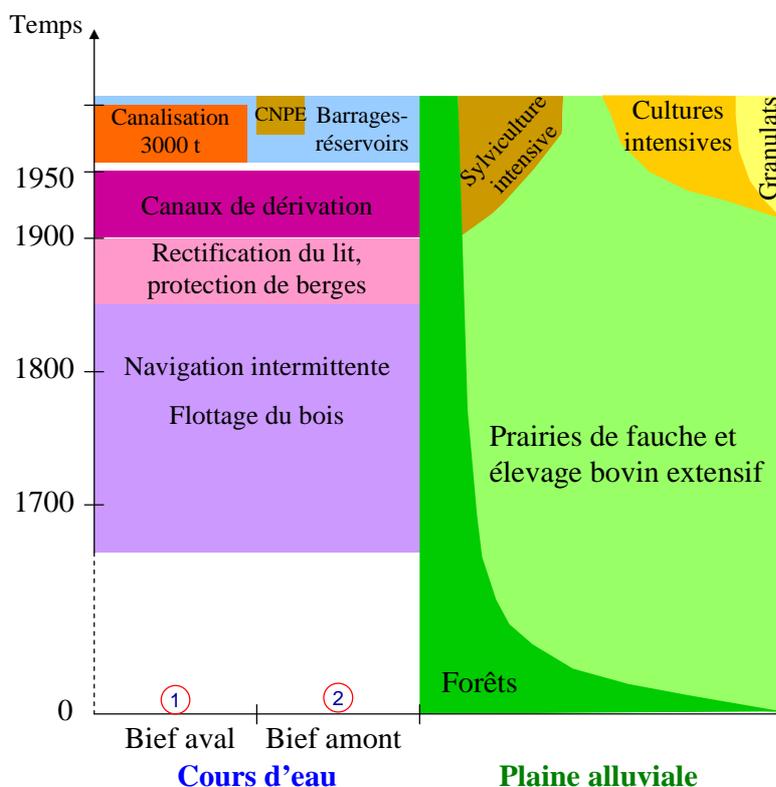


Figure 1.11 – Évolution historique des interventions humaines sur le cours d'eau et de l'usage du sol dans la plaine de la Bassée (d'après les données de Dasnias et al. (2000) et Boyer (2000)).

En prélude à l'établissement d'une navigation continue, la rectification du lit naturel porte tout d'abord sur la suppression des seuils et des hauts fonds (gués de 0,4 à 0,6 m) dont une cinquantaine existaient encore vers 1850 entre Nogent-sur-Seine et Montereau-Fault-Yonne (Boyer, 2000). En parallèle, la conservation des berges était un souci constant pour protéger le chemin de halage. La mise en service de barrages mobiles, associés à des écluses à sas permet de rendre la navigation continue en 1876 de Montereau jusqu'en amont de Conflans-sur-Seine. Un autre type d'aménagement a été nécessaire pour améliorer encore la navigation : le creusement artificiel de dérivations permettant de court-circuiter les sinuosités du lit mineur. Le canal de dérivation de Conflans-sur-Seine à Bernières (bief amont) est achevée en 1858 et celui de Bray-sur-Seine à La Tombe (bief aval) vers 1900 (Boyer, 2000). Le bief amont n'a donc subi que très peu de modifications physiques en raison de l'utilisation du canal de dérivation pour la navigation. En revanche, la partie aval a été mise au grand gabarit (3000 t) à partir de 1979 jusqu'au barrage de la Grande Bosse. Le chenal à méandres a été rectifié sur 58 % du linéaire du bief ; le nouveau chenal rectiligne et endigué est de section trapézoïdale et ses berges sont protégées de l'érosion par un revêtement artificiel. La plaine alluviale liée à ce bief est aujourd'hui non inondable pour des débits inférieurs à 450 m³/s, alors que dans le bief amont la plaine est inondable à partir de 150 m³/s. La plaine de la Bassée étant de plus située en aval des barrages-réservoirs Seine (1966) et Aube (1990), le régime hydrologique de la Seine y est régulé. Les débits de crues sont limités par le stockage d'eau (novembre à juillet), et les étiages sont soutenus par la restitution de l'eau de ces ouvrages (juillet à novembre).

Depuis au moins le 18^{ième} siècle, l'usage du sol était soit des pâtures pour l'élevage bovin, soit des prairies à faucher humides pour l'exportation de foin vers Paris par le transport fluvial intermittent. La production de foin dépendait de l'humidité des sols en lien avec le réseau d'annexes hydrauliques et la nappe phréatique. La populiculture s'est installée sur toute la plaine à partir de 1900 au détriment des prairies humides (Dasnias et al., 2000). L'usage du sol de cette plaine a été fortement modifié depuis 1948 avec une baisse des prairies de la plaine de Romilly de 34,0 % à 4,0 % et de 14 % à 2 % dans la Bassée aval. Parallèlement les surfaces de gravières ont augmenté de 0,1 % à 7,6 % sur l'ensemble de la plaine, s'établissant majoritairement au détriment des cultures (52%), des bois et fourrés (21%) et des prairies (16%) (Dasnias et al., 2000). La Bassée est la plus importante réserve de sable et de gravier des régions Île-de-France et Champagne-Ardenne exploitée depuis 1960 sur la partie aval de la Bassée. La politique agricole a favorisé le développement des cultures

céréalières au détriment de l'élevage. La culture du maïs a été rendue techniquement possible par la diminution de l'inondation du bief aval, conséquence de la mise en service des barrages-réservoirs et de la mise au gabarit de 3 000 tonnes, qui, en abaissant la nappe, ont permis la réalisation de drainages.

2.1.3 Structure hydro-géomorphologique des biefs étudiés

L'hydro-géomorphologie tridimensionnelle des plaines alluviales, qui résulte de processus d'érosion, de dépôt et de remaniement à diverses échelles de temps emboîtées, conditionne directement la répartition spatio-temporelle des habitats pour la flore et la faune (Salo, 1990). Abstraction faite des aménagements hydrauliques, la plaine de la Bassée est caractérisée par une forte variabilité hydro-géomorphologique dans les différentes dimensions de l'hydrosystème. La succession des formes hydro-géomorphologiques observées longitudinalement, mais aussi dans le plan horizontal et dans le plan vertical, contribue à la formation d'un paysage en mosaïque qui confère à cette plaine une forte originalité. Ceci est dû aux grandes étapes de la mise en place de la plaine et à son balayage par un lit à méandres mobiles durant l'Holocène (Le Pichon et al., 2003).

Les grandes étapes de la mise en place de cette plaine sont issues des mêmes cycles érosion – sédimentation consécutifs à des oscillations bioclimatiques observés sur l'Aube (Gaillard, 1999):

- le premier cycle (Tardiglaciaire de -17 000 à -11 800 av. JC) est caractérisé par l'incision d'un chenal en tresse dans la nappe de graviers, ce cycle est à l'origine du dégagement des basses terrasses et montilles et à la formation des lits majeurs actuels ;
- le second cycle (première moitié de l'Holocène -11 650 av. JC) est à l'origine de la l'individualisation d'un chenal principal correspondant au lit mineur actuel ;
- le troisième cycle (Subboréal-Subatlantique -6 500 à -1 000 av. JC) est marqué par une reprise des écoulements dans les chenaux secondaires.

Ainsi d'après la typologie hydro-géomorphologique établie par Gaillard et al. (2006), les deux biefs font partie du type « fond de vallée à nappe emboîtée à revêtement minéral holocène » ; seuls les sous types de cette classification présentent une variabilité dans le bief amont (Figure 1.12). Cette classification basée sur des critères morphologiques, hydrologiques, hydrodynamiques et sédimentologiques permet de réaliser une typologie fonctionnelle des zones humides et de caractériser leurs fonctions écologiques spécifiques, comme l'élimination et la rétention des nitrates (Curie et al., 2004), la rétention des crues et leur rôle de réservoir de biodiversité.

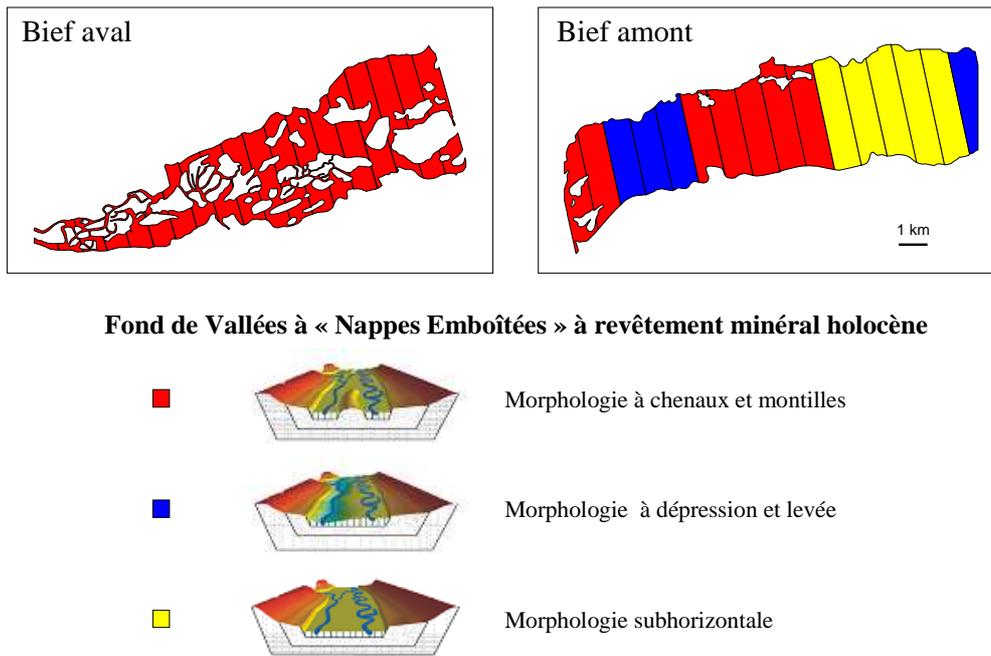


Figure 1.12 – Classification hydro-géomorphologique des deux biefs en type de fond de vallée et en sous type de morphologie (d'après Le Pichon et al. (2003)).

La métamorphose fluviale enregistrée à l'Holocène est à l'origine de la formation du lit à méandres mobiles encore observable dans le bief amont. Bien que le cours d'eau soit de faible énergie (puissance spécifique $\omega < 50 \text{ W.m}^{-2}$), l'instabilité du lit dans le plan horizontal est due aux caractéristiques granulométriques des berges. Le chenal, emboîté dans la nappe de graviers, présente en effet des berges composites, avec à la base des sables et graviers et au sommet des argiles limoneuses, ce qui constitue un facteur favorable à la formation de méandres mobiles (Thorne et Lewin, 1979).

Une mobilité importante du lit fluvial est ainsi observée entre 1828 et 2001 (Figure 1.13) ; il renseigne sur les modes d'évolution du lit naturel et sur la formation des annexes hydrauliques. Dans certains cas, des glissements de près de 400 m sont constatés dans l'axe des boucles de méandres (cas du méandre droit, Figure 1.13). Ces processus de migration latérale du lit génèrent des annexes hydrauliques connectées au lit mineur. Ce sont soit d'anciens tracés, ou paléochenaux, parcourant le lit majeur appelés « noues », soit des dépressions arquées de convexité connectées au lit mineur (Figure 1.14). S'observent aussi des annexes hydrauliques artificielles : canaux, fossés rectilignes, méandres rescindés et gravières.

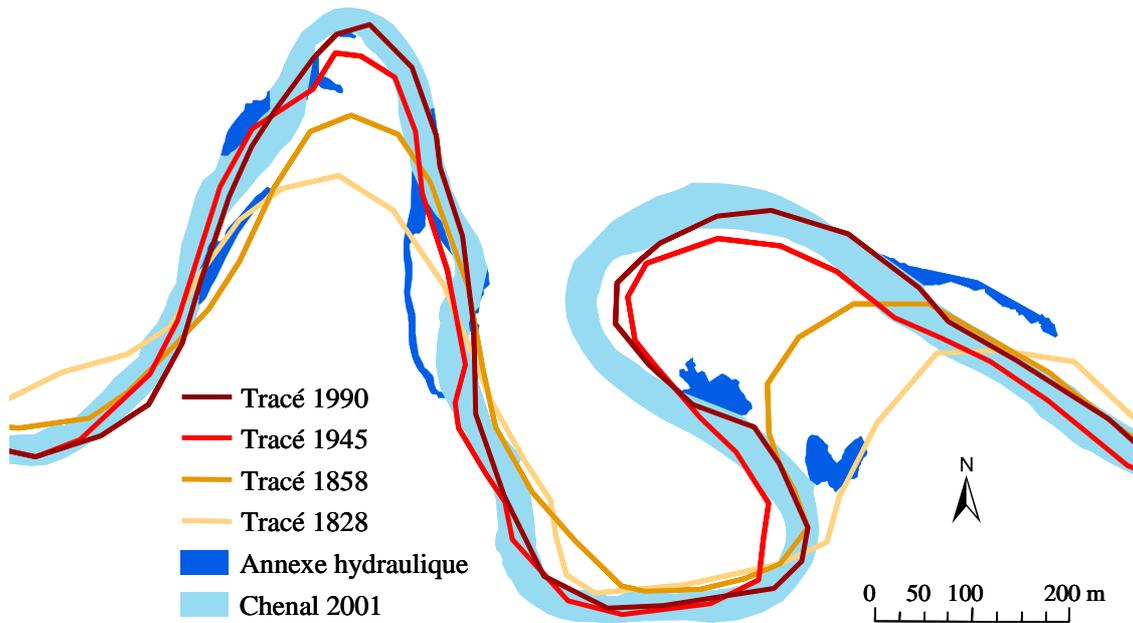


Figure 1.13 – Détail de l'évolution historique du tracé du chenal et annexes hydrauliques actuelles (2001) dans le bief amont (d'après Le Pichon et al. (2004)). Les tracés représentent le cours d'eau sans considération de largeur.

Dans le bief amont que l'on considère comme « naturel » (Figure 1.14), la plaine alluviale mesure environ 3,3 km de large avec un lit mineur d'environ 50-60 m de large. Noues, bras morts, annexes hydrauliques et canaux tissent un réseau important plus ou moins connecté au chenal principal. Certaines parties de ce réseau sont constamment en eau, d'autres sont intermittentes en fonction du niveau d'eau dans le chenal et dans la plaine alluviale.

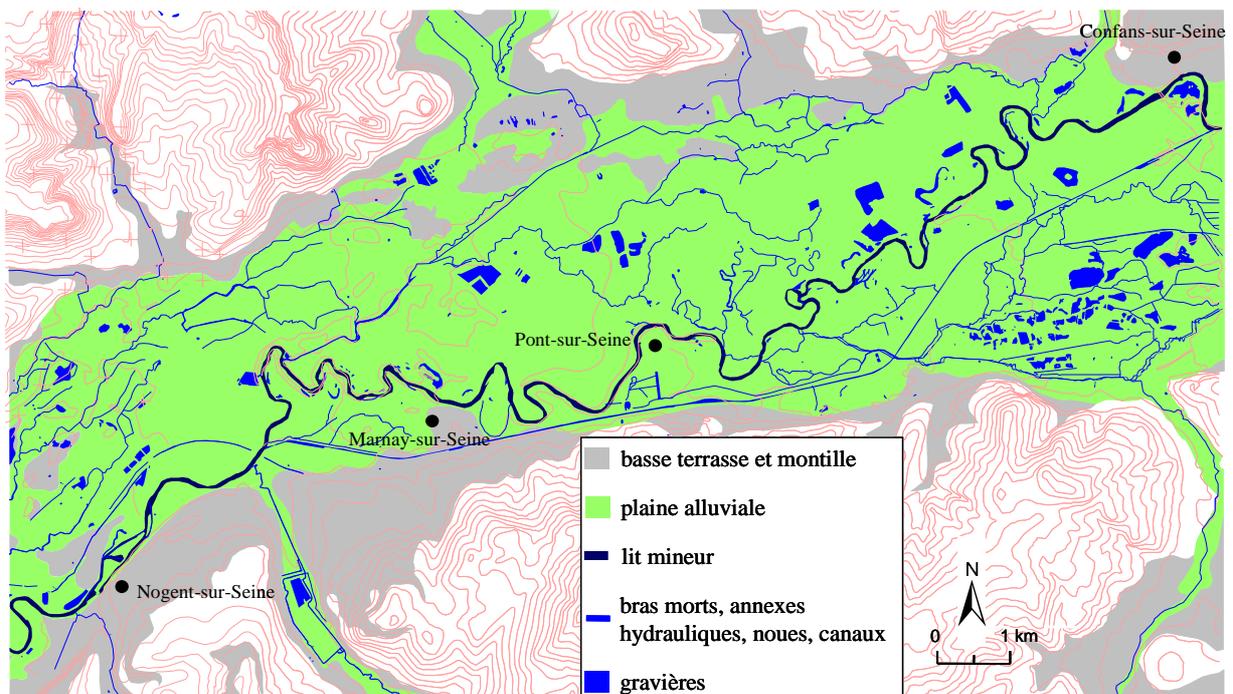


Figure 1.14 – Plaine alluviale de la Bassée liée au bief naturel.

Dans le bief aval que l'on considère comme « aménagé» (Figure 1.15), la plaine alluviale mesure environ 2,2 km de large avec un lit mineur d'environ 70 m de large. Les méandres rescindés sont connectés au chenal principal par l'aval et on dénombre environ 194 gravières dont certaines sont aussi connectées au chenal principal. Sur ce bief, la migration latérale du lit fluvial a été stoppée à partir de 1976 suite à la construction du canal à grand gabarit qui a « fixé » la mosaïque des habitats aquatiques (Gaillard, 2005).

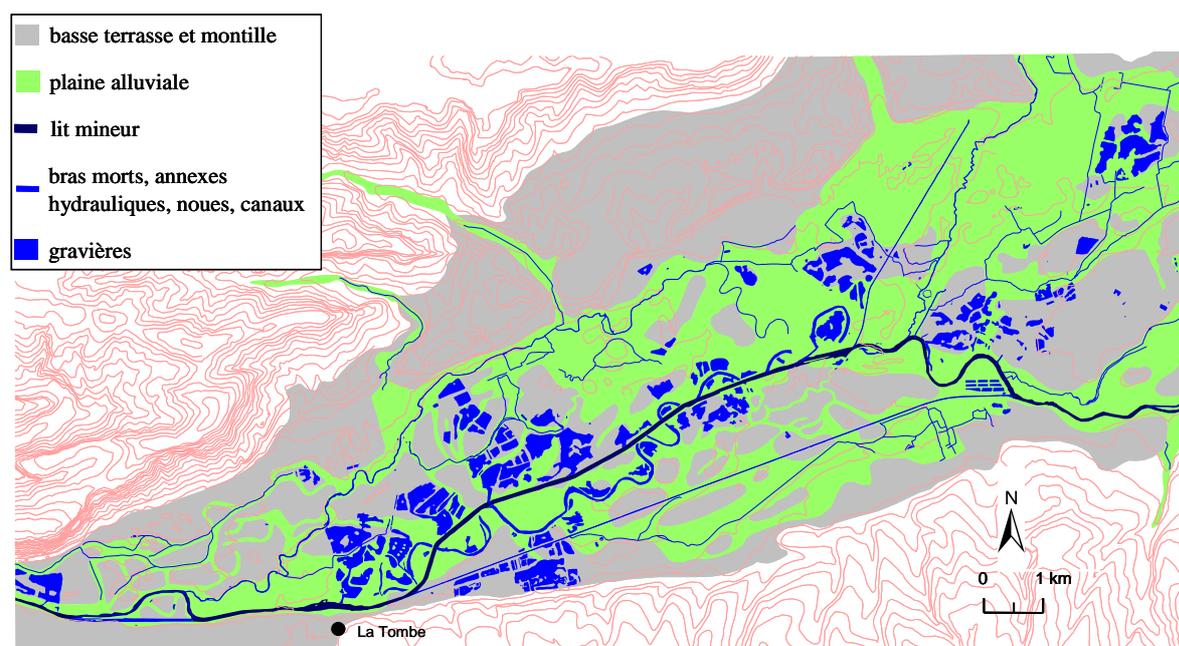


Figure 1.15 – Plaine alluviale de la Bassée liée au bief aménagé.

2.1.4 Deux biefs présentant un gradient d'anthropisation

Les deux biefs étudiés sont dans une plaine alluviale qui présente une forte variabilité hydro-géomorphologique, à l'origine de la diversité des milieux aquatiques disponibles pour les poissons. Les modifications physiques majeures subies par le bief aval génèrent un gradient d'anthropisation entre les deux biefs. L'absence d'affluents majeurs entre les deux biefs et les longueurs proches de plaine alluviale (13-15 km) permettent ainsi une comparaison de l'impact des aménagements sur l'hétérogénéité originelle des milieux aquatiques. L'analyse de la dynamique temporelle des habitats aquatiques est encore possible dans le bief naturel du fait de son fort caractère inondable. Enfin, la qualité physico-chimique de l'eau est équivalente dans les deux biefs. Elle est influencée par la ville de Troyes et ses activités agro-industrielles et s'est améliorée depuis les années 1990 et évolue maintenant autour des limites de qualité « passable » à « bonne » (La qualité de l'eau en Champagne-Ardenne en 2002, DIREN 2003).

2.2 Le peuplement piscicole

2.2.1 Caractéristiques du peuplement piscicole du bassin de la Seine

La faune piscicole actuelle du Bassin de la Seine résulte de l'histoire biogéographique des espèces d'Europe de l'Ouest et des changements anthropiques récents. La faune diversifiée du Tertiaire a subi des disparitions lors des dernières périodes glaciaires, il y a 3 millions d'années, suivit par des recolonisations postglaciaires venant du refuge Danubien (Banarescu, 1991). Actuellement, 45 espèces appartenant à 15 familles sont recensées sur le Bassin de la Seine dont 22 font partie de la famille des cyprinidés. Par rapport à la faune originelle, 7 espèces sont éteintes et 19 ont été introduites, principalement d'Europe et d'Asie puis d'Amérique du Nord (Belliard, 1994).

La distribution longitudinale des espèces est globalement conforme, jusqu'à l'ordre 5 de Strahler, aux « zonations » naturelles décrites (Huet, 1959 ; Verneaux, 1977). La richesse spécifique augmente de l'amont vers l'aval par addition et remplacement d'espèces. Cette augmentation est liée au passage d'un environnement instable et peu diversifié à l'amont, à un environnement stable et diversifié à l'aval où diverses espèces coexistent. Alors que la richesse spécifique devrait encore augmenter à partir de l'ordre 6 dans un contexte naturel, elle diminue sur la Seine (Figure 1.16).

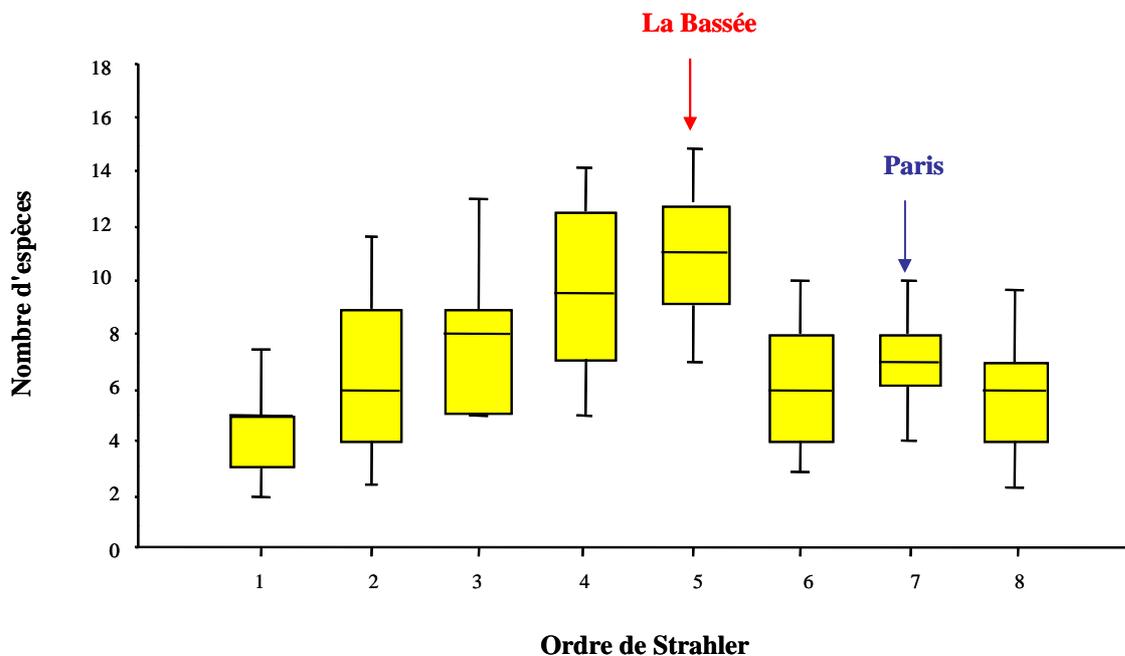


Figure 1.16 – Evolution longitudinale du nombre d'espèce en fonction de l'ordre du cours d'eau sur le bassin de la Seine (d'après Belliard (1994)).

En effet, la canalisation des cours d'eau pour la navigation génère un environnement stable hydrologiquement mais peu diversifié auquel s'ajoute la baisse de qualité d'eau, surtout en aval de l'agglomération parisienne. La diversité piscicole dans les cours d'eau d'ordre 5 de Strahler en amont de Paris est donc la plus élevée de l'axe Seine (Boët et al., 1999). La plaine de la Bassée fait partie de ce type de cours d'eau à forte richesse spécifique car la diversité des habitats y est encore importante et la qualité de l'eau satisfaisante. Le bief aménagé est représentatif de la transition vers l'ordre 6 (après la confluence de d'Yonne, Figure 1.10) et préfigure les altérations qui entraînent une baisse de la richesse spécifique (Figure 1.16).

2.2.2 Le peuplement piscicole des biefs de la Bassée

Un peuplement diversifié dans le bief naturel

Un cumul de 30 espèces de poissons appartenant à 10 familles sont recensées par pêche électrique dans le secteur compris entre les stations de Marnay-sur-Seine et La Motte-Tilly (en aval de Nogent-sur-Seine) pour la période de suivi 1979-2000 (Figure 1.17). En terme d'abondance relative, le gardon (*Rutilus rutilus*, L.) et l'ablette (*Alburnus alburnus*, L.) dominant le peuplement (32 % et 26 % des prises respectivement) alors que l'on observe 13 espèces dont l'occurrence relative est supérieure à 60 % des pêches (Roset, 2002).

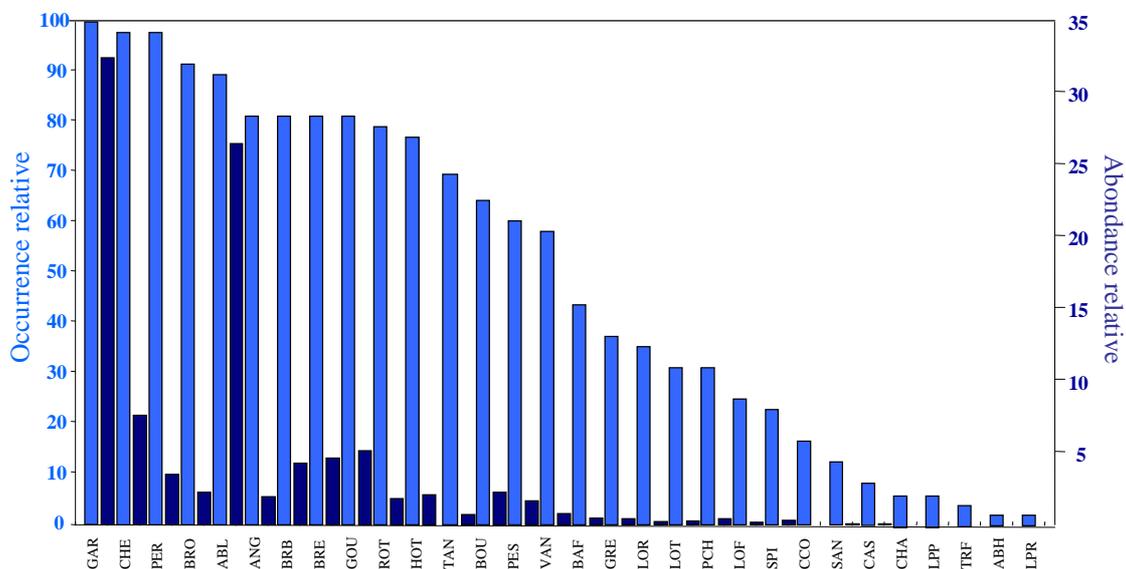


Figure 1.17 – Occurrence et abondance relative des espèces recensées pour la période 1979-2001 dans la partie naturelle de la plaine de la Bassée (d'après Roset (2002)). Voir l'Annexe 5 pour les codes espèces.

Le peuplement de poissons du secteur étudié est relativement diversifié bien que les cyprinidés constituent plus de la moitié des espèces présentes et près de 90% des effectifs capturés. Il est dominé par des espèces eurytopes (définitions en Annexe 5) caractéristiques

des grands cours d'eau lents (gardon, brèmes, ablette) de la « zone à brème » (Huet, 1959), mais certaines espèces rhéophiles de la « zone à barbeau » se développent localement (barbeau, hotu et spirilin). Des espèces, considérées comme vulnérables au niveau national, sont aussi présentes : le brochet, l'anguille, la bouvière, la lote, la loche de rivière et la lamproie de rivière.

Un peuplement altéré dans le bief aménagé

Le peuplement adulte du bief aménagé a été échantillonné entre 1993 et 1995. La richesse spécifique observée dans le chenal y est deux fois plus faible (11 espèces) que celle observée dans le chenal du bief naturel (22 espèces). Les espèces limnophiles et eurytopes (Annexe 5) sont les plus présentes avec une abondance forte du gardon et du poisson-chat (Berrebi-dit-Thomas, données non publiées). Comme dans de nombreux cours d'eau du bassin de la Seine, la canalisation et la régulation du débit dans ce bief conduit à l'homogénéisation des écoulements et des habitats. Cela conduit à la dominance des espèces les moins exigeantes et les plus résistantes (gardon, perche, ablette, brème). Parmi les caractéristiques des peuplements piscicoles sensibles à l'artificialisation du bassin de la Seine, celles relative à la dégradation des habitats de reproduction jouent un rôle majeur (Berrebi-dit-Thomas et al., 1998). Ainsi, le recrutement évalué dans ces deux secteurs en 1995 montre des densités beaucoup plus faibles d'alevins dans le bief aménagé. Les annexes hydrauliques artificielles de ce secteur ne permettent pas une reproduction aussi dense et aussi diversifiée que les annexes hydrauliques naturelles du bief naturel (Berrebi-dit-Thomas, 1999). Notamment les cyprinidés rhéophiles, sensibles aux conditions d'oxygénation de l'eau qui pondent sur substrat de graviers (lithophiles, Annexe 5) sont en nette régression (hotu, barbeau et vandoise).

2.2.3 Les cyprinidés rhéophiles étudiés : *Barbus barbus* et *Chondrostoma nasus*

Le nombre d'espèces rhéophiles diminue dans les secteurs fortement anthropisés de la Seine car elles effectuent leur cycle de vie exclusivement dans le chenal et sont donc sensibles à l'homogénéisation des berges suite aux aménagements et à la régulation des débits (Berrebi-dit-Thomas et al., 1998). Cette diminution est aussi observée sur les cours d'eau européens comme la partie autrichienne du Danube où Schiemer et al. (1991) estime que 60 % du linéaire est défavorable aux alevins d'espèces rhéophiles en lien avec les aménagements.

Parmi ces rhéophiles, le barbeau fluviatile (*Barbus barbus*) et le hotu (*Chondrostoma nasus*) ainsi que la vandoise (*Leuciscus leuciscus*) sont particulièrement menacés par l'altération et la fragmentation des leurs habitats lotiques situés dans le chenal (Penczak et Kruk, 2000 ; Aarts et al., 2004). Pour ces espèces, c'est en particulier l'habitat de reproduction (frayère) et de croissance des alevins (nourricerie) qui sont altérés, fragmentés ou inaccessibles (Mann, 1988 ; Baras et Cherry, 1990; Freyhof, 1997; Maier, 1997 ; Boët et al., 1999).

Le barbeau fluviatile et le hotu sont présents dans la plupart des grandes rivières du continent européen : Belgique (Philippart, 1977; Baras, 1992), France (Nelva-Pasqual, 1985; Persat et Berrebi, 1990 ; Belliard, 1994), Grande Bretagne (Hunt et Jones, 1974 ; Wheeler et Jordan, 1990 ; Lucas et Batley, 1996), République Tchèque (Lusk, 1996 ; Penaz et al., 2003). Le barbeau fluviatile, originaire du Bassin du Danube, pourrait devoir sa présence dans la Seine à des introductions humaines (Persat et Berrebi, 1990). Le hotu, originaire d'Europe centrale, semble avoir colonisé vers 1860 le territoire français par le bassin de la Seine via les canaux de navigation de l'Est de la France (Nelva-Pasqual, 1985). Le barbeau et le hotu sont des espèces typiques de la « zone à barbeau » de la classification de Huet (1959), principalement présents sur le bassin de la Seine dans les cours d'eau d'ordre 4 et 5 (Belliard et al., 1997).

Certaines populations de barbeaux présentent une structure de populations subdivisées (Philippart, 1977 ; Lucas et Batley, 1996 ; Penaz et al., 2002) qui peuvent comporter une fraction sédentaire (60-70 %) et une fraction errante (30-40 %). Ces deux espèces sont grégaires ; des bancs de 20-80 individus sont observés pour le hotu (Kappus et al., 1997) et de 30-200 individus pour le barbeau sur l'Ourthe (Baras, 1997 et communication personnelle).

Leur cycle de vie est caractérisé par une croissance lente et une forte longévité (jusqu'à 25 ans), le barbeau mesure en moyenne 20 à 60 cm et le hotu 15 à 50 cm. Le barbeau commun est un poisson benthique, il possède une bouche en position ventrale et deux paires de barbillons qui sont des organes sensoriels tactiles et gustatifs utilisés pour la recherche de nourriture sur le fond du cours d'eau. Plutôt planctonophage et microbenthophage au stade juvénile, le barbeau adulte est benthophage et omnivore. Il présente un régime alimentaire varié et s'alimente à tous les niveaux trophiques (débris végétaux, algues, vers, mollusques, larves d'insectes, voire œufs et alevins d'autres poissons) bien que la composante essentielle de son alimentation soit constituée de larves d'insectes (Kraiem, 1980). Le hotu est principalement un racleur de substrat : consommant les algues et surtout les diatomées fixées

sur les pierres du fond des cours d'eau grâce à sa bouche infère en forme de rabot. Il consomme également des larves d'insectes, des crustacés, voire des œufs et des alevins d'autres poissons (Nelva, 2001).

La maturité est précoce chez les mâles de barbeaux (2 ans) et tardive chez les femelles (en moyenne 7-8 ans), alors que chez le hotu la maturité est acquise vers 4-5 ans pour les deux sexes (Philippart, 1977). La reproduction a lieu en mai-juin pour le barbeau, la ponte des femelles est fractionnée en deux à trois évènements de ponte, le premier débutant lorsque la température atteint 13,5°-14°C (Philippart, 1977 ; Baras, 1992). La ponte est unique et a lieu plus tôt en mars-avril pour le hotu lorsque la température atteint 10°-11°C (Poncin, 1996; Maier, 1997). Les sites de reproduction sont essentiellement des plages de graviers peu profondes (< 30 cm), ou des berges abruptes pour le hotu (Keckeis et al., 1996), où le courant est relativement rapide (0,2-0,6 m/s et jusqu'à 1 m/s pour le hotu). Alors que les femelles de barbeau creusent les graviers pour enfouir leurs œufs peu adhérents, chez les hotus les œufs adhèrent aux graviers, cailloux et galets. La survie des alevins de ces espèces qui n'apportent de soin ni aux œufs ni aux alevins dépend principalement du choix du site et de la période de ponte.

Les alevins des deux espèces utilisent l'habitat quotidien de manière semblable pendant la première année. Ils fréquentent les annexes hydrauliques latéralement connectées au chenal ou des milieux du chenal protégées du courant et des milieux complémentaires courants et peu profondes (radiers) (Bischoff et Scholten, 1996; Keckeis et al., 1997; Baras et Nindaba, 1999).

Pour le barbeau, les individus plus âgés montrent des patrons journaliers d'activités corrélés avec l'utilisation d'habitat de repos pendant la journée et d'habitat d'alimentation à l'aurore et au crépuscule (Baras, 1992; Baras, 1997). Pour le hotu, ces patrons sont liés à l'utilisation des habitats de repos la nuit et des habitats d'alimentation de l'aurore au crépuscule (Huber et Kirchhofer, 1997). Les distances entre ces deux habitats complémentaires varient de 25-60 m à 200-350 m (Baras, 1992; Huber et Kirchhofer, 1998) et définissent des aires d'activités journalières. Les aires de résidences peuvent contenir plusieurs aires d'activités journalières ; elles varient en fonction de la saison de 200-600 m à 2,4-8 km pour des poissons de tailles 350-500 mm (Baras, 1997; Huber et Kirchhofer, 1998; Ovidio et Philippart, 2002). Les distances parcourues par le barbeau lors des migrations de reproduction vont de 2 à 6 km (Lucas et Batley, 1996) (Figure 1.18). Pour le hotu, la gamme

de mouvements saisonniers mentionnée par Huber et Kirchhofer (1998) est de 625 m à 11 km avec une moyenne de 5 km.

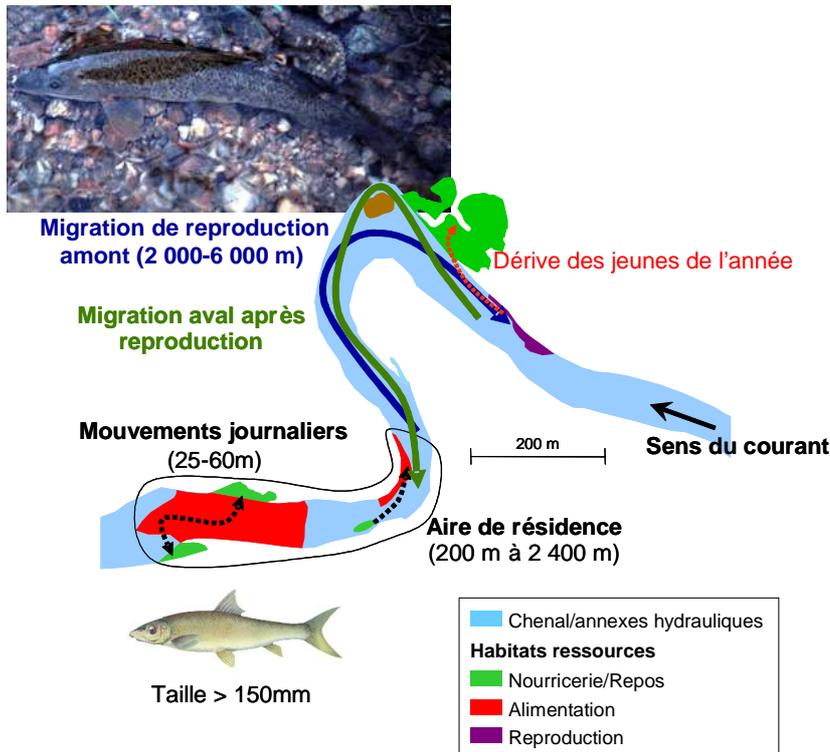
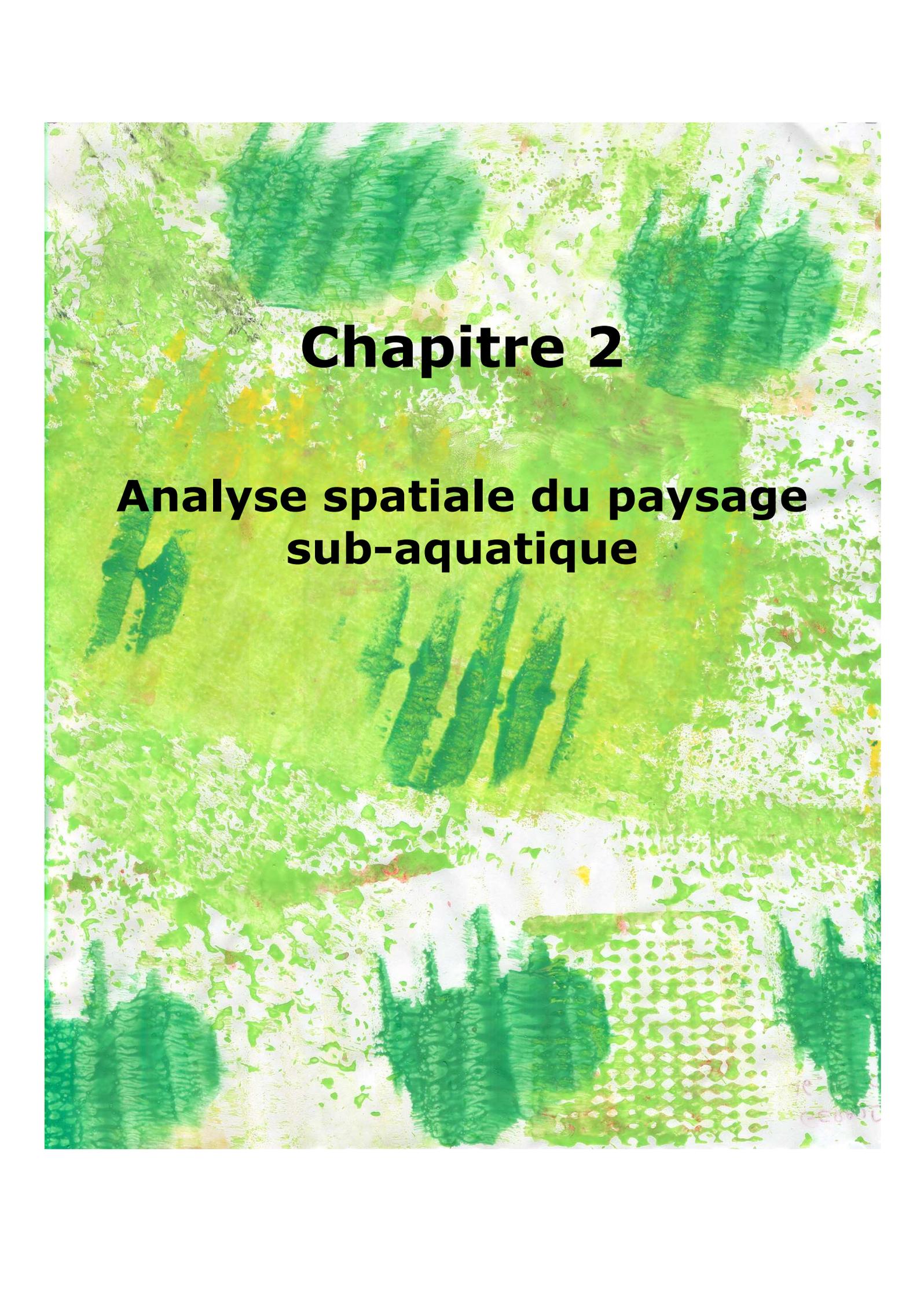


Figure 1.18 – Cycle de vie du barbeau : habitats ressources requis et ampleur des mouvements impliqués.

Ces deux espèces bien que cantonnées au chenal et aux annexes hydrauliques latérales connectées au chenal ont un cycle de vie complexe qui requiert différents habitats ressources accessibles par des mouvements. Bien que ces mouvements ne soient pas de l'ampleur de ceux effectués par les espèces migratrices, ces espèces sont caractérisées par une grande mobilité spatiale. En particulier, les migrations de reproduction peuvent impliquer des distances importantes d'une dizaine de kilomètres. Elles constituent donc un bon modèle d'étude, proche du modèle conceptuel de (Schlosser, 1995) pour étudier la composition, la supplémentation et la complémentation des tâches de ressources en lien avec les capacités de mouvements.

An abstract painting featuring various shades of green and white. The composition is dominated by broad, expressive brushstrokes and splatters. Darker green areas are interspersed with lighter, almost white, textured regions. The overall effect is one of organic, naturalistic movement, reminiscent of a landscape or perhaps a microscopic view of a biological structure. The text is overlaid on the central part of the image.

Chapitre 2

Analyse spatiale du paysage sub-aquatique

Chapitre 2 – Analyse spatiale du paysage sub-aquatique

1 Choix méthodologiques

La transposition du terme paysage à celui de paysage sub-aquatique se conçoit dans son acception actuelle d'une aire spatialement hétérogène. Ainsi, le paysage sub-aquatique d'un poisson peut être défini par une portion de rivière (ou de réseau hydrographique) spatialement hétérogène, en lien avec l'usage que le poisson fait des divers milieux aquatiques.

Cartographier ce paysage sub-aquatique est un premier choix méthodologique. La carte fournit alors une représentation de la réalité qui doit être adaptée à la question posée. Se placer du point de vue de l'organisme étudié (Pringle et al., 1988) est ainsi une solution pour délimiter spatialement les unités de base du paysage sub-aquatique. La tache d'habitat ressource, dans laquelle le poisson effectue une activité, semble adaptée en tant qu'unité fonctionnelle de base. Représenter ces taches d'habitats ressources à l'aide d'une carte rend possible leur analyse spatiale.

Pour réaliser ces cartes, des difficultés théoriques et méthodologiques se posent ; impliquant des choix en fonction de nos objectifs. Parmi les principales difficultés de cartographie des milieux aquatiques, mentionnées par Meaden (2004), celles qui nous concernent particulièrement sont à la fois (i) théoriques : échelle d'étude, délimitation spatiale des taches d'habitat ressource, cartographie de variables dynamiques et connectivité fonctionnelle du milieu aquatique et (ii) pratiques : acquisition de données haute résolution et gestion des données géospatialisées. Les paragraphes qui suivent présentent nos choix pour répondre à ces difficultés et font l'objet d'une partie de l'article présenté en Annexe 1.

1.1 Étendue et résolution

Choisir l'échelle adaptée à l'étude (i) de la structure spatiale des habitats ressources et (ii) des processus liés au mouvement nécessite une définition claire de l'étendue et de la résolution d'étude.

Dans l'approche proposée, l'étendue choisie doit couvrir le domaine vital d'un organisme ainsi que les aires de populations locales. Dans les cours d'eau aménagés, l'étendue d'étude est aussi contrainte par l'échelle des impacts humains ; notamment la présence des barrages de navigation qui découpe le cours d'eau en biefs plus ou moins isolés. L'étendue d'étude envisagée dans la plaine de la Bassée est un compromis entre ces deux contraintes et correspond donc à des biefs, limités par des barrages de navigation. Ces biefs sont équivalents en taille à des segments de cours d'eau (10^3 - 10^4 m) et couvre le domaine vital des espèces non migratrices étudiées.

La résolution est adaptée à la détection de la complexité et l'hétérogénéité locale du cours d'eau en relation avec la perception de l'organisme. Cette résolution est fine pour tenir compte de la petite taille de certains habitats ressources comme les abris, de la connectivité hydraulique avec des milieux latéraux ou de la représentation des ouvrages linéaires transversaux comme les barrages ou autres obstacles. L'augmentation du rapport étendue / résolution (*scope*) est jugée nécessaire en milieu aquatique (Fausch et al., 2002; Rabeni et Sowa, 2002; Torgersen, 2002) et contraste avec l'idée classique, en milieu terrestre, d'un recours à une résolution plus grossière quand on étudie des organismes mobiles (Suarez-Seoane et Baudry, 2002).

1.2 Délimitation des taches d'habitat

Définition des taches d'habitat ressource

Les types d'habitat requis par les poissons sont souvent évalués à partir des corrélations établies entre les données issues de l'échantillonnage d'individus et la mesure de variables environnementales. Ces modèles descriptifs de préférence d'habitat ne donnent pas forcément d'informations sur les types d'habitats utilisés pour des fonctions vitales et qui sont nécessaire à la persistance des individus et des populations (Rosenfeld, 2003). C'est pourquoi l'approche proposée dans le cadre de ce travail utilise les données de préférence, disponibles dans la littérature, concernant la réalisation des fonctions vitales. Ces données vont servir à définir les habitats ressources nécessaires au cycle de vie d'une espèce à partir des variables environnementales.

Comme on l'a vu au Chapitre 1, les poissons utilisent des habitats quotidiens pour des fonctions de repos et d'alimentation, et des habitats exceptionnels ou saisonniers pour le refuge (hivernaux ou lors de perturbations naturelles et anthropiques) et la reproduction. Comme le note Pouilly (1994) il est difficile de délimiter ces échelles biologiques et c'est

pourquoi les méthodes usuelles pré-définissent les habitats des poissons à partir de découpages physiques comme les faciès. Ces faciès sont des aires discrètes où il existe une relative homogénéité des conditions de vitesse de courant et de hauteur d'eau (Hawkins et al., 1993). Les taches des différents faciès (mouille, radier, rapide, etc...) peuvent être reclassées en fonction des préférences de l'espèce étudiée et des cartes de pourcentage « d'habitat » favorable sont obtenues sur ce découpage en faciès (Toepfer et al., 2000; Srivastava et al., 2001).

Dans cette thèse, le paysage du poisson est représenté en privilégiant un découpage lié à la réalisation des fonctions vitales de repos, d'alimentation et de reproduction. Il suit une partition hiérarchique en diverses taches fonctionnelles (habitat ressource, aire d'activités journalières, aire de population locale) nécessaires à diverses échelles spatio-temporelle (Kotliar 1990, Baguette 2004). Cette partition hiérarchique est conçue avec une idée semblable de celle de la théorie *Ideal Free Distribution* (IFD), étendue à toutes les ressources nécessaires au cycle de vie. Matthews (1998) mentionne sous le terme *Optimal Habitat Theory* l'extension de l'IFD aux lieux de refuge et de repos. La Figure 2.1 illustre cette structure emboîtée de « l'habitat » où les relations de voisinage à un niveau définissent le niveau supérieur.

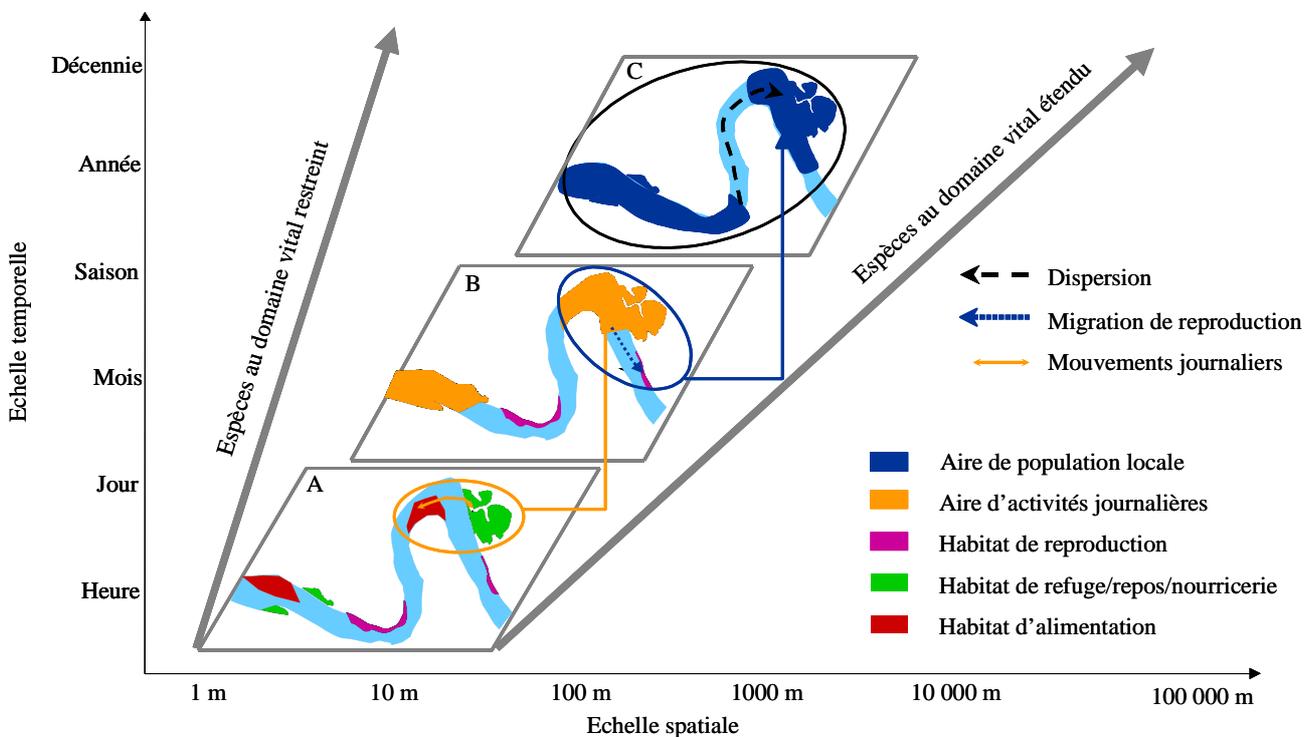


Figure 2.1 – Modèle hiérarchique de l'habitat où les relations de voisinage à un niveau définissent le niveau supérieur, inspiré de (Frissell et al., 1986; Schlosser, 1995; Pain, 2001; Leuven et Poudevigne, 2002). A : taches d'habitats ressources ; B : aires d'activités journalières ; C : aires de populations locales.

Les taches d'habitat ressource seront définies par la combinaison de plusieurs variables environnementales nécessaires à la définition de cette ressource ; en sélectionnant au préalable une gamme de valeurs pour chaque variable (*Tableau 1* de l'Annexe 1). La délimitation spatiale des taches est ainsi possible mais la limite conserve un caractère flou, en lien avec la gamme de valeurs favorables d'une variable et l'erreur de mesure des variables environnementales cartographiées.

Représentation des habitats ressources à l'aide de l'outil SIG

Les Systèmes d'Information Géographiques (SIG) sont de plus en plus utilisés pour représenter les habitats des poissons (Booth, 2001) et augmenter les capacités d'analyse spatiale dans les écosystèmes aquatiques (Fisher et Rahel, 2004). La représentation des habitats ressources à l'aide du SIG nécessite d'une part des données haute résolution et d'autre part la réalisation d'opérations spatiales avec de forts niveaux de précision.

Des données primaires, issues de mesures de terrain avec un GPS (*Global Positioning System*), et des données secondaires, issues de photographies aériennes existantes, sont utilisées conjointement dans ce travail. L'imagerie aérienne haute résolution est utilisée pour inventorier les faciès des cours d'eau et localiser les débris ligneux (Muller, 1997) mais n'est pas assez discriminante pour le substrat (Puestow et al., 2001). Cependant, elle est d'un usage restreint dans les cours d'eau profonds ou lorsque la turbidité de l'eau est importante. Dans ces cas, le GPS est une méthode de terrain qui permet de positionner et délimiter les faciès, les types de berges et les débris ligneux dans les cours d'eau (Schilling et Wolter, 2000 ; Dauwalter et al., 2006). Le GPS différentiel et les photographies aériennes orthorectifiées fournissent une précision de l'ordre de 0,5-1 m, compatible avec la résolution nécessaire à la délimitation des habitats ressources des poissons. L'erreur horizontale sur les points géoréférencés est quantifiée à 0,56 m en moyenne avec un GPS différentiel (Dauwalter et al., 2006). Ce choix est un compromis entre le besoin de données haute résolution sur l'étendue spatiale des biefs étudiés et le coût d'acquisition (Annexe 1).

L'utilisation d'une telle résolution à l'échelle des segments (10^3 - 10^4 m) pose des problèmes techniques liés à la taille des fichiers et nécessite des précautions lors de la réalisation d'opérations spatiales sur des données en format vecteur. En effet, afin de conserver une cohérence entre la résolution des données et l'étendue étudiée, il est d'usage en géomatique d'utiliser un rapport constant entre les deux. En général, pour une étendue de 10-20 km, l'erreur peut difficilement descendre en dessous de 10 m. Ainsi, pour cette étendue, une résolution de 1 m nécessite d'augmenter la précision des opérations spatiales pour

minimiser les erreurs de surface sur les couches d'informations. Pour ce faire, avec les logiciels de la marque ESRI, il faut choisir « une proximité entre les noeuds » (*fuzzy tolerance*) et une tolérance sur les longueurs de lignes orphelines (*dangle length*) très faible. En conséquence, les fichiers au format vecteur sont de tailles plus importantes. Cette limitation technique restreint actuellement la possible augmentation du rapport étendue / résolution, nécessaire aux études sur des segments de cours d'eau représentés en 2-D.

La disponibilité de cartes représentant les taches d'habitats ressources peut alors servir de base à des mesures quantitatives de composition, de fragmentation et de connectivité des habitats ressources des poissons dans le paysage sub-aquatique.

1.3 Représentation de la variabilité temporelle

Un moyen pour délimiter spatialement un habitat dynamique est d'incorporer les processus naturels dans lesquels les espèces évoluent. Ceci pose des difficultés méthodologiques importantes et, selon Hanski (1999), le caractère éphémère des taches d'habitat devrait empêcher l'application d'une approche d'écologie du paysage.

La dynamique principale des cours d'eau, liée à l'amplitude du régime hydrologique, entraîne une variabilité temporelle rapide des variables de hauteur d'eau et de vitesse du courant. Cette variabilité temporelle peut être transposée à toute autre variable dont la dynamique est importante dans la définition de l'habitat favorable (par exemple la température). Un compromis est alors à trouver entre la gamme de variabilité temporelle des variables choisies et la disponibilité des données. Ainsi, Rubec et al. (1998) réalisent des cartes mensuelles de l'habitat favorable d'espèces de poissons marins et d'invertébrés en combinant la profondeur, le substrat, la température, la salinité et l'oxygène dissous ; variables disponibles sous forme de cartes mensuelles.

La principale difficulté est donc de pouvoir représenter par une ou plusieurs cartes la variabilité temporelle des variables dynamiques. Concernant la variabilité hydrologique, deux échelles se distinguent : les fluctuations annuelles de hauteur d'eau et la dynamique du chenal à l'échelle de la décade au siècle (Amoros et Bornette, 2002; Richards et al., 2002). Cette seconde échelle est la plus étudiée car elle correspond au paysage fluvial, hétérogène pour un observateur terrestre (Figure 1.6 C). Elle concerne, en particulier, l'évolution historique des lits fluviaux ou le rôle des inondations sur la ripisylve (Burel et Baudry, 1999). La fluctuation annuelle des débits modifie la composition et l'arrangement spatial des habitats sub-

aquatiques du chenal (Gowan et Fausch, 2002 ; Tiffan et al., 2002 ; Hilderbrand et al., 1999) et conduit à des variations de la connectivité hydraulique des milieux annexes au chenal (Amoros and Bornette, 2002). À des échelles locales (10^1 - 10^2 m), l'analyse de la variabilité temporelle des conditions d'habitat fait l'objet de nombreux travaux de prédiction dynamique de la capacité d'accueil des cours d'eau (Capra, 1995). Ces méthodes sont basées sur le couplage d'une bathymétrie et d'un modèle hydraulique, permettant de générer des cartes de profondeur et de vitesse de courant, qui quantifient ainsi l'habitat favorable en fonction du débit. L'application de ce type de méthodes à l'échelle de segments (10^3 - 10^4 m) nécessite de la donnée bathymétrique haute résolution et un couplage avec un modèle hydraulique en 2-D. Cette démarche a été appliquée à la cartographie de l'habitat de croissance d'un salmonidé sur un segment de 33 km (Tiffan et al., 2002).

Lorsque la bathymétrie précise n'est pas réalisable, une autre démarche, consiste à cartographier les habitats à quelques débits pertinents pour l'espèce et le cours d'eau. Lorsque des chroniques de débits sont disponibles, le calcul de grandeurs statistiques sur l'année ou sur la période de l'année adaptée à la question posée fournit ces débits. Cela permet d'évaluer la gamme de variation temporelle des habitats des poissons comme l'ont montré Hilderbrand et al. (1999). Dans les cours d'eau aménagés et régulés, les variations du niveau d'eau sont limitées ou peuvent ne pas avoir de conséquences sur l'étendue en eau; dans ce cas le paysage est « gelé dans le temps » selon l'expression de Ward et al. (2002).

1.4 Connectivité du paysage sub-aquatique

Il y a un intérêt général à rendre opérationnel le concept de connectivité fonctionnelle (Adriaensen et al., 2003). Particulièrement en milieu aquatique, où elle dépend de la connectivité hydraulique. Les taches d'habitats ressources font partie d'un milieu aquatique plus ou moins favorable que le poisson doit traverser avec un certain coût énergétique. Par exemple, pour une espèce pélagique, la traversée d'une zone rapide peu profonde lors d'une migration amont représente un coût énergétique important (Matthews et al., 1994).

Nous avons choisi de modéliser la connectivité dans ses deux composantes. La connectivité structurelle utilise la distance entre deux points en suivant le cours d'eau et la connectivité fonctionnelle se base sur le concept de résistance cumulée minimale (RCM) développée par Knaapen et al. (1992) et récemment mentionnée comme *least cost modelling* (Adriaensen et al., 2003). Le choix de cette approche pour la connectivité fonctionnelle est guidé par son paramétrage moins complexe que celui des approches individu-centrées, pouvant s'appliquer à de larges étendues. La RCM est calculée à partir d'une tache ou d'un

ensemble de tache et le calcul diffuse à toute la carte, générant ainsi des cartes de coût cumulé de déplacement (Adriaensen et al., 2003). Elle nécessite une gamme de résistances au déplacement pour les espèces étudiées, reposant sur le coût énergétique de nage et la réduction du risque de mortalité. Des données existent concernant les capacités de nage et l'amplitude des mouvements des poissons. En revanche, les coûts énergétiques de mouvement et les comportements de choix d'habitats lors des migrations sont peu documentées (Smith, 1991). Cependant, des approches récentes de télémétrie physiologique, enregistrant la consommation d'oxygène, sont utilisées chez les salmonidés pour évaluer les coûts énergétiques des migrations de reproduction (Geist et al., 2000; Hinch et al., 2002). Nous proposons une gamme de résistance au déplacement d'un poisson qui intègre leur capacité de nage, l'évitement comportemental de milieux peu favorables et la protection vis-à-vis des prédateurs. En particulier, il semble que la vitesse critique de nage soit la meilleure mesure écophysiological de la valeur sélective et de la survie pour une migration de reproduction vers l'amont (Plaut, 2001).

1.5 Adaptation du calcul de distance au paysage sub-aquatique

Passage du format vecteur au format raster

Une représentation en 2-D des habitats aquatiques à l'aide de polygones (entités de surface au format vecteur) ne permet pas actuellement le calcul de distance d'un polygone à l'autre en suivant le cours d'eau. En revanche, la transformation de la carte en une grille au format raster permet le calcul de distance par diffusion de proche en proche. Ainsi les polygones sont décomposés en une série de cellules de même taille, ordonnées en lignes et colonnes.

Les opérations de changement de formats sont réalisées à l'aide du logiciel ArcInfo 8.2® car c'est le seul logiciel dont l'algorithme de conversion attribue à la cellule la valeur du polygone occupant majoritairement cette cellule. Ceci est particulièrement important pour des habitats de faible largeur par rapport à leur longueur. Un pixel de 1 m conserve le maximum d'informations de la carte vecteur initiale, en particulier la continuité et la connectivité des habitats, cruciale pour les calculs de distances (Figure 2.2). Cette résolution est utilisée par Marcus et al. (2003) et recommandée par Fausch et al. (2002) et Rabeni et Sowa (2002). Elle autorise la représentation (i) du chenal et de ses berges, (ii) des habitats de faibles tailles comme les embâcles ou étroits comme les berges de blocs, (iii) des annexes hydrauliques et de leur continuité avec le chenal principal, (iv) des barrages et des obstacles.

Les fichiers au format raster créés peuvent être de grandes tailles compte tenu de l'étendue et de la résolution choisies. Un secteur d'étude de 20 km à la résolution de 1 m génère une matrice d'environ 14 000 colonnes et 6 600 lignes, représentant un fichier texte de 500 Mo.

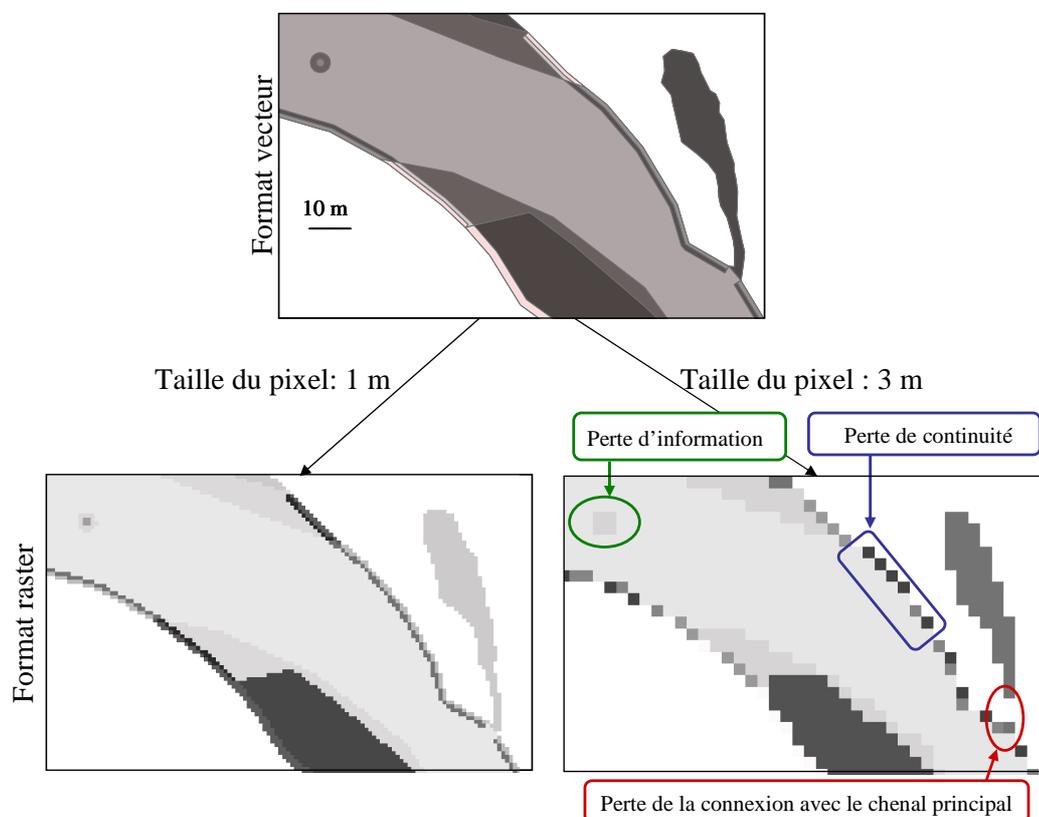


Figure 2.2 – Effet du choix de la taille du pixel lors d'une conversion du format vecteur vers le format raster sur la conservation des milieux aquatiques.

La distance « hydrographique ».

Il est nécessaire d'adapter le calcul de distance pour rendre compte des mouvements effectués par les poissons. La distance euclidienne (D_E) n'est pas adaptée aux populations piscicoles des réseaux hydrographiques, parce que les déplacements des poissons suivent le cours de la rivière. Une autre distance est proposée, appelée distance hydrographique D_H , correspond à la longueur minimale de A à B en suivant la rivière (Figure 2.3).

La distance « fonctionnelle »

Les différents milieux aquatiques sont plus ou moins favorables au déplacement des poissons. Un individu traversant les milieux les plus favorables effectue alors un trajet (D_F) dont la distance hydrographique peut s'avérer plus grande que le trajet le plus court (D_H) (Figure 2.3).

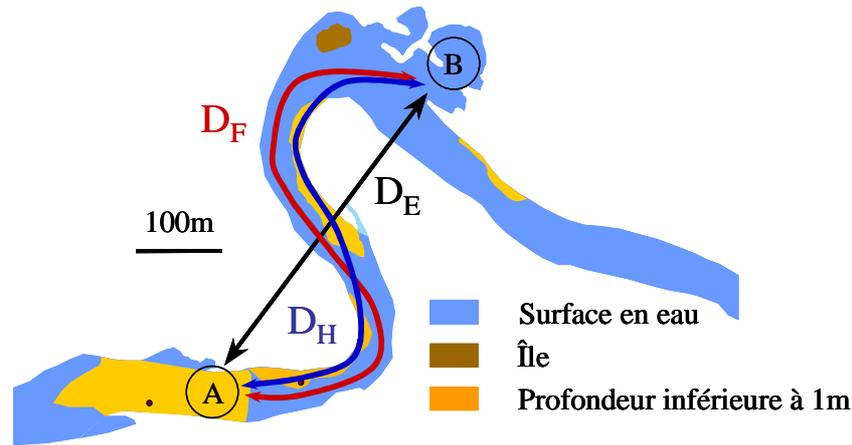


Figure 2.3 – Illustration du calcul de la distance euclidienne (D_E), de la distance hydrographique (D_H) et de la distance fonctionnelle (D_F) dans un cours d'eau représenté en 2-D. D_H est le tracé le plus court et D_F celui qui évite les profondeurs inférieures à 1 m.

Il semble d'autant plus important de l'utiliser que les milieux sont hétérogènes, présentent des obstacles ou que les distances hydrographiques à parcourir sont importantes. Cette distance fonctionnelle est calculée à l'aide du principe de la résistance cumulée minimale (RCM). La résistance cumulée minimale entre la source A et la cible B, $RCM(A,B)$, est la valeur minimale des résistances cumulées (RC) calculées sur tous les chemins possibles pour aller de A à B (Équation 1, Figure 2.3).

$$\text{Équation 1:} \quad RCM(A, B) = \underset{\substack{\text{chemins} \\ \text{possibles}}}{\text{Min}} \left(\int_{\text{chemin}} r(x) dx \right)$$

La résistance cumulée d'un chemin est l'intégrale, sur le chemin considéré, des résistances des milieux traversés par la longueur du trajet dans chaque milieu. Elle correspond à une distance équivalente que le poisson aurait à parcourir dans le milieu le plus favorable pour dépenser la même énergie que celle qu'il doit dépenser sur le chemin choisi. La RCM revient à faire l'hypothèse que le poisson choisit le chemin le plus court, au sens de la résistance cumulée. Le principe du calcul de RCM est utilisé pour la distance hydrographique en utilisant une résistance de 1 pour tout le parcours.

Des distance orientées

Il peut être important que le calcul de distance soit orienté si l'on souhaite évaluer la distance à une tache d'habitat située en amont ou en aval de la tache d'habitat considérée. Le calcul de distances orientées nécessite d'orienter au préalable le secteur étudié par le choix d'un pixel le plus amont et d'un pixel le plus aval.

2 Représentation du paysage sub-aquatique des biefs étudiés

2.1 Cartographie de la mosaïque des milieux aquatiques

2.1.1 Couches d'informations du bief naturel

Variabilité hydrologique

La variabilité hydrologique au sein du bief naturel est déterminée par l'analyse de la chronique des débits enregistrés à la station de Pont-sur-Seine (1979-2004) à partir de laquelle sont calculés les quantiles mensuels (Figure 2.4) au moyen du logiciel SynGen (Etienne Leblois). Cette station est située au centre du bief (Figure 1.14).

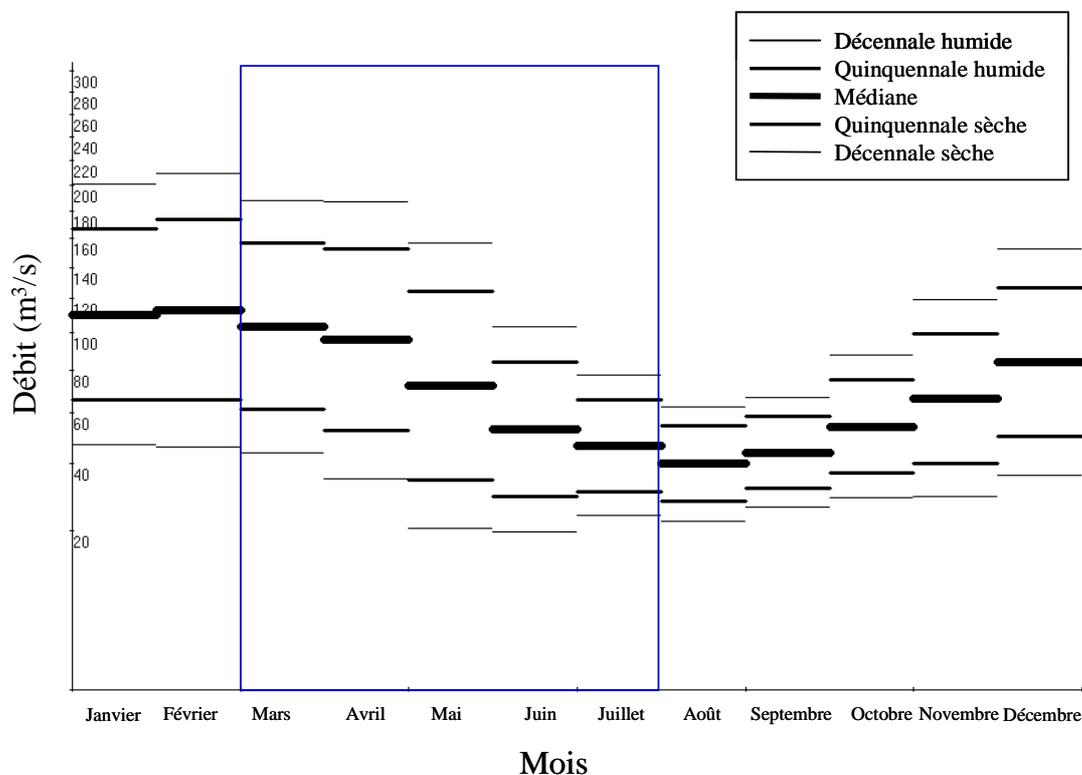


Figure 2.4 – Quantiles mensuels, de la décennale sèche à humide, issus de l'étude de la chronique des débits à Pont-sur-Seine (1979-2004) (logiciel SynGen, Etienne Leblois, Cemagref Lyon). Le rectangle indique la période de reproduction des espèces présentes sur le secteur.

Considérant la période de reproduction comme un période clé du cycle de vie, les quantiles de mars à juillet sont retenus pour évaluer les débits pertinents de ce secteur. Pour cette période, la moyenne des médianes mensuelles est de 74 m³/s, celle des quinquennales sèches mensuelles est de 42 m³/s et celle des quinquennales humides mensuelles de 117 m³/s.

L'analyse des débits classés sur l'année montre, que pour environ 40 % du temps de la chronique, le débit $74 \text{ m}^3/\text{s}$ est dépassé, 72 % du temps pour le débit $42 \text{ m}^3/\text{s}$ et 20 % pour le débit $117 \text{ m}^3/\text{s}$.

En fonction des débits caractéristiques de la chronique et des contraintes techniques deux cartes du bief naturel sont réalisées à $70 \text{ m}^3/\text{s}$ et $38 \text{ m}^3/\text{s}$, représentant respectivement la médiane et la quinquennale sèche pendant la période de reproduction. La carte à la quinquennale humide n'a pu être représentée faute de la réalisation de ce débit pendant le temps de ce travail.

Couches d'informations au débit $70 \text{ m}^3/\text{s}$

Les variables physiques et les milieux aquatiques connectés au chenal principal ont été localisés à l'aide d'un équipement GPS différentiel atteignant des précisions inférieures au mètre (DGPS, Trimble ProXRS).

Afin d'obtenir une bonne précision pour les coordonnées des points géoréférencés, la prise de position est contrainte à la présence d'au moins 4 satellites, d'un PDOP < 6 (*Position Dilution of Precision*) et d'un rapport signal sur bruit SNR > 6 . Les données de positionnement sont corrigées en temps réel grâce aux corrections différentielles reçues par radio en provenance du satellite OMNISTAR. Pendant les 6 jours de relevé des positions à l'aide du GPS, en juin 2001, le débit a varié entre $65 \text{ m}^3/\text{s}$ et $73 \text{ m}^3/\text{s}$. Les variables et les éléments en eau suivants ont été localisés et délimités :

- les limites du chenal ;
- les milieux annexes connectés au chenal ;
- les milieux de profondeur inférieure à un mètre d'eau, repérés au préalable à l'aide d'une perche graduée, et leurs substrats dominants ;
- le type de berge (plage pour une pente $< 45^\circ$ et abrupte pour une pente $> 45^\circ$) et leurs substrats dominants ;
- la présence d'îles, de ripisylve et de débris ligneux grossiers ;
- la vitesse du courant prise à 20 cm de la surface à l'aide d'un courantomètre.

Les entités initiales : points et lignes, localisées par le GPS sont exportées vers le système d'information géographique (SIG) à l'aide du logiciel Pathfinder Office® (Tableau 2.1). Le traitement de ces informations spatialisées est réalisé à l'aide des logiciels SIG ArcInfo® et Arcview®. Les cartes sont géoréférencées en coordonnées Lambert I, Nord de la France. Les entités initiales sont ensuite projetées à l'écran afin de réaliser des corrections et des transformations nécessaires à l'obtention de polygones (Tableau 2.1). En particulier, des images numériques géoréférencées issues des cartes IGN à l'échelle 1 : 25 000^{ème} sont

utilisées en complément des points de limites du chenal. Dans le cas des entités point d'embâcles, elles sont transformées en aires en utilisant une zone tampon d'un rayon de 2 m. De même, pour la ripisylve, les entités points de début et fin de présence de ripisylve (placées sur la limite en eau) sont transformées en lignes reliant ces points, puis en aires à l'aide d'une zone tampon de 1 m du côté du chenal. La vitesse du courant est transformée en aires (5 classes de vitesse de courant) en combinant (i) l'information des mesures ponctuelles, (ii) l'avis d'un expert hydro-géomorphologue et (iii) la littérature sur les patrons 2-D de répartition des vitesses de courant pour des cours d'eau à méandres (Carling, 1996). Les entités créées initialement par des lignes comme les milieux annexes sont transformés automatiquement en aires par le logiciel SIG. Chaque variable ou type de surface en eau, après digitalisation, constitue une couche d'information indépendante.

Tableau 2.1 – Type d'entités initiales et finales utilisé pour la cartographie des variables et des surfaces en eau du bief naturel.

Milieux et Variables	Entités créée avec le GPS	Entité finale après traitement SIG
Milieu annexe : annexe hydraulique, méandre rescindé, carrière en eau	 	
Chenal principal		
Ripisylve		 
Embâcle	 	 
Plage (< 1m d'eau, pente < 45°)	 	
Ile		
Berge abrupte (< 1m et pente > 45°)		
Plat courant (< 1m)		
Vitesse du courant		

 Entité point ;  entité ligne ;  entité polygone.

Couches d'informations au débit 38 m³/s

Nous faisons l'hypothèse que la variation de débit ne modifie que les contours des milieux en eau, ainsi que la hauteur d'eau et les vitesses de courant. La ripisylve et les embâcles sont les mêmes couches d'informations que pour le débit 70 m³/s. Les contours de la rivière sont numérisés à l'aide du SIG par photo-interprétation de la zone en eau à partir des

prises de vue aérienne (mission FD10/250 du 29 juin 2000, BD Ortho® couleur de l'Institut Géographique National, débit $\approx 40 \text{ m}^3/\text{s}$ à la station de Pont-sur-Seine). Ces images sont corrigées des déformations dues à la prise de vue et au relief pour fournir une orthophotographie géoréférencée ; la précision est de 50 cm (Figure 2.5).

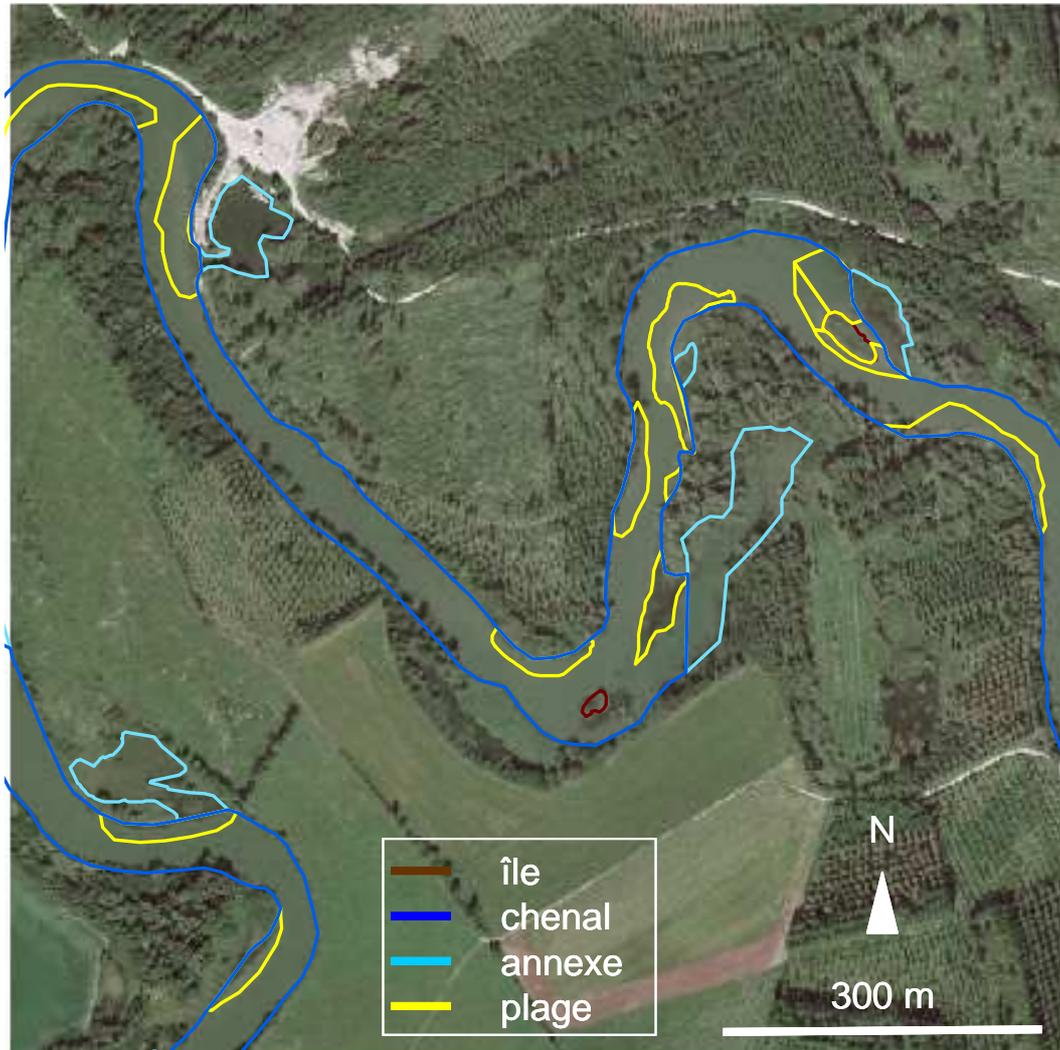


Figure 2.5 – Exemple de photo aérienne issue de la mission FD10/250 du 29 juin 2000 (BD Ortho® couleur de l'IGN), utilisée pour numériser les contours du chenal (en bleu), les annexes hydrauliques en eau et les zones de faible profondeur en complément de relevés de terrain.

Les milieux annexes et les milieux de profondeur inférieure à 1 m sont modifiés, supprimés ou créés en fonction de la visualisation sur les prises de vues aériennes, complétée par des mesures et des relevés réalisés pendant l'été 1996 ($\approx 35 \text{ m}^3/\text{s}$). La couche de vitesse du courant est réalisée comme précédemment à l'aide de mesures ponctuelles de vitesse effectuées à l'automne 2004 ($\approx 40 \text{ m}^3/\text{s}$).

2.1.2 Couches d'informations du bief aménagé

Variabilité hydrologique

La chronique des débits enregistrés à la station de Bazoches-les-Bray (1999-2005) est analysée pour déterminer la gamme des quantiles mensuels (Figure 2.6). Cette station est située juste en amont du barrage de la Grande Bosse (Figure 1.10).

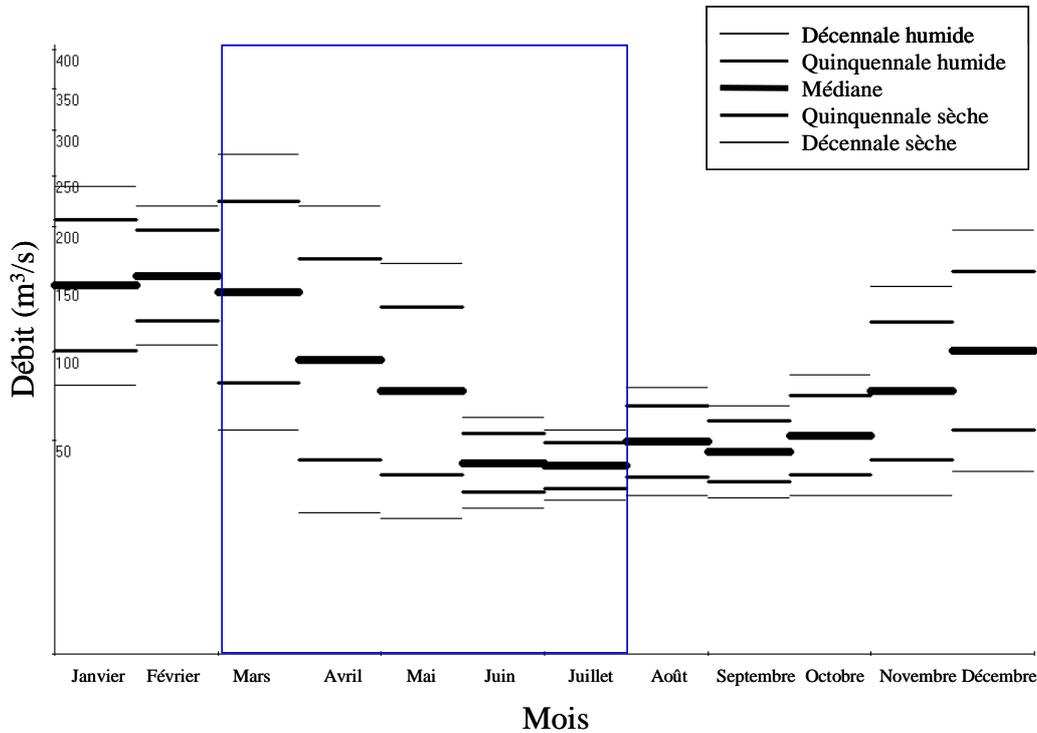


Figure 2.6 – Quantiles mensuels, de la décennale sèche à humide, issus de l'étude de la chronique des débits à Bazoches-les-Bray (1999-2005) (logiciel SynGen, Etienne Leblois, Cemagref Lyon). Le rectangle indique la période de reproduction des espèces présentes sur le secteur.

Considérant la période de reproduction comme un période clé du cycle de vie, les quantiles de mars à juillet sont retenus pour évaluer les débits pertinents de ce secteur. Pour cette période, la moyenne des médianes mensuelles est de $78 \text{ m}^3/\text{s}$, celle des quinquennales sèches mensuelles est de $43 \text{ m}^3/\text{s}$ et celle des quinquennales humides mensuelles de $126 \text{ m}^3/\text{s}$. Ces débits sont proches de ceux du bief naturel car aucun affluent majeur n'existe entre les deux stations de mesure. Une seule carte au débit $80 \text{ m}^3/\text{s}$ est réalisée car la gamme des débits quinquennaux ($43\text{-}126 \text{ m}^3/\text{s}$) conduit à une variation de la hauteur d'eau de 40 cm (Figure 2.7). Cette variation a une incidence sur les contours des milieux en eau inférieure à la résolution cartographique. La même remarque s'applique aux milieux annexes : gravières et bras morts.

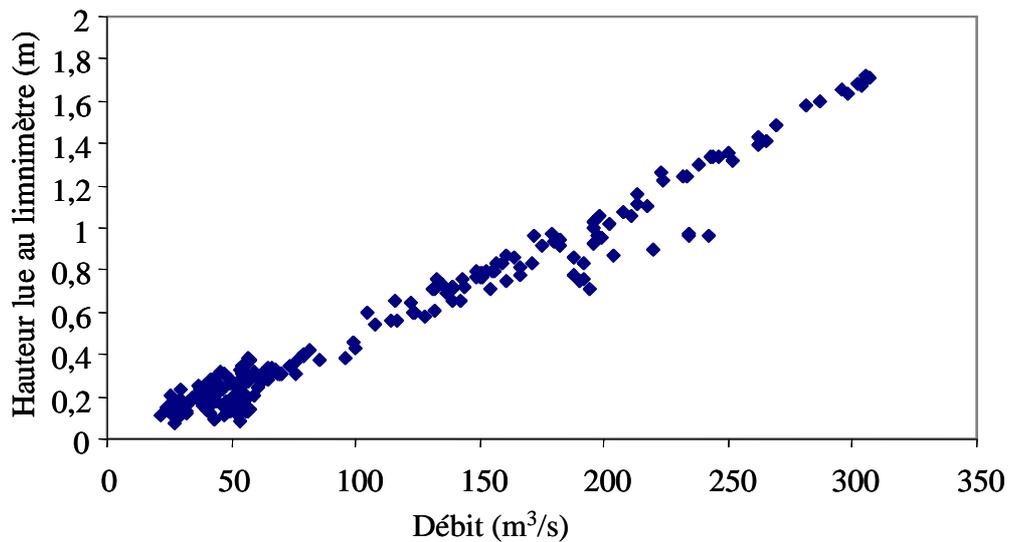


Figure 2.7 – Relation entre la hauteur d'eau et le débit à la station de Bazoches-les-Bray pour l'année 2002.

Réalisation des couches d'informations au débit « 80 m³/s »

De la même façon que pour le bief naturel, une campagne de mesures est réalisée du 19 au 22 juin 2001 et du 10 au 12 septembre 2001, à un débit de 63 m³/s à 94 m³/s. Les contours du chenal principal, des gravières et des bras morts, sont numérisés à l'aide de points localisés à la limite en eau complétés par des images numériques géoréférencées, issues des cartes IGN à l'échelle 1 : 25 000^{ème}. Les variables d'habitats sont géoréférencées à l'aide du GPS comme précédemment.

2.1.3 Cartes finales de la mosaïque des milieux

Pour chaque bief et chaque débit du bief naturel, une combinaison hiérarchique des couches d'informations est réalisée en fonction des besoins de représentation. La carte de la mosaïque des milieux est obtenue par combinaison de couches de type « Union » (Figure 2.8).

À la première étape, les îles, qui ne sont pas des surfaces en eau, sont soustraites de la surface en eau. La mosaïque des milieux est ainsi constituée de nombreux polygones possédant chacun une information de vitesse (5 classes), de hauteur d'eau (2 classes), de substrat pour la classe de hauteur d'eau < 1m, de ripisylve et d'embâcle (Figure 2.9).

Trois paysages sub-aquatiques sont ainsi disponibles : deux paysages du bief naturel aux débits 38 m³/s et 70 m³/s et un paysage du bief aménagé au débit 80 m³/s.

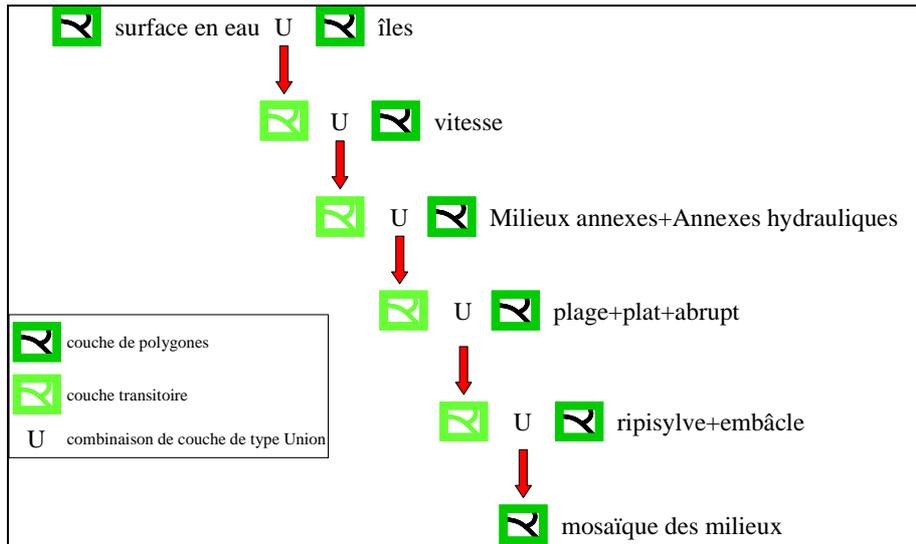


Figure 2.8 – Combinaison hiérarchique des couches d'information unitaire pour obtenir la carte de la mosaïque des milieux.



Figure 2.9 – Types de milieux présents dans un détail de la mosaïque des milieux pour le bief naturel à 70 m³/s. V1 à V5 : classe de vitesse du courant (voir Tableau 2.2) ; P : profondeur < 1 m ou R : profondeur > 1 m ; Ri+/Ri0 : présence/absence de ripisylve ; E+/E0 : présence/absence d'embâcle. Le substrat n'a pas été représenté par souci de clarté.

2.2 Cartographie des habitats ressources des cyprinidés rhéophiles étudiés : *Barbus barbus* et *Chondrostoma nasus*

Les cartes des habitats d'alimentation, de repos et de reproduction du barbeau et du hotu sont obtenues par combinaison hiérarchique des couches d'informations utiles, selon le principe présenté à la Figure 2.8 (voir aussi partie gauche de la Figure 2.11). À la différence de la mosaïque des milieux, les classes et les substrats favorables (Tableau 2.2) sont sélectionnés préalablement à la combinaison hiérarchique.

Tableau 2.2 – Couches d'informations utilisées pour réaliser les cartes des trois habitats ressources des barbeau et hotu et classes retenues pour chaque couche d'information en italique.

Couches SIG en format vecteur	Repos	Alimentation	Frayère
Vitesse du courant	<i>V₁, V₂, V₃</i>	<i>V₃, V₄</i>	<i>V₃, V₄, V₅</i>
Plage (< 1m d'eau, pente < 45°)		<i>sable, gravier, sable/gravier</i>	<i>gravier, sable/gravier</i>
Plat courant (< 1m)	<i>bloc</i>	<i>sable, gravier, sable/gravier, bloc, sable/gravier</i>	<i>gravier, sable/gravier</i>
Berge abrupte (< 1m et pente > 45°)	<i>bloc</i>		<i>gravier, sable/gravier</i>
Embâcle	<i>toute</i>		
Ripisylve	<i>toute</i>		
Annexe hydraulique naturelle	<i>toute</i>		

V1: pas de vitesse de courant;

V2: $V < 0,2$ m/s;

V3: $0,2$ m/s $< V < 0,5$ m/s;

V4: $0,5$ m/s $< V < 1$ m/s;

V5: $V > 1$ m/s

L'ensemble des aires obtenues est assemblé pour former une couche finale représentant toutes les taches de l'habitat ressource considéré. Pour chaque paysage sub-aquatique, trois cartes sont ainsi construites, représentant les taches d'habitat d'alimentation, de repos et de frayères. Ces cartes peuvent enfin être superposées, par exemple les taches des habitats d'alimentation et de repos (Figure 2.10).

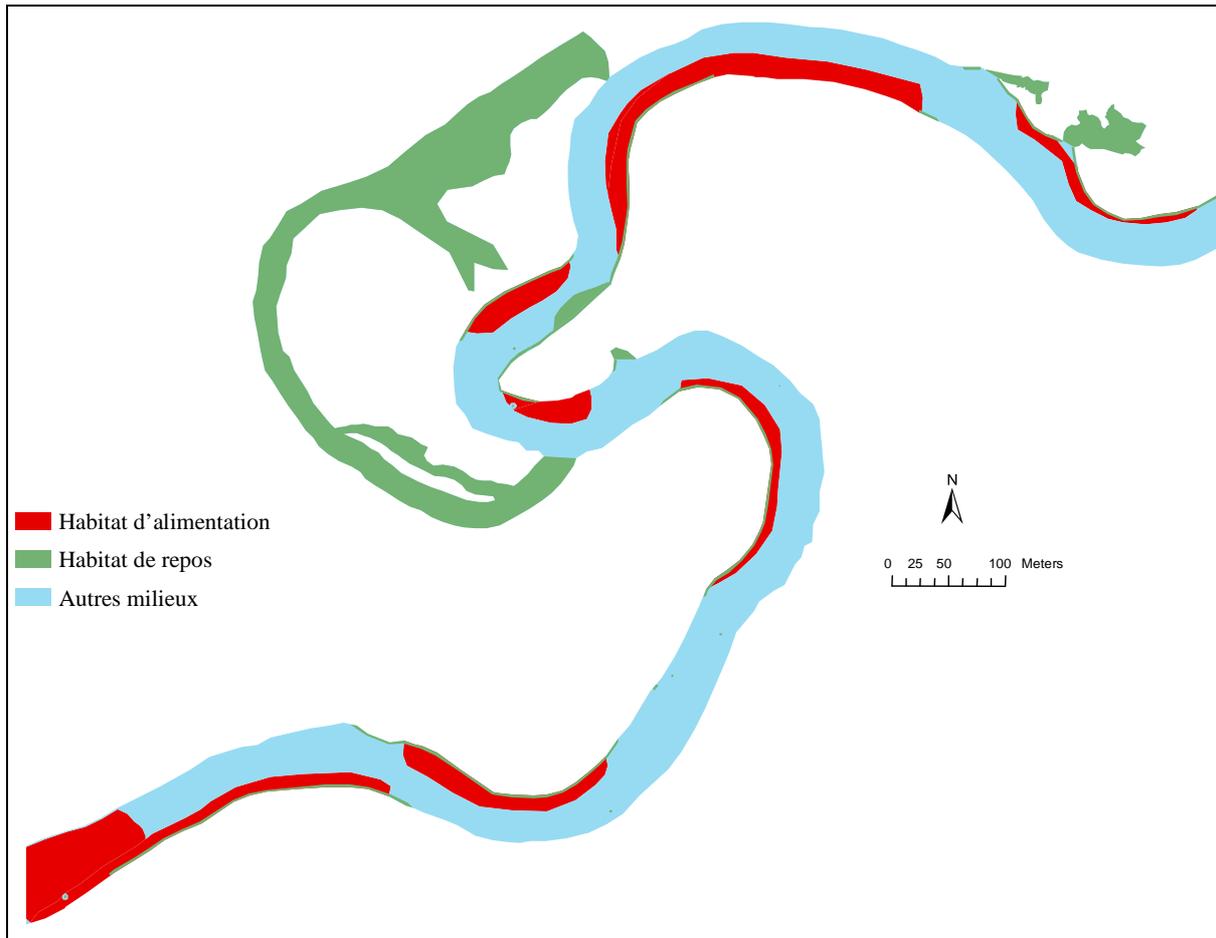


Figure 2.10 – Détail des habitats d'alimentation et de repos pour les barbeaux et hotus dans le bief naturel à 70 m³/s.

3 Composition, fragmentation et connectivité des habitats ressources

La composition, la fragmentation et la connectivité des habitats ressources sont évaluées à l'aide de deux types de méthodes. Des métriques (ou indices) sont calculés pour fournir des mesures de la composition et de la fragmentation à l'échelle de chaque tache d'habitat ressource et de chaque habitat ressource. Des méthodes d'analyses sur carte entière sont aussi développées pour mesurer la connectivité entre habitats ressources. La connectivité sert d'estimateur de la complémentation journalière ou saisonnière. Elle fournit alors un moyen de délimiter des aires fonctionnelles aux échelles spatio-temporelles présentées à la Figure 2.1. Le diagramme général des méthodes et des outils utilisés est proposé dans la Figure 2.11.

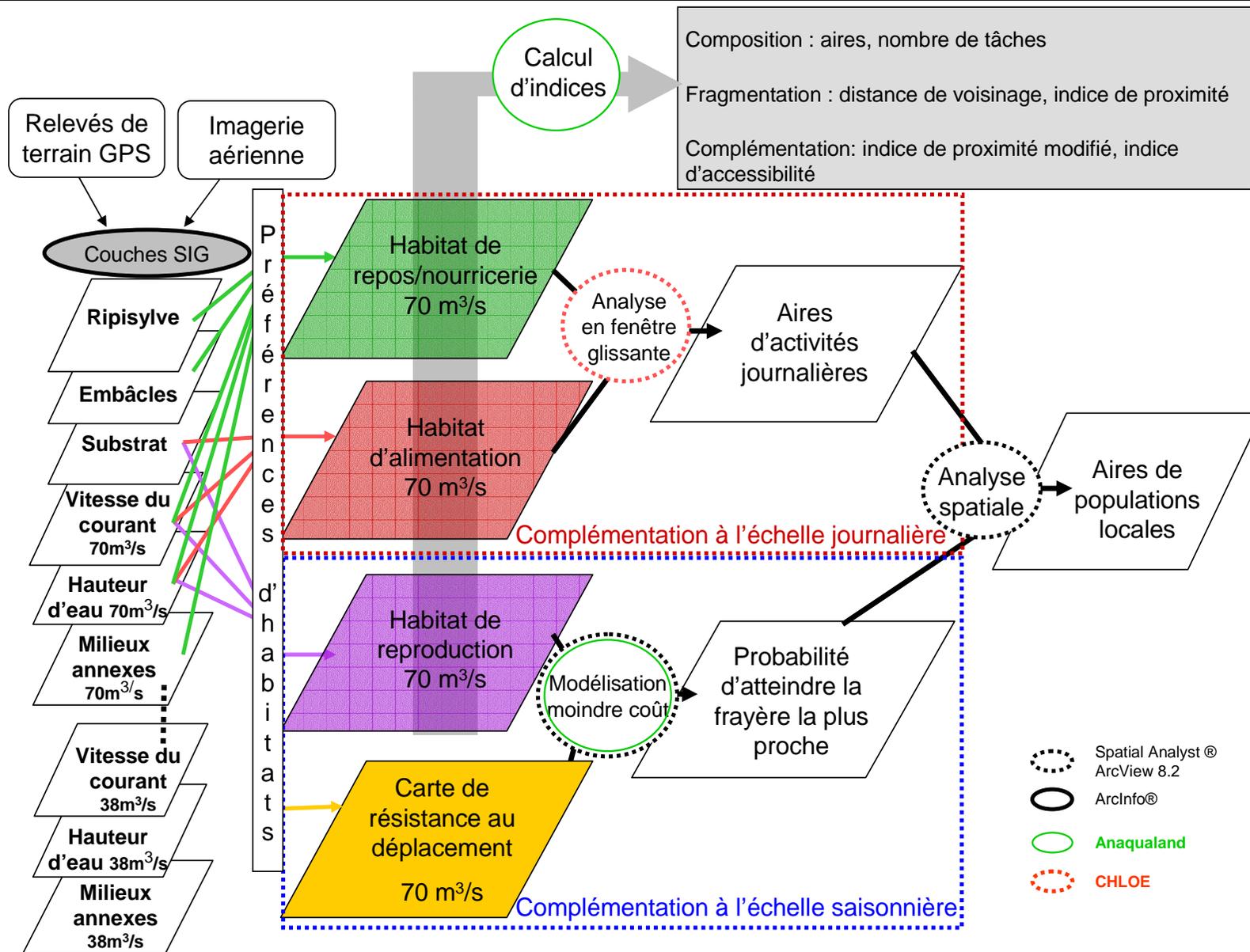


Figure 2.11 – Diagramme général des méthodes et des outils utilisés pour étudier la composition, la fragmentation et la complémentation multi-échelles des habitats des poissons d'eau courante.

3.1 Outils logiciels

La gestion des couches d'informations et la création des fichiers de dialogue avec les autres logiciels (format ascii) est effectuée à l'aide d'Arcview 3.1®, Arcview 8®. Pour les calculs de proportion d'habitats dans des fenêtres glissantes nous avons utilisé le logiciel CHLOE 2.0 (Baudry et Denis, 1995) disponible maintenant dans la version CHLOE 3.0 (Baudry et al., 2005). Ce logiciel analyse la structure spatiale multi-échelles d'une image, en affectant aux pixels d'une image les calculs réalisés dans des fenêtres carrées centrées sur ces pixels. Chaque pixel de l'image est ainsi caractérisé par : (i) la proportion des différents types de pixels dans la fenêtre carrée, (ii) les relations de voisinage au sein de cette fenêtre par la proportion des différents couples de pixels adjacents, (iii) l'hétérogénéité des valeurs dans la fenêtre considérée (Baudry et al., 2005).

Un autre outil logiciel, ANAQUALAND, a été développé en collaboration avec Thierry Faure (LISC, Cemagref Aubière) qui a réalisé l'implémentation de la version 1.0 du logiciel. L'originalité de ce dernier est dans un premier temps de pouvoir optimiser les temps de calcul pour des matrices de grandes tailles dont peu d'éléments sont informatifs (dans notre cas seulement 1 à 2 % de la matrice représentent la rivière). Pour cela, ANAQUALAND fait appel à une approche de stockage en matrice creuse qui est assez répandue dans les problèmes d'optimisation (Saad et Sosonkina, 1999). Pour les matrices classiques tous les éléments de la matrice sont stockés, les valeurs nulles requièrent la même place de stockage que les valeurs positives. Les matrices creuses stockent seulement les éléments non nuls et leurs indices. Ce logiciel, permet dans sa première version le calcul de distances orientées entre des zones (comme des taches d'habitats) ou des points (comme un échantillonnage ponctuel). L'interface est développée en Java Swing (Figure 2.12) (Le Pichon et al., 2003; Le Pichon et al., 2004). Le codage en matrices creuses et le principe d'orientation de la rivière tel qu'il est implémenté par Hughes Boussard (INRA-SAD, Rennes) dans la version 2.0 du logiciel est donné à titre informatif en Annexe 6.

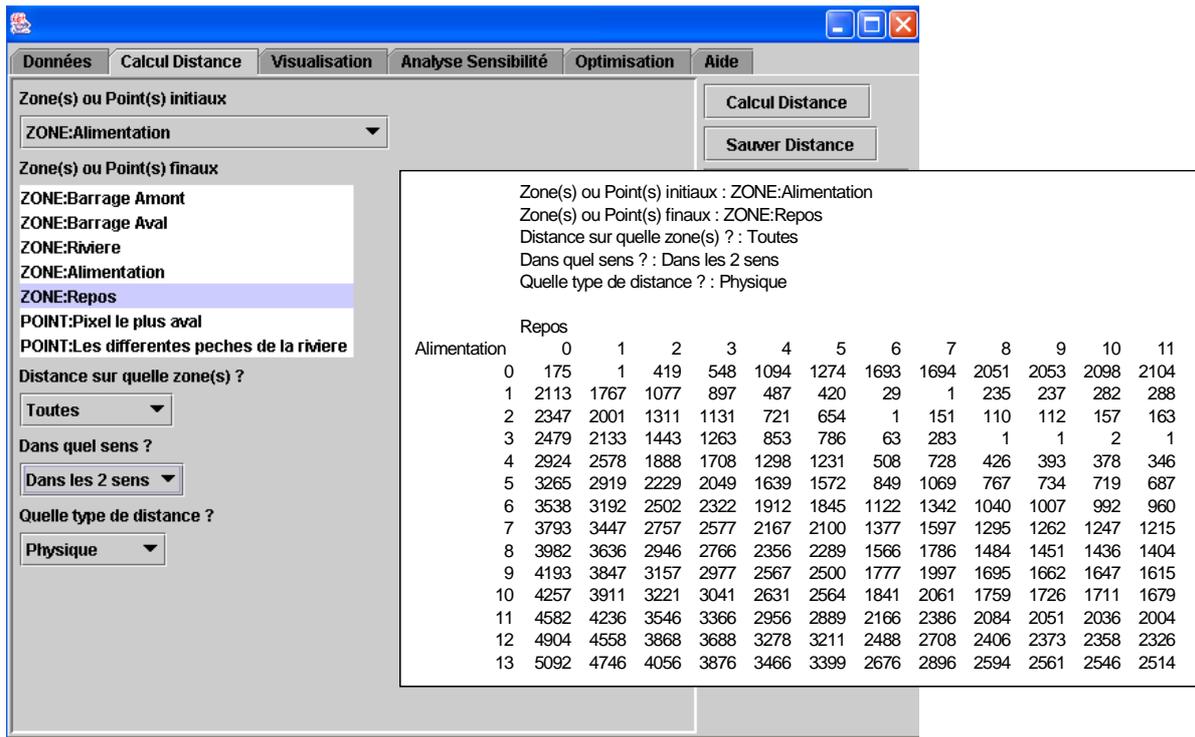


Figure 2.12 – Onglet « calcul de distance » de la version 1.0 du logiciel ANAQUALAND et fichier de résultats présentant la matrice de distance calculée entre les taches d’habitat de repos et d’alimentation.

3.2 Description des métriques et des méthodes d’analyse

3.2.1 Métriques de composition et de fragmentation

Des métriques classiques en écologie du paysage sont utilisées pour quantifier la composition et la fragmentation des habitats. Les aires totales (en m² et en pourcentage de la surface totale mouillée), les aires médianes, le nombre de taches, la distance entre taches voisines et l’indice de proximité de Gustafson et Parker (1994) sont calculés pour chaque habitat ressource (« Calcul d’indices », Figure 2.11). La distance utilisée dans les calculs est la distance hydrographique calculée à l’aide du logiciel ANAQUALAND.

L’indice de proximité rend compte ici du degré d’isolement d’une tache d’habitat ressource et l’indice de proximité moyen du degré de fragmentation de l’habitat ressource dans son ensemble. La formule de McGarigal et Marks (1995) est retenue pour calculer l’indice de proximité d’une tache d’habitat ressource H_j (Équation 2).

$$\text{Équation 2 : } P_X(H_j) = \sum_{s=1}^n \frac{\text{Aire}(H_{js})}{(D_{js})^2}$$

n est le nombre de taches H_{js} de l'habitat ressource H dont les limites appartiennent à la distance de recherche à partir de la tache d'habitat ressource H_j (Figure 2.13). $Aire(H_{js})$ est la surface de la tache H_{js} et D_{js} la distance « hydrographique » entre la tache H_{js} et H_j . L'indice de proximité moyen de H fait la moyenne des proximités de tous les $Px(H_j)$.

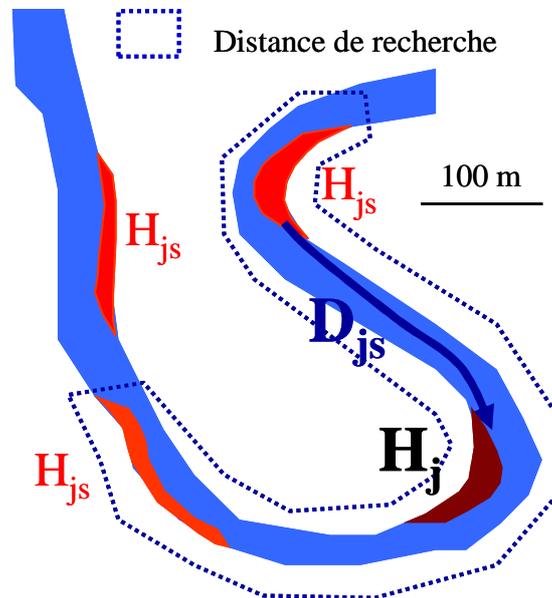


Figure 2.13 – Illustration du calcul de l'indice de proximité $Px(H_j)$ pour une tache d'habitat ressource H_j . Compte tenu de la distance de recherche, deux taches H_{js} sont retenues pour le calcul de $Px(H_j)$.

3.2.2 Métrique et carte de complémentation journalière

Pour estimer la complémentation de l'habitat d'alimentation et de repos à l'échelle journalière, une métrique et une carte sont proposées. Elles se distinguent par le type de distance, euclidienne ou hydrographique, et l'utilisation des aires des deux habitats ressources dans le calcul.

La première méthode est un indice basé sur le calcul de proximité de (Gustafson et Parker, 1994). A partir de la tache du premier habitat ressource, les taches du second habitat ressource situées à une distance inférieure à la distance de recherche sont retenues pour le calcul. Cet indice est défini par la formule de l'Équation 3 illustrant dans ce cas l'indice de proximité d'une tache d'habitat d'alimentation (F_j) aux taches d'habitat de repos (R) (Figure 3B de l'Annexe 1).

$$\text{Équation 3 : } P_X(F_j/R) = \sum_{s=1}^n \frac{Aire(R_{js})}{(D_{js})^2}$$

n est le nombre de taches R_{js} de l'habitat ressource R dont les limites appartiennent à la distance de recherche à partir de la tache d'habitat ressource F_j . $Aire(R_{js})$ est la surface de la tache R_{js} et D_{js} la distance hydrographique entre la tache R_{js} and F_j . La distance de recherche doit refléter les capacités de mouvements de l'espèce à l'échelle considérée ; ici ce sont les gammes de mouvements journaliers qui aident au choix d'une distance de recherche. Cet indice est élevé lorsque la tache d'habitat d'alimentation est située au proche voisinage de taches d'habitat de repos de grande taille. Il permet ainsi de distinguer les taches d'alimentation isolées de celles qui appartiennent, au contraire, à une mosaïque de taches d'habitat de repos. Cet indice de proximité modifié peut aussi s'envisager en remplaçant la distance hydrographique par la distance fonctionnelle, calculée à l'aide de la RCM.

La seconde méthode, décrite en Annexes 1 et 3, utilise les cartes de deux habitats ressources au format raster (type ascii) analysées à l'aide d'une méthode d'analyse multi-échelle de la structure du paysage (Schermann et Baudry, 2002). Le principe de cette méthode qui utilise des fenêtres glissantes carrées est résumé dans la Figure 2.14. Le calcul de proportion de chaque habitat ressource dans des fenêtres de taille choisie est réalisé au moyen du logiciel CHLOE 3.0 développé par Baudry et al. (2005). Bien que les distances calculées par cette méthode soient des distances euclidiennes, elle présente l'avantage de tenir compte des aires des deux habitats considérés. La taille de fenêtre est choisie en fonction des capacités de mouvements de l'espèce et de façon à éviter les effets de bords. En effet contrairement au milieu terrestre, la taille de fenêtre est contrainte en milieu aquatique par les effets de bords qui sont inévitables à cause de la linéarité du cours d'eau et de la présence des milieux annexes, bras morts et gravières. La Figure 2.15 illustre ces effets de bords pour un chenal de 50-60 m de largeur moyenne. Les effets sont réduits pour une taille de fenêtre de 60 m ; il semble que deux fois la largeur de la rivière soit un maximum. Les résultats de ces calculs sont exploités sous formes de cartes de proportions. Des valeurs seuils de proportions sont choisies, pour chaque carte d'habitat ressource, afin de délimiter les aires d'activités journalières par combinaison de ces deux cartes (Figure 2.14). Ces valeurs seuils correspondent aux surfaces minimales nécessaires pour soutenir un banc de poissons de l'espèce.

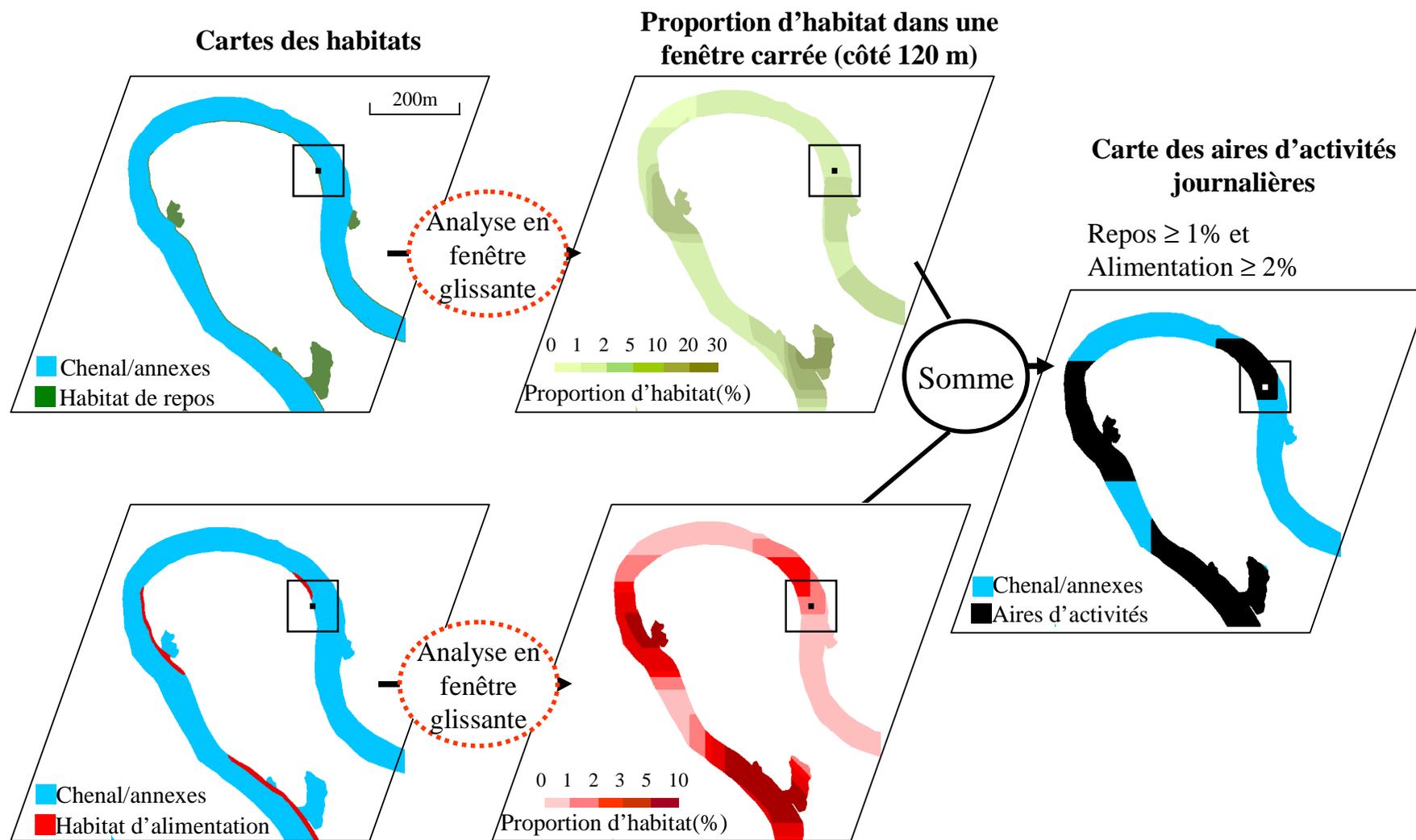


Figure 2.14 – Schéma illustrant la méthode d'analyse spatiale pour délimiter les aires d'activités journalières à partir des cartes d'habitats ressources.

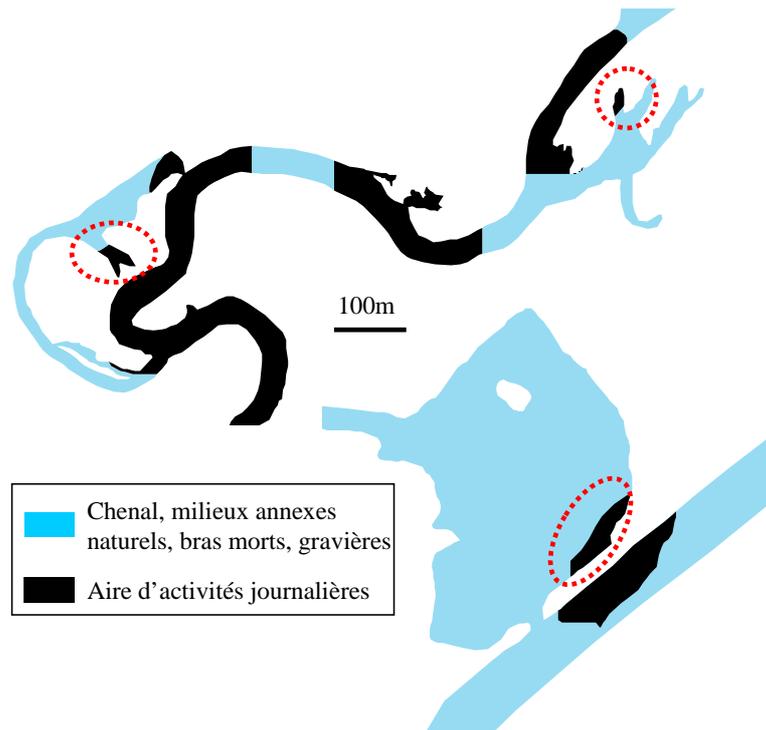


Figure 2.15 – Illustration des effets de bord (pointillé rouge) lors de l'utilisation du logiciel CHLOE 3.0 avec une fenêtre de calcul de 120 m de côté. En haut : détail du bief naturel présentant un bras mort et un milieu annexe naturel; en bas : détail du bief aménagé présentant une gravière.

Cette méthode appliquée ici à la complémentation de deux habitats ressources utilisés à l'échelle journalière peut être étendue à d'autres habitats ressources selon le même principe. Cependant les tailles de fenêtre sont à choisir avec précautions, en lien avec la structure du cours d'eau, afin de limiter les effets de bord.

3.2.3 Métrique et carte de complémentation saisonnière

A l'échelle saisonnière, la complémentation entre les aires d'activités journalières et les frayères implique une migration de reproduction qui peut mettre en jeu des distances de plusieurs kilomètres. La complémentation repose donc sur la connectivité fonctionnelle modélisée à l'aide du calcul de la distance fonctionnelle. Basée sur le calcul de la Résistance Cumulée Minimale (RCM), elle nécessite des données sur les capacités de mouvements et le comportement pendant les migrations afin d'établir une gamme de résistance.

Elaboration des cartes de résistances au déplacement

La gamme de résistances est établie sur la base des capacités de nage par rapport au courant, de la hauteur d'eau et de la présence d'abris.

Vitesse du courant et capacités de nage

Plusieurs niveaux d'activité de nage se distinguent: celle qui permet de tenir des positions stables dans le courant, la vitesse de croisière susceptible d'être maintenue pendant des heures et la vitesse critique que le poisson ne peut maintenir qu'une heure. Les vitesses étant calculées en fonction des longueurs de corps (L) trois tailles de barbeaux et hotus sont choisies à partir des résultats de Philippart (1977) concernant des populations de cyprinidés de l'Ourthe (Belgique):

- 150 mm, qui correspond à la taille moyenne des barbeaux mâles matures à 63 % (2+),
- 300 mm, la taille minimale des barbeaux femelles matures (6+) et des hotus mâles et femelles matures (4+, 5+) et taille de la classe d'âge la plus fréquente dans la population de barbeaux.
- 500 mm, la taille moyenne des barbeaux femelles matures à 100 % avec un maximum de fécondité.

Pour chaque taille la vitesse de croisière est calculée à partir de la formule : $V_{\text{crois}} = 2 \text{ à } 3 \text{ L/s}$ (Pavlov, 1989) et une vitesse critique à l'aide de la formule proposée par Wolter et Arlinghaus (2003) : $V_{\text{crit}} = 0,019*(L)^{0,75}$.

La migration de reproduction est une migration active vers l'amont contre le courant ; elle requière une vitesse de nage supérieure à celle du courant. Comme le poisson utilise plutôt sa vitesse de croisière lors d'une migration, les notes sont données en fonction de la comparaison entre la vitesse du courant, la vitesse de croisière et la vitesse critique ; les vitesses critiques sont choisies comme des limites (Tableau 2.3).

Si $V_{\text{courant}} > V_{\text{critique}}$	Note 0
Si $V_{\text{courant}} > V_{\text{croisière}}$	Note 0,2
Si $V_{\text{courant}} = V_{\text{croisière}}$	Note 0,4
Si $V_{\text{courant}} < V_{\text{croisière}}$	Note 1

Tableau 2.3 – Attribution des notes de perméabilité au déplacement en fonction de la vitesse du courant et de la taille du poisson.

Taille (mm)	V_{critique} (m/s)	$V_{\text{croisière}}$ (m/s)	Note attribuée en fonction de V_{courant} (m/s)				
			0 (V1)	< 0,2 (V2)	0,2-0,5 (V3)	0,5-1 (V4)	1-1,5 (V5)
150	0,8	0,3-0,45	1	1	0,4	0,1*	0
300	1,4	0,6-0,9	1	1	1	0,4	0,2
500	2	0,75-1,5	1	1	1	1	0,4

* Seule la moitié de la classe V4 est inférieure à V_{critique}

Les notes indiquées ici sont liées à une migration de reproduction orientée vers l’amont. Pour des mouvements journaliers, une gamme de résistances pourra être différente selon que le déplacement est effectué vers l’amont ou vers l’aval.

Hauteur d’eau et évitement comportemental lié à la prédation

Des préférences de hauteur d’eau sont établies en fonction des tailles du barbeau par Baras (1992) : les individus mesurant 150-200 mm sont présents dans la gamme de profondeur 20-60 cm ; ceux de taille comprise entre 300-350 mm dans la gamme 50-100 cm et les individus dépassant 400 mm dans la gamme 60-170 cm. A partir de ces préférences générales et du risque de prédation qui augmente pour les poissons de grande taille dans les milieux peu profonds (Schlosser, 1988), les notes de perméabilité sont attribuées (Tableau 2.4).

Tableau 2.4 – Attribution des notes de perméabilité au déplacement en fonction de la hauteur d’eau et de la taille du poisson.

Taille (mm)	Hauteur < 1m (P)	Hauteur > 1m (R)
150	1	0,3
300	0,66	1
500	0,25	1

Présence d’abris

La fréquentation des abris de type enrochements, végétation rivulaire ligneuse et herbiers est aussi étudiée en fonction de la taille. Le pourcentage de présence dans ces abris est modélisé selon la saison (hiver ou été) par une relation logarithmique fonction de la taille (Baras 1992). Seulement 10 % des individus de 150 mm fréquentent les abris, alors que ce pourcentage atteint 50 % chez des individus de 300 mm et 70 % pour ceux de 500 mm. À partir de ces observations, les notes de perméabilité sont attribuées (Tableau 2.5).

Tableau 2.5 – Attribution des notes de perméabilité au déplacement en fonction de la présence d’abris et de la taille du poisson.

Taille (mm)	Ripisylve et embâcles absentes (Rio Eo)	Ripisylve absente embâcles présentes (Rio E+)	Ripisylve présente embâcles absentes (Ri+ Eo)	Ripisylve et embâcles présentes (Ri+ E+)
150	1	0,3	0,3	0,3
300	0,33	0,66	0,66	1
500	0,2	0,6	0,6	1

Attribution des notes aux différents habitats de la rivière

Pour chaque taille de poisson, la résistance attribuée à un type d'habitat se calcule à l'aide de la formule suivante : résistance de l'habitat A = 1/(note vitesse de A * note hauteur d'eau de A * note abris de A), avec résistance = 500 si note vitesse * note hauteur d'eau * note abris = 0 (Tableau 2.6).

Tableau 2.6 – Résistances au déplacement attribuées aux types de la mosaïque des milieux pour trois tailles de poissons (hotu ou barbeau). Code des types Figure 2.9.

TYPE	Poisson 150 mm	Poisson 300 mm	Poisson 500 mm
V1 P Ri+ Eo	3	2	7
V1 P Rio Eo	1	5	20
V2 P Ri+ E+	3	2	4
V2 P Ri+ Eo	3	2	7
V2 P Rio E+	3	2	7
V2 P Rio Eo	1	5	20
V2 R Ri+ E+	11	1	1
V2 R Ri+ Eo	11	2	2
V2 R Rio E+	11	2	2
V2 R Rio Eo	3	3	5
V3 P Ri+ E+	8	2	4
V3 P Ri+ Eo	8	2	7
V3 P Rio E+	8	2	7
V3 P Rio Eo	3	5	20
V3 R Ri+ E+	28	1	1
V3 R Ri+ Eo	28	2	2
V3 R Rio E+	28	2	2
V3 R Rio Eo	8	3	5
V4 P Ri+ E+	33	4	4
V4 P Ri+ Eo	33	6	7
V4 P Rio E+	33	6	7
V4 P Rio Eo	10	11	20
V4 R Ri+ E+	111	3	1
V4 R Ri+ Eo	111	4	2
V4 R Rio E+	111	4	2
V4 R Rio Eo	33	8	5
V5 P Ri+ Eo	500	11	17
V5 P Rio Eo	500	23	50
V5 R Ri+ Eo	500	8	4
V5 R Rio E+	500	8	4
V5 R Rio Eo	500	15	13

En raison du principe de calcul, les notes de résistance attribuées sont relatives à une taille donnée. En effet, bien que les perméabilités par rapport à la vitesse du courant soient comparables entre tailles, ce n'est pas aussi évident pour les variables hauteur d'eau et abris. Ceci implique une prudence pour comparer différentes tailles. Les gammes de résistance obtenues varient de 1 à 500 pour un poisson de 150 mm, de 1 à 23 pour un poisson de 300 mm et de 1 à 50 pour un poisson de 500 mm.

L'analyse de ce tableau montre que globalement le milieu est moins résistant pour un poisson de taille 300 mm que pour les autres tailles. Pour un poisson de 150 mm c'est la vitesse du courant qui est la plus limitante alors que ce sont les profondeurs inférieure à 1 m et l'absence d'abris qui pénalisent les poissons de taille 500 mm.

Un exemple de la répartition spatiale des résistances choisies (Figure 2.16) permet ainsi d'observer que pour les poissons de taille 500 mm, les zones moins résistantes sont celles d'assez fort courant du chenal évitant les berges trop peu profondes. À l'inverse, pour les poissons de taille 150 mm les zones moins résistantes au déplacement sont celles moins courantes et de faibles profondeurs.

Ces cartes de résistance au déplacement, élaborée à partir de données de la littérature, sont principalement influencées par la taille du poisson et nécessitent un certain nombre d'hypothèses lié au manque de données comportementales. Il serait intéressant de les confronter avec des données expérimentales de comportement de choix des habitats obtenues par radio-pistage mais aussi de coût énergétique des déplacements obtenus par télémétrie physiologique. Ce type d'approche expérimentale offre une alternative pour établir des gammes de résistance plus réalistes qui s'affranchit des avis d'expert ou des données de la littérature (Stevens, 2004).

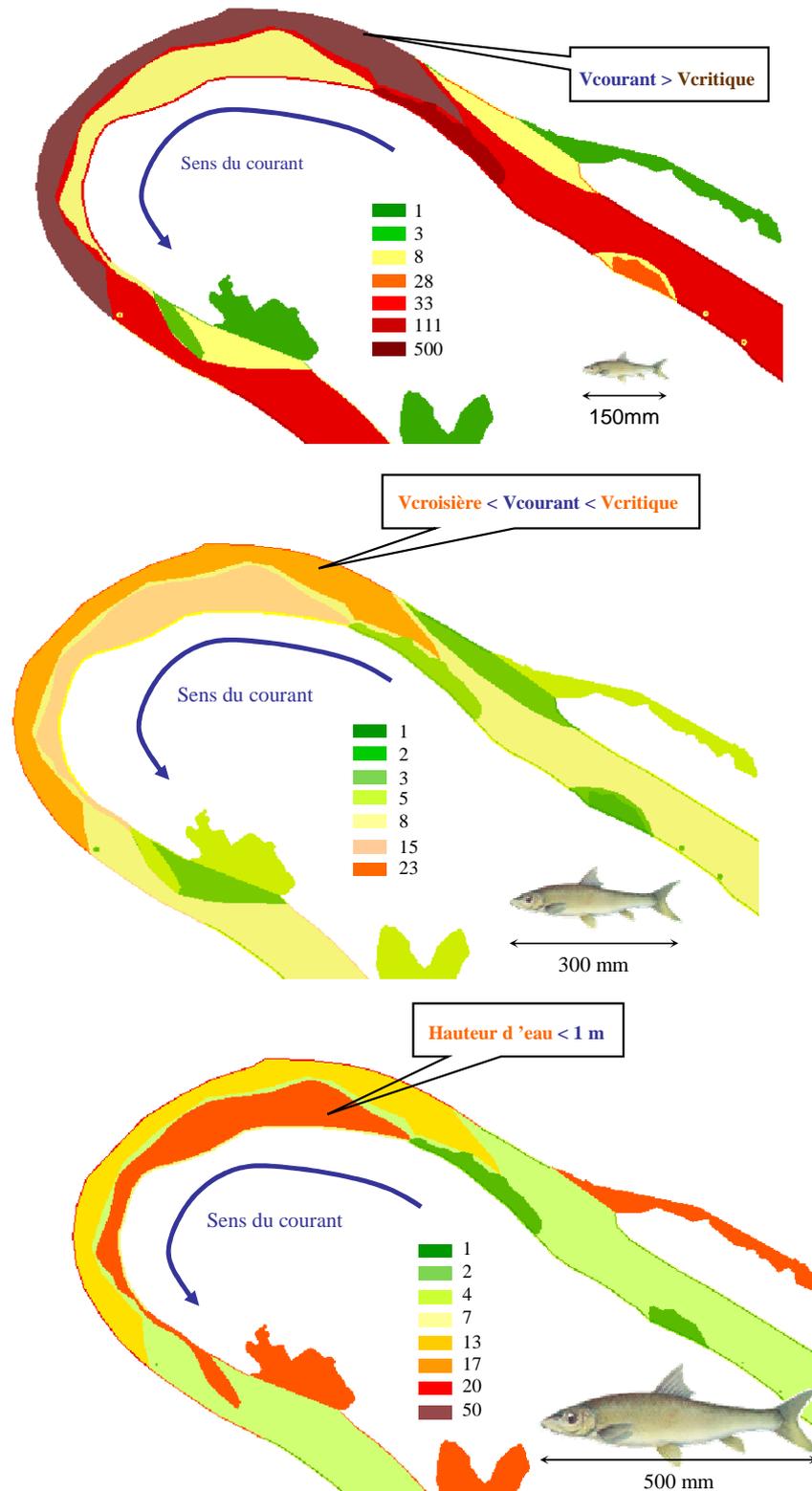


Figure 2.16 – Détail de carte de résistance au déplacement pour les trois tailles considérées dans un méandre du bief naturel. Par souci de clarté on a restreint la gamme de couleur aux résistances présentes dans le méandre.

Carte de complémentation saisonnière

La carte de complémentation saisonnière peut être établie à deux échelles : celle d'une tache H_j ou celle des n taches de l'habitat ressource H .

A l'échelle d'une tache, la réalisation de la carte repose sur le calcul de la connectivité fonctionnelle pour atteindre un habitat ressource H_j par un poisson de taille donnée. Il s'opère en deux étapes dans le logiciel ANAQUALAND.

La première étape calcule, pour chaque pixel de la carte, la résistance cumulée minimale pour atteindre la tache H_j . La tache d'habitat H_j est considérée ici comme une cible (Figure 2.17).

La seconde étape consiste à estimer la probabilité ($\text{Proba}(H_j)$) qu'un poisson d'une taille donnée atteigne la tache H_j , compte tenu du coût du parcours ($\text{RCM}(H_j)$) (Figure 2.17). Ainsi, s'il faut traverser une très grande distance de faible résistance ou une distance moyenne de forte résistance, il y a une faible probabilité que H_j soit atteint. C'est pourquoi, une fonction décroissance de la RCM semble adaptée pour modéliser cette probabilité d'atteindre H_j . La plupart des travaux modélisant les mouvements des poissons font l'hypothèse qu'ils suivent un modèle de diffusion passif caractérisé par une fonction exponentielle négative ((Rodriguez 2002) cité par Schrank et Rahel (2004)). Cependant certains mouvements semblent ne pas suivre ce type de fonction notamment les distances parcourues après la reproduction chez la truite fardée de Bonneville (*Oncorhynchus clarki utah*) (Schrank et Rahel, 2004) ou les distances parcourues annuellement (Hilderbrand et Kershner, 2000). Plusieurs types de fonctions sont proposés dans le logiciel ANAQUALAND 2.0 pour modéliser ce phénomène de décroissance ; des fonctions de la forme (i) exponentielle négative, (ii) gaussienne (Équation 4), (iii) inverse ou (iv) seuil (voir formules Tableau 2.7). Toutes sont caractérisées par le paramètre α , donnant l'ordre de grandeur de la distance fonctionnelle pour laquelle la probabilité devient faible.

Équation 4:
$$\text{Proba}(H_j) = e^{-\left(\frac{\text{RCM}(H_j)}{\alpha}\right)^2}$$

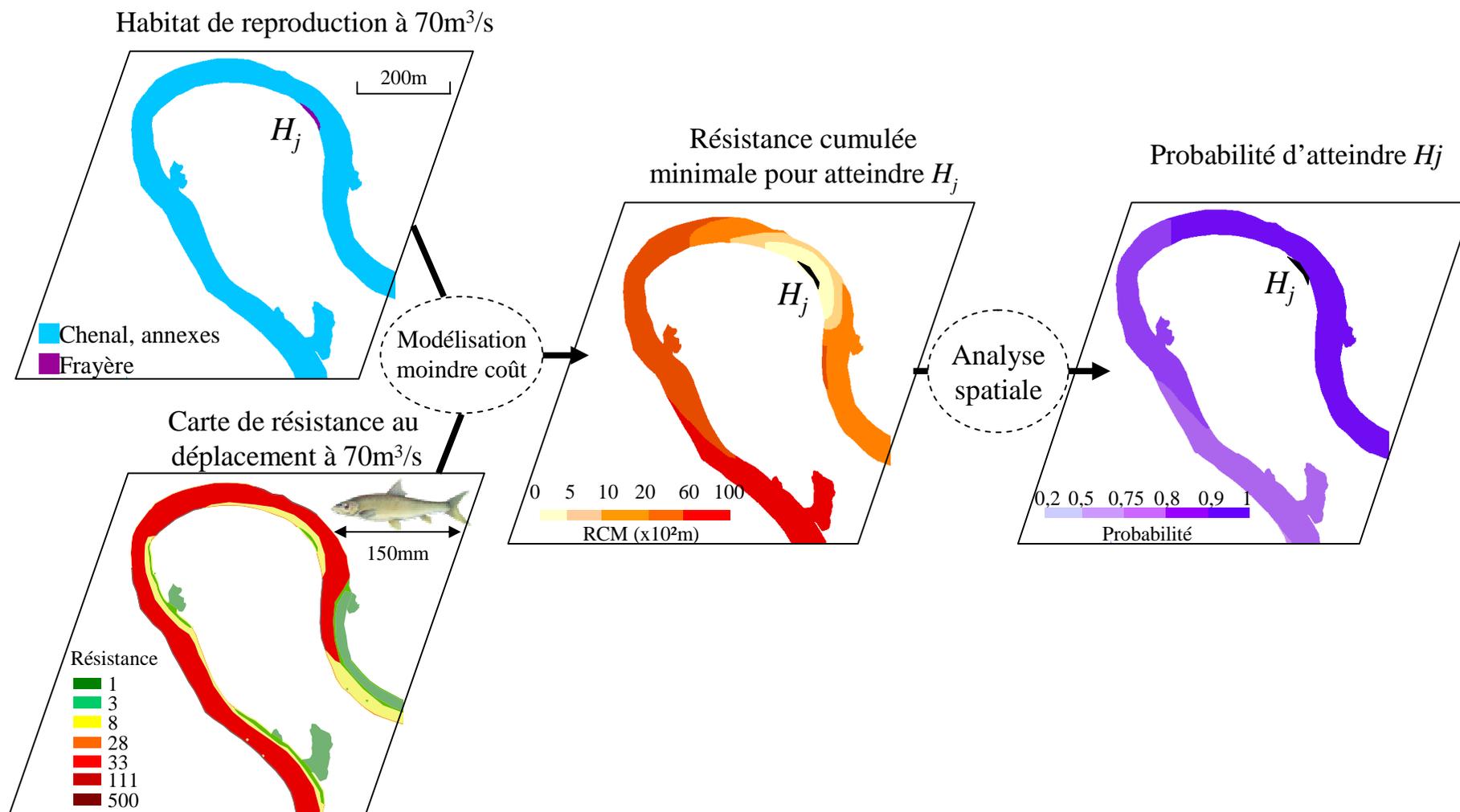


Figure 2.17 – Schématisation du calcul de résistance cumulée minimale et de probabilité d'atteindre la tache d'habitat ressource H_j : illustration pour le cas de l'habitat de reproduction.

Le paramètre α est un paramètre essentiel, il correspond à la résistance cumulée que peut parcourir un adulte pour atteindre une frayère. Ce paramètre ne peut être évalué directement à partir des données de la littérature car elles fournissent des gammes de distances hydrographiques parcourues lors des mouvements ou des migrations de reproduction. Il est donc nécessaire de pondérer ces valeurs hydrographiques de la littérature par un coefficient correctif, appelé résistance médiane, lié à la résistance au déplacement du secteur étudié pour un poisson de taille donnée.

Tableau 2.7 – Formes des courbes disponibles pour le calcul de probabilité d’atteindre H_j à partir du coût du parcours $RCM(H_j)$.

Forme de la courbe	
Exponentielle négative	$f_e = e^{-RCM(H_j)/\alpha}$
Gaussienne	$f_g = e^{-\left(\frac{RCM(H_j)}{\alpha}\right)^2}$
Inverse	$f_i = \min(\alpha / RCM(H_j), 1)$
Seuil	$f_s = 1 \quad si \ RCM(H_j) \leq \alpha$ $f_s = 0 \quad si \ RCM(H_j) > \alpha$

S’il existe n taches de l’habitat ressource H , la carte de résistance cumulée minimale pour atteindre la tache d’habitat ressource H_j la plus proche est calculée à l’aide de l’Équation 5.

$$\text{Équation 5: } RCM(H) = \underset{H_j}{\text{Min}}(RCM(H_j))$$

De la même façon que pour la RCM, la carte de probabilité d’atteindre la tache ressource H_j la plus proche ($Proba(H)$) est calculée en remplaçant dans l’Équation 4, $RCM(H_j)$ par $RCM(H)$ (Équation 5). Une telle carte permet d’identifier les zones dont la connectivité fonctionnelle avec l’habitat ressource H est faible, ainsi que les relations de connectivité entre taches de cet habitat. Elle donne alors une vue globale de la connectivité du bief vis-à-vis de cet habitat ressource.

Indice d'accessibilité

L'indice d'accessibilité $Acc(H_j)$ d'une tache d'habitat H_j est défini comme étant l'espérance du nombre de poissons pouvant atteindre la tache H_j . C'est la somme des produits entre la densité de poissons présents dans les types de milieux et la probabilité d'atteindre la tache H_j à partir de ces milieux. En pratique, cela consiste à faire le produit de la carte de probabilité d'atteindre la tache d'habitat H_j par la carte de densité potentielle des poissons (Équation 6).

Équation 6 :
$$Acc(H_j) = \sum_{\text{pixel } i} den(i) * Proba(H_j)$$

Ainsi l'indice d'accessibilité de la tache d'habitat H_j est d'autant plus élevé que des milieux à fortes densités de poissons sont présents dans des zones ayant une probabilité forte d'atteindre la tache d'habitat H_j .

La carte de densité potentielle est construite en utilisant la carte de la mosaïque des milieux, sur le même principe que pour la résistance (Tableau 2.6). Les valeurs de densité, pour chaque type de la mosaïque des milieux, sont issues dans ce cas d'un modèle basé sur des corrélations entre variables environnementales et abondance de poissons. Cette approche est utilisée pour modéliser des distributions de densités à partir de données SIG (Toepfer et al., 2000; Valavanis et al., 2004). La seconde consiste à affecter à une carte contenant les habitats de repos et d'alimentation les densités moyennes observées lors d'échantillonnage spécifiques dans ces habitats.

3.3 Résultats et discussion

Certaines métriques et méthodes d'analyse spatiale qui sont testés dans les deux biefs font l'objet de l'article joint en Annexe 3. Cette partie en résume les résultats les plus marquants ne reprenant que quelques tableaux et figures, puis détaille davantage les résultats des autres méthodes.

3.3.1 Structure du paysage sub-aquatique et des habitats ressources

Composition de la mosaïque des milieux

La quantification des différents types de la mosaïque des milieux du bief naturel à 70 m³/s (Tableau 2.8) apporte un certain nombre d'éléments d'analyse. Les problèmes, déjà évoqués, de transformation du format vecteur au format raster sont ici illustrés de façon quantifiée par le pourcentage de variation de surface estimée en format raster par rapport à

celle en format vecteur (Tableau 2.8). Pour une carte au format raster avec un pixel d'1 m de côté, les pourcentages de variation restent assez faibles (< 2 %), lorsque les surfaces sont supérieures à 62 m². L'utilisation d'un pixel de 3 m ne permet plus la détection des types de milieux dont la surface est inférieure à 62 m² lesquels sont essentiellement des surfaces d'embâcles. En dessous de 10 % de surface relative, les pourcentages indiquent majoritairement des sous-estimations de surfaces n'ayant pas de rapport avec la surface relative des types de milieux. Les plus fortes sous-estimations sont observées pour les types de milieux de faible largeur (2 m) que représentent les berges avec de la ripisylve (Ri+) ainsi que les embâcles (E+).

Tableau 2.8 – Surfaces des types de la mosaïque des milieux du bief naturel à 70 m³/s, classés par surface décroissante, en fonction du format (vecteur ou raster) et de la taille du pixel.

Type	surface vecteur (m ²)	surface relative (%)	Nombre de pixel 1m	% variation /vecteur	Nombre de pixel 3m	% variation /vecteur
V4 R Rio Eo	750546	51,5	750644	0,01	84421	1,23
V3 R Rio Eo	196120	13,5	196014	-0,05	22111	1,47
V1 P Rio Eo	163913	11,2	163953	0,02	18220	0,04
V3 P Rio Eo	90086	6,2	90121	0,04	9866	-1,43
V5 R Rio Eo	59338	4,1	59332	-0,01	6727	2,03
V4 P Rio Eo	42296	2,9	42358	0,15	4293	-8,65
V2 R Rio Eo	26850	1,8	26851	0,01	3032	1,63
V4 P Ri+ Eo	24550	1,7	24543	-0,03	1949	-28,55
V5 P Rio Eo	23546	1,6	23542	-0,02	2531	-3,26
V3 P Ri+ Eo	18922	1,3	18913	-0,05	1750	-16,76
V4 R Ri+ Eo	18639	1,3	18636	-0,02	1343	-35,15
V2 P Rio Eo	17912	1,2	17950	0,21	1919	-3,58
V3 R Ri+ Eo	7715	0,5	7605	-1,43	534	-37,71
V3 R Rio E+	6100	0,4	6112	0,20	692	2,10
V5 P Ri+ Eo	3151	0,2	3153	0,06	246	-29,74
V2 P Ri+ Eo	2277	0,2	2275	-0,10	237	-6,34
V5 R Ri+ Eo	1798	0,1	1810	0,69	141	-29,40
V4 R Rio E+	1596	0,1	1588	-0,51	175	-1,33
V3 P Ri+ E+	531	< 0,1	531	-0,01	43	-27,12
V3 R Ri+ E+	528	< 0,1	518	-1,98	38	-35,28
V2 R Ri+ Eo	424	< 0,1	420	-0,97	25	-46,95
V1 P Ri+ Eo	330	< 0,1	328	-0,70	34	-7,36
V4 P Ri+ E+	141	< 0,1	142	0,93	15	-4,04
V4 R Ri+ E+	136	< 0,1	137	1,09	10	-33,59
V3 P Rio E+	121	< 0,1	120	-0,44	12	-10,39
V2 R Rio E+	62	< 0,1	53	-14,08	0	-100,00
V2 P Rio E+	16	< 0,1	12	-26,55	0	-100,00
V2 P Ri+ E+	6	< 0,1	5	-12,32	0	-100,00
V2 R Ri+ E+	5	< 0,1	4	-19,04	0	-100,00
V4 P Rio E+	3	< 0,1	3	-4,10	0	-100,00

Par simplification, ces types sont regroupés en 5 catégories (Figure 2.18). Le bief naturel est constitué à 55,6 % par un chenal lotique ($\geq 0,5$ m/s) de profondeur supérieure à 1 m. La partie plus lentique ($\leq 0,5$ m/s) de profondeur supérieure à 1 m représente 15,3 % et les milieux sans courant peu profonds, représentant les milieux annexes naturels 11,2 %. Bien que de surface relative faible, les types constitués des berges avec de la ripisylve ou des types avec embâcles (Ri+ ou E+) ne sont pas négligeables, la somme des abris atteint ainsi 6 %. Les milieux courants (V2-V5) de moins d'un mètre de profondeur (P) qui représentent les milieux les plus favorables pour les activités d'alimentation et de reproduction de nombreux rhéophiles constituent 12 % de la surface totale.

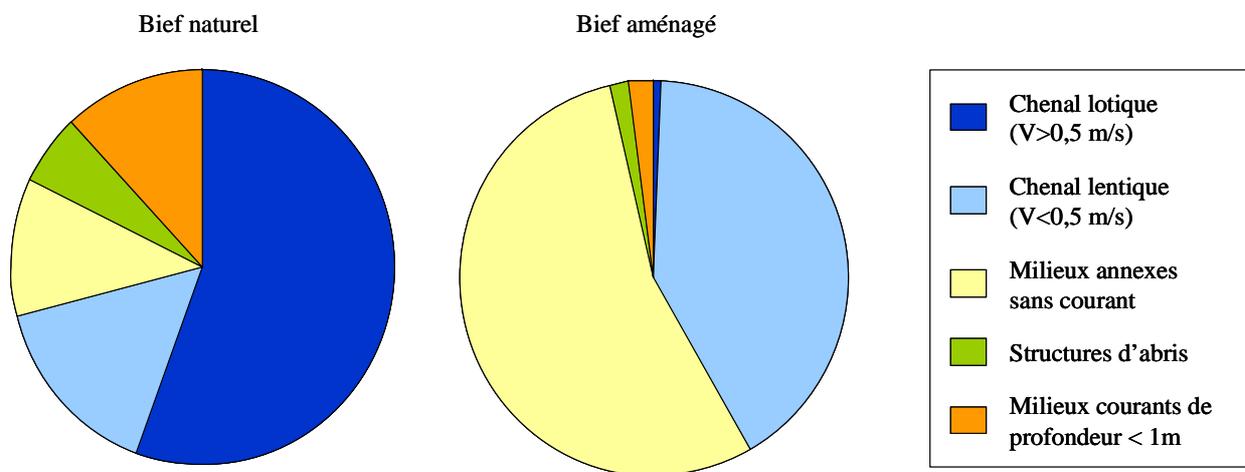


Figure 2.18 – Proportion des types de milieux présents dans les deux biefs, regroupés en 5 catégories.

La quantification des différents types de la mosaïque des milieux du bief aménagé à 80 m³/s est tout autre (Figure 2.18). En effet, la création d'un chenal rectiligne dans ce bief, en recoupant le chenal naturel à méandres, modifie la répartition entre les milieux lentiques et les milieux lotiques du chenal. Il y a notamment une surreprésentation des milieux annexes artificiels sans courant constituant 54,7 % de la surface totale en eau (Figure 2.18). La partie profonde (> 1 m) de ces milieux constitue le type dominant de la mosaïque des milieux (V1 R Rio Eo). L'artificialisation des berges et la régulation de la ligne d'eau pour la navigation dans le chenal réduisent la gamme des vitesses disponibles à une majorité de V2 et V3 (soit < 0,5 m/s) et le pourcentage de types peu profonds avec courant à 2,85 % de la surface totale ; soit quatre fois moins que dans le bief naturel.

Composition et fragmentation des habitats ressources

La faible représentation des milieux peu profonds avec courant dans le bief aménagé a un impact direct sur les habitats d'alimentation et de frayère qui ne représentent plus que 2,4-

2,6 % de la surface totale du chenal contre 6,6-17,5 % dans le bief naturel (Tableau 2.9). Ces faibles surfaces totales sont liées à la fois à un nombre réduit de taches et à une surface moyenne faible. La fragmentation de l'habitat ressource est confirmée par les très faibles valeurs des indices de proximité moyens en fonction de la distance de recherche (*Figure 3* de l'Annexe 3). À l'inverse, l'habitat de repos est représenté par de nombreuses taches et bien que celles-ci soient de petites tailles, l'indice de proximité moyen atteint une valeur élevée. L'utilisation des métriques de composition et de fragmentation permet de quantifier l'impact des aménagements sur les habitats ressources et d'estimer leur niveau d'altération et de fragmentation par rapport à un bief naturel.

Tableau 2.9 – Métriques de composition et de fragmentation calculées pour les milieux et les habitats ressources des barbeaux et hotus dans les deux biefs étudiés. Dans la même colonne, les habitats ressources partageant au moins une lettre commune ne sont pas significativement différents au seuil de 5% (Test de rang de Wilcoxon).

Bief et débit	Milieux et habitats ressources	Surface totale (m ²)	Surface totale ¹ (% aire du chenal) ² (% aire en eau)	Aire médiane (m ²)	Nombre de taches	Distance médiane de voisinage (m)
Bief naturel 38 m ³ /s	Chenal	1 295 360	95,7 ²	-	-	-
	Milieux annexes	58 290	4,3 ²	795	29	-
	Repos	140 616	10,3 ²	170 ^b	187	31 ^d
	Alimentation	226 620	17,5 ¹	1 023 ^a	85	74 ^c
	Reproduction	149 159	11,5 ¹	994 ^a	50	98 ^c
Bief naturel 70 m ³ /s	Chenal	1 296 260	88,5 ²	-	-	-
	Milieux annexes	168 347	11,5 ²	890	66	-
	Repos	204 022	14,0 ²	176 ^b	193	37 ^d
	Alimentation	138 846	10,7 ¹	1 114 ^a	58	151 ^b
	Reproduction	85 416	6,6 ¹	1 490 ^a	24	371 ^a
Bief aménagé 80 m ³ /s	Chenal	875 080	44,7 ²	-	-	-
	Milieux annexes	1 080 120	55,3 ²	44 163	20	-
	Repos	116 618	5,9 ²	4 ^c	209	76 ^{abc}
	Alimentation	22 640	2,6 ¹	240 ^b	25	133 ^{abc}
	Reproduction	20 727	2,4 ¹	209 ^b	25	143 ^{abc}

La quantité et la structure spatiale des habitats ressources dans le bief naturel varient aussi avec le débit. Les surfaces totales d'habitats d'alimentation et de frayères diminuent lorsque le débit augmente de $38 \text{ m}^3/\text{s}$ à $70 \text{ m}^3/\text{s}$. Dans ce dernier cas c'est davantage le nombre de taches qui diminue que leur surface moyenne (Tableau 2.9). En effet à ce débit, certaines taches disparaissent à cause du profil des berges devenant abrupt lorsque le niveau d'eau monte. Cette diminution du nombre de taches avec le débit est encore plus prononcée pour l'habitat de reproduction. Cet habitat est alors le plus fragmenté avec une distance médiane de voisinage entre taches adjacentes qui augmente significativement et un indice de proximité moyen qui atteint une valeur proche de celle mesurée pour le même habitat ressource dans le bief aménagé (*Figure 3* de l'Annexe 3). Que ce soit dans le bief naturel ou aménagé, chaque habitat ressource représente moins de 20 % de la surface totale en eau, ce qui en milieu terrestre semble être un seuil en dessous duquel la configuration de l'habitat joue un rôle dans la taille des populations et leur persistance (Fahrig, 1998).

3.3.2 Complémentation à l'échelle journalière

Appliquées aux habitats d'alimentation et de repos, les méthodes proposées pour évaluer la complémentation apportent des informations complémentaires. L'indice de proximité à l'habitat de repos est une estimation de la complémentation à l'échelle de la tache d'habitat d'alimentation. Cet indice est variable selon la tache d'habitat d'alimentation et la représentation longitudinale des valeurs met en évidence les taches d'habitat d'alimentation qui sont isolées de l'habitat de repos (*Figure 4* de l'Annexe 3). La représentation « en miroir » de cette figure fournit une visualisation de la qualité des taches d'habitats d'alimentation à la fois en terme de surface disponible et de complémentation avec l'habitat de repos. Ainsi, dans le bief naturel à $70 \text{ m}^3/\text{s}$, des surfaces d'alimentation importantes sont présentes dans la partie aval du bief, alors que les valeurs des indices de proximité aux habitats de repos sont plus élevées dans la partie amont du bief. En revanche, à $38 \text{ m}^3/\text{s}$ dans le bief naturel, c'est dans la partie aval du bief que les valeurs de l'indice de proximité sont le plus élevées.

Les cartes de complémentation journalière, obtenues par l'analyse en fenêtre glissante, offrent une visualisation des aires d'activités journalières du bief qui sont un niveau d'organisation supérieur de celui des taches d'habitat ressource. Dans les fenêtres, les seuils de proportions sont choisis pour que se trouve à la fois 288 m^2 d'habitat d'alimentation et 144 m^2 d'habitat de repos (soit 2 % et 1 % pour une fenêtre de 120 m, *Figure 2.14*). Les tailles de fenêtre testées, 60 m ou 120 m, équivalent à une distance euclidienne de recherche de 30 m à 60 m respectivement ; correspondant à une gamme de mouvements journaliers pour les

espèces étudiées. L'augmentation de la taille de fenêtre accroît la surface des taches de complémentation mais leur nombre diminue sous l'effet de la coalescence de certaines d'entre elles dans le bief naturel (Figure 2.19). Le débit influence la localisation des aires d'activités journalières (Figure 1 de l'Annexe 3) impliquant certainement des mouvements de repositionnement des poissons dans le bief naturel. Le nombre d'aires d'activités journalières est plus élevé à 38 m³/s mais leur surface médiane n'est pas significativement différente (Tableau 3 de l'Annexe 3).

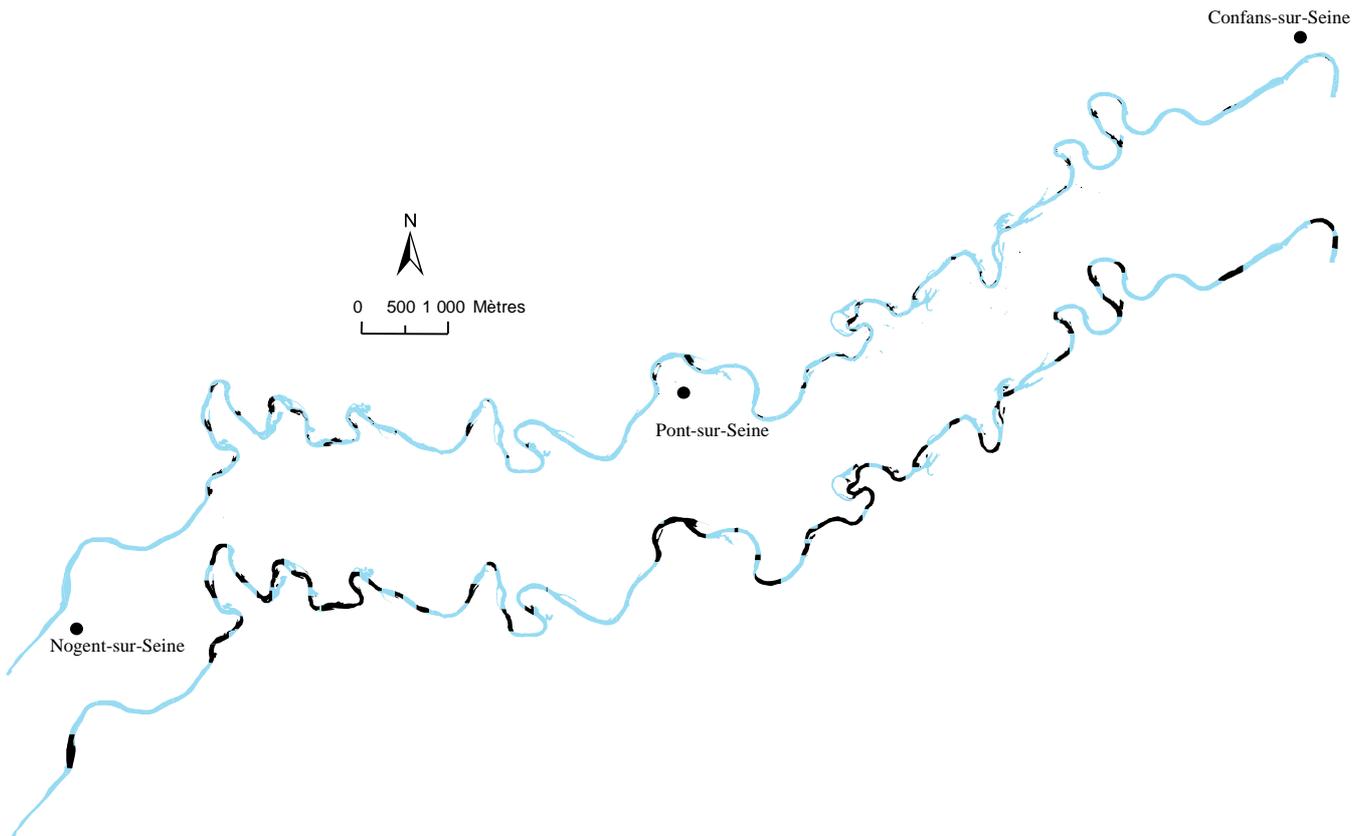


Figure 2.19 – Effet de l'augmentation de la taille de fenêtre, de 60 m (A) à 120 m (B) de côté, dans la délimitation des aires d'activités journalières. Illustration pour le bief naturel à 70 m³/s.

3.3.3 Complémentation à l'échelle saisonnière

La réalisation de la carte de connectivité fonctionnelle des habitats de reproduction nécessite le calcul de la résistance médiane au déplacement des deux biefs étudiés en fonction de la taille du poisson. Pour calculer cette résistance médiane au déplacement, le rapport est effectué entre la carte des distances hydrographiques (Figure 2.21 A) et la même carte avec la distance fonctionnelle (Figure 2.21 B). La médiane des rapports pour tous les pixels de la carte est calculée et équivaut ainsi à la résistance médiane du bief pour une taille donnée (Tableau 2.10).

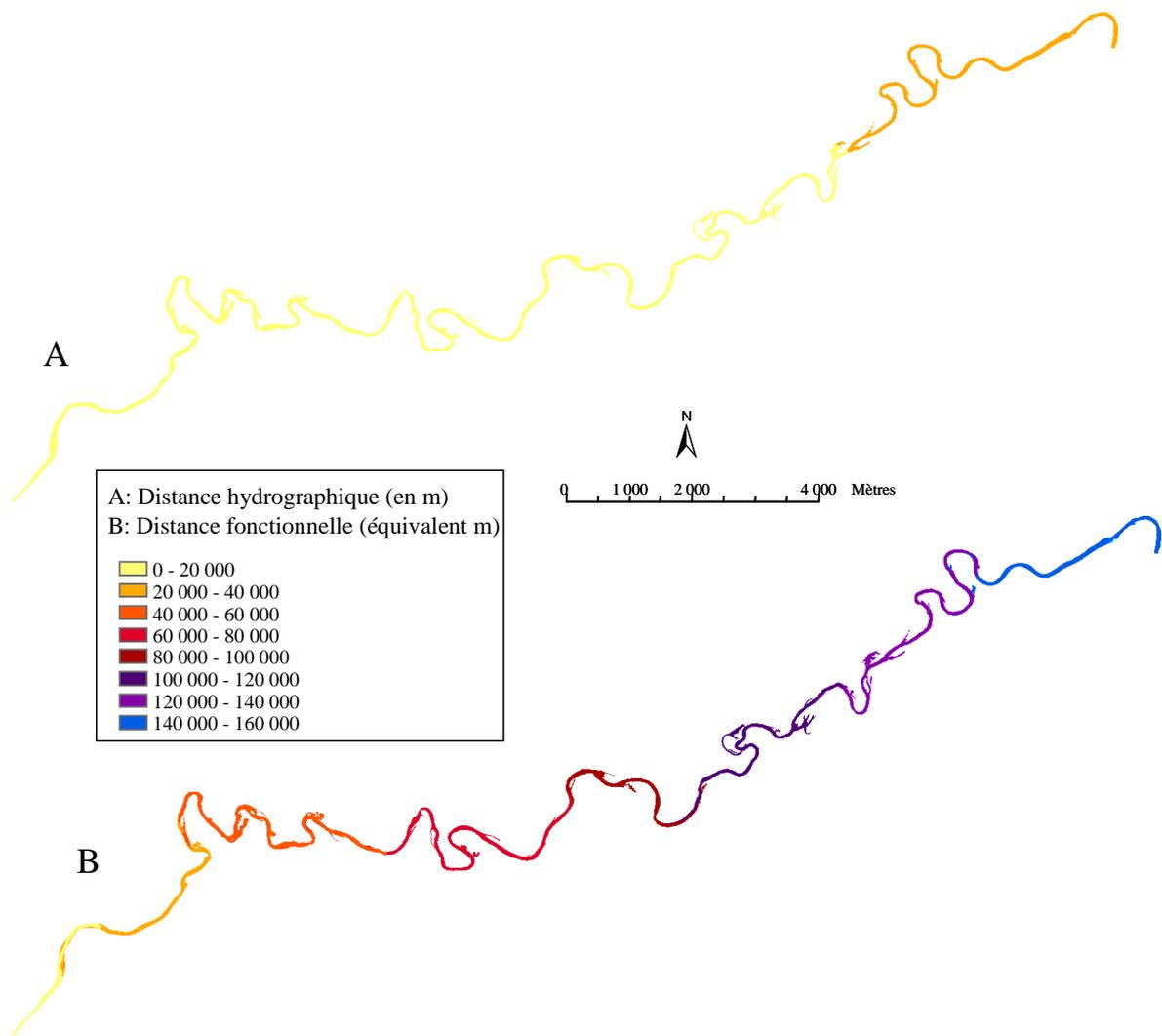


Figure 2.20 – Cartes utilisées pour calculer la résistance médiane au déplacement dans le bief naturel pour un poisson de 150 mm. A : Distance hydrographique de chaque pixel du bief calculé à partir du barrage aval ; B : Distance fonctionnelle pour un poisson de 150 mm (ou coût cumulé de déplacement, RCM) calculée à partir du barrage aval.

Tableau 2.10 – Résistances médianes des biefs en fonction de la taille du poisson.

Taille en mm	Bief aménagé	Bief naturel
150	3,7	6,4
300	2,6	1,9
500	2,2	2,5

Cette résistance médiane fournit une évaluation globale du degré de résistance au déplacement dans chaque bief. Pour un poisson de 150 mm, il est deux fois moins coûteux de se déplacer dans le bief aménagé que dans le bief naturel. Cela est lié essentiellement aux gammes de vitesse du courant qui sont plus faibles dans le bief aménagé et favorisent les petites tailles. À l’opposé le bief naturel est moins résistant pour des poissons de 300 mm. À une échelle de tronçons de cours d’eau, comprenant la succession de plusieurs biefs naturels et aménagés, ces résistances médianes peuvent être un moyen d’affecter un coût de déplacement à un bief donné, indépendamment du coût pour franchir un barrage.

Ces valeurs de résistance médiane ne signifient pas que le bief aménagé a une connectivité fonctionnelle meilleure pour un poisson de 150 mm ; car celle-ci tient compte de la présence d’habitats ressources favorables. Dans le bief aménagé, bien que la résistance au déplacement soit en général plus faible, la fragmentation des habitats ressources implique de parcourir des distances plus importantes pour atteindre les taches favorables ; ce qui accroît le risque de mortalité.

Pour calculer le paramètre α (résistance cumulé pour atteindre une frayère) le produit des résistances médianes et de la distance de la littérature (2 000 m), observée lors des migrations de reproduction amont (Lucas et Batley, 1996), est effectué. Pour un individu de 150 mm, α vaut $6 \times 2\,000$ m soit 12 000 équivalent mètres pour le bief naturel et $3 \times 2\,000$ m soit 6 000 équivalent mètres pour le bief aménagé. Ces valeurs de sont utilisées pour calculer la probabilité d’atteindre la frayère la plus proche. Les cartes présentées (Figure 2.21 et Figure 2.22) utilisent une fonction exponentielle négative (cf. Tableau 2.7).

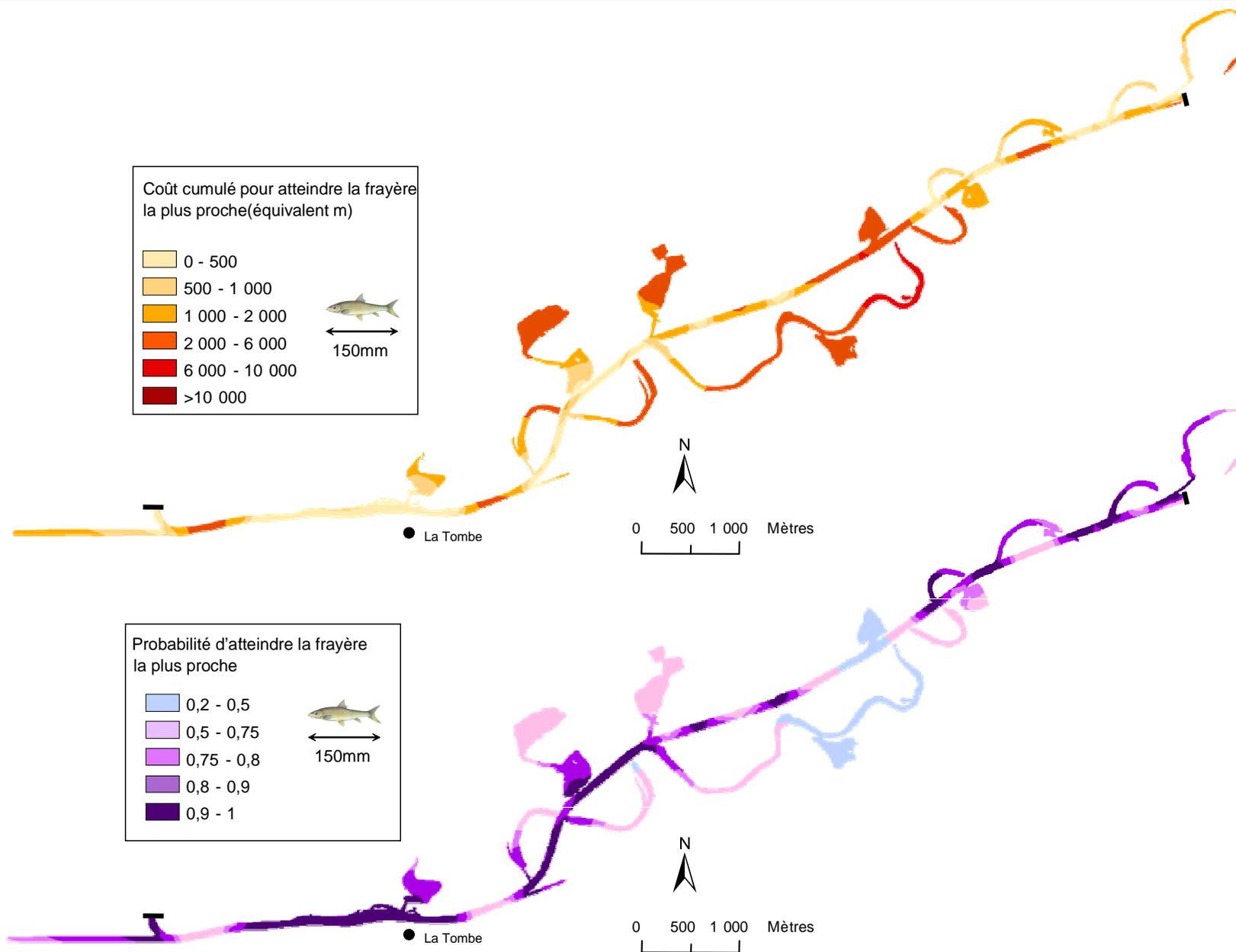


Figure 2.21 – Illustration du coût et de la probabilité (fonction exponentielle négative) d’atteindre la frayère la plus proche sur le bief aménagé.

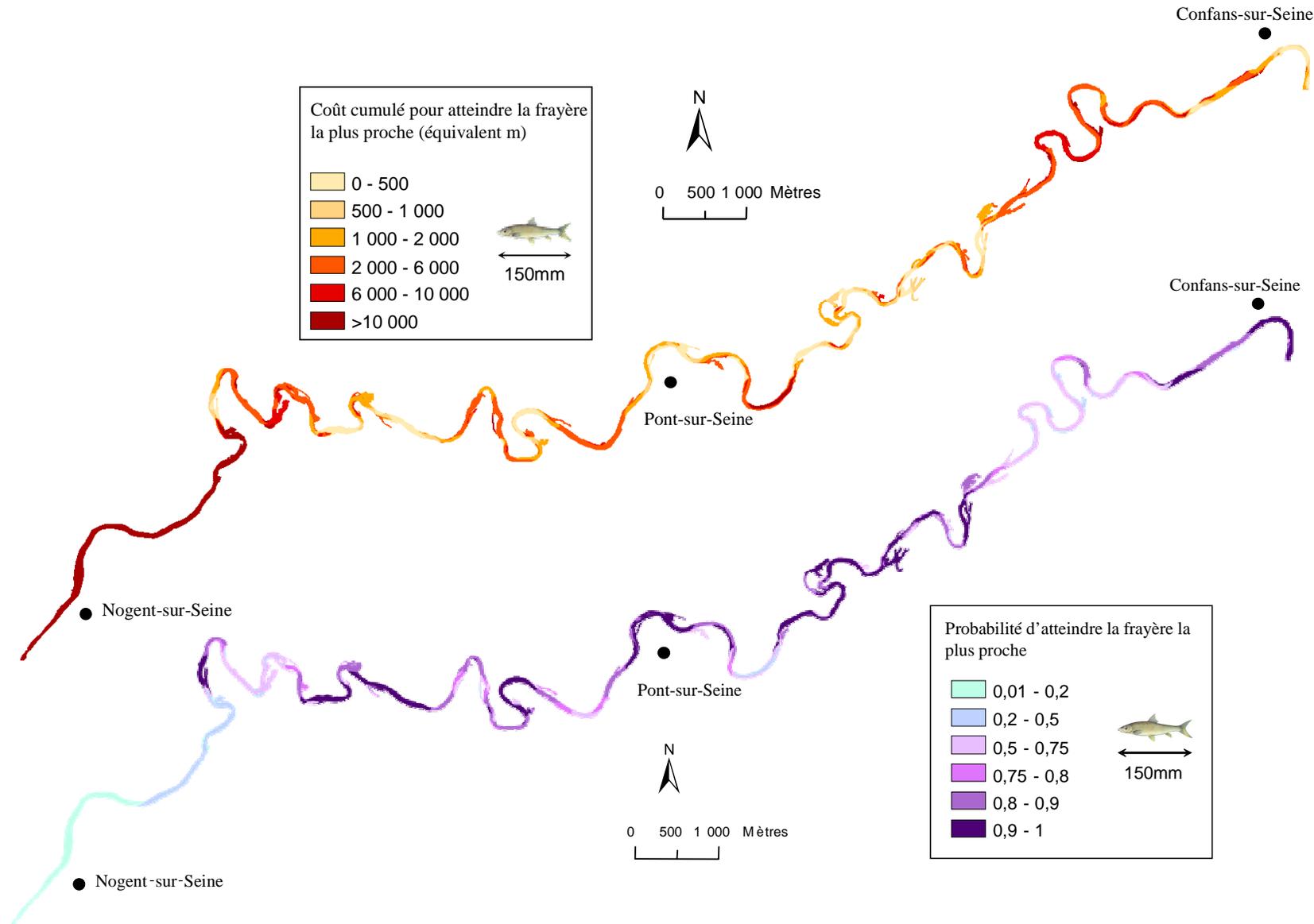


Figure 2.22 – Illustration du coût et de la probabilité (fonction exponentielle négative) d'atteindre la frayère la plus proche dans le bief naturel.

Ces cartes illustrent la connectivité fonctionnelle du bief pour un habitat ressource particulier, ici les frayères (la probabilité vaut 1 lorsque l'on est dans une frayère). Les faibles probabilités renseignent sur les secteurs du bief les moins bien connectés biologiquement aux frayères. L'histogramme de fréquence des probabilités apporte aussi des éléments de comparaisons entre secteurs (Figure 2.23). Les probabilités dans le bief aménagé ne descendent pas en dessous de 0,28 alors que certains secteurs présentent de faibles probabilités dans le bief naturel. La valeur 1, fréquente dans le bief naturel, renseigne indirectement sur l'importance des surfaces de frayères.

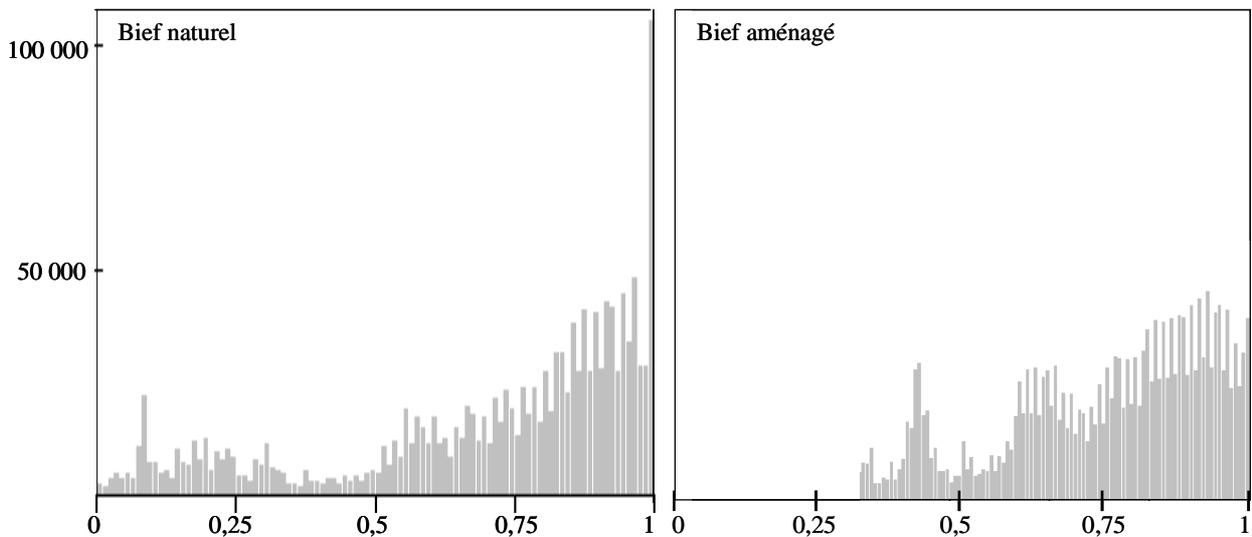


Figure 2.23 – Histogramme de fréquence des probabilités d’atteindre la frayère la plus proche pour un poisson de 150 mm dans les deux biefs.

La superposition de la carte de probabilité au seuil de 0,75 et de la carte des aires d’activités journalières peut permettre d’identifier des aires potentielles de populations locales par la présence d’aires d’activités journalières dans les zones de probabilités supérieures à 0,75 (Figure 2.24). Ainsi 4 secteurs dans le bief aménagé et 6 secteurs dans le bief naturel sont observés.

Dans ces secteurs la potentialité d’accueil de populations locales sera conditionnée par les surfaces disponibles pour les activités journalières et la reproduction. La connaissance des aires minimales viables pour une population locale serait nécessaire pour évaluer la fonctionnalité de ces secteurs. Bien que ces aires minimales ne soient pas connues, les secteurs 2, 3, 4 et 6 semblent d’ores et déjà plus fonctionnels que les 1 et 5 dans le bief naturel. Dans le bief aménagé, seul le secteur 1 semble présenter des aires d’activités journalières conséquentes.

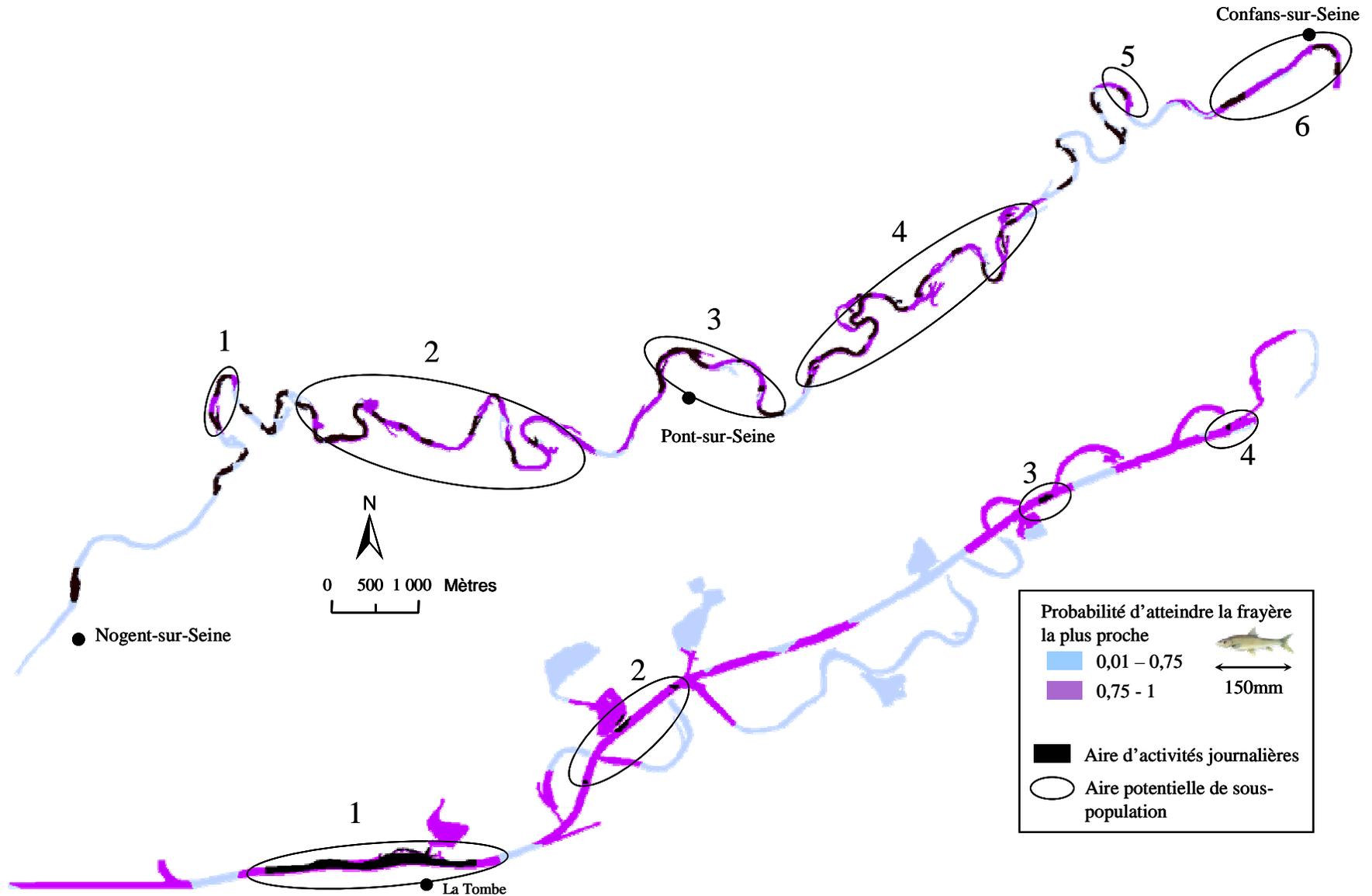


Figure 2.24 – Identification des aires potentielles de populations locales dans les deux biefs par superposition de la carte de probabilité d'atteindre la frayère la plus proche (fonction exponentielle négative) et de la carte des aires d'activités journalières.

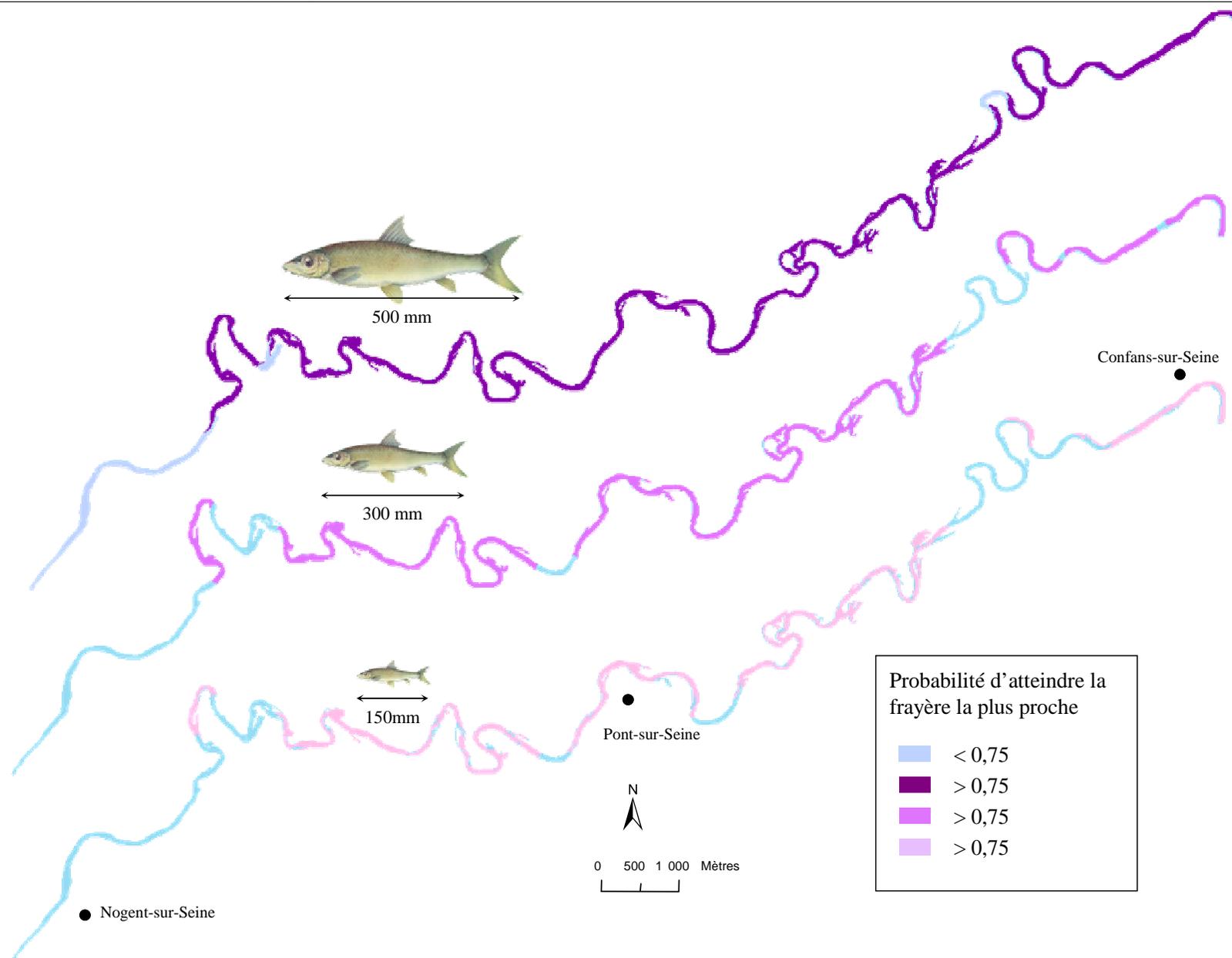


Figure 2.25 – Comparaison de l'étendue des probabilités supérieures à 0,75 en fonction de la taille du poisson (fonction gaussienne).

Les limites des secteurs où la probabilité d'atteindre une frayère est supérieure à 0,75 varient avec la taille du poisson, bien que la prudence soit nécessaire lors des comparaisons (Figure 2.25). Pour les tailles 150 mm et 300 mm, six secteurs sont dénombrés dont les deux plus aval sont communs. Pour la taille 500 mm, les trois secteurs dénombrés peuvent correspondre à la coalescence des secteurs obtenus pour les deux autres tailles. Ainsi pour raisonner le territoire potentiel d'une population locale, il convient de mener une réflexion sur les secteurs délimités pour chaque taille.

La connaissance de cette structure spatiale potentielle de population informe sur les surfaces des habitats ressources disponibles dans chaque aire de population locale. Elle pourra servir de base à une analyse exploratoire de la viabilité de population du barbeau, intégrant différentes populations locales. La structure spatiale potentielle peut aussi servir à définir une stratégie d'échantillonnage lorsque des espèces peu abondantes sont étudiées (Toepfer et al., 2000) ou lorsque l'on souhaite mettre en évidence un isolement des populations locales en étudiant la divergence génétique (Stevens et al., 2006).

4 Structure spatiale des habitats ressources et viabilité de population

L'analyse exploratoire de la viabilité de population de barbeaux et les résultats présentés dans cette partie font l'objet du travail de Clélia Bilodeau (Bilodeau, 2005) que j'ai encadrée dans le cadre de son Master de Sciences et Technologies.

L'analyse de viabilité est un outil de modélisation quantitative utilisé pour prédire une taille et une structure de population et explorer une probabilité d'extinction de celle-ci dans un avenir donné (Gilpin et Soulé, 1986). Les analyses de viabilités, de plus en plus courantes dans les programmes de conservation (Akçakaya et Sjögren-Gulve, 2000), présentent trois objectifs à long terme dont le troisième nous concerne particulièrement dans cette étude exploratoire (Akçakaya et al., 1999 ; Frank et al., 2003; Lindenmayer et al., 2000):

- l'estimation de la vulnérabilité d'une espèce pour l'identification des priorités de conservation et notamment l'identification des habitats ressources critique ;
- l'étude et le classement de différentes possibilités d'aménagement selon leurs impacts ;

- la mise en évidence des données manquantes et des paramètres ayant une grande influence sur la viabilité de la population pour la planification de nouvelles recherches.

Shaffer (1981) distingue quatre types de risques d'extinction : le risque démographique, le risque génétique, le risque de catastrophe, et le risque environnemental. L'analyse de la persistance des populations de poissons d'eau courante est souvent liée au risque environnemental. Il est alors pris en compte dans la dynamique de population et pas seulement représenté par des fluctuations aléatoires des paramètres démographiques. Ce risque environnemental est lié à divers facteurs dont le plus étudié est le rôle des conditions hydrologiques sur le succès de la reproduction et la survie des alevins (Capra et al., 2003; Jager et al., 2000). Dans ce travail, c'est le rôle de la quantité d'habitats ressources qui est testé en tant que risque environnemental.

La démarche de modélisation présentée a pour objectif de construire un modèle spatialisé permettant de tester l'influence de la composition et de la configuration de deux habitats ressources sur la dynamique de populations. L'utilisation conjointe de l'analyse de viabilité de population et la modélisation de l'habitat est rarement utilisée comme le note Larson et al. (2004). Les aires disponibles des habitats d'alimentation et de reproduction sont donc considérées, ainsi que le taux de dispersion entre les populations locales.

4.1 Méthodes

La dynamique des populations est l'étude quantitative de l'abondance des populations, de sa variabilité et des processus responsables de celle-ci. L'abondance d'une population est régit par deux processus fondamentaux : son augmentation, due à la natalité et à l'immigration, et sa diminution, due à la mortalité et à l'émigration. Trois paramètres démographiques sont donc à prendre en compte : les taux de fécondité, de survie, et de dispersion. L'intégration de ces trois paramètres dans des modèles mathématiques permet le calcul de l'effectif d'une population à un temps $t+1$ à partir de l'effectif au temps t . Ces calculs nécessitent le plus souvent l'utilisation de logiciels informatiques.

Le logiciel ULM (*Unified Life Models*) est choisi pour sa simplicité de construction des modèles à partir des taux de fécondité et de survie de l'espèce étudiée (Ferrière et al., 1996; Legendre et Clobert, 1995). De plus, des analyses de sensibilité permettant d'estimer l'influence relative de chaque paramètre sur la dynamique de la population peuvent être réalisées. ULM est basé sur les matrices de Leslie, couramment utilisées en dynamique des populations (Caswell, 2001; Leslie, 1945). Leur principe est de calculer en temps discret

l'effectif d'une population structurée en classes. L'effectif total de la population est représenté par un vecteur N dans lequel chaque coefficient n_i représente l'effectif d'une classe i . L'effectif de la population au temps $t+1$ est donné par le calcul $N(t+1) = A*N(t)$ où A , la matrice de Leslie, regroupe les valeurs des paramètres démographiques : taux de fécondité, de survie et de dispersion.

Etudier la dynamique d'une population subdivisée revient à s'intéresser à chaque population locale, à leur effectif et à la probabilité de dispersion entre elles. L'étude de la dynamique d'une population subdivisée de barbeaux a été rendue possible par la disponibilité de données démographiques de la littérature. Elle se compose de trois étapes :

- La modélisation de la dynamique d'une population locale isolée et sans influence de l'habitat constitue la première étape. Le modèle intègre les taux de survie et de fécondité et constitue le modèle simple.
- L'influence de la structure spatiale des habitats ressources est ensuite intégrée dans le modèle par la prise en compte des surfaces de l'habitat d'alimentation et de reproduction. Les taux de survie et de fécondité sont densité-dépendants et modélisés grâce à une valeur plafond qui ne peut être dépassée.
- L'influence de la distribution spatiale des populations locales et des taux de dispersion entre les populations locales est finalement prise en compte dans un modèle spatialisé. Le cas théorique de trois populations locales permet d'étudier l'influence de la valeur du taux de dispersion, de la position d'une population locale de type « puits » par rapport aux autres, et du sens de dispersion.

4.2 Le modèle simple

4.2.1 Données et calculs

Les données démographiques utilisées (taux de survie et de fécondité) proviennent de l'étude des populations de barbeaux de l'Ourthe (Philippart, 1977). Le barbeau se reproduisant une fois par an (*birth pulse population*), nous avons utilisé un modèle en temps discret au pas de temps annuel. Les données nous ont permis de définir 14 classes d'âge (Figure 2.26).

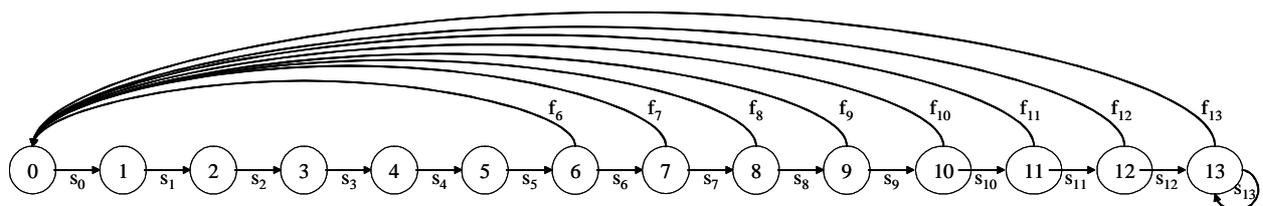


Figure 2.26 – Cycle de vie du barbeau.

Les classes 0 à 12 correspondent aux âges 0 (le recensement se fait juste après la reproduction) à 12, tandis que la classe 13 rassemblent tous les individus âgés de plus de 13 ans (il n’y a pas de sénescence). Les femelles représentant le sexe limitant pendant la reproduction, nous avons défini un modèle ne prenant en compte que les femelles. La fécondité de la classe i , en nombre de femelles pondues par femelle, est donnée par la formule : $f_i = p_i * frp_i * w_i * sr_0$ (Tableau 2.11)

Tableau 2.11 – Données démographiques des barbeaux femelles (Philippart, 1977).

Age (i)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13...
Survie annuelle (s_i)	0,0009	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65	0,65
Proportion de femelles matures (p_i)	0	0	0	0	0	0	0,03	0,16	0,55	0,82	0,92	0,97	1	1
Fécondité relative au poids (frp_i) en œufs/kg							12	12	12	12	12	12	12	12
							654 ± 569	654 ± 569	654 ± 569	654 ± 569	654 ± 569	654 ± 569	654 ± 569	654 ± 569
Poids des femelles matures (w_i)							0,14	0,30	0,48	0,67	0,86	1,02	1,17	1,66*
$w = 1870 * (1 - e^{-0,23(i-3,7)})^{2,916}$														
Sex-ratio (sr_i) (femelle/population)	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,5	0,37	0,37	0,37	0,37	0,37	0,075	0,075	0,075

* : Moyenne des poids des classes d’âge 13 à 25, la longévité maximale observée étant de 25 ans.

Le calcul de l’effectif de la population s’écrit sous la forme d’un calcul matriciel. Ce calcul est réalisé par un programme créé avec le logiciel ULM (Bilodeau, 2005).

4.2.2 Résultats

Une analyse de sensibilité souligne l’hypersensibilité de la dynamique de la population locale à la valeur du taux de survie des barbeaux entre 0 et 1 an. La valeur du taux de survie est aussi un facteur important de la dynamique de population de *Salmo trutta* (Charles et al., 2000). Cette variable est difficile à estimer car elle peut fluctuer avec les conditions environnementales. En particulier, des débits importants peuvent entraîner de fortes mortalités des alevins après l’émergence (Cattaneo et al., 2002). Nous observons que pour la valeur de $s_0 = 0,0009$ la population décline. Avec une valeur de $s_0 = 0,0016$, la population locale se stabilise après une vingtaine d’années à un effectif femelle de $n = 6,858.10^5$ (Effectif total mâles+femelles = $1,4.10^6$, dont 4 500 poissons de taille comprise entre 60 et 150 mm, et 2 350 poissons de tailles supérieures à 150 mm) (Figure 2.27).

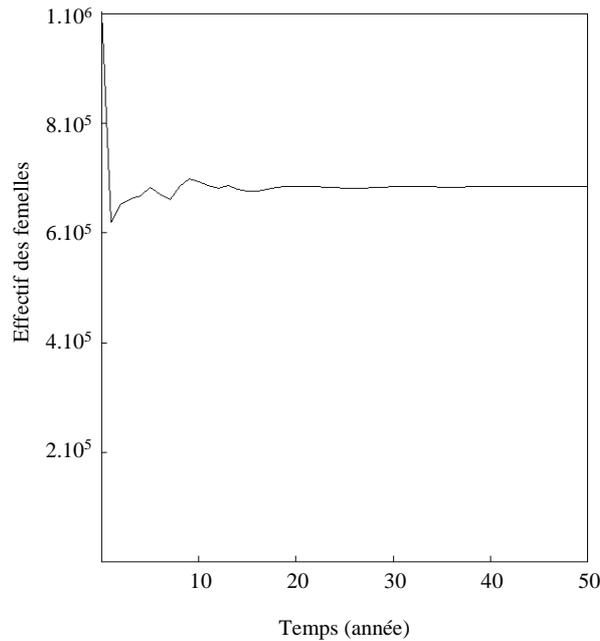


Figure 2.27 – Effectif des femelles en fonction du temps, sur 50 ans, avec $s_0 = 0,0016$.

Ce modèle met en évidence l'importance d'estimer au mieux le taux de survie du barbeau dans chaque population locale et particulièrement celui des 0+.

4.3 Le modèle densité-dépendant

4.3.1 Données et calculs

La quantité d'habitat ressource disponible par individu, estimée par la surface disponible, est un facteur clé du développement de la population entière. Dans cette étude, la densité de la population lors de l'alimentation et de la reproduction influence l'effectif de la population. Dans les deux cas, la densité-dépendance est modélisée grâce à une valeur plafond égale au nombre maximal d'individu par mètre carré :

Dans le cas de l'alimentation, si l'effectif (n) est supérieur à la valeur plafond (k) qui dépend de la surface de l'habitat d'alimentation, le nombre d'individus correspondant à la différence meurent, et l'effectif prend la valeur plafond : si $n < k$, $n = n$, sinon $n = k$ (dans le cas d'une population structurée en classes i , le calcul devient : si $n < k$, $n_i = n_i$, sinon $n_i = k_i = k \cdot n_i / n$). Le nombre maximal de femelle par mètre carré sur l'habitat d'alimentation est déterminé à partir des abondances maximales observées dans l'Ourthe (Baras, 1992). Les poissons sont répartis en 5 groupes (Tableau 2.12), mais par manque d'information, le modèle ne prend pas en compte la classe 0.

Tableau 2.12 – Valeur plafond de la densité des barbeaux sur l’habitat d’alimentation.

Classe	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
k alimentation		0,15 ind./m ²			0,32 ind./m ²									
Sex-ratio		0,5		0,5			0,37			0,075				
Groupe		“Petits”		« Grands 1 »			« Grands 2 »			« Grands 3 »				

Dans le cas de la reproduction, le nombre de femelles reproductrices (nr) est restreint en fonction de la surface des frayères (sr). Si le nombre de femelles reproductrices (nr) est supérieur à une valeur plafond (krep), les femelles reproductrices « excédentaires » ne pondent pas (si $nr < krep$, $nr_i = nr_i$, sinon $nr_i = krep_i = krep * nr_i / nr$). Un maximum de 9 femelles reproductrices est observé dans l’Ourthe sur une frayère de 455 m² (Baras, 1994), équivalent à une densité de 0,02 femelles reproductrices par mètre carré.

4.3.2 Résultats

Le modèle densité-dépendant montre que la densité des poissons sur l’habitat d’alimentation comme sur la frayère a bien une influence sur la dynamique de la population. En effet, plus la surface de l’habitat d’alimentation est importante, plus l’effectif à $t = 50$ ans est grand (Figure 2.28) jusqu’à se stabiliser à la valeur obtenue dans le modèle sans densité-dépendance ($n_{t=50} = 6,8 \cdot 10^5$) pour une surface supérieure à 33 800 m². Ce n’est alors plus la densité qui limite l’effectif, mais la dynamique de la population elle-même. Les cartes des habitats ressources réalisées donnent une indication de la surface potentielle d’habitat d’alimentation dans les aires potentielles de chaque population locale (Figure 2.24). Dans la gamme de valeurs observées sur le bief naturel, comprises entre 300 et 27 000 m², la prise en compte de la densité-dépendance pour les habitats d’alimentation a un effet limitant sur l’effectif de la population.

De même, plus la surface des frayères est importante, plus l’effectif à $t = 50$ ans est grand, jusqu’au maximum de $n_{t=50} = 6,8 \cdot 10^5$ pour une aire de 6 800 m² (Figure 2.28). Dans la gamme de valeurs observées sur le bief naturel, comprises entre 300 et 23 000 m², la prise en compte de la densité-dépendance pour les frayères n’a un effet limitant sur l’effectif de la population que jusqu’à 6 800 m².

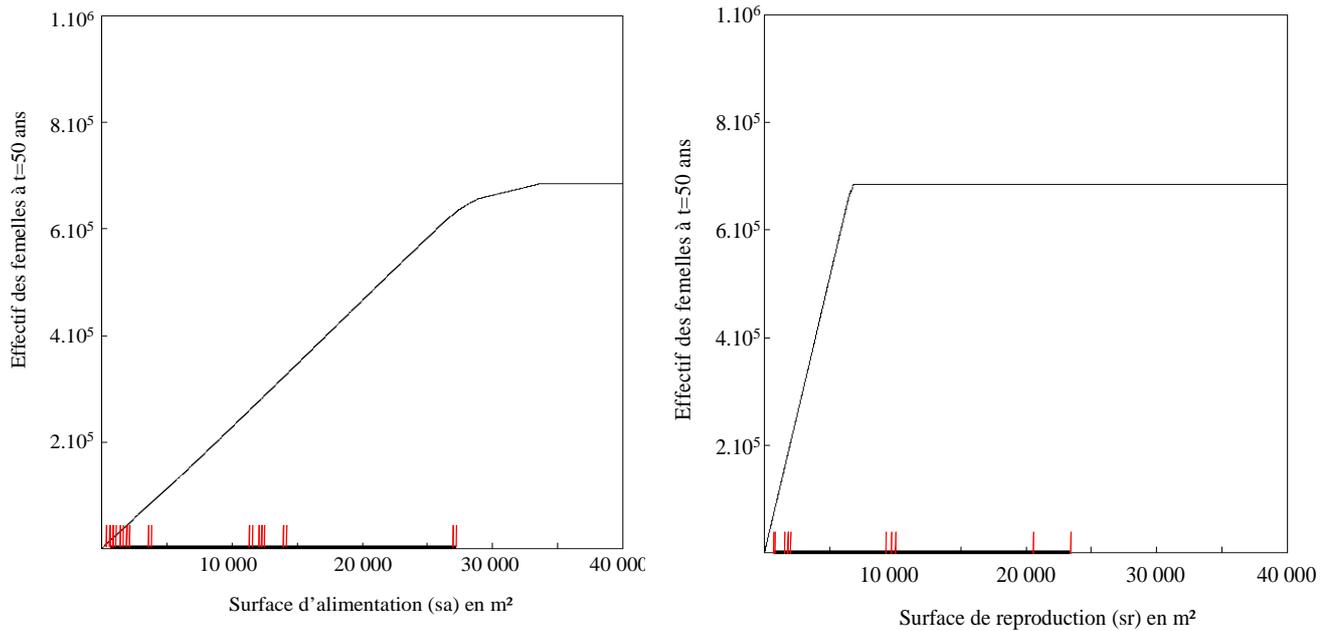


Figure 2.28 – Effectif des femelles à $t = 50$ ans en fonction de la surface d’habitat d’alimentation ou de la surface de frayère. A titre indicatif, les traits rouges correspondent à des valeurs potentielles de surface observées dans le bief naturel.

Ce modèle permet de constater que la surface de l’habitat d’alimentation semble être un facteur plus limitant que la surface des frayères. En effet, la densité de la population ne limite plus l’effectif pour des surfaces de frayères supérieure à 6 800 m², et des surfaces d’habitat d’alimentation supérieure à 33 800 m², soit une surface sept fois plus grande. Ce résultat peut ainsi fournir une indication sur les surfaces relatives d’habitats ressources nécessaires au maintien d’une population locale, avec ici un rapport de 7 m² d’habitat d’alimentation pour 1 m² de frayère.

Le modèle permet également d’étudier l’impact relatif d’une augmentation des surfaces d’alimentation ou de frayères sur l’effectif. Par exemple, une population locale disposant d’une surface d’habitat d’alimentation et de frayères de 2 000 m² a un effectif de 4,5.10⁴ femelles à $t = 50$ ans. Une augmentation de 25 % de la surface d’habitat d’alimentation augmente aussi l’effectif de 25 %, tandis que l’augmentation de la surface de frayères a peu d’effet sur l’effectif. Ainsi, l’effet d’une augmentation des aires d’habitat d’alimentation ou de frayère dépend de leur valeur initiale et du rapport existant entre les deux habitats ressources.

4.4 Le modèle spatialisé

4.4.1 Données et calculs

La troisième étape est de tester l'effet de la dispersion sur la viabilité de la population constituée de trois populations locales théoriques A, B, C localisées dans un bief (Figure 2.29). Un taux d'accroissement différent est choisi pour chacune afin de les distinguer ; une population locale de type « puits » (taux d'accroissement inférieur à 1) et deux populations locales de type « sources » (taux d'accroissement supérieur à 1) sont définies.

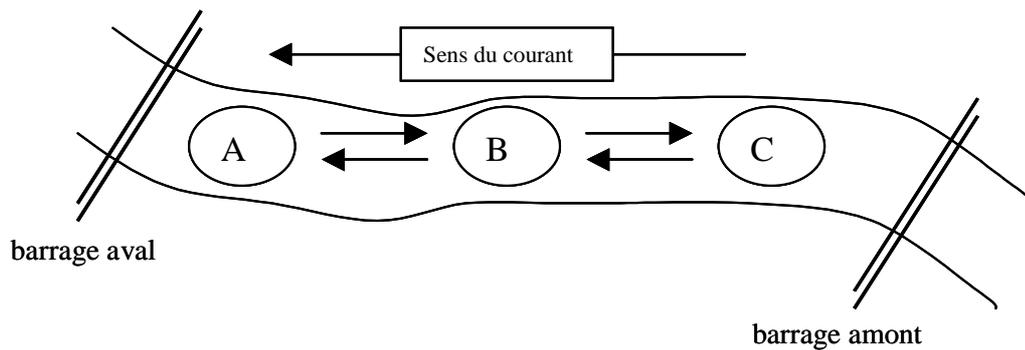


Figure 2.29 – Trois populations locales connectées longitudinalement dans un bief.

D'une année sur l'autre, une classe d'une population locale passe à la classe suivante en ayant subi d'une part des pertes dues à la mortalité et au départ d'individus, d'autre part des gains dus à l'arrivée de nouveaux individus (Figure 2.30).

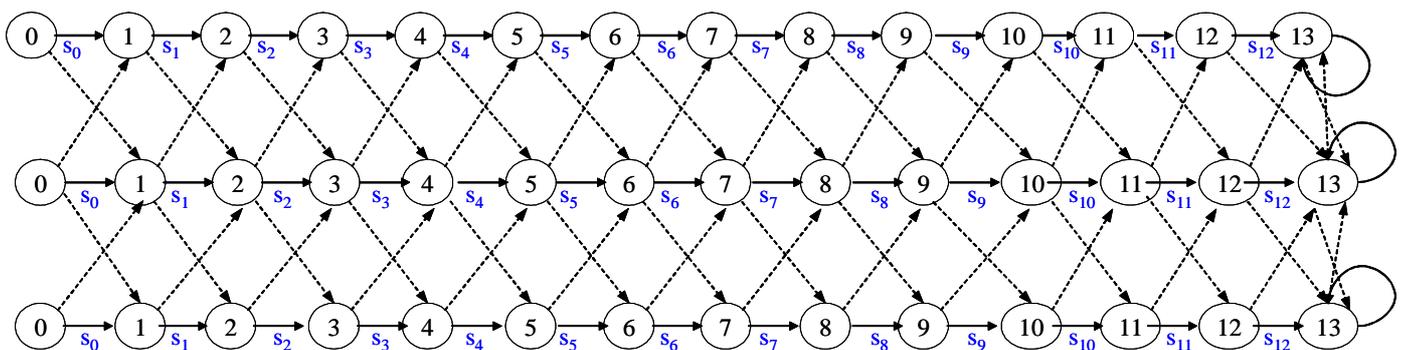


Figure 2.30 – Cycle de trois populations locales de barbeaux connectées (la reproduction n'est pas représentée).

L'étude de l'effet de la dispersion sur la dynamique de la population est décomposée en trois effets : la valeur du taux de dispersion, la position de la population locale de type puits et le sens de dispersion.

4.4.2 Résultats

Effet de la valeur du taux de dispersion

Nous faisons varier la valeur du taux de dispersion entre une population locale puits (\downarrow) et deux populations locales sources (\uparrow) entre 0 et 0,5 (au-delà de 0,5, la population ne peut plus être considérée comme une population subdivisée (Hanski et Gilpin, 1997)) (Figure 2.31). Lorsque le taux de dispersion est nul ($d = 0$), l'effectif total de la population est plus élevé ($n = 3,93.10^6$ à $t = 50$ ans), mais l'effectif de la population locale puits décline. Au contraire, lorsque le taux de dispersion est important ($d = 0,3$), l'effectif total est un peu plus faible ($n = 2,488.10^6$ à $t = 50$ ans) et la population locale puits, recevant des individus des populations locales sources voisines, voit son effectif augmenter. Ainsi, la dynamique des trois populations locales est influencée par le taux de dispersion, qui contribue au maintien de la population puits lorsque $d = 0,05$. Lorsque $d = 0,3$, les trois populations ont une dynamique semblable.

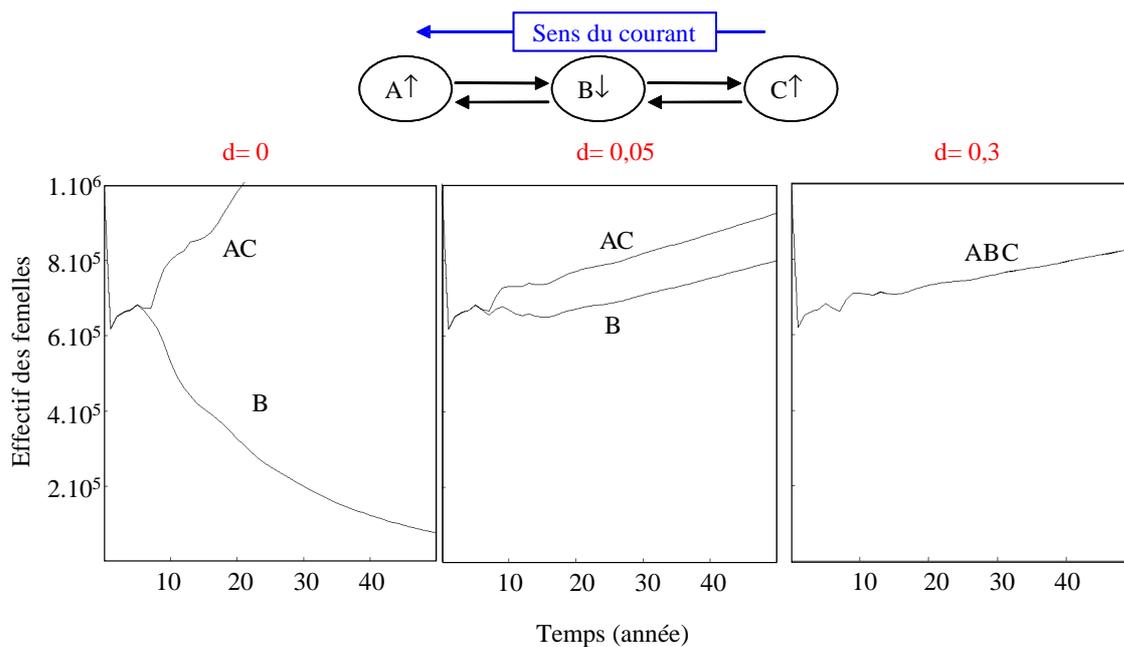


Figure 2.31 – Effectif des femelles en fonction du temps de trois population locales linéairement connectées, la population locale puits étant entourée par deux population locales sources, avec trois valeurs de taux de dispersion.

Effet de la position des populations locales sources et puits

L'effet de la position relative des population locales les unes par rapport autres est testé en faisant varier la position de la population locale puits (Figure 2.32) : au centre ou à l'aval du bief.

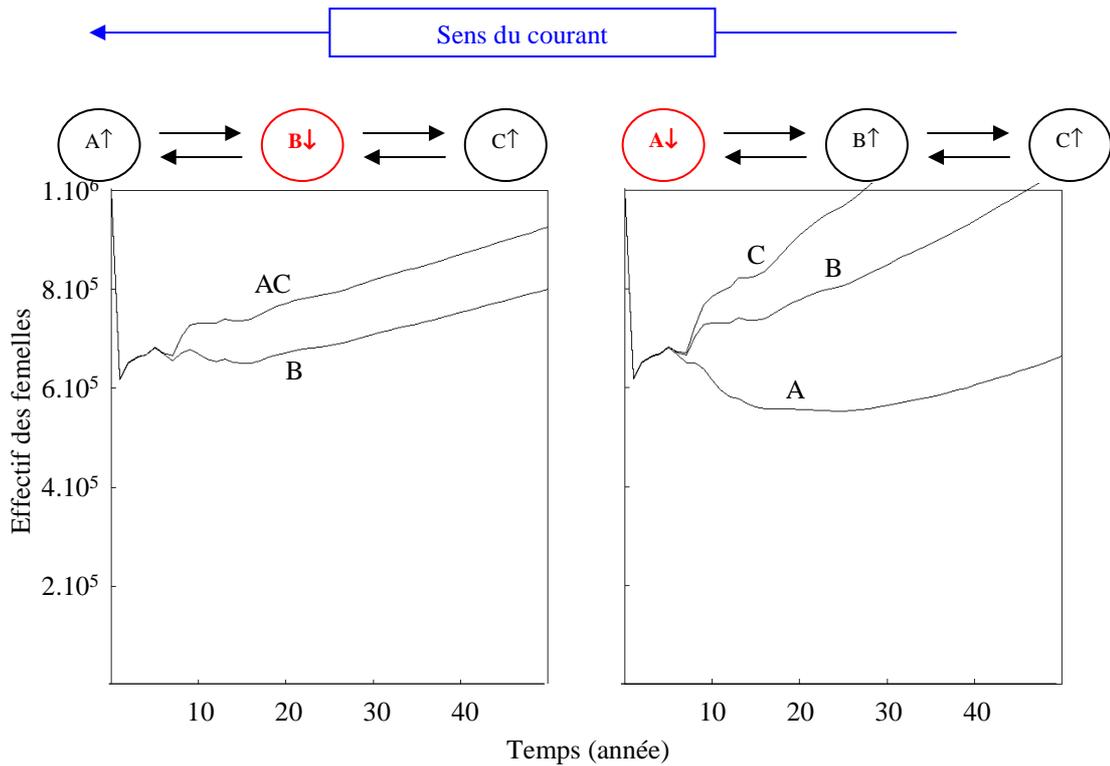


Figure 2.32 – Effectif des femelles en fonction du temps avec (à gauche) la population locale puits au centre, (à droite) la population locale puits à l’aval du bief. ($d_{AB} = d_{BA} = d_{BC} = d_{CB} = 0,05$).

Le modèle montre que la population locale puits située au centre possède un effectif plus élevé, une dynamique plus régulière, et une moindre sensibilité aux variations stochastiques. Lorsqu’elle est située à l’aval, la population locale puits passe par une phase de déclin puis son effectif augmente. Même si l’effectif total est plus élevé dans le deuxième cas ($n = 3,031.10^6$ contre $n = 2,653.10^6$), c’est la première situation qui semble la plus favorable à la survie d’un maximum de population locales.

Effet du sens de la dispersion

Enfin, le sens de dispersion est testé en considérant trois cas : (i) la dispersion se fait de la même façon dans les deux sens ; (ii) la dispersion est plus faible dans un sens et (iii) la dispersion ne se fait que dans un sens (Figure 2.33)

Lorsque le taux de dispersion est principalement orienté vers l’amont, l’effectif de la population locale située à l’aval (A) diminue puis se stabilise, alors que celui de la population locale située à l’amont augmente rapidement. Lorsque le taux de dispersion est nul vers l’aval, la population locale la plus amont est en très forte expansion, tandis que les autres régressent rapidement. Cet effet a été montré dans le cas d’une migration dirigée seulement vers l’aval et qui affecte la survie de la population d’esturgeon blanc la plus amont (Jager et al., 2000).

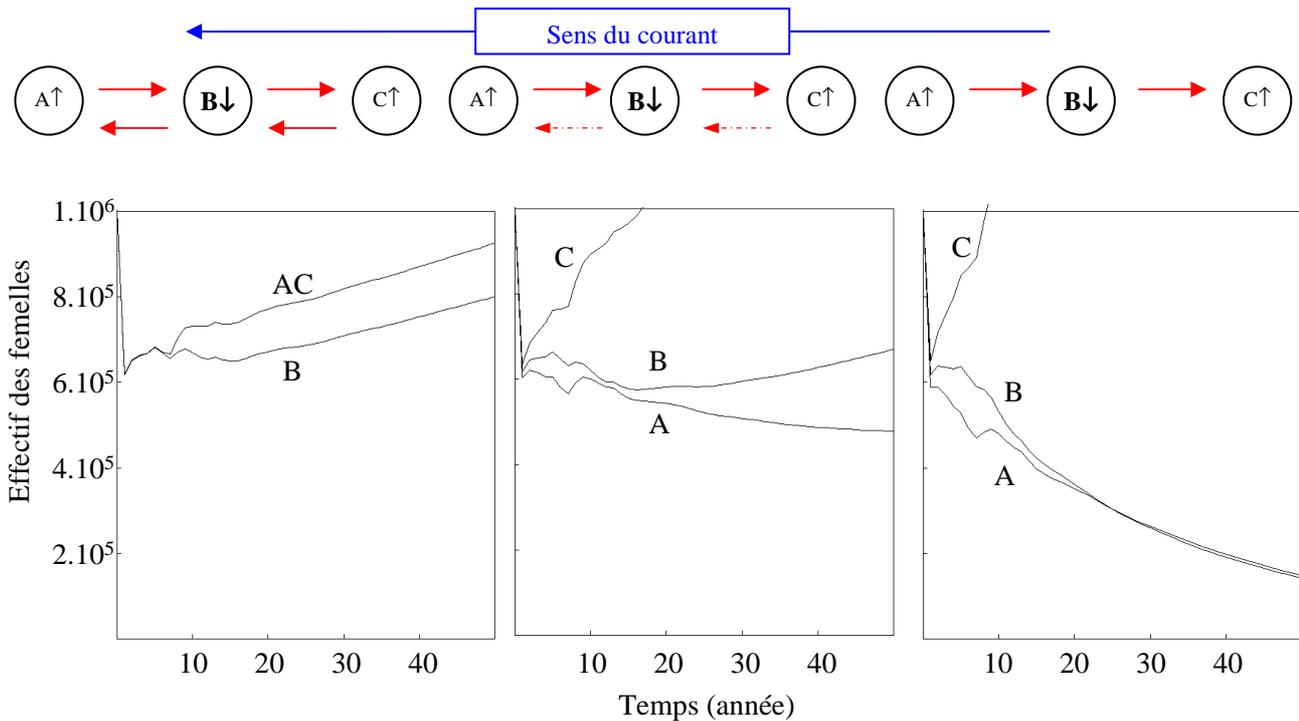


Figure 2.33 – Effectif des femelles en fonction du temps avec (de gauche à droite) deux sens égaux de dispersion ($d_{AB} = d_{BA} = d_{BC} = d_{CB} = 0,05$), un sens de dispersion plus faible ($d_{AB} = d_{BC} = 0,05$ et $d_{BA} = d_{CB} = 1/2 \cdot d_{AB} = 0,025$) et un seul sens de dispersion ($d_{AB} = d_{BC} = 0,05$ et $d_{BA} = d_{CB} = 0$).

Afin de rendre le modèle plus proche de la réalité, les taux et les sens de dispersion sont différenciés pour les 0+ et le reste de la population. Les 0+ subissent une dérive passive vers l’aval avec le courant, alors que les adultes effectue plutôt des dispersions vers l’amont (Philippart, 1977; Winkler et al., 1997). Les valeur utilisées pour la classe 0 sont $d_{AB} = d_{BC} = 0$ et $d_{BA} = d_{CB} = 0,1$ et pour les autres classes $d_{AB} = d_{BC} = 0,05$ et $d_{BA} = d_{CB} = 0,025$ (Figure 2.34).

La comparaison avec les résultats de la Figure 2.33 montre que la population locale A ne présente pas une phase de déclin et que son effectif est en expansion grâce à l’apport de 0+ par dérive passive avec le courant.

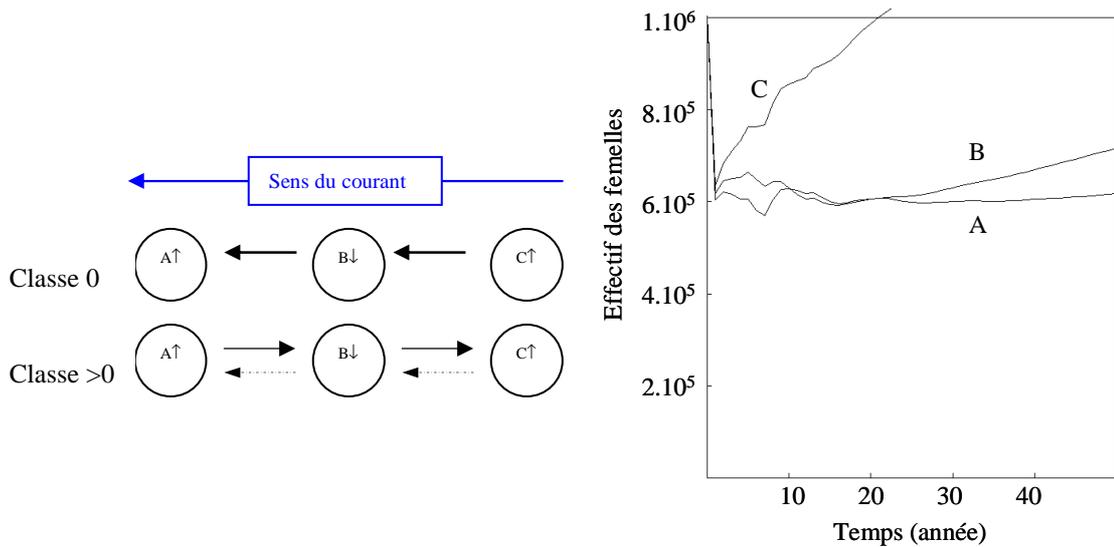


Figure 2.34 – Effectif des femelles en fonction du temps avec un sens de dispersion préférentiel différent pour les alevins et le reste de la population.

4.5 Conclusion

La dynamique des populations de barbeaux est extrêmement sensible à la valeur du taux de survie des 0+ qui nécessiterait une estimation dans les populations locales du secteur étudié. La structure spatiale des habitats ressources a une grande influence sur la dynamique de la population. L'habitat ressource limitant est fonction du rapport existant entre les deux habitats ressources considérés. Selon le contexte spatial, le scénario de gestion le plus efficace pourra être une restauration des surfaces d'habitat d'alimentation ou de frayères. Une dispersion des individus entre les populations locales est nécessaire au maintien d'éventuelles populations locales puits. La présence de barrages isole les populations locales (Morita et Yamamoto, 2002), et peut conduire à l'extinction de la population locale si son effectif est faible. Lorsque la dispersion est possible, il y a approvisionnement des populations locales puits et re-colonisation des secteurs non occupés à partir des populations locales sources. La continuité biologique du milieu aquatique est d'une grande importance dans le maintien d'éventuelles populations locales puits issues de la diminution des surfaces des habitats ressources de cette population.

5 Conclusion du chapitre

Le développement d'une représentation cartographique et de méthodes adaptées à la composante sub-aquatique du paysage fluvial nécessite la résolution de différents problèmes théoriques et méthodologiques. Nous avons choisi (i) de représenter les habitats qui supportent une fonction, en s'affranchissant des unités hydro-géomorphologiques classiques, et (ii) d'adopter une représentation continue et en 2-D de segments de rivières (10^3 - 10^4 m). Nous avons adapté le calcul de distance aux contraintes de mouvements des poissons, et retenu à la fois la distance hydrographique et la distance fonctionnelle. Les possibilités de calcul du logiciel ANAQUALAND, ont permis (i) de traiter des cartes raster de grandes tailles, (ii) de fournir des matrices de distances hydrographiques ou fonctionnelles pour le calcul de métriques à l'échelle des taches (iii) et de réaliser des analyses sur cartes entières.

La représentation des habitats piscicoles à l'aide d'une mosaïque continue et hiérarchique de taches discrètes d'habitats ressources rend possible l'analyse de leur hétérogénéité, de leur fragmentation et de leur complémentation. L'analyse effectuée met en évidence comment la structure spatiale des habitats ressources varie (i) avec la dynamique hydrologique, (ii) entre différents types de cours d'eau et (iii) selon la taille des individus. Les métriques de composition et de fragmentation à l'échelle des taches d'habitat ressource ou de l'habitat ressource soulignent divers aspects de l'organisation spatiale des habitats.

L'abondance relative de chaque habitat ressource, en dessous du seuil de 20 % de la surface en eau, apporte des éléments à l'hypothèse du rôle de la structure spatiale sur la persistance des populations piscicoles. La distance médiane de voisinage détecte un changement de structure lié à la variabilité hydrologique dans le bief naturel mais n'est pas pertinente dans le bief aménagé. La capacité de discrimination de cette métrique, observée sur des paysages terrestres simulés, est en effet meilleure lorsque la fragmentation est faible (Hargis et al. 1998). A l'opposé, l'indice de proximité est capable de révéler autant la fragmentation des habitats ressources dans le bief aménagé que celle générée par la variabilité hydrologique. Le nombre important de taches des habitats ressources soutient l'assertion de la structure spatiale en mosaïque des habitats piscicoles dans le bief naturel. La structure linéaire des cours d'eau n'autorise pas l'existence d'un habitat compact, comme on peut l'observer en milieu terrestre. Cependant, ce nombre élevé de taches n'indique pas forcément une fragmentation d'origine anthropique. C'est la comparaison relative du nombre de tache et de leur surface qui peut renseigner sur ce type de fragmentation et qui explique la pertinence de

l'indice de proximité. L'identification d'éventuels habitats critiques nécessiterait des données supplémentaires sur les surfaces minimales requises et sur les ratios nécessaires entre habitats ressources. Dans cet objectif, le modèle de dynamique de population « densité-dépendant » proposé (Bilodeau, 2005) apporte quelques éléments de réponse. Notamment le ratio des surfaces de frayère sur l'habitat d'alimentation pour lequel la densité de la population ne limite plus l'effectif total.

Trois méthodes d'estimation de la complémentation à l'échelle journalière sont résumées dans la Figure 2.35. L'indice de proximité aux habitats de repos évalue la complémentation au niveau de chaque tache (Figure 2.35 A) alors que les deux autres sont une estimation de la complémentation globale du bief. Pour estimer la complémentation à l'échelle journalière, l'utilisation de la distance fonctionnelle (Figure 2.35 C) apporte des résultats équivalents à ceux qui utilisent la distance euclidienne (Figure 2.35 B). Lorsque les mouvements impliqués dans la complémentation sont de faibles ampleurs, la distance euclidienne associée aux aires des taches d'habitats semble suffisamment pertinente.

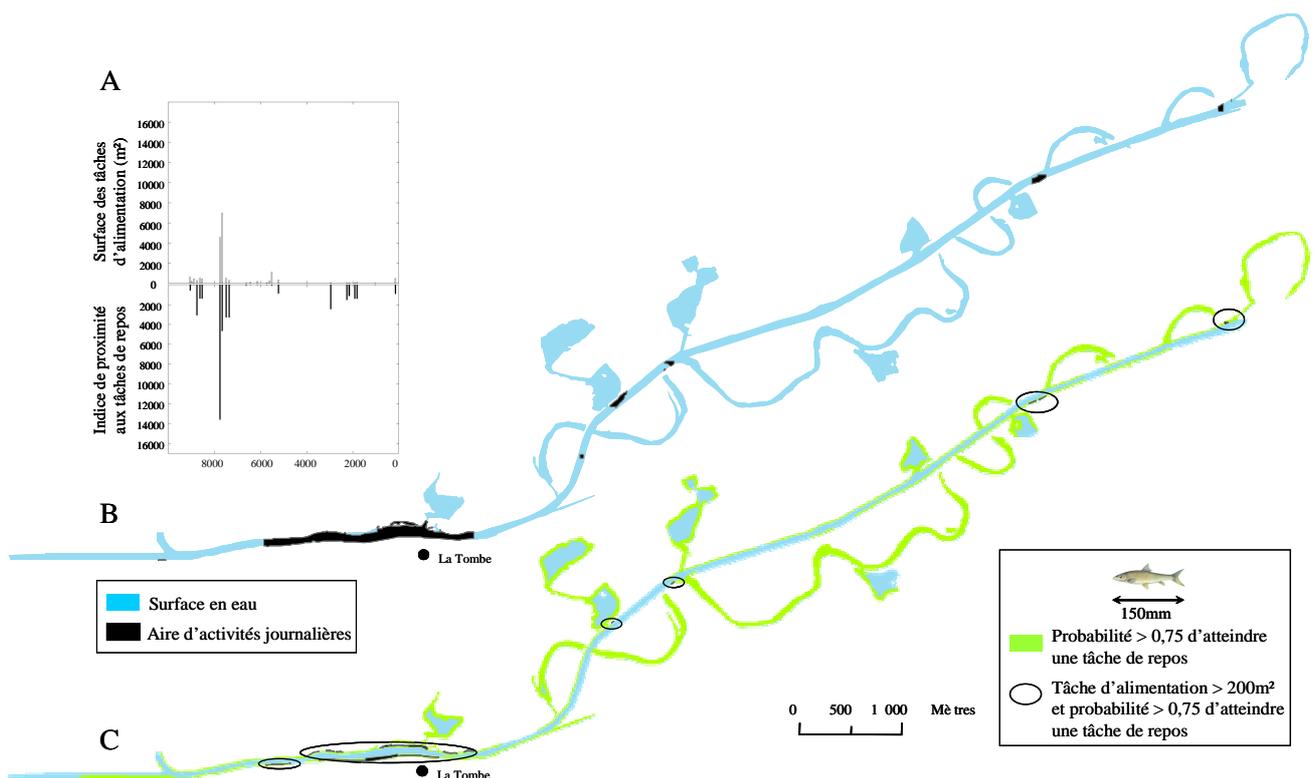


Figure 2.35 – Comparaison des méthodes d'évaluation de la complémentation à l'échelle journalière. a) Indice de proximité aux habitats de repos en miroir de la surface des habitats d'alimentation. b) Aires d'activités journalières utilisant l'analyse en fenêtre glissante. c) zones d'activités journalières utilisant une probabilité seuil d'atteindre un habitat de repos (exponentielle négative) et des aires minimales de taches d'habitat d'alimentation.

À l’opposé, la complémentation à l’échelle saisonnière, impliquant des migrations de grande ampleur, ne peut être évaluée à l’aide de l’analyse en fenêtre glissante car la taille de fenêtre impliquerait des effets de bords trop importants. Les deux méthodes d’estimation de la complémentation saisonnière proposées appréhendent d’une part la connectivité globale du paysage sub-aquatique à l’aide de la carte de probabilité d’atteindre la tache d’habitat ressource la plus proche et d’autre part la connectivité locale d’une tache d’habitat ressource à l’aide de l’indice d’accessibilité (indice proposé mais non calculé pour les biefs étudiés). La disponibilité de ces méthodes fournit un moyen de tester des hypothèses concernant le rôle de la connectivité sur la distribution des poissons à deux niveaux hiérarchiques.

Un bilan des métriques et méthodes peut être proposé en les positionnant selon deux axes : le type de distance et la prise en compte des surfaces des habitats ressources (Tableau 2.13). Elles peuvent aussi se définir selon leur type : métrique ou carte entière ; et selon qu’elles concernent l’échelle de la tache d’habitat ressource (surface médiane, indice de proximité, indice d’accessibilité), celle de l’habitat ressource (surface totale, nombre de taches, indice de proximité moyen,) ou plusieurs habitats ressources (indice de proximité modifié, carte de complémentation journalière).

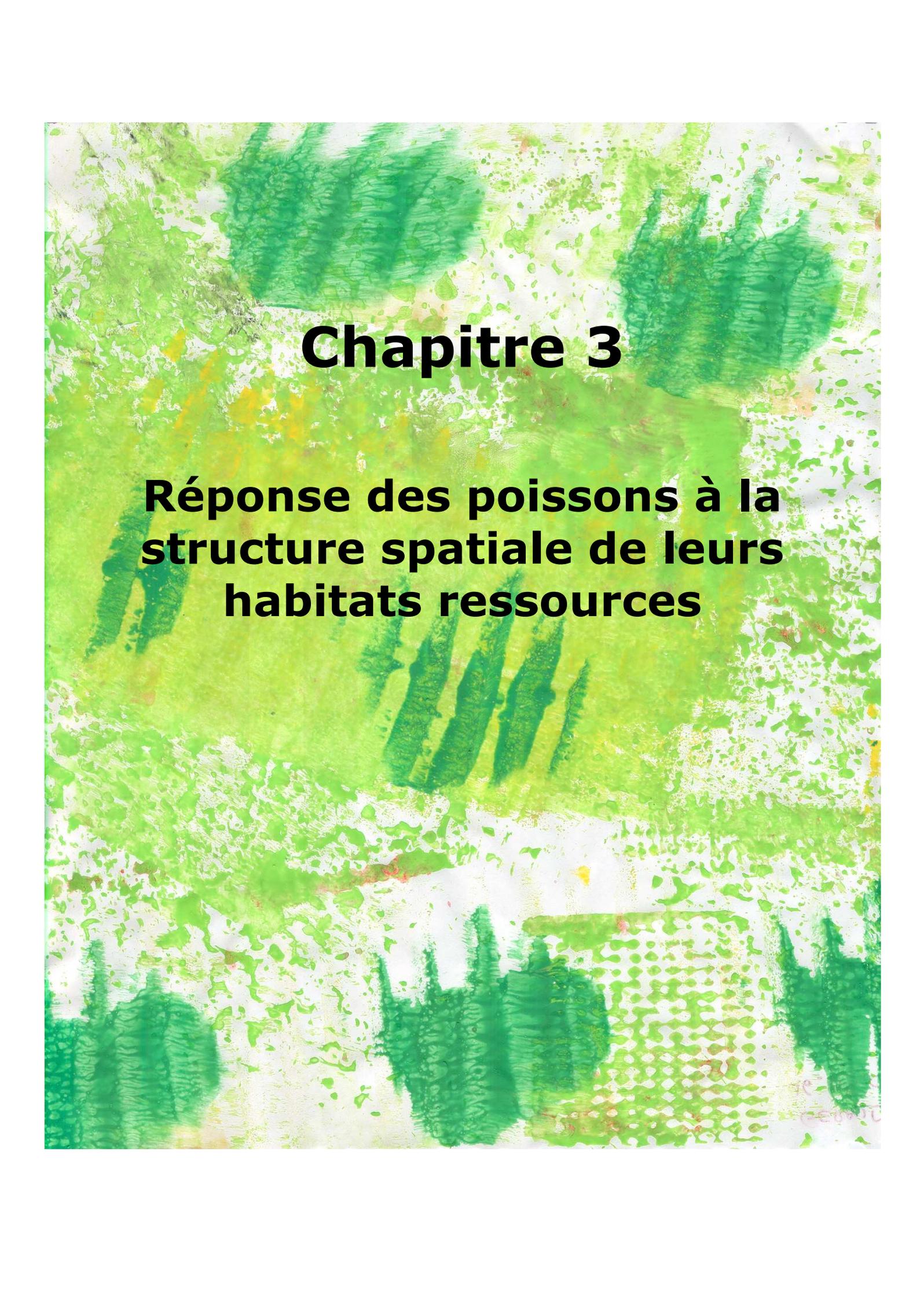
Tableau 2.13 – Position des métriques et méthodes d’analyse proposées en fonction du type distance utilisée et de la prise en compte des aires d’habitats ressources. ¹ indice proposé (§3.2.1) mais non calculé dans ce travail.

	Distance euclidienne	Distance hydrographique	Distance fonctionnelle
Distance seule		Distance à la tache la plus proche	Résistance cumulée minimale pour atteindre la tache la plus proche
Surface de l’habitat source	Analyse en fenêtre glissante : aire d’activités journalières		
Surface de l’habitat cible		Indices de proximité	<i>Indice de proximité¹</i>

L’exemple des poissons d’eau courante souligne l’importance de prendre en compte l’anisotropie des flux d’individus dans les paysages pour estimer la connectivité fonctionnelle. La nécessité de relier la connectivité à une direction, déjà soulignée par Bélisle (2005), est illustrée par l’orientation de la connectivité sur l’axe du cours d’eau vers l’amont ou vers l’aval.

De même, nous avons exploré le rôle de la variation individuelle sur l’estimation de la connectivité fonctionnelle avec la prise en compte de la taille de l’individu et de son

comportement par rapport à la prédation. Cependant, l'approche de modélisation de la connectivité fonctionnelle en milieu sub-aquatique nécessite un certain nombre d'hypothèses. Elles sont le reflet du manque de connaissances en écologie comportementale sur ces espèces, en particulier sur le comportement de choix des milieux lors des mouvements et des migrations.

The background of the slide is an abstract, textured composition of various shades of green and white. The colors are applied in a painterly, expressive style, with visible brushstrokes and splatters. The overall effect is organic and somewhat chaotic, suggesting a natural or environmental theme. The text is overlaid on this background in a clean, black, sans-serif font.

Chapitre 3

Réponse des poissons à la structure spatiale de leurs habitats ressources

Chapitre 3 – Réponse des poissons à la structure spatiale de leurs habitats ressources

Dans les rivières, les relations spatiales entre différents habitats ressources sont de plus en plus reconnues comme une question importante sans que les termes supplémentation et complémententation soient forcément utilisés. L'utilisation complémentaire de différents habitats ressources à une échelle journalière et mettant en jeu les unités morphologiques d'un chenal est observée chez des salmonidés (Baxter, 2002) et des cyprinidés (Freeman et Grossman, 1993; Baras, 1997). L'alternance de secteurs ombragés par la ripisylve, fournissant des abris physiques, et de secteurs éclairés, facilitant la recherche de nourriture (Maridet, 1994), est une forme de complémententation entre des habitats d'alimentation et de repos.

La complémententation à l'échelle saisonnière fait intervenir des habitats à usage temporaire tel que : refuges hivernaux ou de protection lors d'évènements exceptionnels (crues et étiages) et frayères (Lucas et Batley, 1996 ; Schrank et Rahel, 2004). Elle peut mettre en jeu des sections de cours d'eau ou des bassins versants (Baxter, 2002). Ainsi, Kocik et Ferreri (1998) montrent qu'une bonne imbrication des frayères et des habitats de croissance des 0+ améliore la production des juvéniles de saumon atlantique.

Le degré de complémententation des habitats ressources influence la distribution des individus mais aussi l'étendue des déplacements (Schrank et Rahel, 2004). Selon Penaz et al. (2002), lorsque tous les habitats ressources sont disponibles sur des sections restreintes du cours d'eau (250-780 m), notamment les frayères, les distances de migration de reproduction diminuent et la structure spatiale de population est constituée d'une série de populations locales discrètes.

Pour évaluer directement la complémententation des habitats ressources, il est nécessaire de disposer de données expérimentales sur les mouvements. Ainsi, l'utilisation de la méthode capture, marquage, recapture sur des papillons (Ouin et al., 2004) ou du radio-pistage sur les poissons (Baras et Cherry, 1990; Thevenet, 1998) fournissent des résultats sur les comportements d'utilisation de ressources distinctes, notamment l'habitat d'alimentation, les structures d'abris pour le repos ou l'habitat de reproduction. Cependant ces méthodes étant

difficiles à mettre en œuvre en milieu aquatique, la complémentation à donc été modélisée à partir de la cartographie des habitats ressources potentiels et des indices préalablement calculés pour rendre compte de la connectivité fonctionnelle. Ils seront utilisés pour tester certaines hypothèses concernant l'influence des relations spatiales entre habitats ressources sur la distribution des poissons.

1 Fonctionnalité des habitats d'alimentation

Parmi les fonctions journalières, la recherche de nourriture est une activité importante car elle permet à l'individu d'acquérir l'énergie nécessaire à son maintien, sa croissance et sa future reproduction. La sélection des taches de cet habitat ressource est particulièrement cruciale ; un individu choisit un habitat et une nourriture qui maximise l'énergie acquise par rapport à celle investie (Chapitre 1). Ainsi, un habitat d'alimentation est choisi parce que (i) les conditions locales sont optimales à un moment donné, (ii) d'autres individus de l'espèce sont présents, (iii) l'individu a une connaissance préalable des habitats favorables ou « homing ». Cet habitat peut être choisi parce qu'il est situé dans un contexte spatial favorable à la réalisation des autres fonctions nécessaires à l'individu : repos ou reproduction. Baras (1997) a ainsi montré que la sélection des habitats d'alimentation pour le barbeau est prioritaire devant le choix des habitats de repos.

L'étude de la fonctionnalité des habitats d'alimentation, cartographiés pour le barbeau et le hotu (Tableau 2.2), prend en compte les conditions locales dans les taches de ressources ainsi que leur contexte spatial. Les conditions locales influencent la nature et la disponibilité de la nourriture; ce qui est la base de la définition des guildes alimentaires (Allan, 1995). Pour les espèces omnivores qui s'alimentent de proies dérivantes, leur répartition à l'échelle du microhabitat est liée au coût énergétique de maintien dans le courant et à la disponibilité et à la capturabilité des macroinvertébrés (Tyler et Gilliam, 1995; Thompson et al., 2001). La répartition des poissons dans l'habitat ressource est aussi liée au comportement grégaire des cyprinidés étudiés. Ce comportement augmente l'efficacité de recherche de nourriture et à un rôle protecteur contre les prédateurs. Le contexte spatial des taches d'habitats d'alimentation est évalué à l'aide des métriques proposées au Chapitre 2.

Les hypothèses suivantes, concernant le rôle du contexte spatial sur la fonctionnalité des taches d'habitat d'alimentation, sont testées:

- Les densités de barbeaux et de hotus sont plus élevées à l'aurore et au crépuscule, période principale d'activité d'alimentation des adultes de ces espèces.
- Les densités de barbeaux et de hotus sont plus élevées dans les habitats d'alimentation cartographiés *a priori* pour ces espèces que dans les autres habitats. Les densités des autres espèces sont indépendantes de ces habitats d'alimentation.
- L'occupation des taches d'habitats d'alimentation est agrégée dans des taches voisines.
- Le contexte spatial des taches d'habitat d'alimentation est aussi important que les variables environnementales locales pour expliquer la présence et la densité de ces espèces.

1.1 Méthodologie

1.1.1 Echantillonnage spatio-temporel des poissons

Stratégie d'échantillonnage

L'échelle d'étude et le plan d'échantillonnage doivent être choisis avec soin en fonction de la question traitée ; notamment, lorsque les étendues d'études sont larges relativement à l'unité d'échantillonnage. Dans ce cas, l'agrégation des unités d'échantillonnage aux différentes échelles doit être prudente et adaptée à l'organisme et à l'hétérogénéité du cours d'eau étudiés (Childers, 2000). Quand l'étendue d'étude est hétérogène, un échantillonnage emboîté ou aléatoire avec des tailles d'échantillons variées est recommandé (Underwood, 1996). Plus récemment, Hirzel et Guisan (2002) préconisent un échantillonnage systématique plutôt qu'aléatoire, et une augmentation de la taille des échantillons pour une modélisation de l'habitat favorable d'une espèce. Récemment, Torgersen et Close (2004) et Bateman et al. (2005) montrent l'utilité d'un échantillonnage spatialement continu pour mettre en évidence des patrons de distribution spatiale des poissons en cours d'eau.

Nous avons combiné un échantillonnage spatialement continu et structuré par rapport à un habitat particulier appelé "*focal patch study*" (FPS). En écologie du paysage, le FPS mesure la variable de réponse de l'espèce dans plusieurs taches d'habitat, chacune étant caractérisée par son contexte spatial (Brennan et al., 2002). L'échantillonnage est structuré par rapport à l'habitat d'alimentation du barbeau et du hotu. Afin de pouvoir étudier la distribution longitudinale des poissons dans cet habitat ressource, l'échantillonnage est réalisé dans l'ensemble des taches cartographiées. Pour vérifier la fonctionnalité des habitats

d'alimentation, une prospection des autres habitats de ces espèces a également été réalisée (c'est-à-dire l'ensemble des milieux aquatiques limités au chenal principal). Pour permettre des inférences au sujet des relations spatiales entre habitats ressources influençant les populations locales, le secteur échantillonné (18 km) est plus grand que la taille des domaines vitaux mentionnée dans la littérature.

Échantillonnage des poissons par pêche électrique

En grands cours d'eau, la méthode d'échantillonnage la moins destructive pour étudier la distribution des espèces est la pêche électrique depuis un bateau. Elle est détaillée dans l'Annexe 4. La méthode choisie est basée sur le principe d'un grand nombre d'échantillons de dimension réduite (12-15 m²), inspiré de l'Echantillonnage Ponctuel d'Abondance (EPA) de Nelva et al. (1979). Elle permet d'apprécier la structure spatiale de population dont les individus sont agrégés (Persat et Copp, 1990). L'échantillonnage est conduit à l'automne, bien après la reproduction quand les poissons adultes occupent leur aire d'activités journalières et s'alimentent activement. Compte tenu des débits précédant la campagne de terrain (Figure 3.1), nous avons utilisé les cartes des habitats d'alimentation potentiels au débit 38 m³/s afin de structurer un échantillonnage continu et hiérarchisé (Figure 3.2). L'échantillonnage est réalisé pendant 10 jours à l'automne 2004, 20 au 23 septembre et du 4 au 8 octobre, pendant lesquels le débit est resté stable (≈ 40 m³/s).



Figure 3.1 – Hydrogramme de la Seine en 2004 à Pont-sur-Seine (Aube). Données issues de la banque nationale de données pour l'hydrométrie et l'hydrologie, Ministère de l'Environnement.

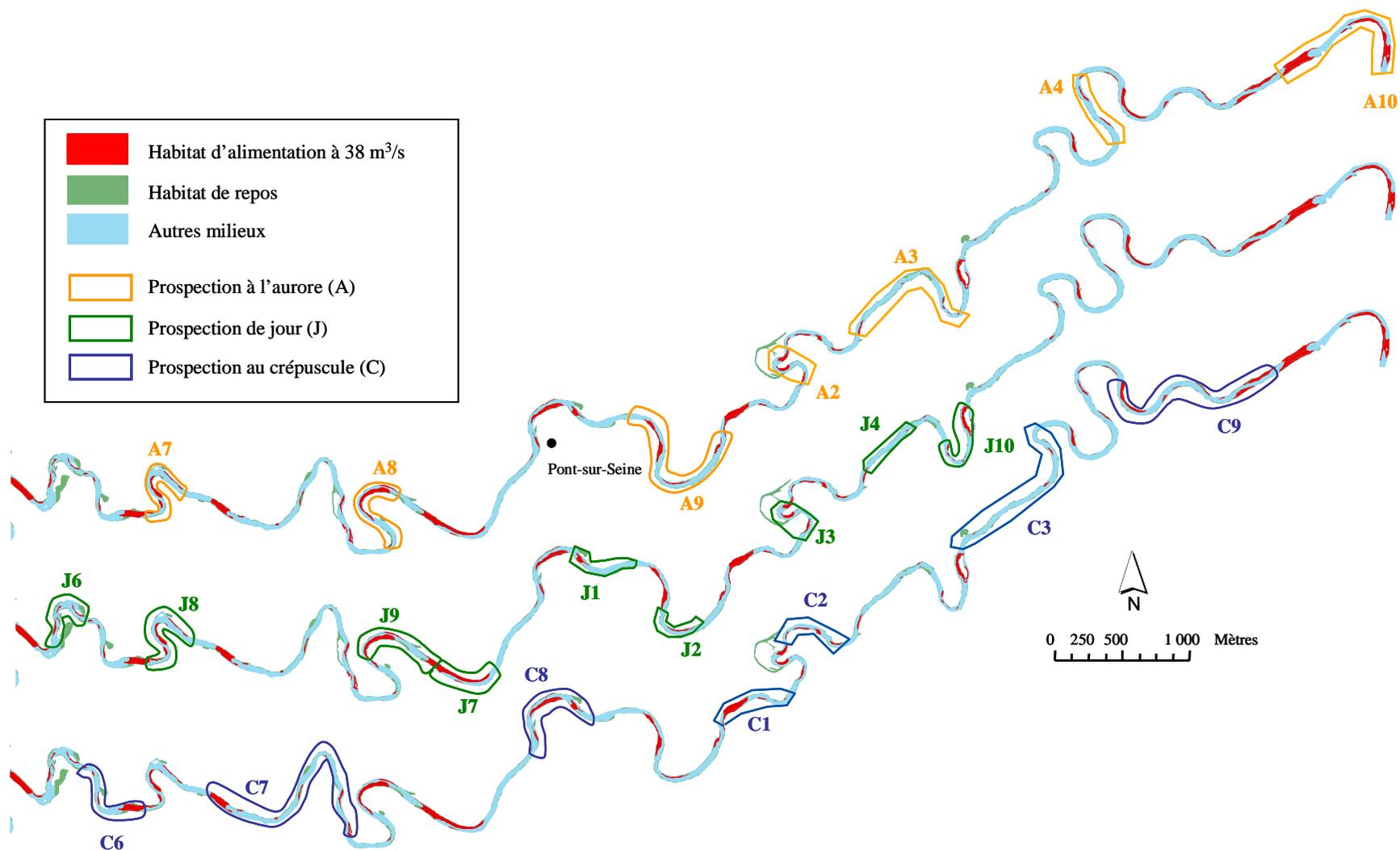


Figure 3.2 – Répartition spatiale des échantillons aux différentes périodes journalières. La lettre fait référence à la période du cycle journalier (A : aurore, J : jour, C : crépuscule) et le chiffre à la date du jour (1-4 : 20-23 septembre 2004 ; 6-10 : 4-8 octobre 2004).

Pour l'échantillonnage ponctuel d'abondance, le nombre d'unités d'échantillonnage (UE) placés dans chaque tache d'habitat d'alimentation est proportionnel à la longueur de berge de la tache. 48 taches d'habitat d'alimentation sont prospectées soit à l'aurore, soit au crépuscule (Figure 3.2). Ces 48 taches correspondent aux taches contiguës les plus amont parmi les 60 taches présentes dans le bief (Figure 5 de l'Annexe 3). Certaines d'entre elles ont été aussi prospectées le jour. Les habitats de repos et les autres habitats des berges du chenal sont principalement prospectés de jour, en répartissant 30 UE sur environ 1000 m de linéaire (Figure 3.3), certains sont aussi prospectés de nuit. Pour les habitats prospectés à la fois le jour et à l'aurore ou au crépuscule, au moins 24 h séparent les deux prospections. Pour chaque UE, les poissons capturés sont déterminés, dénombrés et mesurés individuellement (longueur totale) puis remis à l'eau. Quand ils ne peuvent pas être identifiés, les individus sont formolés pour être déterminés et mesurés au laboratoire.

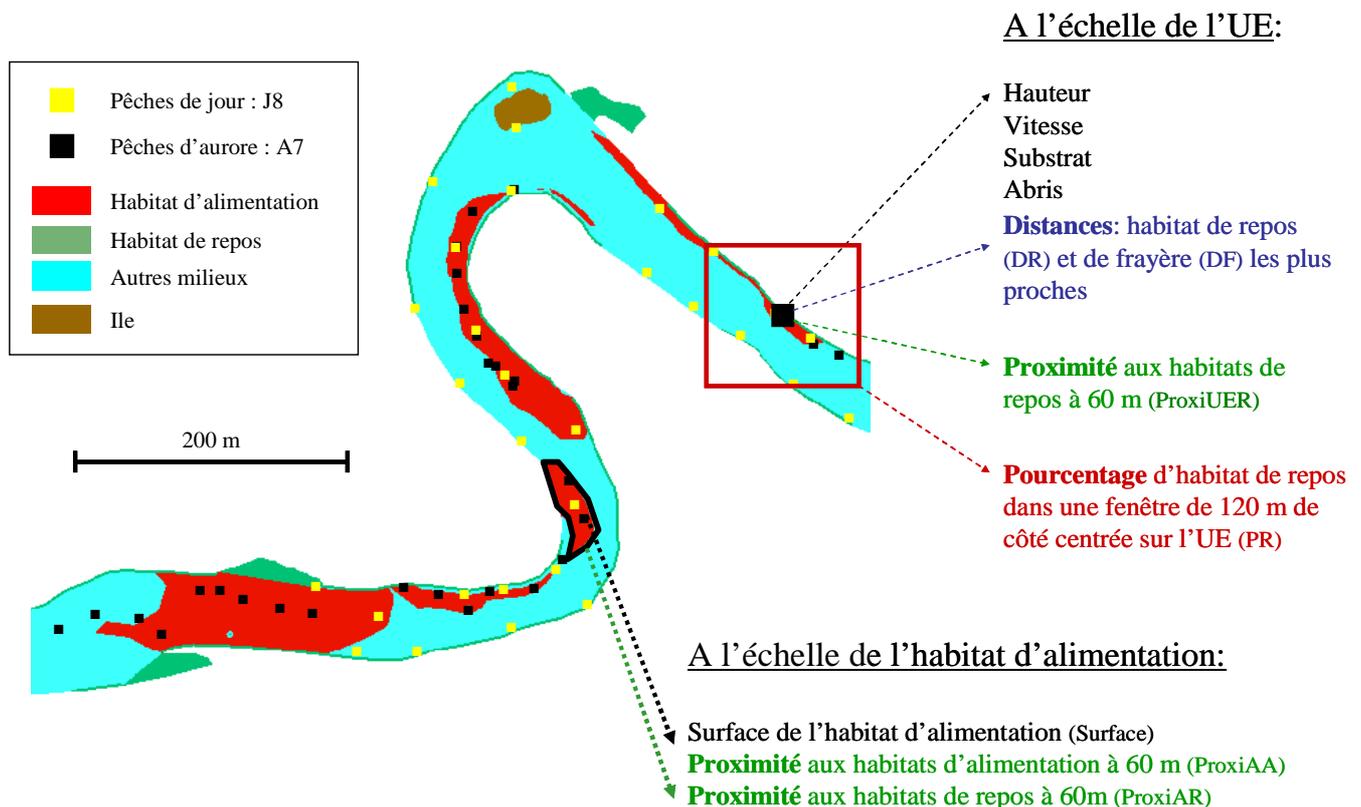


Figure 3.3 – Détail de la position spatiale des UE réalisées le jour J8 et à l'aurore A7 (Figure 3.2) et description des variables décrivant le contexte spatial des unités d'échantillonnage (UE) et de chaque tache d'habitat d'alimentation.

Sur le terrain, l'UE est géoréférencée à l'aide d'un GPS, et les variables environnementales : hauteur d'eau, vitesse du courant, nature du substrat et présence d'abris sont relevées (Tableau 3.1). Le débit lors de la période de pêche est relativement stable autour

de 40 m³/s ; les cartes d’habitat ressource réalisées pour un débit de 38-40 m³/s sont donc utilisées pour décrire le contexte spatial de chaque UE. Le rattachement d’une UE à un type d’habitat est déterminé en croisant la couche d’information des UE avec celles des habitats d’alimentation et de repos. L’appartenance à un habitat d’alimentation se fait sous condition que l’UE soit dans une tache ou à une distance de moins de 4 m de cet habitat. Ce choix est lié, d’une part au champ d’attractivité de l’anode qui entraîne un décalage entre la position initiale du poisson et la position géoréférencée de l’UE ; et d’autre part, parce que les limites des habitats d’alimentation, définies par une profondeur inférieure à 1 m, ne sont pas si tranchée pour un poisson (modalité Ali). De la même façon, les UE appartenant à un habitat de repos inclus dans un habitat d’alimentation (lors de la superposition des couches d’informations SIG) sont considérées comme appartenant à un habitat d’alimentation (modalité Alirep). Les variables spatiales retenues sont détaillées au Chapitre 2 et résumées dans la Figure 3.3. Les variables explicatives sont résumées dans le Tableau 3.1.

Tableau 3.1 – Variables explicatives mesurées ou calculées pour l’ensemble des 538 UE (sauf ¹ variables de l’échelle habitat d’alimentation calculées pour les UE des modalités Ali et Alirep). ² variables transformés en log (x+1).

Variable	Unités/ modalités	Echelle de mesure	Type de donnée	Abréviation
Hauteur d’eau	cm	UE	Environnementale quantitative	Haut
Vitesse du courant	m/s	UE	Environnementale quantitative	Vit
Substrat	Vég	UE	Environnementale qualitative	Sub
Végétation	V/T			
Vase/terre	S			
Sable	S/G			
Sable/Gravier Gravier/Bloc	G/B			
Abri		UE	Environnementale qualitative	Abri
Absent				
Présent				
Habitat du barbeau et du hotu	Ali	UE	Spatiale qualitative	Hab
Alimentation	Rep			
Repos	Alirep			
Alimentation/Repos Autres	Autres			
Distance à la frayère la plus proche	m	UE	Spatiale quantitative	DF
Distance à l’habitat de repos le plus proche	m	UE	Spatiale quantitative	DR
Proportion d’habitat de repos dans une fenêtre de 120 m centrée sur l’UE	%	UE	Spatiale quantitative	PR
Proximité aux habitats de repos²	Sans dimension	UE	Spatiale quantitative	ProxiUER
Surface de l’habitat d’alimentation¹	m ²	Habitat d’alimentation	Spatiale quantitative	Surface
Proximité aux autres habitats d’alimentation¹	Sans dimension	Habitat d’alimentation	Spatiale quantitative	ProxiAA
Proximité aux habitats de repos¹	Sans dimension	Habitat d’alimentation	Spatiale quantitative	ProxiAR

1.1.2 Méthodes d'analyse

Relation entre le peuplement et les variables de milieu

L'identification des principales variables du milieu influençant la composition du peuplement et l'abondance des espèces nécessite un jeu de données multivariées à la fois sur les espèces et sur les variables. L'exploration de la structure de ces données, notamment la recherche de lien entre la structuration spatiale des espèces et celle des variables de milieu, est faite à l'aide de méthodes statistiques exploratoires multidimensionnelles ou méthodes d'analyses multivariées (Blanc, 2000).

Ces méthodes sont utilisées pour explorer les associations d'espèces dans un ensemble de relevés, pour analyser la structuration spatiale des variables de milieu et leur variabilité ou pour rechercher des structures communes espèces-milieu. L'analyse factorielle des correspondances (AFC) est une des principales méthodes de statistique descriptive multivariée, introduite en hydrobiologie pour l'analyse de tableaux faunistiques par Lévêque et Gaborit (1972). Cette méthode ordonne les espèces et les UE en fonction de leur profil et met en évidence des associations d'espèces indépendamment de leur abondance, ce qui revalorise les espèces rares (Blanc, 2000).

L'analyse des correspondances multiples (ACM) d'Hill et Smith (1976) est utilisée pour décrire les habitats d'alimentation et permettre le mélange des variables qualitatives (le substrat, les abris) et les variables quantitatives. Cette analyse associe une analyse en composantes principales normée (ACPn) pour les variables quantitatives et une ACM pour les variables qualitatives. L'ACPn ramène à l'unité les variances et s'impose ici car les variables n'ont pas la même unité.

L'analyse des relations entre les espèces et les variables environnementales et spatiales, est faite par une analyse de co-inertie. Celle-ci évalue la structure commune entre le tableau faunistique et le tableau des variables de milieu (Dolédec et Chessel, 1994). Elle permet d'étudier les relations linéaires existant entre les variables des deux tableaux et optimise le produit de la corrélation et des variances. Cette analyse, plus générale que l'analyse canonique, est retenue car elle est à la fois symétrique (contrairement à l'ACC qui vise à expliquer le tableau des espèces, relevant d'une AFC à l'aide de celui des variables, relevant d'une ACP) et permet le couplage de différent types d'analyse de base (ACP, AFC, ACM...). Dans notre cas, une AFC des données faunistiques est couplée à une ACM d'Hill et Smith des variables milieu.

Comparaison de densités des espèces dans les habitats ressources

Les données de densité dans les unités d'échantillonnage ne suivent pas une distribution normale, d'où l'usage des tests statistiques non paramétriques. Ces tests non paramétriques sont souvent mis en œuvre pour comparer la variable de réponse calculée pour caractériser le peuplement ou les espèces selon les différents milieux.

Pour tester les hypothèses d'une densité plus élevée dans l'habitat d'alimentation à l'aurore et au crépuscule, des comparaisons de densités entre période de pêche ou entre habitats sont réalisées à l'aide du test de rang de Wilcoxon (ou test U de Mann-Whitney). Ce test non paramétrique évalue la différence entre les rangs de deux groupes indépendants sans *a priori* sur leur type de distribution. Il peut s'appliquer lorsque les deux distributions n'ont pas la même taille.

La troisième hypothèse d'un effet de voisinage dans la distribution longitudinale d'occupation des habitats d'alimentation potentiels est évaluée à l'aide d'un autre test non paramétrique détectant les groupements multiples dans des séries (O'Brien, 1976). La méthode, détaillée en Annexe 4, utilise une série comprenant des 0 (absence) et des 1 (présence) et calcule un estimateur de la variance des séries de zéros entre deux 1. Elle est utilisée à l'échelle des taches d'habitat d'alimentation, chacune étant positionnée longitudinalement à l'aide de la distance au barrage amont. Elle permet de tester l'agrégation de présence des espèces dans des taches d'habitat d'alimentation voisines.

Modélisation exploratoire de la présence et de la densité des espèces

La quatrième hypothèse concernant l'importance relative des variables environnementales et spatiales dans l'explication de la distribution de présence et d'abondance des deux espèces rhéophiles étudiées est évaluée à l'aide d'une modélisation exploratoire des relations espèces-habitats. Elle permet de préciser pour chaque espèce, certaines tendances déjà observées lors de l'analyse multivariée.

La méthode retenue est adaptée au cas d'une proportion importante de relevés nuls et utilise une modélisation de la distribution des espèces en deux étapes (appelée aussi distribution delta) : la probabilité de présence puis la densité sous condition de présence. En effet, compte tenu de la faible occurrence des espèces choisies et de leur comportement grégaire, on peut s'attendre à une distribution d'abondance présentant plus de données nulles que celle attendue avec les lois de distributions classiques. Cette méthode combine une distribution binomiale qui modélise la probabilité de présence, puis une autre loi (log-

normale, gamma, Poisson ou binomiale négative) pour l'abondance sous condition de présence. Les deux modèles peuvent être ensuite multipliés pour fournir une prédiction globale (Barry et Welsh, 2002). Cette distribution delta est de plus en plus utilisée pour modéliser la réponse des organismes aquatiques aux facteurs biotiques ou abiotiques en utilisant les modèles linéaires généralisés (GLM) ou les modèle additifs généralisés (GAM) (Rand, 2002 ; Jensen, 2004 ; Le Pape et al., 2004). Son avantage est de choisir différentes distributions statistiques des données pour les deux étapes et de détecter les variables responsables de la présence indépendamment de celles explicatives de l'abondance (Stefánsson, 1996 ; Barry et Welsh, 2002). Comme la variance des UE est plus importante que la moyenne (*Tableau 2* de l'Annexe 4) et qu'une agrégation des données est supposée, la distribution binomiale négative est plus appropriée que la loi de Poisson pour décrire la distribution des données de densité sous condition de présence (Welsh et al., 1996). Cette distribution s'avère aussi être un bon descripteur des données issues d'échantillonnage de populations (Welsh et Ishida, 1993) comme cela doit être le cas en regard de l'étendue du secteur étudié.

Les modèles linéaires généralisés (GLM) associés au critère d'information d'Akaike (AIC) sont utilisés. Comme son nom l'indique, cette classe de modèles généralise les modèles linéaires classiques en termes de loi de probabilité disponible pour décrire la distribution des données. L'AIC est utilisé dans les approches de théorie de l'information pour identifier un modèle parcimonieux parmi un jeu de plusieurs modèles car il tient compte du nombre de variables dans le modèle. Le modèle avec l'AIC le plus faible est celui qui est le plus parcimonieux parmi l'ensemble des modèles testés. Le calcul d'un R^2 est réalisé en parallèle car il fournit une mesure globale de la qualité du modèle à expliquer les données (Rushton et al., 2004). La méthode est détaillée en annexe 4.

1.2 Résultats et Discussion

1.2.1 Analyse globale des données faunistiques

538 UE sont échantillonnées dont 266 à l'aurore et au crépuscule, 272 le jour. Sur ce nombre, 437 UE contiennent au moins un individu appartenant à l'une des 28 espèces recensées, parmi 5208 poissons capturés. Le peuplement du chenal naturel est dominé par 8 cyprinidés. Les trois plus abondantes sont le gardon (19,3 %), le goujon (18,3 %) et l'ablette (17,1 %) (*Tableau 3.2*). Viennent ensuite le hotu (8,6 %), le spirilin (8,4 %), le chevesne (7,4 %), le barbeau fluviatile (5,1 %) et la vandoise (4,9 %). Leur occurrence relative est

comprise entre 15,2 % et 41,8 %. Ce peuplement est typique des cours d'eau d'ordre 4-5 de (Strahler, 1957) dans le bassin de la Seine (Belliard, 1994). La prédominance de deux espèces eurypotes : le gardon et l'ablette et la faible représentativité de deux espèces rhéophiles: barbeau fluviatile et la vandoise est plutôt conforme au peuplement observé dans ce cours d'eau de plaine (§2.2.2). Cependant, le ralentissement des écoulements, engendré par la présence des barrages réservoirs en amont, peut influencer la densité du barbeau, espèce sensible au colmatage (i) des habitats de type radier où il se nourrit d'insectes (Rabeni et Smale, 1995) et (ii) des plages de graviers où il dépose sa ponte. La vandoise, rhéophile de pleine eau est aussi sensible à la perturbation des écoulements.

Tableau 3.2 – Composition du peuplement échantillonné en septembre et octobre 2004, abondance et occurrence des espèces.

Espèce: Nom commun	Code	Nombre d'individus	Abondance relative (%)	Occurrence (nombre d'UE)	Occurrence relative (%)
Gardon	GAR	1006	19,3	192	35,7
Goujon	GOU	951	18,3	225	41,8
Ablette	ABL	889	17,1	125	23,2
Hotu	HOT	446	8,6	90	16,7
Spiralin	SPI	436	8,4	82	15,2
Chevesne	CHE	384	7,4	134	24,9
Barbeau fluviatile	BAF	267	5,1	105	19,5
Vandoise	VAN	254	4,9	110	20,4
Bouvière	BOU	157	3	40	7,4
Anguille	ANG	100	1,9	67	12,5
Perche commune	PER	101	1,9	68	12,6
Brème bordelière	BRB	37	0,7	30	5,6
Grémille	GRE	35	0,7	22	4,1
Perche soleil	PES	32	0,6	16	3,0
Brème commune	BRE	21	0,4	11	2,0
Rotengle	ROT	17	0,3	7	1,3
Brochet	BRO	12	0,2	12	2,2
Chabot	CHA	12	0,2	8	1,5
Pseudorasbora	PSR	10	0,2	7	1,3
Loche de rivière	LOR	9	0,2	9	1,7
Vairon	VAI	9	0,2	7	1,3
Tanche	TAN	7	0,1	7	1,3
Silure	SIL	6	0,1	6	1,1
Loche franche	LOF	5	0,1	4	0,7
Lamproie de planer	LPP	2	< 0,1	2	0,4
Epinochette	EPI	1	< 0,1	1	0,2
Lote	LOT	1	< 0,1	1	0,2
Sandre	SAN	1	< 0,1	1	0,2

Deux espèces peu présentes sur le bassin de la Seine : le pseudorasbora et le silure sont capturés. Le pseudorasbora a déjà été observé en amont du secteur (Talès et al., 1996) et le

silure est présent depuis 1995 sur deux stations du bassin de la Seine, notamment sur la station du Réseau Hydrologique et Piscicole (RHP) de Montereau (Figure 1.10) (Belliard, 1999). Une seule espèce migratrice amphibiotique est présente : l'anguille. La majorité des espèces peu fréquentes sont des limnophiles vivant essentiellement dans les milieux annexes du chenal qui n'ont pas été échantillonnés en 2004.

Afin de tenir compte d'une utilisation différente de l'habitat en fonction de la classe de taille, une discrimination des jeunes de l'année (0+) est faite par rapport aux juvéniles et aux adultes ($\geq 1+$) pour les 8 espèces dont l'abondance relative est supérieure à 4 % (Tableau 3.2). Cette discrimination repose sur le choix d'un seuil de taille maximale pour les 0+. Il est déterminé par une analyse conjointe des histogrammes de fréquence par classe de taille, des seuils utilisés lors de campagnes précédentes sur le secteur (Berrebi-dit-Thomas, 1999) et des données de la littérature est réalisée. La taille des individus d'une même classe d'âge se répartissant autour d'un mode, les histogrammes mettent en évidence les regroupements autour de divers modes et ainsi identifient le nombre de classe d'âge et les seuils de taille (Annexe 7). Les seuils de taille maximale des 0+ retenus pour nos analyses sont présentés au Tableau 3.3.

Tableau 3.3 – Densités moyennes (pour 15 m²) observées dans les habitats d'alimentation par classe de taille en fonction de la période de pêche. Niveau de signification du test de rang de Wilcoxon comparant la distribution des densités dans les UE.

Espèce	Classe Taille	Seuils de taille des 0+	Aurore et Crépuscule (183 UE)		Niveau de signification
			Aurore	Jour (87 UE)	
ABL	0+	< 60 mm	0,61	0,48	NS
	$\geq 1+$		0,90	0,28	NS
BAF	0+	< 65 mm	0,46	0,38	NS
	$\geq 1+$		0,30	0,10	NS
CHE	0+	< 65 mm	0,12	0,53	**
	$\geq 1+$		0,11	0,45	**
GAR	0+	< 70 mm	0,22	1,10	***
	$\geq 1+$		1,33	1,23	NS
GOU	0+	< 70 mm	1,45	1,60	NS
	$\geq 1+$		0,74	0,66	*
HOT	0+	< 70 mm	0,23	0,52	NS
	$\geq 1+$		1,54	0,10	***
SPI	0+	< 60 mm	0,42	0,82	NS
	$\geq 1+$		0,45	0,10	NS
VAN	0+	< 80 mm	0,24	0,21	NS
	$\geq 1+$		0,61	0,21	**

Test significatif : * (p<0,05) ; ** (p<0,01) ; *** (p<0,001).

Comparaison des densités dans les habitats d'alimentation en fonction de la période de prospection

Le test de rang de Wilcoxon est appliqué à la comparaison des densités observées à l'aurore et au crépuscule afin de vérifier la similarité de ces deux périodes et autoriser le regroupement des UE. Les tests sont non significatifs pour toutes les espèces et classes de taille, sauf pour la vandoise, classe $\geq 1+$. Le test indique que les densités de vandoise à l'aurore et au crépuscule sont toutes deux supérieures à celles du jour, les UE d'aurore et crépuscule sont donc regroupés. La comparaison de densités dans les UE effectuées le jour et celles effectuées à l'aurore/crépuscule est présentée dans le Tableau 3.3.

Les densités observées à l'aurore et au crépuscule sont significativement différentes de celles observées le jour dans les habitats d'alimentation pour le chevesne, le goujon, le hotu et la vandoise de la classes de taille $\geq 1+$ (correspondant aux juvéniles et adultes). Elles sont plus élevées le jour pour le chevesne et plus élevées la nuit pour les autres espèces. Les jeunes de l'année (0+) de gardon et de chevesne sont significativement plus nombreux le jour. Ces résultats confirment que les densités sont fonction de la période de prospection et variables selon l'espèce et sa taille.

Les individus juvéniles et adultes de certaines espèces sont plus nombreux en berge ou en zone peu profonde du chenal à l'aurore et au crépuscule car ils sont ainsi moins sensibles à la prédation et certains y sont actifs pour s'alimenter. Le jour, ils occupent des habitats plus profonds. Les espèces rhéophiles, connues pour être actives aux périodes de faible intensité lumineuse, ont des densités de juvéniles et adultes ($\geq 1+$) plus élevées dans les UE effectuées à l'aurore et au crépuscule : hotu, vandoise et barbeau. Les observations de Hohausova et al. (2003) montrent que l'ablette sur la rivière Morava (République Tchèque) semble rejoindre le chenal au crépuscule et la nuit, depuis un bras mort qu'elle fréquente le jour. Ces observations expliqueraient une densité plus élevée à l'aurore et au crépuscule dans les pêches du chenal bien que non significative (Tableau 3.3). Le gardon est abondant dans le chenal pour les deux périodes en raison d'une activité continue le jour, présentant des maxima à l'aurore et au crépuscule avant de rejoindre des milieux calmes la nuit (Alabaster et Robertson, 1961 ; Baade et Fredrich, 1998).

Ainsi, la première hypothèse de densités plus élevées à l'aurore et au crépuscule dans les habitats d'alimentation est vérifiée pour le hotu et le barbeau $\geq 1+$; bien que non significative sur le barbeau dont l'occurrence est plus faible. D'autres espèces $\geq 1+$ sont

observées en densité plus forte dans ces habitats d'alimentation, cartographiés d'après les préférences du hotu et du barbeau, soit le jour soit à l'aurore et au crépuscule. Cela montre une utilisation conjointe de ces taches par différentes espèces.

Concernant la richesse moyenne calculée par UE, elle est significativement supérieure à l'aurore et au crépuscule (2,86) relativement au jour (1,97) ; comme l'a observé Sanders (1992) dans les habitats de berge des rivières Ohio et Muskingum. Selon cet auteur, l'aurore et le crépuscule semble fournir une meilleure image du peuplement et serait recommandée pour des suivis long terme des grands cours d'eau.

Comparaison des densités dans les habitats d'alimentation et autres habitats

La comparaison des densités est réalisée en regroupant d'une part, les modalités Ali et Alirep (Ali) et d'autre part, les modalités Rep et Autres (Autres) (Tableau 3.1) afin de tester l'hypothèse de la fonctionnalité des habitats d'alimentation et d'équilibrer au mieux les modalités.

Les juvéniles et adultes ($\geq 1+$) de barbeau, hotu, vandoise, spirlin et gardon ont des densités significativement plus élevées à l'aurore et au crépuscule dans les habitats d'alimentation que dans les autres habitats (Tableau 3.4). Ce résultat confirme nos hypothèses pour le hotu et le barbeau. La vandoise et le spirlin, espèces rhéophiles de la zone à « barbeau », se nourrissent en pleine eau et sont souvent associés aux deux espèces précédentes. Concernant les gardons 1+, Lewin et al. (2004) les observe la nuit dans des habitats de pleine eau peu profonds, ce qui correspond à des caractéristiques proches de celles des habitats d'alimentation cartographiés dans ce travail. A cette période, les densités de chevesne et d'ablette 0+ et $\geq 1+$ et les 0+ de gardon sont plus élevées dans les autres habitats qui sont plus profonds. La préférence des 0+ d'ablettes pour des profondeurs supérieures à 1 m où ils se nourrissent de Cladocères pélagiques (Garner et Clough, 1996) peut expliquer ce résultat.

Le jour, seuls les goujons et les vandoises des deux classes de taille ont des densités significativement plus élevées dans les habitats d'alimentation. D'après Weatherley (1987), la vandoise se nourrit en continu dans la colonne d'eau, elle est plutôt omnivore le jour et carnivore la nuit. Le goujon, petite espèce benthique, se nourrit principalement de larves de chironomidés et se trouve plutôt associé au sable dans des habitats à faible vitesse (Zweimuller, 1995). Ces deux espèces sont souvent en bancs pluri-spécifiques, associées avec le viron (Matthews, 1998).

Tableau 3.4 – Densité moyenne des deux classes de taille dans les UE en fonction de leur appartenance aux deux types d’habitats et aux deux périodes de prospection. La *p*-value indique le niveau de signification du test de rang de Wilcoxon, en gras les valeurs significatives au seuil de 5 % et à titre indicatif, la valeur de densité la plus élevée.

Période	Habitat	Classe de taille $\geq 1+$								Classe de taille 0+							
		BAF	HOT	VAN	CHE	GAR	GOU	SPI	ABL	BAF	HOT	VAN	CHE	GAR	GOU	SPI	ABL
Aurore et Crépuscule (266)	Ali (183)	0,30	1,54	0,61	0,11	1,33	0,74	0,45	0,90	0,46	0,23	0,24	0,12	0,22	1,45	0,42	0,61
	Autres (83)	0,12	0,42	0,29	0,33	1,31	0,59	0,00	1,49	0,21	0,24	0,14	0,28	0,86	1,11	0,48	2,58
	<i>p</i> - <i>value</i>	0,048	0,008	0,009	0,008	0,038	0,21	0,0074	0,005	0,75	0,44	0,08	0,024	0,001	0,85	0,54	0,0002
Jour (272)	Ali (87)	0,10	0,10	0,21	0,45	1,23	0,66	0,10	0,28	0,38	0,52	0,21	0,53	1,10	1,60	0,82	0,48
	Autre (185)	0,09	0,03	0,11	0,44	1,05	0,34	0,04	0,54	0,23	0,05	0,03	0,68	0,78	0,82	0,82	0,59
	<i>p</i> - <i>value</i>	0,52	0,18	0,006	0,56	0,78	0,008	0,34	0,46	0,97	0,06	0,0004	0,22	0,75	0,032	0,58	0,71

Ce comportement d'agrégation en un banc plus large que celui que formerait l'espèce seule diminue le risque de prédation et permet une plus longue période de recherche de nourriture.

Les associations d'espèces observées lors de cet échantillonnage de début d'automne sont liées à des préférences communes pour des habitats physiques mais aussi d'un partage plus important de la ressource alimentaire à cette période. En effet, pour ce qui est de l'activité d'alimentation, les associations d'espèces peuvent varier en fonction de la saison en lien avec la disponibilité des ressources en macroinvertébrés benthiques (Magalhaes, 1993). Selon cet auteur, les macroinvertébrés benthiques sont sans doute à leur niveau le plus faible à l'automne, à cause de leur passage vers des phases adultes aériennes.

Les habitats d'alimentation cartographiés pour répondre aux exigences du barbeau et du hotu sont effectivement fonctionnels pour ces espèces et particulièrement pour les adultes aux périodes connues d'activités. Ces habitats d'alimentations sont aussi exploités par d'autres espèces de juvéniles et d'adultes comme le gardon et le spirin à l'aurore et au crépuscule ou la vandoise et le goujon le jour. Les espèces étudiées n'ont pas des régimes alimentaires très stricts ; elles peuvent donc présenter des recouvrements d'utilisation de la ressource. On peut noter aussi que les habitats de repos (et « Autres ») du barbeau et du hotu peuvent constituer des habitats d'alimentation pour d'autres espèces, comme c'est le cas pour les 0+ d'ablette.

L'habitat d'alimentation étudié étant constitué de 48 taches, celles-ci ne sont pas forcément utilisées conjointement par toutes les espèces. Soit les caractéristiques de ces taches ; étant définies par des gammes de variables physiques (Tableau 2.2), soit parce que les espèces présentent une ségrégation spatiale. Ainsi, les paragraphes suivants étudient l'utilisation de ces 48 taches aux périodes d'aurore et de crépuscule par le barbeau et le hotu. La vandoise est associée à cette étude en tant qu'espèce rhéophile pélagique qui présente une densité d'individus $\geq 1+$ plus élevée dans ces taches d'habitat d'alimentation (Tableau 3.4).

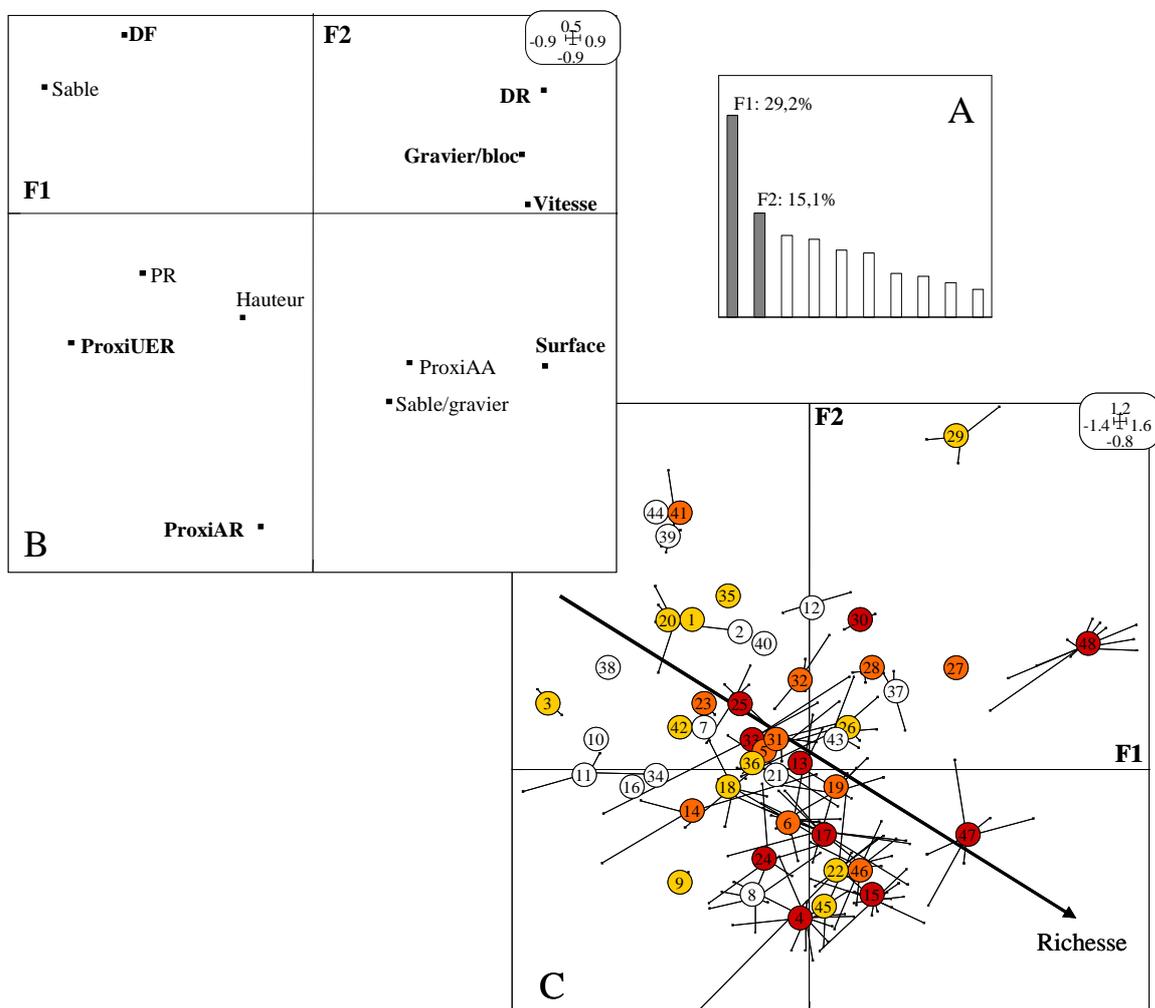
1.2.2 Utilisation des habitats d'alimentation à l'aurore/crépuscule par les barbeaux, hotus et vandoises

Caractérisation physique et spatiale des habitats d'alimentation

Pour les pêches réalisées à l'aurore et au crépuscule, la variable « Abri » n'a pas été considérée dans l'analyse car trop déséquilibrée (6 présences sur 183 UE) et la variable « Substrat » est restreinte aux modalités présentes, recodée en trois modalités équilibrées

(sable, sable/gravier et gravier/bloc). L'ACM d'Hill et Smith permet de réaliser une typologie des UE et de mettre en évidence les associations entre variables explicatives.

D'après l'histogramme des valeurs propres (Figure 3.4 A) les deux premiers axes qui représentent 44,3 % de l'inertie totale sont retenus. Le côté positif de l'axe F1 regroupe les UE appartenant à des habitats d'alimentation de surface importante, présentant des vitesses de courant élevées, des substrats de gravier/blocs et éloignées des habitats de repos (Figure 3.4 B). Le côté négatif de cet axe F1 associe les UE appartenant à des habitats d'alimentation de plus petite surface, de substrats sableux et situés à proximité des habitats de repos.



Le côté négatif de l'axe F2 exprime un gradient de proximité croissante de l'habitat d'alimentation à des habitats de repos associé à de faibles distances aux frayères. Ainsi du côté négatif de cet axe F2 se trouvent les UE appartenant à un secteur du cours d'eau où la complémentation journalière (ProxiAR) et saisonnière (DF) indique une accessibilité forte à tous les habitats ressources.

La projection des 48 taches d'habitat d'alimentation (numérotés de l'aval vers l'amont) en centre de classe des UE leur appartenant montre leur position par rapport aux variables de milieu (Figure 3.4 C). La majorité forme un groupe relativement homogène centré sur l'origine des axes. Quelques taches d'habitat d'alimentation se détachent, notamment la tache 48 située juste sous le barrage amont présentant des vitesses de courant élevées. La richesse dans chaque tache d'habitat d'alimentation est représentée par un gradient de couleur indiquant de 0 à 3 espèces. Elle semble s'accroître dans la partie du plan factoriel 1-2 en lien avec les variables : surface, habitats d'alimentation appartenant à un complexe d'autres habitats d'alimentation (indice de proximité de l'échelle habitat : ProxiAA), substrat de sable/gravier et faibles distances aux frayères.

Caractérisation biologique des habitats d'alimentation

L'association des espèces dans les UE se résume par les trois premiers axes de l'AFC représentant 71,4 % de l'inertie totale (Figure 3.5 A). L'axe F1 oppose les hotu et vandoise de la classe $\geq 1+$ et les deux classes de taille du barbeau (Figure 3.5 B). En position intermédiaire, se trouvent les 0+ de hotu et vandoise. L'axe F2 indique qu'il existe des UE caractéristiques pour les 0+ de vandoise. L'axe F3 sépare les deux classes de taille du barbeau (Figure 3.5 C). Ainsi, on peut conclure que les juvéniles et adultes de hotu et de vandoise sont en général associés dans les UE. Les 0+ de vandoise sont présents dans des UE distinctes de celles fréquentées par les hotus et barbeaux. En effet, Copp (1992a) a montré que la vandoise est la seule parmi 6 espèces de cyprinidés du haut-Rhône dont les jeunes de l'année exploitent les zones profondes des berges abruptes du chenal. Les deux classes de taille de barbeaux coexistent dans certaines UE.

Couplage des trois espèces avec les variables physiques et spatiales

Afin de préciser les variables caractérisant les habitats d'alimentation et qui expliquent ces associations, la recherche d'une structure commune aux variables et aux espèces est réalisée.

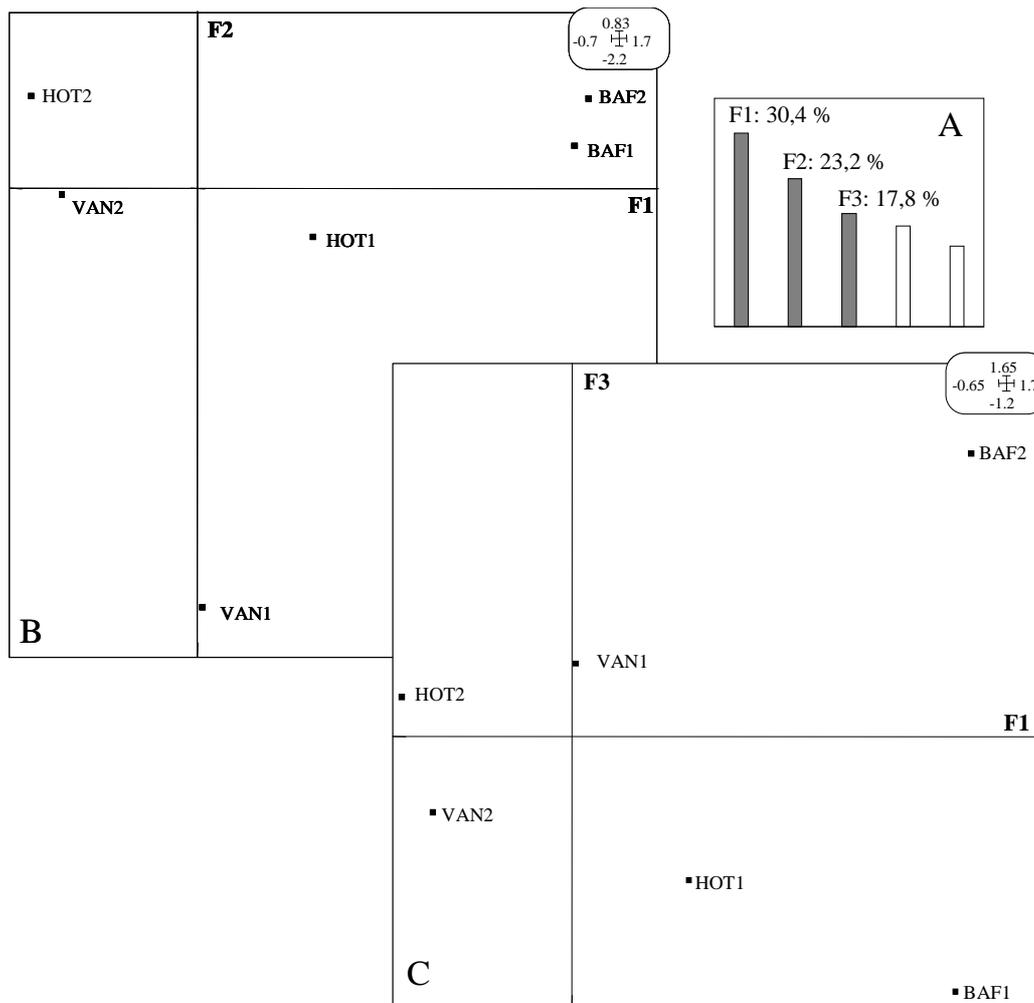


Figure 3.5 – Analyse factorielle des correspondances (AFC) du tableau des densités des trois espèces en deux classes de taille. A : Histogramme des valeurs propres. B : Projection des espèces sur le plan factoriel 1 – 2. C : Projection des espèces sur le plan factoriel 1 – 3. 1 : 0+, 2 : $\geq 1+$.

L'existence d'une co-structure non aléatoire entre le tableau des variables de milieu et celui des espèces se vérifie à l'aide d'un test de permutation de Monte-Carlo (Manly, 1991). Ce test compare la co-structure observée à 1000 permutations aléatoires dans l'appariement des tableaux, dans notre cas (AFC et ACM), seules les lignes du tableau des variables sont permutées. Le test est significatif avec une fréquence des valeurs de simulations supérieures à celle observée de 0,02.

La comparaison des valeurs d'inerties projetées sur les axes de co-inertie avec celles projetées sur les axes de chacune des analyses initiales révèle une bonne correspondance de structure (Tableau 3.5). En effet, le plan 1-2 de co-structure reflète 87.5 % du tableau des variables de milieu et 84,5 % du tableau des espèces. La corrélation mesure le lien entre les coordonnées des données espèces et milieu, elle est moyenne avec une valeur de 0,57 sur l'axe de co-inertie 1.

Tableau 3.5 – Lien entre structure des tableaux initiaux et co-structure

	Inerties maximales projetées dans chaque espace initial		Inerties projetées sur les axes de co-inertie		Corrélation Milieu-espèces
	Milieu	Espèces	Milieu	Espèces	
Axe 1	0,319	0,678	0,152	0,509	0,572
Axe 2	0,139	0,518	0,249	0,502	0,388

La corrélation sur l'axe de co-inertie 1 est représentée par un tableau croisé des variables et des espèces (Figure 3.6). La position des espèces confirme l'opposition des 0+ de vandoise (axe F2, Figure 3.5), associés positivement au substrat sable, à l'éloignement d'une frayère et à la proximité à un habitat de repos, et des 0+ de hotu et barbeau associés au substrat de gravier/bloc et à de faibles hauteurs d'eau.

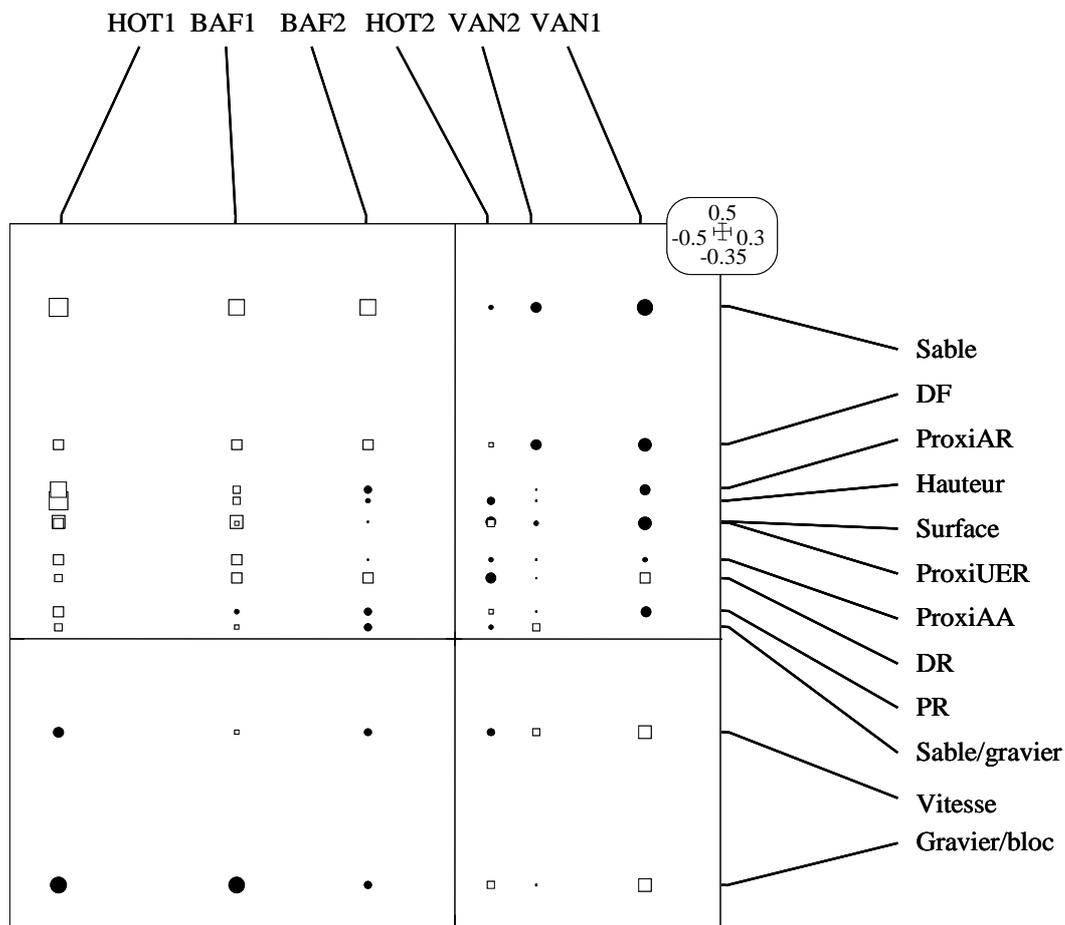


Figure 3.6 – Tableau croisé des espèces et des variables explicatives représentant l'axe 1 de co-inertie. Les cercles indiquent des corrélations positives et les carrés des corrélations négatives, plus leur taille est importante plus la contribution de la variable est importante. Code espèce (Figure 3.5) et code variable (Tableau 3.1).

Les 0+ de vandoise occupent des positions moins courantes et plus profondes dans les habitats d'alimentation que les 0+ de hotu et barbeau. Ces derniers ont des positions benthiques derrière les substrats grossiers jouant le rôle d'abris hydrauliques. Ces positions permettent une diminution des coûts de maintien dans le courant où les 0+ de hotu et barbeau trouvent les densités les plus fortes d'organismes benthiques et dérivant (Bischoff et Freyhof, 1999) à la différence de la vandoise qui occupe la colonne d'eau.

La préférence pour le substrat gravier/bloc et de faibles distances à l'habitat de repos oppose le barbeau aux hotu et vandoise pour la classe de taille $\geq 1+$. Alors que la vitesse, le substrat sable/gravier et la distance à la frayère rassemblent hotu et barbeau et les opposent à la vandoise. Ces associations sont certainement liées aux régimes alimentaires de ces espèces : le barbeau omnivore et benthique se nourrit au fond dans les substrats grossiers où les densités d'invertébrés sont importantes (Matthews, 1998) alors que la vandoise, omnivore, se nourrit dans la colonne d'eau et en surface. Le hotu, herbivore, utilise une gamme plus importante de substrat.

1.2.3 Distribution longitudinale des densités

La répartition des espèces dans les taches d'habitats d'alimentation en fonction de leur position longitudinale dans le bief naturel est maintenant étudiée. Pour cela, les densités dans les 48 taches d'habitat d'alimentation échantillonnées, positionnées longitudinalement dans le bief, sont représentées sous forme d'une « boîte à moustache » (). De même, la densité dans chacune des UE, positionnée par sa distance au barrage amont, est représentée dans la *Figure 3* de l'Annexe 4. Comme le nombre d'UE n'est pas identique dans chaque tache d'habitat d'alimentation (de 1 à 12 en fonction de leur longueur de berge), c'est la présence dans chaque tache qui est utilisée pour tester l'agrégation.

L'agrégation longitudinale des présences est testée à l'aide du test non paramétrique des groupements multiples (O'Brien, 1976) détaillé en Annexe 4. Un seuil de 10% est choisi pour tester le niveau de signification de l'agrégation de présence dans des taches voisines. Ainsi, seule la classe de taille $\geq 1+$ de hotu et de barbeau présente une agrégation de présence. C'est particulièrement visible pour les densités de hotu $\geq 1+$ dans les 4 taches contiguës situées sous le barrage amont et qui couvrent 1 800 m de linéaire (Figure 3.7). La distance entre des taches voisines occupées est en moyenne de 196 m pour le barbeau et de 100 m pour le hotu.

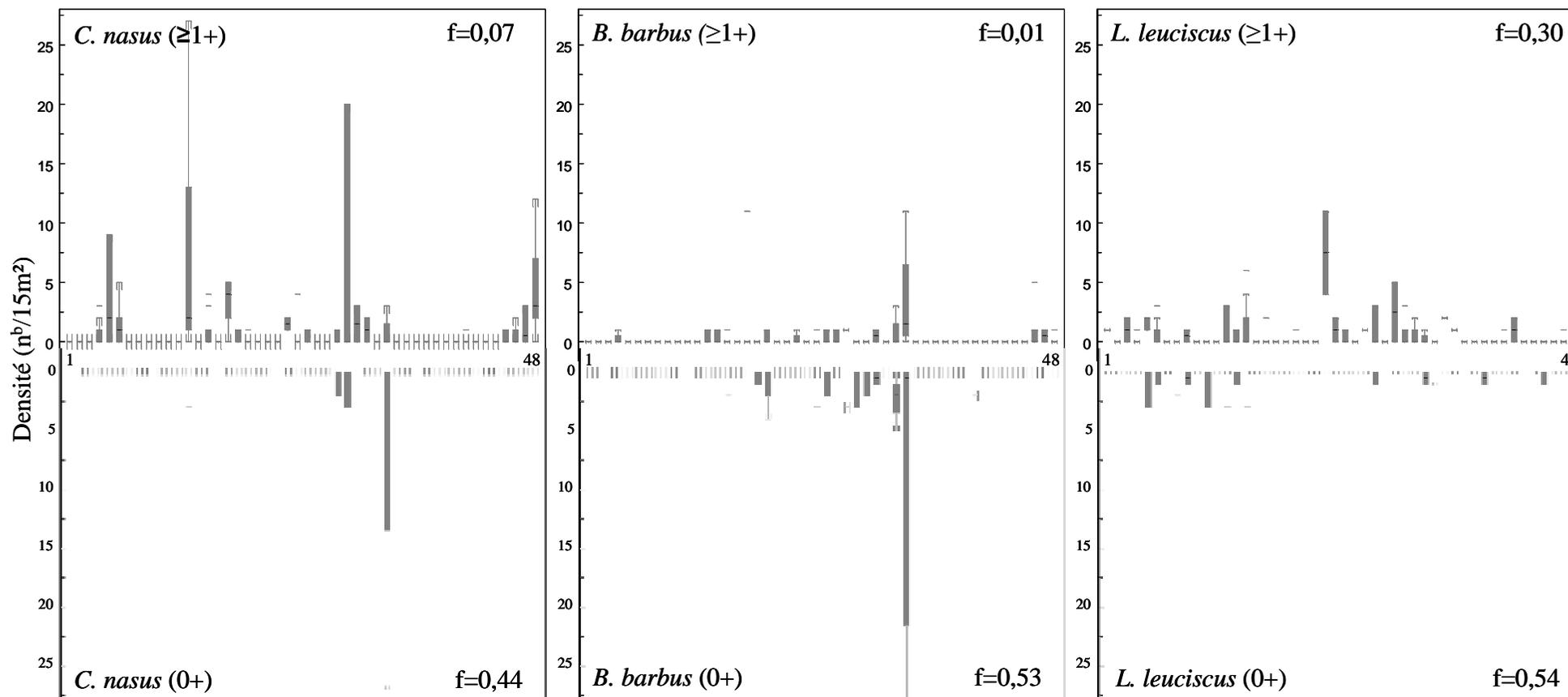


Figure 3.7 – Représentation en « boîte à moustaches » de la distribution longitudinale des densités de jeunes de l'année (0+) et de juvéniles/adultes ($\geq 1+$) dans les 48 taches d'habitats d'alimentation, orientés d'aval (1) vers l'amont (48). Le trait noir représente la médiane des densités et la boîte grise renferme 50% des valeurs de densité. La valeur de f indique la fréquence des valeurs de simulation supérieures à celle du GM_{obs} pour chaque distribution (Annexe 4).

Ces agrégations peuvent correspondre à des « noyaux » de populations locales de barbeaux comme l'a observé Philippart (1977) sur l'Ourthe (Belgique) ou Penaz (2002) sur la rivière Jihlava (République Tchèque). Les « noyaux » observés par ces auteurs sont constitués principalement de poissons résidents sur des secteurs de 250-2000 m où tous les habitats ressources sont présents. La mosaïque de taches voisines occupées dans le bief naturel de la Bassée (800-1800 m) semble aussi correspondre aux tailles de domaine vitaux du hotu sur la rivière Aare (Suisse) (Huber et Kirchhofer, 1998).

Les densités de 0+ sont présentées en miroir de celles de la classe de taille $\geq 1+$ (Figure 3.7). Les 0+ de vandoise sont présents plutôt dans les taches à l'aval du bief et les 0+ de barbeau plutôt dans la partie centrale. Les 0+ de hotu, peu occurrence, sont aussi présents dans la partie centrale. Le test des groupements multiples n'est pas significatif pour les 0+ des trois espèces.

Pour le barbeau, les deux classes de tailles suivent des distributions assez semblables (12 taches d'habitat d'alimentation communes sur les 17 taches contenant des 0+). Les 0+ de hotu sont peu présents mais globalement dans les mêmes habitats que la classe $\geq 1+$ (5 taches d'habitat d'alimentation communes sur les 6 taches contenant des 0+). Pour les vandoises 13 taches d'habitat d'alimentation sont communes sur les 18 taches contenant des 0+. Cela répond en partie à l'hypothèse de Berrebi-dit-Thomas (1999), concernant l'importance de la localisation des habitats des adultes pour expliquer la distribution longitudinale des 0+ de ces espèces.

1.2.4 Modélisation des relations habitat-poisson

Les résultats de cette partie sont détaillés dans l'Annexe 4.

Pour le barbeau et le hotu, les variables spatiales seules ont un pouvoir prédictif de la présence des espèces plus important que les variables environnementales seules. Ce résultat est inversé pour la prédiction de densité sous condition de présence. Cependant, ce sont les modèles incluant les deux types de variables qui sont les plus parcimonieux. Pour la vandoise, le modèle prédictif de la présence retenu inclut aussi les deux types de variables, alors que la prédiction d'abondance ne retient qu'une variable environnementale : la hauteur (Tableau 3.6).

La distribution de présence ou d'abondance des poissons à l'échelle locale est non seulement influencée par les variables environnementales locales (15 m²) mais aussi par le

contexte spatial de l'UE et par celui de la tache d'habitat d'alimentation à laquelle appartient l'UE (200-1 000 m). Les variables les plus pertinentes pour expliquer la présence et la densité sont résumées dans le Tableau 3.6 (Annexe 4).

Tableau 3.6 – Estimation des paramètres des modèles finaux en deux étapes pour chaque espèce. Le test du χ^2 teste l'effet de l'enlèvement d'une variable du modèle final. La variable A dé-corrélées de la variable B est notée « VarA,Var B ».

	<i>C. nasus</i>		<i>B. barbuis</i>		<i>L. leuciscus</i>	
	P/A	densité	P/A	densité	P/A	densité
Ordonnée à l'origine	-1,044	1,794	-2,778	-0,591	0,636	1,518
Haut	-0,012°		-0,021*		-0,025*	-0,008°
Vit	2,085*		2,180*	1,784*		
Sub: sable		0,621*				
Sub: sable/gravier		0,792*				
DF		-0,007*				
DF, DR			-0,053*			
DR					0,012*	
DR,Vit	0,014*		0,006 ^{NS}			
PR,DF		-0,200*				
Surface,Vit				-0,0008*		
Surface,DR					-0,0001*	
ProxiAA	0,643°				0,728*	
ProxiAA,Surface				-0,617°		
ProxiAR		-0,299°				
ProxiAR,DR	0,403°				0,542*	

* p < 0,05; ° p < 0,1; ^{NS} p > 0,1

Parmi les variables environnementales locales, la hauteur d'eau (Haut) et la vitesse du courant (Vit) sont les plus pertinentes. La hauteur d'eau est corrélée négativement avec la présence des trois espèces et l'abondance de la vandoise. La vitesse du courant entre dans les modèles de présence du hotu et du barbeau avec un coefficient positif similaire ; ainsi que dans le modèle d'abondance du barbeau. Seul le modèle d'abondance du hotu tient compte du substrat (Sub) avec des valeurs positives du coefficient pour le sable et le sable/gravier. Ces trois espèces occupent, dans les taches d'habitat d'alimentation, les conditions optimales de hauteur d'eau et de vitesse qui leur permettent de se maintenir dans le courant et de capturer un maximum de proies (Garner et Clough, 1996; Baras, 1997).

Les variables du contexte spatial de l'UE entrant dans les modèles sont principalement la distance à la frayère (DF) et au repos (DR). La présence du barbeau et la densité de hotu

étant lié à une frayère proche alors que la présence des trois espèces est associée à un habitat de repos plus « éloigné ».

Les variables qui concernent l'habitat d'alimentation et son contexte spatial sont aussi retenues dans les modèles. Bien qu'un lien positif soit attendu entre la surface de la tache d'habitat d'alimentation et la densité, nous observons un lien négatif pour la présence de la vandoise et la densité du barbeau. Cependant, l'association positive de la présence de la vandoise et du hotu avec une mosaïque de taches voisines proches (ProxiAA) suggère que l'important n'est pas l'aire de chaque tache mais une mosaïque de taches voisines (supplémentation). Ces deux espèces présentent aussi une association positive avec des taches d'habitats d'alimentation complémentaires de tache d'habitat de repos dans une distance de recherche de 60 m (ProxiAR), mettant en évidence l'importance de la complémentation à l'échelle journalière.

1.3 Conclusion

Les taches d'habitat d'alimentation cartographiées *a priori* sur la base des préférences d'habitat issues de la littérature sont effectivement fonctionnelles pour les individus $\geq 1+$ de barbeau et de hotu. Ces individus présentent des densités plus élevées dans les taches d'alimentation que dans les autres habitats à l'aurore et au crépuscule, alors que les $0+$ ne présentent pas des densités significativement plus élevées dans ces taches. D'autres espèces $\geq 1+$ présentent aussi des associations avec ces taches à l'aurore et au crépuscule: la vandoise, le spirilin et le gardon et le jour : vandoise et goujon. L'ablette et le chevesne préfèrent les autres habitats, plus profonds et avec des structures d'abris.

Ces taches d'habitat d'alimentation se distinguent essentiellement par leur surface, leur substrat, la gamme des vitesses de courant, la distance à une frayère et la complémentation avec l'habitat de repos. Les taches de grande taille, de substrat sable/gravier, proche des frayères et complémentaire de l'habitat de repos présentent plutôt des barbeau et hotu alors que les taches de sable de petite taille sont occupées par la vandoise. Cependant le barbeau occupe des taches généralement différentes de celles occupées par le hotu et la vandoise $\geq 1+$.

Longitudinalement, l'occupation des taches d'habitat d'alimentation par le barbeau et le hotu est agrégée dans des taches voisines séparées en moyenne de 100 à 200 m ; ces agrégats pouvant correspondre à des populations locales. Toutes les taches ne sont donc pas utilisées en même temps par une espèce et selon leurs préférences plusieurs espèces peuvent partager

certaines taches. Le comportement observé chez le barbeau de choix d'habitat déjà occupé par des congénères peut contribuer à cet effet d'agrégation dans des taches voisines.

La prise en compte des variables environnementales et du contexte spatial améliore la compréhension de la distribution des espèces à différentes échelles. Par exemple, à l'échelle du bief, la présence du hotu est associée à la présence d'une mosaïque de taches d'habitat d'alimentation complémentaire de taches d'habitat de repos. Sa présence dans la tache est associée aux conditions physiques les plus favorables correspondant à un compromis entre la possibilité de capturer des proies et le coût énergétique de maintien dans le courant. Son abondance locale est associée au substrat et au voisinage d'une frayère. L'action de ces filtres successifs peut expliquer que certaines taches aux conditions favorables de substrat, hauteur et vitesse du courant ne sont pas occupées. Le contexte spatial d'une tache d'habitat ressource optimale influence donc son occupation par une espèce.

2 Fonctionnalité des frayères

Lorsque les fonctions quotidiennes (alimentation et repos) peuvent être satisfaites, le facteur vital pour la dynamique des populations de poissons devient la reproduction. Les poissons ont une reproduction saisonnière qui implique l'utilisation d'un habitat particulier et temporaire dans son utilisation: la frayère. Les caractéristiques de la frayère doivent permettre le dépôt des œufs, la protection des œufs et des jeunes larves et la fourniture de nourriture aux larves. Sous nos latitudes, la saisonnalité de la reproduction des espèces est liée à celle des ressources alimentaires des jeunes de l'année (période de croissance des végétaux, fortes densités de larves d'insectes benthiques et de larves de poissons (Schlosser, 1982). Pour la majorité des espèces de cyprinidés présentes sur le secteur étudié, la reproduction nécessite une migration de plus ou moins grande ampleur (de quelques centaines de mètres à quelques dizaines de kilomètres), en général orientée vers l'amont. Cette migration permet de rejoindre les frayères dont le substrat et les caractéristiques hydrodynamiques sont particulières aux différentes espèces. La classification de Balon (1975) définit des guildes de reproduction selon le substrat de ponte (Annexe 5). Elles représentent un niveau fonctionnel d'interprétation utile ; notamment, pour comparer l'utilisation de certains milieux comme les annexes hydrauliques par les jeunes de l'année (0+) (Berrebi-dit-Thomas, 1999 ; Talès et Berrebi-dit-Thomas, sous presse) et l'effet des aménagements des cours d'eau. Par exemple, ces aménagements diminuent l'abondance des espèces lithophiles et phytophiles et

augmentent celle des espèces phytolithophiles (Oberdorff et Hughes, 1992 ; Rabeni et Smale, 1995 ; Berrebi-dit-Thomas, 1998).

Le barbeau et le hotu sont des espèces lithophiles, dont la ponte est réalisée sur substrat minéral. Elles sont sensibles aux modifications du régime hydraulique et aux écoulements, à la fragmentation longitudinale par les barrages et latérale par les endiguements. Cela est lié (i) au colmatage des substrats grossiers caractérisant leurs frayères, (ii) à la difficulté d'atteindre les frayères dans des cours d'eau cloisonné par divers obstacles et (iii) à la déconnection des annexes hydrauliques servant de nourriceries (Maier, 1997; Boët et al., 1999; Penczak et Kruk, 2000). En particulier, Ovidio et Philippart (2002) ont montré que le barbeau et le hotu sont bloqués dans leur migration de reproduction par des obstacles de 1 à 2 m. De même, une nette diminution des densités de ces espèces est observée dans les cours d'eau chenalisés où les annexes hydrauliques naturelles ont disparues (Jurajda, 1995 ; Berrebi-dit-Thomas, 1999).

L'étude de la distribution des 0+ est un moyen indirect pour évaluer le potentiel de reproduction d'un cours d'eau (Jurajda, 1995), notamment en fin d'été lorsque la biomasse se stabilise (Copp, 1987). Ces 0+ sont des indicateurs de la fonctionnalité et de l'accessibilité des frayères pour des adultes matures. Lors de l'étude de la distribution spatiale des 0+, il convient de tenir compte de plusieurs phénomènes : la dérive passive des larves lorsque l'intensité lumineuse décroît, et l'acquisition de la capacité de nage des 0+. La dérive vers l'aval des 0+ favorise la colonisation des nourriceries (Keckeis et al., 1997) ; elle est compensée par la migration vers l'amont des adultes reproducteurs. Ainsi des 0+ capturés à l'automne sont indicateurs de la présence de nourriceries favorables au voisinage aval de frayères accessibles aux adultes matures. En particulier, la richesse spécifique et l'abondance en 0+ d'espèces lithophiles dans les annexes hydrauliques sont d'autant plus élevée que ces lieux de nourricerie ont une connexion large sur le chenal (Berrebi-dit-Thomas, 1999; Talès et Berrebi-dit-Thomas, sous presse). En effet, les adultes de ces espèces frayent dans le chenal et les larves après éclosion dérivent vers les nourriceries pour y grandir jusqu'à la mobilité active vers le chenal des 0+ (Ulmann, 1998).

Les hypothèses suivantes, concernant le rôle du contexte spatial sur la fonctionnalité des frayères, sont testées:

- La présence des 0+ de barbeau et de hotu est expliquée par le voisinage d'une frayère en amont.

- Il existe une relation entre la densité de 0+ de barbeau et de hotu et la surface des frayères à l'échelle d'un bief ou de secteurs de 1 km de ce bief.
- Le contexte spatial des taches de frayères à une influence relative par rapport à des variables environnementales locales sur la présence et la densité des 0+.

2.1 Méthodologie

2.1.1 Échantillonnage spatio-temporel des 0+

L'échantillonnage des 0+ est réalisé lors de deux campagnes de jour en août et septembre 1995 (débit $\approx 45 \text{ m}^3/\text{s}$) et 1996 (débit $\approx 30 \text{ m}^3/\text{s}$). Il est mené, pour le bief naturel et aménagé, dans le chenal et dans les milieux annexes connectés au chenal (annexes hydrauliques naturelles, bras morts ou gravières). Cet échantillonnage, réalisé dans le cadre de la thèse de Berrebi-dit-Thomas (1999), est conçu pour étudier le recrutement dans les annexes hydrauliques; il est donc utilisé *a posteriori* pour tester les hypothèses de fonctionnalité des frayères de barbeau et de hotu.

A cette période de l'année, les 0+ des espèces rhéophiles ont déjà subi l'importante mortalité et la dérive des stades larvaires (Jurajda, 1998). Ils sont actifs à la fois dans le chenal et dans les annexes hydrauliques (Freyhof, 1997 ; Baras et Nindaba, 1999) avant d'entamer leur migration vers les habitats refuges hivernaux.

Les 0+ sont collectés par pêche électrique en utilisant un échantillonnage ponctuel d'abondance (EPA) (Persat et Copp, 1990). Les EPA sont effectués dans les milieux peu profonds près des berges car ces derniers sont les plus favorables aux 0+ (Copp, 1992b; Gozlan et al., 1998) et parce que la pêche électrique y est plus efficace (Copp, 1989). Dans le chenal, les méandres rescindés et les gravières, des groupes de 16 EPA sont réalisées (8 réparties sur chaque berge). Dans les annexes hydrauliques naturelles, le nombre d'EPA est proportionnel à leur surface (Figure 3.8). La différence du nombre de milieux prospectés entre les deux années dans le bief naturel est liée au nombre moindre d'annexes hydrauliques connectées au chenal en 1996. Un plus grand nombre de secteurs ont alors été réalisés dans le chenal en 1996 (Tableau 3.7).

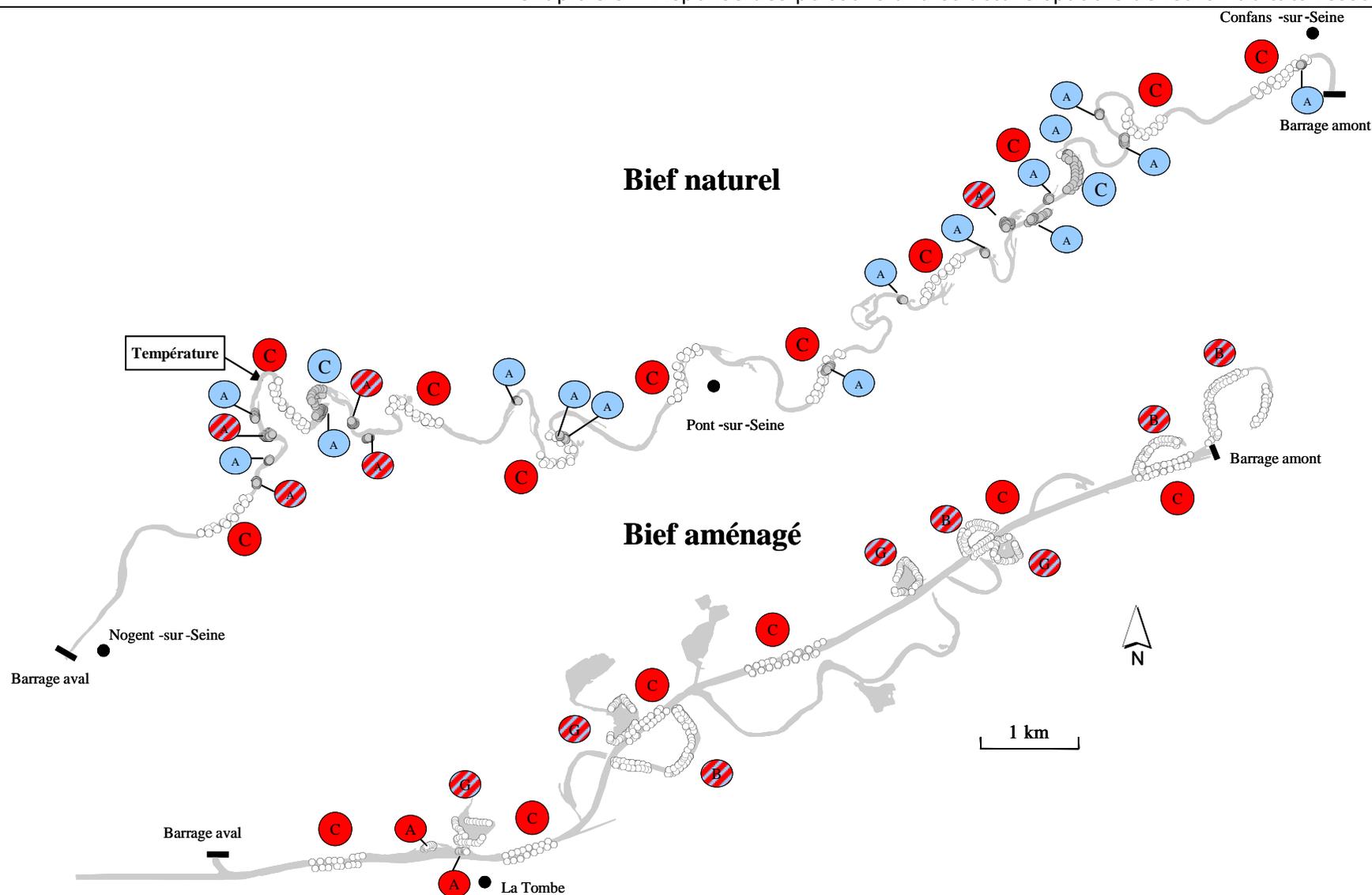


Figure 3.8 – Localisation des EPA réalisés en 1995 et 1996 dans le bief naturel et en 1996 dans le bief aménagé (les EPA de 1995 dans le bief aménagé ne sont pas représentée par souci de clarté). Les pêches effectuées dans le chenal commencent par un C, dans les annexes hydrauliques par un A, dans les méandres rescindés par un B et dans les gravières par G. En bleu les pêches de 1995, en rouge celles de 1996 et en rayé les milieux prospectés les deux années. Position de l'enregistrement quotidien de température.

Tableau 3.7 – Nombre de milieux échantillonnés et d'EPA réalisées par année et par bief.

		Bief aménagé		Bief naturel	
		1995	1996	1995	1996
Chenal	Nombre de secteurs d' ≈ 1 km	2	6	2	10
	Nombre d'EPA	64	192	64	320
Annexes hydrauliques	Nombre d'annexes	8	10	20	5
	Nombre d'EPA	864	639	577	154

Un appareil portable de pêche électrique de type “Martin pêcheur” fournissant un courant continu à 200 V et 400 Hz est utilisé à partir d'un bateau pneumatique. Il est équipé d'une anode circulaire de 10 cm de diamètre pour augmenter l'efficacité de capture des individus de petite taille (Copp, 1989). Pour chaque EPA, l'anode est immergée rapidement dans l'eau et les individus sont collectés à l'aide d'une épuisette de maille 1 mm. Ils sont alors immédiatement identifiés et leurs longueurs totales mesurées avant d'être remis à l'eau. En cas de doute sur l'identification, ils sont fixés dans une solution de formol à 5 % pour être ultérieurement identifiés et mesurés au laboratoire. Lorsque les individus sont capturés, les variables environnementales autour de la zone échantillonnée (1 m²) sont décrites.

2.1.2 Variables environnementales et spatiales

Deux échelles sont considérées pour décrire le contexte des EPA, les variables environnementales et spatiales décrites ou calculées à l'échelle de l'EPA elle-même et les variables spatiales calculées à l'échelle d'un secteur d' ≈ 1 km auquel appartiennent les EPA. L'environnement local de chaque EPA est décrit par les variables suivantes : la hauteur d'eau, la vitesse de courant, le substrat, le type de berge, la végétation immergée ou flottante, les abris (racine, branchage ou souche) et la ripisylve (végétation arbustive rivulaire présente sur la berge proche de l'EPA) (Tableau 3.8). Les variables spatiales sont calculées à partir d'une spatialisation *a posteriori* des EPA ainsi que des cartes d'habitats ressources réalisées pour le barbeau et le hotu. La spatialisation est faite à l'aide des cartes papiers existantes positionnant les EPA (Berrebi-dit-Thomas, données non publiées).

Pour le bief naturel, l'utilisation de la cartographie réalisée en 2001 pour calculer des variables spatiales sur des EPA de 1995 et 1996 suppose une hypothèse de stabilité du chenal entre les deux périodes. Nous faisons cette hypothèse car la modalité « Plage » de la variable Berge que nous avons cartographiés en 2001 correspondent globalement aux positions et aux

substrats mentionnées sur des relevés de terrain de 1996 (Berrebi-dit-Thomas, données non publiées). Suite à la tempête de décembre 1999, il y a sans doute un nombre plus élevé d'embâcles relevés dans nos cartographies qu'il n'en existait en 1995-1996. La carte réalisée au débit 38-40 m³/s est utilisée pour calculer les variables spatiales des EPA échantillonnées en 1996 et celle de 70 m³/s pour les EPA échantillonnées en 1995 (voir § 2.2.1). Pour le bief aménagé, la cartographie réalisée en 2001 au débit 80 m³/s est utilisée pour calculer les variables spatiales des EPA échantillonnées en 1995 et 1996 ; ce bief présentant peu de variation de la surface en eau en fonction du débit (Chapitre 2, § 2.1.2).

Tableau 3.8 – Variables explicatives évaluées pour leur association avec la présence et l'abondance des espèces.¹ variable transformée en log(x+1).

Variable	Unités/ classe	Echelle de mesure	Type de donnée	Abréviation
Hauteur d'eau	cm	EPA	Environnementale quantitative	Haut
Vitesse du courant Absent Faible (<0,10 m/s) Moyenne (0,10<v<0,20 m/s)	1 2 3	EPA	Environnementale qualitative	Vit
Substrat Vase Sable Gravier Bloc Terre	1 2 3 4 5	EPA	Environnementale qualitative	Sub
Végétation Absente Présente	1 2	EPA	Environnementale qualitative	Veg
Abri Absent Présent	1 2	EPA	Environnementale qualitative	Abri
Berge Plage (pente<45° et < 5m de la berge) Abrupte (pente>45° et < 5m de la berge) Pleine eau (> 5m de la berge)	1 2 3	EPA	Environnementale qualitative	Berge
Ripsisylve Absente Présente	1 2	EPA	Environnementale qualitative	Ripi
Distance à la frayère amont la plus proche	m	EPA	Spatiale quantitative	DFam
Distance à la frayère la plus proche (amont ou aval)	m	EPA	Spatiale quantitative	DF
Distance à l'habitat d'alimentation le plus proche	m	EPA	Spatiale quantitative	DA
Proportion d'habitat de repos dans une fenêtre de 120 m centrée sur l'EPA	%	EPA	Spatiale quantitative	PR
Surface de frayères du secteur	m ²	Secteur	Spatiale quantitative	SurF
Proximité médiane des frayères du secteur¹ (à 2000 m)	Sans dimension	Secteur	Spatiale quantitative	ProxiF

Pour chaque EPA, la distance à la frayère la plus proche (DF) ou à la frayère amont la plus proche (DFam) est calculée à l'aide du logiciel ANAQUALAND, ainsi que la distance à un

habitat d'alimentation amont ou aval, en l'absence d'*a priori* sur l'orientation du mouvement. La proportion d'habitat de repos dans une fenêtre carrée de 120 m de côté est calculée à l'aide du logiciel CHLOE.

A l'échelle des secteurs d'environ 1 km, la surface de frayères (surF) est calculée (i) sur les 1 km en amont des EPA faites dans les annexes hydrauliques et (ii) sur les 1 km comprenant les EPA du chenal (Figure 3.9).

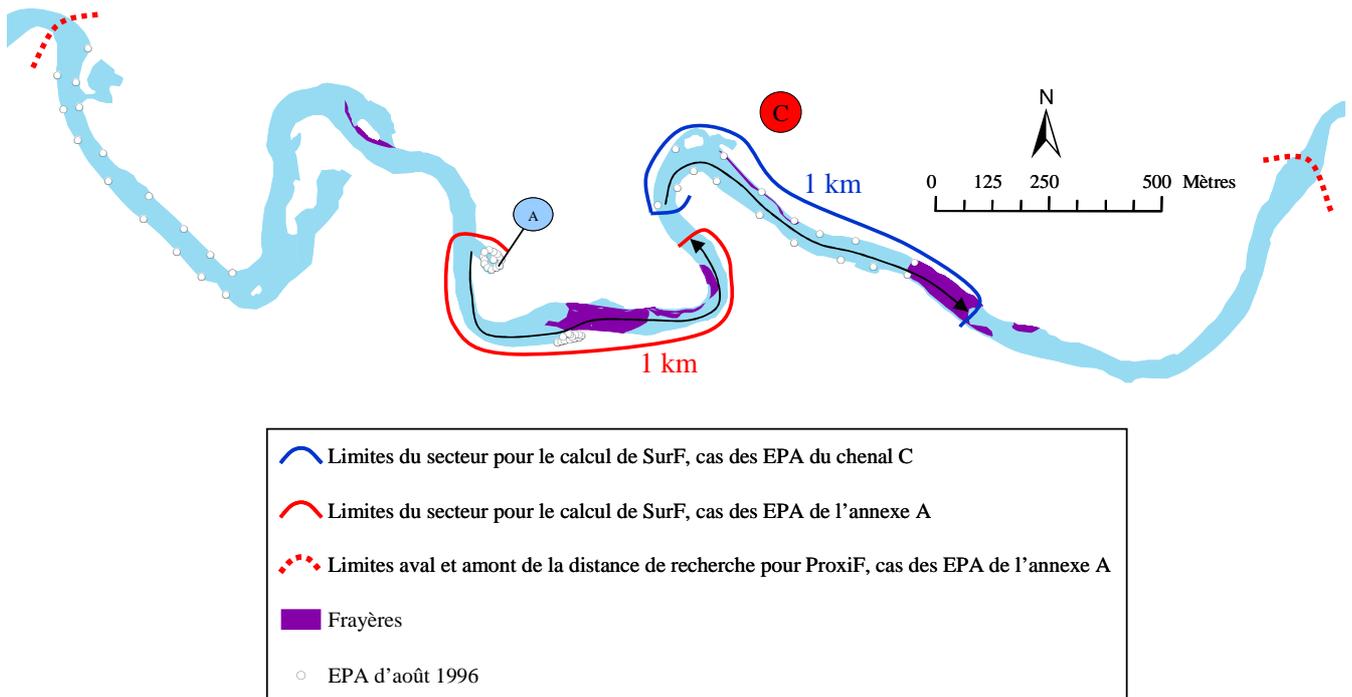


Figure 3.9 – Principe de calcul de la surface totale de frayère (SurF) et de la proximité à d'autres frayères pour une distance de recherche de 2 km (ProxiF). EPA effectués dans le chenal: frayères appartenant au secteur de 1 km délimité par l'EPA le plus aval. EPA effectués dans des annexes hydrauliques: frayères appartenant au secteur de 1 km en amont de l'annexe hydraulique.

2.1.3 Méthodes d'analyses

Des comparaisons de densités entre biefs, année d'échantillonnage et entre milieux sont réalisées à l'aide du test de rang de Wilcoxon (ou test *U* de Mann-Whitney).

L'importance relative des variables environnementales et spatiales dans l'explication de la distribution de présence et d'abondance des 0+ est évaluée à l'aide d'une modélisation exploratoire des relations espèces-habitats. La méthode générale est la même que celle utilisée au § 1.1.2 du chapitre 3 car une proportion importante d'EPA comprend des données nulles. Une étape supplémentaire de modélisation mono-variable de la présence est réalisée, afin

d'établir un classement relatif des modèles sur la base du critère d'information d'Akaike (AIC). La version classique de l'AIC est utilisée car le nombre de relevés est élevé ($n=474$ EPA) par rapport aux variables explicatives testés dans le groupe de modèles ($n/K > 40$) (Burnham et Anderson, 2002). Les modèles mono-variables dont l'AIC est inférieur à celui du modèle nul sont conservés.

2.2 Résultats et discussion

2.2.1 Le peuplement de jeunes de l'année en 1995 et 1996

Contexte hydrologique

Dans le bief naturel, les années hydrologiques 1995 et 1996 sont très contrastées (Figure 3.10). L'année 1995 est excédentaire et compte tenu du débit de débordement à $150 \text{ m}^3/\text{s}$, elle est caractérisée par des crues de printemps importantes jusqu'en mai. La période de fraie est déterminée en utilisant la courbe de température de l'eau et les seuils de début de fraie issus de la littérature ($8\text{-}9^\circ\text{C}$ pour la vandoise, $10^\circ\text{-}14^\circ\text{C}$ pour le hotu (Maier, 1997) et $13,5^\circ\text{C}$ pour le barbeau (Baras, 1990)). La majeure partie de la période de fraie se situe cette année là pendant les crues et à un débit toujours supérieur à $70 \text{ m}^3/\text{s}$. Les échantillonnages par pêche électrique d'août et septembre sont effectués en basses eaux $\approx 40\text{-}54 \text{ m}^3/\text{s}$. A l'opposé, l'année 1996 est une année sèche avec des débits faibles $\approx 30\text{-}40 \text{ m}^3/\text{s}$ de mi-mars à début novembre. Le contexte hydrologique est équivalent de la fraie aux échantillonnages des 0+. En 1996, la période favorable à la fraie est plus précoce d'une dizaine de jours pour le hotu et le barbeau, alors qu'elle est semblable à celle de 1995 pour la vandoise.

Dans le bief aménagé, les hydrogrammes des années 1995 et 1996 ne sont pas disponibles car l'enregistrement à Bazoches-les-Bray débute en 1999. Les hydrogrammes aux deux stations pour l'année 2003 sont relativement synchrones et peu différents car aucun affluent majeur n'existe entre les deux stations. Les écarts étant plus importants en période de crues qu'en période d'étiage (Figure 3.10 C). L'étude de la corrélation entre les débits aux deux stations a été étudiée pour la période 1999-2004 (Figure 3.10 D). La courbe de tendance obtenue peut servir à calculer des hydrogrammes théoriques pour 1995 et 1996 à Bazoches-les-Bray qui sont peu différents de ceux de Pont-sur-Seine. Ainsi les échantillonnages par pêche électrique d'août et septembre 1995 et 1996 sont effectués pour des débits inférieurs au débit de la carte $80 \text{ m}^3/\text{s}$.

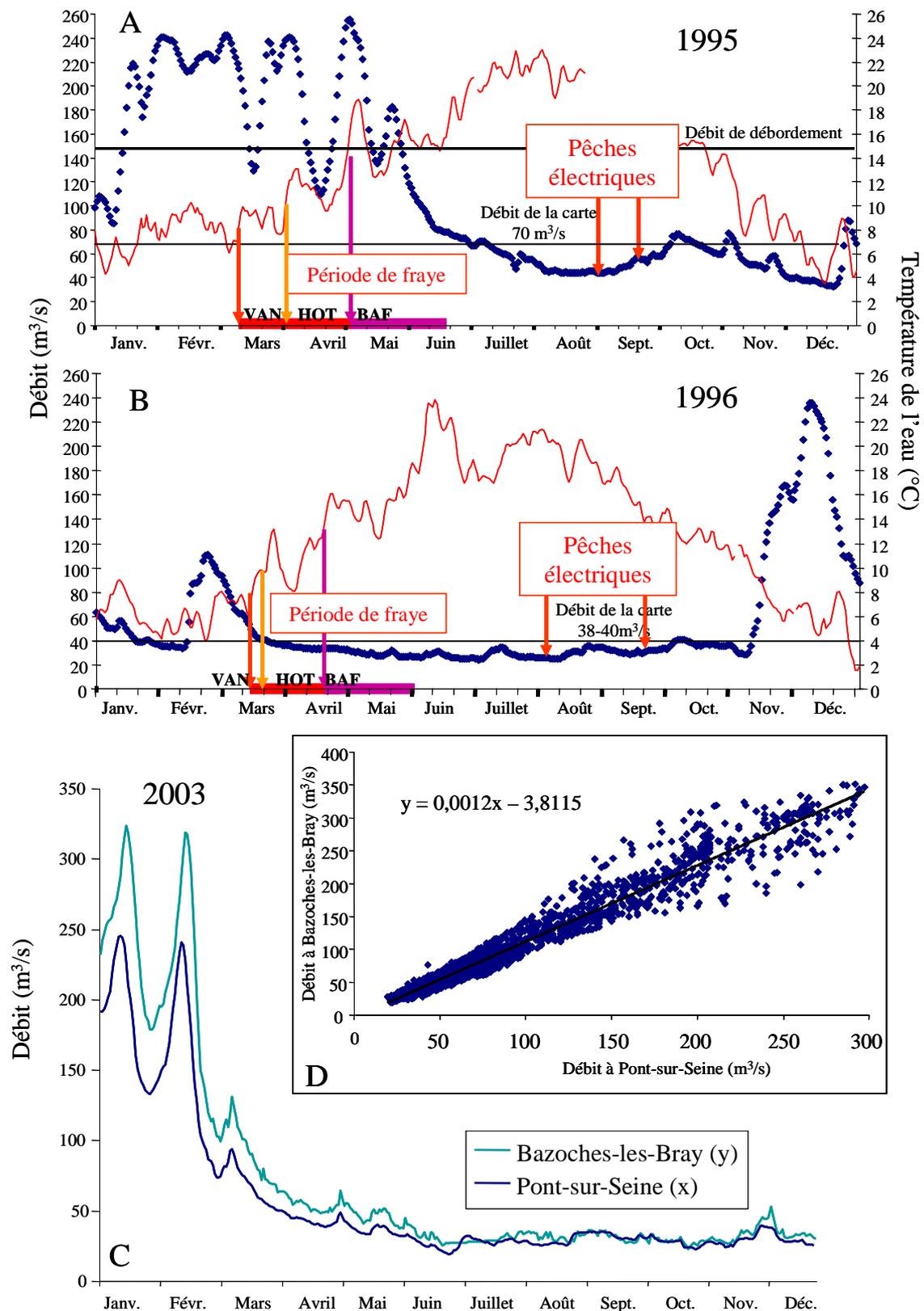


Figure 3.10 – Hydrogrammes des années 1995 (A) et 1996 (B) à Pont-sur-seine (Aube) en bleu. Température de l’eau au niveau de Marnay-sur-Seine en rouge (Figure 3.8). Données EDF (CNPE Nogent-sur-Seine). Les flèches indiquent le début probable de début de fraie pour les vandoise (VAN), hotu (HOT) et Barbeau (BAF). La période de fraie est indiquée par un trait de couleur. Hydrogramme de l’année 2003 aux deux stations (C) et corrélation entre les deux stations pour les débits des années 1999-2004 (D).

Analyse globale des données faunistiques

Parmi l'ensemble des captures réalisées en 1995 et 1996, la taille maximale des jeunes de l'année (0+) est définie selon la méthode présentée au § 1.2.1 (Annexe 8). Les données de densité utilisées sont soit des densités par EPA, soit des densités moyennes par milieu (groupes d'EPA du chenal, des méandres rescindés, des gravières ou des annexes hydrauliques) calculées à partir de la somme des effectifs des EPA dans ces milieux. Ces densités moyennes sont plus élevées en 1995 (2,6 à 40,8 ind./EPA) qu'en 1996 (0,1 à 13,8 ind./EPA). En 1995, le nombre important d'EPA réalisés dans les annexes hydrauliques, milieux riches en 0+, explique sans doute ces densités moyennes élevées. En 1996, les EPA sont majoritairement réalisées dans le chenal où les densités de 0+ sont en général plus faibles (Schiemer et al., 1991). L'abondance relative des espèces est présentée dans le Tableau 3.9.

Tableau 3.9- Abondance relative (en %) des 0+ des espèces capturées chaque année par bief.

Espèce	1995		1996	
	Aménagé	Naturel	Aménagé	Naturel
ABL	48,22	43,06	1,34	30,60
GAR	7,16	10,71	68,71	15,49
CHE	26,53	11,76	4,62	23,31
BRB	6,05	12,50	0,17	1,22
BOU	2,05	10,20	7,14	1,22
GOU	4,33	6,55	1,47	13,00
PER	0,84	0,18	12,47	2,33
HOT	0,06	0,28	0,84	7,35
ROT	0,72	1,15	1,64	0,26
PES	1,56	0,69	0,38	0
BRE	0,36	0,38	0	2,43
BAF	0,57	0,31	0,21	1,69
VAN	0,36	0,47	0,17	0,79
VAI	0	0,72	0	0
ABH	0	0,57	0	0,16
PCH	0,96	0	0,42	0,11
TAN	0	0,17	0,04	0
BRO	0,03	0,16	0	0
LOR	0	0,06	0,25	0
BBG	0,15	0	0,04	0
LOF	0	0,02	0	0,05
CHA	0,03	0,01	0	0
SAN	0	0	0,08	0
EPT	0	0,01	0	0
SPI	0	0,01	0	0

Dans le bief naturel, les espèces dominantes du peuplement adulte observé en 2004 se retrouve dans le peuplement de 0+ : ablette, gardon, chevesne, auxquels s'ajoutent en 1995, la brème bordelière et la bouvière et en 1996, le goujon. Le peuplement de 0+ du bief aménagé

présente un contraste important, dominé par l’ablette et le chevesne en 1995 et par le gardon et la perche en 1996. Comme il est observé sur le Bas Rhône (Cattaneo et al., 2001), les années humides et fraîches au printemps (comme 1995) sont favorables à la reproduction de l’ablette et du chevesne alors que les années sèches et plus chaudes (comme 1996) sont plutôt favorable au gardon. Cela souligne le rôle important de la température dans le recrutement des espèces (Grenouillet et al., 2001). Dans une analyse de la structure temporelle (1999-2003) des peuplements de 0+ d’une partie du bief aménagée, Caudy (2004) a montré que l’année 2003, un année sèche et chaude, les 0+ de perche ont très abondants. Les 0+ de hotu et de barbeau ont des abondances relatives faibles comprises entre 0,28 % à 7,35 % dans le bief naturel et entre 0,06 % à 0,84 % dans le bief aménagé. Dans le bief naturel, la plus forte abondance relative de ces deux espèces en 1996 pourrait être un biais dû à une prospection plus importante du chenal et une moindre prospection des annexes hydrauliques (Tableau 3.7). Afin de tester cette hypothèse, les densités moyennes des deux espèces sont représentées séparément dans le chenal et dans les annexes (Figure 3.11) et les distributions par année et par bief sont testées séparément dans les deux types de milieux à l’aide du test de rang de Wilcoxon.

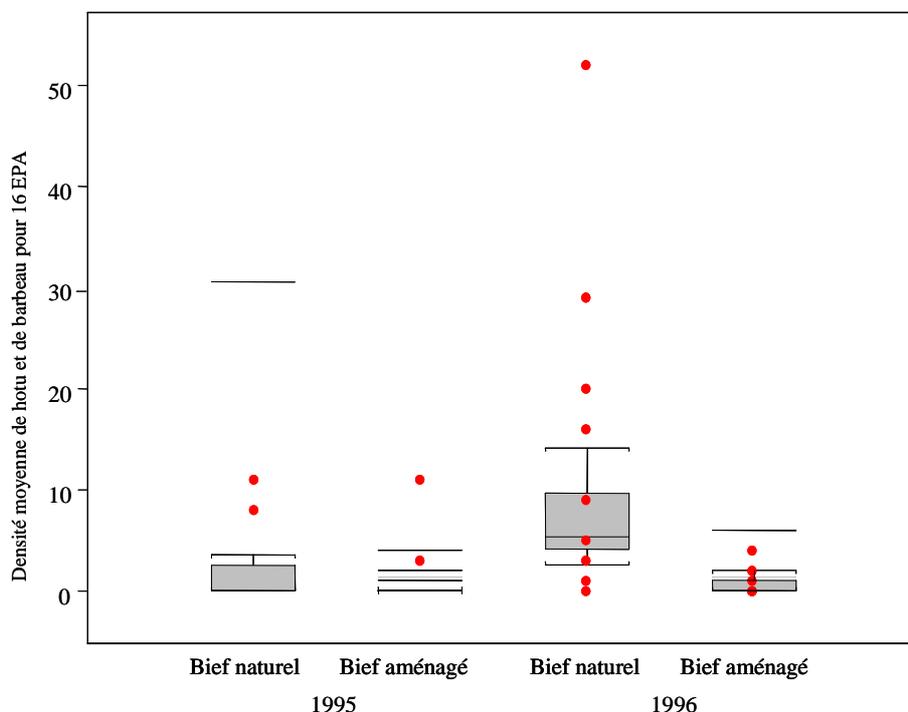


Figure 3.11 – Densité moyenne des 0+ de barbeau et de hotu dans les milieux échantillonnés en 1995 et 1996 dans les deux biefs. Les annexes hydrauliques sont représentées par une « boîte à moustache » (avec en gris la distribution de 50% des valeurs) et les séquences du chenal par des points rouges.

Les résultats significatifs du test de rang de Wilcoxon ($p < 0,05$) sur les distributions entre biefs et années pour chaque milieu sont présentés dans le Tableau 3.10.

Tableau 3.10 – Comparaison des distributions de densités moyennes de hotu et de barbeau dans chaque milieu. Pour chaque ligne, les combinaisons bief/année qui partagent au moins une lettre commune ne sont pas significativement différentes au seuil de 5 % d’après le test de rang de Wilcoxon.

	Bief aménagé		Bief naturel	
	1995	1996	1995	1996
Secteurs du chenal (C)	ab	b	ab	a
Annexes hydrauliques (A)	C	BC	B	A

Dans le bief naturel, les annexes hydrauliques présentent des densités moyennes significativement plus élevées en 1996, alors que la différence n’est pas significative dans le chenal, où une forte variabilité des densités est observée entre les différents secteurs du bief naturel. Ce résultat infirme ainsi l’hypothèse d’un biais d’échantillonnage et confirme le meilleur recrutement des barbeau et hotu en 1996. Dans le bief aménagé, il n’y a pas de différence interannuelle de densités dans les deux types de milieux.

2.2.2 Densité globale de 0+ et surface totale de frayère

La densité moyenne de 0+ de tous les milieux confondus sur chaque bief et chaque année est mise en relation avec la surface totale de frayères calculées à partir des cartes de frayères réalisées dans les deux biefs. Compte tenu des débits observés pendant la fraie en 1996, les surfaces de frayères sont celles calculées à l’aide de la carte 38 m³/s. En 1995, les débits sont supérieurs à 70 m³/s pendant la fraie; les surfaces de frayères calculées pour ce débit sont utilisées en faisant l’hypothèse qu’elles sont sans doute surestimées pour des débits plus élevés. La carte à 80 m³/s est utilisée pour le calcul des surfaces totales de frayères du bief aménagé les deux années. La Figure 3.12 illustre l’effet possible de l’augmentation de surface totale de frayères sur la densité globale de 0+ de barbeau et de hotu à l’échelle d’un bief.

Dans le bief aménagé, la densité moyenne et l’écart-type sont équivalents en 1995 et 1996, bien que les années hydrologiques soient contrastées. La faible surface de frayères disponibles dans ce bief semble avoir un effet limitant sur la ponte.

Dans le bief naturel, les densités plus élevées en 1996 peuvent en partie s’expliquer par des surfaces de frayères disponibles importantes et une stabilité des conditions hydrologiques

favorables au recrutement. Comme Cattaneo et al. (2001) l'observent sur le Bas Rhône, des débits faibles et stables pendant la reproduction sont particulièrement favorables au recrutement du hotu qui a une ponte unique.

L'année 1995 est caractérisée par de forts débits pendant la période de fraie, qui réduisent les surfaces de frayères disponibles à la ponte et éliminent vraisemblablement une partie des pontes déposées dans le chenal. Bien que les conditions de l'année 1995 aient été en partie défavorables au recrutement de ces deux rhéophiles, les densités moyennes restent encore significativement plus élevées que dans le bief aménagé. Cette relation pourrait être étayée si on disposait dans le bief naturel de données pour une année hydrologique où le débit pendant la fraie serait $\approx 70 \text{ m}^3/\text{s}$.

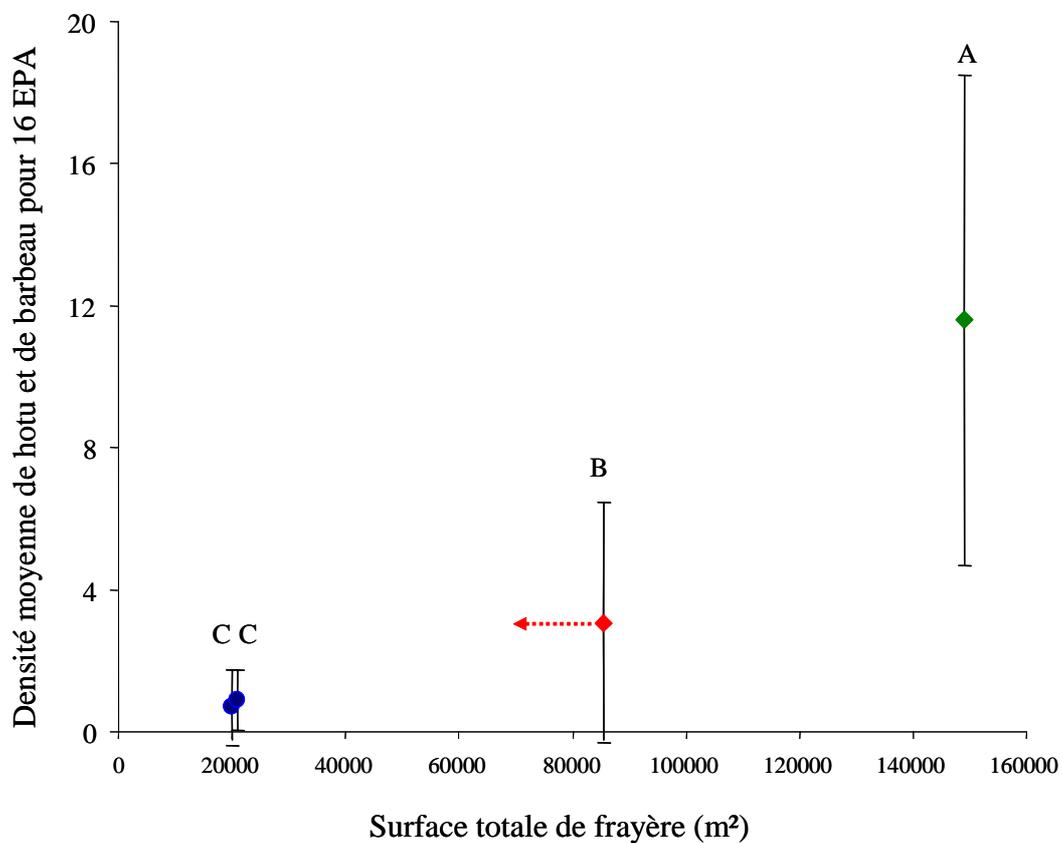


Figure 3.12- Relation entre la densité moyenne de 0+ (hotu et barbeau) et la surface totale de frayères (les barres verticales indiquent l'écart-type); en bleu le bief aménagé en 1995 et 1996, en rouge le bief naturel en 1995 (la flèche indique que la surface totale est surestimée) et en vert le bief naturel en 1996. Les lettres indiquent des différences significatives de distribution de densités d'après le test de rang de Wilcoxon.

2.2.3 Modélisation des relations habitat-0+

Compte tenu des faibles abondances relatives du barbeau et du hotu, seules les données du bief naturel en 1996 sont utilisées pour modéliser la probabilité de présence du hotu (occurrence relative : 9,5 %) et du barbeau (occurrence relative : 5,1 %). De même, seule la densité du hotu sous condition de présence sera modélisée car l'occurrence du barbeau est trop faible pour construire un modèle de densité.

Modélisation mono variable de la présence d'une espèce

Les modèles dont l'AIC est inférieur ou égal à celui du modèle nul, sont présentés dans le Tableau 3.11 pour la présence/absence du hotu et dans le Tableau 3.12 pour la présence/absence du barbeau.

Tableau 3.11 – Modélisation mono-variable de la présence/absence du hotu. Les modèles sont classés par ordre croissant d'AIC et le niveau de significativité de chaque variable est indiqué.

Variable	ddl	AIC	Niveau de signification
Substrat (Sub)	4	284,69	NS
Hauteur d'eau (Haut)	1	285,68	***
Proximité médiane des frayères du secteur (ProxiF)	1	289,35	***
Végétation (Veg)	1	292,85	** (présence)
Berge	2	293,86	** (plage)
Distance à la frayère amont la plus proche (DFam)	1	296,20	*
Distance à la frayère la plus proche (DF)	1	298,43	NS
Surface de frayères du secteur (SurF)	1	298,53	°

*** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ° $p < 0,1$

Les modèles de présence/absence du hotu comprenant une variable environnementale significative au seuil de 10 % sont ceux avec la hauteur d'eau, la présence de végétation ou les berges de type plage (pente faible $< 45^\circ$). La préférence des 0+ de hotu pour des berges en pente douce avec de la végétation leur permet d'éviter la prédation par les piscivores de plus grande taille (Copp, 1992a). Parmi les modèles comprenant les variables spatiales calculées à l'échelle de l'EPA, ceux construits avec les deux distances à la frayère ont des AIC inférieurs à celui du modèle nul ; seul celui qui utilise la distance à la frayère amont la plus proche est significatif. Parmi ces deux distances, celle qui est orientée est donc la plus pertinente. Les modèles comprenant les variables spatiales calculées à l'échelle du secteur ont un AIC inférieur à celui du modèle nul et celui construit avec l'indice de proximité des frayères est très significatif. Cette variable intègre à la fois la surface des frayères incluses dans le secteur (SurF) mais aussi leur contexte spatial sur près de 5 km de cours d'eau (Figure 3.9).

Tableau 3.12 - Modélisation mono-variable de la présence/absence du barbeau. Les modèles sont classés par ordre croissant d'AIC et le niveau de significativité de chaque variable est indiqué.

Variable	ddl	AIC	Niveau de signification
Hauteur d'eau (Haut)	1	182,42	**
Substrat (Sub)	4	183,97	*** (gravier)
Distance à l'habitat d'alimentation le plus proche (DA)	1	185,77	*
Distance à la frayère amont la plus proche (DFam)	1	186,85	*
Distance à la frayère la plus proche (DF)	1	190,66	NS
Proximité médiane des frayères du secteur (ProxiF)	1	191,18	°

*** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$; ° $p < 0,1$

Les modèles présentés pour le barbeau dont les variables environnementales sont significatives au seuil de 10 % sont ceux avec la hauteur d'eau et le substrat gravier. Comme pour le hotu, le modèle construit avec la distance à la frayère amont la plus proche est significatif pour modéliser la présence/absence du barbeau. Le modèle avec la distance à l'habitat d'alimentation joue un rôle significatif dans la présence du barbeau au seuil de 5 % alors que l'indice de proximité des frayères n'est significatif qu'au seuil de 10 %.

La présence de 0+ de ces espèces est liée aux conditions locales de hauteur d'eau, de substrat, de type de berge et de végétation. Les hauteurs d'eau occupées par des 0+ sont essentiellement inférieures à 50 cm. La présence des 0+ est aussi associée au voisinage d'une frayère en amont de la zone échantillonnée (Figure 3.13).

Une partie des 0+ de barbeau est associée aux taches de frayères (distance de 0 m), l'autre partie est principalement localisée à moins de 150 m mais on les observe jusqu'à 830 m en aval d'une frayère (cette localisation peut être soit dans le chenal soit dans une annexe hydraulique, Figure 3.9). Les 0+ de hotu sont moins fréquents dans les taches de frayère que dans un voisinage de 50 m, ils se répartissent principalement jusqu'à 400 m en aval d'une frayère. Winkler et al. (1997) ont observé que la présence de 0+ de hotu dans un habitat de nourricerie était structurée par des apports amont venant des frayères.

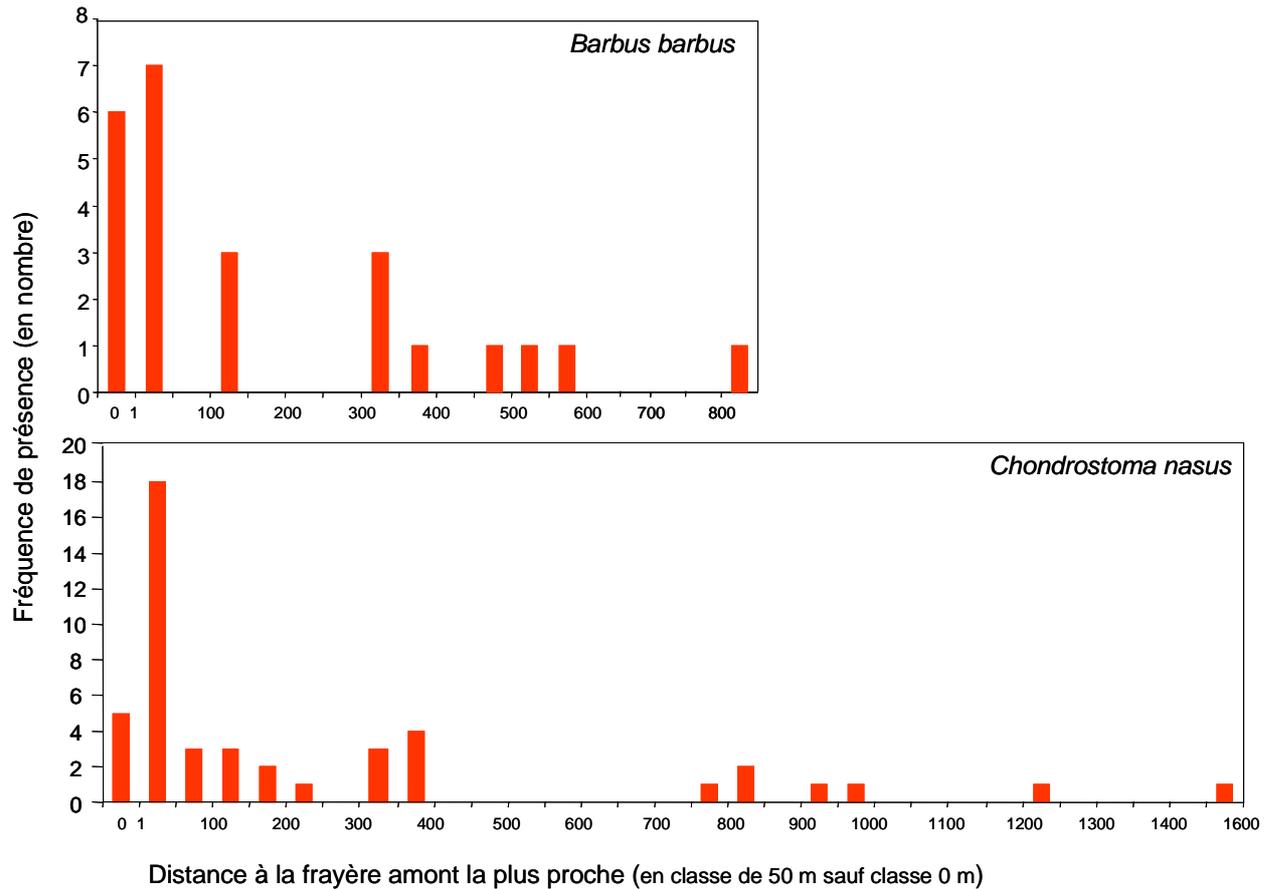


Figure 3.13 – Fréquence des présences observées dans les EPA en fonction des classes de distance à la frayère amont la plus proche. La classe 0 m indique que l’EPA est dans une frayère ; à partir de 1 m, la distance est en classe de 50 m.

Modélisation multivariables de la présence et de l’abondance des hotus et barbeaux

Les modèles construits pour chaque type de variables et pour les deux types combinés sont présentés dans le Tableau 3.13. Pour les deux espèces, les modèles avec les variables environnementales seules expliquent plus de variance alors que les modèles couplant les deux types de variables sont les plus parcimonieux. La variable substrat (Sub) qui a 4 degrés de liberté peut expliquer cette différence car elle est plus pénalisante lorsqu’on utilise l’AIC. Elle n’est d’ailleurs pas sélectionnée dans les modèles combinant les deux types de variables.

Tableau 3.13 – Résultats de la sélection pas à pas des variables environnementales et spatiales, basée sur l’AIC, pour chaque modèle de prédiction de la probabilité de présence. La différence d’AIC entre un modèle et le meilleur modèle est indiquée par le ΔAIC . Le R^2 calculé est le rapport entre $(RD_0 - RD_i)$ et $(RD_0 - RD_s)$; RD_0 , variance résiduelle du modèle nul; RD_i , variance résiduelle du modèle retenu; RD_s , variance résiduelle du modèle saturé.

Espèce	Modèle	AIC	ΔAIC	R^2
<i>C. nasus</i>	A) Variables environnementales			
	Sub+Veg+Haut	275,75	2,95	0,75
	B) Variables spatiales			
	ProxiF+SurF	287,22	14,42	0,34
<i>C. nasus</i>	C) Variables environnementales et spatiales			
	ProxiF + Veg + Haut	272,8	0	0,69
	<hr/>			
<i>B. barbuis</i>	A) Variables environnementales			
	Haut+Sub	178,62	2,7	0,83
	B) Variables spatiales			
	DA+DFam	185,39	9,47	0,38
	C) Variables environnementales et spatiales			
	Haut+DA+DFam	175,92	0	0,79

Pour chaque espèce, le modèle le plus parcimonieux utilisant le critère d’AIC est retenu ; leurs R^2 sont proches du plus élevé. Le modèle de présence/absence du hotu (modèle C) comprend deux variables environnementales locales, la hauteur et la présence de végétation et une variable spatiale, l’indice de proximité des frayères. Le modèle de présence/absence du barbeau (modèle C) est liée à la variable locale de hauteur d’eau ainsi qu’au contexte spatiale de l’EPA, sous la forme des distances à l’habitat d’alimentation et à la frayère amont la plus proche.

Afin d’obtenir l’estimation non biaisée des coefficients des meilleurs modèles finaux, les coefficients de corrélations de Kendall sont calculés entre les variables explicatives (Tableau 3.14). Lorsque deux variables quantitatives corrélées sont présentes dans le modèle, l’une des deux est remplacée par ses résidus comme le recommande Graham (2003) afin de conserver l’information portée par chacune. Le sens de décorrélation est choisi selon que l’on considère une variable plus importante que l’autre (méthode détaillée en Annexe 4).

Le substrat est corrélé à toutes les variables et les variables spatiales sont corrélées entre elles. Cela peut expliquer la disparition du substrat dans les modèles C car il est corrélé à la distance et à la proximité aux frayères. En effet, l’habitat de frayère étant défini par la

présence du substrat gravier ou sable/gravier, la variable spatiale DFam indique une distance à une zone de graviers en amont.

Tableau 3.14 – Coefficient de corrélation de Kendall entre les variables explicatives sélectionnées au moins une fois dans les modèles linéaires généralisés.

Variable	Haut	Veg	Sub	DFam	DA	SurF
Veg	-0,026					
Sub	0,331*	-0,355*				
DFam	0,016	0,091	-0,145*			
DA	0,002	0,069	-0,189*	0,444*		
SurF	-0,054	-0,014	0,115*	-0,562*	-0,267*	
ProxiF	-0,032	-0,007	0,156*	-0,534*	-0,261*	0,826*

* p-value <0.001

Les modèles finaux sont présentés dans le Tableau 3.15. Le modèle final de densité sous condition de présence pour le hotu est obtenu en suivant les mêmes étapes que pour la présence/absence et en utilisant une loi de distribution binomiale négative.

Tableau 3.15 – Coefficients des variables retenues dans le meilleur modèle. Les variables dont l'enlèvement du modèle final n'était pas significatif au seuil de 10 % après un test du χ^2 sont mentionnées par NS. Les variables décorrélatées sont notées par « varA,varB » : varA décorrélatée de varB.

Variable	<i>C. nasus</i>		<i>B. barbuis</i>
	Présence/absence	Densité	Présence/absence
Ordonnée à l'origine	-1,423	0,456	-1,04
ProxiF	0,131*	0,069°	
Veg (présente)	0,922*		
Haut	-0,038*		-0,047*
Vit (< 0,1m/s)		0,558*	
DA			NS
DA, ProxiF		0,008*	
DFam, DA			-0,001*

* p < 0.05; ° p < 0.1

La présence des deux espèces est associée aux faibles hauteurs d'eau. Celle du hotu est associée avec la présence de végétation et l'appartenance à un secteur dont les frayères font partie d'un complexe d'autres frayères (ProxiF élevé). L'association du barbeau avec la

distance à un habitat d'alimentation n'est pas significative au seuil de 10 % alors que l'association avec une distance faible à une frayère amont est significative après décorrélation. Il semble, comme l'a mentionné Northcote (1978) pour certaines espèces, que les 0+ de barbeau soient encore associés, après plusieurs mois, aux frayères de substrat gravier où les adultes sont venus se reproduire. Ces frayères peuvent être favorables à leur alimentation car, par construction, certaines taches de frayère sont confondues avec des taches d'habitat d'alimentation. Les 0+ de barbeau (taille > 20 mm) sur la rivière Sieg (Allemagne) rejoignent pour se nourrir les berges de graviers où les densités de macroinvertébrés benthiques et dérivant sont les plus fortes (Bischoff et Freyhof, 1999).

L'indice de proximité des frayères est retenu dans le modèle de densité des hotus ainsi que les vitesses faibles (< 0,1 m/s) et un éloignement relatif de l'habitat d'alimentation (moyenne : 45 m). La présence de nombreuses frayères voisines dans un secteur favorise la présence et des densités croissantes de 0+ de hotu. Ceux ci se répartissent ensuite localement dans les faibles hauteurs d'eau où la vitesse de courant est inférieure à 0,1 m/s et la végétation présente. Sur le Danube, Keckeis et al. (1997) ont montré chez les 0+ de hotu et barbeau des préférences pour les mêmes gammes de vitesses de courant de 0,01 à 0,1 m/s. La préférence des 0+ de hotu pour des zones de macrophytes est observée sur le Haut-Rhône (Copp, 1992a).

2.3 Conclusion

Les frayères cartographiées *a priori* sur la base des préférences issues de la littérature sont utiles pour étudier la distribution des 0+ de barbeau et de hotu. La surface totale des frayères calculées dans le bief aménagé et dans le bief naturel à deux débits influence en partie les densités moyennes globales de 0+ dans ces biefs. Cependant, d'autres facteurs que la surface disponible pour les reproducteurs agissent sur le succès du recrutement. Les crues de début de printemps peuvent perturber la migration de reproduction vers les frayères à cause de la turbidité et des conditions hydrauliques ou détruire et entraîner plus en aval les pontes. A l'échelle réduite des secteurs de 1 km, la surface totale de frayères n'est au contraire pas explicative de la présence des 0+ dans ces secteurs du bief naturel en 1996.

La prise en compte du contexte spatial et des variables environnementales locales améliore la compréhension de la distribution des 0+ dans les berges du chenal et dans les annexes hydrauliques. Les 0+ de barbeau et de hotu sont présents au voisinage aval des frayères cartographiées. Un grand nombre de 0+ sont encore associés aux frayères (distance à la frayère amont de 0 m) alors que les autres se distribuent jusqu'à 1500 m en aval d'une

frayère. Les 0+ de barbeau restent associé aux frayères de graviers où ils peuvent s'alimenter et se protéger du courant par leur position benthique derrière les graviers. Les distributions en aval des frayères sont le résultat (i) d'une dérive passive des larves incapables de résister au courant et (ii) compte tenu des tailles des 0+ en fin d'été, des mouvements actifs effectués vers l'aval pour rechercher des habitats d'alimentation lorsque leurs besoins énergétiques augmentent.

La distribution spatiale des 0+ de hotu est aussi liée à la structure spatiale des frayères à travers l'indice de proximité aux frayères. Les frayères, habitat source des adultes matures est ainsi un facteur conditionnant la présence des 0+ dans des habitats de nurricerie en aval comme l'ont souligné les travaux de Keckeis et al. (1997) sur le hotu. Cela met aussi en avant l'importance de la connectivité fonctionnelle entre ces frayères et les habitats de nurriceries que sont les annexes hydrauliques largement connectées au chenal. Localement, ils ont ensuite des préférences pour les faibles hauteurs d'eau où la vitesse de courant est inférieure à 0,1 m/s et la végétation présente.

Schlosser (1998) mentionne qu'en fonction de la structure spatiale des habitats, les densités locales de 0+ d'une espèce ubiquiste de l'est de l'Amérique du Nord peuvent être expliquées plus par la dispersion à partir d'habitats sources comme les nurriceries que par les facteurs biotiques ou abiotiques locaux. On proposera plutôt une hiérarchie de facteurs pour expliquer la distribution spatiale des 0+ dans le bief naturel, en lien avec les phases chronologiques du recrutement. La structure spatiale des frayères, lié au débit, joue dans un premier temps sur la présence et le nombre de reproducteurs. La survie et le développement des 0+ sont ensuite tributaires des conditions hydrologiques et thermiques printanières et estivales en lien avec la connectivité fonctionnelle des nurriceries puis des habitats d'alimentation.

3 Conclusion du chapitre

Les taches d'habitat d'alimentation, de repos et de frayère, cartographiées à partir des préférences d'habitats ressources issues de la littérature, constituent des unités fonctionnelles distinctes expliquant en partie la distribution des espèces étudiées. Ce résultat conforte, dans le cas présent, l'hypothèse de départ sur la capacité des avis « d'expert » de la littérature à fournir une information « utilisable » sur la façon dont les espèces se nourrissent et sélectionnent leur habitat.

L'échantillonnage par pêche électrique des taches d'habitat d'alimentation met en évidence directement leur utilisation, principalement pour des barbeaux et hotus âgés de plus d'un an à l'aurore et au crépuscule. Leurs densités sont à la fois plus élevées dans les taches que dans les autres milieux et elles présentent une structure agrégée dans des taches contiguës pouvant correspondre à des populations locales. Les 0+ utilisent aussi ces habitats d'alimentation mais sans exigences strictes et sans distinction selon la période de la journée. Le régime alimentaire des 0+ à l'automne possède des composantes communes avec les adultes et explique qu'ils utilisent en partie les habitats ressources délimité pour des poissons adultes.

Les taches de frayères se révèlent fonctionnelles de façon indirecte par l'étude de la distribution des 0+ issus du recrutement. La présence des 0+ de barbeau et hotu est en effet associée à l'existence d'une frayère en amont de l'EPA et à un contexte spatial avec de nombreuses frayères voisines. Les 0+ des deux espèces sont fréquents dans les taches de frayères ou dans les 150 m en aval d'une frayère. A l'échelle plus globale du bief, les densités totales de 0+ montre une association avec la surface totale de frayères. Ce résultat issu d'une « quasi-expérimentation » puisque l'on dispose de données sur deux années hydrologiques contrastées et deux biefs serait à étayer avec d'autres données. Cependant, compte tenu de l'échelle du paysage étudié, de véritables répliques sont coûteuse en données et tributaires des conditions hydrologiques.

La fonctionnalité des taches d'habitat de repos est aussi mise en évidence de manière indirecte par le rôle de la complémentation à l'échelle journalière pour les individus âgés de plus d'un an. L'habitat de repos, délimité selon des préférences d'individus adultes, est au contraire peu pertinent pour expliquer la distribution des 0+. Contrairement aux adultes qui recherchent des abris en rapport à leur taille, les petits individus ne requièrent que de petites surfaces calmes que l'échelle de la cartographie réalisée ne peut pas représenter.

Les deux types de variables : environnementale locale et spatiale sont importantes conjointement pour expliquer la distribution des adultes dans les habitats d'alimentation ou les 0+ dans les berges du chenal et dans les annexes. Elles renseignent sur les différents niveaux hiérarchiques qui agissent sur la présence et l'abondance locale. La mosaïque des taches d'alimentation et de repos à l'échelle du bief conditionne la présence des adultes de hotu sur certains secteurs du cours d'eau puis dans la tache, ce sont les variables environnementales qui influencent leur présence et leur abondance. La modélisation en deux étapes s'est avérée pertinente pour séparer l'effet des variables spatiales agissant

majoritairement sur la présence et les variables environnementales jouant sur l'abondance (sous condition de présence). L'analyse de co-inertie globalise les deux effets privilégiant l'effet des variables environnementales.

Il est aussi important de noter que nos résultats et les modèles exploratoires de présence et d'abondance construits sont une première étape et nécessitent d'être plus amplement validés. En particulier, les modèles exploratoires sont construits avec des données présentant de faibles occurrences : 16,7 % et 19,5 % pour les adultes et 5,1% et 9,5% pour les 0+ de barbeau et hotu respectivement. Ces valeurs rendent notamment impossible une validation des modèles par partition du jeu de données ou utilisation de la méthode du *bootstrap*. Seule l'acquisition d'un nouveau jeu de données permettra de valider les modèles obtenus. De plus, l'échantillonnage d'un bief entier une année donnée constituant une seule réplique, les données manquent d'indépendance (Millar et Anderson, 2004).

Ces résultats contribuent cependant à l'étude de la répartition des poissons dans les secteurs de cours d'eau qui leur permettent de réaliser leurs fonctions quotidiennes et qui sont habituellement peu étudiées (Bayley et Li, 1992).

The background is an abstract, textured composition of various shades of green and white. It features broad, horizontal brushstrokes in different tones of green, from light lime to deep forest green. Interspersed among these are smaller, more delicate strokes and splatters, creating a sense of movement and depth. The overall effect is reminiscent of a natural scene like a forest or a field of grass, captured with expressive, painterly techniques. The text 'Conclusion générale' is centered over this background in a bold, black, sans-serif font.

Conclusion générale

Conclusion générale

Contribution à l'écologie du paysage fluvial

Méthodologie pour la représentation et l'analyse spatiale du paysage sub-aquatique

L'approche « paysage sub-aquatique » proposée fournit un cadre de travail opérationnel pour analyser la structure spatiale, la dynamique et la connectivité des habitats piscicoles. La réflexion menée sur les concepts fondamentaux des disciplines concernées par notre problématique, a mis en évidence leurs convergences et les particularités des écosystèmes d'eau courante. L'interdisciplinarité, requise par cette approche, nécessite des adaptations afin de prendre en considération les particularités du paysage sub-aquatique fluvial tout en répondant au pré requis de représentation cartographique.

Les milieux aquatiques utilisés par les poissons d'eau courante sont représentés à l'aide d'une mosaïque continue et hiérarchique de taches d'habitats ressources. Cette mosaïque se révèle adaptée à l'analyse de la structure spatio-temporelle des taches d'habitats ressources. La définition de l'habitat utilisée, basée sur les taches d'habitats ressources requises par un individu au cours de son cycle de vie, est une définition fonctionnelle et opérationnelle. Elle facilite dans un premier temps la délimitation de taches discrètes en milieu aquatique. La gamme de valeurs appropriées pour les variables décrivant les habitats ressources favorise la distinction de contours dans un milieu dominé par des gradients environnementaux. La tache d'habitat ressource constitue l'unité fonctionnelle de base d'un modèle emboîté favorisant l'étude des liens entre différents niveaux d'organisation spatio-temporels. Les relations spatiales (supplémentation et complémentation) jouent un rôle fondamental en unissant les différentes taches de ressource. Elles ont orienté le choix de méthodes d'analyse spatiale principalement sur l'évaluation de la connectivité.

Au préalable, l'analyse de la composition des habitats ressources en contexte naturel fournit une base de référence de l'habitat disponible qui peut servir à restaurer les habitats essentiels au maintien des populations dans les milieux aménagés. L'analyse de la configuration des habitats ressources, notamment fragmentation et connectivité, est rendue possible par une étape essentielle d'adaptation du calcul de distance aux contraintes du milieu fluvial. Les méthodes d'estimation de la connectivité structurelle sont alors fondées sur la distance la plus courte entre habitats *via* le cours d'eau ou distance hydrographique. Les

méthodes étudiant la connectivité fonctionnelle reposant elles sur la distance hydrographique mise en relation avec les capacités de mouvement des poissons ou distance fonctionnelle. Le calcul de ces distances et la possibilité d'orientation de ces calculs est opérationnel grâce au logiciel ANAQUALAND spécifiquement réalisé pour répondre aux contraintes des milieux d'eau courante.

Les méthodes d'analyse de la fragmentation qui intègrent à la fois les distances entre taches d'habitats ressources et leurs aires décrivent mieux la variabilité spatio-temporelle des cours d'eau. Ainsi, l'indice de proximité modifié d'après Gustafson et Parker (1994) est pertinent pour détecter à la fois la variabilité temporelle annuelle et les différents degrés d'anthropisation des cours d'eau. Les relations spatiales entre taches d'habitats ressources, analysées au niveau des aires d'activités journalières et des aires de populations locales, fournissent des éléments pour hiérarchiser l'importance de la connectivité structurelle et fonctionnelle. Aux échelles des activités quotidiennes, impliquant des mouvements relativement restreints (10^1 - 10^2 m), la connectivité structurelle peut être suffisante pour estimer la complémentation des habitats ressources. Aux échelles saisonnières, impliquant des migrations de plus grande ampleur (10^3 - 10^4 m), la prise en compte de la connectivité fonctionnelle révèle une complémentation variable en fonction de la taille des individus.

Certaines méthodes proposées permettent de délimiter les aires fonctionnelles d'un niveau d'organisation par l'analyse des relations spatiales entre les aires du niveau inférieur. Par exemple, la méthode d'analyse multi-échelles délimite les contours des aires d'activités journalières à partir des taches d'habitat d'alimentation et de repos. Cependant, la fonctionnalité de ces aires aux différents niveaux d'organisation requiert une prise en compte des aires minimales viables pour un individu, un groupe social ou une population locale. C'est le cas des aires d'activités journalières qui utilisent un avis d'expert pour choisir les surfaces minimales requises pour un groupe social. Les aires minimales de chaque habitat ressource requises pour soutenir des populations locales pourraient être évaluées à l'aide du modèle proposé de dynamique de population densité dépendant et spatialisé.

Parmi les méthodes existantes en écologie du paysage, nous avons choisi et adapté celles qui offrent un compromis entre complexité de mise en œuvre et pertinence biologique. Elles sont relativement diversifiées, en termes de distance hydrographique ou fonctionnelle, de prise en compte des surfaces (habitat source / cible), de l'échelle de calcul (tache ou paysage), et de forme de résultats (métrique ou carte entière). La diversité des méthodes

proposées peut fournir des bases de réflexion pour les appliquer à d'autres taxons aquatiques et d'autres types de cours d'eau.

L'adaptation des méthodes d'analyse spatiale de l'écologie du paysage aux habitats piscicoles met aussi en lumière différentes limitations théoriques et techniques. En particulier, la disponibilité des données s'est révélée cruciale tout au long de ce travail.

Tout d'abord, les données biologiques sont en général peu nombreuses sur les relations entre les variables environnementales et la réalisation d'une fonction vitale. De même, le peu de connaissances sur les comportements lors des mouvements et leur coût énergétique obligent actuellement à de nombreuses hypothèses. L'objectif de ce travail n'étant pas d'acquérir ce type de données biologiques sur la Seine, notre choix s'est porté sur des espèces pour lesquelles des données sont relativement bien documentées en Europe (barbeau fluviatile et hotu). La disponibilité de données sur la sélection des habitats ressources, l'amplitude et les comportements des mouvements et les paramètres démographiques, a fourni des éléments pour tester la faisabilité méthodologique de l'approche proposée. Des éléments de validation de cette démarche sont apportés dans ce travail. Cependant, d'une manière générale l'utilisation des données de la littérature pour établir un modèle « expert » nécessite des précautions lors de l'application à d'autres cours d'eau et une étape de validation.

Ensuite, les données de base nécessaires à la cartographie sub-aquatique sont aussi très peu disponibles dans les milieux d'eau courante, particulièrement pour les grands fleuves profonds et turbides. Les données haute résolution, requises pour représenter les habitats à l'échelle des segments, sont coûteuses d'acquisition. Soit elles utilisent des technologies peu répandues (bathymétrie par radar aéroporté), soit parce que la mise en œuvre est longue sur de grandes étendues (relevé des substrats de fond et positionnement GPS). Une application de l'approche proposée nécessite une réflexion préalable sur la disponibilité des données et la simplification de leur acquisition. La gestion des données spatialisées a montré des limitations en termes de tailles de fichiers et de précisions des opérations spatiales. Ces limitations logiciels restreignent actuellement les possibilités d'augmenter, plus que nous l'avons fait, le rapport entre l'étendue et la résolution du domaine spatial étudié en cours d'eau.

Enfin, la disponibilité des données concernant la variabilité hydrologique est aussi un facteur conditionnant la représentation cartographique de la dynamique temporelle des cours d'eau. La disponibilité d'une bathymétrie précise et d'un modèle hydraulique 2-D fournit les moyens de représenter des cartes à de multiples débits. Dans le cas contraire, les cartes sont

réalisées à quelques débits caractéristiques (médian, quinquennal sec et humide), pour lesquels les données hauteur d'eau et vitesses sont disponibles.

Distribution spatiale des espèces

Les taches d'habitat d'alimentation, de repos et de frayère, cartographiées à partir des préférences d'habitats ressources issues de la littérature, constituent des unités fonctionnelles distinctes expliquant en partie la distribution des espèces étudiées. Les relations spatiales entre taches d'habitats ressources jouent un rôle dans la distribution des poissons au sein des secteurs permettant la réalisation de leurs fonctions quotidiennes et saisonnières. L'importance de la complémentation des habitats d'alimentation et de repos est observée pour les hotus juvéniles et adultes. Bien que quelques auteurs aient mentionné le rôle de la complémentation des habitats ressources pour les poissons d'eau courante, peu l'ont quantifié. Toepfer (1997) a observé des densités fortes du *leopard darter* (*Percina pantherina*) lorsque 60 % des mouilles (habitat quotidien) sont à moins de 75 m d'un radier (frayère).

L'existence d'agrégats de présence de ces deux espèces dans les taches voisines d'habitat d'alimentation confirme que toutes les taches favorables ne sont pas utilisées en même temps, et qu'il existe vraisemblablement de la supplémentation pour cette ressource afin de soutenir une population locale. Des études spatialement continues mettent aussi en évidence des agrégations longitudinales de truites dans des secteurs où l'habitat est favorable, qui sont assimilables à des populations locales (Gresswell et al., 2006). L'échantillonnage spatialement continu des taches d'un habitat ressource permet ainsi de détecter d'éventuelles transitions dans la structure des populations. Ces observations incitent à prendre des précautions lors de l'application de modèles prédictifs de la distribution des espèces, sur la totalité d'un cours d'eau ou d'un segment. En effet, cette « non stationnarité » spatiale peut entraîner de faibles performances des modèles lors de leur application à de larges étendues (Osborne et Suarez-Seoane, 2002).

L'étude de l'influence relative du contexte spatial et des variables physiques locales sur la présence/absence et la densité des espèces, montre l'intérêt d'utiliser conjointement les deux types de variables. L'utilisation des modèles linéaires généralisés (GLM) en deux étapes met en évidence la fonctionnalité des niveaux d'organisation que constitue d'une part la tache de ressource et d'autre part, les relations spatiales entre diverses taches de ressources. Elle distingue les facteurs qui influencent la présence/absence, et ceux qui expliquent l'abondance. Les premiers impliquant majoritairement des processus agissant à des échelles spatiales,

supportent des processus à long terme : supplémentation et complémentation des ressources. Les seconds sont plutôt associés à des processus à court terme comme la meilleure combinaison locale de hauteur d'eau et de vitesse du courant.

Apports à l'écologie du paysage

La particularité des systèmes d'eau courante dépendants du vecteur aquatique orienté, peut fournir un moyen de tester les concepts actuels de l'écologie du paysage afin de la rendre plus générale (Wiens, 2002; Wu et Hobbs, 2002). La dynamique temporelle rapide des cours d'eau naturels soumis à des perturbations fréquentes impose une réflexion préalable sur la faisabilité d'une représentation cartographique du paysage sub-aquatique. Le recours à une gamme de quelques débits pertinents ou à la modélisation hydraulique pour représenter la variabilité hydrologique annuelle fournit des éléments de quantification de l'instabilité de ces milieux. L'équilibre dynamique des cours d'eau pourrait servir à la réflexion sur les moyens de représentation et d'analyse des divers types de dynamiques temporelles. Un indice de permanence des annexes hydrauliques, calculé à partir de cartes réalisées à deux débits est un moyen de synthétiser les deux représentations. A l'opposé, les cours d'eau aménagés présentent une homogénéité et une stabilité du chenal qui en font des milieux « figés dans le temps » (Ward, 2002). Pour ce type de milieux, nous avons montré qu'une seule carte suffit à représenter le paysage sub-aquatique d'un bief navigué.

Les flux étant contraints par l'orientation du vecteur dominant, les métriques et les méthodes d'analyse développées dans cette thèse donnent des exemples d'incorporation de l'anisotropie des flux d'individus dans les paysages. Ainsi, la distance à la frayère amont la plus proche s'est révélée plus pertinente que la distance à la frayère la plus proche (amont ou aval). La connectivité fonctionnelle est aussi nécessairement orientée en fonction de la réponse des organismes étudiés au vecteur dominant. Ainsi, les larves de poissons se déplacent principalement par dérive dans le sens du courant, alors que les adultes matures se déplacent activement dans le sens opposé lors de la reproduction.

La nécessité d'utiliser diverses taches d'habitats ressources via des mouvements fait des poissons d'eau courante de bons modèles pour alimenter la réflexion sur la prise en compte de l'hétérogénéité à « l'intérieur » des aires supportant les populations locales, souvent considérées comme homogènes. Dans ces aires, le rôle de la supplémentation et de la complémentation peut être important et conditionne l'ampleur des mouvements journaliers et saisonniers. L'étude de ces deux processus dans chaque aire de population locale avant celle

de la dispersion entre taches de population locale bénéficierait sans doute aux recherches sur la dynamique de population d'espèces mobiles et « multi-habitats ».

Enfin, notre approche contribue à la réflexion sur l'importance relative de la connectivité structurelle et fonctionnelle. En milieu aquatique, la composante structurelle contraint fortement la composante fonctionnelle. La mesure de connectivité structurelle apporte dans un premier temps des éléments importants d'analyse de la structure spatiale des habitats ressources. La connectivité fonctionnelle s'avère plus pertinente lorsque des trajets importants sont réalisés ou lorsque l'on souhaite prendre en compte la variation de taille individuelle.

Implications pour la gestion et la restauration des habitats piscicoles

La mise en évidence de la fonctionnalité des habitats ressources permet d'utiliser les métriques de composition pour faire un bilan quantitatif de chaque habitat ressource disponible dans les secteurs étudiés. Il est possible d'identifier l'habitat ressource le moins représenté ainsi que l'habitat ressource critique lorsque les surfaces minimales requises pour un individu ou une population locale sont connues. Par exemple, il semble qu'un radier de 300 m² (habitat d'alimentation) puisse accueillir durablement un ou plusieurs groupes de barbeaux cumulant 100 individus (E. Baras, communication personnelle). Cette valeur est utilisée dans le modèle de dynamique de population densité dépendant construit au cours de ce travail. Il peut en découler des priorités de préservation et de restauration de certains habitats ressources. C'est le cas de l'habitat d'alimentation du barbeau et du hotu qui nécessite d'être restauré en priorité dans le chenal rectifié du bief aménagé avant d'envisager une restauration des frayères.

Après un bilan global de chaque habitat ressource, il est nécessaire d'évaluer la valeur relative des taches existantes de cet habitat. L'analyse de leur surface et de leur contexte spatial à l'aide des deux indices de proximité proposés au cours de ce travail, permet de hiérarchiser leur valeur. Ainsi, la préservation d'une tache faisant partie d'une mosaïque de taches du même habitat ressource (supplémentation) et de taches d'un habitat ressource complémentaire (complémentation) sera privilégiée par le gestionnaire. En effet, une forte complémentation évite des trajets longs et coûteux entre les taches d'habitats ressources qui augmentent le risque de mortalité. Cela semble particulièrement important à l'échelle

journalière à laquelle les poissons réalisent diverses fonctions impliquant des mouvements fréquents. Restaurer sur de courtes distances des taches des habitats de repos et d'alimentation permet l'installation à long terme d'agrégats d'individus voire d'une population locale. A l'opposé, pour une tache isolée d'autres habitats ressources complémentaires, des mesures de restauration du contexte spatial seront préconisées.

Les méthodes fournissant des cartes globales à l'échelle du bief, apportent des informations complémentaires de l'analyse de chaque tache d'habitat ressource. La visualisation de zones déficientes en taches d'habitats ressources complémentaires sur la carte des aires d'activités journalières peut aider à raisonner la localisation des taches d'habitats à restaurer. Cependant, il n'est pas forcément utile de restaurer tous les habitats ressources partout. L'agrégation sur un secteur limité des diverses ressources complémentaires peut convenir au maintien d'une population locale. De même, la visualisation des secteurs peu connectés biologiquement à un habitat ressource renseigne sur la localisation potentielle d'habitat à restaurer. La résistance médiane au déplacement est une métrique globale évaluant la difficulté à traverser un bief pour un poisson de taille donnée. Cette valeur est un moyen de hiérarchiser la qualité de différents segments d'une plaine alluviale ou d'un bassin versant.

Ces métriques et méthodes d'analyse spatiale sont aussi un moyen de tester des scénarios de disparition (dans le cadre de l'étude d'impact d'un aménagement de cours d'eau) ou de restauration de taches d'habitat (dans le cas de mesures compensatoires), en fournissant une visualisation des conséquences de l'ajout ou de la perte d'une tache. Les conséquences sont alors évaluées sur le bief ou le segment dans sa globalité à l'aide des cartes ou localement à l'aide des métriques calculées à l'échelle d'une tache. Divers scénarios de restauration, faisant varier la taille et la localisation des taches restaurées, peuvent être construits pour quantifier la modification de la supplémentation ou de la complémentation, et tester leur influence sur la viabilité de population. De plus, un scénario de restauration d'habitat pour une espèce peut être testé vis-à-vis des habitats ressources d'une autre espèce, la localisation de la tache restaurée ne devant pas détruire l'habitat critique d'une autre espèce.

Axes de recherche à approfondir et perspectives

La poursuite de la validation des méthodes d'analyse spatiale à l'aide de données de distribution des poissons nécessite une réflexion sur les méthodes d'investigation.

La validation des modèles pour des espèces présentant de faibles occurrences est restreinte à l'acquisition d'un nouveau jeu de données, car les méthodes de type partition du jeu de données ou *bootstrap* ne sont pas envisageables. De plus, l'échantillonnage spatialement continu d'un bief une année donnée pose le problème de la non indépendance des données ou pseudo-réplication, soulignée récemment en milieu aquatique par Millar et Anderson (2004). Une solution consiste à utiliser des modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM) qui incorporent les effets aléatoires. Un exemple d'effet aléatoire est la dépendance des unités d'échantillonnage (UE) par rapport aux taches d'habitat d'alimentation. La modélisation devient alors plus précise car les effets aléatoires et les erreurs sont séparés dans la variance. Le recours à la géostatistique est aussi un moyen d'étudier les patrons spatiaux de distribution des espèces et un moyen de prendre en compte la dépendance des données (Greswell et al. 2006 ; Annexe 2).

La validation des cartes de complémentarité à l'échelle journalière peut s'envisager à l'aide d'un échantillonnage basé sur les deux habitats ressources ou d'autres méthodes inspirées de l'écologie comportementale. Le radiopistage physiologique, estimant l'énergie consommée, couplé au tracé du mouvement effectué, pourrait valider les gammes de résistances au déplacement que nous avons établies. La mesure des temps de parcours semble aussi pouvoir donner une indication de la résistance du milieu (Bélisle, 2005). La connaissance des comportements lors des migrations apporterait des éléments pour comprendre l'évitement de certains milieux en fonction de la taille de l'individu.

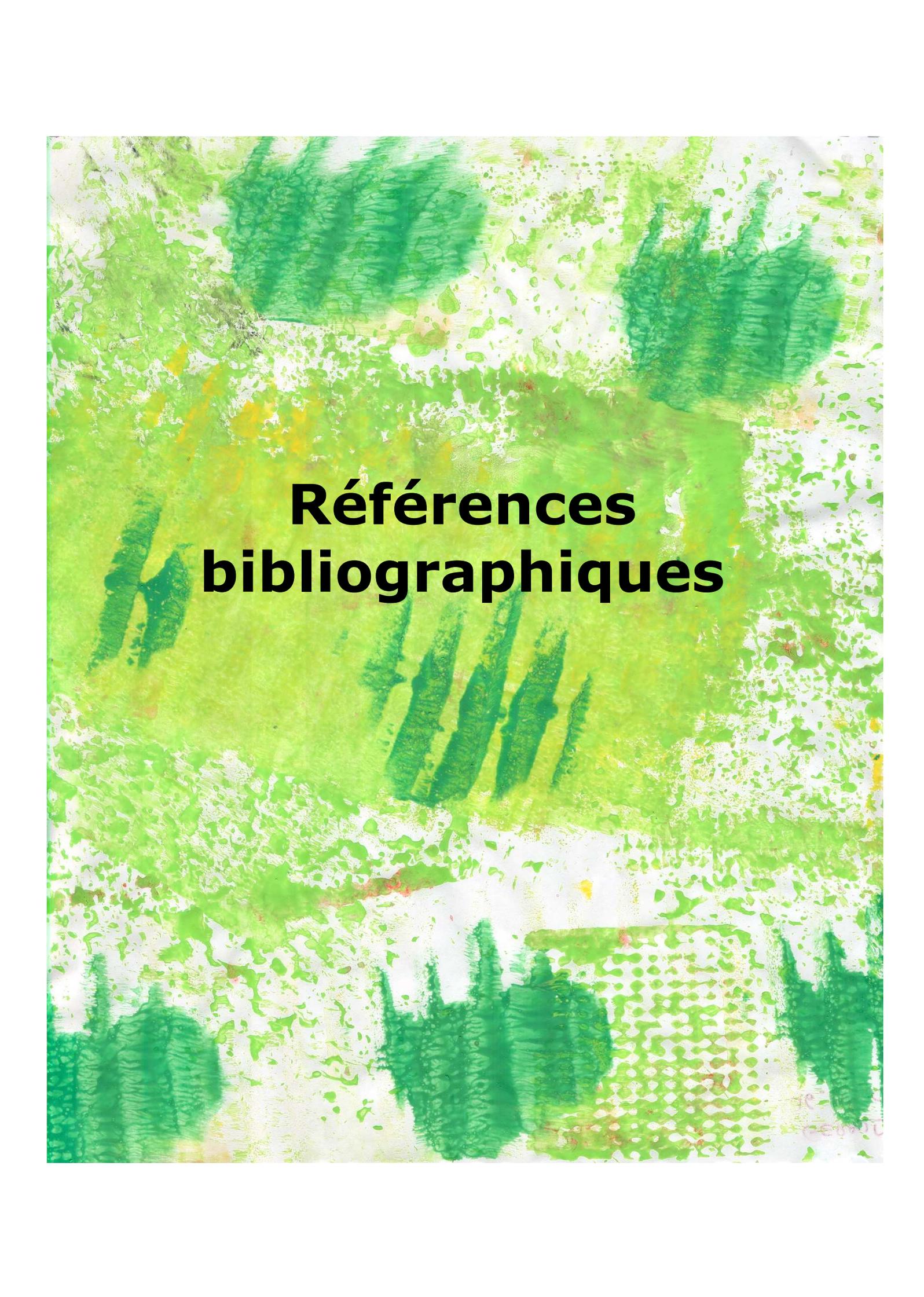
Une meilleure connaissance de l'écologie comportementale des espèces, de la sélection des habitats et de la connectivité à l'échelle des paysages aquatiques et terrestres, s'avère donc nécessaire à la compréhension des mouvements. Cependant, comme le soulignent Lima et Zollner (1996) et Bélisle (2005), travailler à large échelle avec un grand nombre de paramètres représente un défi pour l'écologie comportementale. Associées ou non au radiopistage, les méthodes de capture, marquage, recapture sont fréquemment utilisées pour étudier l'ampleur des mouvements journaliers et saisonniers des poissons d'eau courante

(Smithson et Johnston, 1999; Hilderbrand et Kershner, 2000; Grift et al., 2001; Nakamura et al., 2002; Rosell et MacOscar, 2002). Elles le sont assez peu pour évaluer des taux de mouvements entre différents habitats (Labbe et Fausch, 2000 ; Lonzarich et al., 2000), ou l'effet de la fragmentation sur les mouvements (Fischer et Kummer, 2000).

Les cartes de connectivité fonctionnelle proposées dans ce travail bénéficieraient de la comparaison avec une approche individu-centrée, développée dans des travaux parallèles à partir des cartes d'habitats ressources que nous avons réalisées (Le Pichon et al., 2003; Le Pichon et al., 2004). La connectivité fonctionnelle entre taches de population locale fournit une évaluation du taux de dispersion. Elle pourrait être comparée avec le nombre de migrants par génération déterminé à l'aide de la divergence génétique entre les populations locales comme le propose Stevens et al. (2006) pour des batraciens.

Enfin, le travail exploratoire de modélisation de la viabilité de population montre l'importance de préciser le taux de survie des jeunes de l'année et les densités maximales d'individus dans les habitats ressources pour construire des modèles plus pertinents. Une perspective majeure de ce travail est le couplage entre modèles densité-dépendant et spatialisé. Il serait informatif d'utiliser dans le modèle les aires potentielles de populations locales préalablement délimitées pour les deux biefs de la Bassée.

L'approche « paysage sub-aquatique » s'est avérée utile pour étudier d'une part, les processus résultant des mouvements des poissons entre taches d'habitat ressource et d'autre part, répondre aux attentes des gestionnaires souhaitant hiérarchiser leurs priorités de restauration des cours d'eau aménagés. Plus largement, elle apporte une contribution à (i) l'écologie du paysage en alimentant la réflexion sur certains thèmes comme l'analyse des dynamiques temporelles rapides ou la prise en compte de l'anisotropie des mouvements dans les paysages, et (ii) à l'écologie des cours d'eau en montrant l'intérêt de la prise en compte du contexte spatial dans les modèles de distribution des poissons.

The background is an abstract, textured composition of various shades of green and white. It features broad, horizontal brushstrokes in a vibrant green, interspersed with smaller, more delicate strokes and splatters in lighter green and white. The overall effect is organic and painterly, resembling a close-up of a natural surface or a piece of abstract art.

Références bibliographiques

Références bibliographiques

- Aarts, B. G. W., Van den Brink, F. W. B. et Nienhuis, P. H.** (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**(1), 3-23.
- Adriaensen, F., Chardon, J. P., De Blust, G., Swinnen, E., Villalba, S., Gulinck, H. et Matthysen, E.** (2003). The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*, **64**(4), 233-247.
- Akcakaya, H. et Sjögren-Gulve** (2000). Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins*, **48**, 9-21.
- Akcakaya, H. R., Burgman, M. A. et L., Ginzburg.** (1999). Applied Population Ecology, 2nd edition, Sinauer Associates, Sunderland, 285 p.
- Alabaster, J. S. et Robertson, K. G.** (1961). The effect of diurnal changes in temperature, dissolved oxygen and illumination on the behaviour of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), bream (*Abramis brama* (L.)) and perch (*Perca fluviatilis* (L.)). *Animal Behaviour*, **9**, 187-192.
- Allan, J. D.** (1995). Stream Ecology: Structure and fonction of running waters. London, Chapman & Hall, 388 p.
- Allan, J. D.** (2004). Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **35**, 257-284.
- Allen, T. F. H. et Starr, T. B.** (1982). Hierarchy : perspectives for ecological complexity. Chicago, The University of Chicago Press, 310 p.
- Amoros, C. et Bornette, G.** (2002). Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology*, **47**(4), 761-776.
- Amoros, C. et Petts, G. E.** (1993). Hydrosystèmes fluviaux. Paris, Masson, 300 p.
- Angermeier, P. L. et Karr, J. R.** (1984). Relationships between woody debris and fish habitat in a small warmwater stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **113**, 716-726.
- Antrop, M.** (2000). Background concepts for integrated landscape analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **77**, 17-28.
- Arcsott, D. B., Tockner, K. et Ward, J. V.** (2000). Aquatic habitat diversity along the corridor of an Alpine floodplain river (Fiume Tagliamento, Italy). *Archiv für Hydrobiologie*, **149**(4), 679-704.
- Baade, U. et Fredrich, F.** (1998). Movement and pattern of activity of the roach in the River Spree, Germany. *Journal of Fish Biology*, **52**(6), 1165-1174.
- Baguette, M. et Mennechez, G.** (2004). Resource and habitat patches, landscape ecology and metapopulation biology: a consensual viewpoint. *Oikos*, **106**(2), 399-403.
- Balon, E. K.** (1975). Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **32**(6), 821-864.

- Banarescu, P. M.** (1991). L'ichtyofaune d'Europe occidentale et son origine. Ecole d'été "Influence des facteurs de l'environnement sur les peuplements piscicoles". Arles (10-13 septembre 1991), 6p.
- Baras, E.** (1992). A study of time and space utilisation strategies in the common barbel *Barbus barbus* (L.). *Cahiers d'Ethologie*, **12**(2-3), 125-442.
- Baras, E.** (1994). Constraints imposed by high densities on behavioural spawning strategies in the barbel, *Barbus barbus*. *Folia Zoologica*, **43**(3), 255-266.
- Baras, E.** (1997). Environment determinants of residence area selection by *Barbus barbus* in the River Ourthe. *Aquatic Living Resources*, **10**(4), 195-206.
- Baras, E. et Cherry, B.** (1990). Seasonal activities of female barbel *Barbus barbus* (L.) in the River Ourthe (Southern Belgium), as revealed by radio tracking. *Aquatic Living Resources*, (3), 283-294.
- Baras, E., Lambert, H. et Philippart, J.-C.** (1994). A comprehensive assessment of the failure of *Barbus barbus* spawning migrations through a fish pass in the canalized River Meuse (Belgium). *Aquatic Living Resources*, **7**(3), 181-189.
- Baras, E. et Nindaba, J.** (1999). Diel dynamics of habitat use by riverine young-of-the-year *Barbus barbus* and *Chondrostoma nasus* (Cyprinidae). *Archiv für Hydrobiologie*, **146**(4), 431-448.
- Barry, S. C. et Welsh, A. H.** (2002). Generalized additive modelling and zero inflated count data. *Ecological Modelling*, **157**, 179-188.
- Bateman, D. S. G., R. E.; Torgersen, C. E.** (2005). Evaluating single-pass catch as a tool for identifying spatial pattern in fish distribution. *Journal of Freshwater Ecology*, **20**(2), 335-345.
- Baudry, J.** (1992). Introduction générale. In: Hiérarchies et échelles en écologie, P. Auger, J. Baudry et F. Fournier (Ed.), Paris, Naturalia publications, 9-18.
- Baudry, J., Boussard, H. et Schermann, N.** (2005). Chloe 3.0 : Freeware of multi-scales analyses on ASCII raster files. *Rennes, INRA, SAD-Armorique*.
- Baudry, J., Burel, F., Thenail, C. et Le Coeur, D.** (2000). A holistic landscape ecological study of the interactions between farming activities and ecological patterns in Brittany, France. *Landscape and Urban Planning*, **50**(1-3), 119-128.
- Baudry, J. et Denis, D.** (1995). Chloé: Utilitaire d'analyse de l'hétérogénéité d'une image; (fichiers image IDRISI). Rennes, INRA-SAD Armorique.
- Baudry, J. et Merriam, H. G.** (1988). Connectivity and connectedness: functional versus structural patterns in landscapes. In: Connectivity in Landscape Ecology, Schreiber K.-F ed. Proceedings of the 2nd International Association for Landscape Ecology. *Münstersche Geographische Arbeiten*, **29**, 23-28.
- Baum, K. A., Haynes, K. J., Dillemath, F. P. et Cronin, J. T.** (2004). The matrix enhances the effectiveness of corridors and stepping stones. *Ecology*, **85**(10), 2671-2676.
- Baxter, C. V.** (2002). Fish movement and assemblage dynamics in a pacific northwest riverscape. PhD dissertation, Fisheries Science, Oregon State University, Corvallis, 174 p.
- Bayley, P. B. et Li, H. W.** (1992). Riverine fishes. In: The rivers handbook : hydrological and ecological principles, P. Calow et G. E. Petts (Ed.), Oxford, Blackwell, 251-281.

- Begon, M., Harper, J. L. et Townsend, C. R.** (1996). Ecology: individuals, populations and communities - 3rd edition, Blackwell Science, 752 p.
- Bélisle, M.** (2005). Measuring landscape connectivity: the challenge of behavioral landscape ecology. *Ecology*, **86**(8), 1988-1995.
- Belliard, J.** (1994). Le peuplement ichtyologique du bassin de la Seine: rôle et signification des échelles temporelles et spatiales. Thèse de Doctorat, Université Paris VI, Paris, 197 p.
- Belliard, J.** (1999). Réseau hydrobiologique et piscicole (RHP): synthèse des données 1998. CSP, Compiègne. 130 p.
- Belliard, J., Boët, P. et Tales, E.** (1997). Regional and longitudinal patterns of fish community structure in the Seine River basin, France. *Environmental Biology of Fishes*, **50**(2), 133-147.
- Bergandi, D. et Blandin, P.** (1998). Holism vs. reductionism: do ecosystem ecology and landscape ecology clarify the debate? *Acta Biotheorica*, **46**, 185-206.
- Berrebi-dit-Thomas, R.** (1999). Le recrutement des communautés piscicoles dans les annexes hydrauliques de la plaine de La Bassée (Seine). Thèse de Doctorat, Univ. Paris VI, Paris, 271 p.
- Berrebi-dit-Thomas, R., Belliard, J. et Boët, P.** (1998). Caractéristiques des peuplements piscicoles sensibles aux altérations du milieu dans les cours d'eau du bassin de la Seine. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **348**, 47-64.
- Bilodeau, C.** (2005). Structure spatiale du paysage sub-aquatique et viabilité des populations de poissons d'eau courante. Master de Sciences et Technologies; Spécialité Ecologie, Biodiversité et Evolution, Cemagref, Antony, 42 p.
- Bischoff, A. et Freyhof, J.** (1999). Seasonal shifts in day-time resource use of 0+ barbel, *Barbus Barbus*. *Environmental Biology of Fishes*, **56**(1-2), 199-212.
- Bischoff, A. et Scholten, M.** (1996). Diurnal distribution patterns of 0+ barbel *Barbus barbus* in two different types of habitats in the River Sieg, Germany. *Folia Zoologica*, **45**, 13-20.
- Blanc, L.** (2000). Données spatio-temporelles en écologie et analyses multitableaux: examen d'une relation. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard-Lyon I, Lyon, 266 p.
- Blondel, J.** (1995). Biogéographie évolutive, Masson, Paris, 297p.
- Boët, P., Belliard, J., Berrebi-dit-Thomas, R. et Tales, E.** (1999). Multiple human impacts by the City of Paris on fish communities in the Seine river basin, France. *Hydrobiologia*, **410**, 59-68.
- Bond, N. R. et Lake, P. S.** (2003). Local habitat restoration in streams: Constraints on the effectiveness of restoration for stream biota. *Ecological Management and Restoration*, **4**(3), 193-198.
- Booth, A. J.** (2001). Are fisheries geographical information systems merely glorified mapping tools. In: Proceeding of the first international symposium on Geographic Information Systems (GIS) in Fishery Science, T. Nishida, P. J. Kailola et C. E. Hollingworth (Ed.), Saitama, Japan, Fishery GIS Research Group, 366-378.
- Bornette, G., Amoros, C., Piegay, H., Tachet, J. et Hein, T.** (1998). Ecological complexity of wetlands within a river landscape. *Biological Conservation*, **85**(1-2), 35-45.

- Boyer, F.** (2000). Evolution historique de la Bassée. PNRZH, projet 07, rapport final, Paris, 91-107
- Brennan, J. M., Bender, D. J., Contreras, T. A. et Fahrig, L.** (2002). Focal patch landscape studies for wildlife management: Optimizing sampling effort across scales. In: Integrating landscape ecology into natural resource management, J. Liu et W. W. Taylor, Cambridge University Press, 68-91.
- Bretschko, G.** (1995). River/land ecotones: Scales and patterns. *Hydrobiologia*, **303**(1-3), 83-91.
- Burel, F. et Baudry, J.** (1999). Ecologie du paysage, concepts, méthodes et applications. Techniques et Documentations, Paris, 359p.
- Burnham, K. P. et Anderson, D. R.** (2002). Model Selection and Multimodel Inferences. A Practical Information-theoretic Approach, 2nd edn. New York, NY, Springer.
- Capra, H.** (1995). Amélioration des modèles prédictifs d'habitat de la truite fario. Université Claude Bernard-Lyon I, Lyon, 267 p.
- Capra, H., Sabaton, C., Gouraud, V., Souchon, Y. et Lim, P.** (2003). A population dynamics model and habitat simulation as a tool to predict brown trout demography in natural and bypassed stream reaches. *River Research and Applications*, **19**, 551-568.
- Carling, P. A.** (1996). In-stream hydraulics and sediment transport. In: River Flows and Channel Forms, G. E. Petts et P. Calow (Ed.), Oxford, Blackwell, 160-184.
- Caswell, H.** (2001). Matrix Population Models: construction, analysis, and interpretation. Sunderland, Massachusetts, Sinauer associates, 328p.
- Cattaneo, F., Carrel, G., Lamouroux, N. et Breil, P.** (2001). Relationship between hydrology and cyprinid reproductive success in the Lower Rhone at Montelimar, France. *Archiv Fur Hydrobiologie*, **151**(3), 427-450.
- Cattaneo, F., Lamouroux, N., Breil, P. et Capra, H.** (2002). The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**(1), 12-22.
- Caudy, O.** (2004). Variabilité temporelle des peuplements ichtyologiques d'un bras mort de la Seine. Rapport de stage DESS GIREC, Université de Metz, Cemagref Antony, 60p.
- Changeux, T. et Pont, D.** (1995). Current status of the riverine fishes of the French Mediterranean Basin. *Biological Conservation*, **72**(2), 137-158.
- Charles, S., Bravo de La Parra, R., Mallet, J.-P., Persat, H. et Auger, P.** (2000). Annual spawning migrations in modelling brown trout population dynamics inside an arborescent river network. *Ecological Modelling*, **133**, 15-31.
- Childers, H. M.** (2000). Scale, ecological fallacy, and the River Continuum Concept. Master of Arts in Geography, Eberly College of Arts and Sciences, West Virginia University, 43 p.
- Choquenot, D. et Ruscoe, W. A.** (2003). Landscape complementation and food limitation of large herbivores: habitat-related constraints on the foraging efficiency of wild pigs. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 14-26.
- Clough, S. et Ladle, M.** (1997). Diel migration and site fidelity in a stream-dwelling cyprinid, *Leuciscus leuciscus*. *Journal of Fish Biology*, **50**(5), 1117-1119.

- Connell, J. H.** (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-1310.
- Cooper, S. D., Barmuta, L., Sarnelle, O., Kratz, K. et Diehl, S.** (1997). Quantifying spatial heterogeneity in streams. *Journal of North American Benthological Society* **16**(1), 174-188.
- Copp, G. H.** (1987). Le rôle et le fonctionnement des milieux aquatiques du Haut-Rhône français comme sites de reproduction et de nurserie pour les poissons du fleuve. Thèse de Doctorat, Université C. Bernard Lyon I, Lyon, 97 p.
- Copp, G. H.** (1989). Electrofishing for fish larvae and 0+ juveniles : equipment modifications for increased efficiency with short fishes. *Aquaculture and Fisheries Management*, **20**(4), 453-462.
- Copp, G. H.** (1992a). Comparative microhabitat use of cyprinid larvae and juveniles in a lotic floodplain channel. *Environmental Biology of Fishes*, **33**(1-2), 181-193.
- Copp, G. H.** (1992b). An empirical model for predicting microhabitat of 0+ juvenile fishes in a lowland river catchment. *Oecologia*, **91**(3), 338-345.
- Cowx, I. G. et Welcomme, R. L.** (1998). Rehabilitation of rivers for fish., Fishing News Books, 260 p.
- Crivelli, A. J., Malakou, M., Catsadorakis, G. et Rosecchi, E.** (1997). Life history and spawning migration of the Prespa nase *Chondrostoma prespensis*. *Folia Zoologica*, **46**, 37-49.
- Curie, F., Ducharne, A., Bendjoudi, H., Gaillard, S. et Sébilo, M.** (2004). Classification et typologie fonctionnelle des zones humides riveraines à l'échelle du bassin de la Seine : élimination et rétention des nitrates, Piren-Seine Rapport 2003. CNRS, Université Paris VI, 11 p.
- Dasnias, P., Kovacs, J. C., Leloup, V. et Said Hassani, M.** (2000). Evolution de l'utilisation récente des sols. PNRZH, projet 07, rapport final, Paris, 107-122
- Dauble, D. D., Johnson, R. L. et Garcia, A. P.** (1999). Fall chinook salmon spawning in the tailraces of lower Snake river hydroelectric projects. *Transactions of the American Fisheries Society*, **128**(4), 672-679.
- Dauwalter, D., Fisher, W. et Belt, K.** (2006). Mapping stream habitats with a Global Positioning System: accuracy, precision, and comparison with traditional methods. *Environmental Management*, **37**(2), 271-280.
- Décamps, H. et Izard, M.** (1992). L'approche multiscalaire des paysages fluviaux. In: Hiérarchies et échelles en écologie, P. Auger, J. Baudry et F. Fournier (Ed.), Paris, Naturalia publications, 115-126.
- Delettre, Y. R. et Morvan, N.** (2000). Dispersal of adult aquatic Chironomidae (Diptera) in agricultural landscapes. *Freshwater Biology*, **44**(3), 399-411.
- Dennis, R. L. H., Shreeve, T. G. et Van Dyck, H.** (2003). Towards a functional resource-based concept for habitat: a butterfly biology viewpoint. *Oikos*, **102**(2), 417-426.
- Dolédec, S. et Chessel, D.** (1994). Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology*, **31**, 277-294.

- Donnelly, R. E., Caffrey, J. M. et Tierney, D. M.** (1998). Movements of a bream (*Abramis brama* (L.)), rudd x bream hybrid, tench (*Tinca tinca* (L.)) and pike (*Esox lucius* (L.)) in an Irish canal habitat. *Hydrobiologia*, **372**, 305-308.
- Downes, B. J.** (1990). Patch dynamics and mobility of Fauna in streams and other habitats. *Oikos*, **59**(3), 411-413.
- Downes, B. J., Lake, P. S. et Schreiber, E. S. G.** (1993). Spatial variation in the distribution of stream invertebrates : implications of patchiness for models of community organization. *Freshwater Biology*, **30**, 119-132.
- Duncan, J. R. et Lockwood, J. L.** (2001). Extinction in a field of bullets: a search for causes in the decline of the world's freshwater fishes. *Biological Conservation*, **102**, 97-105.
- Dunham, J. B. et Rieman, B. E.** (1999). Metapopulation structure of bull trout: Influences of physical, biotic, and geometrical landscape characteristics. *Ecological Applications*, **9**(2), 642-655.
- Dunham, J. B., Young, M. K., Gresswell, R. E. et Rieman, B. E.** (2003). Effects of fire on fish populations: landscape perspectives on persistence of native fishes and nonnative fish invasions. *Forest Ecology and Management*, **178**(1-2), 183-196.
- Dunning, J. B., Danielson, B. J. et Pulliam, H. R.** (1992). Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, **65**(1), 169-175.
- Dynesius, M. et Nilsson, C.** (1994). Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science*, **266**(5186), 753-762.
- Fahrig, L. et Merriam, G.** (1985). Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, **66**(6), 1762-1768.
- Fahrig, L. et Merriam, G.** (1994). Conservation of Fragmented populations. *Conservation Biology*, **8**(1), 50-59.
- Fahrig, L.** (1998). When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecological Modelling*, **105**, 273-292.
- Fausch, K. D., Torgersen, C. E., Baxter, C. V. et Li, H. W.** (2002). Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *BioScience*, **52**(6), 483-498.
- Ferrière, R., Sarrazin, F., Legendre, S. et Baron, J.-P.** (1996). Matrix population models applied to viability analysis and conservation: theory and practice using the ULM software. *Acta Oecologica*, **17**(6), 629-656.
- Fischer, S. et Kummer, H.** (2000). Effects of residual flow and habitat fragmentation on distribution and movement of bullhead (*Cottus gobio* L.) in an alpine stream. *Hydrobiologia*, **422**, 305-317.
- Fisher, S. G., Welter, J., Schade, J. et Henry, J.** (2001). Landscape challenges to ecosystem thinking: creative flood and drought in the american southwest. *Scientia Marina*, **65** (Suppl. 2), 181-192.
- Fisher, W. L. et Rahel, F. J.** (2004). Geographic Information Systems applications in stream and river fisheries. In: Geographic Information Systems in fisheries, W. L. Fisher et F. J. Rahel, American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 49-84.

- Frank, K., Lorek, H., Köster, F., Sonnenschein, M. et Wissel, C.** (2003). META-X - Software for Metapopulation Viability Analysis Windows Version, UFZ-Centre for Environmental Research Leipzig-Halle, (Ed.).
- Freeman, M. C. et Grossman, G. D.** (1993). Effects of habitat availability on dispersion of a stream cyprinid. *Environmental Biology of Fishes*, **37**(2), 121-130.
- Freyhof, J.** (1997). Age-related longitudinal distribution of nase, *Chondrostoma nasus* in the River Sieg, Germany. *Folia Zoologica*, **46**, 89-96.
- Frid, C. L. J. et Townsend, C. R.** (1989). An appraisal of the patch dynamics concept in stream and marine benthic communities whose members are highly mobile;. *Oikos*, **56**(1), 137.
- Frissell, C. A., Liss, W. J., Warren, C. E. et Hurley, M. D.** (1986). A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, **10**, 199-214.
- Gaillard, S.** (1999). L'Aube: dynamique morphosédimentaire Holocène et fonctionnement actuel d'un hydrosystème à faible énergie. UFR de Géographie, Thèse de Doctorat, Université de Paris IV, 238p.
- Gaillard, S.** (2005). Morphologie des lits fluviaux dans le bassin de la Seine, Piren-Seine Rapport 2004. CNRS, Université Paris VI ed., 9 p.
- Gaillard, S., Bendjoudi, H., Brunstein, D., Amezal, A., Théry, S., Bravard, J. P., Abou Dagga, N. et Joyeux, E.** (2006). Les zones humides riveraines dans le bassin de la Seine : délimitation, caractérisation hydrogéomorphologique et évaluations fonctionnelles, Piren-Seine, rapport 2005. CNRS, Université Paris VI ed., 16 p.
- Garner, P. et Clough, S.** (1996). Habitat use by dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), in a side channel of the River Frome, England. *Fisheries Management and Ecology*, **3**, 349-352.
- Geist, D. R., Abernethy, C. S., Blanton, S. L. et Cullinan, V. I.** (2000). The use of electromyogram telemetry to estimate energy expenditure of adult fall chinook salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, **129**(1), 126-135.
- Gilliam, J. F. et Fraser, D. F.** (2001). Movement in corridors: Enhancement by predation threat, disturbance, and habitat structure. *Ecology*, **82**(1), 258-273.
- Gilpin, M. E. et Soulé, M. E.** (1986). Minimum viable populations: processes of species extinction. In: Conservation biology. The science of scarcity and diversity., S. M.E. (Ed.), Sunderland, MA, Sinauer, 19-35.
- Godreau, V., Bornette, G., Frochot, B., Amoros, C., Castella, E., Oertli, B., Chambaud, F., Oberti, D. et Craney, E.** (1999). Biodiversity in the floodplain of Saone: A global approach. *Biodiversity and Conservation*, **8**(6), 839-864.
- Goodwin, B. J.** (2003). Is landscape connectivity a dependent or independent variable? *Landscape Ecology*, **18**(7), 687-699.
- Gotelli, N. J. et Taylor, C. M.** (1999). Testing metapopulation models with stream-fish assemblages. *Evolutionary Ecology Research*, **1**(7), 835-845.
- Gowan, C. et Fausch, K. D.** (2002). Why do foraging stream salmonids move during summer? *Environmental Biology of Fishes*, **64**(1-3), 139-153.

- Gozlan, R. E., Mastrorillo, S., Dauba, F., Tourenq, J. N. et Copp, G. H.** (1998). Multi-scale analysis of habitat use during late summer for 0+ fishes in the River Garonne (France). *Aquatic Sciences*, **60**(2), 99-117.
- Graham, M. H.** (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, **84**(11), 2809-2815.
- Grenouillet, G., Hugueny, B., Carrel, G., Olivier, J.-M. et Pont, D.** (2001). Large-scale synchrony and inter-annual variability in roach recruitment in the Rhone River: the relative role of climatic factors and density-dependent processes. *Freshwater Biology*, **46**(1), 11-26.
- Gresswell, R. E., Torgersen, C. E., Bateman, D. S., Guy, T. J., Hendricks, S. R. et Wofford, J. E. B.** (2006). A spatially explicit approach for evaluating relationships among coastal cutthroat trout, habitat, and disturbance in small Oregon streams. *American Fisheries Society Symposium*, **48**. Online first.
- Grift, R. E., Buijse, A. D., Klein Breteler, J. G. P., Van Densen, W. L. T., Machiels, M. A. M. et Backx, J. J. G. M.** (2001). Migration of bream between the main channel and floodplain lakes along the lower River Rhine during the connection phase. *Journal of Fish Biology*, **59**, 1033-1055.
- Guerrini, M.-C., Mouchel, J.-M., Meybeck, M., Penven, M.-J., Hubert, G. et Muxart, T.** (1998). Le bassin de la Seine : la confrontation du rural et de l'urbain. In: La Seine en son bassin. Fonctionnement écologique d'un système fluvial anthropisé, M. Meybeck, G. de Marsily et E. Fustec (Ed.), Paris, Elsevier, 29-75.
- Gustafson, E. J.** (1998). Quantifying Landscape Spatial Pattern: What is the State of the Art? *Ecosystems*, **1**(2), 143-156.
- Gustafson, E. J. et Parker, G. R.** (1994). Using an index of habitat patch proximity for landscape design. *Landscape and Urban Planning*, **29**, 117-130.
- Habersack, H. M.** (2000). The river-scaling concept (RSC): a basis for ecological assessments. *Hydrobiologia*, **422**, 49-60.
- Hall, L. S., Krausman, P. R. et Morrison, M. L.** (1997). The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Society Bulletin*, **25**, 173-182.
- Hanski, I.** (1999). *Metapopulation Ecology*. Oxford, Oxford University Press, 313 p.
- Hanski, I. et Gilpin, M. E.** (1997). *Metapopulation Biology : Ecology, Genetics, and Evolution*, Academic Press, 512p.
- Hanski, I. a. G., M.** (1991). Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, **42**, 3-16.
- Hargis, C. D., Bissonette, J. A. et David, J. L.** (1998). The behavior of landscape metrics commonly used in the study of habitat fragmentation. *Landscape Ecology*, **13**, 167-186.
- Harrison, S. et Taylor, A. D.** (1997). Empirical evidence for metapopulation dynamics. In: *Metapopulation Biology : Ecology, Genetics, and Evolution*, I. Hanski et M. E. Gilpin (Ed.), San Diego, Academic Press, 27-42.
- Hawkins, C. P., Kershner, J. L., Bisson, P. A., Bryant, M. D., Decker, L. M., Gregory, S. V., McCullough, D. A., Overton, C. K., Reeves, G. H., Steedman, R. J. et Young, M. K.** (1993). A hierarchical approach to classifying Stream habitat features. *Fisheries*, **18**(6), 3-12.

- He, H. S., DeZonia, B. E. et Mladenoff, D. J.** (2000). An aggregation index (AI) to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecology*, **15**, 591-601.
- Hilderbrand, R. H. et Kershner, J. L.** (2000). Movement patterns of stream-resident cutthroat trout in Beaver Creek, Idaho-Utah. *Transactions of the American Fisheries Society*, **129**(5), 1160-1170.
- Hilderbrand, R. H., Lemly, A. D. et Dolloff, C. A.** (1999). Habitat sequencing and the importance of discharge in inferences. *North American Journal of Fisheries Management*, **19**(1), 198-202.
- Hill, M. O. et Smith, A. J. E.** (1976). Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon*, **25**, 249-255.
- Hinch, S. G., Standen, E. M., Healey, M. C. et Farrell, A. P.** (2002). Swimming patterns and behaviour of upriver-migrating adult pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) and sockeye (*O. nerka*) salmon as assessed by EMG telemetry in the Fraser River, British Columbia, Canada. *Hydrobiologia*, **483**, 147-160.
- Hirzel, A. et Guisan, A.** (2002). Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecological Modelling*, **157**(2-3), 331-341.
- Hohausova, E., Copp, G. H. et Jankovsky, P.** (2003). Movements of fish between a river and its backwater. *Ecology of Freshwater Fish*, **12**, 107-117.
- Huber, M. et Kirchhofer, A.** (1997). Habitat use of radiotagged adult nase (*Chondrostoma nasus*) in a regulated river. *Folia Zoologica*, **46**, 67-77.
- Huber, M. et Kirchhofer, A.** (1998). Radio telemetry as a tool to study habitat use of nase (*Chondrostoma nasus* L.) in medium-sized rivers. *Hydrobiologia*, **372**, 309-319.
- Huet, M.** (1959). Profiles and biology of western European streams as related to fish management. *Transactions of the American Fisheries Society*, **88**(3), 155-163.
- Hunt, P. C. et Jones, J. W.** (1974). A population study of *Barbus barbuis* (L.) in the River Severn, England. II.-Movements. *Journal of Fish Biology*, **6**, 269-278.
- Ims, R. A.** (1995). Movement patterns related to spatial structures. In: Mosaic landscapes and ecological processes, L. Hansson, L. Fahrig et G. Merriam (Ed.), London, Chapman & Hall, p. 85-109.
- Ims, R. A. et Yoccoz, N. G.** (1997). Studying transfer processes in metapopulations : Emigration, migration and colonization. In: Metapopulation Biology : Ecology, Genetics, and Evolution, I. Hanski et M. E. Gilpin (Ed.), San Diego, Academic Press, 247-266.
- Jager, H. I., Chandler, J. A., Lepla, K. B. et Van Winkle, W.** (2001). A theoretical study of river fragmentation by dams and its effects on white sturgeon populations. *Environmental Biology of Fishes*, **60**(4), 347-361.
- Jager, H. I., Lepla, K., Chandler, J., Bates, P. et Van Winkle, W.** (2000). Population viability analysis of white sturgeon and other riverine fishes. *Environmental Science & Policy*, **3**(Suppl. 1), 483-489.
- Jensen, O.** (2004). Spatial Ecology of Blue Crab (*Callinectes sapidus*) in Chesapeake Bay. University of Maryland, College Park, 154 p.
- Johnston, C. E.** (2000). Movement patterns of imperiled blue shiners (Pisces : Cyprinidae) among habitat patches. *Ecology of Freshwater Fish*, **9**(3), 170-176.

- Joly, P.** (2001). Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation biology*, **15**(1), 239-248.
- Joly, P., Morand, C. et Cohas, A.** (2003). Habitat fragmentation and amphibian conservation: building a tool for assessing landscape matrix connectivity. *Comptes Rendus Biologies*, **326**(Suppl. 1), 132-139.
- Juma, C.** (1998). The Convention on Biological Diversity and the Biological Diversity of Inland Waters. Conférence Internationale "Eau et Développement Durable", Paris.
- Junk, W. J., Bayley, P. B. et Sparks, R. E.** (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. International Large River Symposium. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 110-127.
- Jurajda, P.** (1995). Effect of channelization and regulation on fish recruitment in a flood plain river. *Regulated River: Research and Management*, **10**(2-4), 207-215.
- Jurajda, P.** (1998). Drift of larval and juvenile fishes, especially *Rhodeus sericeus* and *Rutilus rutilus*, in the river Morava (Danube basin). *Archiv für Hydrobiologie*, **141**(2), 231-241.
- Kappus, B. M., Jansen, W., Bohmer, J. et Rahmann, H.** (1997). Historical and present distribution and recent habitat use of nase, *Chondrostoma nasus*, in the lower Jagst River (Baden-Württemberg, Germany). *Folia Zoologica*, **46**, 51-60.
- Keckeis, H., Frankiewicz, P. et Schiemer, F.** (1996). The importance of inshore areas for spawning nase *Chondrostoma nasus* (Cyprinidae) in a free flowing section of a large river (Danube, Austria). *Archiv für Hydrobiologie*, **Suppl. 113**(1-4), 51-64.
- Keckeis, H., Winkler, G., Flore, L., Reckendorfer, W. et Schiemer, F.** (1997). Spatial and seasonal characteristics of 0+ fish nursery habitats of nase, *Chondrostoma nasus* in the River Danube, Austria. *Folia Zoologica*, **46**, 133-150.
- Kelly, N. M., Field, D., Cross, F. A. et Emmet, R.** (1998). Remote sensing of forest-clearing effects on essential fish habitat of pacific salmon. In: Fish Habitat: Essential Fish, L. R. Benaka (Ed.), Bethesda, American Fisheries Society. **22**, 252-267.
- Knaapen, J. P., Scheffer, M. et Harms, B.** (1992). Estimating habitat isolation in landscape planning. *Landscape and Urban Planning*, **23**(1), 1-16.
- Kocik, J. F. et Ferreri, C. P.** (1998). Juvenile production variation in salmonids: Population dynamics, habitat, and the role of spatial relationships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**(Suppl. 1), 191-200.
- Kotliar, N. B. et Wiens, J. A.** (1990). Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, **59**, 257-260.
- Kraiem, M. M.** (1980). Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. XXI. Contribution à l'étude du régime alimentaire de *Barbus barbus* (L. 1758) (Poissons, Cyprinidae). *Bulletin Français de Pisciculture*, **278**, 1-10.
- L'Abée-Lund, J. H. et Vollestad, L. A.** (1987). Feeding migration of roach, *Rutilus rutilus* (L.), in lake Arungen, Norway. *Journal of Fish Biology*, **30**, 349-355.
- Labbe, T. R. et Fausch, K. D.** (2000). Dynamics of intermittent stream habitat regulate persistence of a threatened fish at multiple scales. *Ecological Applications*, **10**(6), 1774-1791.

- Laroche, J., Durand, J. D., Bouvet, Y., Guinand, B. et Brohon, B.** (1999). Genetic structure and differentiation among populations of two cyprinids, *Leuciscus cephalus* and *Rutilus rutilus*, in a large European river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**(9), 1659-1667.
- Larson, M. A., Thompson III, F. R., Millspaugh, J. J., Dijak, W. D. et Shifley, S. R.** (2004). Linking population viability, habitat suitability, and landscape simulation models for conservation planning. *Ecological Modelling*, **180**(1), 103-118.
- Le Pape, O., Guérault, D. et Désaunay, Y.** (2004). Effect of an invasive mollusc, American slipper limpet *Crepidula fornicata*, on habitat suitability for juvenile common sole *Solea solea* in the bay of Biscay. *Marine Ecology-Progress Series*, **277**, 107-115.
- Le Pichon, C., Gorges, G., Goreaud, F., Faure, T. et Gaillard, S.** (2003). Relation entre la structure du paysage et le peuplement piscicole, Rapport annuel Piren-Seine 2002. Cemagref, QHAN, Antony, 22 p.
- Le Pichon, C., Gorges, G., Talès, E., Faure, T., Goreaud, F., Gaillard, S., Richard, D., Bonté, P., Lefèvre, I. et Bombled, B.** (2004). Relation entre la structure du paysage aquatique et le peuplement piscicole, Piren-Seine Rapport 2003. Cemagref, QHAN, Antony, 27 p.
- Legendre, S. et Clobert, J.** (1995). ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Journal of Applied Statistics*, **22**, 817-834.
- Leidy, R. A. et Moyle, P. B.** (1998). Conservation status of the worlds fish fauna: an overview. In: Conservation Biology: the Coming Decade, P. L. Fielder et P. M. Kareiva (Ed.), New York, Chapman and Hall, 187-227.
- Leslie, P. H.** (1945). On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, **33**, 183-212.
- Leuven, R. S. E. W. et Poudevigne, I.** (2002). Riverine landscape dynamics and ecological risk assessment. *Freshwater Biology*, **47**(4), 845-865.
- Lévêque, C. et Gaborit, M.** (1972). Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances pour l'étude des peuplements en Mollusques benthiques du lac Tchad. *Cahiers ORSTOM, Série Hydrobiologie* **4**(1), 47-66.
- Levin, S. A., Powell, T. et Steele, J.H. eds** (1993). Patch Dynamics. Lecture Notes in Biomathematics, 96. Springer-Verlag, Berlin, 307p.
- Levins, R.** (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of entomological society of America*, **15**, 237-240.
- Lewin, W. C., Okun, N. et Mehner, T.** (2004). Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area of a shallow lake. *Freshwater Biology*, **49**(4), 410-424.
- Li, B. L.** (2000). Why is the holistic approach becoming so important in landscape ecology? *Landscape and Urban Planning*, **50**(1-3), 27-41.
- Lima, S. L. et Zollner, P. A.** (1996). Towards a behavioral ecology of ecological landscape. *Tree*, **11**(3), 131-135.
- Lindenmayer, D. B., Lacy, R. C. et Pope, M. L.** (2000). Testing a simulation model for population viability analysis. *Ecological Applications*, **10**(2), 580-597.

- Lonzarich, D. G., Lonzarich, M. R. et Warren, M. L.** (2000). Effects of riffle length on the short-term movement of fishes among stream pools. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**(7), 1508-1514.
- Lowe, W. H.** (2002). Landscape-scale spatial population dynamics in human-impacted stream systems. *Environmental Management*, **30**(2), 225-233.
- Lucas, M. C. et Baras, E.** (2001). Migration of freshwater fishes. Oxford, Blackwell Science Ltd, 420 p.
- Lucas, M. C. et Batley, E.** (1996). Seasonal movements and behaviour of adult barbel *Barbus barbus*, a riverine cyprinid fish: Implications for river management. *Journal of Applied Ecology*, **33**(6), 1345-1358.
- Lusk, S.** (1996). Development and status of populations of *Barbus barbus* in the waters of the Czech Republic. *Folia Zoologica*, **45**(Suppl. 1), 39-46.
- Magalhaes, M. F.** (1993). Feeding of an Iberian stream cyprinid assemblage: seasonality of resource use in a highly variable environment. *Oecologia*, **96**(2), 253-260.
- Maier, K.-J.** (1997). On the nase, *Chondrostoma nasus* spawning area situation in Switzerland. *Folia Zoologica*, **46**, 79-88.
- Manly, B. F. J.** (1991). Randomization and Monte Carlo methods in biology. London, Chapman et Hall, 281 p.
- Mann, R. H. K.** (1988). Fish and Fisheries of regulated rivers in the UK. *Regulated Rivers : Research & Management*, **2**, 411-424.
- Marcus, W. A., Legleiter, C. J., Aspinall, R. J., Boardman, J. W. et Crabtree, R. L.** (2003). High spatial resolution hyperspectral mapping of in-stream habitats, depths, and woody debris in mountain streams. *Geomorphology*, **55**(1-4), 363-380.
- Maridet, L.** (1994). La végétation rivulaire, facteur de contrôle du fonctionnement écologique des cours d'eau. Thèse de Doctorat, Université C. Bernard Lyon I, Lyon, 117 p.
- Matthews, W.** (1998). Patterns in freshwater ecology. New York, Chapman & Hall, 784 p.
- Matthews, W. J., Harvey, B. C. et Power, M. E.** (1994). Spatial and temporal patterns in the fish assemblages of individual pools in a Midwestern Stream (USA). *Environmental Biology of Fishes*, **39**(4), 381-397.
- McGarigal, K. et Marks, B. J.** (1995). FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. Gen. Tech. Rep. PNW-351, USDA For. Serv.
- Meaden, G. J.** (2004). Challenges of using Geographic Information Systems in aquatic environments. In: Geographic Information Systems in fisheries, W. L. Fisher et F. J. Rahel, American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 13-48.
- Millar, R. B. et Anderson, M. J.** (2004). Remedies for pseudoreplication. *Fisheries Research*, **70**, 397-407.
- Moilanen, A. et Hanski, I.** (2001). On the use of connectivity measures in spatial ecology. *Oikos*, **95**(1), 147-151.
- Morita, K. et Yamamoto, S.** (2002). Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. *Conservation Biology*, **16**(5), 1318-1323.

- Moyle, P. B. et Cech Jr., J. J.** (1988). *Fishes : an introduction to ichthyology*. New York, Prentice Hall, 559p.
- Moyle, P. B. et Leidy, R. A.** (1992). Loss of biodiversity in aquatic systems: evidence from fish faunas. In: *From Conservation Biology: the Theory and Practice of Nature Conservation, Preservation and Management*, P. L. F. S. K. Jain (Ed.), New York, Chapman and Hall, 127-169.
- Muller, E.** (1997). Mapping riparian vegetation along rivers: old concepts and new methods. *Aquatic Botany*, **58**, 411-437.
- Nakamura, T., Maruyama, T. et Watanabe, S.** (2002). Residency and movement of stream-dwelling Japanese charr, *Salvelinus leucomaenis*, in a central Japanese mountain stream. *Ecology of Freshwater Fish*, **11**(3), 150-157.
- Nelva-Pasqual, A.** (1985). Biogéographie, démographie et écologie de *Chondrostoma nasus nasus* (L., 1758) (Hotu, Poisson, Téléostéen, Cyprinidé). Thèse de doctorat, Université C. Bernard Lyon I, Lyon, 362 p.
- Nelva, A.** (2001). Le hotu. In: *L'atlas des poissons d'eau douce de France*.
- Nelva, A., Persat, H. et Chessel, D.** (1979). Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichtyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuel d'abondance. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, (289), 679-791.
- Nikolsky, G. V.** (1963). *The ecology of fishes*. London, Academic Press, 352 p.
- Northcote, T. G.** (1978). Migratory strategies and production in freshwater fishes. In: *Ecology of freshwater fish production*, S. D. Gerking (Ed.), Oxford, Blackwell Sci. Publ., 326-359.
- Noss, R. F.** (2000). High-risk ecosystems as foci for considering biodiversity and ecological integrity in ecological risk assessments. *Environmental Science and Policy*, **3**, 321-332.
- Oberdorff, T. et Hughes, R. M.** (1992). Modification of an Index of Biotic Integrity based on fish assemblages to characterize rivers of the Seine Basin, France. *Hydrobiologia*, **228**(2), 117-130.
- O'Brien, P. C.** (1976). A test for randomness. *Biometrics*, **32**, 391-401.
- O'Neill, R. V., Krummel, J. R., Gardner, R. H., Sugihara, G., Jackson, B., DeAngelis, D. L., Milne, B. T., Turner, M. G., Zygmunt, B., Christensen, S. W., Dale, V. H. et Graham, R. L.** (1988). Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology*, **1**(3), 153-162.
- Ormerod, S. J.** (2003). Current issues with fish and fisheries: editor's overview and introduction. *Journal of Applied Ecology*, **40**(2), 204-213.
- Osborne, P. E. et Suarez-Seoane, S.** (2002). Should data be partitioned spatially before building large-scale distribution models? *Ecological Modelling*, **157**, 249-259.
- Ouin, A.** (2000). Hétérogénéité spatiale des paysages et processus écologiques. Thèse de doctorat, UFR SVE, Université de Rennes 1, Rennes, 135 p.
- Ouin, A., Aviron, S., Doverc, J. et Burel, F.** (2004). Complementation/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **103**, 473-479.
- Ovidio, M. et Philippart, J. C.** (2002). The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish - Synthesis of a 5-year telemetry study in the River Meuse basin. *Hydrobiologia*, **483**(1-3), 55-69.

- Pain, G.** (2001). Effets de la fragmentation des milieux sur la structure spatiale et la dynamique des populations fragmentées. Thèse de doctorat, INRA SAD, ENSA, Rennes, 164 p.
- Palmer, M. A. et Poff, N. L.** (1997). The influence of environmental heterogeneity on patterns and processes in streams. *Journal of North American Benthological Society*, **16**(1), 169-173.
- Palmer, M. A., Swan, C. M., Nelson, K., Silver, P. et Alvestad, R.** (2000). Streambed landscapes: evidence that stream invertebrates respond to the type and spatial arrangement of patches. *Landscape Ecology*, **15**(6), 563-576.
- Pavlov, D. S.** (1989). Structures assisting the migrations of non-salmonid fish : USSR. FAO, Rome, 97 p.
- Pedroli, B., de Blust, G., van Looy, K. et van Rooij, S.** (2002). Setting targets in strategies for river restoration. *Landscape Ecology*, **17**(Suppl. 1), 5-18.
- Penaz, M., Barus, V., Prokes, M. et Homolka, M.** (2002). Movements of barbel, *Barbus barbus* (Pisces: Cyprinidae). *Folia Zoologica*, **51**(1), 55-66.
- Penaz, M., Pivnicka, K., Barus, V. et Prokes, M.** (2003). Temporal changes in the abundance of barbel, *Barbus barbus* in the Jihlava River, Czech Republic. *Folia Zoologica*, **52**(4), 441-448.
- Penczak, T. et Kruk, A.** (2000). Threatened obligatory riverine fishes in human-modified Polish rivers. *Ecology of Freshwater Fish*, **9**(1-2), 109-117.
- Persat, H. et Berrebi, P.** (1990). Relative ages of present populations of *Barbus barbus* and *Barbus meridionalis* (Cyprinidae) in southern France : preliminary considerations. *Aquatic Living Resources*, **3**, 253-263.
- Persat, H. et Copp, G. H.** (1990). Electric fishing and point abundance sampling for the ichthyology of large rivers. In: Developments in electric fishing. Proceedings of an International Symposium on Fishing with Electricity, I. G. Cowx (Ed.), Oxford, Fishing News Books Blackwell Scientific Publications, 197-209.
- Petit, S. et Burel, F.** (1998). Connectivity in fragmented populations : *Abax parallelepipedus* in a hedgerow network landscape. *Compte Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **321**, 55-61.
- Petts, G. E.** (1989). Historical analysis of fluvial hydrosystems. In: Historical change of large alluvial rivers : Western Europe, G. E. Petts, H. Möller et A.-L. Roux (Ed.), Chichester, John Wiley & Sons, 1-18.
- Petts, G. E. et Amoros, C.** (1996). Fluvial Hydrosystems. London, Chapman & Hall, 322p.
- Philippart, J. C.** (1977). Contribution à l'hydrobiologie de l'Ourthe. Dynamique des populations et production de quatre espèces de poissons cyprinidae: *Barbus barbus* (L.), *Leuciscus cephalus* (L.), *Chondrostoma nasus* (L.) et *Leuciscus leuciscus* (L.). Docteur en sciences, Institut de Zoologie, Faculté des sciences, Liège, 217 p.
- Pickett, S. T. et White, P. S.** (1985). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Orlando, Academic Press, 472p.
- Pitcher, T. J.** (1986). Functions of shoaling behaviour in teleosts. In: The Behaviour of Teleost Fishes, T. J. Pitcher (Ed.), London, Croom Helm, 294-337.

- Plaut, I.** (2001). Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology*, **131**(1), 41-50.
- Plotnick, R. E., Gardner, R. H. et O'Neill, R. V.** (1993). Lacunarity indices as measures of landscape texture. *Landscape Ecology*, **8**(3), 201-211.
- Poff, N. L.** (1997). Landscape filters and species traits: Towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of North American Benthological Society*, **16**(2), 391-409.
- Poinsot, C.** (2002). Fonctionnement hydrologique de zones humides du bassin de la Seine. Thèse de Doctorat, Ecologie, MNHN, Paris, 528 p.
- Poncin, P.** (1996). Reproduction chez nos poissons. Bruxelles, Belgique, Fédération Sportive des Pêcheurs Francophones de Belgique.
- Pont, D., Hugueny, B., Beier, U., Goffaux, D., Melcher, A., Noble, R., Rogers, C., Roset, N. et Schmutz, S.** (2006). Assessing river biotic condition at a continental scale: a European approach using functional metrics and fish assemblages. *Journal of Applied Ecology*, **43**(1), 70-80.
- Poole, G. C.** (2002). Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology*, **47**(4), 641-660.
- Pouilly, M.** (1994). Relations entre l'habitat physique et les poissons des zones à cyprinidés rhéophiles dans trois cours d'eau du bassin rhodanien : vers une simulation de la capacité d'accueil pour les peuplements. Thèse de Doctorat, Université C. Bernard Lyon I, Lyon, 256 p.
- Pretty, J. L., Harrison, S. S. C., Shepherd, D. J., Smith, C., Hildrew, A. G. et Hey, R. D.** (2003). River rehabilitation and fish populations: Assessing the benefit of instream structures. *Journal of Applied Ecology*, **40**(2), 251-265.
- Pringle, C. M., Naiman, R. J., Bretschko, G., Karr, J. R., Oswood, M. W., Webster, J. R., Welcomme, R. L. et Winterbourn, M. J.** (1988). Patch dynamics in lotic systems : the stream as a mosaic. *Journal of North American Benthological Society*, **7**(4), 503-524.
- Puestow, T. M., Simms, A. et Butler, K.** (2001). Mapping of Salmon Habitat Parameters using Airborne Imagery and Digital Ancillary data. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing*, **67**(3), 309-317.
- Pulliam, R. H.** (1988). Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, **132**, 652-661.
- Rabeni, C. F. et Jacobson, R. B.** (1993). The importance of fluvial hydraulics to fish-habitat restoration in low-gradient alluvial streams. *Freshwater Biology*, **29**(2), 211-220.
- Rabeni, C. F. et Smale, M. A.** (1995). Effects of siltation on stream fishes and the potential mitigating role of the buffering riparian zone. *Hydrobiologia*, **303**(1-3), 211-219.
- Rabeni, C. F. et Sowa, S. P.** (2002). A landscape approach to managing the biota of streams and rivers. In: Integrating landscape ecology into natural resource management., J. Liu et W. W. Taylor, Cambridge University Press, 114-142.
- Rand, P. S.** (2002). Modeling feeding and growth in Gulf of Alaska sockeye salmon: implications for high-seas distribution and migration. *Marine Ecology-Progress Series*, **234**, 265-280.

- Ray, N., Lehmann, A. et Joly, P.** (2002). Modeling spatial distribution of amphibian populations: a GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodiversity and Conservation*, **11**(2), 2143-2165.
- Richards, K., Brasington, J. et Hughes, F.** (2002). Geomorphic dynamics of floodplains: ecological implications and a potential modelling strategy. *Freshwater Biology*, **47**(4), 559-579.
- Rieman, B. E. et Dunham, J. B.** (2000). Metapopulations and salmonids: a synthesis of life history patterns and empirical observations. *Ecology of Freshwater Fish*, **9**, 51-64.
- Robinson, C. T., Tockner, K. et Ward, J. V.** (2002). The fauna of dynamic riverine landscapes. *Freshwater Biology*, **47**(4), 661-678.
- Rosell, R. S. et MacOscar, K. C.** (2002). Movements of pike, *Esox lucius*, in Lower Lough Erne, determined by mark-recapture between 1994 and 2000. *Fisheries Management and Ecology*, **9**(4), 189-196.
- Rosenfeld, J.** (2003). Assessing the habitat requirements of stream fishes: An overview and evaluation of different approaches. *Transactions of the American Fisheries Society*, **132**(5), 953-968.
- Roset, N.** (2002). Etude hydrobiologique de la seine: Centre nucléaire de production d'électricité de Nogent-sur-Seine(1987-2001). Cemagref, Antony, 85 p.
- Rubec, P. J., Coyne, M. S., McMichael, R. H., Jr, et Monaco, M. E.** (1998). Spatial methods being developed in Florida to determine essential fish habitat. *Fisheries*, **23**(7), 21-25.
- Rushton, S. P., Ormerod, S. J. et Kerby, G.** (2004). New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology*, **41**, 193-200.
- Saad, Y. et Sosonkina, M.** (1999). Distributed schur complement techniques for general sparse linear systems. *Journal of Science Computing*, **21**(4), 1337-1356.
- Salo, J.** (1990). External processes influencing origin and maintenance of inland water-land ecotones. In: The ecology and management of aquatic-terrestrial ecotones, R. J. Naiman et H. Décamps (Ed.), Paris, UNESCO, 37-64.
- Sanders, R. E.** (1992). Day versus night electrofishing catches from near-shore waters of the Ohio and Muskingum Rivers. *Ohio Journal of Science*, **92**, 51-59.
- Schermann, N. et Baudry, J.** (2002). Analyse descriptive multi-échelle de la structure d'un paysage : Application à la mosaïque d'occupation du sol d'un territoire agricole dans le bocage breton. *Géomatique*, **12**(3-4), 169-186.
- Schiemer, F., Spindler, T., Wintersberger, H., Schneider, A. et Chovanec, A.** (1991). Fish fry associations: important indicators for the ecological status of large rivers. *Verhandlungen International Vereinigung Limnologie*, **24**, 2497-2500.
- Schiemer, F. et Waidbacher, H.** (1992). Strategies for conservation of a danubian fish fauna. In: River conservation and management, P. J. Boon, P. Calow et G. E. Petts (Ed.), Chichester, John Wiley & Sons, 363-382.
- Schilling, K. E. et Wolter, C. F.** (2000). Application of GPS and GIS to map channel features in Walnut Creek, Iowa. *Journal of the American Water Resources Association*, **36**(6), 1423-1434.

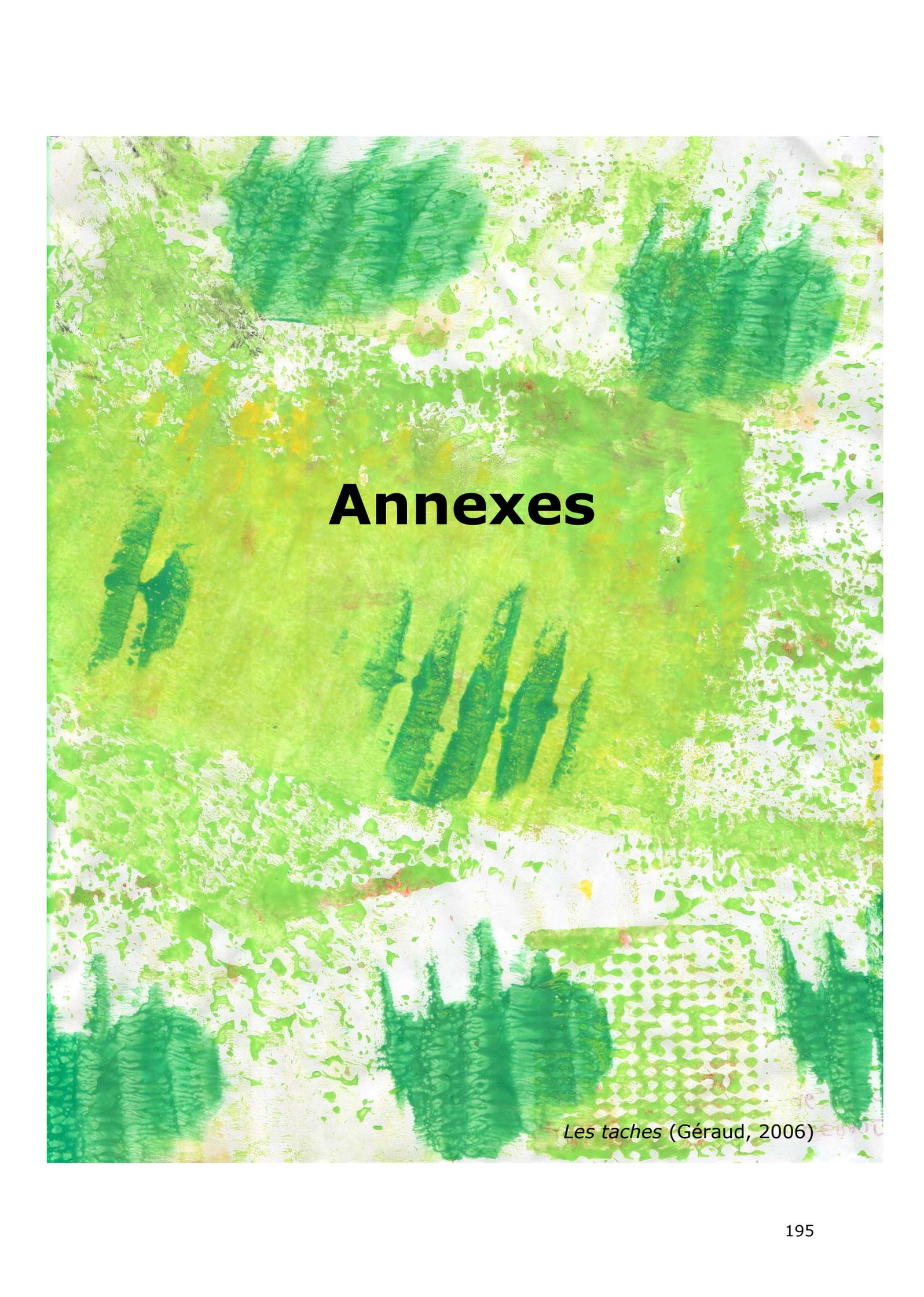
- Schippers, P., Verboom, J., Knaapen, J. P. et vanApeldoorn, R. C.** (1996). Dispersal and habitat connectivity in complex heterogeneous landscapes: An analysis with a GIS-based random walk model. *Ecography*, **19**(2), 97-106.
- Schlosser, I. J.** (1982). Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs*, **52**(4), 395-414.
- Schlosser, I. J.** (1988). Predation risk and habitat selection by two classes of a stream cyprinid: experimental test of a hypothesis. *Oikos*, **52**(1), 36-40.
- Schlosser, I. J.** (1991). Stream fish ecology : a landscape perspective. *Bioscience*, **41**(10), 704-712.
- Schlosser, I. J.** (1995). Critical landscape attributes that influence fish population dynamics in headwater streams. *Hydrobiologia*, **303**(1-3), 71-81.
- Schlosser, I. J.** (1998). Fish recruitment, dispersal, and trophic interactions in a heterogeneous lotic environment. *Oecologia*, **113**(2), 260-268.
- Schmutz, S. et Jungwirth, M.** (1999). Fish as indicators of large river connectivity: the Danube and its tributaries. *Archiv für Hydrobiologie*, (3), 329-348.
- Schrank, A. J. et Rahel, F. J.** (2004). Movement patterns in inland cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki utah*): management and conservation implications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **61**, 1528-1537.
- Schumacker, N. H.** (1996). Using landscape indice to predict connectivity. *Ecology*, **77**, 1210-1225.
- Shaffer, M. L.** (1981). Minimum population size for species conservation. *BioScience*, **31**, 131-134.
- Silver, P., Cooper, J. K., Palmer, M. A. et Davis, E. J.** (2000). The arrangement of resources in patchy landscapes: effects on distribution, survival, and resource acquisition of chironomids. *Oecologia*, **124**(2), 216-224.
- Skalski, G. T. et Gilliam, J. F.** (2000). Modeling diffusive spread in a heterogeneous population: A movement study with stream fish. *Ecology*, **81**(6), 1685-1700.
- Smith, C.** (1991). Social Behaviour, homing and migration. In: Cyprinid fishes: Systematics, Biology and Exploitation, I. J. Winfield et J. S. Nelson (Ed.), London, Chapman & Hall, 509-529.
- Smithson, E. B. et Johnston, C. E.** (1999). Movement patterns of stream fishes in a Ouachita Highlands stream: An examination of the restricted movement paradigm. *Transactions of the American Fisheries Society*, **128**(5), 847-853.
- Southwood, T. R. E.** (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, **46**, 337-365.
- Srivastava, S. K., Sarkar, U. K. et Ponniah, A. G.** (2001). Arrangement of habitat information on a GIS platform to identify optimum and degraded areas of golden mahseer (*Tor putitora*, Hamilton) habitat. In: Proceeding of the first international symposium on Geographic Information Systems (GIS) in Fishery Science, T. Nishida, P. J. Kailola et C. E. Hollingworth (Ed.), Saitama, Japan, Fishery GIS Research Group, 302-314.

- Stanford, J. A. et Ward, J. V.** (1993). An ecosystem perspective of alluvial rivers - connectivity and the hyporheic corridor. *Journal of the North American Benthological Society*, **12**(1), 48-60.
- Stefánsson, G.** (1996). Analysis of groundfish survey abundance data: combining the GLM and delta approaches. *ICES Journal of Marine Science*, **53**, 577-588.
- Stevens, V. M., Polus, E., Wesselingh, R. A., Schtickzelle, N. et Baguette, M.** (2004). Quantifying functional connectivity: experimental evidence for patch-specific resistance in the Natterjack toad (*Bufo calamita*). *Landscape Ecology*, **19**(8), 829-842.
- Stevens, V. M., Verkenne, C., Vandewoestijne, S., Wesselingh, R. A. et Baguette, M.** (2006). Gene flow and functional connectivity in the Natterjack toad. *Molecular Ecology*, **15**(9), 2333-2344.
- Strahler, A. N.** (1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, **38**(6), 913-920.
- Suarez-Seoane, S. et Baudry, J.** (2002). Scale dependence of spatial patterns and cartography on the detection of landscape change: relationships with species' perception. *Ecography*, **25**(4), 499-511.
- Talès, E., Boët, P. et Berrebi Dit Thomas, R.** (1996). Les peuplements de poissons de l'année de quelques types d'annexes fluviales dans la plaine de la Bassée (Seine). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **343**(4), 189-202.
- Talès, E. et Berrebi-dit-Thomas, R.** (sous presse). Controls of local YOY fish species richness in flood plain water bodies: potential effects of habitat heterogeneity, productivity and colonisation-extinction events. *Ecology of Freshwater Fish*.
- Taylor, P. D., Fahrig, L., Henein, K. et Merriam, G.** (1993). Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos*, **68**(3), 571-573.
- Thevenet, A.** (1998). Intérêt des débris ligneux grossiers pour les poissons dans les grandes rivières. Thèse de doctorat, Université C. Bernard Lyon I, Lyon, 111p.
- Thompson, A. R., Petty, J. T. et Grossman, G. D.** (2001). Multi-scale effects of resource patchiness on foraging behaviour and habitat use by longnose dace, *Rhinichthys cataractae*. *Freshwater Biology*, **46**, 145-160.
- Thorne, C. R. et Lewin, J.** (1979). Bank processes, bed material movements and planform development in meandering river. In: Adjustments of the fluvial system, D. D. Rhodes et G. P. Williams (Ed.), London, Allen & Unwin, 117-137.
- Tiffan, K. F., Garland, R. D. et Rondorf, D. W.** (2002). Quantifying flow-dependent changes in subyearling fall chinook salmon rearing habitat using two-dimensional spatially explicit modeling. *North American Journal of Fisheries Management*, **22**(3), 713-726.
- Tischendorf, L. et Fahrig, L.** (2000). On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, **90**, 9-19.
- Tockner, K., Malard, F. et Ward, J. V.** (2000). An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Processes*, **14**, 2861-2883.
- Tockner, K., Ward, J. V., Edwards, P. J. et Kollmann, J.** (2002). Riverine landscapes: an introduction. *Freshwater Biology*, **47**(4), 497-500.

- Toepfer, C. S., Fisher, W. L. et Warde, W. D.** (2000). A multistage approach to estimate fish abundance in streams using Geographic Information Systems. *North American Journal of Fisheries Management*, **20**(3), 634–645.
- Torgersen, C. E.** (2002). A geographical framework for assessing longitudinal patterns in stream habitat and fish distribution. Doctor in Philosophy, Fisheries Science, Oregon State University, 259 p.
- Torgersen, C. E., Baxter, C. V., Li, H. W. et McIntosh, B. A.** (2006). Landscape influences on longitudinal patterns of river fishes: spatially continuous analysis of fish-habitat relationships. *American Fisheries Society Symposium*, **48**. Online first.
- Torgersen, C. E. et Close, D. A.** (2004). Influence of habitat heterogeneity on the distribution of larval Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) at two spatial scales. *Freshwater Biology*, **49**, 614-630.
- Townsend, C. R.** (1989). The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of North American Benthological Society*, **8**(1), 36-50.
- Turner, M.G., Gardner, R.H. et O'Neill, R.V.** (2001). Landscape ecology in theory and practice: pattern and process. Springer-Verlag, New York.
- Turner, M. G.** (1989). Landscape Ecology: The effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**, 171-197.
- Tyler, J. A. et Gilliam, J. F.** (1995). Ideal free distributions of stream fish: A model and test with minnows, *Rhinichthys atratulus*. *Ecology*, **76**(2), 580-592.
- Ulmann, P.** (1998). The importance of habitat diversity and connectivity for fishes in the Toess River with special emphasis on temporarily isolated pools. Doctor of Natural Sciences, Swiss federal Institute of Technology Zurichp.
- Underwood, A. J.** (1996). Spatial and temporal problems with monitoring. In: River restoration. Selected extracts from the rivers handbook, G. E. Petts et P. Calow (Ed.), Oxford, Blackwell Science, 182-204.
- Valavanis, V. D., Georgakarakos, S., Kapantagakis, A., Palialexis, A. et Katara, I.** (2004). A GIS environmental modelling approach to essential fish habitat designation. *Ecological Modelling*, **178**(3-4), 417-427.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R. et Cushing, C. E.** (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **37**, 130-137.
- Verbeylen, G., De Bruyn, L., Adriaensen, F. et Matthysen, E.** (2003). Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology*, **18**, 791-805.
- Verneaux, J.** (1977). Biotypologie de l'écosystème "eau courante". Détermination approchée de l'appartenance typologique d'un peuplement ichtyologique. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **t. 284**(sér. D), 675-678.
- Vuilleumier, S. et Prelaz-Droux, R.** (2002). Map of ecological networks for landscape planning. *Landscape and Urban Planning*, **58**(2-4), 157-170.
- Ward, J. V.** (1998). Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation*, **83**(3), 269-278.

- Ward, J. V., Malard, F. et Tockner, K.** (2002). Landscape ecology: a framework for integrating pattern and process in river corridors. *Landscape Ecology*, **17**(Suppl. 1), 35-45.
- Ward, J. V. et Stanford, J. A.** (1983). The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In: Dynamics of lotic ecosystems., T. D. Fontaine et S. M. Bartell (Ed.), Ann Arbor, Ann Arbor Science, 29-42.
- Ward, J. V. et Stanford, J. A.** (1995a). Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regulated River: Research and Management*, **11**(1), 105-119.
- Ward, J. V. et Stanford, J. A.** (1995b). The serial discontinuity concept: Extending the model to floodplain rivers. *Regulated River: Research and Management*, **10**(2-4), 159-168.
- Ward, J. V., Tockner, K. et Schiemer, F.** (1999). Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated River: Research and Management*, **15**, 125-139.
- Wasson, J. G., Malavoi, J. R., Maridet, L., Souchon, Y. et Paulin, L.** (1998). Impacts écologiques de la chenalisation des rivières, Cemagref Editions, 158 p.
- Watzin, M. C. et McIntosh, A. W.** (1999). Aquatic ecosystems in agricultural landscapes: A review of ecological indicators and achievable ecological outcomes. *Journal of Soil and Water Conservation*, **54**(4), 636-644.
- Weatherley, N. S.** (1987). The diet growth of O-group dace, *Leuciscus leuciscus* L., and roach, *Rutilus rutilus* L., in a lowland river. *Journal of Fish Biology*, **30**, 237-247.
- Welsh, D. W. et Ishida, Y.** (1993). On the statistical distribution of salmon in the sea: application of the negative binomial distribution, and the influence of sampling effort. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**, 1029-1038.
- Welsh, A. H., Cunningham, R., Donnelly, C. et Lindenmayer, D.** (1996). Modelling the abundance of rare species: statistical models for counts with extra zeros. *Ecological Modelling*, **88**, 297-308.
- Wheeler, A. et Jordan, D. R.** (1990). The status of the barbel, *Barbus barbus* (L.) (Teleostei, Cyprinidae) , in the United Kingdom. *Journal of Fish Biology*, **37**(3), 393-399.
- Wiens, J. A.** (1997). Metapopulation dynamics and landscape ecology. In: Metapopulation Biology : Ecology, Genetics, and Evolution, I. Hanski et M. E. Gilpin (Ed.), San Diego, Academic Press, 43-62.
- Wiens, J. A.** (2002). Riverine landscapes: Taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology*, **47**(4), 501-515.
- Wiens, J. A., Stenseth, N. C., Van Horne, B. et Ims, R. A.** (1993). Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos*, **66**(3), 369-380.
- Winkler, G., Keckeis, H., Reckendorfer, W. et Schiemer, F.** (1997). Temporal and spatial dynamics of O+ *Chondrostoma nasus*, at the inshore zone of a large river. *Folia Zoologica*, **46**, 151-168.
- Wolter, C. et Arlinghaus, R.** (2003). Navigation impacts on freshwater fish assemblages: The ecological relevance of swimming performance. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **13**(1), 63-89.

- Wu, J. et Hobbs, R.** (2002). Key issues and research priorities in landscape ecology: An idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecology*, **17**(4), 355-365.
- Wu, J. G. et Loucks, O. L.** (1995). From balance of nature to hierarchical patch dynamics: A paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology*, **70**(4), 439-466.
- Zweimuller, I.** (1995). Microhabitat use by two small benthic stream fish in a 2nd order stream. *Hydrobiologia*, **303**(1-3), 125-137.

An abstract painting featuring a complex interplay of green and white. The composition is dominated by various shades of green, from light, airy tones to deep, saturated hues. The texture is highly varied, with areas of fine, stippled dots, broad, sweeping brushstrokes, and dense, layered applications of paint. The overall effect is one of organic, almost cellular growth or decay, with the green appearing to emerge from and interact with the white background. The word "Annexes" is centered in a bold, black, sans-serif font.

Annexes

Les taches (Géraud, 2006)

Annexe 1

A spatially explicit resource-based approach for managing stream fishes in riverscapes

Céline LE PICHON, Guillaume GORGES, Philippe BOËT, Jacques BAUDRY,
François GOREAUD et Thierry FAURE

Environmental Management

Volume 37 (3), p 322-335

A Spatially Explicit Resource-Based Approach for Managing Stream Fishes in Riverscapes

CÉLINE LE PICHON*
GUILLAUME GORGES
PHILIPPE BOËT

Aquatic Ecology
 Cemagref-HBAN
 92163 Antony, France

JACQUES BAUDRY
 INRA SAD-Armorique
 35042 Rennes Cedex, France

FRANÇOIS GOREAUD
THIERRY FAURE
 Cemagref-LISC
 63172 Aubière, France

ABSTRACT / The article describes a riverscape approach based on landscape ecology concepts, which aims at studying the multiscale relationships between the spatial pattern of stream fish habitat patches and processes depending on fish movements. A review of the literature shows that few operational methods are available to study

this relationship due to multiple methodological and practical challenges inherent to underwater environments. We illustrated the approach with literature data on a cyprinid species (*Barbus barbus*) and an actual riverscape of the Seine River, France. We represented the underwater environment of fishes for different discharges using two-dimensional geographic information system-based maps of the resource habitat patches, defined according to activities (feeding, resting, and spawning). To quantify spatial patterns at nested levels (resource habitat patch, daily activities area, subpopulation area), we calculated their composition, configuration, complementation, and connectivity with multiple spatial analysis methods: patch metrics, moving-window analysis, and least cost modeling. The proximity index allowed us to evaluate habitat patches of relatively great value, depending on their spatial context, which contributes to the setting of preservation policies. The methods presented to delimit potential daily activities areas and subpopulation areas showed the potential gaps in the biological connectivity of the reach. These methods provided some space for action in restoration schemes.

In human-impacted river corridors, the fragmentation and the homogenization of habitat conditions adversely affect the aquatic fauna. The structural modifications of river corridors are mainly induced by water management and other human activities (Ward 1998), which reduce the spatial and temporal heterogeneity of habitats. In addition, the river system is longitudinally and laterally divided into distinct, almost independent units (Pedroli and others 2002). These human activities impact the river corridor at several spatial scales: pollution at the local scale, channelization at the reach scale, and flow control at the catchment scale. Multiscale habitat alterations have various consequences on the habitats used by organisms, their population biology, and their movement capacities.

KEY WORDS: Landscape ecology; Stream fishes; *Barbus barbus*; Resource habitat mapping; Fragmentation; Complementation; Spatial pattern analysis; Restoration

Published online January 24, 2006.

*Author to whom correspondence should be addressed; email: celine.lepichon@cemagref.fr

The distribution of stream fishes is sensitive to these multiscale alterations of river corridors (Schiemer and others 1995; Boët and others 1999). Among these alterations, fragmentation and flow regulation reduce habitat size and quality within and next to the main channel (Rabeni and Jacobson 1993). Splitting habitats and creating barriers are known to isolate fish populations (Morita and Yamamoto 2002), increasing the risk of extinction by reducing the local population size or by disrupting pathways for migration (Baras and others 1994).

Because stream fishes have complex life cycles and movement behaviors, the spatial pattern of their various habitats affect the viability of populations. The life cycles of stream fishes might require distinct habitats for each development stage (larvae, young of the year, adult) and for each activity (feeding, spawning, resting) (Schiemer and others 1995; Baras 1997; Huber and Kirchofer 1998). Recent works on stream fish movements have challenged the restricted movement paradigm (Gerking 1959) and have shown that some species considered as resident, like the common barbel (*Barbus barbus*) and the nase (*Chondrostoma nasus*), can

move from 100 m up to several kilometers, depending on exploratory trips or seasonal activities (Gowan and Fausch 1996; Smithson and Johnston 1999; Lucas and Baras 2001). Therefore, large-scale spatial habitat patches relationships, such as complementation (spatial proximity of nonsubstitutable resources), sink/source relations, and neighborhood effects (Dunning and others 1992), can be critical factors for fish population dynamics (Schlosser 1995). Indeed, considering only the availability of one habitat is sometimes not sufficient to explain the spatial distribution of fishes (Freeman 1993): The spatial context of this habitat can be critical. Kocik and Ferreri (1998) improved the understanding of juvenile Atlantic salmon production when mapping the interspersed spawning and rearing habitats.

Concepts of landscape ecology can be used to analyze the role of spatial patterns in river ecology. The patch-dynamics concept, considering how specific patch characteristics determine biotic and abiotic processes over various scales, was formalized in lotic systems by Pringle and others (1988) and Townsend (1989). The hierarchical patch-dynamics (HPD) concept (Wu and Loucks 1995), viewing ecological systems as nested and hierarchical mosaics of habitat patches, was used for fishes by Schlosser (1991, 1995). A better consideration of longitudinal discontinuities provides a conception of streams as a discontinuous mosaic of patches (Bretschko 1995; Ward and Stanford 1995). This conception also underlines the uniqueness of every reach of a river corridor (Poole 2002). Moreover, fish habitats are dynamic in the relation to longitudinal and lateral hydrodynamic interactions between the elements of the river corridor, which is consistent with the hydrological connectivity concept (Petts and Amoros 1996; Amoros and Bornette 2002). All of these concepts show the importance of embracing the entire, heterogeneous, dynamic, and continuous nature of the river corridor with its abrupt transitions, as pointed out recently by Fausch and others (2002).

River management for biological conservation of stream fishes involves the protection and rehabilitation of habitats and the restoration of the river continuum (Schiemer and Waidbacher 1992; Cowx and Welcomme 1998). Small-scale physical rehabilitation designs (100–1000 m) improving the heterogeneity of depth and current velocities can be ineffective to increase fish diversity because of an inappropriate location in degraded reaches (Pretty and others 2003). An inappropriate location means the isolation from other suitable habitats (complementation) or from a source of available colonizers

(sink/source relationships). This assumption is supported by research showing that fish recolonization rates are influenced by the distance from source populations or by differences in the size or distribution of habitats (Detenbeck and others 1992; Lonzarich and others 1998). For example, artificial riffles built to ensure lithophilous spawning must be close to backwater habitats used as nurseries (Schiemer and Waidbacher 1992). The knowledge of movement rates and behaviors in the heterogeneous aquatic environment used by fishes to reach different habitats during the life cycle also contributes to a successful rehabilitation.

The main references to landscape ecology principles in stream studies are as follows: (1) the adoption of a “landscape scale” in streams (Lowe 2002) or (2) the use of terrestrial landscape parameters to explain the distribution of aquatic organisms (Kelly and others 1998; Watzin and McIntosh 1999). Only recently have articles outlined the usefulness of this discipline in the river corridor itself (Ward and others 2002; Wiens 2002) and the need to develop distinct fluvial landscape ecology (Poole 2002). The riverine landscape is increasingly viewed as a “riverscape,” a term coined by Ward (1998). However, behind this term are numerous acceptations, depending on which ones, among the six central tenets of landscape ecology proposed by Wiens (2002), are explored. In particular, it could be an aquatic ecosystem within its catchment amenable to study over a wide range of scales (Allan 2004; Harris and Heathwaite 2005).

For stream fishes, guidelines based on landscape ecology have been proposed for more effective management and conservation research (Fausch and others 2002; Rabeni and Sowa 2002). However, practical applications of these concepts dealing with the influence of the spatial pattern of habitat on fish population dynamics remain isolated. Most of the classical approaches are typically site based, with selected sample units of 50–500 m assumed to be representative of the entire river and widely spaced along the river or catchment area. An incomplete view can result from such approaches, missing important phenomena at a larger scale, like the existence of a tributary or a barrier, which can play a role in fish population dynamics. Recently, Baxter (2002) proposed an approach based on landscape ecology that combined continuous and site-based surveys to analyze fish–habitat relationships at landscape scale but without an assessment of their spatial pattern.

This article aims at providing a riverscape approach combined with a set of relevant spatial analysis methods to assess the multiscale relationships between the

spatial pattern of fish habitats and processes, depending on fish movements. It has been developed for resident fishes with a freshwater life cycle, but it might be useful for part of the life cycle of diadromous fishes. To illustrate the spatial analysis, we have chosen a rheophilic cyprinid species (*Barbus barbus*) and an actual riverscape: a reach of the Seine River, France. We have used literature data to define habitat preferences and movement capacities for *Barbus barbus*, whereas aquatic habitats of the 20-km reach have been measured in the field. To put some of the methods into practice, we have developed specific tools.

From Underwater Riverscape to Resource Habitat Maps for Stream Fishes

The riverscape approach conceptualizes the river not as sampling points or lines but as a spatially continuous mosaic (Fausch and others 2002). Underwater environments are dynamic and hidden behind a relatively opaque layer that is not directly available to a terrestrial observer (Torgersen 2002). These intrinsic difficulties limit the development of this approach to represent fish habitats and to create maps. In the following subsections, we discuss some methodological and practical challenges of the riverscape approach and we propose choices that might differ from classical approaches of stream ecology.

Representing an Underwater Environment: The Fish Activity Point of View

Usual methods predefine habitat classes using channel geomorphic units as quasidiscrete areas of relatively homogeneous depth and flow (Hawkins and others 1993). In that case, the underwater environment is represented by a single map of fixed channel units (a combination of two variables). These channel units (called pools, glides, rapids, riffles, etc.) are sometimes subjective and depend on the morphological and hydrological properties of the reach as well as the scale of observation, leading to the difficulty of building a general system of classification (Hawkins and others 1993). Nevertheless, each channel unit can be reclassified according to its suitability for a fish species (Toepfer and others 2000; Srivastava and others 2001). This method provides maps of suitability or maps of percentages of suitable area for each previously delimited channel unit, but loses the spatial location of suitable habitat patches.

We predefine habitat classes using an organism-based point of view (Pringle and others 1988), the resource-based concept of habitat (Dennis and others

2003), and a hierarchical partition of the habitat (Kotliar and Wiens 1990; Baguette and Mennechez 2004). The underwater environment is then represented by multiple maps of resource-based habitat patches that are defined in relation to a particular activity for a focal species (resting habitat, spawning habitat, etc.). To allow a spatial delimitation of these habitat patches, we have proposed a classification based on the knowledge of the suitable range of each selected variable for a species: its habitat preferences. Among the relevant variables influencing the different activities of *Barbus barbus*, we selected the ones that can be mapped using available technologies. Variable classes for depth, current velocity, bottom substrate, log jam, and riparian cover are defined according to habitat preferences (Table 1) (Baras 1992; Cowx and Welcomme 1998). This habitat classification allows a more reliable comparison between different reaches because it resolves the problem of subjective classification by geomorphically defined channel units (Meaden 2004). However, this knowledge-based classification might be arbitrary, depending on the validity of biological data in relation to the sampling strategy (Hirzel and Guisan 2002). It especially allows the delimitation of boundaries for each gradient variable and their independent mapping as a mosaic of patches. Each variable is of equal importance and is used and combined with others according to its usefulness for mapping a particular resource habitat.

Increasing the Scope of the Study

Study scales are often influenced by previous educational and traditional methodologies, which could be inappropriate for testing large-scale processes such as migration and dispersal. The usual terms “microhabitat scale,” “mesoscale,” “macroscale,” and “large scale” are not always precisely quantified in meters and remain fuzzy, leading to different acceptations among stream ecologists and even among fish ecologists. Fausch and others (2002) noted the existing gap between the microhabitat (10^{-1} – 10^0 m) and reach-scale (10^1 – 10^3 m) of most river fish research and the segment scale (10^3 – 10^5 m) of natural processes and human disturbances. Choosing the right scales requires the definition of the extent and the resolution adapted to the detection of spatial patterns of habitats and to the study of key processes. In scaling theory, the ability to detect patterns at multiple scales is called the scope, or the ratio of extent to grain size (Schneider 2001).

The term “extent” refers to the size of the study area or temporal monitoring and “resolution” means the grain of the data (smallest object or feature dis-

Table 1. Habitat preferences for barbel: body length > 150 mm

Available GIS layers	Resting habitat map	Feeding habitat map	Spawning habitat map
Surface current velocity (m/s)	0–0.5	0.2–1.0	0.2–0.6
Depth (m)	0.3–1.5	0.2–0.5	0.1–0.3
Woody debris: log jam	2 m in diameter		
Selected bottom substrate	Cobble, block	Sand, gravel, pebble	Gravel
Riparian cover: roots as shelters	2 m wide		
Natural water bodies connected to main channel	All		

Source: Adapted from Baras (1992) and Cowx and Welcomme (1998).

cernible in the observations or measurements, minimum mapping unit, pixel size, time interval, etc.). Fish activities, processes, and movement capacities influence the definition of the extent. For mobile species, daily activities occur at the reach level, whereas dispersal occurs at the catchment level (10^5 – 10^6 m). Spawning migrations might occur at the reach level instead of the segment level for species with restricted movement capacities. For example, considering complementation between daily activities areas and spawning habitat, the extent should be at least 20 km for the nase (*Chondrostoma nasus*) (Lucas and Batley 1996). The scale of human impacts and management is also a determining factor in the definition of the extent (Bayley and Li 1992).

Characterizing the complexity of a habitat requires the use of a relevant resolution (Johnson and Gage 1997). The importance of high-resolution data to study mobile stream fishes has been recently mentioned by Fausch and others (2002) and Rabeni and Sowa (2002). In terrestrial environments, it is assumed that a coarser resolution is suitable for analyzing highly mobile species (Suarez-Seoane and Baudry 2002). However, representing the habitat of mobile fishes might require a higher resolution and a larger extent, in accordance with Torgensen's recommendation (2002) to increase the scope in order to reveal new patterns and relationships between fishes and their environment.

We mapped a 22-km reach with a 50-m-wide channel and lateral water bodies, as a compromise between the presence of upstream and downstream navigation weirs and common barbel spawning migration distances ranging from 2 to 6 km (Lucas and Batley 1996). We used a high resolution of 1 m in a two-dimensional (2-D) representation to reveal the spatiotemporal heterogeneity of longitudinal and lateral fish habitats. It allows the representation of (1) both the main channel and banks, (2) small or thin habitats such as a log jam or bank of boulders, (3) the lateral water bodies for which the aquatic connection with the main channel can be 1 or 2 m wide, depending on the water level, and (4) unique features such as barriers, dams, and other obstacles.

Using a GIS-Based Approach to Map Resource Habitat Patches

With the availability of different high-spatial-resolution remote sensing techniques (Johnson and Gage 1997; Leuven and others 2002; Mertes 2002; Whited and others 2002), geographic information systems (GISs) are increasingly used in freshwater systems (Fisher and Rahel 2004) to spatially delineate fish habitats. Main approaches imply different data layers, representing the environmental variables (depth, current velocity, substrate, temperature, salinity, etc.), that are overlaid to delimit potential areas of fish habitats (Dauble and others 1999) or to predict fish distribution maps (Rubec and others 1998).

We used digital orthophotographs to delineate water boundaries of the channel, corresponding to one discharge. For the same discharge, connected water bodies and variables (depth, current velocities, substrate, log jam, and riparian cover) are located during a field mapping session with an accuracy of 1 m using Differential Global Positioning System (DGPS) equipment, as proposed by Schilling and Wolter (2000). These techniques are chosen as a compromise between high labor costs and relatively low data and equipment costs adapted to turbid water. The different data sources (vector data structure for GPS, raster data structure for aerial imagery) are exported into GIS (ArcInfo®) to create a set of data layers for each variable (Figure 1A). To represent discrete habitat features, a vector GIS data structure is preferred to precisely portray variables (points for logs, polygons for substrate type, islands, etc.). These data layers are combined according to species habitat preferences in order to create resource habitat maps (Figure 1A).

Evaluating the Spatial Pattern of Resource Habitat Patches and Their Spatial Relationships at Various Scales

A Hierarchical Habitat-Based Model

Fish populations in natural or fragmented rivers can be structured like a subdivided population (Lucas and

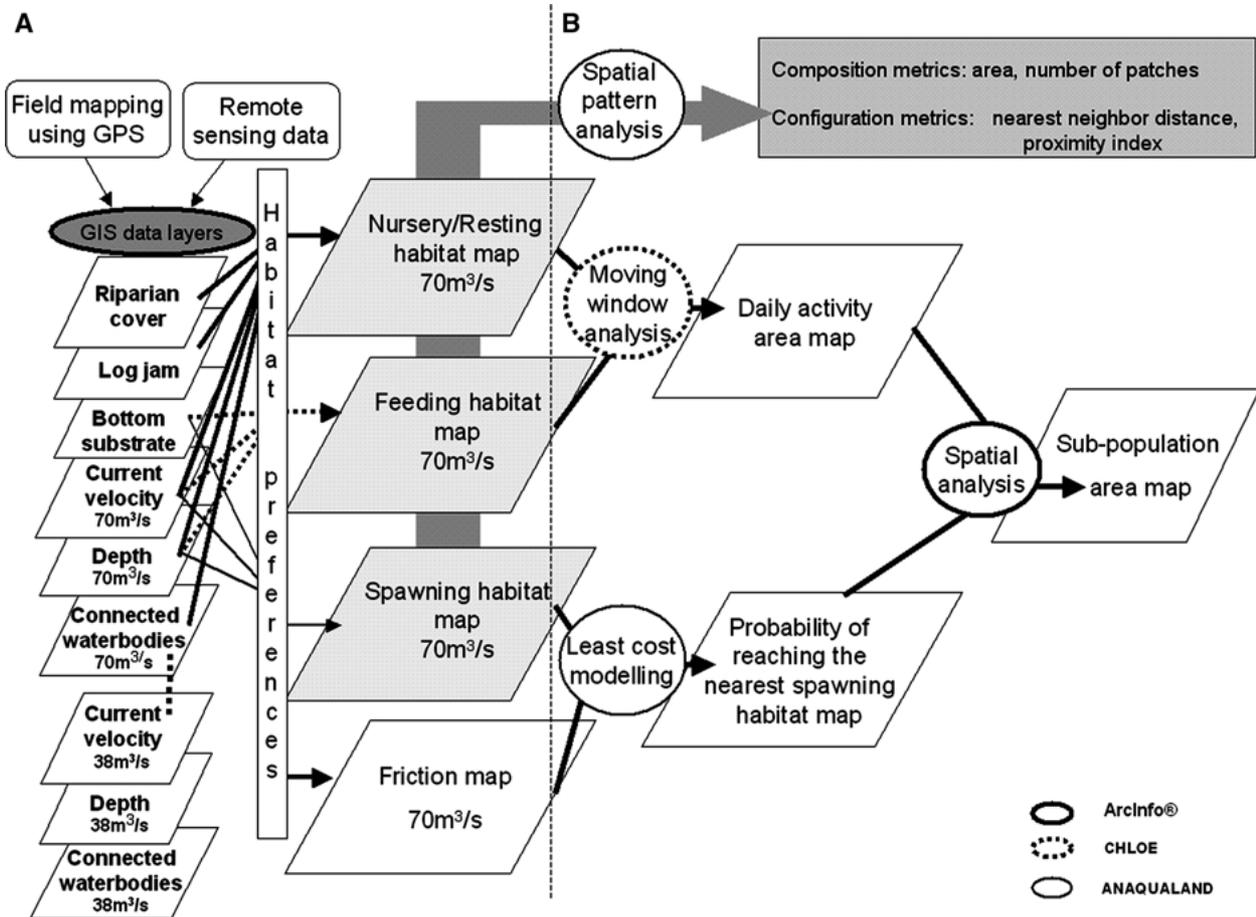


Figure 1. Flowchart of the proposed approach with process steps, spatial analysis methods, and nested products. (A) GIS-based maps of resource habitat patches for *Barbus barbuis* and a friction map considering the heterogeneity of the whole underwater environment are created using a set of relevant variables and habitat preferences. As some data layers are valuable for one discharge, resource habitat maps and a friction map are created for this discharge. (B) Spatial analysis of previous maps to quantify the composition and configuration of habitat patches and their spatial relationships at nested scales.

Batley 1996; Johnston 2000). This subdivided population can be spatially defined by distinct subpopulation areas, containing or not individuals of the species and linked by dispersal migration. Subpopulation areas are defined by the presence and accessibility of all the complementary resources required for a life cycle. For terrestrial species, the spatial structure of potential subpopulation areas is used to model the viability of the population (Pain and others 2000; Jochem and others 2002). A framework to map the spatial structure of a potential subpopulation was proposed by Leuven and Poudevigne (2002).

We adapted this framework for stream fishes and considered each subpopulation area as a hierarchical system, in which the neighborhood relationships between elements of one level define the elements of the upper level (Kotliar and Wiens 1990). Figure 2 illus-

trates this nested structure using a three-level habitat-based model. At the first level, each resource habitat patch is represented; at the second level, the complementation between resting and feeding habitats defines daily activities areas; at the third level, the complementation between daily activities areas and spawning habitat defines subpopulation areas. The estimation of the complementation between areas at one level takes into account different behaviors and movement capacities. The daily activities area depends on the daily movement capacities, home range size, and foraging behavior, whereas subpopulation areas are related to spawning migration capacities. This model could be modified by adding one level if necessary (e.g., a nursery habitat) or simplified for species requiring few distinct habitats for their life cycle. For single-resource habitat species, the knowledge of the

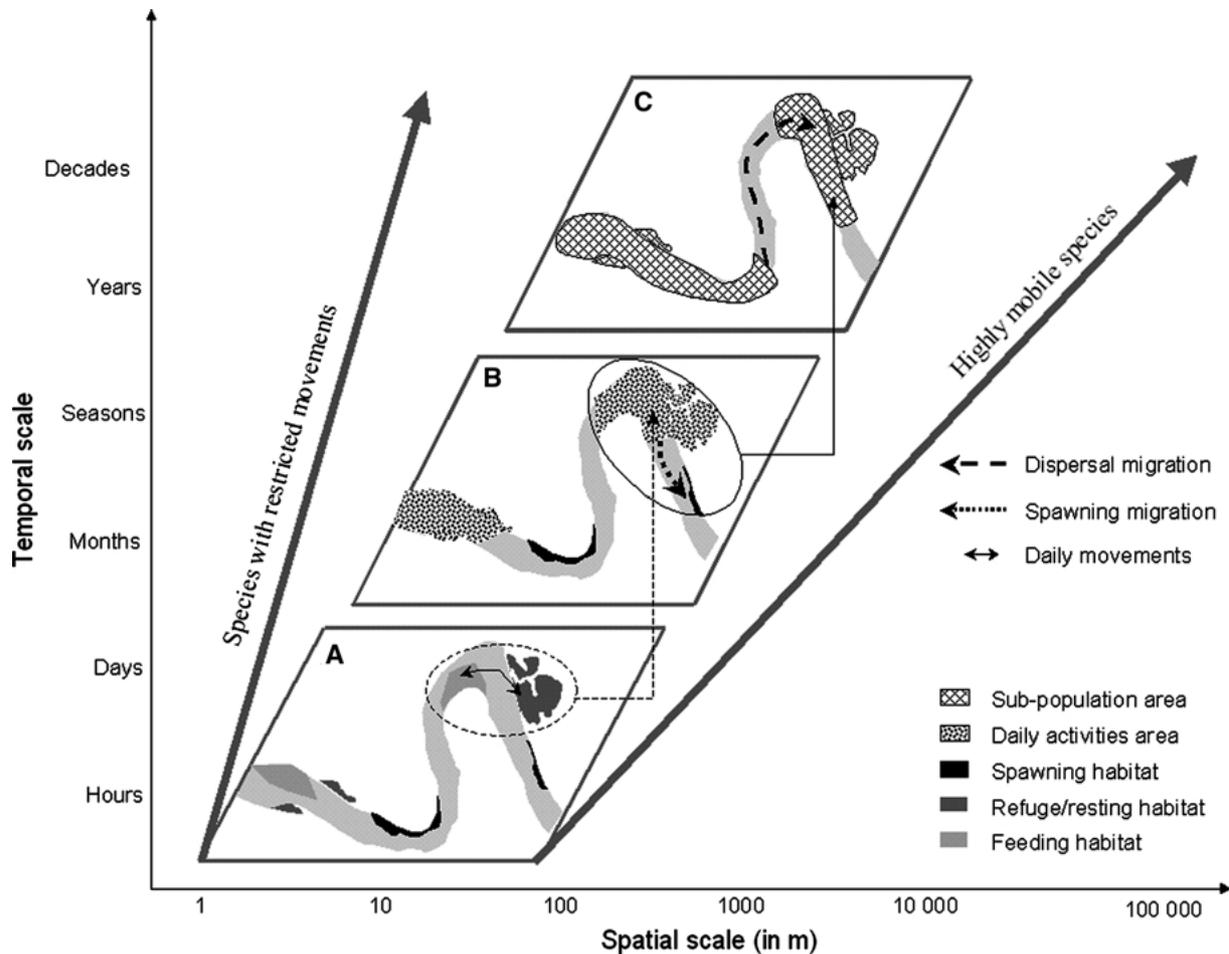


Figure 2. Hierarchical spatiotemporal structure of fish population, inspired by Frissell and others (1986), Schlosser (1995), Pain and others (2000), and Leuven and Poudevigne (2002): (A) Resource habitat patch scale; (B) daily activities areas scale in which the feeding habitat and the refuge/resting habitat exist and have a complementation relationship; (C) subpopulation areas scale in which previous daily activities areas have a complementation relationship with the spawning habitat via spawning migrations. For species with restricted movements, the life cycle might require a spatial scale of 100 m, whereas highly mobile species might necessitate 100 km. The hierarchical structure might also start at the B or C level, depending on whether the species requires a single habitat or various habitats.

minimal area size and maximal movement capacities will delimit the subpopulation area level. At each level of this habitat-based model, spatial analysis methods are proposed to delimit the upper level.

Calculating Areas and Distances in a 2-D River Segment

The spatial analysis of 2-D habitat patches maps, requiring both areas and oriented distances, is implemented using a raster data structure. A 1-m pixel size is chosen to preserve the sharpness of the initial vector data structures, especially with thin resting habitats such as shelters. In order to compute oriented calculations of distance between habitats along the river course (upstream and downstream), we have devel-

oped a specific computer GIS program, Anaqualand, which integrates the geometry of the river into the distance between two points or patches and handles large amounts of data composed of few informative pixels (1–2%) through sparse formalism (Saad and Sosonkina 1999).

Quantifying Habitat Patterns at Nested Scales

At the resource habitat patch scale (level A, Figure 2), we used area, number, density, and nearest-neighbor distance to identify the composition and fragmentation of habitats (O'Neill and others 1988; MacGarigal and Marks 1995). We also selected the proximity index (Gustafson and Parker 1994), quantifying the spatial context of a habitat patch in relation

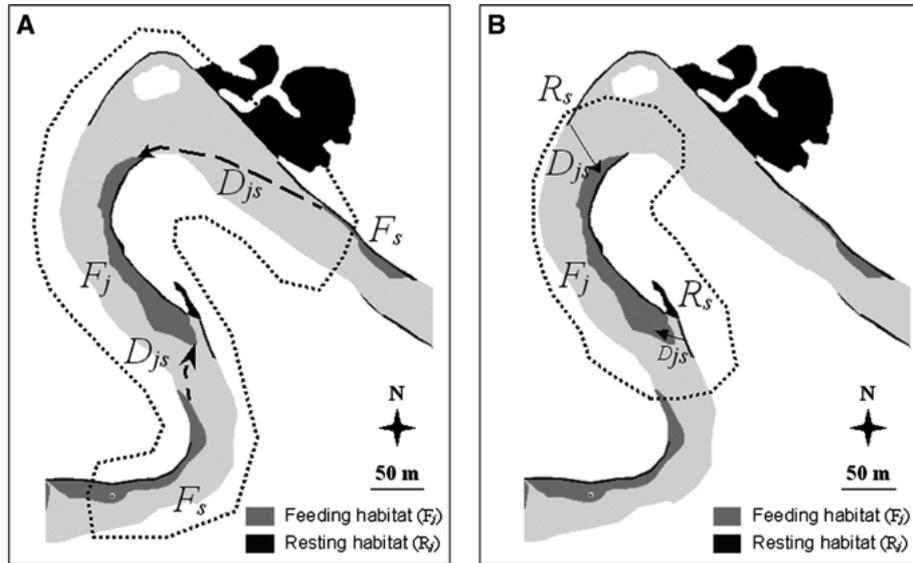


Figure 3. Two proximity indexes calculated for a focal patch F_j ; the dashed line delimits the search radius from the edges of the focal patch and D_{js} is the edge-to-edge distance along the 2-D river course. (A) The proximity index for a class of habitats (feeding habitats); search radius = 200 m. (B) The proximity index for two classes of habitats to evaluate their complementation; this is an example of the proximity of the resting habitat (R_s) to the feeding habitat F_j ; search radius = 60 m.

to its neighbors, for its ecological significance, simplicity, and possible adaptability to fish resource habitats, because only area and distance are required. We used the formula modified by MacGarigal and Marks (1995),

$$Px = \sum_{i=1}^n \frac{\text{Area}_i}{D_{ix}^2} \quad (1)$$

where n is the number of patches, the edges of which are within a search radius of the patch x , Area_i is the area of patch i , and D_{ix} is the distance between patch i and patch x . The main adaptation is the calculation of each D_{ix} as edge-to-edge distance along the river course using Anaqualand (Figure 3A).

We defined the daily activities area scale using the complementation between feeding and resting habitats. This neighborhood relationship is evaluated with the proximity index of the resting habitat in relation to each feeding habitat (Figure 3B). The daily activities area can be a single resource habitat patch in the case of species that do not use distinct areas to perform these two activities. Global maps of potential daily activities areas were also proposed in addition to previous metrics. We applied a moving-window analysis from image processing, characterizing the landscape structure inside a search radius around each pixel (Schermann and Baudry 2002). In practice, a spatial index is computed in a squared window and its value is assigned to the central pixel. The window is moved

systematically along the raster map and a new map of the spatial index is produced. Different spatial indexes, such as relative abundance, richness, diversity, or heterogeneity, are computed using the Chloe software developed by Baudry and others (2005). The proportion of feeding (or resting) habitats is calculated using a relevant window size in relation to the spatial relationship and the species (Figure 4A). Maps of each habitat proportion (Figure 4B) are then overlaid to create a complementation map that represents potential daily activities areas (Figure 4C).

We defined the subpopulation area scale using the complementation between daily activities areas and the connectivity to spawning habitats. The connectivity could be measured by neighborhood indices, such as C_{si} (Hanski 1994), the lacunarity index (Plotnick and others 1993), or the aggregation index (He and others 2000), and modeling approaches. In some modeling approaches, the landscape is considered as a binary system composed of habitat and nonhabitat (Metzger and Décamps 1997; Rushton and others 1997). As the spawning migration might entail long-distance movements and is a vulnerable part of the life cycle (Smith 1991), we considered the biological connectivity of the riverscape as a response of fishes to the heterogeneity of all the habitats traveled through during migration. Modeling approaches of the biological connectivity were implemented using the concept of minimal cumulative resistance (MCR) (Knaapen and others

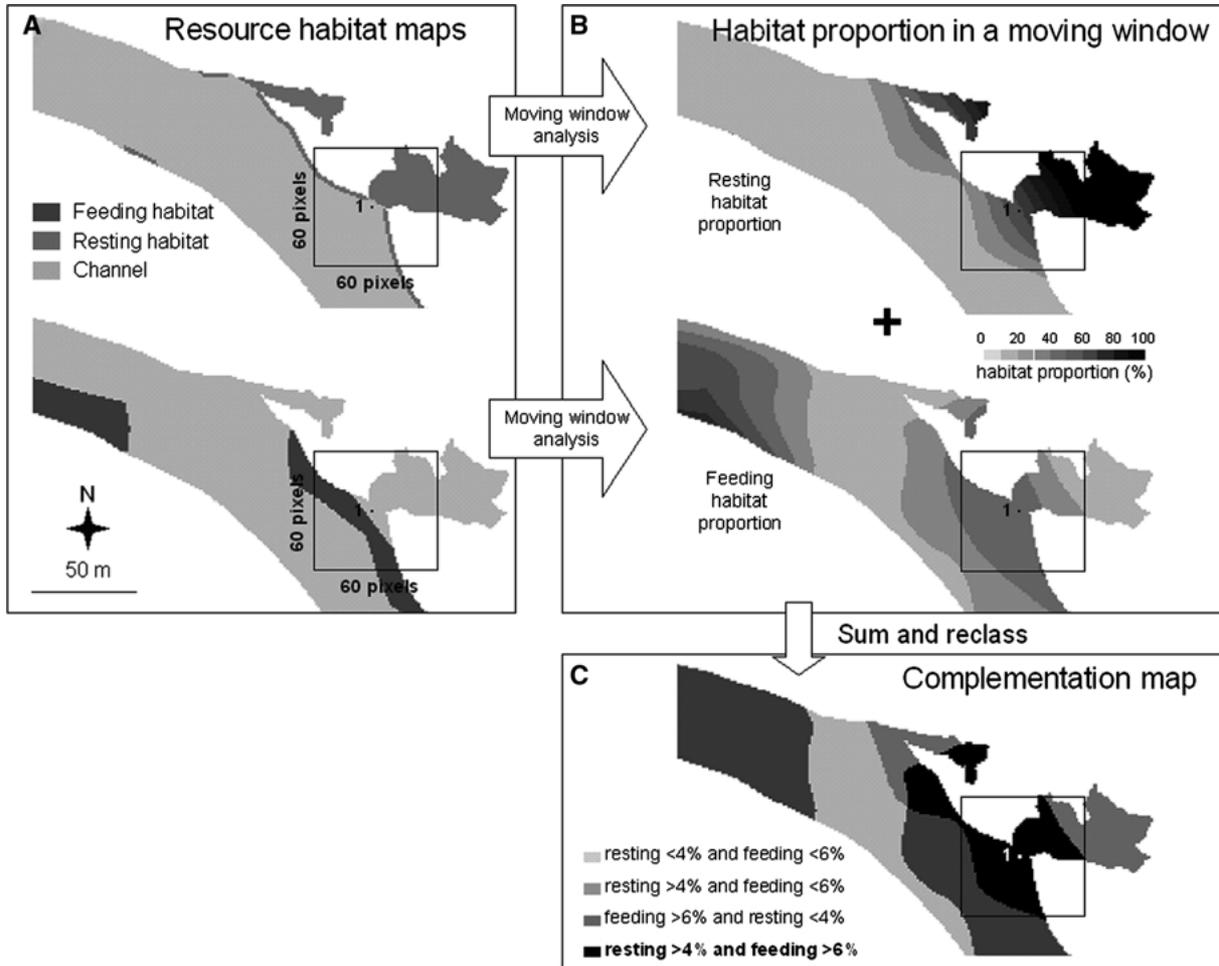


Figure 4. Identification of daily activities areas through complementation maps using the moving-window analysis. Identification of the complementation of stream fish habitats using the moving-window analysis. (A) The raster maps of resource habitat patches are computed to create new raster maps of the proportion of each habitat in a 60×60 -pixel window size. (B) Habitat proportions are available from 1% to 100%. These two raster maps are overlaid and then reclassified to identify complementation of the two habitats within a radius of 30 pixels. (C) The complementation is defined by thresholds of 4% for resting and 6% for feeding.

1992) or, more recently, the “least cost” model (Adriaensen and others 2003), which assigns to each habitat a value (resistance or permeability) based on energy expenses, mortality risks, and movement costs (Pain and others 2000; Ray and others 2002; Vuilleumier and Prelaz-Droux 2002; Joly and others 2003). We defined a resistance matrix for the barbel based on swimming capacities and predation risks in order to build a friction map (Figure 1A). We applied the MCR for all spawning habitats and built a map of the probability (pixel A_j) of reaching the nearest spawning habitat (pixel B_j) using Anaqualand (Figure 1B). This probability is a decreasing function of MCR and α , in which α is the potential mean distance covered by a fish during the spawning migration. A similar species-spe-

cific parameter α_s , called the dispersal coefficient, is used to evaluate connectivity (Vos and others 2001). For the probability computation, we used a decreasing exponential:

$$\text{Proba}(A_i) = e^{-\frac{\min[MCR(A_j, B_j)]}{\alpha}} \quad (2)$$

The map of the probability of reaching the nearest spawning habitat visually illustrates gaps in the biological connectivity (Figure 5B). By overlaying the daily activities area map (Figure 5A) and the probability map and choosing a threshold probability, we delineated potential areas that might support a subpopulation (Figure 5C). At each scale, one can remove an area that is too small to be either a minimal resource

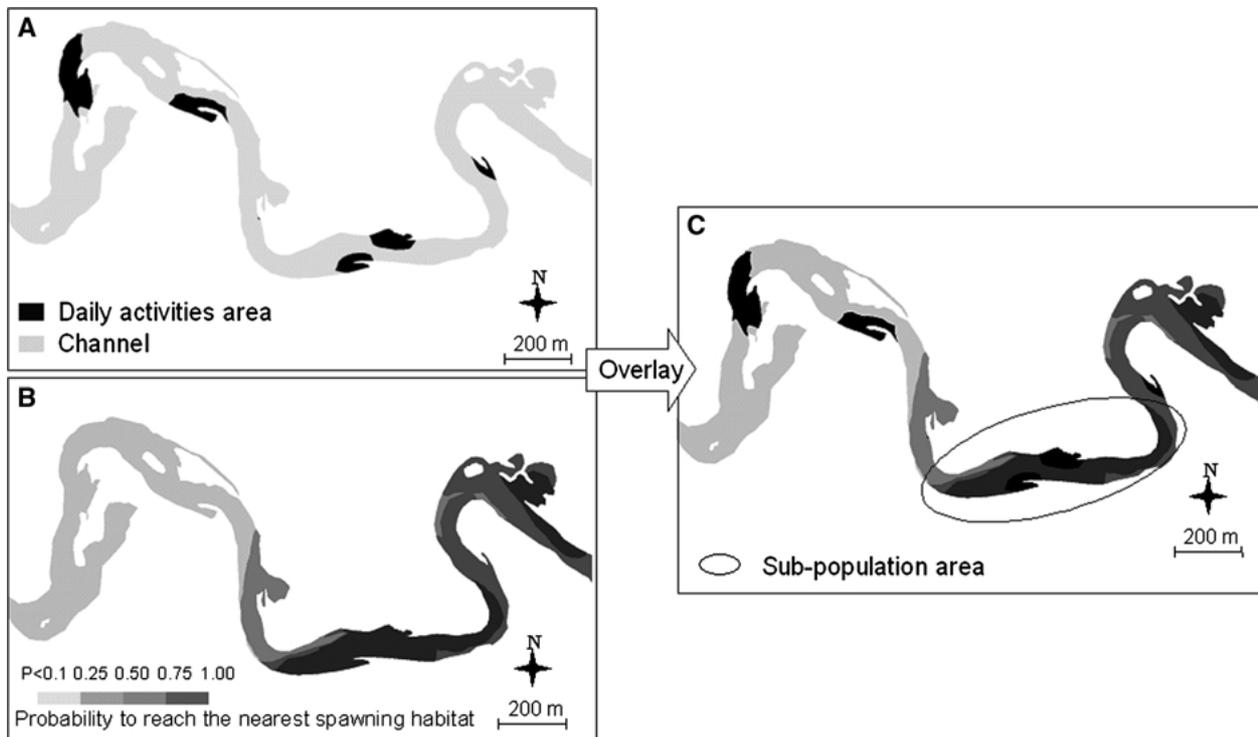


Figure 5. Delimitation of potential subpopulation areas. (A) Daily activities areas map using moving-window analysis with Chloe. (B) Probability of reaching the nearest spawning habitat map using Equation 2 with Anaqualand. Low probability areas ($P < 0.25$) could be interpreted as gaps in biological connectivity (for spawning). (C) The ellipse delimits a potential subpopulation area defined by areas with a high probability of reaching the nearest spawning habitat ($P > 0.75$) and containing daily activities areas.

habitat area, a minimal daily activities area, or a minimal subpopulation area.

Conclusion and Perspectives

The spatial analysis of the riverscape approach attempted to contribute to the fluvial landscape ecology by viewing lotic ecosystems as hierarchical and continuous mosaics of habitat patches. In the case of stream fishes, it meant the following: (1) changing the traditional representation of aquatic habitats and considering the resource habitats that support the entire life cycle, (2) adopting a 2-D large-scale view if necessary, and (3) shifting from site-based to spatially continuous approaches. This approach implied the resolution of different methodological and practical challenges. The main two challenges were mapping resource habitat patches using a GIS-based method and calculating distances in 2-D along the river course. Simple methods were chosen because of the absence of automatic quantification of fish spatial patterns in 2-D. Their ecological relevance was put forward to assess each level of the hierarchical spatial structure of the popula-

tion. The knowledge of this potential spatial structure should be useful to analyze population viability, to design sampling techniques in order to estimate the abundance of rare or threatened species (Toepfer and others 2000), or to detect isolated populations using genetic methods (Spruell and others 1999). The methods were also proposed for prioritizing the preservation of habitats, designing restoration policies, and testing scenarios following the addition or removal of habitat patches.

Prioritizing Preservation and Restoration Policies

Proposals emerged from this riverscape approach to help define management schemes. Each resource habitat covering the life cycle of the species was represented by one or several maps according to the habitat requirements of the species. Rearing/nursery habitat, feeding habitat, resting/refuge habitat, and spawning habitat patches might be distinct for some species or blend into a single resource habitat patch for others. Methods at the resource habitat level identified potential critical resource habitats, which should allow the prioritization of management policies such as

restoration at a relevant location. Mapping resource habitat patches for different species is also useful to assess whether a rehabilitation scheme at a certain location for a given species might destroy critical habitats for other species. The relative value of a habitat patch in relation to its spatial context could be estimated with the proximity index (within the same habitat or between different habitats). The identification of habitat patches of great value contributes to setting preservation priorities, and identifying low-value habitats helps set restoration priorities of their spatial context. The map of the probability of reaching the nearest spawning habitat, or other habitats, illustrates potential gaps in the biological connectivity of a reach, allowing a localization of restoration schemes. All of these spatial analysis methods could be used to simulate different scenarios of restoration. The consequences of the addition of a habitat patch at a specific location could be quantified and visualized using the proposed indexes and maps.

Remaining Challenges

Methodological difficulties still exist when applying this riverscape approach to stream fishes. They are mainly due to the shifting nature of the fish habitat mosaic. Two temporal scales can be distinguished: water-level fluctuations within a period of 1 year, leading to a pulsing connectivity of water bodies, and at the decade-to-century scale, the channel pattern dynamics (Amoros and Bornette 2002; Richards and others 2002). In this context, mapping changing variables is particularly challenging and should be done for a range of relevant flows, depending on processes and species. On the one hand, the availability of bathymetry associated with a hydraulic model at the segment scale makes the creation of depths and current velocities maps for each relevant flow easier (Tiffan and others 2002). On the other hand, only few flows can be mapped using remote sensing and field mapping, and they must be carefully chosen. Relevant flows, according to hydrological conditions of the reach, could be median, dry, or wet 5-yearly flows. By mapping contrasted flows, the range of temporal variation of fish habitats is evaluated (Hilderbrand and others 1999). In some cases, only a particular range of flows is relevant in relation to a specific activity. For example, high flows and inundation maps are required for species using temporary habitats situated in the floodplain for a stage of their life cycle. Pike (*Esox lucius*) migrate from the channel in February to spawn on inundated meadows (Casselman and Lewis 1996). For this species, mapping accessible spawning habitat requires inundation maps, land-cover types, and migrating routes from

the channel. In regulated or channeled rivers, water-level fluctuations are often very limited and the riverscape might be “frozen in time” (Ward and others 2002). In such cases, the habitat maps are valid year-round. For intermittent rivers, the validity of habitat maps is restricted to flowing months. The range of temporal variability patterns is critical for understanding the consequences of ecological processes and defining management schemes such as flow regulation. Gustafson (1998) underlined the lack of indices quantifying spatial patterns that include a measure of temporal variation. An integrated parameter of this temporal variation, such as a permanence index, inspired by the aquatic habitat turnover (Ward and others 2002), can be mapped using the set of maps for each flow.

In floodplain rivers with deep and turbid water, the availability of high-resolution data over large spatial scales and for different water levels is also crucial. In that case, panchromatic aerial photography is useful for spotting water boundaries, riparian vegetation, and large woody debris (Muller 1997), but it is ineffective for evaluating water depths. More costly techniques such as laser telemetry (bathymetric LIDAR) and radar interferometry systems could be used for the bathymetry at a resolution of 1 m (Mertes 2002). Multispectral image data, collected with a Compact Airborne Spectrometric Imager (CASI), were used to assess classes of current velocities and bottom substrate (Puestow 2001). However, currently, reliable evaluations of bottom substrate in cloudy waters seem limited to GPS field surveys.

Toward the Validation of the Methods

To validate the ecological relevance of these indexes and maps, spatially continuous surveys of resource habitat patches are needed in order to acquire fish data. Local species abundance can be tested for correlation with the relative value of the habitat patch or its spatial context. Potential subpopulation areas could also be evaluated by sampling juvenile fishes (young-of-the-year) because their distribution is linked to the selection of spawning habitats by adults (Poizat and Pont 1996). Their presence is an appropriate indicator of spawning habitats connected to daily activities areas. Linking specific ecological processes (complementation between two habitats, accessibility of spawning habitat, etc.) to particular spatial analysis methods might provide a tool for predicting said processes using the quantification of spatial patterns.

Despite the remaining methodological and practical challenges, the GIS-based riverscape approach is a flexible framework for the study of the influence of

habitat patterns on the spatial distribution of fishes and the enhancement of the detection of areas that might support viable populations. The spatial analysis methods developed for fish habitat patterns might help in evaluating impacts of habitat alteration and isolation and prioritizing preservation and restoration policies.

Acknowledgments

Discussions with members of the different fish teams of the Cemagref (Antony, Lyon, Aix) and with members of IALE provided fruitful ideas to build this approach. We are grateful to Evelyne Talès, Steve Ormerod, Isabelle Poudevigne, and Pierre Joly for their interest in this study and for their comments, which improved the manuscript. We thank W. L. Fischer and two anonymous reviewers for their enthusiasm and very constructive comments on an earlier draft of this manuscript. This work was supported by the Environmental Service of Ile-de-France (DIREN) to restore the biological connectivity of the Seine River for fishes and the CNRS scientific program "Piren-Seine."

Literature Cited

- Adriaensen, F., J. P. Chardon, G. De Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulinck, and E. Matthysen. 2003. The application of "least-cost" modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64:233–247.
- Allan, J. D. 2004. Landscapes and riverscapes: The influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 35:257–284.
- Amoros, C., and G. Bornette. 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology* 47:761–776.
- Baguette, M., and G. Mennechez. 2004. Resource and habitat patches, landscape ecology and metapopulation biology: A consensual viewpoint. *Oikos* 106:399–403.
- Baras, E. 1992. A study of time and space utilisation strategies in the common barbel *Barbus barbus* (L.). *Cahiers d'Ethologie* 12:125–442.
- Baras, E. 1997. Environmental determinants of residence area selection by *Barbus barbus* in the river Ourthe. *Aquatic Living Resources* 10:195–206.
- Baras, E., H. Lambert, and J. C. Philippart. 1994. A comprehensive assessment of the failure of *Barbus barbus* spawning migrations through a fish pass in the canalized river Meuse (Belgium). *Aquatic Living Resources* 7:181–189.
- Baudry, J., H. Boussard, and N. Schermann 2005. CHLOÉ 3.0: Freeware of multi-scales analyses on ASCII raster files. Rennes, INRA, SAD-Armorique. Available from (<http://www.rennes.inra.fr/sad/tools/indexoutil.htm>).
- Bayley, P. B., and H. W. Li. 1992. Riverine fishes. Pages 251–281 in P. Calow, and G. E. Petts (eds.), *The rivers handbook: Hydrological and ecological principles*. Blackwell, Oxford.
- Baxter, C. V. 2002. Fish movement and assemblage dynamics in a Pacific northwest riverscape. PhD dissertation. Oregon State University, Corvallis.
- Boët, P., J. Belliard, R. Berrebi dit Thomas, and E. Tales. 1999. Multiple human impacts by the city of Paris on fish communities in the Seine river basin, France. *Hydrobiologia* 410:59–68.
- Bretschko, G. 1995. River/land ecotones: Scales and patterns. *Hydrobiologia* 303:83–91.
- Casselman, J. M., and C. A. Lewis. 1996. Habitat requirements of northern pike (*Esox lucius*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53:161–174.
- Cowx, I. G., and R. L. Welcomme. 1998. Rehabilitation of rivers for fish. Fishing News Books.
- Dauble, D. D., R. L. Johnson, and A. P. Garcia. 1999. Fall Chinook salmon spawning in the tailraces of Lower Snake River hydroelectric projects. *Transactions of the American Fisheries Society* 128:672–679.
- Dennis, R. L. H., T. G. Shreeve, and H. Van Dyck. 2003. Towards a functional resource-based concept for habitat: A butterfly biology viewpoint. *Oikos* 102:417–426.
- Detenbeck, N. E., P. W. DeVore, G. J. Niemi, and A. Lima. 1992. Recovery of temperate-stream fish communities from disturbance: A review of case studies and synthesis of theory. *Environmental Management* 16:33–53.
- Dunning, J. B., B. J. Danielson, and H. R. Pulliam. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* 65:169–175.
- Fausch, K. D., C. E. Torgensen, C. V. Baxter, and H. W. Li. 2002. Landscapes to riverscapes: Bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *BioScience* 52:483–498.
- Fisher, W. L., and F. J. Rahel. 2004. Geographic information systems applications in stream and river fisheries. Pages 49–84 in W. L. Fisher, and F. J. Rahel (eds.), *Geographic information systems in fisheries*. American Fisheries Society, Bethesda, MD.
- Freeman, M. C. 1993. Effects of habitat availability on dispersion of a stream cyprinid. *Environmental Biology of Fishes* 37:121–130.
- Frissell, C. A., W. J. Liss, C. E. Warren, and M. D. Hurley. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: Viewing streams in a watershed context. *Environmental Management* 10:199–214.
- Gerking, S. D. 1959. The restricted movement of fish populations. *Biological Review* 34:221–242.
- Gowan, C., and K. D. Fausch. 1996. Mobile brook trout in two high-elevation Colorado streams: Re-evaluating the concept of restricted movement. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53:1370–1381.
- Gustafson, E. J. 1998. Quantifying landscape spatial pattern: What is the state of the art? *Ecosystems* 1:143–156.
- Gustafson, E. J., and G. R. Parker. 1994. Using an index of habitat patch proximity for landscape design. *Landscape and Urban Planning* 29:117–130.

- Hanski, I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63:151–162.
- Harris, G., and A. L. Heathwaite. 2005. Inadmissible evidence: Knowledge and prediction in land and riverscapes. *Journal of Hydrology* 304:3–19.
- Hawkins, C. P., J. L. Kershner, P. A. Bisson, M. D. Bryant, L. M. Decker, S. V. Gregory, D. A. McCullough, C. K. Overton, G. H. Reeves, R. J. Steedman, and M. K. Young. 1993. A hierarchical approach to classifying stream habitat features. *Fisheries* 18:3–12.
- He, H. S., B. E. DeZonia, and D. J. Mladenoff. 2000. An aggregation index (AI) to quantify spatial patterns of landscapes. *Landscape Ecology* 15:591–601.
- Hilderbrand, R. H., A. D. Lemly, and C. A. Dolloff. 1999. Habitat sequencing and the importance of discharge in inferences. *North American Journal of Fisheries Management* 19:198–202.
- Hirzel, A., and A. Guisan. 2002. Which is the optimal sampling strategy for habitat suitability modelling. *Ecological Modelling* 157:331–341.
- Huber, M., and A. Kirchhofer. 1998. Radio telemetry as a tool to study habitat use of nase (*Chondrostoma nasus* L.) in medium-sized rivers. *Hydrobiologia* 372:309–319.
- Jochem, R., B. J. H. Koolstra, and J. P. Chardon. 2002. LARCH: An ecological application of GIS in river studies. Pages 63–74 in R. S. E. W. Leuven, I. Poudevigne, and R. M. Teew (eds.), Application of geographic information systems and remote sensing in river studies. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Johnson, L. B., and S. H. Gage. 1997. Landscape approaches to the analysis of aquatic ecosystems. *Freshwater Biology* 37:113–132.
- Johnston, C. E. 2000. Movement patterns of imperiled blue shiners (Pisces: Cyprinidae) among habitat patches. *Ecology of Freshwater Fish* 9:170–176.
- Joly, P., C. Morand, and A. Cohas. 2003. Habitat fragmentation and amphibian conservation: Building a tool for assessing landscape matrix connectivity. *Comptes Rendus Biologies* 326:132–139.
- Kelly, N. M., D. Field, F. A. Cross, and R. Emmet. 1998. Remote sensing of forest-clearing effects on essential fish habitat of Pacific salmon. Pages 252–267 in L. R. Benaka (ed.), Fish habitat: Essential Fish. American Fisheries Society, Bethesda, MD.
- Knaapen, J. P., M. Scheffer, and B. Harms. 1992. Estimating habitat isolation in landscape planning. *Landscape and Urban Planning* 23:1–16.
- Kocik, J. F., and C. P. Ferreri. 1998. Juvenile production variation in salmonids: Population dynamics, habitat, and the role of spatial relationships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55:191–200.
- Kotliar, N. B., and J. A. Wiens. 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: A hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos* 59:253–260.
- Leuven, R. S. E. W., and I. Poudevigne. 2002. Riverine landscape dynamics and ecological risk assessment. *Freshwater Biology* 47:845–865.
- Leuven, R. S. E. W., I. Poudevigne, and R. M. Teew. 2002. Remote sensing and geographic information systems as emerging tools for riverine habitat and landscape evaluation: From concepts to models. Pages 63–74 in R. S. E. W. Leuven, I. Poudevigne, and R. M. Teew (eds.), Application of geographic information systems and remote sensing in river studies. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
- Lonzarich, D. G., M. L. Warren, and M. R. E. Lonzarich. 1998. Effects of habitat isolation on the recovery of fish assemblages in experimentally defaunated stream pools in Arkansas. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science* 55:2141–2149.
- Lowe, W. H. 2002. Landscape-scale spatial population dynamics in human-impacted stream systems. *Environmental Management* 30:225–233.
- Lucas, M. C., and E. Baras. 2001. Migration of freshwater fishes. Blackwell Science, Oxford.
- Lucas, M. C., and 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.
- MacGarigal, K., and B. J. Marks. 1995. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. General Technical Report PNW-351, USDA Forest Service, Corvallis, OR.
- Meaden, G. J. 2004. Challenges of using geographic information systems in aquatic environments. Pages 13–48 in W. L. Fisher, and F. J. Rahel (eds.), Geographic information systems in fisheries. American Fisheries Society, Bethesda, MD.
- Mertes, L. A. K. 2002. Remote sensing of riverine landscapes. *Freshwater Biology* 47:799–816.
- Metzger, J.-P., and H. Décamps. 1997. The structural connectivity threshold: An hypothesis in conservation biology at the landscape scale. *Acta Oecologica* 18:1–12.
- Morita, K., and S. Yamamoto. 2002. Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. *Conservation Biology* 16:1318–1323.
- Muller, E. 1997. Mapping riparian vegetation along rivers: Old concepts and new methods. *Aquatic Botany* 58:411–437.
- O'Neill, R. V., J. R. Krummel, R. H. Gardner, G. Sugihara, B. Jackson, D. L. DeAngelis, B. T. Milne, M. G. Turner, B. Zygumt, S. W. Christensen, V. H. Dale, and R. L. Graham. 1988. Indices of landscape pattern. *Landscape Ecology* 1:153–162.
- Pain, G., J. Baudry, and F. Burel. 2000. LandPop: Un outil d'étude de la structure spatiale des populations animales fragmentées. *Géomatique* 10:89–106.
- Pedroli, B., G. de Blust, K. Looy, and S. van Rooij. 2002. Setting targets in strategies for river restoration. *Landscape Ecology* 17:5–18.
- Petts, G. E., and C. Amoros. 1996. Fluvial hydrosystems. Chapman & Hall, London.
- Plotnick, R. E., R. H. Gardner, and R. V. O'Neill. 1993. Lacunarity indices as measures of landscape texture. *Landscape Ecology* 8:201–211.

- Poizat, G., and D. Pont. 1996. Multi-scale approach to species-habitat relationships: Juvenile fish in a large river section. *Freshwater Biology* 36:611–622.
- Poole, G. C. 2002. Fluvial landscape ecology: Addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology* 47:641–660.
- Pretty, J. L., S. C. Harrison, D. J. Shepherd, C. Smith, A. G. Hildrew, and R. D. Hey. 2003. River rehabilitation and fish populations: Assessing the benefit of instream structures. *Journal of Applied Ecology* 40:251–265.
- Pringle, C. M., R. J. Naiman, G. Bretschko, J. R. Karr, M. W. Oswood, J. R. Webster, R. L. Welcomme, and M. J. Winterbourn. 1988. Patch dynamics in lotic systems: The stream as a mosaic. *Journal of North American Benthological Society* 7:503–524.
- Puestow, T. M., A. Simms, and K. Butler. 2001. Mapping of salmon habitat parameters using airborne imagery and digital ancillary data. *Photogrammetric Engineering & Remote Sensing* 67:309–317.
- Rabeni, C. F., and R. B. Jacobson. 1993. The importance of fluvial hydraulics to fish-habitat restoration in low-gradient alluvial streams. *Freshwater Biology* 29:211–220.
- Rabeni, C. F., and S. P. Sowa. 2002. A landscape approach to managing the biota of streams and rivers. Pages 114–142 in J. Liu, and W. Taylor (eds.), *Integrating landscape ecology into natural resource management*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ray, N., A. Lehmann, and P. Joly. 2002. Modeling spatial distribution of amphibian populations: A GIS approach based on habitat matrix permeability. *Biodiversity and Conservation* 11:2143–2165.
- Richards, K., J. Brasington, and F. Hughes. 2002. Geomorphic dynamics of floodplains: Ecological implications and a potential modelling strategy. *Freshwater Biology* 47:559–579.
- Rubec, P. J., M. S. Coyne, R. H. McMichael, Jr., and M. E. Monaco. 1998. Spatial methods being developed in Florida to determine essential fish habitat. *Fisheries* 23:21–25.
- Rushton, S. P., P. W. W. Lurz, R. Fuller, and P. J. Garson. 1997. Modelling the distribution of the red and grey squirrel at the landscape scale: A combined GIS and population dynamics approach. *Journal of Applied Ecology* 34:1137–1154.
- Saad, Y., and M. Sosonkina. 1999. Distributed schur complement techniques for general sparse linear systems. *Journal of Science Computing* 21:1337–1356.
- Schermann, N., and J. Baudry. 2002. Analyse descriptive multi-échelle de la structure d'un paysage: Application à la mosaïque d'occupation du sol d'un territoire agricole dans le bocage breton. *Géomatique* 12:169–186.
- Schiemer, F., and H. Waidbacher. 1992. Strategies for conservation of a danubian fish fauna. Pages 363–382 in P. J. Boon, P. Calow, and G. E. Petts (eds.), *River conservation and management*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Schiemer, F., M. Zalewski, and J. E. Thorpe. 1995. Land/inland water ecotones: Intermediate habitats critical for conservation and management. *Hydrobiologia* 303:259–264.
- Schilling, K. E., and C. F. Wolter. 2000. Application of GPS and GIS to map channel features in Walnut Creek, Iowa. *Journal of American Water Resources Association* 36:1423–1434.
- Schlösser, I. J. 1991. Stream fish ecology: A landscape perspective. *BioScience* 41:704–712.
- Schlösser, I. J. 1995. Critical landscape attributes that influence fish population dynamics in headwater streams. *Hydrobiologia* 303:71–81.
- Schneider, D. C. 2001. The rise of the concept of scale in ecology. *BioScience* 51:545–553.
- Smith, C. 1991. Social behaviour, homing and migration. Pages 509–529 in I. J. Winfield, and J. S. Nelson (eds.), *Cyprinid fishes: Systematics, biology and exploitation*. Chapman & Hall, London.
- Smithson, E. B., and C. E. Johnston. 1999. Movement patterns of stream fishes in a Ouachita Highlands stream: An examination of the restricted movement paradigm. *Transactions of the American Fisheries Society* 128:847–853.
- Spruell, P., B. E. Rieman, K. L. Knudsen, F. M. Utter, and F. W. Allendorf. 1999. Genetic population structure within streams: Microsatellite analysis of bull trout populations. *Ecology of Freshwater Fish* 8:114–121.
- Srivastava, S. K., U. K. Sarkar, and A. G. Ponniah. 2001. Arrangement of habitat information on a GIS platform to identify optimum and degraded areas of golden mahseer (*Tor putitora*, Hamilton) habitat. Pages 302–314 in T. Nishida, P. J. Kailola, and C. E. Hollingworth (eds.), *Proceeding of the first international symposium on geographic information systems (GIS) in Fishery Science*. Fishery GIS Research Group, Saitama, Japan.
- Suarez-Seoane, S., and J. Baudry. 2002. Scale dependence of spatial patterns and cartography on the detection of landscape change: Relationships with species' perception. *Ecography* 25:499–511.
- Tiffan, K. F., R. D. Garland, and D. W. Rondorf. 2002. Quantifying flow-dependent changes in subyearling fall chinook salmon rearing habitat using two-dimensional spatially explicit modeling. *North American Journal of Fisheries Management* 22:713–726.
- Toepfer, C. S., W. L. Fischer, and W. D. Warde. 2000. A multistage approach to estimate fish abundance in streams using geographic information systems. *North American Journal of Fisheries Management* 20:634–645.
- Torgersen, C. E. 2002. A geographical framework for assessing longitudinal patterns in stream habitat and fish distribution. PhD, Oregon State University.
- Townsend, C. R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of North American Benthological Society* 8:36–50.
- Vos, C., J. Verboom, P. F. M. Opdam, and C. J. F. TerBraak. 2001. Toward ecologically scaled landscape indices. *American Naturalist* 157:24–41.
- Vuilleumier, S., and R. Prelaz-Droux. 2002. Map of ecological networks for landscape planning. *Landscape and Urban Planning* 58:157–170.
- Ward, J. V. 1998. Riverine landscapes: Biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation* 83:269–278.

- Ward, J. V., and J. A. Stanford. 1995. The serial discontinuity concept: Extending the model to floodplain rivers. *Regulated River: Research and Management* 10:159–168.
- Ward, J. V., F. Malard, and K. Tockner. 2002. Landscape ecology: A framework for integrating pattern and process in river corridors. *Landscape Ecology* 17:35–45.
- Watzin, M. C., and A. W. McIntosh. 1999. Aquatic ecosystems in agricultural landscapes: A review of ecological indicators and achievable ecological outcomes. *Journal of Soil and Water Conservation* 54:636–644.
- Whited, D., J. A. Stanford, and J. S. Kimball. 2002. Application of airborne multispectral digital imagery to quantify riverine habitats at different base flows. *River Research and Applications* 18:583–594.
- Wiens, J. A. 2002. Riverine landscapes: Taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology* 47:501–515.
- Wu, J. G., and O. L. Loucks. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: A paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology* 70:439–466.

Annexe 2

Recognising the importance of scale in the ecology and management of riverine fish

Isabelle DURANCE, Céline LE PICHON et Steve ORMEROD

River Research and Applications

-Volume 22(10), p 1143-1152-

ARENA

RESPONSES TO THIS PAPER SHOULD BE SENT TO THE EDITOR BY APRIL 2007

RECOGNIZING THE IMPORTANCE OF SCALE IN THE ECOLOGY AND MANAGEMENT OF RIVERINE FISH

ISABELLE DURANCE,^{a*} CÉLINE LEPICHON^b and S. J. ORMEROD^c

^a *LANDSYS research Group, Faculty of Sciences, University of Rouen, 76281 Mont Saint Aignan, France*

^b *Aquatic Ecology, Water quality and hydrology Unit, Cemagref, BP44, 92163 Antony, France*

^c *Catchment Research Group, Cardiff School of Biosciences, Cardiff University, PO Box 915, Cardiff CF10 3TL, UK*

ABSTRACT

Processes affecting fish populations range in scale from local to global. Fish response is also scale-dependent, with some activities varying locally while others depend on large-scale connectivity within or between watersheds. These issues are still only partly recognized, with large-scale research often affected by non-independent sampling, weak inference, poor model testing or model over-extrapolation. Available multi-scale studies can reach different conclusions about factors affecting fishes from local studies, but results vary between examples. Potential explanations are (i) effects on fishes are context-dependent; (ii) different species or life-stages are limited in different ways; (iii) multi-scale studies are too few for generalization. We advocate improved use of geostatistical tools to guide sampling or interpret the spatial extent of management problems, and we illustrate this using brown trout in Welsh streams. Our strongest recommendation is that fish ecologists recognize the importance of interactions across scales in quantifying effects on fishes so that management decisions can be better based on evidence rather than judgement or extrapolation. Copyright © 2006 John Wiley & Sons, Ltd.

KEY WORDS: catchment; fractals; rivers; scale hierarchy; streams; spatial variance; variograms; watershed

Received 13 August 2005; Revised 25 March 2006; Accepted 5 June 2006

INTRODUCTION

Riverine ecosystems provide essential services and societal benefit (Baron *et al.*, 2002) but many have been altered for water resources, flood defence and navigation (Noss, 2000). Effects on rivers also arise from catchment modifications (Manel *et al.*, 2000). Habitat degradation, reduced connectivity, pollution, exotic species and commercial exploitation have affected freshwater fish populations worldwide (Ormerod, 2003). Problems range in scale from local (e.g. barriers to movement) to global (e.g. acidification, climate change). Moreover, local effects might scale-up cumulatively to be more-than-additive (Leuven and Poudevigne, 2002). Ideally, diagnosis and response requires explicit recognition of scale hierarchies, but this is challenging for several reasons.

First, fish biology is scale-dependent across life stages or activities. Examples are daily feeding, which varies between habitats, and seasonal migration which extends within or beyond whole river catchments. These scale-dependent activities vary within and between fish species.

Secondly, although river research increasingly addresses scale (Fausch *et al.*, 2002), overwhelmingly studies relating fishes (and many other organisms) to their environment involve small spatio-temporal extents. Typically, study units are chosen to allow control or assessment within typical research projects (e.g. 50–500 m² and 2–4 years;

*Correspondence to: Dr I. Durance (formerly I. Poudevigne), Catchment Research Group, Cardiff School of Biosciences, Cardiff University, PO Box 915, Cardiff CF10 3TL, UK (current address). E-mail: stoidp@cardiff.ac.uk

Kareiva and Andersen, 1989). The scope for extrapolation is limited because larger-scale environmental controls or activities are excluded (Lodge *et al.*, 1998; Dunham and Rieman, 1999; Fausch *et al.*, 2002). At the other extreme, true large-scale patterns in river systems are often obscured by non-independent sampling, weak inference and models that are poorly tested or over-extrapolated (Vaughan and Ormerod, 2005). These challenges prevent fisheries managers from quantifying the importance of large-scale, anthropogenic disturbances (Wiens, 2002).

Thirdly, the restoration and conservation of fish communities are limited by scale and complexity. Actions often involve individual riffles, reaches or river segments thereby excluding larger-scale environmental process that often control fish distribution (Ormerod, 2004). Here, the choice of scale is driven by logistics since actions covering whole catchments are costly (Poudevigne *et al.*, 2002).

Our view is that the management, restoration and conservation of fishes would benefit from a better perspective of factors affecting them at different scales. We review some of the tools available and suggest diagnostic approaches that can support this perspective on fish and other river organisms. Our paper continues a recent theme of scale and complexity in this Journal (Thorp *et al.*, 2006).

WHY IS SCALE AN ISSUE IN FISHERIES MANAGEMENT?

The management of any organism requires an understanding of responses to environmental change, but these vary in space and in time. While body size can predict the scales over which species-environment links occur, scales vary between activities while body size can vary widely within species (Wiens *et al.*, 1993). One option is to adopt an organism centred point of view—i.e. one scaled appropriately to the size, life-stage and behaviour of the organism concerned (With and Crist, 1995; Figure 1)—and two points are key.

First, during their life cycle, fish perform different activities which are nested in space and time. For example, feeding or avoiding predators occur when fish are migrating or dispersing. This implies that habitat quality should be appropriate for all activities simultaneously. Secondly, some activities are organized hierarchically (*sensu* Poff,

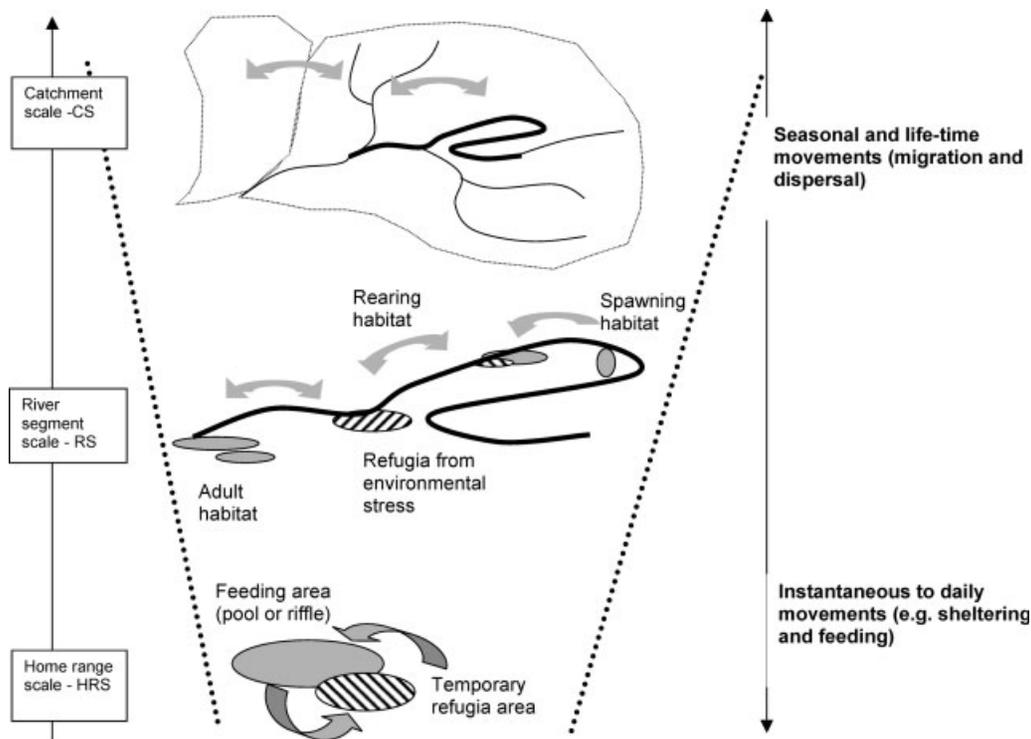


Figure 1. Examples of the possible activities of fish at nested scales. The denomination of scales follows Frissell *et al.*, 1986

1997). Thus, (1) activities over broad spatial scales often cover long-time spans, while short-term activities tend to be localized; (2) activities with different rates, such as daily feeding versus seasonal spawning are likely to be determined by different environmental characteristics; and (3) there may be constraints from other levels in the hierarchy. For example, while a particular patch may be adequate for feeding, a target species might be absent because catchment attributes are inadequate for migration or reproduction (Pretty *et al.*, 2003). Similarly, lower level activities impose limits: a catchment with favourable conditions for reproduction might not harbour a species where key feeding habitats are missing, or where segments with poor water quality prevent migration.

Fish-environment relationships apparent at one scale can either disappear or be subsumed at other scales. Therefore, conclusions about ecological phenomena from one scale might be modified partly or completely at other scales (Thompson and McGarigal, 2002). Wiley *et al.* (1997) showed how catchment-scale studies produced reasonable models of trout population in Michigan using large-scale variables such as catchment geology, climate and land cover. In contrast, previous site-based experiments revealed that biotic interactions, site-specific annual variability, local habitat quality, microclimate, disease and fishing pressure were important.

The consequences for management are clear: managers need tools capable of (1) identifying the scales at which fish activities take place; (2) identifying, at each scale, the factors most likely to affect fish; (3) assessing any scale-dependence and hence (4) indicating the limits of validity of any management action. These needs are emphasized by management paradigms that are increasingly holistic; the EU Water Framework Directive, for example, emphasizes good ecological status across while river-basin districts (2000/60/EC).

IS SCALE AN EXPLICIT ISSUE IN FISH ECOLOGY?

We examined 658 papers (1990–2005) in 20 international journals discussing fish management in rivers (list available on request). Many indicate that fish respond mostly to thermal variability, hydrologic regime, spatial configuration, water quality, associated biota and catchment or river management (Table 1). Although locally expressed, these attributes result from processes often operating across scales. For example, 'thermal variability' results from regional climate or elevation; channel morphology at the segment (i.e. reach) scale; and vertical hydraulic exchanges at habitat scales (Brown *et al.*, 1995). Resolving the effects of thermal regime and initiating management action to combat climate change might therefore only be effective if all pathways in the scale hierarchy are understood.

Available studies rarely recognize scale-dependence. Two exceptions are that theoretical papers often advocate multi-scalar approaches, while fishery scientists often recognize scale in justifying sampling designs (157/658 papers). Otherwise, most studies are performed at small scales (e.g. pools or riffles), and few address more than one scale simultaneously (27/658 papers). Even fewer (8/27) compare the relative importance of factors across scales. Research therefore seems to be failing management in illustrating neither where in the scale hierarchy problems might arise nor the most effective scales for management response.

The 27 studies of fishes at more than one scale offer interesting contrasts (Table 1). Thus, site-based studies suggest that communities are variable in structure over time and shaped by site-specific physical and biological dynamics. By contrast, large-scale studies suggest that community persistence depends on hydrological and geological processes that maintain favourable environments (Wiley *et al.*, 1997; Labbe and Fausch, 2000). Comparative studies across scales (i.e. Table 1), on the other hand, show that local river attributes seldom adequately explain fish distribution. For example, Angermeier and Winston (1999) suggest that fish communities respond more to catchment-scale regimes (climate, hydrology, geology) than to segment-scale features (channel morphology, stream size). Osborne and Wiley (1992) demonstrated that stream position in the catchment (a segment-scale feature) was more important to fish than local habitat morphometry (a habitat-scale feature). Wang *et al.* (2003) suggested that segment-or reach-scale factors are often the most important in explaining fish distribution. In other words, the relative importance of processes at different scales, even from multi-scale studies, appears to vary between examples. Potential explanations are (i) limiting factors are context-dependent (e.g. because rivers reflect landscape context); (ii) fish in each circumstance are differentially affected by anthropogenic or natural factors; (iii) different species or life-stages are limited in different ways (e.g. migrants vs. residents); (iv) multi-scale studies are too few or limited in scale to discount chance effects. Notwithstanding this uncertainty, these case studies illustrate the need for a more careful acknowledgement of issues of scale.

Table 1. Apparent effects of different environmental variables at different scales on fish distribution

System attribute	Catchment scale feature	Associated environmental variables at each scale		
		Segment/reach scale feature	Habitat/riparian scale feature	Authors
Temperature variability	Climate, elevation, drainage area 1, 2b, 3, 4, 5b	Channel morphology 2a, 3, 4, 5a, 6a, 7	Vertical hydraulic exchanges 2c, 6b, 7	1. Grenouillet, 2001 2. Wang, 2003 3. Lyons, 1996
Hydrologic regime	Climate, geology, and drainage area 8, 9, 10, 7, 11, 12, 13a, 5b	Channel morphology/complexity, reach size reach elevation 8, 9, 10, 7, 11, 12, 13b, 5a, 14, 15, 16a	Habitat morphometry/complexity and depth 8, 9, 10, 14, 15, 17, 16b	4. Wherly, 2003 5. Hargis, 2002 6. Waite, 2000 7. Labbe, 2000 8. Biggs, 2005 9. Baxter, 2000 10. Dunham, 1999 11. Argent, 2003
Spatial configuration	Connectivity with other waters 18, 19	Lateral/catchment connectivity, dams 18, 19, 20, 21	Connection with main stream, log weirs 18, 20, 21	12. Zorn, 2002 13. Angermeier, 1999 14. Poff, 1995 15. Cunjak, 1996
Chemistry	Water chemistry 22	Water chemistry 22, 6a	Water chemistry 22, 6b	16. Osborne, 1992 17. Marsh-Matthews, 2000
Biotic features	Catchment vegetation, biome, land use 23, 24b	Cover, land use 23, 24a, 17	Food resource Predator/compet., riparian veg./land use 23, 24b, 1	18. Schiemer, 2000 19. Aarts, 2004 20. Gowan, 2002, 1996 21. Torgesen, 2004 22. Wilkinson, 2001 23. Roth, 1996
History	Past biome, climates land use 25, 26	Past land uses, temperatures 25		24. Fitzpatrick, 2001 25. Mandrak, 1995 26. Oberdorff, 1997

This information was derived from 658 papers dealing with management of fish in rivers, from which 27 papers acknowledge and compare across scales. The numbers refer to the authors in the authors' column. When authors have ranked the variables they investigated at different scales these were ordered 'a' to 'c'. For example Wang *et al.* (2003) showed that channel morphology has a bigger impact on fish populations than did elevation. Detailed references of papers listed are available via email from the corresponding author.

WHAT TOOLS ARE AVAILABLE?

In other disciplines (e.g. earth sciences), scale problems are addressed often through measures that capture spatial dependence. Neither the idea nor the resulting tools are new to ecology, though they are still disseminating (Legendre and Legendre, 1998). In fish ecology, measures of spatial dependence are sometimes used to avoid biased sampling (Hinch *et al.*, 1994; Cooper *et al.*, 1997), or to interpolate survey results (Wyatt, 2003). However, such measures as semivariance and fractal dimension could inform the diagnosis of problems, and the options for restoration or conservation.

Semivariance assesses how measures such as fish density vary with scale. The semivariogram, a plot of the semivariances at different distances, summarizes how variations develop as a function of sampling resolution. Semivariance is calculated as the sum of squared differences between all possible pairs of points separated by a chosen distance (Isaaks and Srivastava, 1989), and an example follows below. If the variable exhibits spatial dependence, as in many environmental variables (Palmer, 1988), the variogram can be fitted with a mathematical function. Bounded models rise to a more or less constant value called the sill ($C + C_0$) at a given separation distance, called the range of spatial dependence (A) (Rossi *et al.*, 1992). The range gives clues to the size of the areas of similar fish density. These functions often intersect the y-axis at a point called the nugget variance (C_0). This value represents unexplained variance which can arise from measurement error or microvariability undetected

at the sampling scale used. The relative structural variance ($C/C + C_0$) represents the part of the variance that can be explained by the variogram. Overall, the characteristics of this function—the range (A), the nugget (C_0), the relative structural variance ($C/C + C_0$) and slope—are valuable in designing and interpreting sampling programmes. These techniques are reasonably established in plant ecology (Jonsson and Moen, 1998) and even in marine fisheries (Paramo and Roa, 2002). Overwhelmingly, however, the techniques have supported sampling design rather than being used explicitly to resolve or diagnose management problems.

In principle, variograms of riverine fish density could yield three types of information. First, the nugget value can indicate the adequacy of sampling resolution. High nuggets indicate either sampling error or variability at scales smaller than, or close, to the minimum sampling distance. In practical terms, this would prompt sampling at finer resolution to explore local variability—for example, habitat degradation. Secondly, the range can reveal the distance above which samples become independent (Rossi *et al.*, 1992). The domain of scale between the minimum sampling distance and the range can be considered as spatially dependent while samples just above the range are more likely to be random. Beyond the statistical significance of validating sample independence, practical benefits would arise in knowing the scales at which environmental variables most affect fish density. This is of diagnostic significance showing, for example, how effects at basin-scale or beyond might subsume local factors (Bradley and Ormerod, 2001). Thirdly, the slope of the log–log transformation of the variogram can reveal the strength of spatial dependence over the range (Palmer, 1988; Rossi *et al.*, 1992) and corresponds to the fractal dimension of the pattern observed (Burrough, 1981). When spatial dependence is low (near-random distribution), the fractal dimension is close to 2. By contrast, when spatial dependence is strong, the value is close to 1.

AN ILLUSTRATION

We have derived an illustration from the density of non-migratory brown trout *Salmo trutta* (L.) in 81 Welsh streams across an upland area of 200×50 km (Figure 2). These real data are from catch-depletion electro-fishing at each site, supported by environmental and biological data (Stevens *et al.*, 1997). We computed a variogram using Variowin (Pannatier, 1996), lagged at a Euclidean distance of 7 km to obtain the smoothest shape while maintaining sufficient sample pairs. As is typical, the first 110 km of spatial variation was used for modelling because greater distances are affected by small samples (Journel and Huijbregts, 1978).

The resulting variogram of trout density (Figure 3a) had a jagged and ascending shape with ‘holes’ at c 60 and 110 km. The jagged appearance is linked to variability in fish density. The ‘holes’ are considered typical where data contain regional clusters of repetitive variation (Isaaks and Srivastava, 1989). In our case, this reflects sites spread over three adjoining upland blocks of approximately 60 km diameter (Figure 2). We used least squares to fit a spherical function ($C_0 = 0.58$, $a = 57$ km; $p = 0.047$; Figure 3b). Because of a high nugget value, this model explained only 52% of variance in fish density, reflecting variability at small scales (i.e. <7 km). The fractal dimension corresponding to the slope up to the range value was 1.85, indicating moderate spatial dependence. An additional tool for these types of data, the cross-variogram, examines spatial correlation between organism density and environmental variables (Rossi *et al.*, 1992). Respective cross-variograms with pH and altitude showed how variation in trout density increasingly reflected pH with increasing distance between samples (Figure 4). Altitudinal effects appeared c 60 and c 100 km.

So what practical information might arise in this example? Firstly, variability in trout density at fine scales (<7 km) was poorly detected by the sampling resolution as indicated by the high value of the ‘nugget’. The survey was not designed to detect local effects, and more local (e.g. reach-scale) influences would require finer-scale sampling.

Second, trout density across upland Wales is spatially dependent within upland blocks (i.e. 7–57 km), albeit relatively weakly. Spatial dependence of a similar magnitude has been detected among other freshwater organisms (Cooper *et al.*, 1997). It can arise from either contagious biotic exchanges, such as population dynamics and interspecific interactions (Tilman and Kareiva, 1997) or from aggregated abiotic features (Wagner, 2004). In brown trout, such local effects might include biotic interactions with other salmonids, barriers to dispersal, patchiness in habitat quality, or sub-catchment land-use.

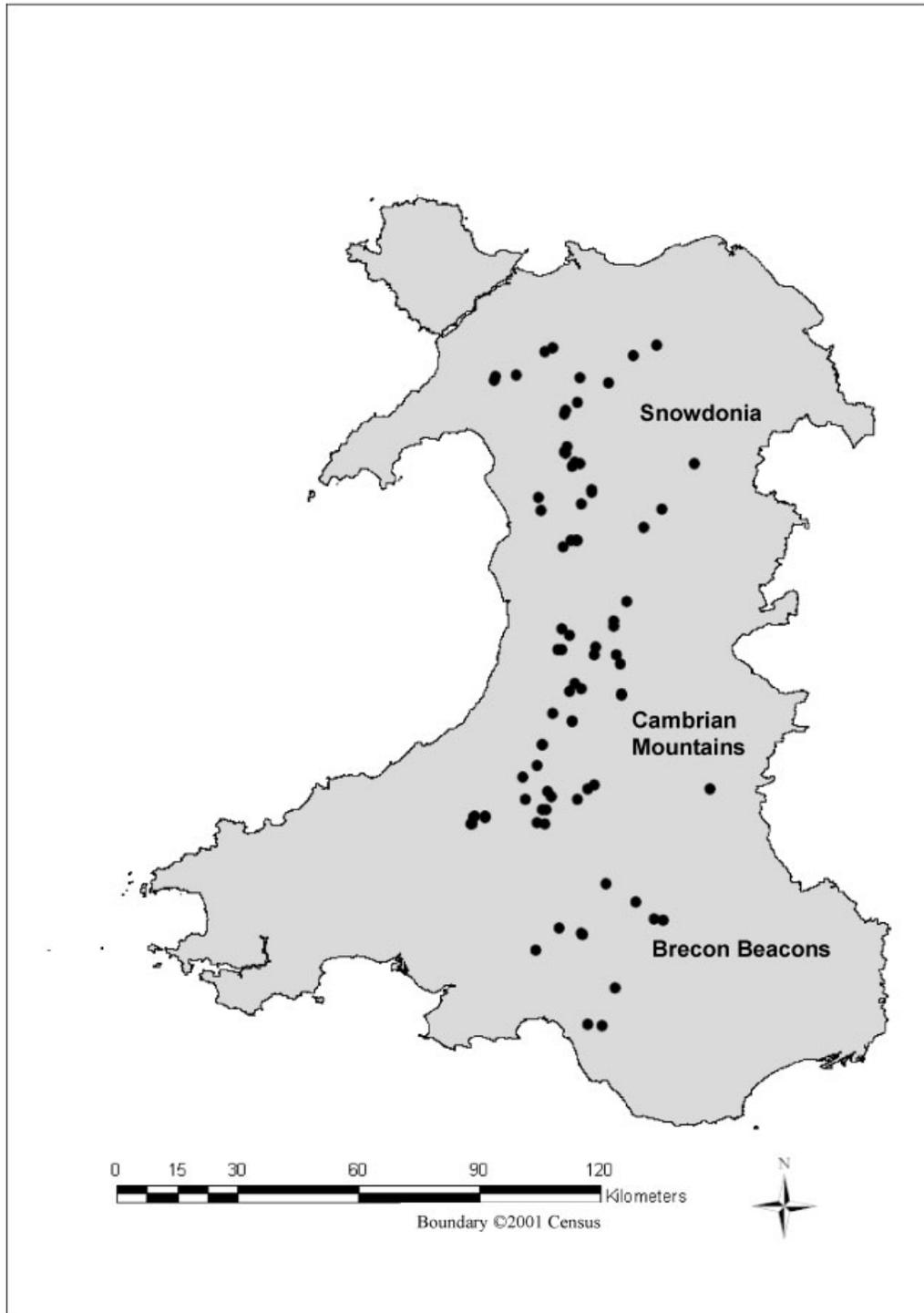


Figure 2. Sampling locations for brown trout in upland Wales during 1995 (Stevens *et al.*, 1997)

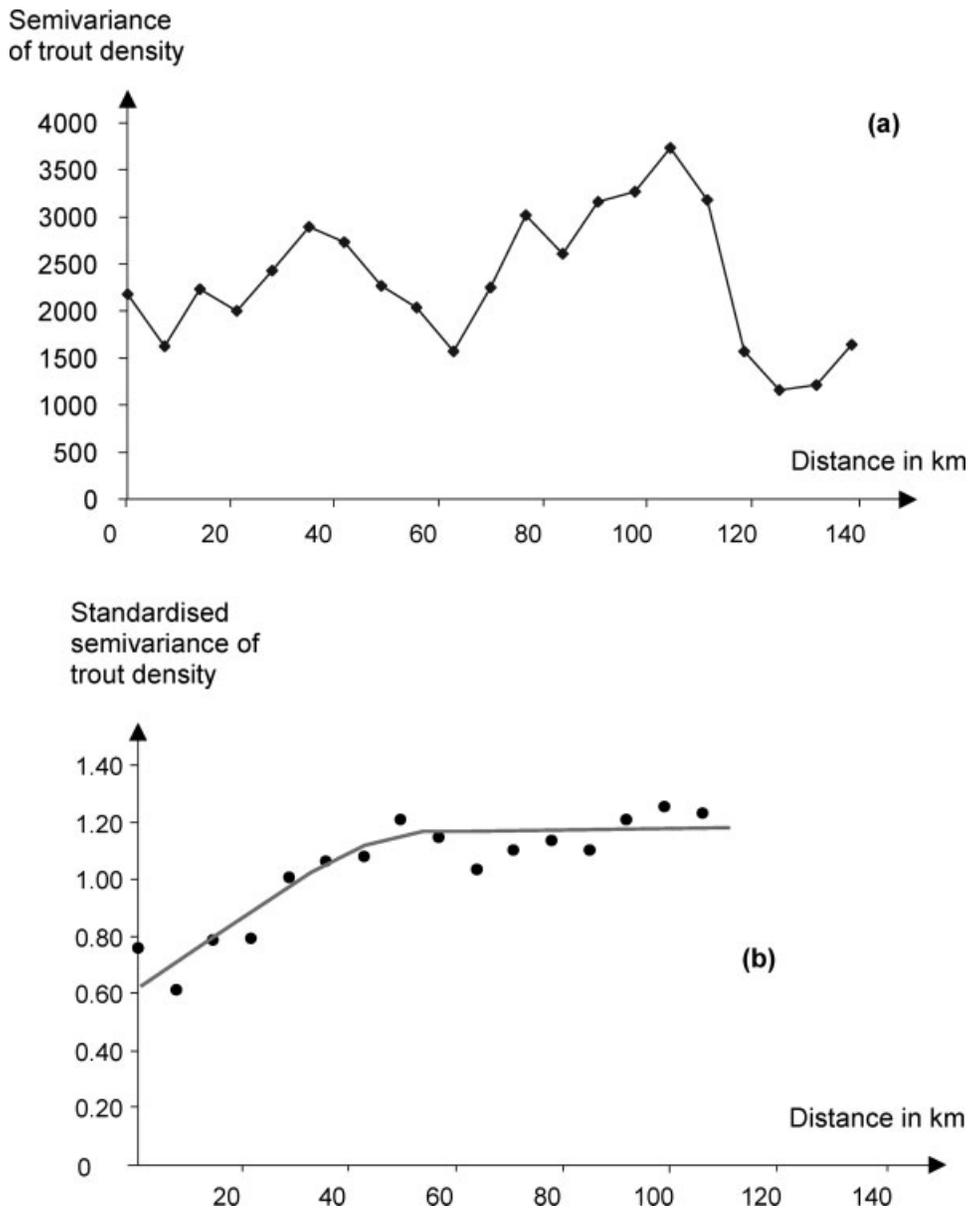


Figure 3. The variogram plots the variance of a series of samples with increasing distance between samples. (a) The variogram of trout density among 81 streams in Wales. (b) Variogram with spherical mathematical model

A further corollary to spatial dependence of the type detected is that inferential statistics such as regression might be affected by non-independence unless samples were >57 km apart (Wagner, 2004). Realistically, sampling at such large intervals over a finite area such as Wales would dramatically reduce sample sizes in survey data, so that investigators would probably compromise between pragmatism and statistical robustness. One alternative could be to incorporate spatial dependence into distribution models while maintaining large sample size (Vaughan and Ormerod, 2003). Few examples of this approach are available from freshwaters.

Thirdly, one of the clearest results of our spatial analysis is that pH had apparently consistent effects on trout across scales. Acid–base status varies strongly between Welsh streams of different sensitivity due to acid deposition and land use, and the resulting effects are well known (Stoner *et al.*, 1984). Over 12 000 km of streams are impacted, and this large-scale problem probably subsumes many other effects on trout.

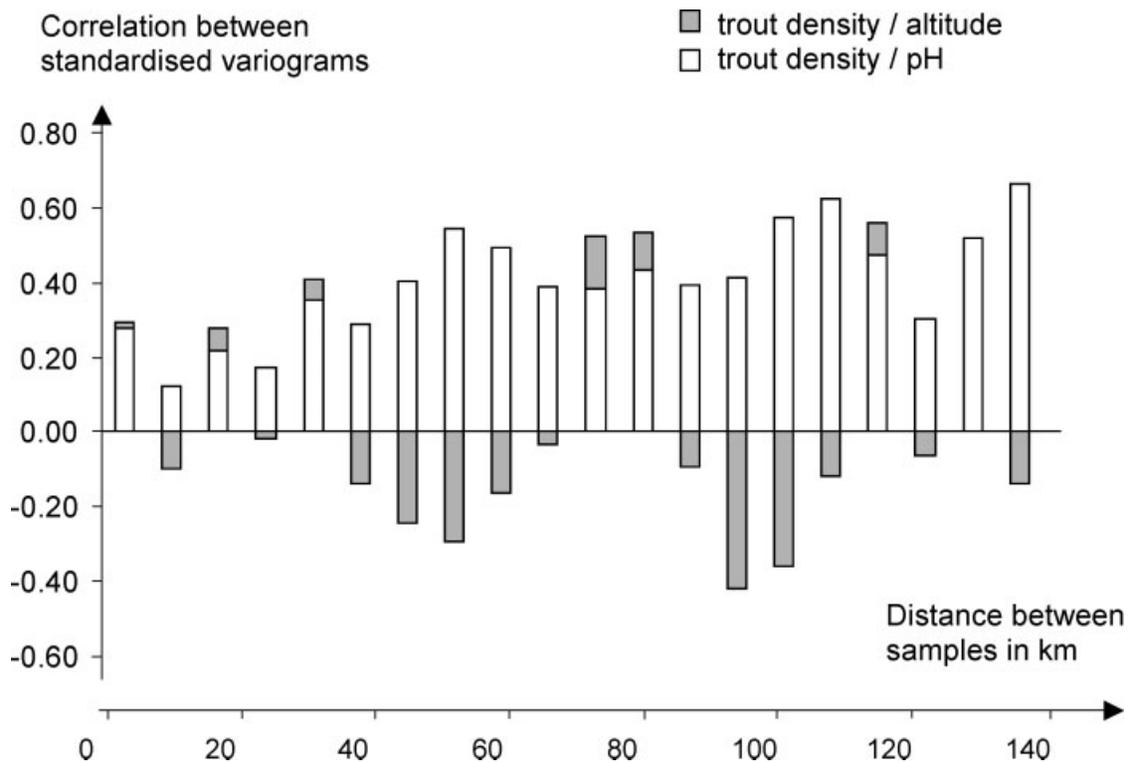


Figure 4. Cross-variograms of correlation between trout density and pH (white bars), and between trout density and altitude (grey bars) over varying distances

Finally, the negative correlation between trout density and altitude at around 60 and 110 km suggests artefacts linked to the topography of the region sampled, with three blocks of upland habitat separated at these distances. This result confirms how effects on fish vary at different spatial scales (see Table 1 and Fausch and Nakano, 1994).

Notwithstanding their strengths, several aspects of the use of geostatistics in freshwater ecology require caution. Although providing additional clues, variograms are no different from other weak inferential approaches in that they do not replace the need to investigate the underlying processes. Additionally, variography is as demanding in its requirements for data as are other large-scale approaches in ecology. Samples of habitats, reaches or streams with $n > 80$ are already challenging, but there are additional constraints where there is a need for a rigorous nested design with scale an explicit feature. Finally, variograms can be difficult to interpret (Perry *et al.*, 2002).

CONCLUSIONS

By their movements within and beyond catchments, their variations in size with life stage and the resulting scale-dependencies, fish are difficult organisms to manage. And yet, their economic importance makes management a priority. A key need is for informative, accurate data from which to manage fishes and their habitats. Heterogeneity in riverine landscapes and river biota are fundamental to river ecology. Paradoxically, however, few authors acknowledge the associated spatial autocorrelation. Above all, therefore, we reiterate the need for researchers and managers to recognize the importance of scale in fish ecology. We suggest that geostatistics can offer insights into scale-dependence in fish distribution, in guiding subsequent hypothesis testing about the causes and in suggesting management priorities. Further examples are needed to fully assess the strengths and weaknesses of this approach, and in particular its value as a management tool.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Laboratoire PSI of the University of Rouen for support. Evelyne Tales, Philip Boet and two reviewers commented on drafts. SJOs input was funded by the Environment Agency.

REFERENCES

- Angermeier PL, Winston MR. 1999. Characterizing fish community diversity across Virginia landscapes, prerequisite for conservation. *Ecological Applications* **9**: 335–349.
- Baron JS, Poff NL, Angermeier PL, Dahm CN, Gleick PH, Hairston NG, Jackson RB, Johnston CA, Richter BD, Steinman AD. 2002. Meeting ecological and societal needs for freshwater. *Ecological Applications* **12**: 1247–1260.
- Bradley DC, Ormerod SJ. 2001. Community persistence among stream invertebrates tracks the North Atlantic Oscillation. *Journal of Animal Ecology* **70**: 987–996.
- Brown JH, Mehlman DW, Stevens GC. 1995. Spatial variation in abundance. *Ecology* **76**: 2028–2043.
- Burrough PA. 1981. Fractal dimensions of landscapes and other environmental data. *Nature* **294**: 240–242.
- Cooper SD, Barmuta L, Sarnelle O, Kratz K, Diehl S. 1997. Quantifying spatial heterogeneity in streams. *Journal of The North American Benthological Society* **16**: 174–188.
- Dunham JB, Rieman BE. 1999. Metapopulation structure of bull trout: influences of physical, biotic, and geometrical landscape characteristics. *Ecological Applications* **9**: 642–655.
- Fausch KD, Nakano S, Ishigaki K. 1994. Distribution of 2 congeneric charrs in streams of Hokkaido Island Japan—considering multiple factors across scales. *Oecologia* **100**: 1–12.
- Fausch KD, Torgersen CE, Baxter CV, Li HW. 2002. Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation. *BioScience* **52**: 1–16.
- Frissell CA, Liss WJ, Warren CE, Hurley MD. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management* **10**: 199–224.
- Hinch SG, Somers KM, Collins NC. 1994. Spatial autocorrelation and assessment of habitat abundance relationships in littoral zone fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**: 701–712.
- Isaaks EH, Srivastava RM. 1989. *An Introduction to Applied Geostatistics*. Oxford University Press: New York.
- Jonsson GG, Moen J. 1998. Patterns in species associations in plant communities: the importance of scale. *Journal of Vegetation Science* **9**: 327–332.
- Journel AG, Huijbregts CJ. 1978. *Mining Geostatistics*. Academic Press: London.
- Kareiva P, Andersen M. 1989. Spatial aspects of species interactions: the wedding of models and experiments. In *Community Ecology*, Hastings A (ed.). Springer Verlag: New York; pp. 38–54.
- Labbe TR, Fausch KD. 2000. Dynamics of intermittent stream habitat regulate persistence of a threatened fish at multiple scales. *Ecological Applications* **10**: 1774–1791.
- Legendre P, Legendre L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier Science: Amsterdam.
- Leuven RSEW, Poudevigne I. 2002. Riverine landscape dynamics and ecological risk assessment. *Freshwater Biology* **47**: 845–866.
- Lodge DM, Stein RA, Brown KM, Covich AP, Bronmark C, Garvey JE, Klosiewski SP. 1998. Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity: challenges in spatial scaling. *Australian Journal of Ecology* **23**: 53–67.
- Manel S, Buckton ST, Ormerod SJ. 2000. Testing large-scale hypotheses using surveys: the effects of land use on the habitats, invertebrates and birds of Himalayan rivers. *Journal of Applied Ecology* **37**: 756–770.
- Noss RF. 2000. High-risk ecosystems as foci for considering biodiversity and ecological integrity in ecological risk assessments. *Environmental Science and Policy* **3**: 321–332.
- Ormerod SJ. 2003. Current issues with fish and fisheries: editor's overview and introduction. *Journal of Applied Ecology* **40**: 204–213.
- Ormerod SJ. 2004. A golden age of river restoration science? *Aquatic Conservation-Marine and Freshwater Ecosystems* **14**: 543–549.
- Osborne LL, Wiley MJ. 1992. Influence of tributary spatial position on the structure of warmwater fish communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**: 671–681.
- Palmer MW. 1988. Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio* **75**: 91–102.
- Pannatier Y. 1996. *Variowin Software for Spatial Data Analysis in 2D*. Springer Verlag: New York; pp. 88.
- Paramo J, Roa R. 2002. Acoustic geostatistical assessment and habitat abundance of relations of small pelagic fish from the Colombian Caribbean. *Fisheries Research* **1446**: 1–11.
- Perry JN, Libolb AM, Rosenberg MS, Dungan J, Miriti M, Jakomulska A, Citron-Pousty S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* **25**: 578–600.
- Poff NL. 1997. Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* **16**: 391–409.
- Poudevigne I, Alard D, Leuven RSEW, Nienhuis PH. 2002. A system approach to river restoration: a case study in the lower Seine valley, France. *River Research and Management* **18**: 239–247.
- Pretty JL, Harrison SSC, Shepherd DJ, Smith C, Hildrew AG, Hey RD. 2003. River rehabilitation and fish populations: assessing the benefit of instream structures. *Journal of Applied Ecology* **40**: 251–265.

- Rossi RE, Mulla DJ, Journel AG, Franz EH. 1992. Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* **62**: 277–314.
- Stevens PA, Ormerod SJ, Reynolds B. 1997. *Final Report on the Acid Water Survey for Wales*. Institute of terrestrial Ecology-NERC: Bangor.
- Stoner JH, Gee AS, Wade KR. 1984. The effects of acidification on the ecology of streams in the Upper Tywi catchment in West Wales. *Environmental Pollution Series a-Ecological and Biological* **35**: 125–157.
- Thompson CM, McGarigal K. 2002. The influence of research scale on bald eagle habitat selection along the lower Hudson River, New York (USA). *Landscape Ecology* **17**: 569–586.
- Thorp JH, Thoms MC, DeLong MD. 2006. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications* **22**: 123–147.
- Tilman D, Kareiva P. 1997. *Spatial ecology: the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press: Princeton, New Jersey, USA.
- Vaughan IP, Ormerod SJ. 2003. Improving the quality of distribution models for conservation by addressing shortcomings in the field collection of training data. *Conservation Biology* **17**: 1601–1611.
- Vaughan IP, Ormerod SJ. 2005. The continuing challenges of testing species distribution models. *Journal of Applied Ecology* **42**: 720–730.
- Wagner HH. 2004. Direct multi-scale ordination with canonical correspondence analysis. *Ecology* **85**: 342–351.
- Wang L, Lyons J, Rasmussen P, Simon T, Wiley MJ, Kanehl P, Baker E, Niemela S, Stewart PM. 2003. Watershed, reach and riparian influences on stream fish assemblages in the Northern Lakes and Forest Ecoregion, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**: 491–505.
- Wiens JA. 2002. Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology* **47**: 501–515.
- Wiens JA, Stenseth NC, Van Horne B, Ims RA. 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* **66**: 369–380.
- Wiley MJ, Kohler SL, Seelbach PW. 1997. Reconciling landscape and local views of aquatic communities: lessons from Michigan trout streams. *Freshwater Biology* **37**: 133.
- With KA, Crist TO. 1995. Critical thresholds in species responses to landscape structure. *Ecology* **76**: 2446–2459.
- Wyatt RJ. 2003. Mapping the abundance of riverine fish populations: integrating hierarchical Bayesian models with a geographic information system. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**: 997–1006.

Annexe 3

Relevance of underwater riverscape metrics to assess fish habitats fragmentation and complementation in the human-impacted Seine river, France

Céline LE PICHON, Guillaume GORGES, Jacques BAUDRY,
Nicolas SCHERMANN, François GOREAUD et Philippe BOËT

Ecological Modelling

-Soumis-

Relevance of underwater riverscape metrics to assess fish habitats
fragmentation and complementation in the human-impacted River Seine,
France.

(shortened version: Metrics to assess fish habitat fragmentation)

5

Céline LE PICHON (corresponding author: celine.le-pichon@cemagref.fr)

Guillaume GORGES (guillaume.gorges@cemagref.fr)

Cemagref - HBAN

10 Parc de Tourvoie, BP44, 92163 Antony, France

Tel. : +33 1 40 96 61 77

Fax : +33 1 40 96 61 99

Jacques BAUDRY (jbaudry@rennes.inra.fr)

15 Nicolas SCHERMANN (Nicolas.Schermann@rennes.inra.fr)

INRA SAD - Armorique

65 route de St-Brieuc, CS84215, 35042 Rennes, France

François GOREAUD (francois.goreaud@cemagref.fr)

20 Cemagref-LISC

63172 Aubière, France

Philippe BOËT (philippe.boet@cemagref.fr)

Cemagref – EPBX

25 50 avenue de Verdun, Gazinet, 33612 Cestas, France

Abstract : There is a need to quantify the spatial structure of all habitats required during a life cycle for effective management of riverine fishes and restoration of river habitats. Landscape ecology provides many metrics and methods to study the composition and the fragmentation of habitats, but their relevance for riverine fishes is not widely demonstrated. We tested some modified metrics on the habitats of two threatened cyprinid species (*Barbus barbus* and *Chondrostoma nasus*) for natural and artificial riverscapes of the River Seine, France. As composition metrics provided essential quantification of the relative abundance of each habitat, configuration metrics were relevant to quantify their spatial arrangement and spatial relationships as complementation. Nearest-neighbor distance appeared to be useful to study the influence of flow variability in the natural riverscape but was not relevant in the artificial riverscape. Conversely, the proximity index revealed a high fragmentation in the artificial riverscape. Resource habitats complementation, evaluated with a moving window analysis, provided a delimitation of daily activities areas and emphasized the gaps in the biological continuity of the riverscape. The metrics and spatial analysis adapted to quantify fish habitat patterns may help evaluating impacts of habitat alteration and isolation and prioritise preservation and restoration policies.

Keywords: GIS mapping, proximity index, moving window, restoration, *Barbus barbus*, *Chondrostoma nasus*.

Introduction

Most of the largest river systems in the northern third of the world are affected by longitudinal and lateral fragmentation and by water regulation (Dynesius et al., 1994). This is particularly true for European rivers (Petts, 1989) and one of the most severely
5 damaged is the River Seine, intimately linked with the megalopolis of Paris (Boet et al., 1999). In such a human impacted riverine ecosystem, longitudinal fragmentation by damming and lateral fragmentation by channelization and embankments lead to the isolation of crucial habitats for aquatic fauna and many fish species (Schiemer et al., 1989; Pedroli et al., 2002). These physical and hydraulic barriers reduce biological
10 connectivity by disrupting longitudinal and lateral pathways of movements and migrations (Lucas et al., 2001). In addition, water regulation disrupts the natural range, timing and duration of low and high flow events and the geomorphic processes that create the ever-changing mosaic of aquatic habitats (Junk et al., 1989; Richards et al., 2002).

15 The fragmentation and the homogenization of aquatic habitats are the major threats to stream fish populations that exhibit a decreasing species richness and low population and recruitment densities (Schiemer et al., 1989; Jurajda, 1995; Belliard et al., 1999; Humphries et al., 2000). These alterations induce a loss of structural complexity and have drastic effects on availability, size and spatial distribution of the fish habitats for
20 different life stages and activities (Fischer et al., 2000; Lonzarich et al., 2000). Because stream fishes use different patches of resource habitats via daily movements and seasonal migrations, spatial habitat relationships as complementation (spatial proximity of non substitutable resources) are important to maintain viable populations (Dunning et al., 1992). Dams and weirs have blocked longitudinal migratory pathways for well
25 known diadromous species (sturgeons and salmons) but also impacted non migratory

species but with long-distance spawning migrations such as rheophilic cyprinids (Baras et al., 1994; Maier, 1997; Ovidio et al., 2002). Fragmentation increases the extinction risk because it reduces (i) patch colonization, because fish recolonization rates are influenced by the distance from source populations (Detenbeck et al., 1992; Lonzarich et al., 1998), and (ii) local fish population size (Morita et al., 2002).

As it is difficult to evaluate fragmentation, isolation and complementation with empirical movement data, they are often inferred from landscape pattern as a surrogate of biological connectivity. Connectivity is a highly studied concept in terrestrial landscape ecology because it plays a crucial role in population persistence (Fahrig et al., 1985; Fahrig et al., 1994). Many authors have proposed means to measure connectivity incorporating both species behavior and landscape characteristics (Tischendorf et al., 2000). Thence, connectivity is the possibility for individuals of a species to move from a patch of one type of habitat to a patch of a similar habitat. Distance-based and area-based metrics, matrix permeability and species behavior are the main approaches to model connectivity of entire landscape or patches.

For stream fishes, guidelines based on landscape ecology have been proposed for more effective management and conservation researches (Fausch et al., 2002; Rabeni et al., 2002). Even if practical applications are still isolated, the use of GIS-based approaches is now relatively common to map essential fish habitats (Booth, 2001) and increases the capacity of spatial analysis in freshwater ecosystems (Fisher et al., 2004). But there is still a lack of quantitative measures to compare the spatial structure in different lotic systems (Cooper et al., 1997). In this context, metrics and spatial analysis methods have been proposed to quantify spatial patterns of stream fish habitat patches and processes depending on their movement at nested scales (patch of resource habitat, daily activities area, sub-population area) (Le Pichon et al., 2006).

In this paper we test (i) the relevance of the proposed metrics and spatial analysis methods to quantify the composition, fragmentation and complementation of underwater riverscapes for focal stream fish species and (ii) their ability to detect the effects of flow variability and human alterations. They were calculated for the resource habitats of two threatened cyprinids species (*Barbus barbus* and *Chondrostoma nasus*), affected by habitat destruction and flow regulation, in two reaches of the River Seine.

Materiel and methods

Study area

10 The 5th order (Strahler, 1957) alluvial floodplain “La Bassée” belongs to the Seine River at 100 km upstream from Paris (Fig. 1 A). Originally, it was a complex floodplain exhibiting a meandering channel type with many connected backwaters created by the mobility of the minor bed. The lower part of this floodplain has been drastically modified and channelized for navigation since the second half of the 19th century. Our study was conducted on two reaches of this floodplain, each limited upstream and 15 downstream by navigation weirs. The 12 km-length artificial reach (AR) resulted from re-sectioning the meandering channel followed by rectification in the 1970’s. Artificial water bodies connected with the main channel are formed by cut-off meanders and abandoned gravel-pits (Fig. 1 D). The 22 km-length natural reach (NR) is situated 20 30 km upstream from the artificial reach. It presents few engineering modifications because it was bypassed with a shipping canal. Many natural backwaters are available along the river course but their connection to the main channel depends on discharge (Fig. 1 B-C).

The habitat requirements of the focal species

In rivers affected by habitat destruction and flow regulation, the common barbel (*Barbus barbus*) and the nase (*Chondrostoma nasus*) are on decline, especially due to insufficient spawning and nursery habitats (Mann, 1988; Baras et al., 1990; Freyhof, 5 1997; Maier, 1997). These two rheophilic cyprinids use both the main channel and lateral backwaters showing a complex life cycle with complementation between different patches of resource habitat. The juveniles of the two species show similar diel dynamics of habitat use during the first year, using complementary backwaters and neighboring shallow riffles of the main channel (Bischoff et al., 1996; Keckeis et al., 10 1997; Baras et al., 1999). Older fishes of both species show diel activity patterns correlated with the shift between (i) resting habitat during the day and feeding habitats at dusk and dawn for the barbel (Baras, 1995; Baras, 1997) and (ii) resting habitat during the night and feeding throughout the day for the nase (Huber et al., 1997). The distances between these two complementary habitats vary from 25-60 m to 200-350 m 15 (Baras, 1992; Huber et al., 1998). The residence area may contain several daily activity areas and varies from 200-600 m to 2.4-8 km for fishes with a length of about 35-50 cm depending on the season (Baras, 1997; Huber et al., 1998; Ovidio et al., 2002). Spawning migrations, ranging from 2-6 km mainly in upstream direction, connect daily activity areas to spawning habitat during the reproductive period (Lucas et al., 1996).

20 *Riverscape mapping using a GIS-based approach*

Two maps of the NR have been made for discharges corresponding to the median (70 m³/s) and the dry five-yearly flows (38 m³/s) covering the spawning period (April-June, gauging station of Pont-sur-Seine, 1979-1998). Habitat variables were mapped 25 during a 6 days period in June 2001 in which the flow varies between 65-73 m³/s.

Channel features and lateral backwaters connected to the main channel were located to one meter accuracy with Trimble Pathfinder ProXRS GPS equipment. Channel features, such as the bank type (steep: slope $> 45^\circ$; beach: slope $< 45^\circ$) and its bottom substrate, depth $< 1\text{m}$, water velocities, woody debris, presence of riparian cover, and islands were

5 located or delineated using points, lines or polygons and exported in a GIS format. The changing habitat variables were modified for a discharge of $38\text{ m}^3/\text{s}$ using additional data. Channel boundaries, depth $< 1\text{m}$ and lateral backwaters were modified using both field data (1996) and digital orthophotographs (2000) available at this discharge. Measurement of water velocities at $38\text{ m}^3/\text{s}$ were added during a field survey in 2004.

10 One map of the artificial reach has been made for a discharge around $80\text{ m}^3/\text{s}$ (gauging station of Bazoches-les-Bray). For this reach, habitat variables were mapped during a 4 days period in June 2001 and a 3 days period in September 2001 in which the flow varied between $63\text{-}97\text{ m}^3/\text{s}$. This flow range has few consequences on flooded areas because the channel is embanked and the water surface profile is maintained for

15 navigation. Few variations in the localisation of habitat variables were observed between 1996 and 2004 allowing their complementary use for creating of the resource habitat maps. We used the GIS package ArcInfo® to store each habitat variable on independent layers and manage data set. The GIS data layers were combined according to species habitat preferences in order to create different resource habitat maps (Le

20 Pichon et al., 2006). Whereas the maps of resting habitat have required the intersection of six GIS layers, the maps of feeding and spawning habitats have required three and four GIS layers respectively (Table 1). The intersection of the various layers has delineated the patches of each resource habitat map which are analysed with different spatial analysis methods.

Spatial organization metrics

We have employed two methods to measure the biological connectivity. Initially, we have used landscape metrics to quantify composition and configuration of patches of resource habitat, then we have tested a method to map daily activities patches. Spatial analysis of 2-D resource habitat maps was made using a raster data structure. A 1-meter pixel size was chosen to preserve the sharpness and connectedness of the initial vector data structures especially with narrow resting habitats such as shelters (woody debris or rooted bank). In order to compute the oriented distance between habitats along the river course (upstream and downstream), we have used a specific GIS program:

ANAQUALAND (Le Pichon et al., 2006)(Le Pichon, et al., 2006). It integrated the geometry of the river in the distance between two pixels or patches and handled large amount of data composed of few informative pixels (1-2 %), through sparse formalism (Saad et al., 1999).

15

Composition and fragmentation metrics

For river features and patches of resource habitat, the total and median areas, the number of patches were calculated. We calculated the median because it is a better measure than the mean for highly skewed distributions. Each backwater and patch of resource habitat was located in the reach by its distance between the upstream edge of the patch and the upstream weir. The fragmentation of each resource habitat was evaluated with the median nearest-neighbor distance and a modified proximity index (Le Pichon et al., 2006). The nearest-neighbor distance for a patch of resource habitat was calculated as the edge-to-edge distance along the 2-D river course between a patch and its nearest upstream neighbor. We hypothesized that comparisons between the three riverscapes were possible because extent and grain size are similar (Hargis et al., 1998).

We used the proximity index P_x (Equation 1), where n was the number of feeding patches s whose edges were within a search distance of the patch F_j , $Area(F_{js})$ was the area of patch F_{js} and D_{js} the distance between patch F_{js} and F_j .

$$P_x(F_j/F) = \sum_{s=1}^n \frac{Area(F_{js})}{(D_{js})^2} \quad (1)$$

5 The search distance varied from 1 to 2 000 m to test the proximity index at the scale of daily activities area, home range size and spawning migration. A search distance of 60 m meant that all the patches located within 60 m upstream of the upstream edge of the focal patch and 60 m downstream of the downstream edge of the focal patch are taken into account. The search distance is an adaptation to underwater environments of
10 the search radius used in terrestrial landscape. We hypothesis that comparisons between the three riverscapes are possible when the search distance is the same as for the search radius (Hargis et al., 1998). This dimensionless index increases as patches of the corresponding resource habitat become less isolated and the resource habitat becomes less fragmented in distribution (Gustafson et al., 1994).

15

Habitat complementation

We used two methods to evaluate the habitat complementation and tested them with the
20 complementation between feeding and resting habitats. The proximity of resting habitat from each patch of feeding habitat was evaluated with a modified proximity index $P_x(F_j/R)$ (Equation 2), where n is the number of resting patches s the edges of which are within a search distance of the patch F_j , $Area(R_{js})$ is the area of patch R_{js} and D_{js} the distance between patch R_{js} and F_j . According to the inferior range of movement
25 distances observed in the literature, we selected the search distance of 60 m to calculate the proximity of the resting habitat from each patch of feeding habitat. It may allow the

detection of isolated patch of feeding habitat from those which are among a complex of patches of resting habitat.

$$P_{X(Fj/R)} = \sum_{s=1}^n \frac{Area(R_{js})}{(D_{js})^2} \quad (2)$$

Global maps of complementation patches are proposed in addition to the previous
 5 metric. We applied a moving-window method derived from image processing, characterising the landscape structure in a squared window around each pixel (Schermann et al., 2002). In practice, a spatial index is computed in a squared window and its value is affected to the central pixel. The window is moved systematically in all pixels of the river and a new map of the spatial index is produced. Different spatial
 10 indexes, such as proportion, richness, diversity or heterogeneity, could be computed using the CHLOÉ software developed by (Baudry et al., 2005). We calculated the proportion of feeding (or resting) habitats using a window size of 120 m (60 m from the central pixel). Complementation areas were defined by at least 288 m² of feeding habitat and 144 m² of resting habitat; these thresholds being based on expert advice. These
 15 thresholds were converted in percentage according to the window size and complementation map was created by overlaying the feeding habitat proportion from 2 % and the resting habitat proportion from 1 % (Le Pichon et al., 2006).

Statistical analysis

Composition and isolation metrics between reaches were compared by the Wilcoxon
 20 Rank-Sum (Mann-Whitney) Test for two independent samples using a pairwise procedure (R-packages). We calculated pairwise comparisons between habitats and reaches with corrections for multiple testing using the adjustment methods of Benjamini and Yekutieli 2001, based on the false discovery rate. The null hypothesis that the two distributions were the same was rejected at p-value < 0.05.

Results

Riverscape structure

The quantification of riverscape features: floodplain, channel, natural backwaters and artificial water bodies provided an estimation of the relative importance of lotic *versus* 5 lentic habitats. The floodplain length and channel width of the two reaches were quite similar, however the channel length of the artificial reach was half the length of the natural reach (12 km and 22 km respectively) emphasizing the rectification of the former (Fig. 1). The total channel area in the natural reach represented the main part of the flooded area, from 88.5 % to 95.7 % according to discharge, while it represented 10 only 44.7 % of the flooded area in the artificial reach (Table 2). The percent cover of backwaters increased with increasing discharge from 4.3 % to 11.5 % of flooded area; mainly due to a doubling of the number of connected backwaters (Table 2). The ratio between backwater areas at the two discharges underlined that all new connected 15 backwaters at 70 m³/s (backwaters with a permanence of 0 %) are observed over the entire reach while backwaters with a permanence of 100 % are in the downstream part of the reach (Fig. 2). In the artificial reach, water bodies represented the main part of the flooded area and were dominated by large gravel pits and cut-off meanders as indicated by a very high median area compared to the median area of natural backwaters (Table 2). The results pointed out the shifting nature of the natural reach with a varying number 20 of connected backwaters according to discharge and the lentic nature of the artificial reach with large artificial water bodies.

Resource habitats

Because feeding and spawning habitats of the barbel and the nase are located in the 25 main channel, we calculated their total area in percentage of the channel area (Table 2).

The total area of feeding habitat ranged from 2.6 % in the AR to 10.7 % and 17.5 % in the NR with the higher percentage at 38 m³/s (Table 2). The lower total area in the AR was a consequence of both a reduction of area patches (p-value<0.01, Table 2) and a lower patch number (25). In the NR, the lower percentage at 70 m³/s was attributed to a lower number of patches (58 against 85) while patch areas were not significantly different (Table 2). The fragmentation, evaluated with the nearest-upstream neighbor distance, indicated a difference between the two discharges (p<0.05, Table 2) while no difference appears for the AR. On the contrary, the evolution of mean proximity indexes with increasing search distance shown that feeding habitats in the AR reached a low sill, indicating a higher fragmentation (Fig. 3).

The total area of spawning habitat ranged from 2.4 % in the AR to 6.6 % and 11.5 % in the NR with the higher percentage at 38 m³/s (Table 2). For this habitat, we observed similar composition metrics as in the feeding habitat except for a lower number of patches at 70 m³/s in the NR (24), equal to the number in the AR. At this discharge, the mean proximity index curve revealed a fragmentation similar to the one observed in the AR (Fig. 3).

The resting habitat ranged from 5.9 % in the AR to 10.3 % and 14 % in the NR with the higher percentage at 70 m³/s (Table 2). The composition of this habitat was different from the other resource habitats in the AR with the greatest patch number, around 200, and the lowest patch areas (p< 0.05, Table 2). The highest sills of the mean proximity index curves were reached for this habitat indicating a low degree of fragmentation (Fig. 3).

Complementary feeding and resting habitats

The proximity of resting habitat from the patches of feeding habitat along the river course underlined the longitudinal variability at the habitat patch scale (Fig. 4). Many

gaps in the longitudinal sequencing of the proximity index are observed in the AR and in a lower proportion in the NR at 70 m³/s. The absence of feeding habitat areas, especially in the AR, explained many of these gaps while others were related to feeding habitat patches isolated from a complex of resting habitat patches (Fig. 4). In the NR at 5 70 m³/s, it was noticeable that many large feeding habitat patches were located in the downstream part of the reach (long distances to upstream weir) while high proximity indexes were mostly located in the upstream part of the reach (small distances to upstream weir).

The moving window analysis allowed a delimitation of daily activities patches in which 10 complementation may occur between both feeding and resting habitats (Fig. 1). We identified differences between the three riverscapes for most of the composition metrics calculated on the complementation maps (Table 3). The estimates of total complementation area increased from 9.0 % of the flooded area in the AR to 46.6 % in the NR at 38 m³/s. These differences were both related to a low number of 11 15 complementation patches in the AR compared to 40-48 patches in the NR, and a lower median patch area ($p < 0.01$, Table 3). In the AR, large gaps were observed in the resectioning part of the reach (Fig. 1 D). The flow fluctuations in the NR influenced the number, the sequencing and extend of the complementation patches (Fig. 1 B-C).

Discussion

20 *The relevance of tested metrics*

The composition and configuration metrics at habitat scale and habitat patch scale underlined different aspects of the spatial organization of the habitats. The total area (in %) provides an identification of the relative abundance of each resource habitat. The lowest were the nursery in the natural reach at 38 m³/s, spawning habitat in the natural

reach at 70 m³/s and feeding and spawning habitats in the artificial reach. Additional information would be required to identify the critical resource habitat, especially minimum resource habitat-amount and the ratio between resource habitats that are necessary to sustain an individual, a shoal or a population. The total area of each resource habitat in each riverscape was always under 20 % of flooded area and the sum of the three resource habitats from 10 to 40 %. Twenty percent is a threshold below which the habitat configuration of the breeding habitat plays an important role in explaining population size and persistence (Fahrig, 1998). In particular, the existence of aggregated resources may compensate negative effects of habitat loss by reducing the dispersal mortality (Flather et al., 2002).

The number of patches associated with the median area of patches provided an evaluation of the fragmentation for the different riverscapes. A careful interpretation was necessary due to the linear shape of the riverscape and because a habitat patch can not be larger than the width of the channel or the water bodies. A high number of relatively small patches as in the case of resting habitat is not an indication of a fragmented habitat because this habitat is essentially a small (log jam) and thin habitat (channel bank). This and the fact that habitat patch boundaries could be fuzzy explained why we did not select any shape metrics. Nearest-neighbor distance allowed a comparison between different discharges in the natural reach, while it is not discriminant in the highly fragmented artificial reach. This is in accordance with observations on simulated landscapes for which the nearest-neighbor distance is useful in differentiating inter-patch distances when fragmentation is low (Hargis et al., 1998). The nearest-neighbor distance is a simple distance metric that does not account for the amount of habitat patches within the neighborhood and considers only one neighboring patch. For these reasons it is a less relevant predictor of the immigration rate, condition

for a relevant metric of isolation (Bender et al., 2003). The mean proximity index detected the degree of fragmentation of each resource habitat, especially in the artificial reach, because it is a distance-weighted area-based metric, biologically more realistic as it considers areas which are potential sources of dispersers (Bender et al., 2003). The longitudinal distribution of each proximity index of resting habitats from feeding habitats emphasized the variability of the index and provided a visual identification of the relative value of each feeding patch and potential complementation gaps (Fig. 1). The notion of “gap” was relative and linked to the chosen threshold value of proximity under which we hypothesized that the resting habitat was too far and in too low quantity. The proximity index of resting habitats from feeding habitat provided a value for each existing feeding habitat patch while the complementation map provided the representation of a different scale corresponding to daily activity areas. In addition, this map integrated both the quantities of habitats and the distance between them while the proximity index did not take into account the quantity of focal patches. The visualization of the extension of areas and gaps was informative about the configuration at the reach scale.

Spatial habitat patterns in a human-impacted reach

In highly degraded reaches in which re-sectioning of the meandering channel, embankment and flow regulation occurred simultaneously, most experts would conclude to a quasi absence of potential habitats for such rheophilic cyprinids. However, the use of metrics to quantify this low potential and assess the composition and configuration of the remaining habitats was relevant for several reasons. First, composition metrics determined how much lower the area of remaining habitats was compared to a natural channel of the same geomorphological type. Second, which habitat, crucial for the life cycle, was the least abundant. All the human impacts leading

to a restricted, fragmented or unreachable channel decreased the potentiality for lotic habitats of rheophilic species which become rare or threatened (Aarts et al., 2004). It was particularly evident in the La Bassée floodplain with feeding and spawning habitats representing 2.4-2.6 % of channel area in the artificial reach compared to 6.6-17.5 % in the natural reach. The disequilibrium between lotic and lentic habitat in the artificial reach was noticeable through the over-representation of man-made water bodies with 55 % of the flooded area when it was only 5-11 % for natural backwaters in the natural reach. A consequence for these species was the high fragmentation of lotic habitats revealed both by the proximity index and the complementation area map.

10 *Flow dependant variability of habitat pattern*

Each resource habitat varied markedly between low flow (38 m³/s) and median flow (70 m³/s). Lotic habitats (feeding and spawning habitats) increased with decreasing flow as opposed to lentic habitats (resting habitat and nursery habitat located in backwaters) which decreased with decreasing flow. At median flow, many shallow areas (< 1 m) disappeared because of the steepness of the banks. Thence, feeding and spawning habitat areas decreased. This was not intuitive but in accordance with the observation of (Tiffan et al., 2002) for a lotic habitat, the rearing habitat of subyearling fall Chinook salmon, on a large river (700 m width) that increased as flows decreased. Conversely, in first and second-order streams (1-5 m width) the decrease of flow reduces total riffle area (Herger et al., 1996; Hilderbrand et al., 1999) or modifies the juxtaposition of high quality foraging location for stream salmonids (Gowan et al., 2002). The low number and area of nursery habitat with low flow resulted from a lower hydraulic connectivity of these lateral waterbodies due to river level fluctuations (Amoros et al., 2002). The evolution with discharge of a particular resource habitat is not easy to predict because

each habitat is a combination of different variables. Modelling approaches to map depth and current velocities exist but are mainly restricted to small scales (10^2 m) (Freeman et al., 2001) even if the use of laser telemetry (bathymetric LIDAR) allowed recent large-scale studies (10^4 m) (Tiffan et al., 2002). These results cautioned against comparing
5 fish sampling data from different flows or seasons because of varying habitat availability in quantity and spatial location. Temporal resource habitat use and flow variability are essential to understand fish distribution. Typically, these two cyprinids seek spawning habitat in April-June, young-of-the-year grow in nursery habitat until September while adults feed in complementation areas from spring to autumn. In that
10 case, dry years ($38 \text{ m}^3/\text{s}$ from spring to autumn) could enhance spawning but restricted the recruitment. Schrank and Rahel (2004) showed that because downstream post-spawning migration of a salmonid occurred during low flows, some fish have been trapped in a dead-end canal and died there. This underlines the crucial role of studying resource habitat connectivity at different flows in relation to the seasonal movements.

15 *Management implications*

As it is often impossible to restore even a part of natural fluvial dynamic in highly managed rivers, physical rehabilitation designs are needed. To be effective in increasing fish abundance and diversity, their appropriate spatial locations are required especially in degraded reaches (Pretty et al., 2003). Then, means to quantify ecological integrity of
20 rivers and allowing comparisons between different riverscape configuration or restoration strategies are essential to accurately assess the success of these rehabilitation designs (Ward et al., 2002). The two proximity indexes at the habitat patch scale provide an estimation of the relative value of a habitat patch. The identification of habitat patches of great value contributes to setting preservation priorities, while
25 identifying low value habitats helps set restoration priorities of their spatial context.

A low level of resource habitat complementation implies longer distance movements that could increase mortality risk due to predation or high energy expenses. Managers could benefit the knowledge of proposed complementation maps to design accurate policies that improve resource habitat complementation and increase the local population size (Schrank et al., 2004). All these spatial analysis methods could be used to simulate different scenarios of restoration. The consequences of the addition of a habitat patch at a specific location could be quantified through the proximity index to see if it reduces fragmentation or with the complementation map to see the effect of this local restoration on the whole reach. If different configuration options exist for habitat restoration, population viability analysis may be a useful tool for ranking the different options. Especially to better understand how the spatial configuration of restored areas and their size will affect the rate of recolonization and viability of local populations (Bond et al., 2003).

15 **Conclusion and perspectives**

We have shown that classical landscape ecology metrics and spatial analysis methods allowed (i) the detection of different structures in underwater riverscapes in space and time and (ii) the quantification of habitat alteration in an artificial reach compared to a natural reach of the same floodplain. Stream ecologists and managers can benefit from the evaluation of impacts of habitat alteration and isolation in human-impacted rivers which provided suggestions for appropriate spatial configurations of restored elements. To apply these metrics to other species, the knowledge of resource habitats and the range of movements between them are required. Multi-species studies should underline the possible interactions between resource habitats of different species. Especially, it would permit to assess whether habitat restoration for a species at a specific location

might destroy another species crucial patch of resource habitat. Potential resource habitat mapping should also be useful to optimize sampling design and estimate the abundance of rare or threatened species (Toepfer et al., 2000). The ecological relevance of the methods to describe fish distribution ought to be tested. Some preliminary results
5 have shown that the proximity index was correlated with nase presence (Le Pichon et al., unpublished data).

A general application of these methods to rivers and streams also require underwater high resolution data over large spatial scales and for different water levels. Riverscape mapping could be difficult depending on the depth range and the transparency of water.

10 A combination of field mapping and remote sensing data must be adapted according to the constraints of the river and the labor and equipment costs. As field mapping of depth in large rivers with deep and turbid water is time consuming, laser telemetry (bathymetric LIDAR) could be used for the bathymetry at a resolution of one metre but it is costly and not available in Europe (Mertes, 2002). In river systems for which patch
15 exhibits high turnover rates (Ward et al., 2002), riverscape mapping, especially bathymetry should be in accordance with the tested ecological process and the requirement of the species. Despite these remaining practical challenges, the GIS-based riverscape approach and metrics is a flexible framework for the study of the influence of habitat patterns on the spatial distribution of stream fishes.

20

Acknowledgements

We are grateful to Isabelle Poudevigne, Steve Ormerod and Pierre Joly for their
25 insightful comments. Many thanks to Thierry Faure for the implementation of Anaqualand. This work is supported by the Environmental Service of Ile-de-France (Diren) to restore the biological connectivity of the Seine River for fishes and the CNRS scientific program "Piren-Seine".

References

- Aarts, B.G.W., Van den Brink, F.W.B. and Nienhuis, P.H., 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.
- Amoros, C. and Bornette, G., 2002. Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshw Biol*, 47: 761-776.
- Baras, E., 1992. A study of time and space utilisation strategies in the common barbel *Barbus barbus* (L.). *Cah Ethol*, 12: 125-442.
- Baras, E., 1995. Seasonal Activities of Barbus-Barbus - Effect of Temperature on Time-Budgeting. *J Fish Biol*, 46: 806-818.
- Baras, E., 1997. Environment determinants of residence area selection by *Barbus barbus* in the River Ourthe. *Aquat. Liv. Resour.*, 10: 195-206.
- Baras, E. and Cherry, B., 1990. Seasonal activities of female barbel *Barbus barbus* (L.) in the River Ourthe (Southern Belgium), as revealed by radio tracking. *Aquat. Liv. Resour.*, 3: 283-294.
- Baras, E. and Nindaba, J., 1999. Diel dynamics of habitat use by riverine young-of-the-year *Barbus barbus* and *Chondrostoma nasus* (Cyprinidae). *Archiv für Hydrobiologie*, 146: 431-448.
- Baras, E., Lambert, H. and Philippart, J.C., 1994. A Comprehensive Assessment of the Failure of *Barbus barbus* Spawning Migrations Through a Fish Pass in the Canalized River Meuse (Belgium). *Aquat. Liv. Resour.*, 7: 181-189.
- Baudry, J., Boussard, H. and Schermann, N., 2005. Chloe 3.0 : Freeware of multi-scales analyses on ASCII raster files. Rennes, INRA, SAD-Armorique.

- Belliard, J., Berrebi-dit-Thomas, R. and Monnier, D., 1999. Fish communities and river alteration in the Seine Basin and nearby coastal stream. *Hydrobiologia*, 400: 155-166.
- Bender, D.J., Tischendorf, L. and Fahrig, L., 2003. Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landsc Ecol*, 18: 17-39.
- Bischoff, A. and Scholten, M., 1996. Diurnal distribution patterns of 0+ barbel *Barbus barbus* in two different types of habitats in the River Sieg, Germany. *Folia Zool*, 45: 13-20.
- Boet, P., Belliard, J., Berrebi-dit-Thomas, R. and Tales, E., 1999. Multiple human impacts by the City of Paris on fish communities in the Seine river basin, France. *Hydrobiologia*, 410: 59-68.
- Bond, N.R. and Lake, P.S., 2003. Local habitat restoration in streams: Constraints on the effectiveness of restoration for stream biota. *Ecological Management and Restoration*, 4: 193-198.
- Booth, A.J., 2001. Are fisheries geographical information systems merely glorified mapping tools. In: T. Nishida, P.J. Kailola and C.E. Hollingworth (Editors), *Proceeding of the first international symposium on Geographic Information Systems (GIS) in Fishery Science*. Fishery GIS Research Group, Saitama, Japan, pp. 366-378.
- Cooper, S.D., Barmuta, L., Sarnelle, O., Kratz, K. and Diehl, S., 1997. Quantifying spatial heterogeneity in streams. *J N Amer Benthol Soc*, 16: 174-188.
- Detenbeck, N.E., DeVore, P.W., Niemi, G.J. and Lima, A., 1992. Recovery of temperate-stream fish communities from disturbance : a review of case studies and synthesis of theory. *Environ Manag*, 16: 33-53.

- Dunning, J.B., Danielson, B.J. and Pulliam, H.R., 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, 65: 169-175.
- Dynesius, M. and Nilsson, C., 1994. Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science*, 266: 753-762.
- 5 Fahrig, L., 1998. When does fragmentation of breeding habitat affect population survival? *Ecol. Model.*, 105: 273-292.
- Fahrig, L. and Merriam, G., 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology*, 66: 1762-1768.
- Fahrig, L. and Merriam, G., 1994. Conservation of Fragmented populations.
10 *Conservation Biology*, 8: 50-59.
- Fausch, K.D., Torgersen, C.E., Baxter, C.V. and Li, H.W., 2002. Landscapes to Riverscapes: Bridging the Gap between Research and Conservation of stream Fishes. *Bioscience*, 52: 483-498.
- Fischer, S. and Kummer, H., 2000. Effects of residual flow and habitat fragmentation on
15 distribution and movement of bullhead (*Cottus gobio* L.) in an alpine stream. *Hydrobiologia*, 422: 305-317.
- Fisher, W.L. and Rahel, F.J., 2004. Geographic Information Systems Applications in Stream and River Fisheries. In: W.L. Fisher and F.J. Rahel (Editors), *Geographic Information Systems in Fisheries*. American Fisheries Society,
20 Bethesda, Maryland, pp. 49-84.
- Flather, C.H. and Bevers, M., 2002. Patchy reaction-diffusion and population abundance: the relative importance of habitat amount and arrangement. *Amer. Naturalist*, 159: 40-56.

- Freeman, M.C., Bowen, Z.H., Bovee, K.D. and Irwin, E.R., 2001. Flow and habitat effects on juvenile fish abundance in natural and altered flow regimes. *Ecol Appl*, 11: 179-190.
- 5 Freyhof, J., 1997. Age-related longitudinal distribution of nase, *Chondrostoma nasus* in the River Sieg, Germany. *Folia Zool*, 46: 89-96.
- Gowan, C. and Fausch, K.D., 2002. Why do foraging stream salmonids move during summer? *Environ Biol Fishes*, 64: 139-153.
- Gustafson, E.J. and Parker, G.R., 1994. Using an index of habitat patch proximity for landscape design. *Landsc Urban Plann*, 29: 117-130.
- 10 Hargis, C.D., Bissonette, J.A. and David, J.L., 1998. The behavior of landscape metrics commonly used in the study of habitat fragmentation. *Landsc Ecol*, 13: 167-186.
- Herger, L.G., Hubert, W.A. and Young, M.K., 1996. Comparison of Habitat Composition and Cutthroat Trout Abundance at Two Flows in Small Mountain Streams. *N Am J Fish Manag*, 16: 294-301.
- 15 Hilderbrand, R.H., Lemly, A.D. and Dolloff, C.A., 1999. Habitat Sequencing and the Importance of Discharge in Inferences. *N Am J Fish Manag*, 19: 198-202.
- Huber, M. and Kirchhofer, A., 1997. Habitat use of radiotagged adult nase (*Chondrostoma nasus*) in a regulated river. *Folia Zool*, 46: 67-77.
- Huber, M. and Kirchhofer, A., 1998. Radio telemetry as a tool to study habitat use of nase (*Chondrostoma nasus* L.) in medium-sized rivers. *Hydrobiologia*, 372: 309-20 319.
- Humphries, P. and Lake, P.S., 2000. Fish larvae and the management of regulated rivers. *Regul River*, 16: 421-432.

- Junk, W.J., Bayley, P.B. and Sparks, R.E., 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. In: D.P. Dodge (Editor), International Large River Symposium. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., pp. 110-127.
- Jurajda, P., 1995. Effect of channelization and regulation on fish recruitment in a flood
5 plain river. Regulated River, 10: 207-215.
- Keckeis, H., Winkler, G., Flore, L., Reckendorfer, W. and Schiemer, F., 1997. Spatial and seasonal characteristics of O+ fish nursery habitats of nase, *Chondrostoma nasus* in the River Danube, Austria. Folia Zool, 46: 133-150.
- Le Pichon, C., Gorges, G., Boët, P., Baudry, J., Goreaud, F. and Faure, T., 2006. A
10 spatially explicit resource-based approach for managing stream fishes in riverscapes. Environ Manag, 37: 322 - 335.
- Lonzarich, D.G., Warren, M.L. and Lonzarich, M.R.E., 1998. Effects of habitat isolation on the recovery of fish assemblages in experimentally defaunated stream pools in Arkansas. Can J Fisheries Aquat Sci, 55: 2141-2149.
- 15 Lonzarich, D.G., Lonzarich, M.R. and Warren, M.L., 2000. Effects of riffle length on the short-term movement of fishes among stream pools. Can. J. of Fish. and Aqu. Sci., 57: 1508-1514.
- Lucas, M.C. and Batley, E., 1996. Seasonal movements and behaviour of adult barbel *Barbus barbus*, a riverine cyprinid fish: Implications for river management. J
20 Appl Ecol, 33: 1345-1358.
- Lucas, M.C. and Baras, E., 2001. Migration of freshwater fishes. Blackwell Science Ltd, Oxford, 420 pp.
- Maier, K.-J., 1997. On the nase, *Chondrostoma nasus* Spawning Area Situation in Switzerland. Folia Zool, 46: 79-88.

- Mann, R.H.K., 1988. Fish and Fisheries of regulated rivers in the UK. *Regulated Rivers : Research & Management*, 2: 411-424.
- Mertes, L.A.K., 2002. Remote sensing of riverine landscapes. *Freshw Biol*, 47: 799-816.
- 5 Morita, K. and Yamamoto, S., 2002. Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. *Conserv Biol*, 16: 1318-1323.
- Ovidio, M. and Philippart, J.C., 2002. The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish - Synthesis of a 5-year telemetry
10 study in the River Meuse basin. *Hydrobiologia*, 483: 55-69.
- Pedroli, B., de Blust, G., van Looy, K. and van Rooij, S., 2002. Setting targets in strategies for river restoration. *Landsc Ecol*, 17: 5-18.
- Petts, G.E., 1989. Historical analysis of fluvial hydrosystems. In: G.E. Petts, H. Möller and A.-L. Roux (Editors), *Historical change of large alluvial rivers : Western
15 Europe*. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 1-18.
- Pretty, J.L., Harrison, S.S.C., Shepherd, D.J., Smith, C., Hildrew, A.G. and Hey, R.D., 2003. River rehabilitation and fish populations: Assessing the benefit of instream structures. *J. Appl. Ecol.*, 40: 251-265.
- Rabeni, C.F. and Sowa, S.P., 2002. A landscape approach to managing the biota of
20 streams and rivers. In: J. Liu and W.W. Taylor (Editors), *Integrating landscape ecology into natural resource management*. Cambridge University Press, pp. 114-142.
- Richards, K., Brasington, J. and Hughes, F., 2002. Geomorphic dynamics of floodplains: ecological implications and a potential modelling strategy. *Freshw
25 Biol*, 47: 559-579.

- Saad, Y. and Sosonkina, M., 1999. Distributed Schur Complement Techniques for General Sparse Linear Systems. *Journal of Science Computing*, 21: 1337-1356.
- Schermann, N. and Baudry, J., 2002. Analyse descriptive multi-échelle de la structure d'un paysage : Application à la mosaïque d'occupation du sol d'un territoire agricole dans le bocage breton. *Géomatique*, 12: 169-186.
- 5
- Schiemer, F. and Spindler, T., 1989. Endangered fish species of the Danube river in Austria. *Regulated Rivers : Research & Management*, 4: 397-407.
- Schrank, A.J. and Rahel, F.J., 2004. Movement patterns in inland cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki utah*): management and conservation implications. *Can. J. of Fish. and Aqu. Sci.*, 61: 1528-1537.
- 10
- Strahler, A.N., 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans Am Geo Un*, 38: 913-920.
- Tiffan, K.F., Garland, R.D. and Rondorf, D.W., 2002. Quantifying Flow-Dependent Changes in Subyearling Fall Chinook Salmon Rearing Habitat Using Two-Dimensional Spatially Explicit Modeling. *N Am J Fish Manag*, 22: 713-726.
- 15
- Tischendorf, L. and Fahrig, L., 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos*, 90: 9-19.
- Toepfer, C.S., Fisher, W.L. and Warde, W.D., 2000. A Multistage Approach to Estimate Fish Abundance in Streams Using Geographic Information Systems. *N Am J Fish Manag*, 20: 634-645.
- 20
- Ward, J.V., Malard, F. and Tockner, K., 2002. Landscape ecology: a framework for integrating pattern and process in river corridors. *Landsc Ecol*, 17: 35-45.

List of Tables

Table 1. Selected features of each GIS layer used to build the maps of resource habitat for barbel and nase

Table 2. Comparison of composition and fragmentation metrics calculated for river

5 features and resource habitats for barbel and nase. In the same column, the resource habitats sharing at least one common superscript are not significantly different at $p < 0.05$ (Wilcoxon rank sum test).

Table 3. Composition metrics calculated for patches of complementation maps. A window size of 120 m is used for moving window analysis. On the same row the

10 riverscapes sharing at least one common superscript are not significantly different at $p < 0.05$ (Wilcoxon rank sum test).

List of Figures

Fig. 1. A) Geographical location of the Seine river basin, France and the “La Bassée” alluvial floodplain. B) natural reach at $38 \text{ m}^3/\text{s}$; C) natural reach at $70 \text{ m}^3/\text{s}$; D) artificial reach. B-D) Illustration of the moving window analysis using a 120 m squared window to identify complementation between feeding and resting habitats for the different riverscapes.

Fig. 2. Permanence of backwaters in the natural reach from upstream to downstream part of the reach. Permanence is calculated with the ratio of backwater area between the discharge of $38 \text{ m}^3/\text{s}$ and $70 \text{ m}^3/\text{s}$.

Fig. 3. Evolution of mean proximity index with increasing search distance for the different habitats in the three riverscapes.

Fig. 4. Patch areas of feeding habitat along the river course from upstream to downstream part of each riverscape, and the proximity index of resting habitats from each patch of feeding habitats (search distance 60 m).

Table 1.

GIS layers in vector data structure (polygons)	Resting	Feeding	Spawning
Current velocity ^a : <i>selected classes</i>	V_1, V_2, V_3	V_3, V_4	V_3, V_4, V_5
Channel, cut-off meander, gravel-pit depth <1m: <i>selected bottom substrate</i>		<i>sand, gravel, sand/gravel</i>	<i>gravel, sand/gravel</i>
Banks of channel, cut-off meander, gravel-pit depth <1m, slope<45°: <i>selected bottom substrate</i>	<i>block</i>	<i>sand, gravel, sand/gravel, block, sand/gravel</i>	<i>gravel, sand/gravel</i>
Banks of channel, cut-off meander, gravel-pit depth <1m, slope>45°: <i>selected bottom substrate</i>	<i>block</i>		<i>gravel, sand/gravel</i>
Woody debris and Log jam	<i>all</i>		
Riparian cover: roots as shelters	<i>2 m wide</i>		
Natural water bodies connected to main channel	<i>all</i>		

^a Current velocity in 5 classes.

V_1 : no current velocity;

V_2 : $V < 0.2$ m/s;

V_3 : 0.2 m/s $< V < 0.5$ m/s;

5 V_4 : 0.5 m/s $< V < 1$ m/s;

V_5 : $V > 1$ m/s

Table 2

Riverscape	Features and resource habitat	Total area (m ²)	Total area ¹ (% channel area) ² (% flooded area)	Median Area (m ²)	Number of patches	Median nearest neighbor distance (m)
Natural reach 38 m ³ /s	Channel	1 295 360	95.7 ²	-	-	-
	Backwaters	58 290	4.3 ²	795	29	-
	Resting habitat	140 616	10.3 ²	170 ^b	187	31 ^d
	Feeding habitat	226 620	17.5 ¹	1 023 ^a	85	74 ^c
	Spawning habitat	149 159	11.5 ¹	994 ^a	50	98 ^c
Natural reach 70 m ³ /s	Channel	1 296 260	88.5 ²	-	-	-
	Backwaters	168 347	11.5 ²	890	66	-
	Resting habitat	204 022	14.0 ²	176 ^b	193	37 ^d
	Feeding habitat	138 846	10.7 ¹	1 114 ^a	58	151 ^b
	Spawning habitat	85 416	6.6 ¹	1 490 ^a	24	371 ^a
Artificial reach 80 m ³ /s	Channel	875 080	44.7 ²	-	-	-
	Water bodies and backwaters	1 080 120	55.3 ²	44 163	20	-
	Resting habitat	116 618	5.9 ²	4 ^c	209	76 ^{abc}
	Feeding habitat	22 640	2.6 ¹	240 ^b	25	133 ^{abc}
	Spawning habitat	20 727	2.4 ¹	209 ^b	25	143 ^{abc}

Table 3

Complementation patch characteristic	Natural reach 38 m ³ /s	Natural reach 70 m ³ /s	Artificial reach 80 m ³ /s
Total patch area (m ²)	630 494	530 177	175 315
Total patch area (% flooded area)	46.6	36.2	9.0
Median patch area	9 121 ^a	11 178 ^a	2 151 ^b
Number of patches	48	40	11

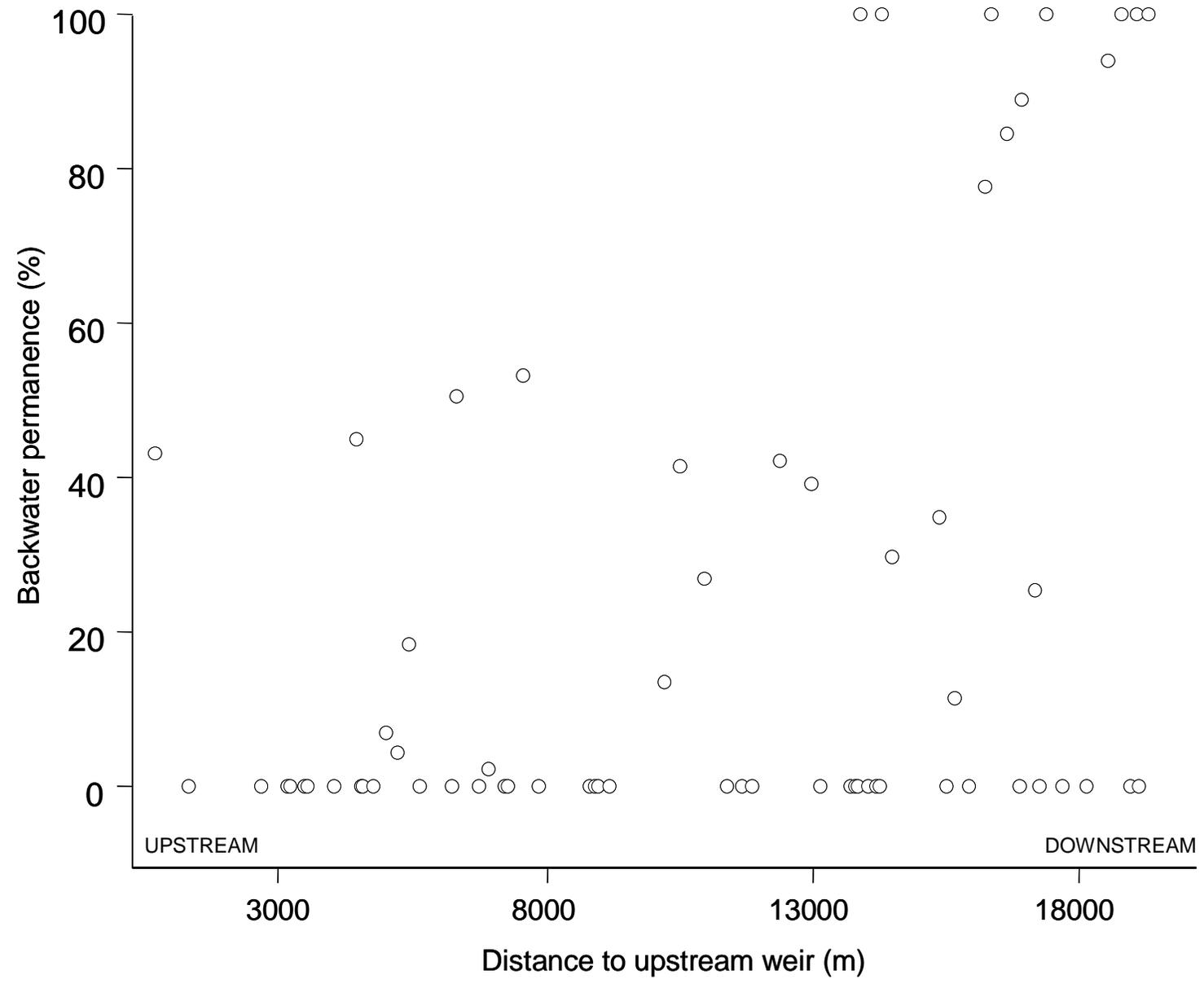


Fig. 2

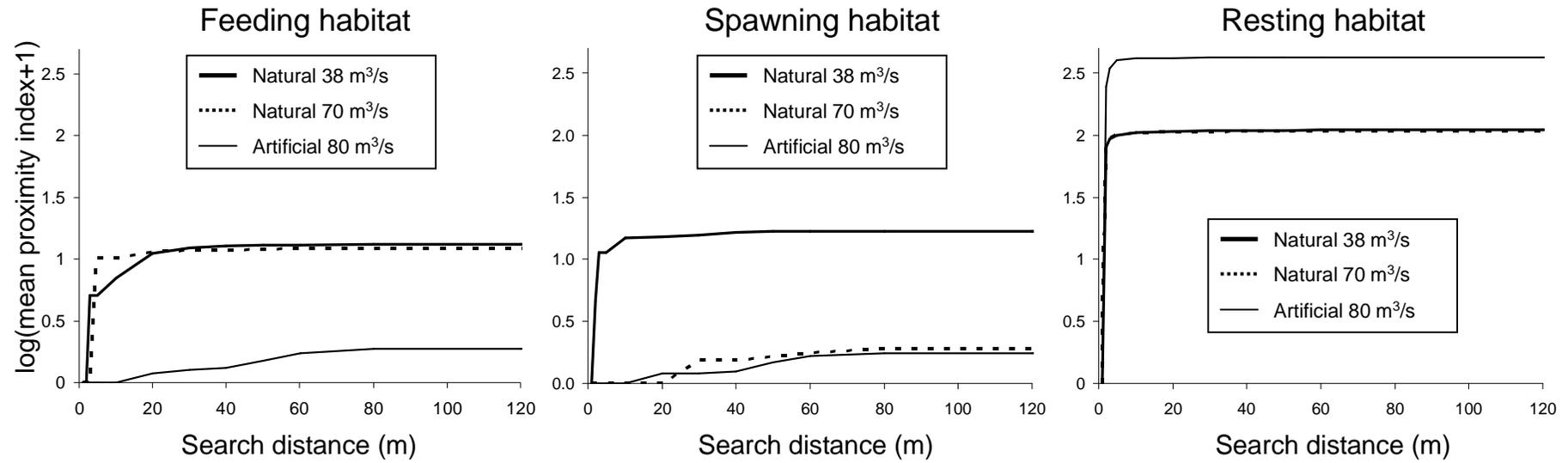


Fig. 3

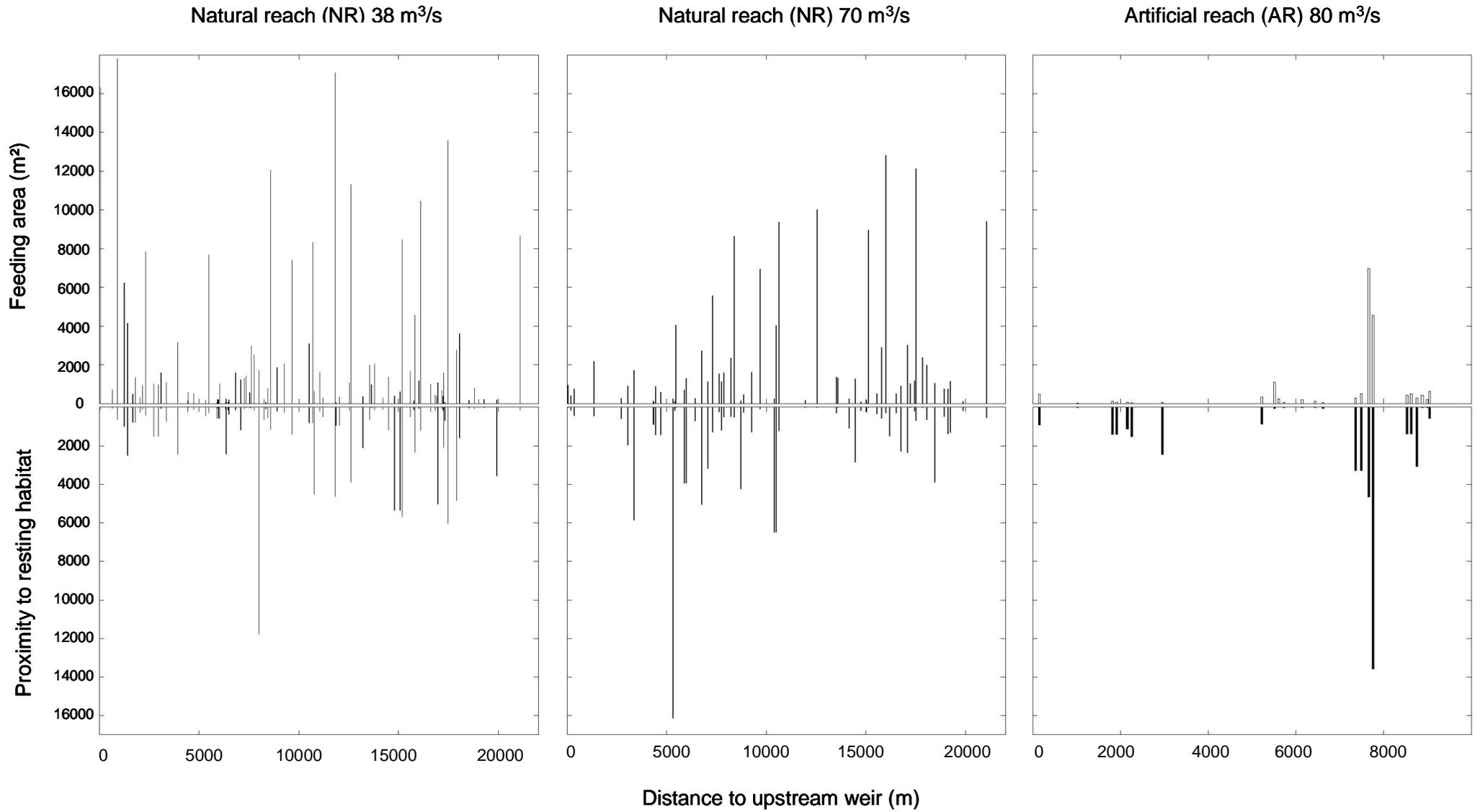


Fig. 4

Annexe 4

Habitat complementation and supplementation influences the distribution of three riverine fishes in the Seine riverscape

Céline LE PICHON, Evelyne TALÈS, Guillaume GORGES,
Jacques BAUDRY et Philippe BOËT

Journal of Applied Ecology

-Soumis-

Riverscape complementation and supplementation influences the distribution of three riverine fishes in the Seine River.

should spatial habitats relationships may improve understanding of riverine fish distribution?

5 **Céline LE PICHON** (corresponding author celine.lepichon@cemagref.fr)

Évelyne TALES (evelyne.tales@cemagref.fr)

Guillaume GORGES (guillaume.gorges@cemagref.fr)

Cemagref - HBAN

Parc de Tourvoie, BP44, 92163 Antony, France

10 Tel. : +33 1 40 96 61 77

Fax : +33 1 40 96 61 99

Jacques BAUDRY (jbaudry@rennes.inra.fr)

INRA SAD – Armorique

15 65 route de St-Brieuc, CS84215, 35042 Rennes, France

Philippe BOËT (philippe.boet@cemagref.fr)

Cemagref - EPBX

50 avenue de Verdun, Gazinet, 33612 Cestas, France

Abstract

The structure of all resource habitats required during a riverine fish life cycle is naturally patchy. Thus, there is a need to investigate the key issue of the complementation and supplementation of resource habitat for the effective management and restoration of river habitat for fish. We chose to study three species, the common barbel (*Barbus barbus*), the nase (*Chondrostoma nasus*) and the dace (*Leuciscus leuciscus*) because their lotic habitats are severely degraded, fragmented or unreachable. For these species, we have used literature-based habitat mapping to test our hypothesis about the existence and importance of habitat complementation and supplementation in explaining fish distribution. On a natural reach of the River Seine, a spatially continuous 18 km-long survey, focusing on patches of feeding habitat, was designed to acquire data from 538 sampling units of fish data, half at daytime and half at dawn/dusk. Explanatory models were developed using Generalized Linear Model (GLM) in order to reveal the relative importance of variables describing the spatial structure of habitats compared to local physical variables.

The abundance of fish was correlated with patches of resource habitat and larger abundance was observed in the patches of feeding habitat during the active period of these species: dawn and dusk. The longitudinal patterns of fish distribution were observed for nase and barbel aggregating in the neighbouring patches of feeding habitat. The presence of nase and dace was associated with neighbouring patches of feeding and resting habitats. Local abundance of nase and presence of barbel were greater close to spawning habitats. The models were more accurate for the three species when both physical and spatial variables were included.

The mapping of resource habitat was helpful in designing a sampling strategy adapted to species with a low abundance and provided sufficient data to study the influence of

the spatial structure of resource habitats on fish distribution. The two-step modelling approach emphasized the relevant variables explaining the presence and abundance of fish. Such information is of great importance to prioritizing management policies for the conservation of these species. In particular, restoration schemes to improve the
5 complementation and supplementation of resource habitats could increase the size of local fish populations.

Keywords: habitat pattern, patchiness, landscape ecology, stream fish, patch isolation, nase, barbel, dace.

10

15

Introduction

The resource habitats of many riverine fishes are naturally patchy, because each developmental stage of a fish (larvae, juvenile, adult) requires different elements of the shifting mosaic of a river for daily or seasonal activities (feeding, resting, spawning) (Baras, 1997; Huber & Kirchhofer, 1998). In human-impacted riverine ecosystems, the longitudinal fragmentation by building dams and lateral fragmentation by channelization and embankments increase the fragmentation of the resource habitats of many species of fish (Schiemer & Spindler, 1989; Pedroli et al., 2002).

River management involves the conservation and rehabilitation of these resource habitats and the restoration of the river continuum (Schiemer & Waidbacher, 1992). Although the importance of landscape-scale conservation is well recognised in terrestrial ecology, the development of such a management approach is quite recent for riverine ecosystems (Fausch et al., 2002; Rabeni & Sowa, 2002). Such a need has emerged from observations of: (i) the increasing number of threatened fish species, which highlights the need for research on population persistence, and (ii) the ineffectiveness of some small-scale (100–1000 m) physical rehabilitation designs (Pretty et al., 2003). Actually, population persistence is influenced by: (i) the total area of the various resource habitats needed by an individual and a viable population, and (ii) the movement and migration behaviour of individuals. The ineffectiveness of the rehabilitation of one habitat may be a consequence of its isolation from other resource habitats or from a source of potential colonisers (Pretty et al., 2003).

Spatial habitat relationships may be important for the persistence of populations in dynamic landscapes (Dunning, Danielson & Pulliam, 1992). Particularly, the complementation or supplementation of resource habitats can be critical to fish

population dynamics (Schlosser, 1995). Complementation occurs when a species needs to move between two or more non-substitutable resource habitats, and supplementation, when it needs to move between the substitutable patches of one type of resource habitat. The concepts of complementation and supplementation have been used to explain the

5 habitat use, movements and densities of some species in terrestrial ecosystems, especially frogs, large herbivores, and butterflies (Pope, Fahrig & Merriam, 2000; Choquenot & Ruscoe, 2003; Ouin et al., 2004). In rivers, spatial relationships of various resource habitats are becoming increasingly important, but the term complementation is not widely used. Kocik & Ferreri (1998) improved the understanding of juvenile

10 Atlantic salmon production by mapping the interspersion of spawning and rearing habitats.

Among threatened species, some rheophilic cyprinids have become rare in European rivers with the degradation, fragmentation or isolation of their lotic habitats enhanced by habitat destruction and flow regulation (Penczak & Kruk, 2000). The common barbel

15 (*Barbus barbus*), the nase (*Chondrostoma nasus*) and the dace (*Leuciscus leuciscus*) are in decline in abundance in human-impacted rivers, especially because of the insufficient and unreachable spawning and nursery habitats (Maier, 1997; Boët et al., 1999; Penczak & Kruk, 2000). These species move daily between their nursery or resting habitats and feeding habitats. Moreover, during the reproduction period, the spawning migration

20 allows adults to reach spawning habitat (Baras, 1997; Clough & Ladle, 1997; Keckeis et al., 1997; Huber & Kirchhofer, 1998; Bischoff & Freyhof, 1999). Daily activity movements range from 60-500 m (Baras, 1997; Clough & Ladle, 1997; Huber & Kirchhofer, 1998), and the distance covered during the spawning migration is usually from 2 to 6 km (Lucas & Batley, 1996; Huber & Kirchhofer, 1998). Because these

species need to perform such movements in order to complete their life cycle, it is important to analyze their response to the spatial structure of all their resource habitats.

To design accurate rehabilitation schemes, a good understanding is required of the effects of the pattern of their habitats on the populations (Brennan et al., 2002). A

5 review of the literature shows that there are few operational methods for quantifying the spatial structure of aquatic resource habitats, due to multiple methodological and practical challenges unique to the underwater environment. Also, for species with a low abundance, collecting individuals is difficult, as is identifying their use of resource habitat. The mapping of resource habitat based on published data and spatial analysis
10 methods has been proposed to quantify the spatial patterns of stream fish habitats and processes depending on their movement at nested scales (patches of resource habitat, areas for daily activities, areas for sub-population) (Le Pichon et al., 2006). The usefulness of these resources habitat maps is recognized (i) for sampling design for rare species (Toepfer, Fisher & Warde, 2000); (ii) to describe the patterns of species
15 occupation in metapopulation studies (Rieman & Dunham, 2000); and (iii) to help make management decisions in order to preserve areas of resource habitats and networks that facilitate natural recolonization (Dunham & Rieman, 1999). Since feeding habitat is a key resource for species, designing a sampling strategy based on the feeding habitat map may be relevant to model species distribution (Rushton, 2004).

20 In this paper, we test three hypothesis about the importance of the complementation and supplementation of resource habitat in explaining fish distribution in riverscape: (i) the abundance of species is higher in patches of potential feeding habitat than in other habitats; (ii) not all patches of feeding habitat are occupied at any one sampling time and a spatial aggregation in neighbouring patches occurs, and (iii) the presence and

abundance in a patch of resource habitat are affected by both local physical variables and variables of spatial structure.

This is done by conducting a “focal patch study”, in which the response variable is measured in several focal patches, which are located in their spatial context (Brennan et al., 2002). To infer about these spatial habitat relationships influencing local populations, the range of our study is larger than that of species home ranges (including the spawning migration).

Methods

Study area and mapping of resource habitat

The 5th order (Strahler, 1957) alluvial floodplain “La Bassée” belongs to the Seine river 100 km upstream from Paris (Fig. 1, a). On the floodplain, which is dominated by agriculture, a 50 m-wide meandering reach delimited by navigation weirs has few engineering modifications because it was bypassed with a shipping canal. Many backwaters are found along the river but their connection to the main channel depends on the discharge. Habitat mapping was conducted in this reach for the dry five-yearly discharge (38 m³/s, gauging station of Pont-sur-Seine) using a global positioning system (GPS, Trimble Pathfinder ProXRS) (Fig. 1, b-c). GIS-based resource habitat maps were obtained for feeding, resting/refuge and spawning habitat following the method described in (Le Pichon et al, 2006).

Fish sampling and physical habitat description

We used the feeding habitat map for a discharge of 38-40 m³/s to design a spatially continuous and nested sampling scheme. We used an electrofishing sampling method, based on a large number of small SU (15 m²). This fractional and systematic sampling

method allowed us to decipher the spatial structures for aggregated population (Persat & Copp, 1990).

We collected data for 538 sampling units (SU) located in different habitats, including 48 patches of feeding habitat in the 18 km-long study section (Fig. 1, b). As electrofishing efficiency in non-wadeable water decreases with increasing depth (Copp, 1989), the sampling units were distributed both in patches of feeding habitat and in other habitats along the shoreline in water depth < 1 m. Within each feeding habitat patch, we chose the number of SU as a compromise between their area and shoreline length (Persat & Copp, 1990). We sampled during low flow periods, well after the spawning period when adult fishes are expected to reside in areas with suitable feeding habitats and accessible resting habitats (Baras, 1997). Fishes were collected for each of the 538 SU by a 5-person crew during a 9-day survey in the autumn of 2004 (discharge around 40 m³/s) during the day and at dawn and dusk (sampling began one hour before sunrise and sunset and lasted for two hours). We have used a generator-powered electroshoker (Heron DC, 300-330V, 2-3A) for electrofishing on a boat. For each sampling unit, a 4-m pole with a 30-cm anode ring was immersed or thrown into the water in order to shock fish. We collected stunned fishes with a fine-mesh dip net, identified them, quickly measured their total lengths and returned them to the water. Young-of-the-year fishes (0+) were distinguished from other ones (> 0+, called “adult” to simplify) by the length-frequency distributions or reference literature. We retained the following thresholds as maximum size for 0+: barbel < 65 mm; nase < 70 mm and dace < 80 mm. Each SU was located using a GPS with a one-meter accuracy and we measured four physical variables. Current velocity at a depth of 20 cm (flow meter) and total water depth were measured once, and dominant bottom substratum, presence of woody shelters were estimated visually (Table 1).

Spatial metrics

In addition to the physical habitat description, we have tested the effect of the spatial structure around the SU on the presence and abundance of fishes. We used fragmentation and spatial organisation metrics at two scales: SU scale and patch of feeding habitat scale (Table 1). At the sampling unit scale, we calculated the distance from each SU to the nearest resting habitat patch and to the nearest spawning habitat patch and their position along the reach defined as the distance to upstream weir (Fig. 2, a). The proportion of resting habitat in a 120 m squared window centred on each SU was calculated using CHLOE 3.0, a software for multiple scale analysis (Baudry, Boussard & Schermann, 2005) (Fig. 2 a). The proximity index to resting habitat was calculated at the SU scale using the formula in Table 1 (Fig. 2, a). At the scale of patches of feeding habitat, their area and the proximity indexes to feeding or resting habitats were calculated (Fig. 2, b). This area-based, distance-weighted metric increases as patches become less isolated and indicates a complex of neighbouring patches (Gustafson & Parker, 1994); and it can reflect the potential sources of dispersers that are proximate to the patch (Bender, Tischendorf & Fahrig, 2003). The search distance should reflect the dispersal capacity of the organism (Brennan et al., 2002) and as previously mentioned, we have chosen 60 m as the minimal distance when considering movement capacities at the daily scale. The distance following the river required in these spatial metrics were calculated using the ANAQUALAND software as detailed by Le Pichon et al. (2006).

Statistical analysis

We tested the hypothesis that species preferentially use the patches of feeding habitat against the null hypothesis that there is no difference in abundance between feeding habitat and other habitats. All the SU were categorized according to their habitat type

and the sampling period. We used the Wilcoxon Rank-Sum (Mann-Whitney) Test for two independent samples, the null hypothesis that the two distributions were the same was rejected at $p\text{-value} < 0.05$.

The second and third hypotheses were tested using a restricted part of the SU data set:

5 183 SU located in the patches of feeding habitat sampled at dawn and dusk. The second hypothesis about the spatial aggregation of the presence data in neighbouring patches of feeding habitat was analysed with non-parametric test for multiple groups (MG) (O'Brien, 1976). For each species, the 48 patches of feeding habitat were ranked according to the longitudinal gradient of the reach, and presence/absence in the patch
10 was converted in a 0/1 serie. The variance estimator of the length of 0 series between two 1s, was calculated for each serie as MG_{obs} . We verified the existence of the presence of aggregations using a permutation test estimating MG_{sim} . The frequency (f) of MG_{sim} higher than MG_{obs} was calculated. The null hypothesis that the presence aggregations were randomly distributed was rejected at $f < 0.1$.

15 We tested the third hypothesis about the relative importance of physical and spatial variables in explaining fish distribution using a generalized linear model (GLM), because they can deal with several families of probability distributions for the data (Venables & Ripley, 2004). Data collected on the abundance of organisms, especially on fish species with a low abundance, are often zero inflated. In this case,
20 several approaches were used: removing zeros, ignoring zero inflation or equilibrating zeros and non-zeros. An alternative solution was to model species distribution in two steps: (i) the presence and absence of a species, (ii) the abundance, conditional on the organisms being present (Barry & Welsh, 2002). The two-step approach has a number of advantages, especially the choice of various combinations of statistical distribution of
25 the data for the two steps. It allows the detection of the pattern of presence /absence of a

species independently of the pattern of abundance. These models have already been used in aquatic environments to model salmon feeding and growth (Rand, 2002), and the distribution of blue crab in winter (Jensen, 2005).

We modelled the probability of presence using a binomial distribution of the data and a logit link function. Then, we modelled the abundance, conditional on the response being greater than zero, using a negative binomial distribution of the data and a log link function. This family of distributions seemed appropriate in relation to the observed distribution of the abundance data and, in the case of aggregated data, it is better-suited than a Poisson distribution (Welsh et al., 1996). We evaluated three sets of statistical models of the presence and abundance of species: (i) physical variables, (ii) spatial variables and (iii) all variables. For each set of variables, we performed a stepwise procedure that automatically adds and removes variables using the Akaike's Information Criterion (AIC). AIC forms the basis of information-theoretic approaches that identifies the most parsimonious model from a set of models because it includes a penalty for adding a new variable to the model (Rushton, Ormerod & Kerby, 2004). The three "best approximations" of each set were ranked by AICc, a corrected version of AIC for small sample size (the number of SU/number of variables < 40) (Burnham & Anderson, 2002). The set of models was evaluated with $\Delta AICc$ (the difference between AICc of a given model and the parsimonious AICc, a $\Delta AICc < 2$ indicates that both models could be selected) and AICc weight, which are the weights of evidence in favour of a given model being the actual "best" model. Complementary to AIC, an r^2 provided a global measure of how good the model was at explaining the data (Rushton, Ormerod & Kerby, 2004).

To evaluate parameter estimates for the final two-stage model obtained for each species we first assessed pairwise correlations among selected explanatory variables with a

Kendall correlation coefficient. Because multiple regression estimates are biased even with low levels of collinearity among explanatory variables, we explored the functional nature of collinearities as recommended by (Graham, 2003) rather than avoiding them through variable exclusion. We first chose the variable that was functionally more
5 important among the two correlated ones, then regressed the less important variable (B) against the other (A) and replaced it by its residuals (notation: B,A) (Graham, 2003). We confirmed the statistical significance of each term of the final model including variables and regressing variables using a χ^2 test of the effect of single term deletion from the final model. A term was maintained if its deletion from the final model
10 increased the AIC significantly ($p < 0.1$) (Venables & Ripley, 2002). All statistical analyses were performed in the R-software packages (R Development Core Team, 2005).

Results

15 *Abundance patterns*

Among the 538 SU, 266 were sampled at dawn or dusk and 272 during the day. 437 SU contained at least one fish among the 5208 fishes caught representing 28 species. The community was dominated by eight cyprinids, among the most abundant we found roach (*Rutilus rutilus*), gudgeon (*Gobio gobio*) and bleak (*Alburnus alburnus*) (17-19 %
20 relative abundance); the relative abundance was 8.5 % for nase, 5.1 % for barbel and 4.9 % for dace.

Before aggregating dawn and dusk SU, we verified that their distributions were not significantly different according to the rank test of Wilcoxon. The mean abundance of adult fishes was higher in the SU located in the patches of feeding habitat at dawn and
25 dusk than in other habitats and the distribution of densities in the SU were significantly

different ($p < 0.05$, Table 2). Similarly, the mean abundance of 0+ fishes was higher in the SU located in the patches of feeding habitat (except for 0+ of nase) but the distributions were not significantly different. For daytime sampling, the mean abundance was higher in the SU located in the patches of feeding habitat but only the
5 distribution of adults and 0+ of dace were significantly different between the two habitats ($p < 0.01$, Table 2).

The distribution of abundance data in 183 SU is contagious, as shown by high standard deviations (Table 2). In these SU, we observed a high proportion of zero values, 67.8 % for the nase, 72.7 % for the dace and 85.3 % for the barbel. Abundance ranged from 1 to
10 11 individuals/15 m² for barbel and dace and from 1 to 61 individuals/15 m² for nase with a large proportion of low abundance.

Spatial distribution of the species

The second and third hypotheses were tested using only the adult fishes present in the
15 183 SU located in the patches of feeding habitat at dawn and dusk. The spatial distribution of the three species was heterogeneous throughout the 18 km river course with peaks of abundance occurring in some SU whereas in some others, only zero counts were observed (Fig. 3). Peaks were often shared by two or three species, for example nase and dace near the upstream weir (0-500 m) (Fig. 3, a-c) or nase and barbel
20 at 1000-1500 m from the upstream weir (Fig. 3, a-b). The spatial distribution in patches of feeding habitat ranked longitudinally also emphasized the difference between occupied patches and empty patches (Fig. 4). The presence in neighbouring patches of feeding habitat was significantly aggregated for barbel ($f = 0.01$) and nase ($f = 0.07$) but not for dace ($f = 0.3$).

Modelling the presence and abundance

Based on the AICc values, spatial variables were slightly better at explaining species presence than physical variables for nase and barbel (Table 3, models B), while none was clearly the best for dace (Table 3, model A and B, $\Delta\text{AICc} < 2$). But there was strong
5 evidence (AIC weight > 0.9) that the model including both variables was more accurate for the three species (Table 3, model C). These ‘best’ models included the previously selected variables in addition to one or two new spatial variables. Water depth and distance to a resting habitat were included in the models for the three species, while current velocity, proximity to a resting or feeding habitat (feeding habitat scale) were
10 included for two species, and distance to a spawning habitat and feeding habitat area for one species. The final models were useful in explaining the presence data for all species ($R^2 > 0.84$).

Based on the AICc values, physical variables were slightly better at explaining species abundance than spatial variables for barbel and conversely for nase (Table 4). The
15 association of both types of variable added an important weight of evidence for modelling the abundance of nase and barbel (Table 4, model C, AICc weight > 0.85). The variables included in the ‘best’ model for these two species were quite different from those selected when modelling the presence/absence data, there were in particular less physical variables. For dace, the weight of evidence for the spatial variables as the
20 predictor of the abundance was low with $\Delta\text{AICc} < 2$, and the simplest model with water depth was selected (Table 4, model A). The final models well explained the abundance data for nase ($R^2 = 0.85$), moderately for barbel ($R^2 = 0.61$) and not very efficient for dace ($R^2 = 0.4$).

We used the decorrelation protocol when Kendall's $\tau > |0.2|$, to calculate the less
25 biased estimates of the variables selected in each “best” model. Outside this range, we

observed no effects of decorrelation on the estimates. The presence of adult nase and dace was associated with shallow depths not very close to a resting habitat (calculated mean distance: 25 m) and in SU located in patches of feeding habitat being part of a complex of neighbouring patches of feeding habitat and resting habitat (Table 5). The presence of barbel was associated with quite different variables: shallow depths, high current velocities, and small distance to a patch of spawning habitat.

The abundance of species conditional on their presence was less associated with previous physical variables except for current velocity for barbel and water depth for dace. The abundance of nase was positively associated with sand and sand/gravel bottom substratum, and negatively associated with the distance to spawning habitat, the proportion of resting habitat, and the proximity index to resting habitat at feeding habitat scale. The abundance of barbel was positively associated with current velocity, and negatively associated with the size of feeding habitats, and the proximity to feeding habitats.

15 **Discussion**

Patterns of species distribution

Pattern of the abundance of fish in the riverscape

The comparison of the potential resource habitats, as derived from the map analysis, with the distribution of fish presence demonstrated that habitat mapping based on literature data allows a prediction of which parts of the river are used. The higher abundance in patches of feeding habitat at dawn and dusk for the adults barbel and nase was consistent with the observed pattern of diel activity of these bottom feeders. The omnivorous barbel feed at dawn and dusk to avoid predation (especially fish size > 150 mm) and thus limit competition with younger fishes that need to grow faster. For

the herbivorous nase, the pattern of diel activity seemed correlated with a shift between feeding throughout the day (including dawn and dusk) and resting at night (Huber & Kirchhofer, 1997). In our observations, adult nase were more abundant at dawn and dusk than during day time, indicating that even if they could feed during the day, these periods seemed more appropriate.

We observed no difference of 0+ abundance in habitat types for barbel and nase. This could be due to their use of both feeding (lotic) and other habitats (lentic) as opposed to other 0+ cyprinids that are unable to use lotic habitats (Bischoff & Freyhof, 1999). This trade-off between energetic gain and swimming costs allows 0+ to move to lotic habitats (until $1.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$), with high densities of both benthic and drifting macroinvertebrates (Baras & Nindaba, 1999a; Bischoff & Freyhof, 1999).

We observed high abundance of dace in patches of feeding habitat during the day; this species is a continuous visual feeder, an omnivore in day time and a carnivore at night (Weatherley, 1987). Diel migrations by dace up to 350 m between the diurnal habitats and nocturnal habitats have been observed at dawn and dusk (Clough & Ladle, 1997). From late September, the 0+ fish shifted between nocturnal use of refuges and diurnal use of the neighbouring riffles, reflecting a trade-off between the use of various food resources and the avoidance of predators (Baras & Nindaba, 1999b; Copp & Jurajda, 1999).

20

Longitudinal spatial pattern

The analysis of presence/absence aggregation in neighbouring patches of feeding habitat and the selection of the proximity index to feeding habitat in models provided complementary information on the spatial distribution of the species at nested scales.

25 The presence of nase and dace was associated with patches of feeding habitat as part of

large and nearby patches of feeding habitat (60 m around the feeding patch, that is to say a mosaic of about 200-1000 m). Thus, the size of the mosaic of feeding habitat in the River Seine seems to match the home range of the resident fraction of local populations of dace (400-700 m) in the River Frome, U.K. (Clough & Ladle, 1997) and
5 nase 1000-2000 m in the River Aare, Switzerland (Huber & Kirchhofer, 1998). The supplementation of resource patches at distances of 60 m may reflect the movement capacities of the fishes. This association was not observed for barbel, despite a similar home range of 250-2000 m (Penaz et al. 2002). This could be due to the greater movement capacities between patches of feeding habitat than the search distance used to
10 calculate the proximity index. Also, it seems that barbel disregarded close suitable habitat and selected the next occupied habitat according to the observations from Baras (1997) on radio-tagged fishes in the River Ourthe, Belgium. However, in our study reach, barbel presence was aggregated in the neighbouring patches of feeding habitat (Fig.4, mean nearest neighbour distance between adjacent and occupied patches of
15 feeding habitat = 196 m). On the contrary, dace aggregation was not significant and could be attributed to seasonal movements in relation to decreased macroinvertebrate availability in this season. These results emphasize the usefulness of the mapping of potential resource habitats to: (i) design sampling strategy for rare species, (ii) test hypotheses about spatio-temporal use of habitats and (iii) study the spatial structure of
20 the sub-divided population. This can benefit radio-tracking studies by improving explanations of the observed patterns of movement and of the potential correlation with a particular resource habitat.

Local physical variables versus spatial structure

A positive correlation between patch area and the occurrence of salmonid species was observed by Dunham (1999), but in those cases, patches were stream catchments (> 10³ m²) that supposed by contained all the resources required and supporting a local breeding population. Although fish abundance is expected to be related to the area of feeding habitats, a negative association was found between patch areas of the feeding habitat and the abundance of barbel and presence of dace. However, the positive association with the proximity to feeding habitats suggested that what is important is not the area of patches but the mosaic of the neighbouring patches (supplementation).

We emphasize the importance of the complementation of resource habitats with the proximity index to resting habitat at the daily scale and with the distance to spawning habitat at the seasonal scale. These spatial habitat relationships were highlighted by conducting a “focal patch study” commonly used in terrestrial landscape ecology (Delettre & Morvan, 2000; Pope, Fahrig & Merriam, 2000). Studies of the spatial structure of resources and their relationships remains isolated in freshwater systems and mainly concentrates on salmonid populations. Complementary spawning /rearing habitats and spawning/summer habitats improve our understanding of salmonids population dynamics and distribution (Kocik & Ferreri 1998; Schrank & Rahel 2004). Schiemer et al. (1991) showed, on a segment of the Danube, that the distance between spawning and rearing sites is just as important as the presence of these sites in explaining the patterns of juvenile recruitment and population size. For a rheophilic cyprinid (the rosyside dace), Freeman & Grossman (1993) suggested that the dispersion of foraging dace during summer corresponded to the availability of depositional areas adjacent to rapid currents.

Nevertheless, our results produced a contrast between species, perhaps in relation to the dominant size classes used to build the adult models. For example, the model for adult

barbel (> 0+) was mainly built with juvenile fishes (1+, 2+), that could explained their association with spawning habitat. For nase and dace, the adult model was built both with juveniles and adults (1+ to 4+), the latter having greater movement capacities and needing to reach resting/refuge habitats at some part of the day to avoid predation. In particular, dace covered the greatest distance during dusk and dawn in relation to the selection of different day and night habitats, which could explain why they were far from resting habitat (Clough & Ladle, 1997).

Among the physical variables, depth and current velocity were useful in explaining the presence of these rheophilic species, who aggregate in the best local physical conditions of the feeding habitat (Garner & Clough, 1996; Baras, 1997). The shape of the shoals of dace was observed to follow the optimal combination of depth and current velocities (Garner & Clough, 1996). The heterogeneity of current velocities within the patches of feeding habitat induce a patchy distribution of drifting food supply and differential opportunities to capture prey, which may explain the distribution of foragers at the microhabitat scale, as predicted by the Ideal Free Distribution theory (Tyler & Gilliam, 1995).

We have noticed that these models have failed to predict accurately the abundance of dace, probably from a lack of relevant variables, especially predation pressure, temperature, oxygen and food availability (Clough & Ladle, 1997).

20

Implications for conservation and restoration

Bond & Lake (2003) have alerted ecologists and managers to the issues that could affect the effectiveness of local habitat restoration for stream biota and urged them to consider related ecological questions. They underlined the importance of the location of source populations and how the various habitats required should be arranged spatially. Using a

continuous survey of a key resource habitat at a relevant scale we have detected potential local population through the aggregation of presence in the patches of the neighbouring resource habitats. Such spatially explicit and continuous studies at a scale large enough (10^4 m) to elucidate the effects of habitat structure on fish distribution are relatively uncommon, but provide advances in managing restoration of habitats (Labbe & Fausch, 2000; Tiffan, Garland & Rondorf, 2002; Torgersen & Close, 2004).

A continuous survey of key resource habitats at a relevant scale allows the detection of potential local populations through the aggregation of their presence in the patches of the neighbouring resource habitats. The two-step models given above provided

information about local physical variables and the spatial structure of resources that influence the presence/absence and abundance of fish. For example, since the presence of nase is associated with the existence of a mosaic of neighbouring feeding habitats (supplementation) and resting habitats (complementation at daily scale), the abundance is greater where neighbouring spawning habitats is found (complementation at the seasonal scale). In large rivers, the availability of spawning habitats influences the range of seasonal movements and the home range. The River Jihlava (Czech Republic) encompasses all the required resource habitats for barbel in restricted sections (250-780 m), and the spatial structure of the population was considered as a series of discrete local populations with mainly resident fishes (Penaz et al., 2002). At the opposite, when resource habitats are in decline, the need for large-scale movement to reach a spawning habitats increases and the presence of dams worsens the problem of resource habitat complementation. For spatially sub-divided populations, focusing on key processes that influence the persistence of the population, such as complementation, will be more efficient than efforts to design minimal habitat reserves for the conservation of salmonids (Rieman & Dunham, 2000).

The knowledge of the spatial structure of resource habitats and their spatial relationships would be helpful in evaluating the impacts of habitat alteration and isolation, and prioritising conservation and restoration policies. For example, we quantified resource habitats in the areas covered in this study and compared them with those of an adjacent artificial reach of the same floodplain. We demonstrated that the total area of the feeding habitat was reduced from 17.5 % to 2.6 % of the channel area and the spawning habitat from 11.5 % to 2.4 % (Le Pichon et al., unpublished data). In this artificial reach, managers are attempting to minimize fish mortality by reducing the migration distance to reach a resource habitat and restoring a critical amount or a mosaic of the patches of feeding habitat. Management policies should focus on the restoration of multiple local populations living in a 1000-2000 m section of the river that provides both feeding and spawning habitats but is separated by a large distance consistent with the dispersal capacities of the fishes. Between traditional local habitat restoration and a growing interest in large-scale management encouraged by metapopulation theory, there is an important intermediate scale of daily and seasonal movements between resource habitats. At this scale, the quantification of complementation and supplementation of resource habitat could be helpful in designing restoration schemes relevant with the persistence of fish populations.

20 **Conclusion**

The complementary use of a “focal patch study” and spatially continuous and hierarchical sampling over a large area provided insightful results about the importance of large-scale habitat relationships. This was made possible by applying a spatially explicit resource-based approach. This approach used spatial analysis methods and metrics adapted from landscape ecology. In particular, the role of

resource habitat complementation in the distribution and abundance of three rheophilic cyprinids was quantified. Also studied was the importance of some physical variables and spatial structure with a clear view to combine both. Additional fish data would be necessary to validate these models because the low occurrences of fish prevented us from using bootstrap or partition methods. We emphasized the usefulness of GIS-based habitat mapping in the functional analysis of a riverscape, with potential applications to the biological conservation.

Acknowledgements

We are grateful to Pierre Mauricrace, Daniel Mira, Michaël Rabotin and Pascal Roger for their courageous assistance in the field works. We also acknowledge François Goreaud and Tom Nishida for comments on earlier version of this manuscript. Many thanks to Frédéric Gosselin and Laurent Bergès for helpful discussion on statistical methods and for providing useful scripts. This work is supported by the Environmental Service of Ile-de-France (Diren) to restore the biological connectivity of the River Seine for fishes and the CNRS scientific program “Piren-Seine”.

References

- Baras, E. (1997) Environment determinants of residence area selection by *Barbus barbuis* in the River Ourthe. *Aquatic Living Resources*, **10**, 195-206.
- Baras, E. & Nindaba, J. (1999a) Diel dynamics of habitat use by riverine young-of-the-year *Barbus barbuis* and *Chondrostoma nasus* (Cyprinidae). *Archiv fur Hydrobiologie*, **146**, 431-448.
- Baras, E. & Nindaba, J. (1999b) Seasonal and diel utilisation of inshore microhabitats by larvae and juveniles of *Leuciscus cephalus* and *Leuciscus leuciscus*. *Environmental Biology of Fishes*, **56**, 183-197.
- 10 Barry, S.C. & Welsh, A.H. (2002) Generalized additive modelling and zero inflated count data. *Ecological Modelling*, **157**, 179-188.
- Baudry, J., Boussard, H. & Schermann, N. (2005) Chloe 3.0 : Freeware of multi-scales analyses on ASCII raster files. *Rennes, INRA, SAD-Armorique*.
- Bender, D.J., Tischendorf, L. & Fahrig, L. (2003) Using patch isolation metrics to predict animal movement in binary landscapes. *Landscape Ecology*, **18**, 17-39.
- 15 Bischoff, A. & Freyhof, J. (1999) Seasonal shifts in day-time resource use of 0+ barbel, *Barbus barbuis*. *Environmental Biology of Fishes*, **56**, 199-212.
- Boët, P., Belliard, J., Berrebi-dit-Thomas, R. & Tales, E. (1999) Multiple human impacts by the City of Paris on fish communities in the Seine river basin, France. *Hydrobiologia*, **410**, 59-68.
- 20 Bond, N. R. & Lake, P. S. (2003). Local habitat restoration in streams: Constraints on the effectiveness of restoration for stream biota. *Ecological Management and Restoration*, **4**, 193-198.
- Brennan, J.M., Bender, D.J., Contreras, T.A. & Fahrig, L. (2002). Focal patch landscape studies for wildlife management: Optimizing sampling effort across scales. In
- 25

Integrating landscape ecology into natural resource management. (eds J. Liu & W.W. Taylor), pp. 68-91. Cambridge University Press.

Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multimodel Inferences. A Practical Information-theoretic Approach, 2nd edn* Springer, New York, NY.

- 5 Choquenot, D. & Ruscoe, W.A. (2003) Landscape complementation and food limitation of large herbivores: habitat-related constraints on the foraging efficiency of wild pigs. *Journal of Animal Ecology*, **72**, 14-26.

Clough, S. & Ladle, M. (1997) Diel migration and site fidelity in a stream-dwelling cyprinid, *Leuciscus leuciscus*. *Journal of Fish Biology*, **50**, 1117-1119.

- 10 Copp, G.H. (1989) Electrofishing for fish larvae and 0+ juveniles : equipment modifications for increased efficiency with short fishes. *Aquaculture and Fisheries Management*, **20**(4), 453-62.

Copp, G.H. & Jurajda, P. (1999) Size-structured diel use of river banks by fish. *Aquatic Sciences*, **61**, 75-91.

- 15 Cowx, I. G. & Welcomme, R. L. (1998) Rehabilitation of rivers for fish. Fishing News Books, 260 p.

Delettre, Y.R. & Morvan, N. (2000) Dispersal of adult aquatic Chironomidae (Diptera) in agricultural landscapes. *Freshwater Biology*, **44**(3), 399-411.

- Dunham, J.B. & Rieman, B.E. (1999) Metapopulation structure of bull trout: Influences
20 of physical, biotic, and geometrical landscape characteristics. *Ecological Applications*, **9**, 642-655.

Dunning, J.B., Danielson, B.J. & Pulliam, H.R. (1992) Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos*, **65**, 169-175.

- Fausch, K.D., Torgersen, C.E., Baxter, C.V. & Li, H.W. (2002) Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *Bioscience*, **52**, 483-498.
- Freeman, M. C. et Grossman, G. D. (1993). Effects of habitat availability on dispersion of a stream cyprinid. *Environmental Biology of Fishes*, **37**(2), 121-130.
- Garner, P. & Clough, S. (1996) Habitat use by dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), in a side channel of the River Frome, England. *Fisheries Management and Ecology*, **3**, 349-352.
- Graham, M.H. (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology*, **84**, 2809-2815.
- Gustafson, E.J. & Parker, G.R. (1994) Using an index of habitat patch proximity for landscape design. *Landscape and Urban Planning*, **29**, 117-130.
- Huber, M. & Kirchhofer, A. (1997) Habitat use of radiotagged adult nase (*Chondrostoma nasus*) in a regulated river. *Folia Zoologica*, **46**, 67-77.
- Huber, M. & Kirchhofer, A. (1998) Radio telemetry as a tool to study habitat use of nase (*Chondrostoma nasus* L.) in medium-sized rivers. *Hydrobiologia*, **372**, 309-319.
- Jensen, O.P., Seppelt, R., Miller, T.J. & Bauer, L.J. (2005) Winter distribution of blue crab (*Callinectes sapidus*) in Chesapeake Bay: Application and cross-validation of a two-stage generalized additive model (GAM). *Marine Ecology Progress Series*, **299**, 239-55.
- Keckeis, H., Winkler, G., Flore, L., Reckendorfer, W. & Schiemer, F. (1997) Spatial and seasonal characteristics of 0+ fish nursery habitats of nase, *Chondrostoma nasus* in the River Danube, Austria. *Folia Zoologica*, **46**, 133-150.

- Kocik, J.F. & Ferreri, C.P. (1998) Juvenile production variation in salmonids: Population dynamics, habitat, and the role of spatial relationships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55** (Suppl. 1), 191-200.
- Labbe, T.R. & Fausch, K.D. (2000) Dynamics of intermittent stream habitat regulate persistence of a threatened fish at multiple scales. *Ecological Applications*, **10**, 1774-1791.
- Le Pichon, C., Gorges, G., Boët, P., Baudry, J., Goreaud, F. & Faure, T. (2006) A spatially explicit resource-based approach for managing stream fishes in riverscapes. *Environmental Management*, **37**, 322 - 335.
- 10 Lucas, M.C. & Batley, E. (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.
- Maier, K.-J. (1997) On the nase, *Chondrostoma nasus* Spawning Area Situation in Switzerland. *Folia Zoologica*, **46**, 79-88.
- 15 O'Brien, P.C. (1976) A test for randomness. *Biometrics*, **32**, 391-401.
- Quin, A., Aviron, S., Doverc, J. & Burel, F. (2004) Complementation/supplementation of resources for butterflies in agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **103**, 473-79.
- Pedroli, B., de Blust, G., van Looy, K. & van Rooij, S. (2002) Setting targets in strategies for river restoration. *Landscape Ecology*, **17** (Suppl. 1), 5-18.
- 20 Penaz, M., Barus, V., Prokes, M. & Homolka, M. (2002) Movements of barbel, *Barbus barbus* (Pisces: Cyprinidae). *Folia Zoologica*, **51**, 55-66.
- Penczak, T. & Kruk, A. (2000) Threatened obligatory riverine fishes in human-modified Polish rivers. *Ecology of Freshwater Fish*, **9**, 109-117.

- Persat, H. & Copp, G.H. (1990). Electric fishing and point abundance sampling for the ichthyology of large rivers. In *Developments in electric fishing. Proceedings of an International Symposium on Fishing with Electricity* (ed I.G. Cowx). Fishing News Books Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- 5 Pope, S.E., Fahrig, L. & Merriam, N.G. (2000) Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology*, **81**, 2498-2508.
- Pretty, J.L., Harrison, S.S.C., Shepherd, D.J., Smith, C., Hildrew, A.G. & Hey, R.D. (2003) River rehabilitation and fish populations: Assessing the benefit of instream structures. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 251-265.
- 10 Rand, P.S. (2002) Modeling feeding and growth in Gulf of Alaska sockeye salmon: implications for high-seas distribution and migration. *Marine Ecology-Progress Series*, **234**, 265-80.
- R Development Core Team. (2005). R: A language and environment for statistical computing. In. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 15 Rabeni, C.F. & Sowa, S.P. (2002). A landscape approach to managing the biota of streams and rivers. In *Integrating landscape ecology into natural resource management*. (eds J. Liu & W.W. Taylor), pp. 114-42. Cambridge University Press.
- Rieman, B.E. & Dunham, J.B. (2000) Metapopulations and salmonids: a synthesis of life history patterns and empirical observations. *Ecology of Freshwater Fish*, **9**, 20 51-64.
- Rushton, S.P., Ormerod, S.J. & Kerby, G. (2004) New paradigms for modelling species distributions? *Journal of Applied Ecology*, **41**, 193-200.
- Schiemer, F. & Spindler, T. (1989) Endangered fish species of the Danube river in 25 Austria. *Regulated Rivers : Research & Management*, **4**, 397-407.

Schiemer, F., Spindler, T., Wintersberger, H., Schneider, A. & Chovanec, A. (1991)

Fish fry associations: important indicators for the ecological status of large rivers.

Verh Int. Ver. Limnol, **24**, 2497-500.

Schiemer, F. & Waidbacher, H. (1992). Strategies for conservation of a danubian fish

5 fauna. In *River conservation and management* (eds P.J. Boon, P. Calow & G.E. Petts), pp. 363-82. John Wiley & Sons, Chichester.

Schlosser, I.J. (1995) Critical landscape attributes that influence fish population

dynamics in headwater streams. *Hydrobiologia*, **303**, 71-81.

Schrank, A. J. & Rahel, F. J. (2004). Movement patterns in inland cutthroat trout

10 (*Oncorhynchus clarki utah*): management and conservation implications.

Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, **61**, 1528-1537.

Strahler, A.N. (1957) Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, **38**, 913-920.

Tiffan, K.F., Garland, R.D. & Rondorf, D.W. (2002) Quantifying flow-dependent

15 changes in sub yearling fall Chinook salmon rearing habitat using two-dimensional spatially explicit modelling. *North American Journal of Fisheries Management*, **22**, 713–726.

Toepfer, C.S., Fisher, W.L. & Warde, W.D. (2000) A multistage approach to estimate fish abundance in streams using Geographic Information Systems. *North*

20 *American Journal of Fisheries Management*, **20**, 634–645.

Torgersen, C.E. & Close, D.A. (2004) Influence of habitat heterogeneity on the

distribution of larval Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) at two spatial scales.

Freshwater Biology, **49**, 614-630.

Tyler, J.A. & Gilliam, J.F. (1995) Ideal free distributions of stream fish: A model and

25 test with minnows, *Rhinichthys atratulus*. *Ecology*, **76**, 580-592.

Venables, W.N. & Dichmont, C.M. (2004) GLMs, GAMs and GLMMs: an overview of theory for applications in fisheries research. *Fisheries Research*, **70**, 319-337.

Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S. Fourth edition* Springer.

- 5 Weatherley, N.S. (1987) The diet growth of 0-group dace, *Leuciscus leuciscus* L., and roach, *Rutilus rutilus* L., in a lowland river. *Journal of Fish Biology*, **30**, 237-247.

Welsh, A.H., Cunningham, R., Donnelly, C. & Lindenmayer, D. (1996) Modelling the abundance of rare species: statistical models for counts with extra zeros. *Ecological Modelling*, **88**, 297-308.

Table 1. Explanatory variables evaluated for association with the presence/absence and the abundance of the three species.

Variable	Units/ category	Scale	Data type	Description	Abbreviation
Water depth	cm	Sampling unit	Continuous		De
Current velocity	m.s ⁻¹	Sampling unit	Continuous		V
Bottom substratum		Sampling unit	Categorical	Dominant bottom substratum	Sub
Sand	1				
Sand/gravel	2				
Cobble/boulder	3				
Distance to a patch of spawning habitat	m	Sampling unit	Continuous	The nearest one in upstream or downstream direction	DistS
Distance to a patch of resting habitat	m	Sampling unit	Continuous	The nearest one in upstream or downstream direction	DistR
Proportion of resting habitat	%	Sampling unit	Continuous	in a 120 m squared window centred on the sampling unit	PrSUR
Proximity index to patches of resting habitat	dimensionless	Sampling unit (i)	Continuous	$P_{xSUR(i)} = \sum_{s=1}^n \frac{Area(R_s)}{(Dis)^2}$	PxSUR
Patch area of feeding habitat	m ²	Feeding habitat (Fj)	Continuous		AreaF
Proximity index to patches of feeding habitat	dimensionless	Feeding habitat (Fj)	Continuous	$P_{xFF(Fj)} = \sum_{s=1}^n \frac{Area(F_s)}{(D_{js})^2}$	PxFF
Proximity index to patches of resting habitat	dimensionless	Feeding habitat (Fj)	Continuous	$P_{xFR(Fj)} = \sum_{s=1}^n \frac{Area(R_s)}{(D_{js})^2}$	PxFR

Table 2. The mean density in the sampling units (ind/15m²) located in the two habitats for the two sampling periods. 0+, young-of-the-year fish; adu, adult fish. Standard deviations are in brackets. *p*-value are indicated for the null hypothesis that the two distributions of densities in sampling units are the same using the Wilcoxon rank sum test.

Sampling period	Habitat (number of sampling units)	<i>B. barbuis</i>		<i>C. nasus</i>		<i>L. leuciscus</i>	
		Adu (65-260 mm)	0+ (30-65 mm)	Adu (75-480 mm)	0+ (36-75 mm)	Adu (80-190 mm)	0+ (42-80 mm)
Dawn and dusk	feeding (183)	0.295 (1.25)	0.464 (3.17)	1.535 (5.41)	0.229 (2.05)	0.612 (1.41)	0.235 (0.71)
	others (83)	0.120 (0.61)	0.205 (0.71)	0.421 (1.31)	0.241 (1.57)	0.289 (1.13)	0.144 (0.8)
	p- value	0.048	0.75	0.008	0.44	0.009	0.084
Day time	feeding (87)	0.103 (0.36)	0.379 (1.46)	0.103 (0.61)	0.517 (3.07)	0.207 (0.59)	0.207 (0.61)
	others (185)	0.086 (0.33)	0.232 (0.66)	0.027 (0.26)	0.049 (0.53)	0.114 (0.69)	0.032 (0.23)
	p- value	0.522	0.97	0.175	0.065	0.006	0.0004

Table 3. Results of the stepwise AIC-based selection for each set of models predicting the presence for the three species. The difference in AIC between a given model and the highest ranked model (ΔAIC) and the Akaike weights indicate how near is each model to reality. r^2 was calculated as $(RD_0 - RD_i) / (RD_0 - RD_s)$; RD_0 , residual deviance of the null model; RD_i , residual deviance of the selected model; RD_s , residual deviance of the saturated model.

Species	Model*	AICc	$\Delta AICc$	AICc weight	r^2
<i>C. nasus</i>	A) Physical variables V+De	217.009	8.947	0.011	0.45
	B) spatial variables DistR + PxFF	213.749	5.687	0.054	0.55
	C) Physical and spatial variables DistR+ V + PxFF + De + PxFR	208.062	0	0.935	0.84
<i>B. barbuis</i>	A) Physical variables De+V	143.769	11.940	0.002	0.38
	B) spatial variables DistS	139.591	7.762	0.020	0.49
	C) Physical and spatial variables DistS+De+V+DistR	131.829	0	0.977	0.89
<i>L. leuciscus</i>	A) Physical variables De	205.731	10.999	0.004	0.31
	B) spatial variables distR + AreaF	206.699	11.967	0.002	0.31
	C) Physical and spatial variables De + DistR + AreaF + PxFR + PxFF	194.732	0	0.993	0.84

*For definition of variables, see Table 1.

Table 4. Results of the stepwise AIC-based selection for each set of models predicting the density, conditional on positive densities for the three species. When no variable was selected we indicated the results of the null model.

Species	Model*	AICc	Δ AICc	AICc weight	r ²
<i>C. nasus</i>	A) Physical variables				
	V+De	309.058	16.054	<0.001	0.25
	B) Spatial variables				
	PrSUR +DistS	297.478	4.474	0.096	0.67
<i>C. nasus</i>	C) Physical and spatial variables				
	PrSUR + DistS + Sub + PxFR	293.004	0	0.903	0.85
<i>B. barbuis</i>	A) Physical variables				
	V	99.259	4.477	0.094	0.22
	B) Spatial variables				
	None	102.154	7.372	0.022	0.00
<i>B. barbuis</i>	C) Physical and spatial variables				
	V + AreaF + PxFF	94.782	0	0.883	0.61
<i>L. leuciscus</i>	A) Physical variables				
	De	179.660	1.010	0.273	0.40
	B) Spatial variables				
	PrSUR + PxSUR	178.650	0	0.453	0.58
<i>L. leuciscus</i>	C) Physical and spatial variables				
	De	179.660	1.010	0.273	0.40

*For definition of variables, see Table 1.

Table 5. Parameter estimates for the final two stage models for each of the three species. *p*-value are indicated for the effects of removing the variable from the final model using the χ^2 test.

Variable	<i>C. nasus</i>		<i>B. barbuis</i>		<i>L. leuciscus</i>	
	P/A	density	P/A	density	P/A	density
Intercept	-1.044	1.794	-2.778	-0.591	0.636	1.518
De	-0.012 [°]		-0.021*		-0.025*	-0.008 [°]
V	2.085*		2.180*	1.784*		
Sub: Sand		0.621*				
Sub: Sand/gravel		0.792*				
DistS		-0.007*				
DistS, DistR			-0.053*			
DistR					0.012*	
DistR, V	0.014*		0.006 ^{NS}			
PrSUR, DistS		-0.200*				
AreaF, V				-0.0008*		
AreaF, DistR					-0.0001*	
PxFF	0.643 [°]				0.728*	
PxFF, AreaF				-0.617 [°]		
PxFR		-0.299 [°]				
PxFR, DistR	0.403 [°]				0.542*	

* $p < 0.05$; [°] $p < 0.1$; ^{NS} $p > 0.1$

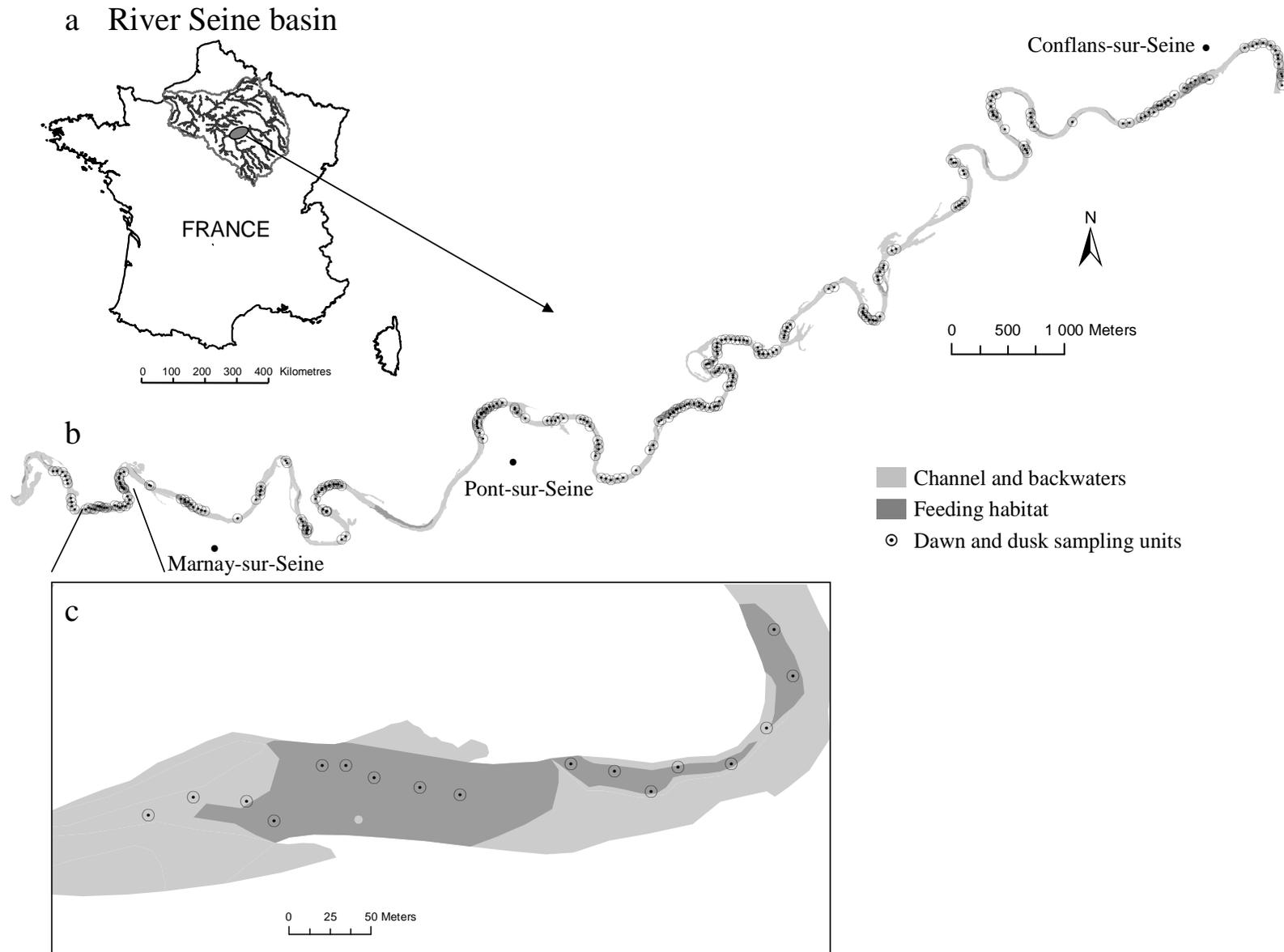


Fig. 1. Geographical location of the study area. a) The Seine River basin, France and the “La Bassée” alluvial floodplain; b) Study reach showing the 266 sampling units sampled at dawn and dusk; c) detail at the downstream sampling limits of the study reach.

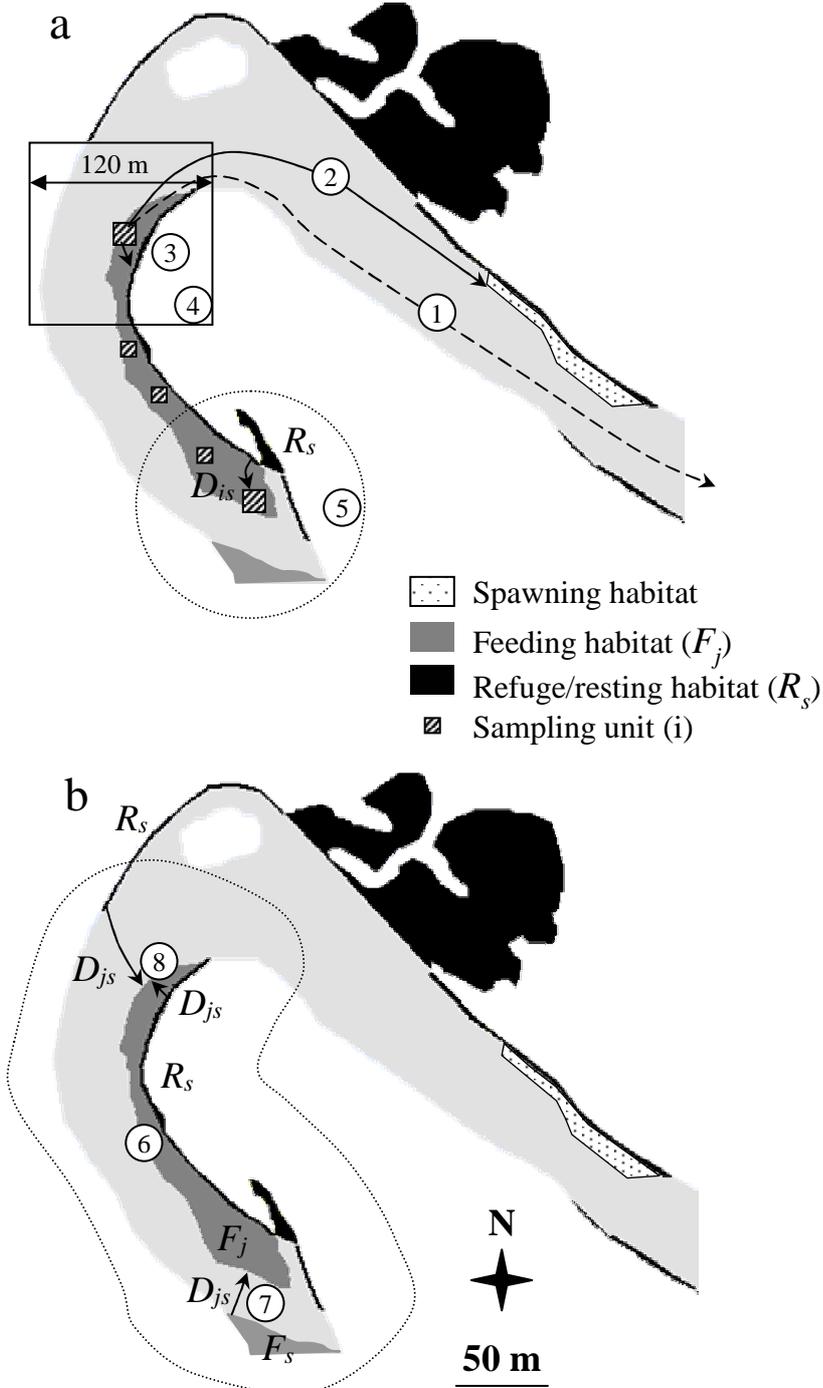


Fig. 2. Spatial variables calculated to evaluate the spatial structure of sampling units at two scales: a) At the sampling unit scale: 1-distance to upstream weir, 2- distance to the nearest patch of spawning habitat (DistS), 3- distance to the nearest patch of resting habitat (DistR), 4- proportion of resting habitat in a square window (PrSUR), 5- proximity index to patches of resting habitat (PxSUR). b) At the feeding habitat scale: 6- patch area (AreaF), 7- Proximity index to patches of feeding habitat (PxFF), 8-proximity index to patches of resting habitat (PxFR). D_{is} is the minimale distance between SU and the patch of resting habitat, D_{js} is the edge-to-edge distance between habitat types following the river course.

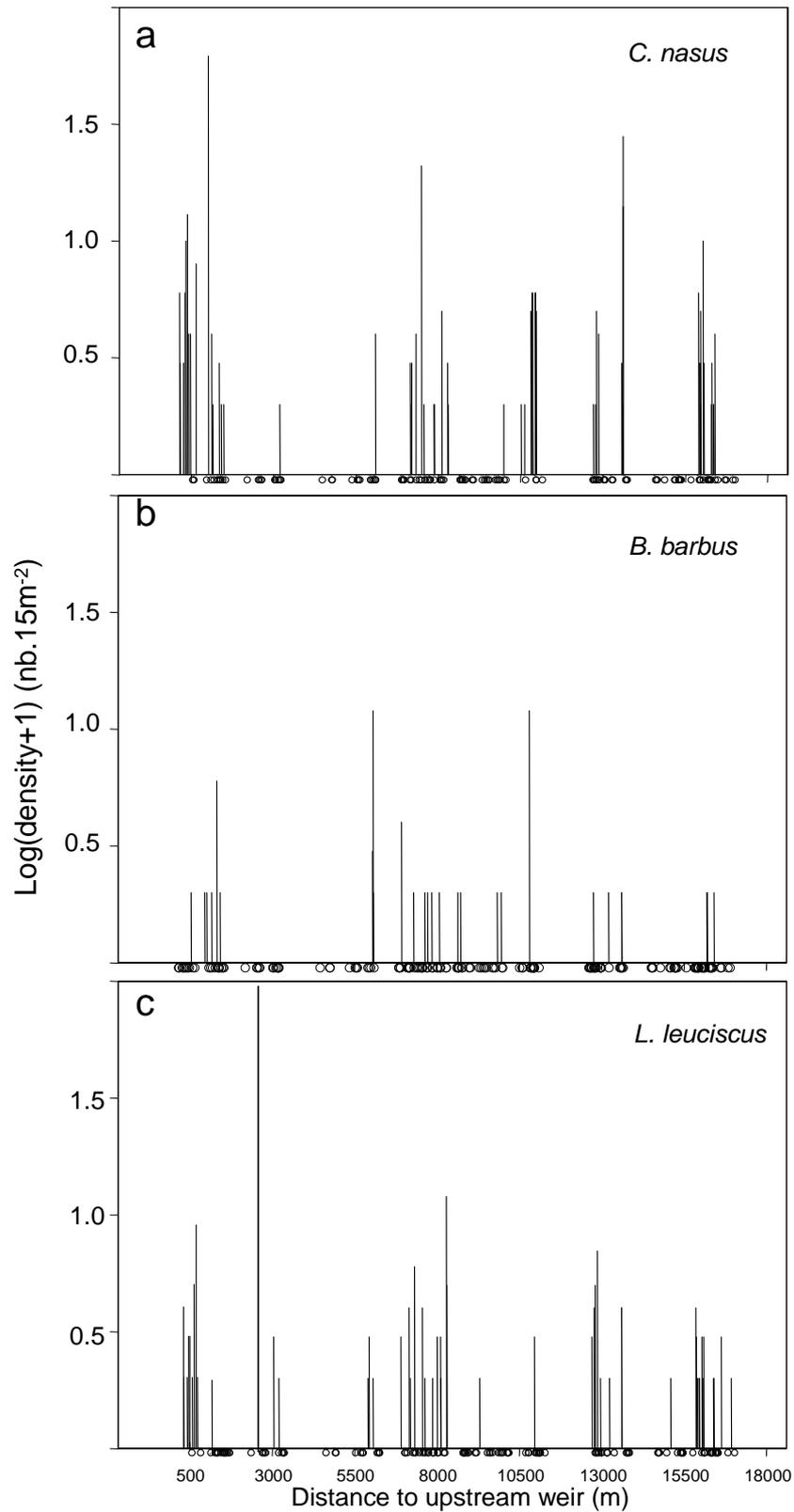


Fig. 3. Longitudinal distribution of the adult densities within the 183 sampling units located in patches of feeding habitat sampled at dawn and dusk. Dots indicate zero values.

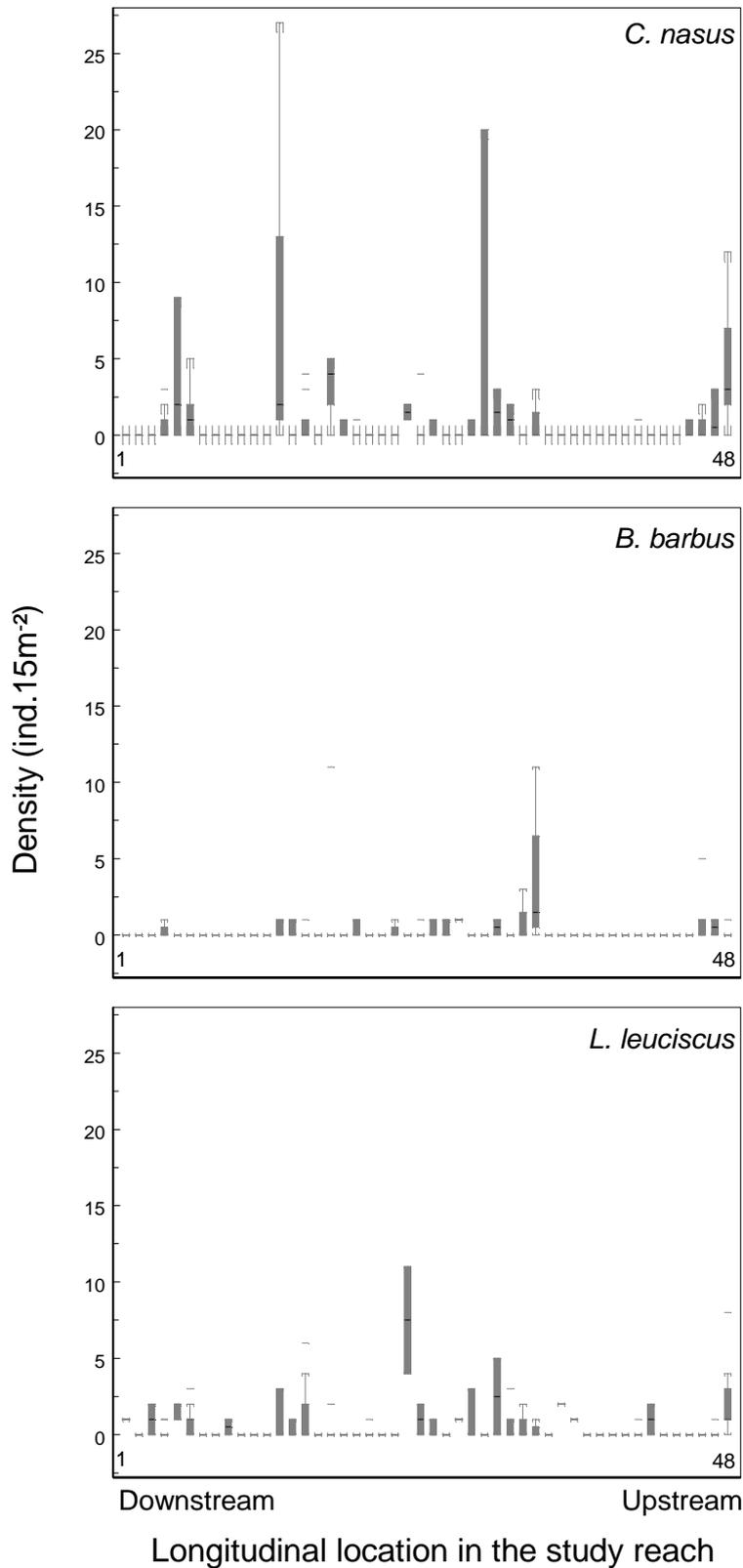


Fig. 4. Longitudinal distribution of the adults densities in the 48 patches of feeding habitat, ranked from downstream (1) to upstream (48). A “box-plot” is used because of various numbers of sampling units in each patch (from 1 to 14).

Annexe 5

Liste des espèces présentes dans les deux biefs

Famille	Espèce (espèces autochtones du bassin soulignées)		Groupe de reproduction	Cycle de vie	Code espèce
Petromyzontidae	<i>Lampetra planeri</i>	<u>Lamproie de Planer</u>	Guarder Lithophile	Limnophile	LPP
	<i>Lampetra fluviatilis</i>	<u>Lamproie de rivière</u>	Guarder Lithophile	Limnophile	LPR
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	<u>Anguille</u>	Pélagophile	Eurytope	ANG
Cyprinidae	<i>Abramis brama</i>	<u>Brème</u>	Phytolithophile	Eurytope	BRE
	<i>Alburnoides bipunctatus</i>	<u>Spirilin</u>	Lithophile	Rhéophile	SPI
	<i>Alburnus alburnus</i>	<u>Ablette</u>	Phytolithophile	Eurytope	ABL
	<i>Barbus barbus</i>	<u>Barbeau fluviatile</u>	Lithophile	Rhéophile	BAF
	<i>Blicca bjoerkna</i>	<u>Brème bordelière</u>	Phytophile	Eurytope	BRB
	<i>Carassius carassius</i>	Carassin	Phytophile	Limnophile	CAS
	<i>Cyprinus carpio</i>	Carpe commune	Phytophile	Limnophile	CCO
	<i>Chondrostoma nasus</i>	Hotu	Lithophile	Rhéophile	HOT
	<i>Gobio gobio</i>	<u>Goujon</u>	Psammophile	Rhéophile	GOU
	<i>Leucaspius delineatus</i>	Able de Heckel	Guarder Phytophile	Limnophile	ABH
	<i>Leuciscus cephalus</i>	<u>Chevesne</u>	Lithophile	Rhéophile	CHE
	<i>Leuciscus leuciscus</i>	<u>Vandoise</u>	Phytolithophile	Rhéophile	VAN
	<i>Phoxinus phoxinus</i>	<u>Vairon</u>	Lithophile	Rhéophile	VAI
	<i>Rhodeus sericeus</i>	<u>Bouvière</u>	Ostracophile	Limnophile	BOU
	<i>Rutilus rutilus</i>	<u>Gardon</u>	Phytolithophile	Eurytope	GAR
	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	<u>Rotengle</u>	Phytophile	Limnophile	ROT
	<i>Tinca tinca</i>	<u>Tanche</u>	Phytophile	Limnophile	TAN
	Cobitidae	<i>Cobitis taenia</i>	<u>Loche de rivière</u>	Phytophile	Limnophile
Balitoridae	<i>Barbatula barbatula</i>	<u>Loche franche</u>	Psammophile	Rhéophile	LOF
Ictaluridae	<i>Ameiurus melas</i>	Poisson-chat	Guarder Lithophile	Limnophile	PCH
Esocidae	<i>Esox lucius</i>	<u>Brochet</u>	Phytophile	Eurytope	BRO
Lotidae	<i>Lota lota</i>	<u>Lote de rivière</u>	Lithophile/ pélagophile	Rhéophile	LOT
Gasterosteidae	<i>Pungitius pungitius</i>	<u>Epinochette</u>	Guarder ariadnophile	Limnophile	EPT
Cottidae	<i>Cottus gobio</i>	<u>Chabot</u>	Guarder spéléolithophile	Rhéophile	CHA
Percidae	<i>Gymnocephalus cernua</i>	Grémille	Phytolithophile	Eurytope	GRE
	<i>Perca fluviatilis</i>	<u>Perche</u>	Phytolithophile	Eurytope	PER
	<i>Stizostedion lucioperca</i>	Sandre	Guarder phytophile	Eurytope	SAN
Centrarchidae	<i>Lepomis gibbosus</i>	Perche-soleil	Guarder polyphile	Limnophile	PES
	<i>Micropterus salmoides</i>	Black-bass	Guarder phytophile	Limnophile	BBG

Guarder : espèces qui gardent leur progéniture ;
Lithophile : les œufs sont déposés sur des substrats minéraux ;
Phytophile : œufs déposés sur des végétaux ;
Phytolithophile : plantes ou substrats minéraux ;
Psammophile : substrat de sable ;
Ariadnophile : nid en forme de manchon suspendu aux plantes aquatique;
Polyphile : tout substrats ou matériaux de construction du nid ;
Ostracophile : œufs déposés dans la cavité paléale d'une moule d'eau douce (d'après Balon, 1975).

Limnophile : espèces des milieux calmes ;
Eurytopes : espèces s'accommodant de milieux lents ou courants ;
Rhéophiles : espèces d'eaux courantes (d'après Schiemer et Waidbacher, 1992)

Annexe 6

Logiciel ANAQUALAND :

**Codage en matrice creuse et principe d'orientation de la
rivière en format raster pour le calcul de distances
orientées**

Le codage en matrice creuse suit le principe :

Pour le stockage de la matrice creuse nous utilisons trois vecteurs. Si l'on considère une matrice creuse de m lignes par n colonnes avec nnz éléments non nuls.

Le premier vecteur contient tous les nnz éléments non nuls.

Le second vecteur contient les indices des colonnes des nnz éléments non nuls.

Le troisième vecteur est de la taille de la hauteur de la matrice et contient le nombre de valeur contenue dans la ligne correspondante + le nombre de valeurs des lignes supérieures.

Par ex :

0	0	1
0	2	1
2	0	0
3	3	0

Pour la matrice ci-contre, 4 lignes * 3 colonnes
1^{er} vecteur : les valeurs

1
2
1
2
3
3

2^{ème} vecteur : les rangs

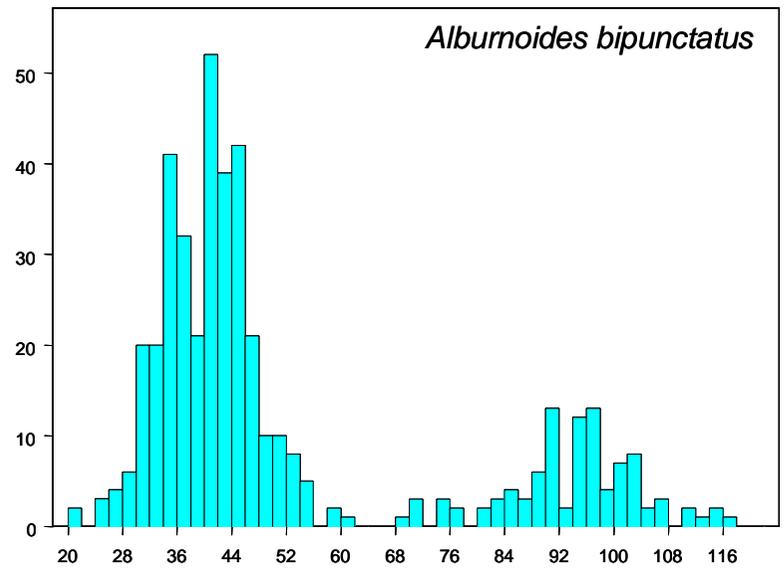
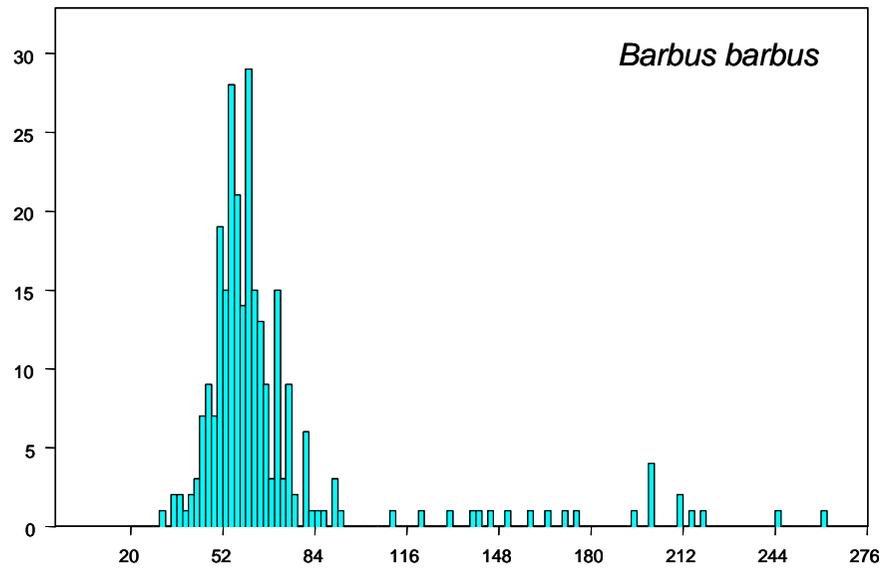
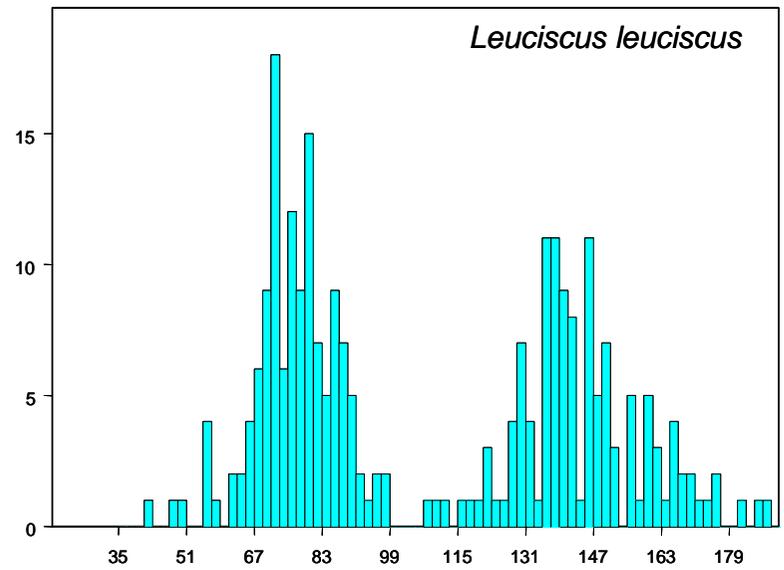
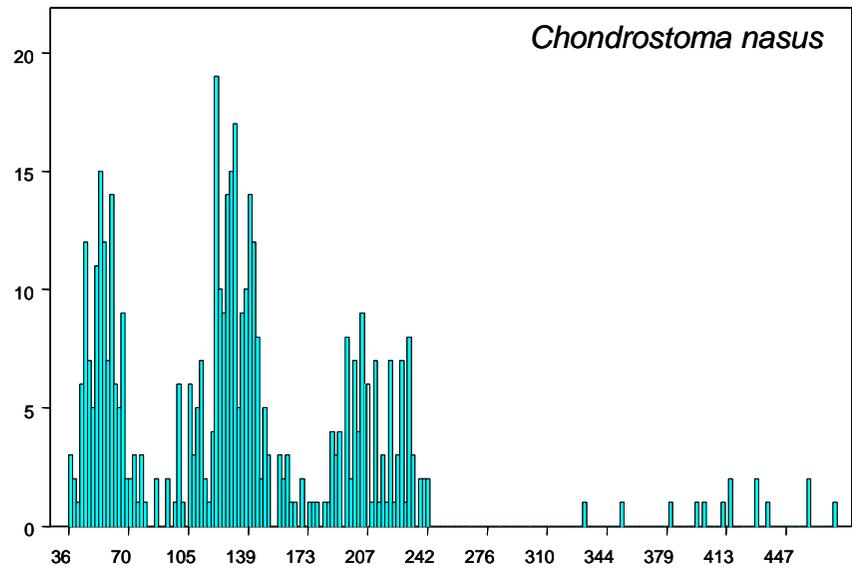
3
2
3
1
1
2

3^{ème} vecteur : les nombres de valeurs par ligne cumulées

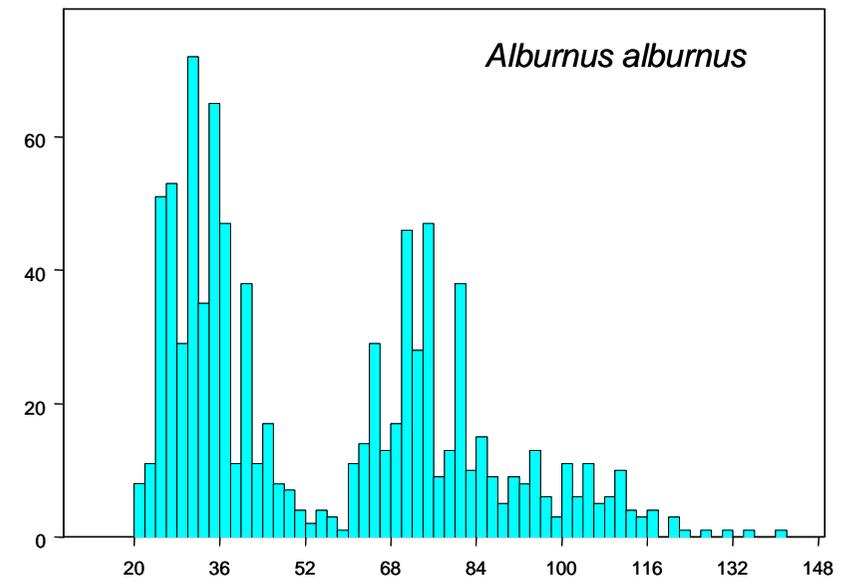
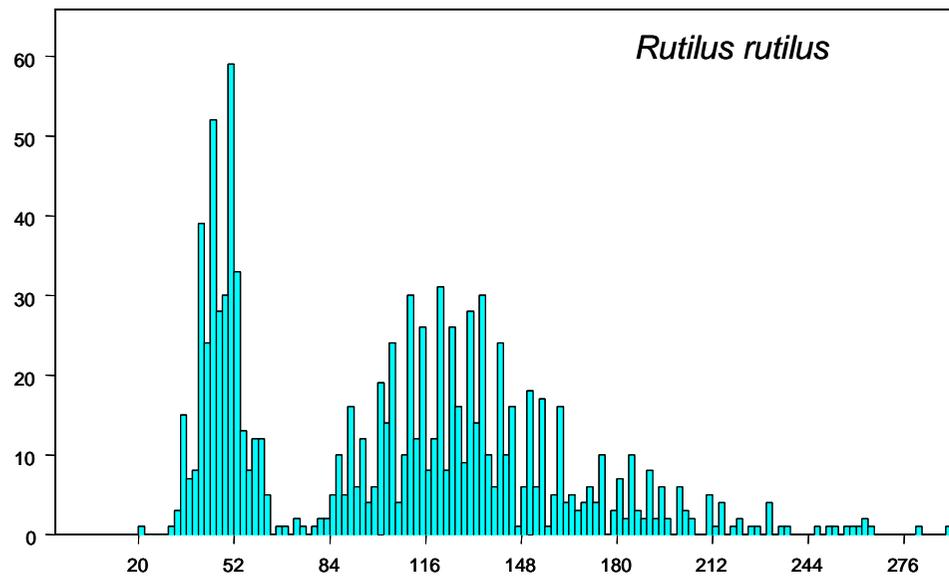
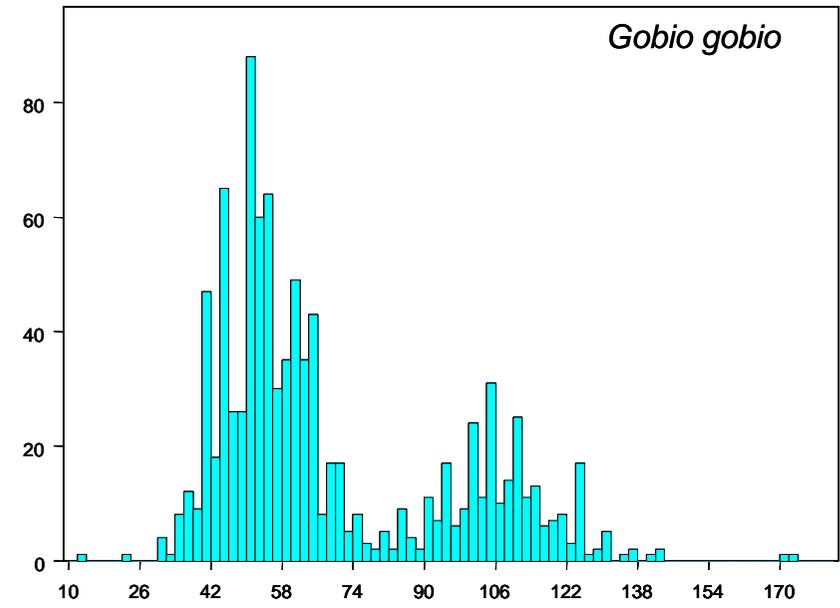
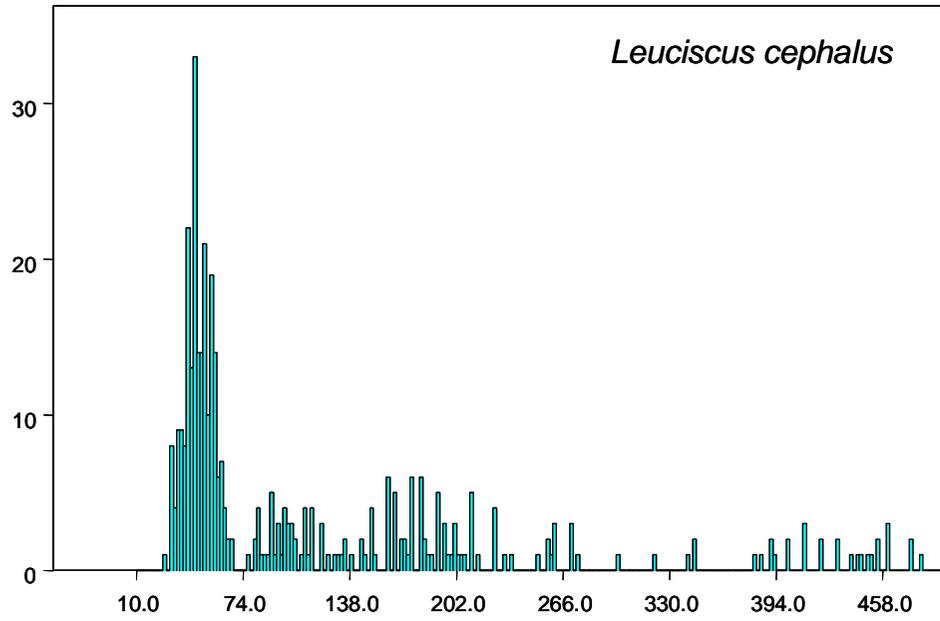
1	→ 1 valeur sur la ligne 1 ; total = 1
3	→ 2 valeurs sur la ligne 2 ; total = 1 + 2 = 3
4	→ 1 valeur sur la ligne 3 ; total = 3 + 1 = 4
6	→ 2 valeurs sur la ligne 4 ; total = 4 + 2 = 6

Annexe 7

Histogramme de fréquence par classe de taille des espèces échantillonnées en 2004



Longueur totale (mm)



Longueur totale (mm)

Annexe 8

Seuils supérieurs de taille retenus (en mm) pour les alevins en fonction de la campagne et de l'année de pêche.

Espèce	1995		1996	
	août	septembre	août	septembre
ABH	27	31	-	-
ABL	38	42	45	60
BAF	57	53	63	72
BOU	39	44	26	39
BRB	52	49	40	50
BRE	53	54	50	75
BRO	146	183	-	-
CHE	54	60	60	71
GAR	63	67	65	75
GOU	47	57	60	75
HOT	48	60	55	70
LOF	-	51	-	45
LOR	-	51	50	-
PCH	73	68	30	50
PER	86	90	70	83
PES	29	50	20	30
ROT	54	57	45	52
TAN	24	41	32	-
VAI	28	36	-	-
VAN	63	76	66	81