



HAL
open science

Impact des seuils et barrages sur la migration anadrome du saumon atlantique (*Salmo salar* L.): caractérisation et modélisation des processus de franchissement

O. Croze

► **To cite this version:**

O. Croze. Impact des seuils et barrages sur la migration anadrome du saumon atlantique (*Salmo salar* L.): caractérisation et modélisation des processus de franchissement. Sciences de l'environnement. Doctorat Fonctionnement des Ecosystèmes et Agrosystèmes, Université de Toulouse, 2008. Français. NNT: . tel-02591601

HAL Id: tel-02591601

<https://hal.inrae.fr/tel-02591601>

Submitted on 15 May 2020

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.



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par *L'Institut National Polytechnique de Toulouse*
Discipline ou spécialité : *Fonctionnement des Ecosystèmes et Agrosystèmes*

Présentée et soutenue par *Olivier CROZE*
Le *14 novembre 2008*

TITRE

Impact des seuils et barrages sur la migration anadrome du saumon atlantique (Salmo salar L.) : caractérisation et modélisation des processus de franchissement

JURY

D. OMBREDANE (Présidente)
J.L. BAGLINIERE (Rapporteur)
J.C. PHILIPPART (Rapporteur)
P. ELIE (Membre)
M. LARINIER (Membre)
P. LIM (Membre)
M. OVIDIO (Membre)
E. PREVOST (Membre)

Ecole doctorale : *Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques, Bioingénieries*

Unité de recherche : *EcoLab UMR 5245*

CNRS, Université Paul Sabatier - Toulouse III, INP-Toulouse

Directeurs de Thèse : *P. ELIE (Directeur de thèse)*
P. LIM (Co-directeur de thèse)

Remerciements

Je tiens en premier lieu à remercier les membres de ce jury : Jean-Luc Baglinière et Jean-Claude Philippart pour l'honneur qu'ils m'ont fait, malgré un calendrier chargé, d'accepter d'être rapporteurs de ce travail ainsi que Dominique Ombredane, Michel Larinier, Michaël Ovidio et Etienne Prévost pour avoir consenti à participer à ce jury en tant que membres examinateurs.

C'est avec un grand plaisir que je dédie ce paragraphe à ce dernier membre du jury, pour ses conseils, son expérience, ses critiques pertinentes et le temps qu'il a bien voulu me consacrer pour m'initier à la modélisation bayésienne mais aussi m'apprendre la maîtrise de soi face aux caprices du logiciel OpenBUGS !

Je remercie aussi Michel Larinier pour m'avoir fait bénéficié de sa grande expérience et de son haut niveau d'expertise dans le domaine des passes à poissons.

Je suis particulièrement reconnaissant à mon Directeur de thèse, Pierre Elie, pour m'avoir guidé dans ce travail de thèse et m'avoir soutenu dans les moments de doutes ainsi que Puy Lim, co-directeur, qui m'a initié, il y a déjà plus d'une douzaine d'années, aux expérimentations de terrain ; je suis ravi qu'aujourd'hui, il soit à nouveau juge de mon travail.

Je remercie Paul Gonthier, mon chef d'unité, pour m'avoir permis de mener ce travail en tant qu'agent permanent. Mes remerciements vont également à Eric Rochard et Patrick Lambert qui m'ont encouragé dans cette démarche.

Je voudrais également associer à ces remerciements Laurent Beaulaton pour ses conseils éclairés quant aux traitements des données et aux subtilités du logiciel R.

Mes remerciements vont également à tous les financeurs qui ont permis la réalisation des multiples études de terrain que ce soit l'Union Européenne, le Ministère de l'Environnement, le Conseil Régional de Bretagne, le Conseil Général du Finistère, l'Agence de l'Eau Loire-Bretagne, le Conseil Supérieur de la Pêche et la Fédération du

Finistère pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique pour les campagnes sur l'Aulne, ainsi que l'Union Européenne, l'Agence de l'Eau Adour-Garonne et le Cemagref pour les campagnes sur la Garonne.

Au delà de tout, je tiens à exprimer ma sincère gratitude à tous mes collègues qui ont participé à l'obtention du formidable jeu de données relatif au franchissement des obstacles. Il a en effet fallu pas moins de sept campagnes de terrains, dont quatre ont été conduites avant mon inscription en thèse, pour obtenir le jeu de données traité dans le cadre de ce travail. Afin d'assumer cette lourde tâche de recueil de données, ainsi que les premiers traitements de données, j'ai bénéficié de l'aide précieuse d'équipes performantes constituées :



Ce travail n'aurait pas pu aboutir sans l'aide des reines de la bibliographie, Dominique Hauw, Chantal Gardes et Marie-Pierre Maleyran. Qu'elles en soient toutes remerciées.

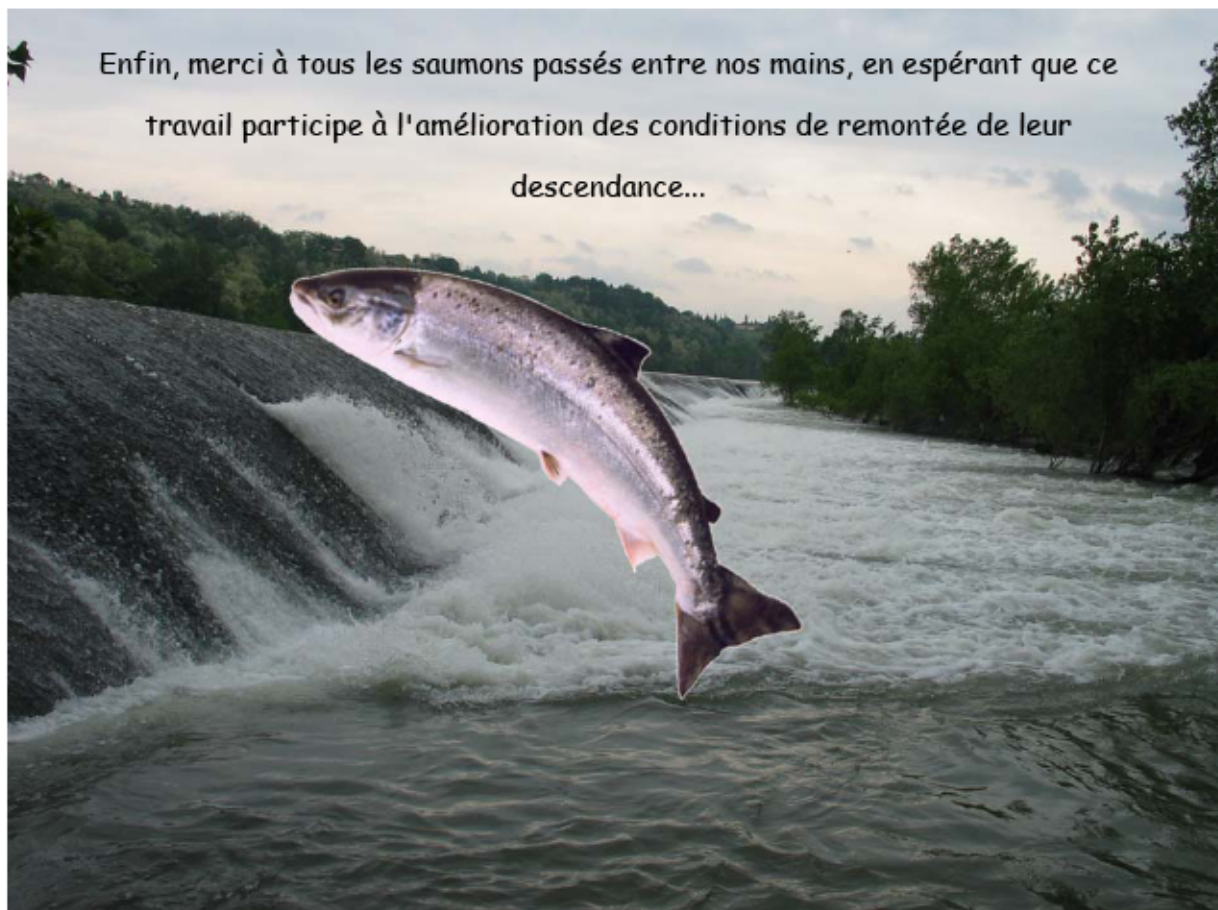
Je remercie également les différents services de l'ONEMA (Délégations interrégionales de Rennes et Toulouse ainsi que l'unité spécialisée migrateurs Adour) qui m'ont aidé pour le recueil des caractéristiques des différents aménagements étudiés dans le cadre de

ce travail, et plus particulièrement Marie-Andrée Arago, Jean-Pierre Porcher, Francis Jalibert et Gérard Chambeu.

Mes remerciements vont également à tous les membres du GHAAPPE, qui par leur présence et leurs discussions font de chaque journée de labeur un moment passionnant.

Merci également à ma soeur, à mes parents, à ma belle famille et à mes amis, qui chacun à leur manière m'ont toujours soutenu dans cette aventure.

Je voudrais surtout dédier ce travail à Jocelyne, Manon et Tonin qui m'ont toujours prouvé, malgré tout ce qu'ils ont dû supporter, qu'il n'est plus grand bonheur que celui de la famille et de la paternité.



RESUME

En France, comme dans de nombreux pays, les seuils et barrages en rivière se comptent par dizaines de milliers. Ces ouvrages exercent des perturbations multiples sur la faune piscicole, notamment en modifiant la qualité de l'eau et de l'habitat des poissons. Mais ils constituent surtout de véritables obstacles à leur libre circulation, les espèces migratrices étant les plus touchées. Afin de limiter leur impact, différents types de passe à poissons ont été développés depuis plusieurs décennies. Cependant, l'évaluation de leur efficacité n'est que plus récente : les premiers résultats, plutôt décevants, ont mis en exergue un réel besoin de progrès dans ce domaine. L'amélioration de la circulation des poissons au niveau des obstacles, même déjà équipés d'une passe à poissons, implique une meilleure identification des facteurs influençant leur franchissabilité, comme des processus mis en œuvre lors du franchissement.

Le saumon atlantique, *Salmo salar* L., a été retenu comme modèle biologique, du fait de ses longues migrations en milieu continental impliquant une confrontation à de multiples obstacles migratoires. La démarche adoptée dans cette thèse a consisté à acquérir un jeu conséquent de tentatives de franchissement au niveau d'une série d'obstacles. Deux cours d'eau ont ainsi été retenus pour ce travail, l'Aulne, un petit fleuve côtier, et la Garonne, troisième fleuve français par son débit. Ces fleuves présentent la particularité d'être fortement équipés en seuils et barrages de configurations variées. Le suivi des déplacements du saumon sur l'Aulne et la Garonne a été effectué par télémétrie (radiopistage), seule technique permettant à la fois d'identifier les passages en amont et d'étudier le comportement des poissons au cours du blocage.

La première étape du travail a consisté à caractériser l'impact des barrages étudiés. Il ressort de l'analyse individuelle une grande variabilité des taux de franchissement et des retards induits à la migration entre sites, mais aussi pour un même site entre les différentes années. Dans les deux cas, l'effet cumulatif des obstacles semble considérable puisqu'il constitue le facteur majeur de "perte" lors de la migration anadrome sur ces deux cours d'eau.

L'analyse de la variabilité entre sites a permis d'identifier différents facteurs susceptibles d'influencer la franchissabilité des obstacles étudiés, qu'ils soient liés au cours d'eau (largeur, module), à l'obstacle (configuration au fil de l'eau vs en dérivation, hauteur), au dispositif de franchissement (lieu d'implantation, débit, débit complémentaire d'attrait, type, qualité du dimensionnement) ou au poisson (longueur). Ces facteurs ne rendent compte, à eux seuls, que partiellement de la variabilité observée. Parmi les types de passe les moins performants sont rencontrées d'anciennes passes à bassins à jet plongeant mal dimensionnées mais aussi les deux ascenseurs étudiés, résultat essentiellement lié à l'un seul d'entre eux, celui de Golfech, dont l'efficacité est particulièrement faible. Un suivi fin des déplacements de saumons radiomarqués au niveau de ce dernier ascenseur a permis d'identifier les causes de son manque de performances ; certaines d'entre elles sont en relation avec les contraintes imposées par ce type de dispositif qui implique un piégeage des poissons.

L'étude de la variabilité de la franchissabilité d'un obstacle pour un même site a été abordée via une modélisation par méthode d'analyse de survie. Ce modèle, développé dans un cadre bayésien adapté au traitement des échantillons de petite taille, met en compétition deux processus : le franchissement et le renoncement, ce dernier correspondant au dernier repli vers l'aval sans que le poisson ne se représente à l'obstacle. Appliqué à titre d'illustration à un obstacle de Garonne (le Bazacle, à Toulouse), il a permis de mettre en évidence l'effet négatif exercé par le débit de la rivière, la température, un état de santé des saumons médiocre et la durée de blocage sur la probabilité de franchir cet obstacle. Le renoncement serait quant à lui favorisé sur ce site par de faibles teneurs en oxygène dissous (variable indicatrice de qualité d'eau), mais aussi par des arrivées précoces au pied du site. Le modèle original développé ici présente l'intérêt d'être généralisable : il peut donc être utilisé pour réaliser des inférences à partir de tout jeu de données d'observation du comportement de "franchissement / renoncement" de poissons en migration face à un obstacle, ce comportement étant par ailleurs influencé par des covariables. Ce modèle constitue donc un outil d'aide adapté à l'évaluation de la franchissabilité d'un obstacle comme à la compréhension des facteurs qui la régissent.

Mots-clés : obstacles, passes à poissons, franchissabilité, migrants, *Salmo salar*, radiopistage, montaison, modélisation

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
CHAPITRE 1 : ETAT DES CONNAISSANCES	5
1. Modèle biologique retenu : le saumon atlantique	5
1.1. Cycle de vie du saumon atlantique	5
1.2. Contexte de fort déclin de l'espèce	7
1.2.1. Au niveau mondial	7
1.2.2. Au niveau européen	9
1.2.3. Au niveau national	11
1.3. Multiplicité des causes de ce déclin	13
1.4. Pertinence du choix de l'espèce "saumon atlantique"	15
2. Le rôle joué par les obstacles migratoires lors de la phase de vie en eau douce	16
2.1. Obstacle à la montaison	17
2.1.1. Limitation de l'accès aux zones de reproduction	17
2.1.2. Dispositifs de restauration du franchissement	18
2.1.3. Retards à la migration	19
2.1.4. Difficultés accrues au niveau des aménagements implantés en dérivation	20
2.1.5. Augmentation de la prédation	22
2.2. Obstacle à la dévalaison	22
2.2.1. Retards à la migration	22
2.2.2. Mortalités lors du passage par les déversoirs	23
2.2.3. Mortalités lors du passage par les turbines	24
2.2.4. Mortalités par entraînement dans les prises d'eau agricoles et industrielles	24
2.2.5. Dispositifs de restauration de la circulation	25
2.2.6. Prédation et maladies	26
2.3. Modification des caractéristiques physico-chimiques de l'eau	26
2.3.1. Régime thermique	27
2.3.2. Oxygène	28
2.3.3. Polluants	29
2.4. Dégradation de la qualité des habitats	30
2.4.1. Ennoiment des zones productives	30
2.4.2. Colmatage des zones productives	31
2.4.3. Artificialisation des habitats au niveau des dérivations	32
2.4.4. Modification du régime hydrologique	32
3. Facteurs conditionnant la franchissabilité des obstacles	35
3.1. Facteurs physiques	35
3.2. Facteurs biologiques	36
3.2.1. La nage	36
3.2.2. Le saut	40
4. Conclusion et démarche adoptée	41
4.1. Première étape du travail de thèse	43
4.2. Seconde étape du travail de thèse	44
4.3. Troisième étape du travail de thèse	45
4.4. Quatrième étape du travail de thèse	45
CHAPITRE 2 : MATERIEL ET METHODES	48
1. Sites d'étude	48
1.1. Le bassin versant de l'Aulne	48
1.1.1. Situation géographique	48
1.1.2. Les obstacles migratoires	49
1.1.3. Etat du stock de saumons	52
1.1.3.1. Une abondance historique	52

1.1.3.2. Un fort programme de soutien d'effectifs	53
1.1.3.3. Caractéristiques du stock actuel	54
1.2. Le bassin versant de la Garonne	54
1.2.1. Situation géographique	54
1.2.2. Les obstacles migratoires	56
1.2.3. Etat du stock de saumons	60
1.2.3.1. Une abondance historique, une présence actuelle	60
1.2.3.2. Restauration	61
1.2.3.3. Caractéristiques du stock actuel	63
2. Suivi du franchissement des obstacles	64
2.1. Méthode retenue : pistage radio	64
2.2. Capture des poissons	66
2.2.1. Méthode de capture retenue	66
2.2.2. Mise en œuvre sur l'Aulne	67
2.2.3. Mise en œuvre sur la Garonne	67
2.3. Mise en œuvre du radiopistage	68
2.3.1. Anesthésie	68
2.3.2. Biométrie	71
2.3.3. Marquage	72
2.3.4. Lâcher	74
2.3.5. Suivi	76
CHAPITRE 3 : CARACTERISATION DE L'IMPACT DES OBSTACLES	79
1. Introduction	79
2. Méthodologie	80
2.1. Critères de franchissabilité des obstacles	80
2.2. Quantification de la part de pertes induites par les obstacles dans les pertes globales	80
3. Cas d'un petit fleuve côtier pourvu de seuils de faible hauteur : l'Aulne canalisé	83
3.1. Article 1 : The impact of the channeled part of the Aulne River (France) on the upstream migration of returning adult Atlantic salmon as determined by radio-tracking	83
3.2. Résultats complémentaires	99
3.2.1. Franchissabilité globale des obstacles au cours des deux campagnes	99
3.2.2. Devenir et rôle des obstacles dans les pertes totales observées sur l'Aulne	100
4. Cas d'un grand fleuve pourvu de barrages conséquents et d'implantation variable	102
4.1. Résultats de franchissabilité des obstacles	102
4.2. Impact cumulé jusqu'aux zones de frayères	104
4.3. Part des problèmes de franchissement dans les pertes subies	106
5. Discussion	109
5.1. Franchissabilité des obstacles	109
5.2. Part des problèmes de franchissement dans les pertes subies	110
5.2.1. Biais éventuel du marquage sur l'estimation des pertes subies	110
5.2.2. Pertes lors de la migration anadrome en milieu anthropisé	113
CHAPITRE 4 : ANALYSE DES FACTEURS DE VARIABILITE DE FRANCHISSABILITE D'OBSTACLES	120
1. Introduction	120
2. Approche initiale sur trois cours d'eau	120
2.1. Matériel et méthodes	120
2.1.1. Nature du jeu de données	120
2.1.2. Analyse statistique	123
2.1.2.1. Méthodes de modélisation retenues	123
2.1.2.1.1. La régression logistique	123
2.1.2.1.2. Modèles additifs généralisés	126
2.1.2.2. Evaluation des modèles retenus	127
2.1.3. Choix des variables à considérer	128
2.1.3.1. Variables relatives aux poissons	128

2.1.3.2. Variables relatives aux cours d'eau	128
2.1.3.3. Variables relatives aux obstacles.....	129
2.1.3.4. Variables relatives aux dispositifs de franchissement.....	130
2.1.3.5. Variables retenues pour l'analyse globale	134
2.1.3.6. Variables retenues pour l'analyse restreinte à un seul type de passe	138
2.2. Résultats	140
2.2.1. Analyse globale.....	140
2.2.1.1. Présentation de la régression logistique retenue.....	140
2.2.1.2. Présentation du modèle additif généralisé retenu.....	142
2.2.2. Analyse restreinte	144
2.3. Discussion.....	146
3. Approche complémentaire à l'échelle d'un seul cours d'eau	155
3.1. Variables étudiées	155
3.2. Résultats.....	156
3.3. Discussion.....	158
4. Discussion générale.....	159

**CHAPITRE 5 : ETUDE FINE DU COMPORTEMENT FACE A UN OBSTACLE
DIFFICILEMENT FRANCHISSABLE ET EQUIPE D'UN TYPE PARTICULIER DE
PASSE : L'ASCENSEUR A POISSONS** **161**

1. Introduction	161
2. Article 2 :	162
3. Complément de résultats.....	173
4. Discussion	176

CHAPITRE 6 : MODELISATION DU FRANCHISSEMENT D'UN OBSTACLE..... **178**

1. Introduction	178
2. Matériel et méthodes	179
2.1. L'analyse de survie : un cadre de modélisation adapté à l'étude du franchissement des obstacles	179
2.1.1. Exemple simple d'analyse de survie en temps continu et hasard constant	179
2.1.2. Application à la problématique du franchissement des obstacles	180
2.2. Inférences statistiques	182
2.3. Sélection de modèles	183
2.4. Vérification du modèle <i>a posteriori</i>.....	184
2.5. Prédictions	186
2.6. Le jeu de données utilisé pour la modélisation.....	188
2.7. Choix des covariables	189
2.7.1. Variables disponibles	189
2.7.2. Variables retenues pour l'étude du processus de franchissement	189
2.7.2.1. Variables influençant les capacités de nage et de saut	189
2.7.2.2. Variables susceptibles de modifier la motivation du poisson à franchir	190
2.7.2.3. Variables indicatrices de la qualité de l'eau	192
2.7.3. Variables retenues pour l'étude du processus de renoncement.....	193
2.7.4. Récapitulatif des covariables retenues	194
3. Résultats	196
3.1. Présentation des modèles extrêmes	196
3.1.1. Modèle complet.....	196
3.1.2. Modèles à une seule covariable.....	196
3.2. Le modèle retenu	197
3.2.1. Les covariables	198
3.2.2. Vérifications <i>a posteriori</i>	198
3.3. Prédictions <i>a posteriori</i>.....	200
3.3.1. Evolution des probabilités de franchissement et de renoncement au cours du blocage... 200	
3.3.2. Probabilités cumulées de franchissement et de renoncement avant la fin de la période de reproduction en fonction de la date d'arrivée sur site	205
3.3.3. Evolution des probabilités cumulées de franchissement et de renoncement avant la fin de la période de reproduction sous un scénario de réchauffement de l'eau de la Garonne	207

4. Discussion	209
4.1. Validité du modèle présenté	209
4.2. Intérêt pour l'évaluation de la franchissabilité des obstacles et la gestion	211
4.3. Facteurs influençant la franchissabilité d'un obstacle	212
4.3.1. Facteurs influençant le processus de franchissement	212
4.3.2. Facteurs influençant le processus de renoncement	215
5. Conclusion	217
CHAPITRE 7 : SYNTHÈSE, DISCUSSION ET PERSPECTIVES	218
1. Validité des données	218
1.1. Impact de la méthode de suivi sur le matériel biologique	218
1.2. Taille et variabilité du jeu de données	219
2. Intérêt de l'approche par modélisation	220
3. Variabilité de franchissabilité des obstacles	222
3.1. Variabilité entre sites : rôle des caractéristiques physiques de chaque site	222
3.2. Variabilité intra-site : effet de la variabilité interindividuelle et de l'environnement	224
4. Intérêt pour la gestion	227
4.1. Intérêt du modèle de l'analyse de la variabilité de la franchissabilité à l'échelle d'un site	228
4.2. Intérêt de l'approche cumulative	230
5. Perspectives	232
BIBLIOGRAPHIE	236
LISTE DES FIGURES	267
LISTE DES TABLEAUX	270
ANNEXES	271
Annexe 1 : Revue des pressions anthropiques ayant participé au déclin du saumon atlantique autres que les obstacles en rivières	272
Annexe 2 : Comparaison de deux anesthésiques en remplacement du 2-phenoxyethanol	298
Annexe 3 : Liste des saumons radiomarqués et récapitulatif de leurs caractéristiques	302
Annexe 4 : Pour aller plus loin sur les modèles de survie en temps continu	306
Annexe 5 : Détail du calcul des probabilités de rester bloqué, de renoncer ou de franchir	307
Annexe 6 : Principe de l'investigation bayésienne	310
Annexe 7 : Programme OpenBUGS pour le modèle de franchissement d'obstacles retenu	313

INTRODUCTION

Plus du tiers des espèces de poissons rencontrées dans les eaux douces européennes sont menacées du fait de l'activité humaine ; l'impact exercé par les barrages est cité comme cause majeure probable dans plus de 40% des cas (Northcote, 1998). Le fort impact des barrages sur les peuplements piscicoles ne fait également pas de doute sur les autres continents (Jackson & Marmulla, 2001 ; Lucas & Baras, 2001). Les espèces diadromes¹, qui effectuent des migrations entre le milieu marin et l'eau douce pour accomplir leur cycle biologique (McDowall, 1988) sont particulièrement exposées. La plupart de ces espèces sont d'ailleurs considérées comme vulnérables ou menacées d'extinction, avec différents niveaux de risques (Lassale *et al.*, 2008). Même si les causes de leur déclin sont probablement multiples et cumulatives, toute atteinte à leur libre circulation ne peut être que néfaste (McDowall, 1988; Parrish *et al.*, 1998). D'ailleurs, suite à la construction de barrages, de nombreux bassins ont été privés de la plupart des espèces migratrices qui les fréquentaient (Nicola *et al.*, 1996 ; Larinier, 2001 ; McConnaha *et al.*, 2006).

Dans le but de permettre le passage des poissons migrateurs au niveau des seuils et barrages, différents types de dispositifs ont été construits. Les plus anciens datent de plus d'un siècle (Morel, 1924 ; Kreitmann, 1933 ; Laine *et al.*, 1993). Leur efficacité était probablement très limitée : leur conception ne s'appuyait à l'époque que sur une connaissance rudimentaire des capacités de nage et de saut des espèces cibles, limitant les possibilités d'optimisation de l'hydraulique des passes à poissons (Orsborn, 1987). Mais depuis plus d'un demi siècle, des recherches régulières portant autant sur la biologie que sur la mécanique des fluides, ont été entreprises dans le but de développer une nouvelle génération de passes adaptées au franchissement des obstacles (Clay, 1961, 1995 ; Trefethen, 1968 ; Bell, 1986 ; Larinier *et al.*, 1994) en particulier de ceux équipés de centrales hydroélectriques (Schilt, 2007 ; Larinier, 2008). Suite à ces recherches, de nombreux seuils et barrages, situés sur diverses rivières de notre planète, ont été progressivement équipés en dispositifs de franchissement. Ces équipements ont été essentiellement réservés aux cours d'eau à espèces diadromes d'un intérêt économique certain et le pourcentage de barrages ainsi équipés reste faible (Čada, 1998 ; Elvira *et al.*, 1998). Les passes à poissons, initialement conçues principalement pour les salmonidés, puis dans un second temps pour d'autres espèces diadromes (Cowx, 1998), n'étaient jusqu'à

¹ Le terme "diadrome" vient du grec avec l'étymon "dia" qui signifie "à travers" et l'étymon "drom" qui signifie "course". La terminologie "espèces amphihalines" est également employée pour qualifier ces mêmes espèces. Dans ce cas, la qualification ne porte pas sur la possibilité de se déplacer à travers deux milieux différents mais sur la capacité de ces espèces à fréquenter des milieux de salinité différente, à savoir l'eau douce et l'eau de mer ("amphi" : étymon grec signifiant "des deux côtés" ; "hali" : étymon grec signifiant "sel", "saline").

récemment pas adaptées aux espèces strictement de rivière ou potamodromes² (Lucas & Baras, 2001). Ces dernières n'ont été prises en considération que récemment dans les travaux de mise au point de passes à poissons (FAO & DVWK, 2002 ; Tarrade, 2007).

Bien que le développement des passes à poissons remonte à plusieurs décennies, l'évaluation de leur efficacité n'a été généralement envisagée que bien plus tardivement : à l'exception de celles conduites sur la rivière Columbia, USA, dès le milieu des années 1950 (Major & Paulik, 1972), les études dans ce domaine restent très rares avant le milieu des années 1990 (Clay, 1995). Elles se sont néanmoins multipliées depuis. Les résultats de ces évaluations sont souvent décevants que ce soit pour les espèces potamodromes (Eberstaller *et al.*, 1998 ; Harris *et al.*, 1998 ; Lucas *et al.*, 1999 ; Peake, 2008) ou pour les espèces diadromes (Moser *et al.*, 2002 ; Sprankle, 2005 ; Burke & Jepson, 2006), avec dans ce dernier cas, des niveaux d'efficacité bien en deçà des niveaux de 90%-100% préconisés par Lucas & Baras (2001). Les problèmes circulatoires semblent ainsi se maintenir, au moins partiellement, même après la mise en place de passes à poissons (Northcote, 1998). Le besoin d'amélioration de la franchissabilité des obstacles reste donc une réalité, qu'il convient de résoudre de façon urgente (Oldani & Baigún, 2002). Une telle amélioration passe par une meilleure connaissance des facteurs influençant la franchissabilité d'un obstacle, comme des processus mis en œuvre lors du franchissement (Northcote, 1998). Le présent travail de thèse a donc pour objectif de contribuer à cette amélioration des connaissances.

La démarche adoptée a consisté à acquérir, à partir d'un grand nombre d'observations de terrain, un jeu de données conséquent destiné à l'étude de la franchissabilité des obstacles par le modèle biologique sélectionné pour ce travail, à savoir le saumon atlantique, *Salmo salar* (Linné, 1758).

Deux cours d'eau de taille très différente ont été retenus pour ce travail de thèse : l'Aulne, un petit fleuve côtier, et la Garonne, troisième fleuve français du fait de son débit. Ces fleuves, tous deux soumis à des pressions anthropiques d'origines diverses, présentent la particularité d'être fortement équipés en seuils et barrages. Une multitude de tentatives de franchissement a ainsi pu être observée au niveau d'une série d'obstacles présentant des configurations variées. Après avoir caractérisé la franchissabilité de chacun d'entre eux, le travail consistera à identifier les facteurs susceptibles d'expliquer les réussites comme les échecs de passage en amont.

² Le qualificatif "potamodrome" ("potamo" : étymon grec signifiant "fleuve" ou "rivière" peut être remplacé par le qualificatif "sténohaline d'eau douce" ("steno" : étymon grec signifiant "étroit", "resserré").

Le présent document de thèse débute par un récapitulatif de l'état des connaissances sur le modèle biologique retenu au travers de son cycle de vie, de son statut à l'échelle de son aire de répartition et d'une revue complète des atteintes qu'il peut subir du fait de la présence des barrages (Chapitre 1). L'accent est logiquement mis sur les connaissances actuelles relatives au rôle des seuils et barrages en tant qu'obstacles à la montaison et des facteurs conditionnant leur franchissabilité.

Après un descriptif de la méthodologie retenue pour acquérir les observations de terrain (Chapitre 2), la première étape (Chapitre 3) consistera à caractériser l'impact des obstacles migratoires sur les deux axes étudiés (Figure 1). Il s'agira alors d'évaluer si les dispositifs de franchissement à la montaison construits sur ces deux cours d'eau sont efficaces et quel peut être le niveau de variabilité d'un site à l'autre.

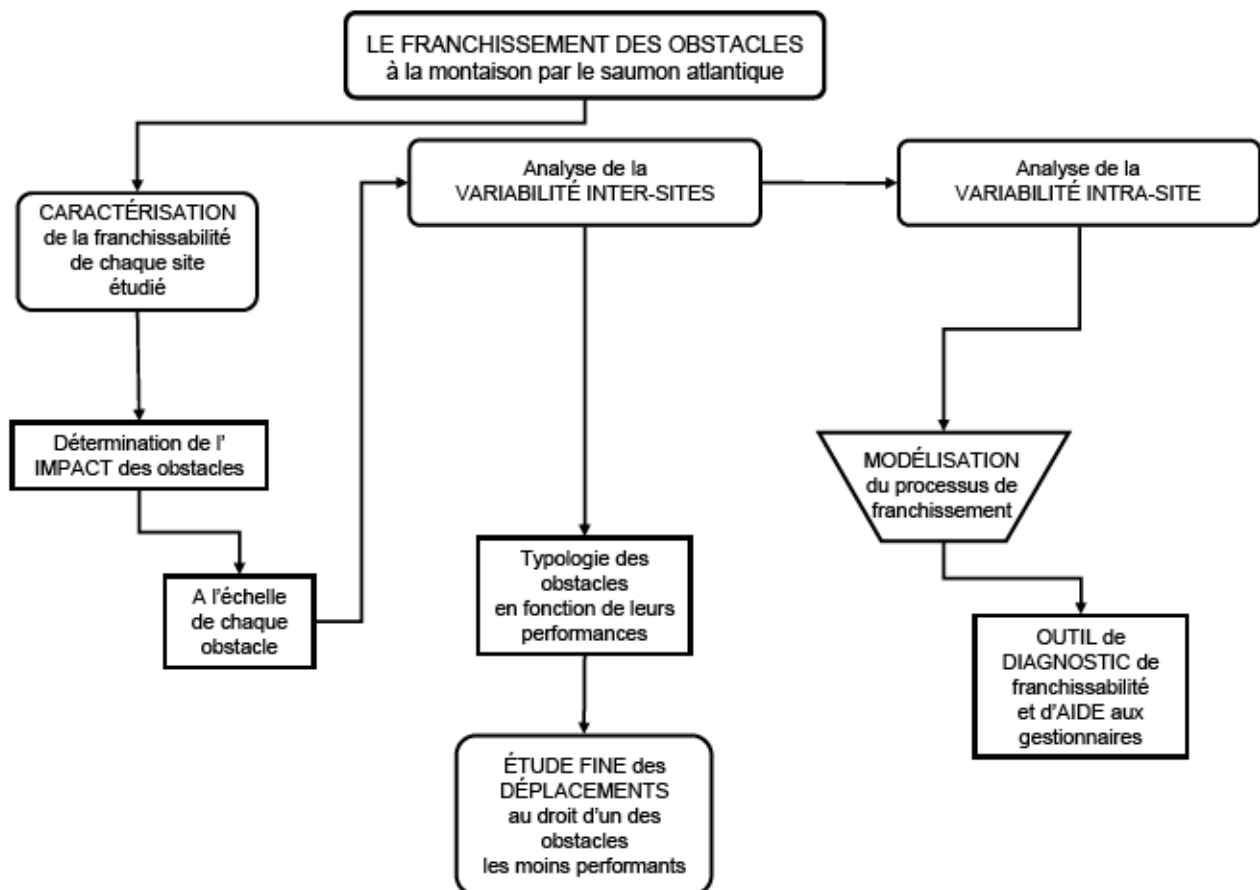


Figure 1 : Schéma conceptuel selon lequel est abordée l'étude sur le franchissement des obstacles migratoires par le saumon atlantique en migration de reproduction.

La seconde étape de notre travail (Chapitre 4) portera sur l'étude des facteurs susceptibles d'expliquer la variabilité de franchissabilité observée entre sites. Cet exercice a conduit à hiérarchiser les obstacles en fonction de leur niveau de performance.

Il en découlera une étude fine des déplacements du saumon au droit d'un site apparaissant comme parmi les moins franchissables (Chapitre 5) et pour lequel l'analyse réalisée au chapitre 4 n'a que partiellement permis d'expliquer le manque de performances.

Le dernier chapitre de résultats (Chapitre 6) traitera de l'analyse de la variabilité de la franchissabilité à une échelle plus fine, au niveau d'un seul obstacle. Ce travail s'appuiera sur une modélisation du processus de franchissement dans le but d'identifier les facteurs le régissant et de construire un outil adapté au diagnostic de la franchissabilité des obstacles.

Enfin, dans une dernière partie (Chapitre 7), les différents résultats obtenus seront discutés tout en mettant l'accent sur leurs intérêts pour une meilleure gestion des axes anthropisés et une optimisation de la franchissabilité des obstacles.

CHAPITRE 1 : ETAT DES CONNAISSANCES

1. MODELE BIOLOGIQUE RETENU : LE SAUMON ATLANTIQUE

La biologie et l'écologie du saumon atlantique sont maintenant bien connues (Mills, 1989 ; Guéguen & Prouzet, 1994). Ce poisson a en effet fait l'objet de nombreuses études ; il constitue d'ailleurs probablement l'une des espèces aquatiques ayant suscité le plus d'intérêt et de passion (Troader, 1994), et ce pour diverses raisons. Tout d'abord, ses particularités biologiques liées à sa diadromie à fort taux de homing ont intrigué les biologistes. C'est également un poisson très recherché pour ses qualités gustatives indiscutables, et ce dès le Magdalénien – 17000 à 10000 ans avant J.-C. – (Netboy, 1968), comme en témoignent de nombreuses peintures et gravures rupestres (Le Gall, 2001). L'exploitation de l'espèce a été intense par les pêcheurs professionnels, au moins jusqu'aux années 1970-1980, mais aussi par les amateurs avides de ce trophée de choix (Mills, 1989).

1.1. Cycle de vie du saumon atlantique

L'existence de quelques populations naturelles enfermées a été répertoriée en divers lieux de l'aire de distribution de l'espèce, que ce soit en Europe ou en Amérique du Nord. En Europe, ces populations, isolées de la mer après la dernière glaciation (Berg, 1985) et ayant été rencontrées jusqu'en Italie, Albanie ou même Algérie (Netboy, 1968) ne sont plus retrouvées aujourd'hui que dans les pays scandinaves (Nilsen *et al.*, 2003 ; Vehanen 2006). En Amérique du Nord, de telles populations sont rencontrées au Canada (Scruton *et al.*, 1996 ; Trépanier *et al.*, 1996 ; Enders *et al.*, 2007) et dans le nord des Etats-Unis (Warner, 1978). Néanmoins, la très grande majorité des populations de saumon atlantique sont diadromes (Klemetsen *et al.*, 2003), c'est-à-dire qu'elles doivent effectuer, au cours de leur vie, des migrations régulières entre les eaux douces et le milieu marin (McDowall, 1988). Plus précisément, c'est une espèce diadrome de type anadrome, c'est-à-dire qui doit remonter les fleuves et rivières pour se reproduire en eaux douces, la partie principale de la phase de croissance intervenant en milieu marin. La migration entre l'eau douce et le milieu marin peut être considérée comme une stratégie adaptative permettant aux individus d'utiliser les habitats convenant le mieux aux différents stades de leur cycle de vie (Lucas & Baras, 2001).

La reproduction du saumon intervient en automne ou en hiver selon les latitudes (Mills, 1989 ; Baglinière *et al.*, 1990 ; National Research Council, 2004). Les zones de reproduction sont localisées en partie amont des bassins versants à une distance très variable de

l'estuaire pouvant aller de quelques kilomètres pour les petits fleuves côtiers (Baglinière *et al.*, 1991) à plusieurs centaines de kilomètres comme sur l'Allier (Ropars, 1992 ; Cohendet 1993), dans des secteurs peu profonds, à écoulement rapide et riches en graviers et galets (Bardonnnet & Baglinière, 2000). La femelle creuse le substrat en se mettant de côté, face au courant, et en donnant de rapides coups de queue, puis y dépose ses œufs qui sont immédiatement fécondés par le ou les mâles restés à proximité (Beall et Marty, 1983). Après la fraie, le mâle s'éloigne et la femelle se met aussitôt à creuser juste en amont et sur les côtés du nid, ce qui a pour effet de recouvrir les œufs de graviers (Beall, 1994).

La reproduction est généralement le fait d'adultes ayant séjourné en mer. Néanmoins, comme pour la plupart des salmonidés migrateurs, certains mâles de saumon atlantique peuvent mûrir précocement alors qu'ils ne sont encore que des poissons d'eau douce de petite taille (stade parr) et avant de rejoindre la mer (Thomaz *et al.*, 1997 ; Juanes *et al.*, 2007).

Le saumon peut survivre après la reproduction (Klemetsen *et al.*, 2003). Les géniteurs ayant survécus sont appelés kelts. Ils migrent vers l'aval pour rejoindre l'océan. Certains d'entre eux reviendront pour une nouvelle reproduction (Niemelä *et al.*, 2000 ; Jonsson *et al.*, 1991). Néanmoins, les reproducteurs à fraies multiples sont toujours minoritaires, puisqu'ils ne représentent que 2 à 25% du stock reproducteur en fonction des rivières (Martin, 1984 ; Mills, 1989 ; Jonsson *et al.*, 1991 ; Erkinaro *et al.*, 1997 ; Niemelä *et al.*, 2006). En France, en particulier dans les rivières du sud-ouest, ils représenteraient même moins de 1% des géniteurs (Baglinière & Porcher, 1994). Ces reproducteurs à fraies multiples sont certainement plus nombreux sur les petits fleuves côtiers où les zones de reproduction sont peu éloignées de la mer. Ils sont également constitués majoritairement de femelles (Mills, 1989 ; Erkinaro *et al.*, 1997).

Après que les œufs aient éclos, les juvéniles vont passer une à huit années en rivière (Klemetsen *et al.*, 2003), généralement un à trois ans pour les cours d'eau français (Boeuf, 1994). Puis, ces juvéniles ou tacons vont subir une métamorphose, la smoltification, qui est une véritable préadaptation à la vie marine et vont amorcer leur migration de dévalaison (Hoar, 1976 ; Thorpe, 1994) après s'être agrégés en bancs (Thorpe & Morgan, 1978 ; Kynard, 1993). Cette migration vers l'aval s'initie au printemps sous nos latitudes (Bœuf, 1994 ; Baglinière, 1976), mais peut être reportée au début de l'été plus au nord (Orell *et al.*, 2007).

En mer, le saumon atlantique est distribué sur de larges zones du nord de l'océan atlantique, zones qu'il rejoint rapidement depuis sa rivière d'origine (Hansen & Quinn, 1998). Les stocks

d'Amérique du Nord exploitent principalement l'ouest de l'Atlantique Nord (Mer du Labrador, Groenland) alors que les stocks européens, au moins ceux du nord de l'Europe, sont majoritairement retrouvés dans des zones de l'est de l'Atlantique Nord (Féroés, mer de Norvège et Baltique) (Friedland *et al.*, 1998, 2000 ; Holm *et al.*, 2000 ; Hansen & Jacobsen, 2003), voire plus au nord en mer de Barents (Rikardsen *et al.*, 2008). Des recherches plus récentes (Spares *et al.*, 2007) indiquent néanmoins qu'environ 14% des saumons canadiens grossissent à l'est des Féroés. Les individus en provenance des rivières françaises sont surtout retrouvés le long de la côte sud-est du Groenland, mais aussi, dans une moindre mesure, au large des Féroés (Davaine & Prouzet, 1994).

Après 1 à 5 ans passés sur les zones d'engraissement marines (Klemetsen *et al.*, 2003), les adultes viennent se reproduire très majoritairement dans la rivière qui les a vu naître (Buck & Hay, 1984). Cette caractéristique comportementale est appelée homing. Elle a pour conséquence qu'à chaque rivière peut être associée une population de saumons. Le saumon rentre en rivière généralement plusieurs mois avant la reproduction et le rythme de remontée s'avère très variable en fonction des individus comme des populations (Fleming, 1996 ; Klemetsen *et al.*, 2003). Dans la partie nord de l'aire de distribution (e.g. Canada, Norvège), les entrées en rivière sont observées de mai à octobre alors que, plus au sud (e.g. Royaume-Uni), elles peuvent s'effectuer tout au cours de l'année (Klemetsen *et al.*, 2003). Les poissons ayant séjourné le plus longtemps en mer rentrent généralement plus tôt (Jonsson *et al.*, 1990). Les géniteurs français sont principalement constitués d'adultes ayant passé 1 à 3 ans en mer (Baglinière & Porcher, 1994).

Juanes *et al.* (2004) ont mis en évidence un avancement des migrations anadromes dans le temps, les pics d'entrées en rivière des premiers géniteurs, comme les pics de migrations, apparaissant de plus en plus tôt au fil des années. Ces déplacements coordonnés de dates sont corrélés à des changements à long terme de température et de débit ; ils pourraient correspondre à une réaction au changement climatique global.

1.2. Contexte de fort déclin de l'espèce

1.2.1. Au niveau mondial

L'abondance passée (antérieure aux années 1980) de la population mondiale de saumon atlantique n'est pas estimable précisément car elle est fondée principalement sur des données de captures pour lesquelles l'effort de pêche est très imprécis (Shearer, 1986a, 1992). Même pour une période plus récente, l'exercice reste difficile. En terme de captures, le nombre total de prises commerciales dans l'Atlantique Nord de 1960 à 1987 indique une période d'abondance forte du milieu des années 1960 au milieu des années 1970 (Mills,

1989), avec un maximum de 12 000 t en 1967 et 1973 (Figure 2). Le nombre de saumons de retour sur frayères a diminué rapidement dès cette époque entraînant une fermeture progressive de la plupart des pêcheries commerciales que ce soit sur les zones d'engraissement marines (e.g. pêcherie des Féroés en 1991, 1998 ; du Groenland ouest en 1993, 1994) ou sur les côtes et dans les estuaires dont la dernière en date est le rachat des quotas de pêche au filet dérivant au large de l'Irlande fin 2006. Les plus bas niveaux de captures depuis 1960 ont d'ailleurs été enregistrés ces dernières années avec 2 155 t en 2004 et 2005 et 2 001 t en 2006 (ICES, 2007). Bien que l'abondance ait été alors estimée à partir d'autres sources de données comme le nombre de géniteurs de retour échappant à la pêcherie ou les quantités de smolts produits, il ne fait aucun doute que la diminution drastique des effectifs sauvages s'est poursuivie dans toute l'aire de répartition naturelle de l'espèce (Parrish *et al.*, 1998). Ces baisses conséquentes, pouvant aller jusqu'à la disparition de certains stocks, sont relevées aussi bien dans les rivières à saumon d'Europe (e.g. Eriksson & Eriksson, 1993, pour les stocks de la Baltique) que d'Amérique du Nord (e.g. COSEPAC, 2006, pour les stocks de l'intérieur de la baie de Fundy, au Canada), surtout dans les parties méridionales de l'aire de répartition de l'espèce. Ce point indique que d'autres causes que la surpêche ont participé au déclin de cette espèce.

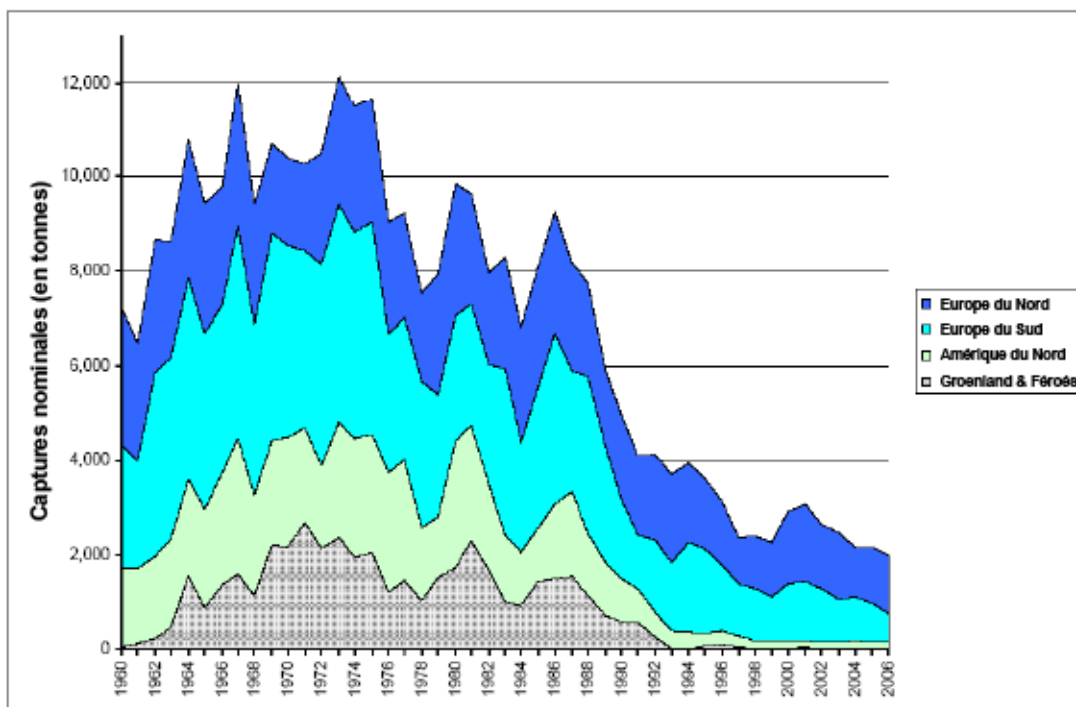


Figure 2 : Evolution des captures nominales de saumon atlantique (en tonnes de poids frais) dans quatre régions de l'Atlantique Nord, de 1960 à 2006 (Source : ICES, 2007).

1.2.2. Au niveau européen

A l'échelle européenne, la diminution des stocks est également drastique. L'évolution des populations de saumon atlantique diffère néanmoins entre l'Europe du Nord (Finlande, Norvège, Russie, Suède et nord-est³ de l'Islande) et l'Europe du Sud (Irlande, France, Royaume-Uni et sud-ouest de l'Islande).

Pour les saumons d'Europe du Nord ne séjournant qu'un hiver en mer (1 HM) comme pour ceux passant plusieurs hivers en mer (PHM), les stocks ont globalement diminué depuis le début des années 1980, avec une courte période d'augmentation entre 1998 et 2003 (Figure 3). Néanmoins, le CIEM (ICES, 2007) estime que la limite basse de l'intervalle de confiance de l'estimation de l'abondance avant pêche est toujours au-dessus de la cible d'échappement ce qui indique que les stocks d'Europe du Nord sont en partie exploitables. La limite basse de l'intervalle de confiance de l'estimation de l'abondance après pêche fluctue autour de la limite de conservation ce qui indique un risque de capacité de reproduction réduite. Même si en 2006, l'abondance après pêche est repassée au-dessus de la limite de conservation, par application du principe de précaution, le CIEM a recommandé que les pêches ne portent que sur des stocks pour lesquels l'atteinte des pleines capacités de reproduction est démontrée. Une gestion par bassin versant ou sous bassin versant est donc nécessaire.

Pour les saumons 1 HM comme PHM d'Europe du Sud, les stocks ont globalement diminué depuis le début des années 1970 jusqu'à 2006 (Figure 4). **Pour les 1 HM**, la limite basse de l'intervalle de confiance de l'estimation de l'abondance avant pêche est cependant toujours restée au-dessus de la cible d'échappement jusqu'en 2005, quoique très proche de cette cible depuis la fin des années 1990. En 2006, l'abondance avant pêche a atteint la cible d'échappement ce qui signifie que les stocks de 1 HM d'Europe du Nord risquent de souffrir de capacité de reproduction réduite après pêche. La limite basse de l'intervalle de confiance comme la moyenne de l'estimation de l'abondance après pêche ont effectivement fluctué autour de la limite de conservation des 1 HM tout au long de la période, ce qui indique que ces stocks souffrent d'une capacité de reproduction réduite après pêche.

³ Le stock islandais a été séparé en 2 sous-stocks en 2005 dans le cadre des recommandations de gestion des stocks de saumon atlantique formulées par le Conseil International pour l'Exploration de la Mer ou CIEM. Avant 2005, toutes les régions islandaises étaient considérées comme contribuant à la métapopulation d'Europe du Nord.

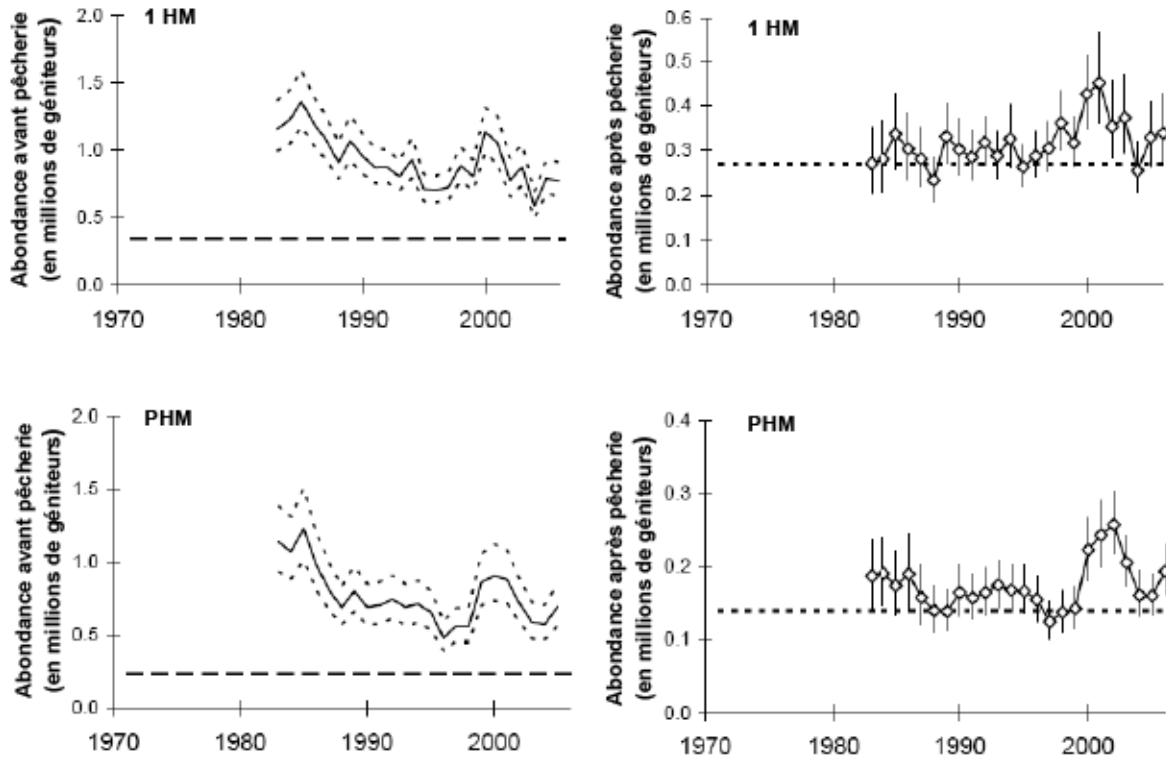


Figure 3 : Estimation de l'abondance avant pêche⁴ (gauche ; trait plein : moyenne ; traits pointillés : intervalle de confiance à la moyenne à 95% ; trait horizontal : cible d'échappement⁵) et de l'abondance après pêche (droite ; losange : moyenne ; barre verticale : intervalle de confiance à 95% ; trait horizontal : limite de conservation⁶) pour les poissons âgés de 1 hiver de mer (1 HM) et pour ceux âgés de plusieurs hivers de mer (PHM) en Europe du Nord (Source : ICES, 2007).

Les saumons PHM d'Europe du Sud, bien que bénéficiant jusqu'au milieu des années 1990 d'une pleine capacité de reproduction avant pêche, ont présenté un risque de capacité de reproduction réduit après pêche 6 des 10 dernières années : la limite basse de l'intervalle de confiance de l'estimation de l'abondance après pêche était en effet toujours au-dessus de la limite de conservation jusqu'en 1996, alors que la moyenne de cette estimation se rapproche de la limite de conservation en 2000, 2001, 2003 et 2004 et l'atteint ou passe en dessous en 1997, 1998, 1999, 2002, 2005 et 2006. Ces stocks souffrent de capacité de reproduction réduite après pêche. Le CIEM estime donc que l'exploitation des stocks de 1HM comme de PHM d'Europe du Sud, doit encore être réduite. Même si le

⁴ L'abondance avant pêche est estimée, par âge de mer, en considérant les captures déclarées ainsi qu'un estimatif du taux de déclaration de captures, du taux d'exploitation et du taux de mortalité naturelle.

⁵ La cible d'échappement correspond au nombre de saumons à maintenir sur les zones d'engraissement marines pour garantir des retours de géniteurs dans une région donnée compatibles aux exigences de conservation de cette région.

⁶ La limite de conservation a été définie par le CIEM comme le niveau de stock qui aboutit, sur le long terme, au rendement maximum soutenable (RMS ou MSY pour maximum sustainable yield) moyen.

Le RMS correspond à la consommation maximale de ressources qui peut être indéfiniment opérée à partir du stock existant sans remettre en cause la ressource. Il est établi en considérant notamment les caractéristiques écologiques de ce stock comme les conditions environnementales auxquelles ce stock est soumis.

prélèvement par pêche peut encore être effectué sur des stocks dont les pleines capacités de reproduction sont clairement démontrées, le CIEM attire l'attention sur le danger de maintenir des pêcheries sur des stocks mélangés (donc sur les zones marines de grossissement et de transit).

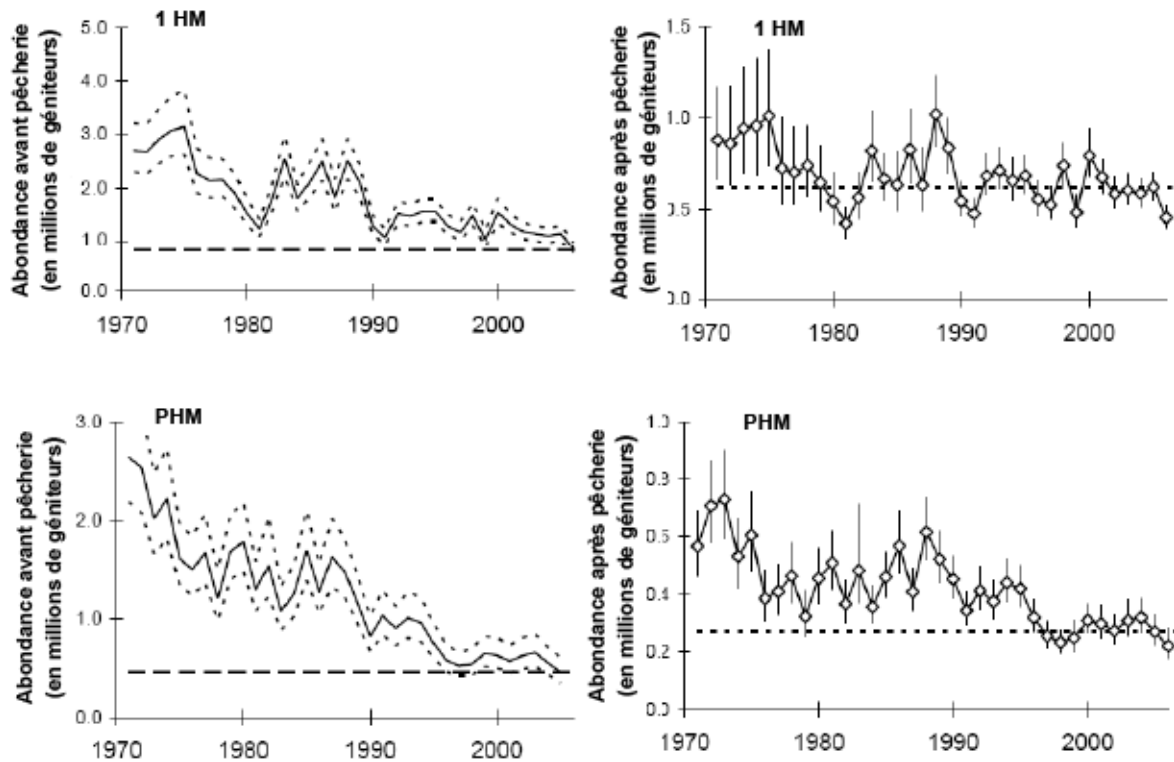


Figure 4 : Estimation de l'abondance avant pêche (gauche ; trait plein : moyenne, traits pointillés : intervalle de confiance à la moyenne à 95% ; trait horizontal : cible d'échappement⁷) et de l'abondance après pêche (droite ; losange : moyenne ; barre verticale : intervalle de confiance à 95% ; trait horizontal : limite de conservation⁸) pour les poissons âgés de 1 hiver de mer (1 HM) et pour ceux âgés de plusieurs hivers de mer (PHM) en Europe du Sud (Source : ICES, 2007).

1.2.3. Au niveau national

La France a également connu une forte régression de ses stocks de saumons au cours des deux derniers siècles (Thibault, 1994). Les captures dans les estuaires français sont passées d'une moyenne annuelle de 85 t (variation de 23 à 256 t) sur la période 1891-1944 à moins de 10 t (variation de 1 à 28 t) sur la période 1945-1990 (Thibault, 1994).

⁷ La réserve de géniteurs d'échappement correspond au nombre de saumons sur zones d'engraissement marines nécessaire pour garantir des retours dans une région donnée compatibles aux exigences de conservation de cette région.

⁸ La limite de conservation correspond au nombre de géniteurs nécessaires, sans produits de repeuplement, au renouvellement des générations.

Au XVIII^e siècle, le saumon était présent sur la quasi-totalité des bassins versants de la façade atlantique (Figure 5). Au cours du XIX^e, le saumon a disparu de la Meuse, de la Moselle et probablement déjà de la Garonne et de ses affluents Lot, et Tarn/Aveyron. C'est au cours du XX^e siècle que la disparition⁹ de stocks est la plus spectaculaire. En effet, au début des années 1980, le saumon a disparu de la quasi-totalité des grands réseaux hydrographiques (Thibault, 1994). Il n'était alors signalé que sur quelques fleuves côtiers de basse Normandie (Sienne, Sée, Sélune), la majorité des fleuves côtiers bretons (Couesnon, Trieux, Leff, Léguer, Elorn, Aulne, Goyen, Odet, Steir, Jet, Aven, Laïta, Ellé, Isole, Scorff et Blavet), l'axe Loire puis Allier et dans le sud-ouest, la Nivelles, le bas de la Nive et le bassin des Gaves (Gaves d'Oloron, d'Aspe et d'Ossau).

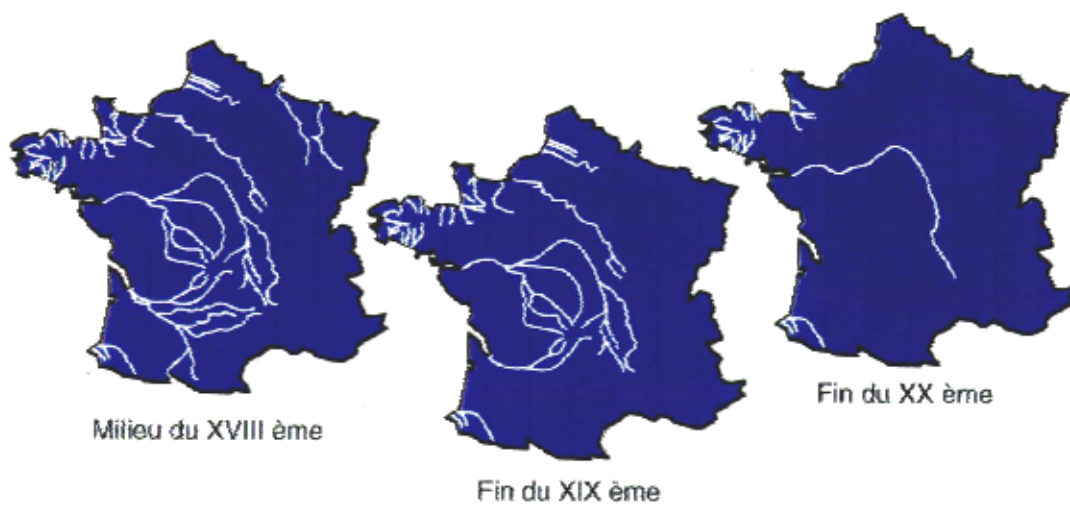


Figure 5 : Les rivières françaises fréquentées par le saumon atlantique depuis le milieu du XVIII^e siècle (d'après Thibault, 1994).

La chute des stocks français s'est poursuivie depuis la fin du XX^e siècle. Le CIEM (ICES, 2007) a estimé le stock français de saumons de retours et de géniteurs depuis 1971 (Figure 6). Il apparaît 3 périodes distinctes. La première couvre la période 1971-1987 au cours de laquelle le stock annuel de saumons de retour est estimé en moyenne à plus de 68 000 individus, avec de fortes variations interannuelles, mais sans que la moyenne de l'estimation de l'abondance, ni la limite basse de l'intervalle de confiance ne passent sous la limite de conservation. Au cours de la seconde période (1988-1994), le stock moyen annuel français est estimé à un peu moins de 39 000 individus, la limite basse de l'intervalle de confiance étant la plupart du temps en deçà de la limite de conservation. Au cours de la dernière

⁹ L'auteur considère que l'espèce est présente dans un cours d'eau seulement si plusieurs dizaines à plusieurs centaines de captures par pêche à la ligne ont été signalées au cours des 20 à 35 dernières années. Les cours d'eau avec seulement quelques captures occasionnelles ou avec une population résiduelle ne figurent pas sur ces cartes.

période (1995-2006), le stock moyen annuel est estimé à un peu moins de 18 000 individus, la moyenne annuelle étant toujours en deçà de la limite de conservation.

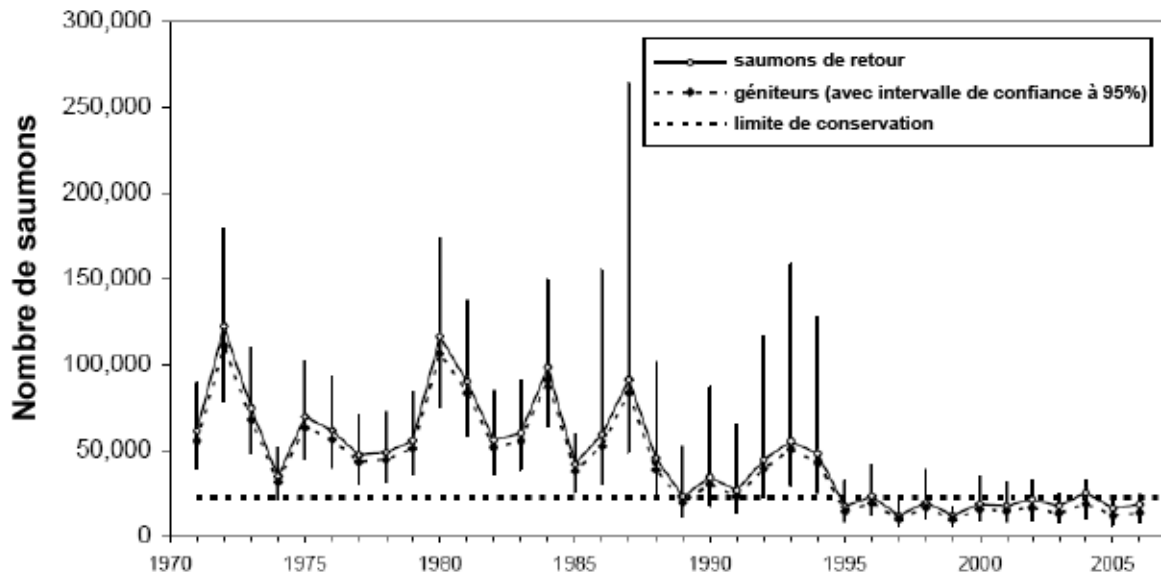


Figure 6 : Estimation du stock français de saumons de retour (avant pêcheries côtières et fluviales) et du nombre de géniteurs au cours de la période 1971-2006 (Source : ICES, 2007).

1.3. Multiplicité des causes de ce déclin

Le déclin généralisé des stocks de saumon atlantique trouve son origine en des causes multiples. Une revue complète de ces causes, autres que les problèmes engendrés par les barrages traités dans le corps de ce travail, est consultable en annexe 1. De cette revue, il ressort qu'une des premières causes historiques de ce déclin, des années 1960 jusque dans les années 1980, est certainement la surpêche en mer ainsi que dans les eaux littorales et continentales (Parrish *et al.*, 1998), avant la généralisation des mesures de restriction des captures. Plus récemment, c'est la diminution de la survie marine, hors pêche, qui semble jouer un rôle prépondérant dans le déclin de l'espèce (Jonsson & Jonsson, 2004a ; Friedland *et al.*, 2005). Le développement de l'aquaculture intensive a également exercé un impact négatif sur les populations de saumons sauvages (Ford & Myers, 2008). De plus, la phase continentale du cycle biologique est également affectée par l'action de l'homme (Parrish *et al.*, 1998 ; Thorstad *et al.*, 2008), et ce depuis plusieurs décennies.

De nombreux stocks de saumons ont ainsi été altérés par les hauts niveaux de pollution des eaux qui ont succédé à l'essor de l'industrie et à la forte croissance des zones urbaines au cours du XIXe et du XXe siècle (Philippart, 1987 ; Doughty & Gardiner, 2003). Néanmoins la situation s'est améliorée depuis la seconde moitié du XXe, avec une forte diminution des rejets industriels et urbains notamment par mise en place de stations d'épuration (Mawle & Milne, 2003). L'acidification des cours d'eau, bien que restant problématique dans certaines

zones, pose souvent moins de problèmes aujourd'hui du fait de la limitation des émissions de soufre (Sandøy & Langåker, 2001) et du chaulage (Kroglund *et al.*, 2001a, 2001b). Les problèmes de qualité d'eau sont aujourd'hui plutôt le fait de pollutions diffuses, notamment à partir des zones agricoles. Même si la sévérité de certaines de ces pollutions a été réduite, notamment par une meilleure gestion des lisiers et de l'ensilage ainsi qu'une limitation des intrants à la parcelle, d'autres, liées en partie à l'utilisation des produits phytosanitaires ou à l'utilisation des surfaces (remembrement, sols à nu induisant des forts taux d'érosion), restent aujourd'hui problématiques (Mawle & Milne, 2003). Le véritable enjeu de qualité de l'eau réside aujourd'hui en une meilleure connaissance de l'impact exercé par des cocktails de molécules effectivement rencontrés en milieu naturel ; ces cocktails, constitués de produits phytosanitaires (Moore & Lower, 2001), mais aussi de produits pharmaceutiques (Flammarion *et al.*, 2000 ; Coe *et al.*, 2008), sont potentiellement susceptibles d'exercer un effet léthal comme sub-léthal sur le saumon comme sur d'autres espèces de poissons. Le problème du réchauffement des eaux, en relation au réchauffement climatique, constitue également un point clef de l'avenir de certains stocks en limite méridionale de l'aire de répartition de l'espèce (Beaugrand & Reid, 2003).

Les activités humaines peuvent également contraindre les populations de saumon atlantique via une dégradation ou une destruction de la qualité de son habitat physique en rivière, qu'il s'agisse des zones de reproduction des géniteurs ou de croissance des juvéniles (Enders *et al.* 2007). Il existe divers exemples d'impacts négatifs induits par les dégradations d'habitat sur certains stades du saumon en rivière, que ce soit suite à une altération du lit par colmatage (e.g. Baglinière *et al.*, 2005) ou extraction de granulats (e.g. Coulombe-Pontbriand & Lapointe, 2004), suite à une suppression des zones rivulaires (Elliott *et al.*, 1998) ou des embâcles (Fay *et al.*, 2006), suite à une opération de rectification (National Research Council, 2004) ou suite à une artificialisation des débits (Gibson, 1993). L'effet global de ces dégradations sur les populations reste néanmoins peu documenté (Parrish *et al.*, 1998). Ce constat est peut-être révélateur d'un effet moins net ou moins conséquent de ces dégradations que d'autres impacts anthropiques comme la pollution des eaux ou la mise en place des barrages. Une autre explication peut être liée à l'origine diffuse des problèmes de dégradation d'habitat à l'échelle des bassins versants, comme la modification de l'utilisation des sols qui va perturber l'habitat du saumon en altérant non seulement le substrat et les berges, mais aussi le régime hydrologique des cours d'eau (Booth *et al.*, 2002). Afin de restaurer l'habitat du saumon, de nombreuses techniques de restauration sont aujourd'hui au point, qu'il s'agisse (1) de protection de la végétation rivulaire, (2) de mise en place de structures en berge ou dans le chenal afin de diversifier les écoulements et d'augmenter la densité d'habitats favorables aux juvéniles, (3) de reconstitution de frayères

(SEPA, 2003 ; Hendry *et al.*, 2003) ou (4) tout simplement d'opérations de décolmatage de frayères (Meyer *et al.*, 2008). Même si toutes ces techniques ont généralement démontré leur efficacité, la préservation des rivières à saumons en particulier, comme des milieux aquatiques dans leur généralité, implique des modifications des usages à l'échelle du bassin versant dans sa globalité (Hendry *et al.*, 2003). Des mesures de préservation ou restauration intégrées doivent porter sur une limitation des surfaces à sols imperméables ainsi qu'une politique de conservation ou restauration des forêts, des zones de rétention des eaux de ruissellement, des zones rivulaires tampons et des zones humides ce qui implique une modification profonde des objectifs de gestion actuels des bassins versants (Booth *et al.*, 2002).

1.4. Pertinence du choix de l'espèce "saumon atlantique"

Comme nous l'avons vu au début de cette partie, la biologie et l'écologie du saumon atlantique sont maintenant bien connues (Mills, 1989 ; Guéguen & Prouzet, 1994). Cette espèce de poissons compte en effet parmi celles les plus étudiées et a fait l'objet d'une abondante littérature (Northcote & Lobón-Cerviá, 2008) notamment au cours de sa migration de reproduction. Toutes ces connaissances sont utiles à une meilleure appréhension de la problématique du franchissement notamment par connaissance préalable de nombreux facteurs susceptibles de perturber le saumon à cette période de sa vie.

Par ailleurs, les secteurs à l'aval des obstacles peuvent être abondants en nourriture, bien oxygénés et constituer des habitats de reproduction convenables pour certaines espèces comme la truite (*Salmo trutta* L.) par exemple (Ovidio, 1999). C'est peut être pourquoi différentes espèces, en particulier potamodromes, s'établissent dans ces secteurs (Ovidio & Philippart, 2002) sans pour autant avoir la réelle motivation de progresser plus en amont. Le modèle biologique retenu pour l'étude du franchissement des obstacles, le saumon atlantique, espèce diadrome de type anadrome, permet de s'affranchir de ce problème, au moins au droit des obstacles situés en aval des premières zones de frayères pour lesquels le franchissement est une nécessité. Le fait que les zones de reproduction du saumon sont situées plus en amont que la plupart de celles des autres espèces anadromes, est donc également un élément à prendre en compte dans le choix du modèle biologique à retenir pour l'étude du franchissement des obstacles. Le saumon devant parcourir de longues distances en rivière, il est donc potentiellement confronté à de nombreux obstacles situés en aval des premières frayères. Cette espèce apparaît donc également adaptée à l'étude de l'impact cumulé des obstacles.

De plus, cette espèce a déjà été retenue avec succès dans diverses études sur l'efficacité de passes à poissons conduites au droit d'un unique obstacle (e.g. Gowans et al., 1999a ; Rivinoja et al., 2001 ; Scruton et al., 2001 ; Karppinen et al., 2002 ; Laine et al., 2002 ; Thorstad et al., 2003a), voire même d'une succession de quelques ouvrages (Karppinen et al., 2002 ; Gowans et al., 2003 ; Jepsen et al., 2005).

Enfin, fréquentant différents écosystèmes (continental et marin) durant son cycle vital et effectuant des migrations de plusieurs mois sur de longues distances dans chacun d'entre eux, le saumon est fortement exposé aux nombreux impacts anthropiques exercés sur le milieu aquatique. En considérant ces deux aspects temporel et spatial, il est possible de conclure que la phase de la migration de reproduction, ou migration anadrome, est particulièrement sensible aux différentes pressions anthropiques. Les géniteurs de saumon atlantique en migration anadrome s'avèrent donc adaptés à la réalisation d'études comparatives de l'effet de telles pressions, d'autant que cette espèce bénéficie d'une importance économique certaine et qu'elle intéresse le public (Mather *et al.*, 1998).

2. LE ROLE JOUE PAR LES OBSTACLES MIGRATOIRES LORS DE LA PHASE DE VIE EN EAU DOUCE

Les cours d'eau de l'aire de répartition du saumon sont souvent pourvus de seuils et barrages. Près de 75 000 barrages de plus de 6 pieds de hauteur (i.e. 1.8 m) sont par exemple recensés aujourd'hui aux Etats-Unis, condamnant près de 1 million de km de linéaire de rivière (Bowman *et al.*, 2002). Les obstacles de moindre hauteur sont encore plus nombreux puisque estimés à environ 2.5 millions (National Research Council, 1992). Dans les provinces du nord de l'Espagne, la densité des obstacles en rivière d'origine anthropique varie de 0.15 à 1.16 obstacles par km de cours d'eau avec une moyenne de 0.46 obstacles/km (Garcia de Leaniz, 2008). En France, comme dans de nombreux pays européens, les seuils et barrages en rivière se comptent par dizaines de milliers, la plupart d'entre eux étant installés sur des cours d'eau à poissons migrateurs. Les premières réalisations remontent au Moyen Age. Elles se sont ensuite largement multipliées. A la fin du XVIIe, le marquis de Vauban estimait qu'il existait environ 95 500 moulins en France, mus soit par l'énergie éolienne, soit par l'énergie hydraulique (Thibault & Vinot, 1989). La France comptait environ 100 000 moulins hydrauliques au début du XIXe siècle (Dambrine, 2006), associés à des activités de meuneries, forges, flottage, pisciculture et irrigation. Au XXe siècle, ces usages initiaux ont été pour la plupart abandonnés et les nouvelles réalisations étaient destinées à la stabilisation du lit des cours d'eau suite à l'accélération des prélèvements de granulats en lit mineur, à l'irrigation, à la navigation, à l'alimentation en eau des agglomérations, au tourisme, à la protection contre les crues et surtout à la production

hydroélectrique. Plus de 2000 centrales hydroélectriques sont recensées à ce jour en France (Croze & Larinier, 2007).

La construction de barrages sans la mise en place simultanée d'une passe à poissons a largement contribué à l'éradication de nombreux stocks de saumons et est considérée depuis longtemps comme la cause la plus évidente de disparition de cette espèce sur de nombreux cours d'eau (MacCrimmon & Gots, 1979 ; Northcote, 1998 ; Parrish *et al.*, 1998 ; Porcher & Travade, 2002). Cette cause est tellement flagrante qu'elle a souvent masqué l'influence négative que pouvaient exercer d'autres facteurs comme la pollution de l'eau, la surpêche ou la destruction d'habitat (Larinier, 1998). Aux Etats-Unis, les barrages ont causé l'extinction du saumon atlantique sur les rivières Connecticut et Merrimack et ont fortement perturbé les stocks de plusieurs rivières du Maine (Moffitt *et al.*, 1982 ; Fay *et al.*, 2006). Ils sont ainsi considérés comme le principal "obstacle" à l'auto-entretien des populations de saumon atlantique des rivières du Maine que ce soit pour la limitation de la progression au cours des migrations ou la forte dégradation de l'habitat qu'ils engendrent (National Research Council, 2004). L'extinction de stocks de saumons à cause des barrages est également évidente en Europe, que ce soit en Espagne (Nicola *et al.*, 1996 ; Garcia de Leániz & Martinez, 1988), en Belgique (Philippart, 1987 ; Philippart *et al.*, 1988 ; Prignon *et al.*, 1999), aux Pays-Bas (Cazemier, 1988) ou dans les pays Scandinaves (MacCrimmon & Gots, 1979 ; Eriksson & Eriksson, 1993 ; Karlsson & Karlström, 1994). En France, l'installation des seuils et barrages sur les cours d'eau ou sur les estuaires s'est pratiquement toujours traduite par la raréfaction, voire la disparition des espèces de poissons migrateurs et peut être considérée comme l'une des causes essentielles de la diminution de l'aire de répartition du saumon dans nos cours d'eau (Larinier & Gosset, 1994), en particulier sur les grands réseaux hydrographiques (Thibault, 1994).

Ces ouvrages exercent en effet des impacts multiples sur la faune piscicole, avant tout en limitant ou interdisant la libre circulation et ce, à la montaison comme à la dévalaison, mais aussi en modifiant la qualité de l'eau et de l'habitat des poissons (Croze & Larinier, 2007).

2.1. Obstacle à la montaison

2.1.1. Limitation de l'accès aux zones de reproduction

Les seuils et barrages ont contribué à l'extinction ou la limitation des stocks de saumons atlantiques avant tout parce qu'ils constituent des obstacles partiels ou totaux à la remontée des géniteurs vers leurs zones de reproduction (Karlsson & Karlström, 1994 ; Northcote 1998 ; Thorstad, 2008). D'après Thibault (1994) l'édification de grands barrages sur les grands réseaux hydrographiques français a empêché la remontée des saumons adultes vers

leurs zones de frayères et a par là même causé leur disparition. Cet auteur montre que la disparition du saumon des grands fleuves français est consécutive à la construction de barrages généralement infranchissables situés en aval des zones de reproduction alors que l'espèce s'est maintenue dans les petits fleuves côtiers bretons dépourvus de tels aménagements et où la reproduction peut être souvent possible dès la limite de la zone d'influence des marées. L'extinction de certains stocks peut en effet être exclusivement attribuée aux obstacles, comme ce fut le cas sur la Dordogne, où la construction de barrages entre 1839 et 1906 a constitué la cause unique de disparition du stock de saumons inféodés à ce cours d'eau (Pustelnik *et al.*, 1987), ou sur le cours de la Loire en amont de la confluence avec l'Allier, où la construction successive des barrages de la Vourdriat en 1909 puis de Grangent en 1957 (Bravard & Petts, 1993) condamnent définitivement l'amont de ce fleuve. Sur les Gaves et la Nive, les barrages ont interdit l'accès à la grande majorité (75% à 88%) des zones de production (Marty & Bousquet, 2000). Les premières zones productives condamnées par les barrages sont celles situées en tête de bassin. Ces zones sont pourtant très différentes des zones plus aval en termes de qualité d'habitat, de qualité d'eau et d'espèces présentes (Meyer *et al.*, 2007). Sur deux rivières de l'Etat du Maine (U.S.A.), la Kennebec et l'Androscoggin, les barrages ont réduit les aires productives pour le saumon à seulement 10% de leur surface avant aménagement (Fay *et al.*, 2006). Les zones productives restant accessibles sur l'aval des axes migratoires engendrent une plus faible productivité, liée à un moindre taux de survie au cours de la phase de vie en eau douce des juvéniles comme c'est le cas sur la Nivelle, France (Dumas & Prouzet, 2003).

2.1.2. Dispositifs de restauration du franchissement

Cette limitation de l'accès aux zones de frayères peut être partiellement levée par la mise en place de systèmes particuliers, appelés "passes" ou "échelles" à poissons et, plus généralement "dispositifs de franchissement" (Larinier & Gosset, 1994). Les premiers dispositifs de franchissement pour le poisson datent de plus de 300 ans (Calles & Greenberg, 2007). Depuis, la technique a largement évolué et a abouti à la réalisation de nombreux types différents (Denil, 1909, 1938 ; Clay, 1961, 1995 ; Beach, 1984 ; Bell, 1986 ; Larinier *et al.*, 1994 ; Laine *et al.*, 2002). Ces passes à poissons ont permis dans de nombreux cas, souvent en association avec des programmes de repeuplement, le retour du saumon sur des cours d'eau d'où il avait disparu (e.g. Gerlier & Roche, 1998 ; Prignon *et al.*, 1999). Le saumon, comme la truite de mer, font partie des espèces les plus ciblées par la réalisation de passes à poissons (Larinier, 1998). A titre d'exemple, 62 des 83 dispositifs de franchissement aménagés sur les principaux circuits de migration du bassin de la Loire entre 1976 et 2000 concernaient des axes prioritaires de sauvegarde et de réintroduction du

saumon (Steinbach, 2000). Ces espèces ayant de bonnes capacités de nage et étant susceptibles d'effectuer des sauts (Larinier, 2002a), les dispositifs qui leur sont exclusivement destinés nécessitent de réels efforts et constituent souvent de véritables barrières pour les autres espèces (Lucas *et al.*, 1999).

Dans certains cas, la passe à poissons elle-même peut constituer un obstacle (Laine, 1995), les saumons n'arrivant pas ou difficilement à progresser en son sein (Webb, 1990 ; Chanseau & Larinier, 1999 ; Gowans *et al.*, 1999a ; Karppinen *et al.*, 2002), généralement en raison d'un dimensionnement inapproprié. De plus, les passes à poissons ne permettent souvent pas le passage de la totalité des individus bloqués au pied des obstacles.

2.1.3. Retards à la migration

Les saumons qui réussissent à franchir un obstacle le font après des retards très variables pouvant aller de quelques jours à plusieurs semaines (Webb, 1990 ; Smith *et al.*, 1996 ; Gerlier & Roche, 1998 ; Solomon *et al.*, 1999 ; Thorstad *et al.*, 2005b) et même dépasser le mois (Chanseau *et al.*, 1999a ; Chanseau & Larinier, 1999). Les non franchissements comme les retards sont souvent attribués aux difficultés à trouver l'entrée du dispositif de franchissement (Webb, 1990 ; Chanseau & Larinier, 2000 ; Karppinen *et al.*, 2002 ; Laine *et al.*, 2002) en relation avec un mauvais positionnement de la passe et/ou un manque d'attractivité de celle-ci (Beach, 1984 ; Laine *et al.*, 2002 ; Larinier, 2002b).

Des retards peuvent également être engendrés après franchissement d'un barrage, lors du passage dans la retenue, où les poissons peuvent rester de plusieurs jours à plusieurs mois, même une fois arrivés très en amont du plan d'eau (Gowans *et al.*, 1999b). Des stimuli environnementaux, comme une augmentation de débit, peuvent être nécessaires à une reprise migratoire efficace.

Les saumons ne réussissant pas à franchir un obstacle peuvent fréquenter longuement le site et/ou se présenter à plusieurs reprises (Webb, 1990 ; Gowans *et al.*, 1999a ; Rivinoja *et al.*, 2001 ; Larinier *et al.*, 2005). Néanmoins, une certaine proportion peut faire demi tour et renoncer définitivement à progresser sur leur cours d'eau d'origine, même lorsque qu'un dispositif de franchissement est aménagé. Certains de ces poissons gagneront d'autres rivières pour se reproduire (Chanseau & Larinier, 2000 ; Rivinoja *et al.*, 2001 ; Thorstad *et al.*, 2003a, 2005b) ou dévaleront jusqu'à la mer (Jepsen *et al.*, 2005a). Les facteurs déclenchant ce repli définitif vers l'aval ne semblent pas avoir été étudiés à ce jour.

La franchissabilité des seuils et barrages a essentiellement été étudiée à l'échelle d'un site unique. Le cumul des pertes induites à la migration des géniteurs de saumon atlantique par une succession d'ouvrages n'a que rarement été pris en considération. Pourtant, un tel impact cumulatif risque d'être conséquent sur les axes barrés par un grand nombre de seuils ou barrages, et ce même dans le cas où aucun obstacle majeur n'est identifié (Thorstad *et al.*, 2003a, 2005b). Les pertes induites par une succession d'ouvrages peuvent être liées non seulement au nombre de saumons ne parvenant pas à franchir tous les obstacles en aval des premières frayères mais aussi au cumul des délais nécessaires au franchissement ; pour qu'une migration soit efficace, il faut non seulement que le saumon adulte atteigne à ses zones de reproduction mais aussi qu'il le fasse à temps.

2.1.4. Difficultés accrues au niveau des aménagements implantés en dérivation

Les problèmes de franchissement semblent exacerbés au niveau des aménagements hydroélectriques, surtout s'ils sont implantés en dérivation. Dans ce cas, les dispositifs de franchissement, lorsqu'ils existent, sont généralement construits au barrage pour des raisons de coût, le dénivelé à franchir étant moindre à ce niveau. L'attractivité des tronçons court-circuités est généralement limitée, les diminutions de débit à ce niveau peuvent être drastiques, même lorsque ces tronçons s'étendent sur plusieurs kilomètres (Travade *et al.*, 1998 ; Rivinoja *et al.*, 2001 ; Thorstad *et al.*, 2003a). Le débit dans de tels tronçons se limite dans certains cas à moins de 3% du module (Thorstad *et al.*, 2005b). En France, le débit minimum à maintenir légalement dans de tels tronçons correspond généralement au $1/10^e$ (sections de cours d'eau à module $< 80 \text{ m}^3/\text{s}$) ou $1/20^e$ (sections de cours d'eau à module $> 80 \text{ m}^3/\text{s}$) du module du cours d'eau au droit de l'aménagement (art. L. 214-18 de la Loi n°2006-1772 du 30 décembre 2006 sur l'Eau et les Milieux Aquatiques). Des valeurs inférieures ($1/40^e$ ou 2.5% du module) peuvent néanmoins se rencontrer encore sur de petits aménagements régis par l'ancien droit d'eau relatifs aux aménagements "fondés en titre". Même si très peu de travaux ont concerné la définition des débits nécessaires à une orientation efficace des poissons vers les barrages des aménagements installés en dérivation, de telles valeurs semblent insuffisantes. Il apparaît en effet que parmi les sites étudiés par Chanseau *et al.* (1999a), le débit résiduel doit représenter plus de 20% du débit turbiné pour que les saumons remontent préférentiellement vers les barrages.

En plus des difficultés que les poissons peuvent éprouver à s'orienter vers les tronçons court-circuités, leur progression jusqu'aux barrages semble souvent difficile du fait des faibles débits qui y subsistent (Rivinoja *et al.*, 2001 ; Thorstad *et al.*, 2003a, 2005b ; Scruton *et al.*, 2007). Si le débit est insuffisant, les hauteurs d'eau peuvent être trop basses pour permettre physiquement la progression. Même lorsque la progression est physiquement

possible, les faibles débits unitaires (débit par mètre de largeur), très inférieurs aux valeurs rencontrées en aval de la restitution ou dans les canaux de fuite, peuvent décourager les saumons à poursuivre leur migration par cette voie et les inciter à faire demi-tour (Thorstad *et al.*, 2003a, 2005b). Dans le meilleur des cas, la migration sera fortement retardée, la vitesse de progression dans ces secteurs à faible débit étant fortement diminuée et proportionnelle, dans une certaine limite, au débit y transitant (Thorstad *et al.*, 2003a, 2005b). De plus, lorsque le débit d'un cours d'eau naturel est fortement diminué, il est souvent nécessaire d'installer un ou plusieurs seuils (e.g. 5 seuils dans le tronçon court-circuité de Golfech/Malause, sur la Garonne, cf. §2 du chapitre 5 ; 12 seuils ou barrages dans le tronçon court-circuité de Laudal, sur la rivière Mandalselva, Thorstad *et al.*, 2005b) destinés à maintenir une lame d'eau suffisante pour permettre la vie de la faune aquatique ou pour assurer une cote d'eau compatible avec certaines activités humaines (prélèvement d'eau pour l'irrigation, l'eau potable...). De tels aménagements vont accentuer les problèmes migratoires dans les tronçons court-circuités.

Les débits turbinés, qui représentent généralement la grande majorité du débit de la rivière, attirent ainsi les saumons en migration vers les canaux de fuite, ce qui peut les retarder ou même les bloquer définitivement (Webb, 1990 ; Gerlier & Roche 1998 ; Chanseau *et al.*, 1999a ; Rivinoja *et al.*, 2001 ; Karppinen *et al.*, 2002 ; Thorstad *et al.*, 2003a, 2005b ; Scruton *et al.*, 2007). Les courants turbulents et les fortes vitesses liées à l'énergie résiduelle en sortie de turbine participent également à la forte attractivité de ces canaux (FERC, 1995). Même lorsque les saumons finissent par s'orienter vers les tronçons court-circuités, les retards induits chez des individus initialement attirés dans les canaux de fuites peuvent avoir des effets critiques sur le succès de reproduction de la population, les géniteurs pouvant être amenés à frayer dans des zones d'habitat médiocre voire même à renoncer à la reproduction. Ces retards peuvent également engendrer une surconsommation d'énergie pouvant conduire à une mort prématurée (FERC, 1995).

Afin de limiter la remontée dans ces canaux de fuites, différentes barrières peuvent être utilisées pour le saumon. Il peut s'agir de barrières physiques poreuses (grilles). Cependant, ces dernières limitent souvent la hauteur de chute, réduisant la production d'électricité, et induisent de fortes contraintes de nettoyage pour l'exploitant (FERC, 1995). Elles ne sont donc que peu utilisées. Des barrières électriques ont également été développées dans le but d'empêcher la remontée jusqu'aux centrales. Leur efficacité, bien que confirmée sur certains sites (Gosset *et al.*, 1991), reste néanmoins limitée. Leur présence peut même amplifier le phénomène de blocage dans les canaux de fuite (Chanseau & Larinier, 2001) ce qui conduit aujourd'hui à ne plus les préconiser.

2.1.5. Augmentation de la prédation

Les seuils et barrages peuvent également impacter négativement une population de saumons en montaison en concentrant les poissons à leur pied ce qui exacerbe leur vulnérabilité aux prédateurs (Geen 1975; Rieman *et al.*, 1991). Dès le début du XXe, Rollinat (1913) notait l'impact négatif exercé par les barrages sur le saumon de la Loire gênant leur progression et concentrant les poissons à leur pied. L'aval même des barrages constituait ainsi un lieu privilégié du braconnage comme par exemple au pied du barrage de La Bajasse, près de Brioude, où 400 saumons ont ainsi été capturés en 1910. Pour le saumon atlantique, la pression des prédateurs (hormis l'homme) est néanmoins moindre à la montaison qu'à la dévalaison, les prédateurs étant généralement moins nombreux.

2.2. Obstacle à la dévalaison

Les seuils et barrages exercent également un impact lors de la migration de dévalaison du saumon qui concerne tous les juvéniles (stade smolt) mais également les adultes survivant à la reproduction (kelts).

2.2.1. Retards à la migration

Tout d'abord, des retards peuvent être induits par le passage dans les retenues ou au niveau des centrales hydroélectriques (Larinier & Travade, 2002) notamment en raison de la diminution de la vitesse du courant ou des délais nécessaires à la recherche d'un point de passage vers l'aval. Ces retards peuvent être particulièrement préjudiciables pour le stade physiologiquement vulnérable que constitue le smolt (McCormick, 1998). Les smolts dévalant l'aménagement hydroélectrique de Poutès – Monistrol, sur l'Allier peuvent stationner par exemple jusqu'à plus de 12 jours dans la retenue (longueur de 3.5 km environ ; profondeur maximale de 18 m), et même y effectuer plusieurs allers-retours entre l'amont et l'aval (Bach *et al.*, 2000). Au niveau des prises d'eau de centrales hydroélectriques installées en dérivation, l'eau est amenée à la centrale par un canal d'amenée dans lequel la vitesse de courant est généralement élevée (plusieurs dizaines de cm/s). Dans de tels canaux, les demi-tours vers l'amont sont rarissimes, et les délais nécessaires au passage en aval de l'aménagement souvent limités (e.g. 4 min à 3h17 à la prise d'eau de la centrale hydroélectrique de Camon, sur la Garonne ; Croze *et al.*, 1999). Néanmoins, sur certains aménagements, notamment ceux dépourvus de dispositifs permettant la dévalaison, les smolts peuvent rester jusqu'à plusieurs jours en amont de la prise d'eau (e.g. maximum de 11 jours enregistrés au niveau de la prise de la centrale hydroélectrique de Pointis, sur la Garonne ; Croze & Larinier, 1999). Les smolts en dévalaison fréquentant de préférence la partie supérieure de la colonne d'eau (Hvidsten & Johnsen, 1997), en particulier lorsqu'ils

traversent les grandes retenues (Ruggles, 1980 ; Thorpe *et al.*, 1981 ; Jepsen, 1999). Certains individus peuvent même rester bloqués dans les retenues lorsque les barrages ne sont pourvus que de vannes de fond (Coutant & Whitney, 2000), les obligeant à passer une année de plus en rivière (Mills, 1989).

Les retards à la dévalaison induits par les barrages pourraient également exercer une pression sélective sur les populations de saumon atlantique. Ils peuvent en effet conduire à une arrivée trop tardive de certains groupes de smolts en estuaire à une date ne permettant plus une survie correcte lors de la phase de vie marine ; la pression de sélection compensatoire pourrait alors contraindre à une évolution de l'espèce vers une migration de dévalaison plus précoce (Waples *et al.*, 2007).

2.2.2. Mortalités lors du passage par les déversoirs

Des pertes de poissons lors de la dévalaison peuvent aussi apparaître lors du passage par les parements des seuils ou par les vannes ou déversoirs des barrages. Le passage des smolts à ce niveau peut entraîner des mortalités directes (blessures, chocs...) ou indirectes (sensibilité accrue à la prédation des poissons choqués ou désorientés). Les études conduites sur plusieurs sites à l'étranger (Bell & Delacy, 1972 ; Ruggles, 1980 ; Ruggles et Murray, 1983) ont montré que ces mortalités étaient extrêmement variables d'un site à l'autre : de 0%-4% pour des barrages de moins de 30 m de hauteur à plusieurs dizaines de % pour des barrages de plus de 60 m. Les causes de mortalités sont de plusieurs ordres : cisaillement hydraulique sur les déversoirs et dans les turbulences en pied de chute, variations brusques des vitesses et des pressions lors de l'impact sur le plan d'eau, chocs mécaniques sur les radiers ou les dissipateurs d'énergie.

Hormis les blessures liées au fait que le poisson ne tombe pas dans un matelas d'eau suffisant, certaines expériences ont mis en évidence l'apparition de dommages significatifs (lésions au niveau des branchies, des yeux et des organes internes) dès que la vitesse d'impact du poisson sur le plan d'eau dépasse 15-16 m/s et ce, quelle que soit sa taille (Bell et Delacy, 1972). Cette vitesse critique est atteinte après une chute variable suivant la taille du poisson : environ 30-40 m pour des smolts de 15-18 cm et 13 m seulement pour des kelts de 60 cm.

Néanmoins, dans la majorité des cas, la dévalaison par les déversoirs se fait sans dommages conséquents lorsque la profondeur d'eau au pied du barrage est suffisante, la plupart des obstacles fréquentés par le saumon présentant une hauteur ne dépassant que rarement la dizaine de mètres.

2.2.3. Mortalités lors du passage par les turbines

Dans le cas des aménagements hydroélectriques, les déversoirs sont la plupart du temps la voie la plus sûre pour permettre la dévalaison. En effet, des pertes bien plus conséquentes peuvent apparaître lors du passage dans les turbines des centrales hydroélectriques. Le passage à travers les turbines soumet le poisson à diverses contraintes susceptibles d'entraîner des mortalités importantes : risques de chocs contre les parties fixes ou mobiles de la turbine (au niveau des directrices, des aubes ou des pales de la roue), accélération et décélération brutales, variations très rapides de pression (Larinier & Travade, 2002). De nombreuses expérimentations sur des juvéniles de salmonidés ont été conduites dans divers pays (USA, Canada, Suède, Ecosse, Allemagne, France) pour déterminer les mortalités résultant du transit dans les principaux types de turbines (Bell, 1981 ; Monten, 1985 ; Larinier & Dartiguelongue, 1989 ; Čada, 1990, Bell, 1991 ; EPRI, 1992 ; Coutant & Whitney, 2000 ; Turnpenny *et al.*, 2000).

Les mortalités sont totales dans les turbines du type Pelton mais fort heureusement ces turbines, réservées aux très hautes chutes, ne sont généralement pas implantées sur les cours d'eau à saumons. Les mortalités des juvéniles de saumon dans les turbines Francis et Kaplan sont très variables en fonction des caractéristiques de la roue (diamètre, vitesse de rotation...), de leur régime de fonctionnement, de la hauteur de chute ainsi que de la taille du poisson concerné. Elles varient de moins de 5% à plus de 90% dans les turbines Francis. Elles sont en moyenne plus faibles dans les turbines Kaplan, de 5% à 20% environ (Larinier & Travade, 2002). Depuis quelques années, différents fabricants travaillent à l'élaboration de turbines moins dommageables (Odeh, 1999 ; Čada, 2001 ; Hecker & Cook, 2005) dans lesquelles la mortalité de smolts pourrait être limitée à quelques pourcent.

2.2.4. Mortalités par entraînement dans les prises d'eau agricoles et industrielles

Du fait de leur comportement migratoire, les incitant à suivre le courant, les smolts en dévalaison sont également susceptibles de se laisser entraîner dans les prises d'eau d'irrigation. Dans ce cas, les smolts ne peuvent pas poursuivre leur migration et sont tous perdus, au moins lorsque les canaux se terminent en cul de sac, ce qui est généralement le cas. Les risques d'entraînement dans les canaux d'irrigation sont éminemment fonction de la part de débit prélevé (Travade & Larinier, 1992). Il existe aussi des risques d'entraînement dans les prises d'eau des centrales nucléaires (risques bien supérieurs pour celles fonctionnant en circuit ouvert que celles fonctionnant en circuit fermé) et dans les prises d'eau de piscicultures (Larinier & Travade, 1999). A titre d'exemple, de 0.5 à 7.6% du stock

de smolts dévalant la Loire serait entraîné dans la prise d'eau de la centrale nucléaire de Saint-Laurent-des-Eaux, sur la Loire (Cohendet, 1993).

2.2.5. Dispositifs de restauration de la circulation

Afin de limiter les pertes occasionnées par les entraînements dans les prises d'eau, en particulier celles des centrales hydroélectriques, différents travaux ont été conduits depuis une vingtaine d'années. La plupart de ces travaux a porté sur le développement d'exutoires de surface associés aux grilles conventionnelles de prises d'eau des dérivations et centrales hydroélectriques. Ces grilles peuvent en effet exercer une certaine répulsivité et permettent le guidage des poissons vers l'exutoire. Cet effet répulsif s'avère d'autant plus marqué que l'espacement entre barreaux est réduit. La courantologie générale du canal d'aménée joue également un rôle important : les courants doivent être orientés vers le ou les exutoires et les vitesses doivent être limitées de façon à permettre aux poissons de se maintenir suffisamment longtemps en amont des grilles (Larinier & Travade, 2002). Afin d'obtenir des résultats satisfaisants, le débit dédié aux exutoires doit représenter 5 à 10% du débit turbiné, cette plage pouvant être réduite dans le cas de grilles fines. Comme pour les passes à poissons de montaison, l'évaluation *in situ* des exutoires indique des efficacités très variables, généralement comprises entre 50 et 80%, avec néanmoins quelques rares cas à plus de 90% d'efficacité lorsque les dispositifs de dévalaison sont associés à des grilles d'espacement entre barreaux de l'ordre de 25 mm (Croze & Larinier, 2007). L'utilisation de barrières comportementales (écrans hydrodynamiques, éclairage nocturne...) destinées à guider le poisson vers l'exutoire qui lui permet de contourner l'usine et d'éviter le transit dans les zones où les risques de mortalité sont élevés peut permettre, dans certains cas, d'augmenter l'efficacité de ces dispositifs (e.g. Larinier & Gosset, 1994 ; Chanseau *et al.*, 1999b ; Croze & Larinier, 1999 ; Croze *et al.*, 1999 ; Croze, 2008a).

Afin d'évaluer l'impact global d'un aménagement hydroélectrique, il convient de connaître non seulement l'efficacité de l'exutoire de dévalaison, mais aussi le taux de mortalité dans les turbines, la proportion de smolts dévalant par les barrages des centrales hydroélectriques et échappant ainsi au passage par les turbines. Cette proportion de smolts est variable en fonction des sites. En plus de la configuration propre de la prise d'eau, cette proportion est d'autant plus importante que la proportion de débit surversant par le barrage est élevée (Croze & Larinier, 1999 ; Aarestrup & Koed 2003) mais également que la longueur des smolts dévalants est faible (Croze, 2008a). Le fait que les smolts les plus grands dévalent en moindre proportion par les barrages serait à relier à leurs meilleures capacités de nage (Peake & McKinley, 1998).

2.2.6. Prédation et maladies

De façon bien plus marquée qu'à la montaison, les seuils et barrages peuvent favoriser la prédation par les poissons ou oiseaux ichtyophages au moment de leur dévalaison (Jepsen *et al.*, 1998). Les modifications d'habitat créées par les barrages dans les retenues, avec de faibles vitesses d'écoulement (Rieman *et al.*, 1991), ralentissent les passages, augmentent ainsi les temps de résidence, concentrent les prédateurs ainsi que leurs proies potentielles et créent un stress qui peut augmenter la vulnérabilité aux prédateurs. A titre d'exemple, 35-41% des smolts radiomarqués et lâchés en amont de l'aménagement hydroélectrique de Poutès-Monistrol, sur l'Allier, ont été prélevés par des prédateurs lors de leur passage dans la retenue de cet aménagement (Bach *et al.*, 2000). Dans certaines retenues danoises, des taux de mortalités bien supérieurs sont notés, dépassant les 80% (Jepsen *et al.*, 1998 ; Jepsen, 1999), le brochet (*Esox lucius* L.) étant alors responsable de plus de la moitié des prélèvements.

Des prédatations à la dévalaison peuvent également apparaître au pied des barrages et des centrales hydroélectriques. En effet, aux risques de mortalité directe par entraînement dans les prises d'eau ou lors des chocs occasionnés lors du passage par les déversoirs vient s'ajouter un risque de mortalité indirecte. Les traumatismes et/ou la désorientation des poissons après la chute les rendent plus sensibles à la prédation par des oiseaux ou par des poissons carnassiers : jusqu'à 30% de mortalité ont pu être observés sur certains sites (Ruggles & Murray, 1983). Koed *et al.* (2002) indiquent même qu'un fort taux de prédation (70%) peut apparaître lors du trajet dans le canal de fuite d'une centrale hydroélectrique. Ce fort taux est ici expliqué par une accumulation de prédateurs, sandre (*Stizostedion luviperca* L.) majoritairement, dans ce canal.

Enfin, les barrages pourraient exacerber la vulnérabilité des smolts à différentes pathologies. Loge *et al.* (2005) ont en effet démontré que des juvéniles de saumons du pacifique (*Oncorhynchus* spp.) en dévalaison sur la Columbia présentent une susceptibilité accrue aux maladies, la virulence des infections étant exacerbée du fait des stress chimiques (dégradation de la qualité de l'eau) qu'ils subissent mais aussi du fait des stress physiques causés par la présence de barrages et de prédateurs.

2.3. Modification des caractéristiques physico-chimiques de l'eau

Les barrages sont également susceptibles d'induire des modifications des caractéristiques physico-chimiques de l'eau de la rivière sur laquelle ils sont implantés. Ces modifications sont très limitées pour ceux de faible hauteur qui ne créent que de petites retenues à temps

de rétention réduit (Petts, 1984). Elles peuvent néanmoins être conséquentes dès que le volume de la retenue ou les temps de rétention augmentent.

2.3.1. Régime thermique

Les barrages peuvent induire une modification du régime thermique du cours d'eau, tant au niveau des températures moyennes que de l'amplitude thermique journalière (Angilletta *et al.*, 2008 ; Khangaonkar & Yang, 2008). En effet, du fait de l'augmentation des temps de séjour lors du passage dans les retenues, la température de l'eau augmente généralement à ce niveau. Cette augmentation de température concerne tout le volume d'eau stocké dans le réservoir lorsque celui-ci ne présente pas de stratification thermique (Bravard & Petts, 1993). Cette augmentation de température peut être préjudiciable au saumon, espèce d'eau froide, surtout en été, en limite sud de son aire de répartition.

Sur les grandes retenues, dans certaines conditions de profondeur (de 7 à 15 m au minimum) et de renouvellement des eaux, une stratification thermique peut se produire, les eaux les plus froides étant au fond, les plus chaudes en surface en été et parfois inversement en hiver (Bravard & Petts, 1993). La couche d'eau supérieure est plus sensible aux variations extérieures, ce qui peut accentuer le réchauffement en été. La position dans la colonne d'eau de la prise d'eau alimentant les turbines ou des vannes de décharge va alors déterminer le type de modification engendrée sur le régime thermique du cours d'eau en aval, une prise d'eau de surface ayant souvent tendance à favoriser un réchauffement alors qu'une prise d'eau de fond privilégiera un refroidissement. Ces modifications du régime thermique de la rivière peuvent causer une réduction des espèces natives, notamment du fait d'un moindre succès de leur reproduction (Petts, 1984). Pour le saumon, comme pour les autres salmonidés, un impact négatif d'un réchauffement des eaux par surverse au niveau des barrages est souvent noté. A l'aval des barrages induisant un réchauffement des eaux, les populations de salmonidés se raréfient souvent (y compris juvéniles de saumon) au profit d'autres espèces d'eau plus chaude comme les cyprinidés (Roux & Copp, 1993). L'impact négatif de rejets plus froids peut également se produire, comme sur le tronçon de la rivière Surna, au nord-ouest de la Norvège, situé en aval d'une retenue de montagne relarguant de l'eau depuis les couches de fond. Les juvéniles de saumons du secteur influencé par le rejet d'eau plus froide présentent une taille moindre, à âge identique, que ceux fréquentant des secteurs situés en amont de l'ouvrage. Le refroidissement induit ainsi une moindre croissance qui est à l'origine d'un retard de smoltification, les juvéniles fréquentant l'aval de l'aménagement restant une année de plus en rivière et subissant ainsi des taux de mortalité plus élevés (Salveit, 1990). Les opérations de lâcher d'eau froide en été peuvent également

provoquer, à proximité du lieu de lâchure, des chocs thermiques sur les poissons, chocs pouvant induire des mortalités (Bravard & Petts, 1993).

Banks (1969) a également noté un autre impact potentiel des modifications thermiques causées par les aménagements hydroélectriques installés en dérivation. Si la retenue de tels aménagements est stratifiée thermiquement, l'eau surversant au barrage sera plus chaude que celle prélevée par les turbines, plus en profondeur. Les saumons adultes en migration anadrome sont acclimatés, en aval de la restitution, à une température d'eau correspondant à la résultante entre les eaux provenant du barrage et de la centrale. Or, les débits turbinés étant généralement très largement supérieurs aux débits maintenus dans les tronçons court-circuités, la température du canal de fuite est généralement proche de celle de l'aval de la restitution. Les saumons sont donc incités à remonter plutôt dans les canaux de fuite que dans les eaux plus chaudes des tronçons court-circuités, augmentant la difficulté à atteindre les passes à poissons installées au niveau des barrages.

2.3.2. Oxygène

Les grandes retenues peuvent également favoriser l'apparition d'une stratification chimique, avec des eaux très oxygénées en surface, souvent sursaturées, alors qu'elles sont désoxygénées au fond, voir anoxiques, ces zones de fond devenant alors inhospitalières à tout peuplement piscicole (Roux & Copp, 1993), saumon en particulier.

Dans certains cas, notamment lorsque l'aval d'un obstacle est alimenté par des vannes de fond sans turbinage, la rivière met plusieurs kilomètres pour se réoxygéner par brassage. Ceci peut être très préjudiciable pour les saumons se trouvant dans le secteur aval au moment des lâchures, des concentrations minimales de 6-7 mg/L étant indispensables au bon développement de l'œuf, de l'alevin et du tacon, les teneurs létales variant entre 1.1 et 2.3 mg/L selon l'âge du tacon (Héland & Dumas, 1994 ; Crisp, 1996). Pour les adultes en migration anadrome, Alabaster & Lloyd (1982) suggéraient de retenir 5 mg/L comme valeur létale, même si des migrations vers l'amont ont pu être observées jusqu'à des concentrations de 3.8 mg/L dans l'estuaire de la Tamise (Alabaster & Cough, 1986). Solomon & Sambrook (2004) remarquent d'ailleurs que des valeurs de 7 mg/L minimum sont observées dans les rivières à saumons exemptes de problèmes relatifs à l'oxygène. La directive 2006/44/CE du Parlement européen et du Conseil du 6 septembre 2006 concernant la qualité des eaux douces ayant besoin d'être protégées ou améliorées pour être aptes à la vie des poissons recommande d'ailleurs de ne jamais tomber en deçà de 7 mg/L pour les rivières à salmonidés, des concentrations de plus de 9 mg/L devant être observées au moins la moitié du temps (Journal officiel, 2006).

Inversement, les eaux de surface, naturellement chargées en oxygène, peuvent se sursaturer en oxygène lorsqu'elles sont brassées par les turbines ou surtout lors de surverse par les déversoirs. Les sursaturations alors créées peuvent conduire à des teneurs en oxygène supérieures à 120% et atteignant même 145% dans certains cas. Il en résulte des mortalités de saumon atlantique à l'aval des barrages de certains fleuves côtiers canadiens (Bravard & Petts, 1993), le même phénomène étant observé sur d'autres espèces de salmonidés migrateurs sur la Columbia (Raymond, 1979). Plus que la sursaturation en oxygène, ces mortalités sont provoquées par la sursaturation en azote, voire en CO₂, qui accompagne un fort brassage d'eau et d'air atmosphérique, et qui peut provoquer une embolie gazeuse ou maladie des "bulles de gaz" (Alabaster & Lloyd, 1982 ; Ebel, 1969 ; Girard & Elie, 2007).

Enfin, du fait de la réduction de la vitesse du courant dans les retenues, qui induit une diminution de la turbidité et donc favorise la pénétration de la lumière, ainsi qu'un enrichissement en nutriments, la photosynthèse se trouve augmentée. Le développement souvent important du phytoplancton dans la retenue peut également amplifier la sursaturation en oxygène des couches de surface généralement peu dommageables pour les poissons, et surtout créer des épisodes d'anoxie de ces mêmes couches, la nuit, lorsque l'activité photosynthétique est nulle et que la respiration de ce phytoplancton abondant va rapidement consommer l'oxygène dissous dans l'eau (Bravard & Petts, 1993).

2.3.3. Polluants

Tout d'abord, la qualité de l'eau peut être détériorée lors de la mise en eau de la retenue que ce soit par des composés inorganiques, dont certains peuvent être toxiques, du fait du lessivage des sols nouvellement inondés ou par des composés organiques suite à la décomposition de la végétation ennoyée (Baxter & Glaude, 1980).

En plus de cette dégradation temporaire de la qualité de l'eau, des problèmes persistants de qualité d'eau apparaissent dans les retenues, ces problèmes étant généralement d'autant plus prononcés que le volume de la retenue est important. La décomposition de la matière organique au niveau des couches profondes (hypolimnion) liée à la décantation du plancton formé dans les couches de surface (épilimnion) peut conduire à un épuisement en oxygène près du fond des retenues (Baxter & Glaude, 1980). L'hypolimnion se trouve alors chargé en composés réduits (ions ferreux, manganéux, sulfides) et présente un pH bas. Dans le cas des prises d'eau en profondeur, leur effet est défavorable à l'aval lorsque le débit est faible.

Lors des opérations de vidange ou de chasse, les sédiments évacués riches en substances réduites et en matières organiques non décomposées peuvent réduire le taux d'oxygène aval par consommation, voire être toxiques s'ils contiennent de l'ammoniaque (Bravard & Petts, 1993). Ces sédiments peuvent également accumuler des micropolluants comme des pesticides, des hydrocarbures, des métaux lourds. Ces polluants seront alors relargués en forte concentration lors des opérations de chasse ou de vidange. Une revue des effets potentiels ou avérés sur le saumon de la plupart des polluants susceptibles de s'accumuler dans les retenues est présentée en annexe 1.

2.4. Dégradation de la qualité des habitats

La construction de seuils et barrages affecte aussi l'habitat du saumon atlantique lors de sa phase de vie en eau douce, que ce soit par ennoisement des zones de reproduction des adultes et de croissance des juvéniles, par colmatage de ces mêmes zones, par artificialisation des rives ou par modification des régimes hydrologiques.

2.4.1. Ennoisement des zones productives

Les barrages, vont tout d'abord induire une augmentation de la hauteur de la colonne d'eau dans la retenue, associée à une diminution des vitesses d'écoulement avec passage d'un écoulement lotique à un écoulement lentique. Il en résulte un ennoisement des zones de reproduction des adultes et de zones de croissance des juvéniles (Roux & Copp, 1993), ce qui conduit à une perte de productivité du cours d'eau. Des vitesses d'écoulement soutenues, de plusieurs dizaines de cm/s, sont en effet nécessaires que ce soit pour la reproduction des adultes ou la croissance des juvéniles (Bardonnnet & Baglinière, 2000 ; Armstrong *et al.*, 2003).

Une succession de retenues sur un même cours d'eau peut limiter significativement les zones productives pour le saumon atlantique. Par exemple, 27% des habitats sont perdus sur le bras principal de la rivière Penobscot (Maine, U.S.A) alors que 57% sont perdus sur la branche ouest de cette même rivière du seul fait de la présence de retenues (Fay *et al.*, 2006). Les barrages, en tout cas ceux destinés à la production d'hydroélectricité, étant généralement construits dans des secteurs à forte pente, ce sont généralement les meilleures zones de production qui sont détruites. Si les retenues sont trop nombreuses et trop proches les unes des autres, l'ennoisement peut concerner la grande majorité des zones servant à la reproduction et la croissance du saumon atlantique (Larinier, 2001), limitant considérablement les zones courantes, comme sur la partie franco-allemande du Rhin où dix barrages ont conduit à la suppression de 90% des zones courantes (Vauclin & Luquet, 2000).

2.4.2. Colmatage des zones productives

Du fait du ralentissement de l'écoulement induit en amont des barrages, ces derniers favorisent également la sédimentation dans les retenues. Une part importante du transport solide est en effet piégée dans les réservoirs. Cela concerne généralement la totalité des apports grossiers (galets, graviers), plutôt en partie amont de retenue, et la majorité des apports fins (limons), plutôt en partie aval de retenue. Le comblement de la retenue qui en résulte peut être plus ou moins rapide. Pour les grands barrages européens, Bravard & Petts (1993) estiment que le taux de comblement est d'environ 1% par an, mais des comblements plus rapides sont observés en particulier sur des cours d'eau à fort transport solide.

Le colmatage induit par les barrages dans les retenues participe, avec l'ennoisement, à la destruction des zones de reproduction des adultes et de croissance des juvéniles de saumon initialement présentes à ce niveau (Roux & Copp, 1993). Les différentes zones fréquentées par le saumon atlantique lors de sa phase de vie en eau douce, en dehors des corridors migratoires, nécessitent un substrat grossier plutôt dépourvu de fines (gamme de granulométries et taux de fines acceptables pour les habitats de reproduction des adultes, de nursery des alevins ou de croissance des juvéniles synthétisés par Bardonnnet & Baglinière, 2000 et Armstrong *et al.*, 2003).

Le piégeage des apports fins et grossiers dans les retenues peut également influencer la nature du substrat à l'aval du barrage en empêchant l'apport de matériaux au cours d'eau aval. Le lit aval a donc tendance à s'inciser (Ligon *et al.*, 1995). Le substrat des zones en aval des barrages s'érode et ce, jusqu'à obtention d'une pente suffisamment faible pour que la vitesse du courant soit ramenée sous le seuil de mise en mouvement des matériaux ou jusqu'à ce que la roche mère soit atteinte. Dans ce dernier cas, les habitats ne conviennent plus ni à la reproduction du saumon, ni à la croissance des juvéniles. Sur la Garonne, l'aval de Toulouse a connu une forte extraction de granulats des années 1960 aux années 1980 (Beaudelin, 1987 ; Steiger *et al.*, 1998). La présence de nombreux barrages en amont, associée à un fort taux d'endiguement des berges, a non seulement empêché une recharge en substrat depuis l'amont, mais a également conduit à un appauvrissement en granulats, même après l'arrêt des opérations d'extraction : augmentation de 20% des surfaces dépourvues de graviers et galets entre 1990 et 2006 sur un secteur de près de 75 km en aval de Toulouse (Delmouly *et al.*, 2007). Sur le parcours franco-allemand du Rhin, une chaîne de dix grands barrages hydroélectriques a complètement bloqué le flux solide, obligeant la déverse annuelle de 200 000 m³ de graviers à l'aval du barrage d'Iffezheim pour compenser l'effet de l'érosion progressive (Vauclin & Luquet, 2000).

Les opérations de chasse, voire de vidange, destinées à nettoyer les réservoirs, exercent également un impact négatif fort sur l'habitat aval. Ces opérations vont rejeter majoritairement des sédiments fins, plus faciles à remobiliser et accumulés plutôt en partie aval de retenue. Le transit et la re-déposition des sédiments fins sur le fond des secteurs en aval sont susceptibles de colmater les zones de frayères ou d'asphyxier le frai et les poissons ainsi que les organismes benthiques (Bravard & Petts, 1993).

2.4.3. Artificialisation des habitats au niveau des dérivations

Dans le cas des aménagements hydroélectriques en dérivation, les canaux artificiels (d'amenée et de fuite) créés, dont les berges voire le fond sont généralement bétonnés, n'offrent pas ou peu de microhabitats refuges pour la faune d'insectes, de crustacés comme d'habitat pour les poissons (Bravard & Petts, 1993). Ces dérivations ne peuvent donc généralement pas constituer de secteurs productifs pour le saumon. Elles sont néanmoins largement fréquentées par les smolts au cours de la dévalaison. L'absence de caches dans les canaux de dérivation participe, avec l'augmentation des temps de résidence au niveau des points de blocage et avec les phénomènes de désorientation suite au passage par des clapets ou des turbines, à l'augmentation des taux de prédation observés dans ces milieux (Koed *et al.*, 2002).

2.4.4. Modification du régime hydrologique

Les barrages induisent souvent de profondes modifications du régime hydrologique des cours d'eau sur lesquels ils sont implantés. Par exemple, l'examen des 139 plus grandes rivières d'Amérique du Nord, d'Europe et de l'ex URSS indique que 77% de leur débit total originel est maintenant modérément à fortement modifié par la présence des barrages du fait des opérations de régulation, du transfert de débit d'un bassin versant à un autre ou des prélèvements pour l'irrigation (Dynesius & Nilsson, 1994). Les rivières non touchées par ces modifications de débit sont généralement les plus petites et celles situées très au nord. Au Royaume-Uni, seulement 11% des rivières présentent encore un régime naturel (Cowx, 1998).

Ces modifications de débit perturbent probablement la migration de montaison sur tout le cours des fleuves compris entre le milieu marin et l'aval du barrage le plus amont, puisque le débit est le facteur environnemental le plus fréquemment cité comme contrôlant la migration anadrome du saumon atlantique (Banks, 1969 ; Jonsson, 1991).

Les modifications du régime hydrologique des cours d'eau affectent également leur l'habitat piscicole. L'hydrologie détermine non seulement l'habitat physique dans lequel le saumon vit,

mais aussi celui des organismes dont il se nourrit. Le régime du cours d'eau exerce donc une influence directe et indirecte sur les populations de saumons (Gilvear *et al.*, 2002). Les composantes biologiques des systèmes d'eaux courantes sont adaptées à l'écoulement naturel, c'est-à-dire aux fluctuations complexes des débits naturels. Les crues ont en particulier leur utilité en nettoyant le substrat des frayères, en maintenant une diversité morphologique et en facilitant la remontée des poissons et aussi la recharge des nappes phréatiques (Bravard & Petts, 1993).

L'impact des barrages sur le régime du cours d'eau dépend du mode de gestion retenu. Les effets positifs des épisodes naturels de forts débits sont inhibés par les barrages écrêteurs de crues ou ceux destinés au soutien d'étiage (e.g. sur la rivière Penobscot, Fay *et al.*, 2006). Les petites retenues collinaires, destinées à stocker de l'eau pour l'irrigation, lorsqu'elles sont nombreuses sur le bassin versant, peuvent également influencer grandement les crues, en limitant leur valeur de pointe, et les modules d'hiver, en limitant leur volume (Galéa *et al.*, 2005).

Néanmoins, les plus grosses perturbations sont certainement induites par les aménagements générant des éclusées. Les éclusées consistent, au niveau d'une centrale, à turbiner de l'eau en période de pointe de consommation électrique puis à stopper le turbinage lorsque la demande en énergie diminue. Ces pics de demande peuvent apparaître à l'échelle de la semaine ou de la journée, voire même à l'échelle horaire. Les mises en route et arrêts de centrales hydroélectriques vont induire des variations de débit en aval pouvant être conséquentes. Par exemple, sur la Maronne, affluent de la Dordogne, le débit pouvait passer – avant préconisations de gestion – presque instantanément de la valeur du débit réservé (0.5 m³/s) à 17 ou même 45 m³/s (Anonyme, 1999). Les nombreuses et importantes variations de débit en aval des centrales hydroélectriques fonctionnant par éclusées peuvent perturber le milieu aquatique en général, mais aussi le saumon atlantique en particulier. Salveit (1990) trouve en effet significativement moins d'alevins de saumon atlantique dans un secteur soumis aux éclusées que dans un secteur similaire non soumis. Les perturbations touchant le secteur soumis aux éclusées peuvent être multiples et affecter différents stades du cycle de vie.

Tout d'abord, il existe un risque d'exondation de frayères en période de reproduction (Cazeneuve *et al.*, 2006 ; Halleraker *et al.*, 2007). Ce risque peut être diminué en définissant un débit minimum à respecter au cours de la période de reproduction (Lascaux *et al.*, 2004).

Des entraînements des jeunes alevins sont également observés lors des augmentations rapides de débit qui engendrent des vitesses trop fortes à proximité du substrat (Ottaway &

Clarke, 1981 ; Gibbins & Acornley, 2000). Ces dérives peuvent concerner un nombre conséquent de juvéniles, puisque jusqu'à 100 000 alevins peuvent ainsi dévaler prématurément la rivière Suldalslåen, en Norvège, lors du passage de 12-15 m³/s à plus de 100 m³/s, ce qui induit des mortalités correspondant à 5.6-11% des mortalités d'alevins classiquement observées au cours de la première année de vie (Saltveit *et al.*, 1995). Les alevins pourraient également subir une mortalité exacerbée dans les secteurs soumis aux éclusées du fait de pertes énergétiques accrues. Les alevins dans un secteur influencé par une centrale de la rivière Stjørdalselva (Norvège) dépensent en effet plus d'énergie que ceux fréquentant un tronçon physiquement et chimiquement similaire mais non influencé par la centrale. Cette dépense d'énergie supplémentaire induit des réserves énergétiques moindres de près d'un tiers (Berg *et al.*, 2006). Elle est notamment liée à la nécessité de changer d'habitat à chaque éclusée afin de se maintenir dans des habitats favorables et induit donc une diminution de l'énergie emmagasinée au cours de l'été qui peut affecter la survie hivernale (Scruton *et al.*, 2005).

Une autre perturbation liée aux éclusées concerne le risque d'échouage ou de piégeage de poissons dans les zones du cours d'eau rapidement découvertes ou déconnectées par la baisse du débit (Scruton *et al.*, 2005). Le stade alevin est le stade le plus touché (Saltveit *et al.*, 2001 ; Hessevik, 2002 ; Lascaux *et al.*, 2006) mais ces échouages peuvent également concerner des pré-smolts (Hvidsten, 1985). Le principal facteur influençant ces échouages, comme les dérives, est lié à la vitesse à laquelle interviennent les variations de débit, exprimée en vitesse de variation de hauteur d'eau. Pour minimiser les impacts, les valeurs de vitesse de variation de hauteur d'eau de moins de 10 cm/h sont à rechercher (Halleraker *et al.*, 2003).

La baisse des débits lors des arrêts des éclusées pourrait également être préjudiciable à la dévalaison des smolts, les taux de retours de smolts dévalant par faible débit étant moindres que ceux de smolts dévalant par fort débit (Hvidsten & Hansen, 1988).

En plus des problèmes de progression évoqués au §2.1.4 du présent chapitre, les secteurs court-circuités des aménagements hydroélectriques implantés en dérivation sont généralement très déficitaires en eau, ce qui modifie radicalement leur habitat. Cette réduction des débits transforme le fleuve ou la rivière en cours d'eau d'ordre inférieur et l'habitat présente souvent une succession de mouilles de faible profondeur et de seuils (Roux & Copp, 1993), peu favorables aux individus de grande taille comme le saumon adulte. Ces faciès favorisent par contre le développement d'une couverture algale et le réchauffement (Bravard & Petts, 1993).

3. FACTEURS CONDITIONNANT LA FRANCHISSABILITE DES OBSTACLES

Les impacts exercés par les seuils et barrages sur le saumon atlantique sont donc de différentes natures et touchent tous les stades de cette espèce lors de sa phase de vie en eau douce et saumâtre. Le plus évident reste néanmoins l'impact exercé par tout obstacle sur la migration anadrome. Les réticences qu'éprouvent les saumons à franchir les seuils et barrages, même pourvus de passes à poissons, sont classiquement observées et restent encore mal comprises (Thorstad *et al.*, 2008). Avant de tenter de mieux comprendre quels facteurs limitent aujourd'hui les performances des passes en place, il paraît indispensable de dresser l'état des connaissances sur les facteurs susceptibles de conditionner la franchissabilité d'un obstacle, qu'ils soient liés à l'obstacle ou d'origine biologique.

3.1. Facteurs physiques

La franchissabilité directe d'un obstacle dépourvu d'une passe à poissons est évidemment liée à la chute qu'il induit. Ceci est incontestablement un facteur prépondérant en relation avec les capacités de nage et de saut des poissons. Néanmoins d'autres facteurs influencent également cette franchissabilité (Larinier, 2002a ; Ovidio *et al.*, 2007), comme :

- les conditions hydrauliques sur et au pied de l'obstacle à savoir la vitesse,
- le tirant d'eau et l'épaisseur de la lame d'eau déversante,
- la forme des écoulements, en particulier au pied de l'obstacle (turbulence, zones de recirculation...),
- l'aération et la profondeur au pied de la chute pour les obstacles verticaux (Figure 7),
- critères auxquels viennent s'ajouter la longueur et la pente du coursier pour les obstacles à parement aval incliné (Figure 8).

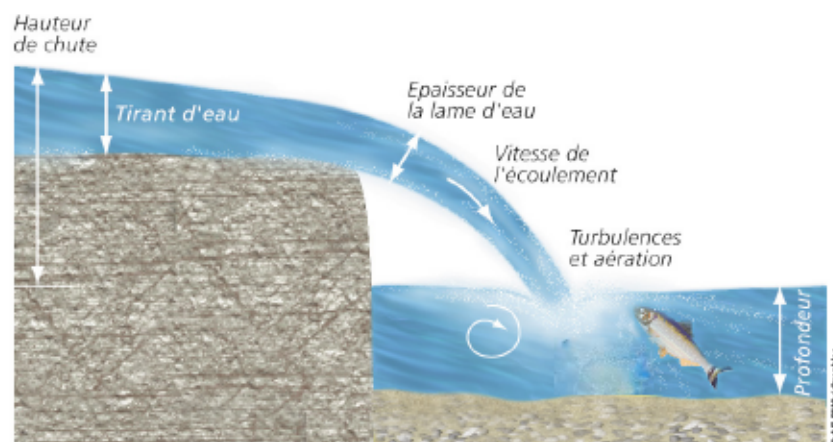


Figure 7 : Facteurs physiques influençant la franchissabilité d'un obstacle vertical (Source : Croze & Larinier, 2001).

Des hauteurs de chutes mêmes faibles (de quelques dizaines de cm) peuvent entraîner des blocages dans le cas de conditions hydrauliques défavorables, de pente trop prononcée ou de manque de profondeur au pied de la chute (Ovidio & Philippart, 2002).

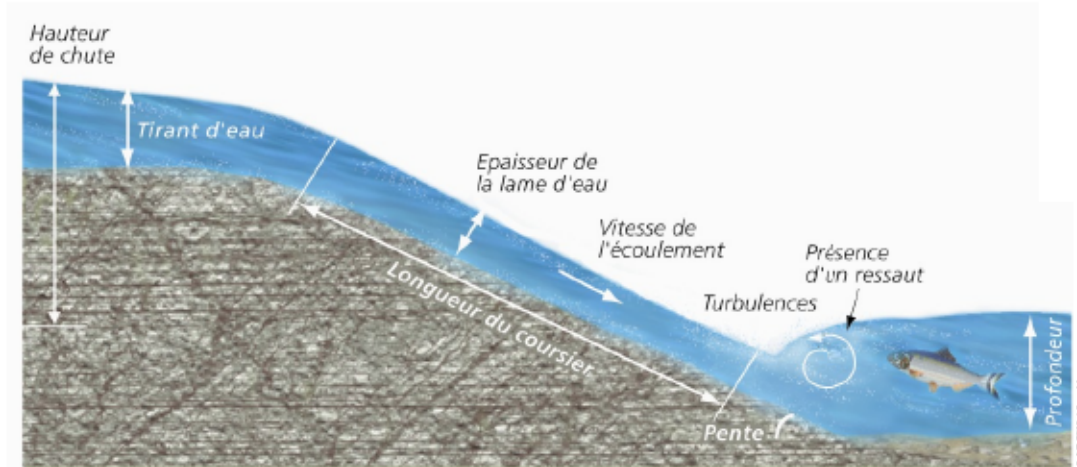


Figure 8 : Facteurs physiques influençant la franchissabilité d'un obstacle à parement aval incliné (Source : Croze & Larinier, 2001).

3.2. Facteurs biologiques

Les facteurs biologiques conditionnant le franchissement des obstacles sont ceux dictant les capacités physiques des individus et donc leurs possibilités à progresser en nageant dans un écoulement à vitesse donnée ou à franchir un obstacle par saut.

3.2.1. La nage

Le saumon se meut par ondulation du corps et de la nageoire caudale (Weeb, 1984). La vitesse de nage des poissons est classée en 3 types (Webb, 1975) : vitesse de croisière (cruising ou sustained speed), vitesse soutenue (prolonged ou steady speed) et vitesse de pointe (burst ou sprint speed). Chez le saumon, la vitesse de croisière peut être maintenue pendant plus de 200 min et ne met en œuvre que des mécanismes physiologiques aérobie, principalement au niveau des muscles rouges, si bien que la consommation d'oxygène est proportionnelle à l'effort fourni (Webb, 1975). La vitesse de pointe nécessite une forte activité ne pouvant être maintenue plus d'une quinzaine de secondes car elle met principalement en œuvre les muscles blancs, sièges de mécanismes anaérobies, ce qui se traduit principalement par la décomposition du glycogène musculaire en acide lactique (Black, 1957 ; Black *et al.*, 1960, 1966). Si les réactions anaérobies permettent de générer très rapidement une grande puissance musculaire, elles mettent néanmoins en jeu une énergie limitée dans la mesure où les réserves en glycogène des muscles sont limitées et où la concentration en acide lactique, à partir d'un certain seuil, a tendance à inhiber en retour la

contraction musculaire. L'acide lactique produit devra être oxydé *a posteriori* ce qui implique une période de récupération. L'activité anaérobie conduit à contracter une dette en oxygène. Si la vitesse maximale est prolongée trop longtemps, cette dette induira la mort du poisson (Wood *et al.*, 1983). La vitesse soutenue peut être maintenue entre 15 s et 200 min, les mécanismes physiologiques impliqués étant à la fois aérobies et anaérobies, en proportions variables (Hudson, 1973). Ainsi, plus la vitesse nécessaire au franchissement d'un obstacle est élevée, moins le saumon (comme tout autre poisson) disposera de temps pour le franchir. Le franchissement d'un obstacle ou la progression dans une passe à poissons à des vitesses supérieures aux vitesses soutenues peut donc induire une mort de l'animal (Booth *et al.*, 1996).

Les principales variables environnementales ayant un impact sur la vitesse de nage sont donc la température et la concentration en oxygène dissous puisque ces deux paramètres déterminent la cinétique des mécanismes respectivement anaérobies et aérobies. La vitesse des poissons dépend également de leur forme (Webb, 1984) et est proportionnelle à leur taille : plus le poisson est grand, plus il pourra progresser rapidement. En effet, Wardle (1975) a démontré qu'à chaque ondulation du corps, un poisson parcourt en moyenne une distance égale à 0.7 fois sa longueur. A partir de ce postulat, et utilisant une formule empirique¹⁰ dérivée de Zhou (1982), nous pouvons nous inspirer de la démarche développée par Beach (1984) et calculer la vitesse maximale théorique du saumon adulte (Figure 9).

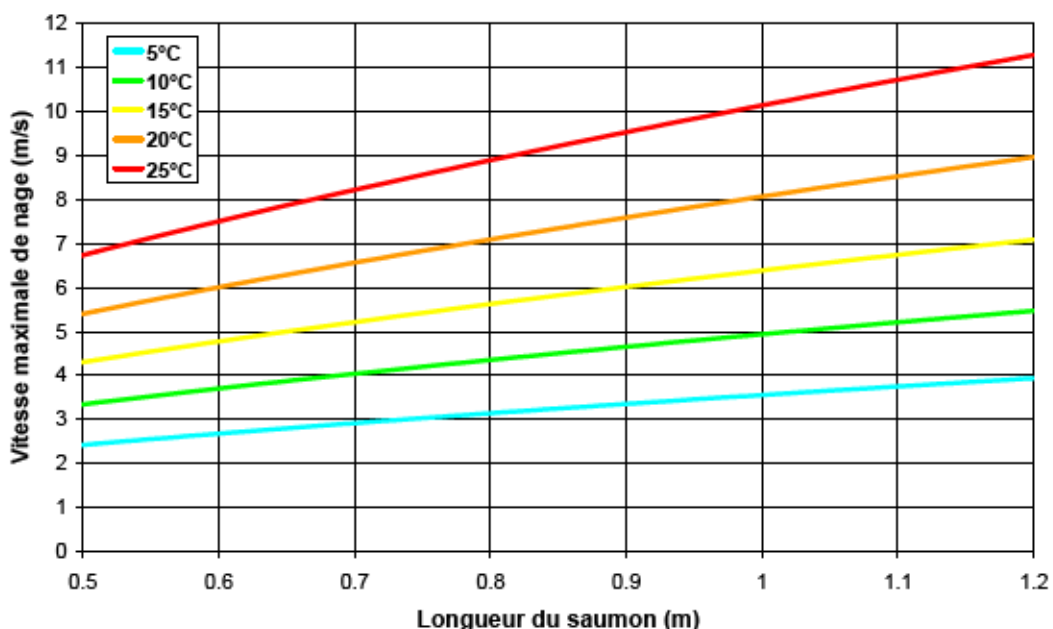


Figure 9 : Vitesse de pointe maximale théorique pour un saumon adulte.

¹⁰ $V_{\max} = 0.7L/2t$, avec V_{\max} =vitesse maximale de nage en m/s, L =longueur du poisson en m et t =temps de contraction musculaire en s (Wardle, 1975),
 $t = 0.1700L^{0.4288} + 0.0028\ln(T) - 0.0425L^{0.4288} \ln(T) - 0.077$, avec T =température musculaire en °C (Zhou, 1982)

Les vitesses de nage maximales pouvant être maintenues pendant 10 minutes par des grilses de 55 cm sont cependant bien moindres : 180 ± 13 cm/s à 12°C et 220 ± 10 cm/s à 18°C (Booth *et al.*, 1996). En effet, la vitesse maximale de nage ne peut être maintenue indéfiniment. Le temps maximum au cours duquel elle pourra être maintenue correspond à l'endurance du poisson. L'endurance d'un saumon adulte (Figure 10) peut être déterminée à partir des formules empiriques¹¹ développées par Zhou (1982).

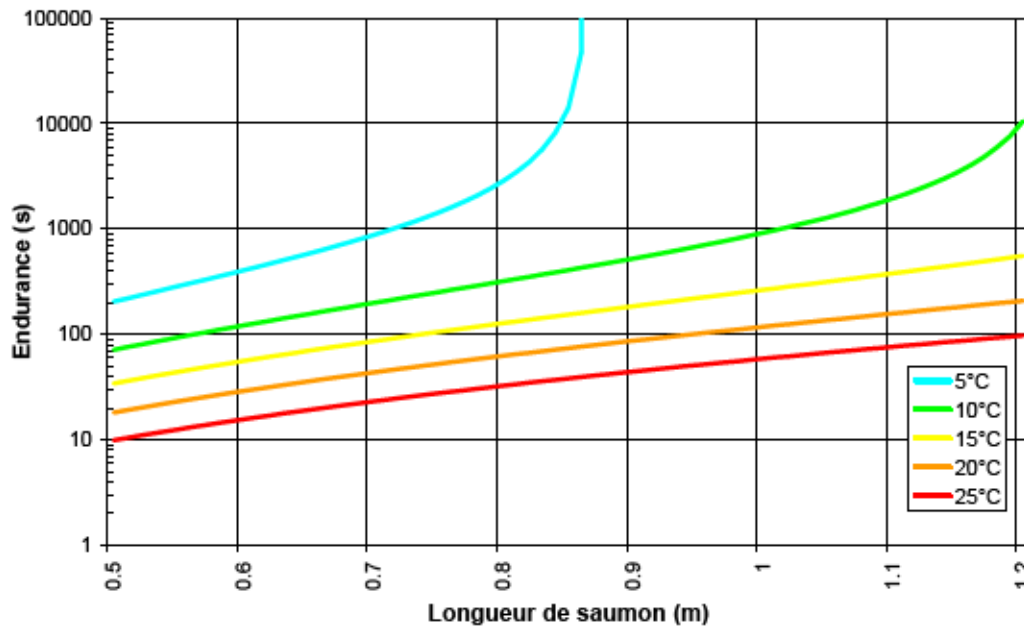


Figure 10 : Endurance pour un saumon atlantique adulte.

Les performances de nage d'un saumon, comme de tout poisson, sont donc définies à partir de la vitesse que peut maintenir le poisson sur une période donnée (endurance). La distance

¹¹ L'endurance à différentes vitesses de nage peut être prédite en rapportant les performances du poisson à une valeur maximale d'énergie emmagasinée par le poisson. Dès que la vitesse du poisson est supérieure à sa vitesse de croisière, la quantité de glycogène stocké dans les muscles va être réduite. L'endurance (T_{\max} en s) est calculée en divisant l'énergie totale emmagasinée et utilisable par contraction anaérobie (E en J) par la différence entre l'énergie chimique potentielle (P_c en W) requise pour permettre la progression du poisson dans l'eau à une vitesse donnée et l'énergie éventuellement produite par les muscles rouges (P_r en W) au cours de la contraction aérobie : $T_{\max} = E/(P_c - P_r)$.

Il a été démontré que l'énergie stockée dans les muscles blancs (glycogène) d'un poisson téléostéen au repos est d'environ 10g/kg de muscle. La glycolyse (métabolisation du glycogène en acide lactique) produit 558 J/g de glycogène. En considérant qu'en moyenne, 50% du poids d'un poisson correspond à sa masse musculaire et en employant la même relation taille poids que celle utilisée par Beach (1984) pour le saumon ($M = 10.836 L^{2.964}$, avec M en kg), on obtient $E = 5580/2 \times 10.836 L^{2.964}$.

P_c est calculé pour une longueur de poisson, une vitesse de nage et une température d'eau données en utilisant la formule suivante également développée par Zhou (1982) et considérant également la force de traînée et l'efficacité de la propulsion : $P_c = 0.9751 \times e^{(-0.00522 T)} \times V^{2.8} \times L^{-1.15}$ avec V = vitesse de nage en m/s.

Le taux maximum d'assimilation d'oxygène pour le saumon indiqué par Brett (1965, 1972) est de 800 mg d' O_2 par kg de poisson par h. Sachant que 1 mg d' O_2 peut permettre la libération d'une énergie de 20J, la puissance produite par contraction aérobie dans les muscles rouges est de 16000 J/kg/h soit 4.44 J/kg/s. Ainsi la puissance produite par contraction aérobie est $P_r = 4.44 \times 10.836 L^{2.964}$.

maximale (D_{max} en m) qu'un poisson peut parcourir est infinie tant que la contraction anaérobie n'est pas mise en œuvre, c'est-à-dire tant que le poisson se déplace à sa vitesse de croisière. Zhou (1982) propose une équation empirique¹² pour calculer cette vitesse de croisière maximale, qui détermine le point à partir duquel la seule contraction aérobie n'est plus suffisante et les réserves énergétiques commencent à être utilisées. Dès que cette vitesse est dépassée, la distance maximale franchissable par un poisson est fonction des performances de nage mais également de la vitesse de courant (U en m/s) et donnée par la formule suivante proposée par Powers & Orsborn (1985) : $D_{max} = (V - U) \times T_{max}$.

En appliquant cette relation avec les valeurs de vitesse maximale de nage d'un saumon adulte présentées à la Figure 9 et les valeurs correspondantes d'endurance (Figure 10), nous obtenons les distances maximales représentées à la Figure 11.

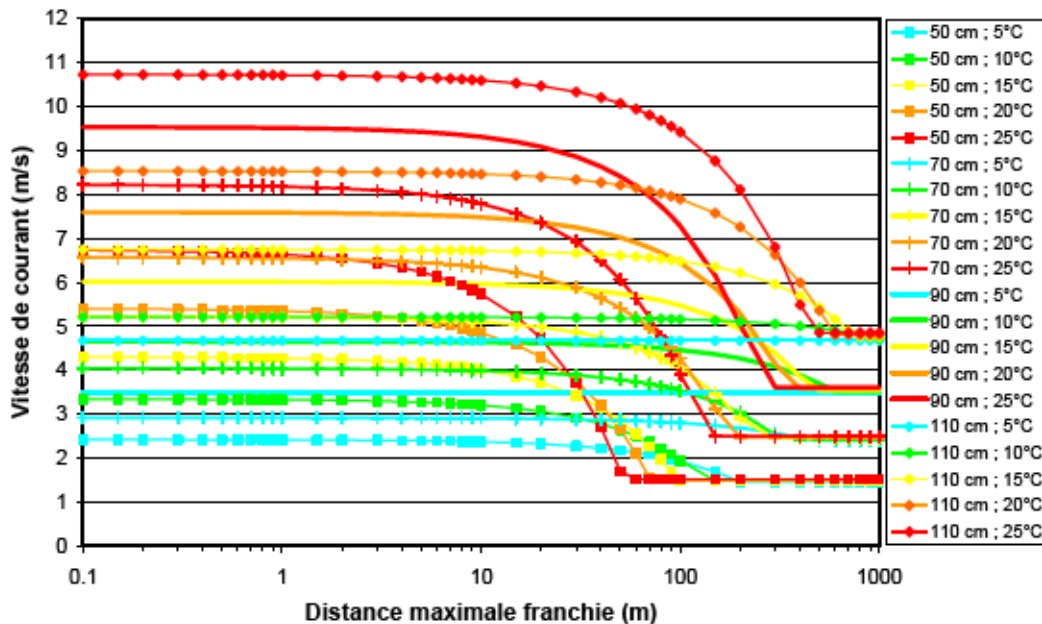


Figure 11 : Distances maximales franchies par un saumon atlantique adulte en fonction des vitesses d'écoulement.

Toutes ces valeurs sont de même grandeur que celles observées plus récemment pour des grilses d'une cinquantaine de centimètres à environ 10°C (Tableau 1, Colavecchia *et al.*, 1998).

¹² $V_{crois_{max}} = 1.0091 \times e^{(0.001904 T)} \times L^{0.4107} \times P_f^{0.357}$

Tableau 1 : Caractéristiques de nage de grises (taille entre 48.3 et 54.8 cm) dans une buse de laboratoire à 10.1±1.6°C (d'après Colavecchia et al., 1998).

	Vitesse de courant (m/s)		
	Faible (1.55)	Modérée (1.92)	Forte (2.55)
Distance maximale parcourue (m)	18.706	13.579	10.770
Vitesse moyenne (m/s)	2.019	2.287	3.168
Vitesse maximale (m/s)	3.239	3.437	4.060
Vitesse moyenne (L/s)	3.831	4.593	6.190
Vitesse maximale (L/s)	6.165	6.916	7.906
Accélération moyenne (m/s ²)	1.588	1.965	2.471
Accélération maximale (m/s ²)	2.186	2.793	2.977

3.2.2. Le saut

Un autre facteur à prendre en compte pour le franchissement d'obstacles par le saumon est sa capacité à effectuer des sauts, faculté bien développée chez cette espèce comme chez tous les salmonidés (Stuart, 1964). Le mouvement d'un poisson effectuant un saut peut être assimilé à celui d'un projectile (Powers & Osborn, 1985). La trajectoire décrite est une parabole¹³. La distance maximale parcourue par le poisson sur les plans horizontal¹⁴ (X_{\max} , en m) et vertical¹⁵ (Y_{\max} , en m), en considérant comme vitesse initiale la vitesse maximale de nage, est représentée Figure 12. Les adultes de saumon peuvent donc potentiellement effectuer des sauts de plusieurs mètres de hauteur lorsque la température est suffisante. De tels sauts ne sont cependant possibles que si la vitesse de courant au point d'appel est nulle et que le poisson est capable de prendre son élan et d'atteindre sa vitesse maximale au pied de la chute. Ceci est seulement possible dans le cas d'une zone suffisamment profonde située au pied même de l'obstacle (Ombredane *et al.*, 1987), la réduction de la profondeur dans un tel secteur limitant les possibilités de saut (Kondratieff & Myrick, 2005).

Toutes les capacités de nage et de saut présentées précédemment sont néanmoins relatives à des saumons en excellente condition physique (pas de blessures), disposant encore d'une bonne partie de leurs réserves énergétiques (c'est-à-dire depuis peu de temps en eau douce). Par ailleurs, l'endurance doit être prise comme une durée d'effort maximale provoquant l'épuisement total du poisson. En pratique, il convient de se situer bien en deçà

¹³ La position du poisson est caractérisée par deux équations de mouvement, selon les axes horizontaux et verticaux. La position horizontale à l'instant t est : $x(t) = v_0 \cos(\theta) t$ avec v_0 = vitesse de déplacement initiale en m/s et θ = angle de projection par rapport à l'horizontale.

La position verticale à l'instant t est $y(t) = v_0 \sin(\theta) t - \frac{1}{2} g t^2$.

¹⁴ La distance maximale parcourue par le poisson sur le plan horizontal (X_{\max}) correspond au retour du poisson à la position verticale initiale (soit 0). Elle est donc donnée par résolution de l'équation $y(t) = 0$ qui a 2 solutions : $t=0$ (position initiale) et $t = (2v_0 \sin(\theta)) / g$ (position finale) d'où $X_{\max} = (2 v_0^2 \cos(\theta) \sin(\theta)) / g$.

¹⁵ La distance maximale parcourue par le poisson sur le plan vertical (Y_{\max} , en m) est obtenue à mi parcours d'une trajectoire parabolique en supposant que le frottement de l'air est nul soit pour $t = (v_0 \sin(\theta)) / g$ d'où $Y_{\max} = (v_0 \sin(\theta))^2 / 2g$.

de ces limites pour ce qui est de l'effort à demander aux migrateurs lors du franchissement d'un obstacle, en particulier dans un dispositif de franchissement (Larinier, 2002a).

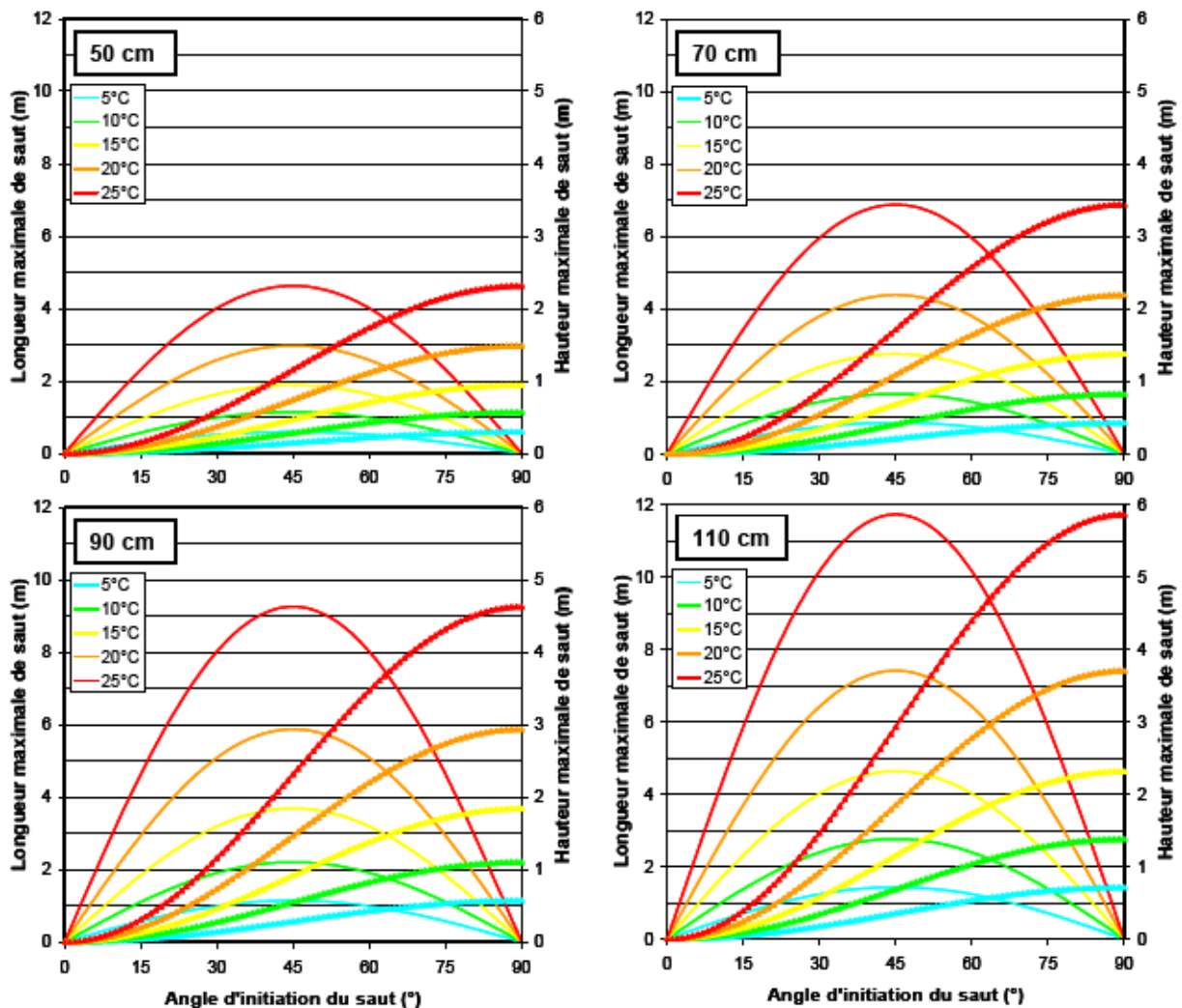


Figure 12 : Longueur (trait fin) et hauteur (trait épais marqué d'un triangle) maximales parcourues par un saumon de 50, 70, 90 ou 110 cm effectuant un saut à différentes températures en fonction de l'angle d'incidence.

La température de l'eau, la concentration en oxygène dissous, la longueur du saumon, son état de santé ainsi que l'état de ses réserves énergétiques sont donc des facteurs conditionnant le franchissement d'un obstacle.

4. CONCLUSION ET DEMARCHE ADOPTEE

Nous avons vu dans ce chapitre que le saumon atlantique était une espèce en déclin dans la quasi totalité de son aire de distribution. Lors de la phase de vie continentale de l'espèce, les seuils et barrages semblent largement participer à ce déclin. En effet, les exemples de la

régression ou même de la disparition de stocks de saumons suite à leur mise en place sont nombreux.

Les impacts exercés par les seuils et barrages concernent en effet tous les stades de vie du saumon en rivière et sont multiples. Ils peuvent engendrer un blocage et des pertes conséquentes sur les smolts en dévalaison, modifier la qualité de l'eau et détériorer les habitats à saumons. Mais leur impact le plus évident, et certainement aussi celui exerçant le plus de pression sur les stocks sans mise en place de mesures de mitigation, concerne la gêne induite pour les adultes en montaison, limitant ou interdisant la remontée jusqu'aux zones de frayères.

La seule mesure permettant d'annuler les impacts négatifs induits par les seuils et barrages est celle de leur démantèlement ou au moins de leur ouverture partielle de telle sorte qu'ils ne fassent plus obstacle à la migration du poisson. Cette solution radicale est la seule permettant la restauration complète de la libre circulation des espèces, dont le saumon, le franchissement se faisant alors totalement et sans retard. De plus, elle conduit aussi à la levée des autres impacts liés aux barrages en particulier ceux relatifs à la dégradation de la qualité de l'eau et de l'habitat en amont comme en aval de l'obstacle (Croze & Larinier, 2001). Le démantèlement peut être total (dérasement) ou seulement partiel (arusement) afin de limiter les risques d'érosion régressive ultérieure sur les secteurs à géodynamique instable. Quoi qu'il en soit, la technique est bien maîtrisée aujourd'hui et de nombreux démantèlements ont déjà eu lieu aux USA (Bowman *et al.*, 2002) comme en Europe (Garcia de Leaniz, 2008). De tels démantèlements ont également été déjà réalisés en France sur quelques barrages de plus de 10 m de hauteur (Kernansquillec, Arago & Vauclin, 2000 ; Saint-Etienne-du-Vigan, Steinbach, 2000) ou de moindre hauteur (Maisons Rouges, Steinbach, 2000) alors que d'autres opérations se multiplient sur de petits seuils et barrages comme par exemple sur l'Andelle ou la Veyre (Croze & Larinier, 2007). Lorsque l'utilité d'un seuil ou d'un barrage n'est plus justifiée, sa suppression devrait être systématiquement envisagée. Alors, un grand nombre d'ouvrages pourrait être supprimé. En effet, à titre d'exemple, dans les bassins Loire-Bretagne (Malavoi, 2003), et Seine-Normandie (AREA Eau-Environnement, 2002), au moins 80% des seuils n'ont plus véritablement d'usage. De plus, même d'un point de vue économique, le démantèlement peut s'avérer intéressant, son coût pouvant être (1) inférieur à celui généré par la réfection d'un seuil ancien ou par l'installation d'une passe à poissons (Bowman *et al.*, 2002 ; Garcia de Leaniz, 2008) ou (2) amorti par les bénéfices générés par la valorisation ultérieure du site, comme par exemple ceux induits par la pêche récréative au saumon (Salanié *et al.*, 2004).

A ce jour, les seuils et barrages restent néanmoins très nombreux sur les rivières à saumons, les opérations de démantèlement ne concernant qu'une faible minorité d'entre eux. La principale mesure de mitigation alors envisagée concerne l'amélioration des conditions de passage des stades en migration par mise en place de passes à poissons.

4.1. Première étape du travail de thèse

Malgré le développement et l'installation de dispositifs de franchissements, une gêne à la montaison subsiste généralement. De nombreuses études consacrées à l'évaluation de la franchissabilité d'obstacles munis de tels dispositifs ont en effet abouti à cette conclusion. Néanmoins ces études n'ont souvent été conduites qu'au niveau d'un aménagement isolé, sans évaluer l'impact exercé par une succession de barrages. C'est pourquoi la présente étude a été réalisée sur deux cours d'eau, l'Aulne et la Garonne, équipés d'une multitude d'obstacles.

La caractérisation de la franchissabilité des obstacles de ces deux cours d'eau, qui a été envisagée comme première étape du travail de thèse (Figure 1), devait être effectuée à l'échelle de chaque obstacle, notamment dans le but d'évaluer son niveau de variabilité. A l'issue du recensement de l'état des connaissances, la démarche envisagée dans le cadre de cette thèse – et représentée schématiquement en figure 13 – a pu être complétée. Il paraît dorénavant intéressant de conduire cette caractérisation également par une approche cumulative, à l'échelle de la série d'obstacles que les saumons doivent franchir pour accéder à leurs zones de frayères.

Les barrages sont souvent cités comme l'un des premiers facteurs perturbateurs de la migration anadrome du saumon atlantique. Des pertes conséquentes peuvent néanmoins être induites à ce stade du cycle de vie par de nombreuses autres perturbations d'origine anthropique, qu'il s'agisse de la pêche et des dégradations de la qualité de l'eau ou des habitats autres que celles directement induites par les barrages (Annexe 1). Même si de nombreuses synthèses recensent les différentes activités humaines susceptibles de nuire aux géniteurs de saumon sur telle ou telle rivière, nous n'avons trouvé dans la littérature que de rares travaux traitant simultanément de leur impact sur un même cours d'eau. Le rôle exact de chacune de ces activités reste de plus en plus évalué à l'échelle globale de l'aire de distribution de l'espèce (Thorstad *et al.*, 2008). Une autre originalité de la première phase du travail de thèse a été de considérer simultanément toutes les causes de pertes observées sur les saumons radiomarqués, dans le but de tenter de les hiérarchiser en fonction de l'importance de leur impact sur la population migrante. L'objectif principal est alors d'estimer

la part imputable aux barrages dans les pertes globales touchant les saumons au cours de leur remontée sur l'Aulne et la Garonne, deux fleuves aux atteintes anthropiques multiples.

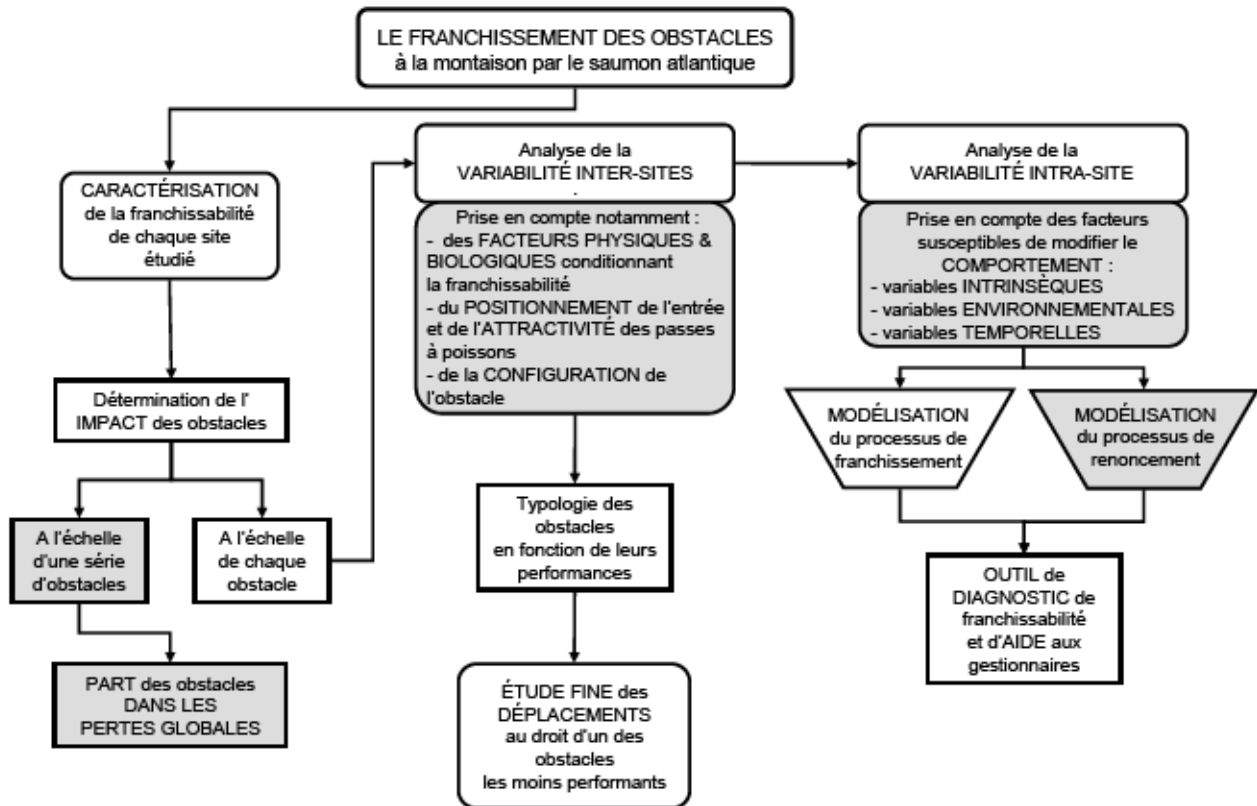


Figure 13 : Schéma conceptuel détaillé de l'étude sur le franchissement des obstacles migratoires par le saumon atlantique en migration de reproduction établi à partir des questionnements et de l'état des connaissances actuelles sur le sujet.

4.2. Seconde étape du travail de thèse

La seconde étape du travail de thèse consiste à étudier les facteurs susceptibles d'expliquer la variabilité de franchissabilité observée entre les différents sites étudiés.

La revue bibliographique a permis d'identifier un certain nombre de critères physiques, liés à la géométrie des obstacles, et d'autres biologiques, liés aux capacités de nage et de saut des saumons, conditionnant les possibilités de franchissement des seuils et barrages par passage direct ou par l'intermédiaire d'une passe à poissons. D'autres facteurs propres à cette dernière sont également identifiés comme intervenant dans les niveaux de franchissabilité observés : positionnement de l'entrée et attractivité en particulier. Les difficultés de franchissement semblent également plus fréquentes au niveau des aménagements installés en dérivation. Bien qu'identifiés depuis longtemps comme étant potentiellement à l'origine du manque de performance des passes à poissons, l'importance relative de ces différents facteurs n'est que mal connue à ce jour, une importance toute particulière étant toutefois donnée généralement à l'attractivité de la passe à poissons. Dans

notre travail de thèse, ces différents facteurs seront donc considérés dans l'analyse de variabilité inter-sites effectuée au chapitre 4, dans le but notamment de déterminer lesquels semblent déterminants et de vérifier s'ils suffisent à expliquer la variabilité observée.

4.3. Troisième étape du travail de thèse

Certaines passes à poissons ou certains seuils qui semblent *a priori* facilement franchissables sur la seule considération de leurs caractéristiques physiques, peuvent pourtant constituer de réels obstacles (Thorstad *et al.*, 2008), bloquant définitivement une forte proportion d'individus et entraînant des retards considérables chez d'autres. Ce point est probablement lié au déficit de connaissances du comportement du saumon au cours de son blocage au pied d'un obstacle.

L'approche multi-sites a donc été ensuite abandonnée dans le présent travail de thèse au profit d'une approche plus fine, à l'échelle d'un seul aménagement. Cette dernière échelle semble en effet plus adaptée à la complexité des processus mis en œuvre lors du franchissement et à la grande variabilité des obstacles, que ce soit en terme de taille, de configuration ou de passe à poissons en place.

Cette approche plus précise a débuté par une étude fine des déplacements du saumon au droit d'un des sites apparaissant comme parmi les moins franchissables et pour lequel l'analyse de la variabilité inter-sites n'a que très partiellement permis d'expliquer le manque de performances.

4.4. Quatrième étape du travail de thèse

Le comportement des smolts au droit des prises d'eau, notamment de centrales hydroélectriques, a été très étudié (Bakshtansky & Nesterov, 1993), qu'il s'agisse de l'organisation en banc (Olsén *et al.*, 2004), des préférences en terme de champs de vitesses (Thorstad *et al.*, 2004) ou de profondeurs (Ruggles, 1980 ; Thorpe *et al.*, 1981 ; Croze *et al.*, 1999 ; Jepsen, 1999), de la réaction à différents stimuli comme la lumière (Croze, 2008a), le son (Knudsen *et al.*, 1992, 1994), la présence de prédateurs (Bakshtansky & Nesterov, 1993), la modification de l'hydrodynamique (Ducharme, 1972 ; Croze *et al.*, 1999 ; Chanseau *et al.*, 1999b ; Scruton *et al.*, 2002, 2003). Etonnamment, le comportement des saumons vis-à-vis de leurs congénères, des prédateurs ou plus simplement leur réaction à différents stimuli a été bien moins abordé chez les adultes bloqués au pied des obstacles ; les études, pourtant nombreuses, se sont principalement attachées à suivre et décrire les déplacements au cours du blocage. C'est sans doute en partie pour cela que les facteurs induisant une réticence du saumon à franchir un obstacle restent peu connus (Thorstad, 2008).

La quatrième et dernière étape du travail de thèse a donc pour objet de mieux intégrer la composante comportementale dans l'étude de la variabilité de la franchissabilité des obstacles.

Le franchissement d'un obstacle par un saumon est un événement particulier intervenant au cours de la migration. Or, l'activité migratoire et l'intensité de la migration des poissons sont gouvernées par une multitude de stimuli internes, d'origine génétique, ontogénique, physiologique ou externe (luminosité, température, débit, qualité d'eau, disponibilité en nourriture...) qui peuvent interagir entre eux (Lucas & Baras, 2001). Tous ces stimuli sont donc susceptibles de jouer un rôle sur le franchissement d'un obstacle en influençant le comportement du poisson et sa motivation à poursuivre vers l'amont.

De plus, différentes stratégies migratoires peuvent être déployées par le saumon atlantique sur une même rivière : entrée en rivière précoce et long séjour en rivière (cas des saumons séjournant plusieurs hivers en mer) ou entrée en rivière plus tardive et séjours plus courts en rivière (cas des castillons). La stratégie retenue par un individu donné est susceptible d'influencer son comportement de progression comme de franchissement d'obstacles. L'influence du patrimoine génétique sur les dates d'entrée en rivière et d'arrivée sur les zones de frayères (et par conséquent sur l'intensité de l'activité migratoire) a été clairement démontrée chez plusieurs espèces de saumons du pacifique (Smoker *et al.*, 1998 ; Quinn *et al.*, 2002) mais aussi sur le saumon atlantique (Hansen & Jonsson, 1991). La date d'entrée en rivière, considérée directement ou représentée plus grossièrement par l'âge de mer, peut donc constituer une variable intégrant cette composante génétique et susceptible d'intervenir dans le comportement de franchissement des obstacles.

Toutes ces variables propres aux individus étudiés, liées à l'environnement dans lequel évoluent les poissons lors de leur confrontation à un obstacle et relatives à la période à laquelle se produit le blocage doivent donc être prises en considération. Du fait de leur influence sur le comportement des saumons au cours du blocage, elles sont susceptibles d'intervenir dans le niveau moyen de franchissabilité effectivement atteint, comme dans la variabilité de cette dernière observée, à l'échelle d'un même site, au cours du temps ou en fonction des individus.

Il convient également de rappeler que la plupart des saumons bloqués au pied d'un barrage finissent par renoncer et se replier définitivement vers l'aval. Les facteurs à l'origine de ce renoncement n'ont à notre connaissance jamais été étudiés à ce jour. Il semble donc intéressant d'essayer de comprendre, grâce à la modélisation envisagée pour essayer de mieux identifier les facteurs régissant la variabilité intra-site, non seulement lesquels

interviennent dans l'apparition du processus de franchissement, mais aussi de déterminer lesquels sont susceptibles d'être à l'origine d'un renoncement. Une telle approche, totalement novatrice, a nécessité le développement d'un outil spécifique.

Le présent travail de thèse, que ce soit au travers de la caractérisation de la franchissabilité de nombreux obstacles, ou de l'analyse des facteurs susceptibles de faire varier cette franchissabilité, entre sites comme au sein d'une même site, a pour objectif principal de contribuer à une meilleure compréhension des facteurs gouvernant le franchissement d'un seuil ou d'un barrage.

CHAPITRE 2 : MATERIEL ET METHODES

1. SITES D'ETUDE

Le présent travail de thèse a été conduit sur l'étude de la franchissabilité des obstacles dans deux bassins versants très différents en terme de taille, de latitude, mais tous deux fortement équipés en seuils ou barrages de natures très différentes : dans un premier temps sur l'Aulne (campagnes 1999 et 2000), petit fleuve côtier breton, principalement équipé d'une succession de seuils de faible hauteur, puis sur la Garonne (campagnes 2002 à 2006), grand fleuve du sud-ouest de la France, dont les ouvrages, souvent des barrages dédiés à la production d'hydroélectricité, sont bien plus conséquents et présentent des caractéristiques variées (aménagements en séries ou en dérivation).

1.1. Le bassin versant de l'Aulne

1.1.1. Situation géographique

L'Aulne est un cours d'eau de 145 km de long dont 70 km sont canalisés et forment une partie de l'ancien canal de Nantes à Brest. L'Aulne est donc composé de deux parties distinctes : l'Aulne rivière en amont et la partie canalisée en aval. Par son étendue, 1495 km² (ou 1821 km² en comptant le sous bassin de l'Aulne maritime), le bassin versant de l'Aulne, situé en centre Finistère (Figure 14), arrive au troisième rang des bassins bretons, après la Vilaine et le Blavet. L'Aulne prend sa source en zone granitique dans les Côtes d'Armor près de la Forêt de Beffou, en limite du Finistère. Ce cours d'eau pénètre dans les schistes de Châteaulin dans lesquels il décrit un arc de cercle avant d'arriver au fond de la rade de Brest après de vastes méandres. Ses principaux affluents en rive droite sont le Squiriou, la Rivière d'Argent, l'Ellez, le Ster Goanez et à hauteur de l'estuaire, la Douffine. L'Hyères, principal affluent de la rive gauche est issu des Côtes-d'Armor.

L'Aulne canalisée (660 km²) est une succession de 28 biefs d'écluses sur 70 km de long dans lesquels se jettent de nombreux affluents dont les principaux sont le Ruisseau des Trois Fontaines et surtout le Ster Goanez.

L'activité de son bassin, essentiellement rurale, génère depuis plusieurs décennies un excès d'apport en sels nutritifs (Troader & Le Goff, 1997), le principal paramètre de qualité d'eau déclassant restant encore aujourd'hui les nitrates (DIREN Bretagne, 2007), notamment du fait de l'élevage intensif de porcs et de volaille (Chitrit, 1995).

Le module de l'Aulne, à la station de Pont Pol ty Glass, en aval de Châteauneuf du Faou, soit à environ mi-parcours du secteur canalisé (bassin versant de 1224 km²) calculé sur la période 1970-2007 est de 21.6 m³/s (source : DIREN Bretagne). Le régime de l'Aulne est de type pluvial. Le bassin est en effet soumis à l'influence d'un climat océanique très marqué ce qui se traduit par des précipitations importantes : environ 200 jours de pluie par an pour une pluviométrie annuelle moyenne de 1000 à 1200 mm (normales 1961-1990). Les crues peuvent être violentes (la dernière importante date de 1995) et les étiages sont en général sévères. La période d'étiage s'étend de juillet à septembre, tandis que les débits les plus importants sont observés pendant l'hiver. Depuis plusieurs années, l'Aulne reçoit un soutien d'étiage de la retenue de Brennilis, les eaux du lac ne servant plus désormais au refroidissement de la centrale nucléaire désaffectée (FDPPMA29, 2006).

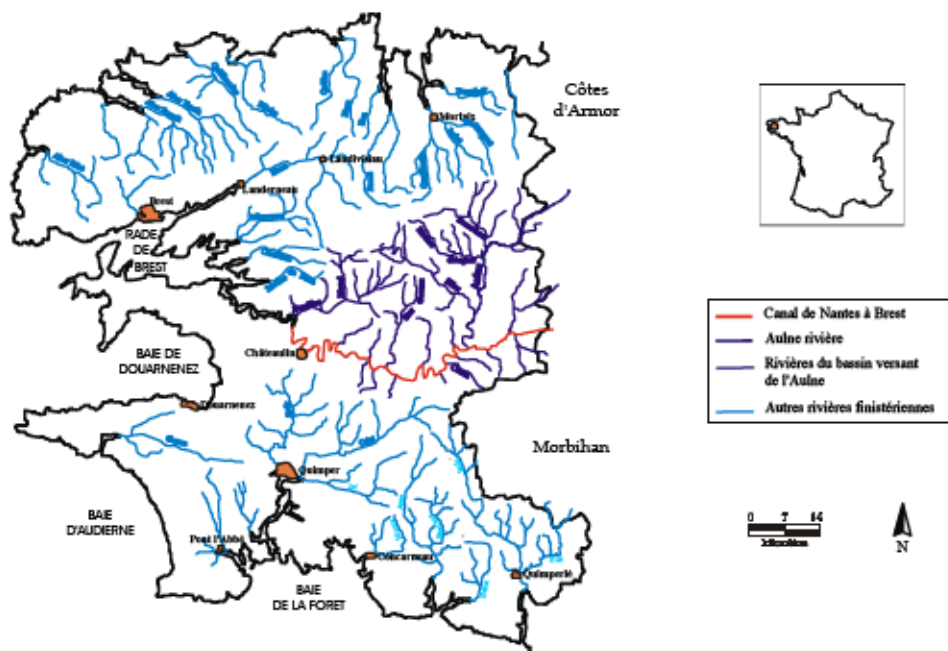


Figure 14 : Situation géographique du bassin de l'Aulne.

L'Aulne et ses affluents sont classés en première catégorie piscicole (salmonidés dominants) sur la partie amont du bassin alors que sa partie canalisée, en aval, est en seconde catégorie piscicole (cyprinidés dominants).

1.1.2. Les obstacles migratoires

Il existe 28 barrages sur les 70 km du cours canalisé de l'Aulne (Figure 15). Ce sont des barrages de navigation, construits entre 1811 et 1837, visant à maintenir une profondeur d'eau de 1 à 2 m dans le but de relier les arsenaux de Brest et Lorient et permettre le ravitaillement de Brest en cas de blocus maritime (Abed, 1998). Leur hauteur varie de 1.3 m pour le seuil de Châteaulin à 2.27 m pour Pénity Raoul, la très grande majorité (n=21) mesurant entre 1.88 et 2.02 m (Tableau 2). Ils sont tous construits sur le même modèle avec

un déversoir en "V" (Figure 16) à l'exception des barrages de Guily-Glas, Châteaulin et Penn ar Pont pour lesquels le déversoir est droit et perpendiculaire à l'écoulement. Dix-sept d'entre eux se sont vus équiper d'une centrale hydroélectrique au début du XXe. Néanmoins, du fait de leur manque de rentabilité, cet usage a été abandonné dans les années 1950 ou 1960. Aucune dérivation n'existe aujourd'hui. Tous les seuils du canal sont néanmoins équipés d'une écluse à bateaux (en rive droite) et d'un pertuis (en rive gauche), ce dernier permettant la vidange du bief amont (Figure 16). Les biefs de l'Aulne canalisée (portion de cours d'eau entre deux barrages) présentent une longueur de 1.6 à 4.2 km de long (moyenne de 2.5 km).

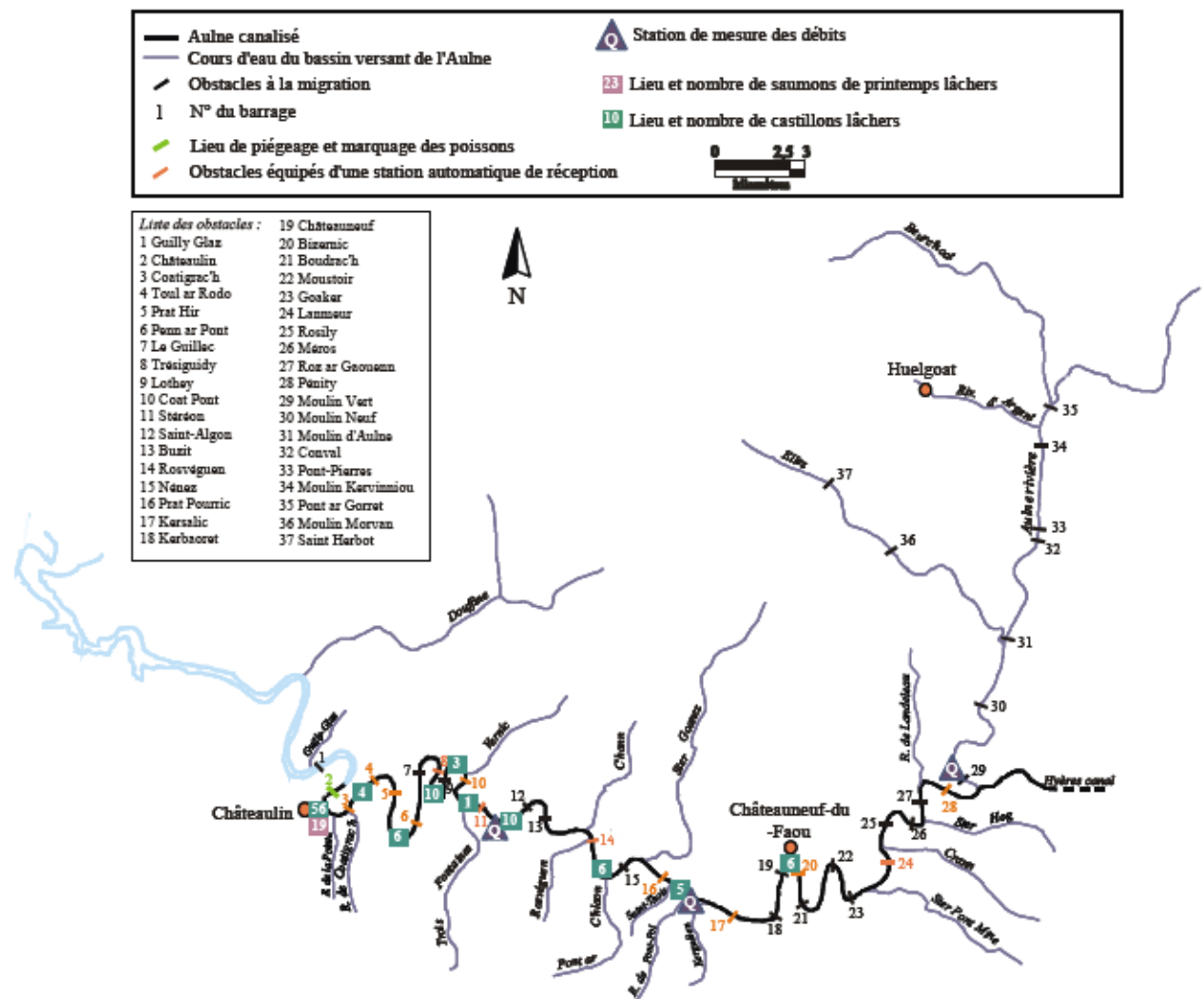


Figure 15 : Localisation des obstacles du bassin versant de l'Aulne, des stations de mesure de débit, du lieu de piégeage et des lieux de lâchers des poissons effectivement suivis ainsi que des stations automatiques de réception.

L'Aulne rivière est également pourvu de 7 seuils sur son cours principal, 6 étant associés à d'anciens moulins. Seul le seuil de Conval a toujours un usage aujourd'hui, associé à une pisciculture. Deux obstacles sont également situés sur son plus gros affluent, l'Ellez.

La plupart des seuils du bassin de l'Aulne sont aujourd'hui équipés d'une passe à poissons. Sur le secteur canalisé, se trouvent majoritairement d'anciennes passes à bassins à parois déversantes, datant généralement des années 1960-1970 ou de nouvelles passes à ralentisseurs mixtes poissons-canoës associées à un prébarrage (sauf pour le Guillec) construites généralement en milieu de déversoir pour les seuils en "V". Un cliché de chacun de ces deux types de passe est fourni à la figure 39 (chapitre 4). Seule la passe de Coatigrac'h est installée en rive droite, contre l'écluse à bateaux. Les seuils de Châteaulin et de Penn ar Pont ont été respectivement équipés d'une passe à bassins à fentes verticales et d'une passe à bassins à échancrures latérales profondes, toutes deux accolées au bajoyer de large de l'écluse à bateaux. Les seuils de Bizernic et Boudrac'h sont pourvus d'une glissière à canoës pouvant faire office de passe à ralentisseurs en rive droite (installée entre l'écluse à bateaux et la rive droite) et d'une échancrure en milieu de déversoir. Le barrage de Kersalic, est quant à lui, dépourvu de passe à poissons. Il n'est équipé que d'une rampe à canoës de pente modérée (8%). Cette rampe, d'environ 16 m de longueur qui entonne un débit de l'ordre de 550 L/s, ne possède pas de ralentisseurs ; les vitesses de courant y sont donc élevées (environ 5.5 m/s).

Tableau 2 : Présentation des seuils de l'Aulne canalisé et du premier de l'Aulne rivière.

Seuil	Dénivelé (m)	Type de passe à poissons
Guily-Glas	0	Passe à ralentisseurs
Châteaulin	1.3	Passe à bassins à fentes verticales
Coatigrac'h	1.97	Passe à bassins à parois déversantes
Toul ar Rodo	1.9	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Prat Hir	1.95	Passe à bassins à parois déversantes
Penn ar Pont	2.02	Passe à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés. Glissière à canoës contiguë à la passe
Le Guillec	1.89	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës
Trésiguidy	1.88	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Lothey	2.02	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Coat Pont	1.99	Passe à bassins à parois déversantes
Stéréon	1.92	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Saint Algon	1.89	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Buzit	1.97	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Rosvéguen	1.97	Passe à bassins à parois déversantes
Nénez	1.98	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Prat Pourric	2.17	Passe à bassins à parois déversantes
Kersalic	1.82	Rampe à canoës dépourvue de ralentisseurs
Kerbaoret	1.93	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Châteauneuf	1.95	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Bizernic	1.95	Glissière à canoës pouvant faire office de passe à ralentisseurs. Echancrure en milieu de seuil
Boudrac'h	1.95	Glissière à canoës pouvant faire office de passe à ralentisseurs. Echancrure en milieu de seuil
Moustoir	1.95	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Goaker	1.82	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Lanmeur	1.89	Passe à bassins à parois déversantes
Rosily	1.97	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Méros	1.98	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Roz ar Gouenn	1.71	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Pénity Raoul	2.27	Passe à ralentisseurs mixte poissons-canoës, avec prébarrage
Moulin Vert	1.8	Passe à ralentisseurs de type Lachadenede

Un descriptif précis de chaque seuil, agrémenté de planches photos, est donné par Croze et al. (2000).



Figure 16 : Photo d'un seuil avec déversoir en "V" de l'Aulne canalisé.

1.1.3. Etat du stock de saumons

1.1.3.1. *Une abondance historique*

Avant la canalisation de l'Aulne au XIXe siècle, la pêcherie de Châteaulin, qui existait dès le XIe siècle, était très productive et exportait des saumons jusqu'à Paris. Cette activité a été arrêtée en 1816 en raison du creusement du canal, mais les captures par les pêcheurs amateurs restèrent importantes. La présence du saumon sur les armoiries de la ville de Châteaulin atteste de l'importance symbolique de ce poisson dans la région (FDPPMA29, 2003). Les captures de saumons à la ligne sur l'Aulne sont comptabilisées depuis 1954 (Figure 17).

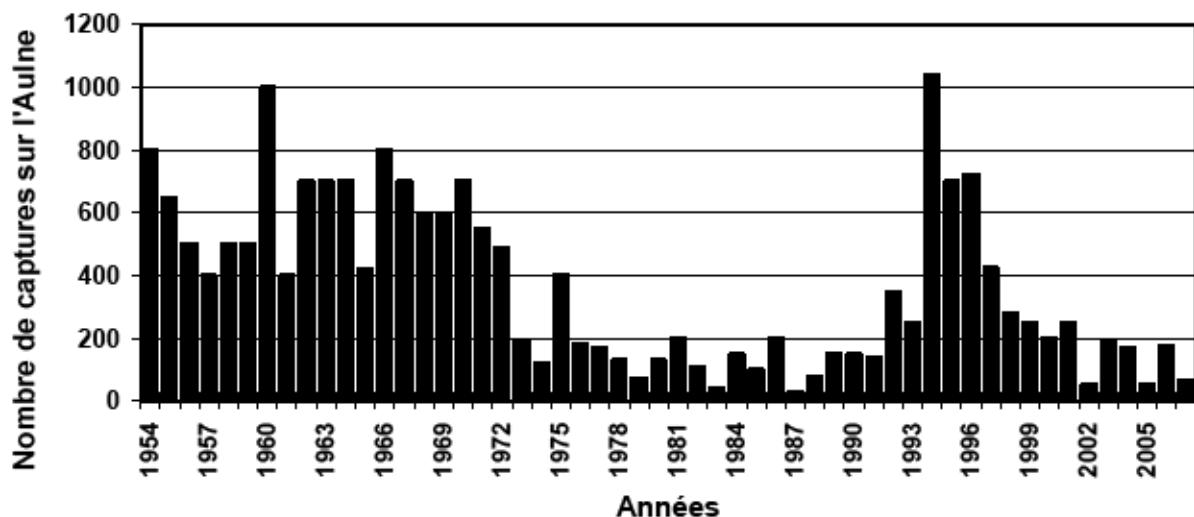


Figure 17 : Evolution du nombre de captures de saumons à la ligne réalisées sur l'Aulne de 1954 à nos jours (Source : ONEMA, Délégation Interrégionale de Rennes).

Les prises sont restées à un niveau élevé jusqu'au début des années 1970, puis les captures ont chuté. Le stock de saumons sauvages de l'Aulne connaît alors, comme celui de nombreux cours d'eau à saumons, un important déclin (cf. §1.2 du chapitre 1).

1.1.3.2. Un fort programme de soutien d'effectifs

Afin de tenter d'enrayer ce déclin, différentes actions ont été entreprises dès le début des années 1980. Sur le bassin de l'Aulne, elles ont prioritairement consisté en un gros effort de repeuplement (initié en 1986) avec un niveau à peu près constant d'effectifs lâchés annuellement depuis la fin des années 1980 cet effort est estimé à 70 000-100 000 tacons lâchés sur l'Aulne rivière ou les affluents de l'Aulne canalisé et 30 000 smolts lâchés généralement sur son affluent estuarien, la Douffine, ce qui correspond au plus fort niveau d'alevinage observé sur les cours d'eau bretons (Arago & Vauclin, 2000). Néanmoins, depuis 2002, le déversement de smolts a été abandonné, au profit des seuls tacons (FDPPMA29, 2006).

D'autres efforts ont été réalisés en faveur du saumon sur le bassin de l'Aulne depuis 1994. Ainsi la construction de 7 passes migratoires en 1994-1995, dont une équipée d'une salle de visualisation (Châteaulin) a été suivie de 11 autres passes entre 1997 et 1999. Il convient également de noter la réalisation récente, ultérieure à la présente étude, d'une nouvelle passe à poissons à Guily Glaz.

Une cartographie des habitats piscicoles (FDPPMA29, 1996) a également permis d'estimer les surfaces de production en juvéniles sur le bassin versant de l'Aulne (Aulne rivière et affluents, affluents de l'Aulne canalisé). Les surfaces productives ont été évaluées à environ 200 000 m² (hors sous-bassin de la Douffine). Concernant la répartition de ces surfaces sur le bassin versant, celles à fort potentiel de production en saumon atlantique sont situées en amont de la partie canalisée, c'est-à-dire sur l'Aulne rivière et ses affluents (74% des surfaces de production totales). Le reste est réparti sur les affluents de la partie canalisée, majoritairement sur le "Ster Goanez" (12%), mais aussi sur le "Trois Fontaines" (6%) et les ruisseaux de "Vernic", de "Rosvéguen", du "Crann" (2% chacun) et du "C'hann" (1%).

Une évaluation des zones potentielles de production a également été mise en place depuis 1997 (FDPPMA29, 2008). Elle consiste à suivre annuellement le recrutement en juvéniles de saumons natifs par la méthode des indices d'abondance. Il s'agit d'inventaires par pêches électriques réalisés chaque année en différents points du bassin versant sur des zones constituant les habitats préférentiels des juvéniles de saumon.

1.1.3.3. Caractéristiques du stock actuel

Le programme de repeuplement a eu pour effets de multiplier par 3 à 5 les retours d'adultes, de multiplier par 3.7 les captures et de multiplier par 3 à 5 le nombre de géniteurs potentiels restant après la saison de pêche (Prévost & Porcher, 1999). Le stock de l'Aulne est en effet très fortement exploité par la pêche à la ligne, ce cours d'eau arrivant en seconde position des rivières du massif armoricain en terme d'effort de pêche et première position, au moins certaines années (comme 2002), en terme de nombre de captures à la ligne (Salanié *et al.*, 2004). En revanche, le repeuplement n'a eu aucun impact sur la reconstitution d'un stock sauvage, actuellement au plus bas (Prévost & Porcher, 1999). Le suivi des indices d'abondance en juvéniles indique en effet un niveau moyen sur l'Aulne très faible (5.5 ind./5 mn¹⁶) et largement en dessous de la moyenne interannuelle des cours d'eau du Finistère (21 ind./5 mn). Cette faible densité de juvéniles de saumon produits naturellement par le cours d'eau confirme la menace qui pèse sur le stock de saumons sauvages de l'Aulne (FDPPMA29, 2003).

A partir des suivis vidéo réalisés au niveau de la passe à poissons de Châteaulin et des piégeages réalisés sur la Douffine, la population a été estimée depuis 1999 comme variant entre 500 et 1200 géniteurs de retour par an. Ces géniteurs sont majoritairement des castillons ou grilses (83 à 96% selon les années), poissons aussi qualifiés de 1 hiver de mer ou 1HM et ayant passé en réalité entre 13 et 15 mois en mer ; ils rentrent en rivière de la fin du printemps jusqu'à l'automne. La faiblesse de la part de la population constituée de saumons de printemps (poissons aussi qualifiés de 2 hivers de mer ou 2HM et ayant passé 2 années en mer en rentrant en rivière de la fin de l'hiver à la fin du printemps) a été exacerbée par les opérations de repeuplement. En effet, ces derniers sont deux fois moins abondants parmi les géniteurs de retour issus de poissons repeuplés que parmi ceux issus d'une reproduction dans le milieu naturel (FDPPMA29, 2006).

1.2. Le bassin versant de la Garonne

1.2.1. Situation géographique

La seule certitude relative à la localisation de la source de la Garonne est qu'elle se trouve en Espagne ! Son emplacement précis diffère selon les auteurs. Si l'on se tient à la définition géographique d'une source orographique de rivière, qui marque le plus long cheminement des écoulements d'un bassin, la source de la Garonne serait constituée par la Garona de Ruda, torrent descendant du cirque de Saboredo, au pied du Pic de la Ratère (alt. 2 858 m)

¹⁶ nombre d'individus (juvéniles de saumon) capturés en 5 minutes de pêche.

alors que les Espagnols la situent plutôt au plat de Béret et les Français généralement au pied du Pic d'Aneto (Lalanne-Berdouticq *et al.*, 1989).

En considérant sa source orographique, la Garonne s'étire sur 525 km (dont 478 km en France) jusqu'au bec d'Ambès où elle conflue avec la Dordogne pour former l'estuaire de la Gironde. La distance séparant sa source de l'océan (pointe de Grave de l'estuaire de la Gironde) est de 600 km. Les 167 km aval (soit la totalité des 75 km de la Gironde et 92 km du cours aval de la Garonne) sont soumis à l'influence des marées.

Le bassin versant de la Garonne s'étend sur 57 000 km² dans le sud ouest de la France et fait partie des plus grands bassins versants d'Europe (Figure 18).

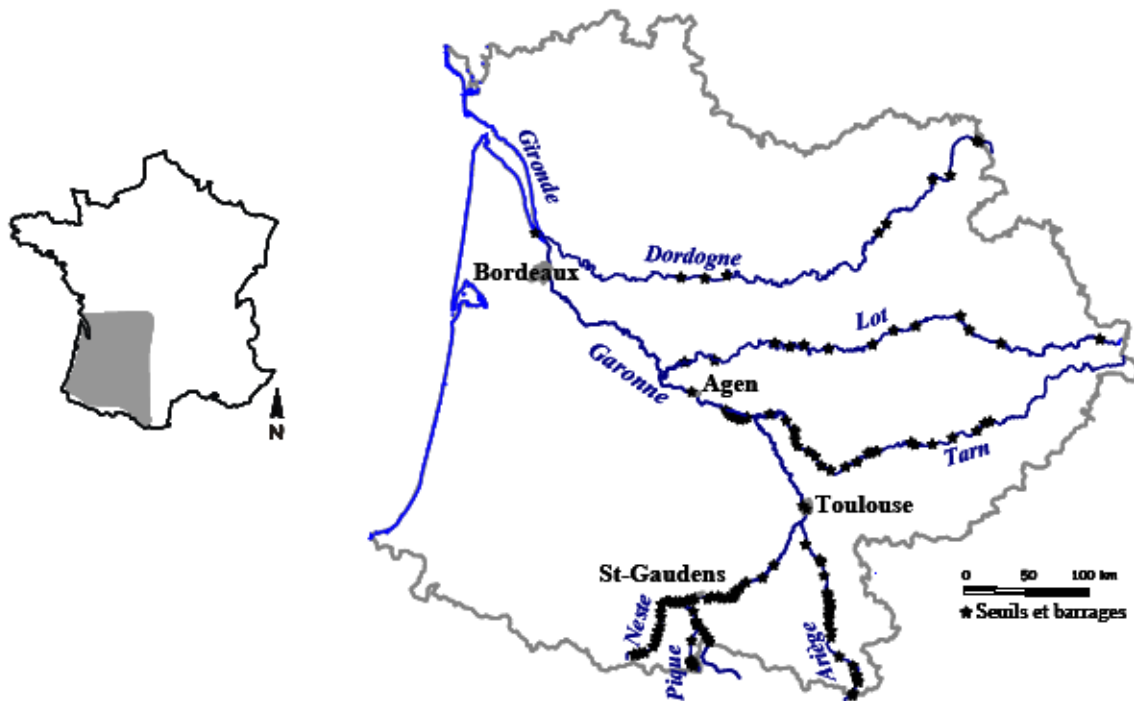


Figure 18 : Situation géographique du bassin de la Garonne.

Le régime hydrologique du cours principal de la Garonne est de type nival et pluvio-nival (Pardé, 1935), soit caractérisé par une période de fortes eaux au printemps induite par la fonte des neiges et deux périodes d'étiage en hiver et en été.

De sa source à la retenue de Saint-Nicolas-de-la-Grave, la Garonne reçoit les eaux de nombreux affluents. Parmi ceux pouvant être fréquentés aujourd'hui au moins potentiellement par le saumon, se trouvent les affluents de la zone pyrénéenne (Pique, Neste et le plus gros, l'Ariège avec 170 km de long et un bassin versant de 4 160 km²) mais aussi ceux en provenance du massif central (Tarn, Lot et Dordogne), dont seule la Dordogne

conserve des zones productives accessibles. De nombreux autres affluents existent, mais ils sont de moindre importance et *a priori* non fréquentés par le saumon.

Le module de la Garonne, à la station de Chaum, juste en aval de la confluence avec la Pique, est de 31.0 m³/s (bassin versant de 1027 km², calcul sur la période 1993-2007). Ce module augmente ensuite pour atteindre 58.1 m³/s à la station de Valentine, en aval de Saint-Gaudens (bassin versant de 2230 km², calcul sur la période 1912-2007), 190 m³/s à la station de Portet-sur-Garonne, juste en amont de Toulouse (bassin versant de 9980 km², calcul sur la période 1912-2007), 398 m³/s à la station de Lamagistère, une vingtaine de km en amont d'Agen (bassin versant de 32350 km², calcul sur la période 1967-2007) et 607 m³/s à la station de Tonneins, juste en aval de la confluence avec le Lot (bassin versant de 51500 km², calcul sur la période 1913-2007) (source : DIREN Midi-Pyrénées).

Les polluants d'origine industrielle rencontrés en Garonne proviennent essentiellement des environs des agglomérations de Toulouse et de Bordeaux (AEAG, 2006). Parmi ces polluants sont rencontrés notamment des hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP), du toluène (Croze *et al.*, 2006) mais aussi des métaux lourds (AEAG, 2006). L'aval du bassin est d'ailleurs très concerné par une pollution de longue date en cadmium, dont l'origine remonte à l'ancienne exploitation de mines sur le bassin du Lot (Jouanneau *et al.*, 1990).

La qualité de l'eau de la Garonne, en particulier en amont d'Agen, est aujourd'hui majoritairement dépendante des activités agricoles qui occupent 61% de la superficie de son bassin versant (Ibarra *et al.*, 2005). En effet, bien que plusieurs tronçons aient été fortement pollués par différentes industries avant le début des années 1980, ils ont généralement retrouvé une qualité d'eau correcte grâce à la mise en place de station d'épuration (Dauba *et al.*, 1997). L'activité agricole du bassin est majoritairement orientée vers la polyculture intensive (i.e. céréales, maïs, colza, tournesol) et la vigne (Semhi *et al.*, 2000) qui induisent une grande consommation d'engrais et de pesticides. Une telle agriculture est également une source majeure d'érosion des sols ce qui se traduit par de forts niveaux de matière en suspension dans la Garonne (Steiger *et al.*, 1998).

1.2.2. Les obstacles migratoires

Le cours même de la Garonne comme celui de ses principaux affluents est fortement équipé en obstacles migratoires (Figure 19). Dans la suite, seuls ceux fréquentés par le saumon au cours de l'étude sont présentés. Leur hauteur est très variable puisqu'elle évolue entre 0.3 m et 18.5 m, les deux tiers mesurant plus de 2 m de hauteur (Tableau 3). Une large majorité est dédiée à la production d'hydroélectricité. Les autres usages fréquents sont la stabilisation

du lit ou le maintien d'une ligne d'eau suffisante. Quarante cinq pour-cent d'entre eux sont construits en dérivation. Les dispositifs de franchissement rencontrés sont variables en fonction des obstacles. La majorité (37%) s'avère être des passes à bassins à jet de surface (passes à échancrures latérales profondes ou passes à fentes verticales). Sont également rencontrés des passes à bassins à jet plongeant (passes à parois déversantes, 19%), réservées aux espèces susceptibles d'effectuer des sauts, des seuils franchissables par conception (15%), des prébarrages (11%), des brèches (7%), une écluse Borland (4%) et un ascenseur (4%). Un obstacle (4%) est dépourvu de voie de passage préférentielle.

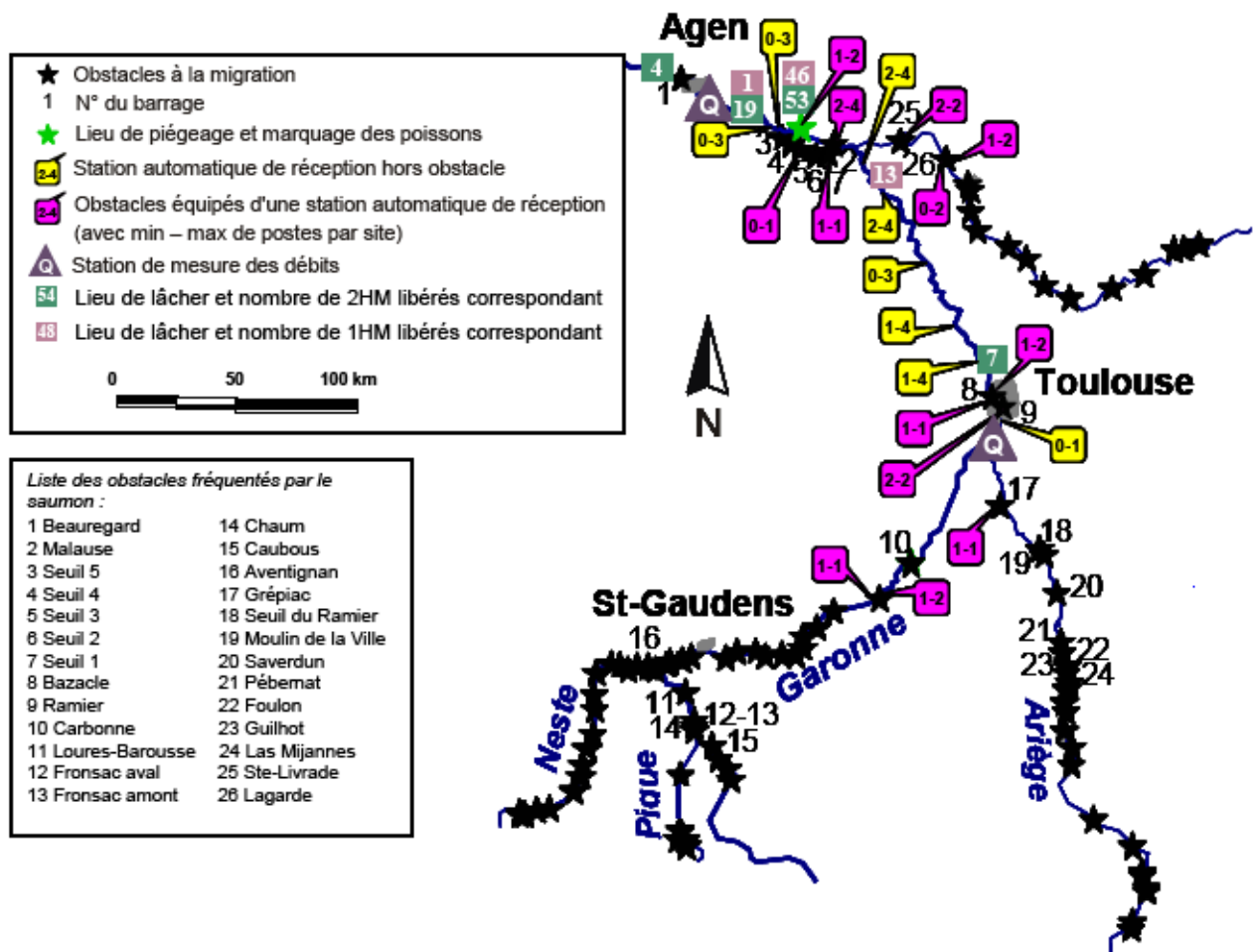


Figure 19 : Localisation des obstacles du bassin versant de la Garonne, des principales stations de mesure de débit, des lieux de piégeage et de lâchers des poissons effectivement suivis ainsi que des stations automatiques de réception.

Plus précisément, sur l'axe même de la Garonne, les deux premiers obstacles rencontrés lors de la migration anadrome des saumons correspondent à deux seuils : la Digue de Rauzan, à Macau, et le seuil de Beaugard, à Agen, ce dernier étant partiellement éboulé depuis 2005. Ces deux seuils sont équipés de dispositifs destinés à faciliter le passage des poissons. Une brèche a en effet été aménagée au niveau de la digue de Rauzan et une rivière artificielle contournait initialement le seuil de Beaugard. Ce dispositif est néanmoins

inopérant depuis la détérioration de ce seuil, mais le passage des poissons, au moins du saumon, est possible grâce à la présence d'une large brèche.

Tableau 3 : Présentation des obstacles du bassin versant de la Garonne fréquentés par le saumon atlantique.

Obstacle	Cours d'eau	Nature	Fonction	Implantation	Dénivelé (m)	Type de passe à poissons
Beauregard	Garonne	Seuil béton partiellement ruiné	Aucune	Fil de l'eau	env. 2.5 avant effondrement partiel	Rivière de contournement inutilisable, mais passage possible par une brèche
Golfech / Malause	Garonne	Barrage mobile	Hydroélectricité	Dérivation	17 à la centrale 8.9 au barrage	Ascenseur à la centrale Ecluse Borland au barrage
Seuil 5	Garonne	Seuil béton	Maintien ligne d'eau	Fil de l'eau (dans dérivation de Malause)	3	Passe à bassins à parois déversantes
Seuil 4	Garonne	Seuil béton	Maintien ligne d'eau	Fil de l'eau (dans dérivation de Malause)	1.2	Passe à bassins à parois déversantes
Seuil 3	Garonne	Seuil béton	Maintien ligne d'eau	Fil de l'eau (dans dérivation de Malause)	1.8	Passe à bassins à parois déversantes
Seuil 2	Garonne	Seuil béton	Maintien ligne d'eau	Fil de l'eau (dans dérivation de Malause)	1.5	Passe à bassins à parois déversantes
Seuil 1	Garonne	Seuil béton	Maintien ligne d'eau	Fil de l'eau (dans dérivation de Malause)	1	Passe à bassins à parois déversantes
Bazaole	Garonne	Seuil béton	Hydroélectricité	Fil de l'eau	4.5	Passe à bassins à fentes verticales
Ramier	Garonne	3 chaussées + 1 barrage	Hydroélectricité	Dérivation	4.3 à la centrale	Passe à bassins à fentes verticales (à la centrale)
Carbonne	Garonne	Barrage mobile	Hydroélectricité	Dérivation	18.5 à la centrale dont 1.8 absorbés par la passe à bassins	Passe à bassins à fentes verticales (à la centrale) terminée par un ascenseur et une station de piégeage
Loures-Barousse	Garonne	Seuil en enrochements	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	0.6	Seuil franchissable
Fronsac aval	Garonne	Seuil en enrochements jointoyés	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	0.85	Seuil franchissable
Fronsac amont	Garonne	Seuil en enrochements jointoyés	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	1.55	Seuil (difficilement) franchissable
Chaum	Garonne	Seuil béton + enrochements	Ancien moulin	Dérivation	1.1 au seuil	Echancrure + seuil partiellement ruiné
Caubous	Garonne	Seuil béton	Hydroélectricité	Dérivation	2.9 au seuil	Aucune
Aventignan	Neste d'Aure	Seuil béton + enrochements	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	0.3	Seuil directement franchissable
Grépiac	Arège	Barrage mobile	Hydroélectricité	Fil de l'eau	4	Passe à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés (à la centrale)
Seuil du Ramier	Arège	Seuil béton	Hydroélectricité	Dérivation	3.7 au seuil	Passe à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés (au seuil)
Moulin de la Ville	Arège	Seuil béton	Hydroélectricité	Dérivation	2 au seuil	Prébarrages
Saverdun	Arège	Seuil béton	Hydroélectricité	Fil de l'eau pour centrale rive droite. Dérivation pour centrales rive gauche	3.6	Passe à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés (à la centrale rive droite)
Pèbemat	Arège	Barrage mobile	Hydroélectricité	Dérivation	2.35 au barrage	Passe à bassins à fentes verticales (au barrage)
Foulon	Arège	Seuil béton	Dérivation	Dérivation	2.5 au seuil	Passe à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés (au barrage)
Guilhot	Arège	Seuil béton	Hydroélectricité	Dérivation	2.2 au seuil	Prébarrages
Las Mijannes	Arège	Seuil béton	Hydroélectricité	Dérivation	2.15 au seuil	Prébarrages
Ste Livrade	Tarn	Seuil béton	Hydroélectricité	Fil de l'eau	2.45	Passe à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés (au barrage)
Lagarde	Tarn	Seuil béton	Hydroélectricité	Fil de l'eau	3.3	Passe à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés (à la centrale rive droite)

Mis en service en 1973, l'aménagement hydroélectrique de Golfech constitue le premier obstacle majeur de l'axe. Le barrage de Malause forme la retenue de Saint-Nicolas-de-la-Grave, d'une superficie de 420 hectares, qui alimente en eau la centrale hydroélectrique de Golfech par un canal d'amenée long de 10.8 km, court-circuitant ainsi 14.8 km de Garonne. La centrale est équipée d'un ascenseur à poissons dont la fréquence de remontée de la

cuve peut varier de 10 minutes à 2 heures en fonction des pics de migration. Un dispositif vidéo, géré par l'association Mi.Ga.Do., recense les passages de migrateurs. Le barrage de Malause est quant à lui équipé de deux écluses Borland. Seule celle installée en rive droite est en service. Le tronçon court-circuité par cet aménagement est également pourvu de 5 seuils chacun équipé d'une passe à bassins à parois déversantes. Un 6^{ème} seuil a été construit en aval de la restitution de cet aménagement. Ce seuil étant quasiment toujours noyé, il ne figure pas dans la liste des obstacles à la migration.

Les deux obstacles suivants rencontrés par les migrateurs sur la Garonne sont la chaussée du Bazacle et l'aménagement du Ramier du Château, situés dans la ville de Toulouse (respectivement 96 km et 98 km en amont de Golfech). La chaussée du Bazacle alimente deux usines hydroélectriques : l'usine hydroélectrique du Bazacle, située en rive droite, qui turbine un débit total de 86 m³/s et une microcentrale, en rive gauche, qui turbine un maximum de 15 m³/s. Une passe à bassins successifs à fentes verticales ainsi qu'une passe à ralentisseurs, toutes deux situées en rive droite, permettent le franchissement de cette chaussée. Néanmoins, au cours de notre travail, la passe à ralentisseurs a été fermée la majorité du temps. Seules quelques semaines d'ouverture sont à noter au moment du pic de migration des lamproies. De plus, cette passe n'a été empruntée par aucun des saumons suivis dans le cadre de cette thèse. L'aménagement du Ramier du Château est constitué de quatre chaussées permettant notamment d'alimenter en eau la centrale hydroélectrique du Ramier. Une passe à bassins successifs à fentes verticales a été installée au droit de la centrale, les trois autres chaussées étant dépourvues de dispositif de franchissement.

L'aménagement de Carbonne, premier ouvrage de Garonne en amont de Toulouse, marque, à l'heure actuelle, la limite amont de la Garonne accessible aux poissons migrateurs sans manipulation. Une station de capture installée à la centrale est opérationnelle depuis 1999. Constituée d'une passe à bassins à fentes verticales se terminant par un piège (ascenseur) remontant les poissons dans des bassins de stabulation, elle permet notamment le transport des géniteurs de saumons vers la partie amont du bassin, où se situent les meilleures zones de frayères, ou vers le centre de reconditionnement de Bergerac, dans le but de produire des alevins destinés au repeuplement.

En amont de Carbonne, une trentaine de seuils ou barrages limitent la progression des poissons. Néanmoins, seuls six d'entre eux ont été atteints par des saumons au cours de l'étude après transport sur l'amont. Ces six seuils sont situés sur le cours même de la Garonne, ou sur un affluent, la Neste d'Aure.

Sur l'Ariège, les quinze obstacles aval sont équipés de dispositifs de franchissement. Les huit premiers ont été fréquentés au cours de notre étude. Il s'agit très majoritairement d'aménagements hydroélectriques.

Bien qu'aucun alevinage ne soit effectué sur le bassin versant du Tarn, et que la reproduction du saumon comme la survie des juvéniles y soit aujourd'hui peu probable, des remontées peuvent apparaître sur le cours aval du Tarn, en particulier au droit des aménagements hydroélectriques de Sainte-Livrade et de Lagarde, tous deux équipés d'une passe à poissons (Carry, 1995).

Un descriptif précis des obstacles fréquentés par les saumons radiomarqués et suivis sur le bassin de la Garonne, agrémenté de planches photos, est donné par Jourdan *et al.* (2004).

1.2.3. Etat du stock de saumons

1.2.3.1. Une abondance historique, une présence actuelle

La prise de saumons est indiquée sur le Tarn au XIV^e siècle (Deffontaines, 1932, in Thilbault, 1994), sur la Garonne à Toulouse au milieu du XV^e (Wolf, 1954, in Thilbault, 1994) et sur le Lot à la fin du XV^e (Lartigaut, 1976). Des captures sont également évoquées au cours de la première moitié du XIX^e siècle sur le Lot et l'Aveyron (Buffault, 1904, in Thilbault, 1994). Néanmoins, la reconstruction de la chaussée du Bazacle à Toulouse dès le début du XVII^e, plus haute que la précédente, a probablement rendu difficile l'accès aux zones amont. Une passe à poissons a pourtant été réalisée à ce niveau dès 1868. Elle était probablement inefficace et fut détruite en 1905 (Roguet, 1989). Des captures régulières, quoique faibles, sont encore enregistrées au moins jusqu'en 1925 par la pêche professionnelle, sur le bas du bassin versant. Roule & Drouin de Bouville (1927) indiquent en effet que les bassins de la Dordogne et de la Garonne, qui avaient été dans le passé des régions favorisées, surtout la première, ne permettaient au début du XX^e qu'un faible nombre de captures, loin des richesses d'antan. Les inscrits maritimes, qui exploitaient le premier des deux cours d'eau sur 77 km en amont du bec d'Ambès, et le second sur 87 km, y avaient capturé en effet un total de 6.7 t sur la période 1911-1925 soit une moyenne d'environ 450 kg par an. Un tel niveau de captures représente à peine plus que celui de l'Elorn (385 kg) ou de la Laita (375 kg) pour la même période de quinze ans, bassins pourtant incomparables en terme de superficie.

Des essais de repeuplements de la part de la Société d'Hydrobiologie et Pisciculture de Toulouse ont été réalisés au cours de la première moitié du XX^e siècle à partir d'alevins issus de géniteurs des gaves. A cette période (années 1940), des captures sont signalées à

Toulouse, à l'aval du Bazacle, secteur sur lequel la reproduction aurait été observée (Groupe de travail Saumon Atlantique Garonne Amont, 2000).

La construction de seuils et barrages sur le bassin versant de la Garonne s'est ensuite accélérée. Elle a été intensive, en particulier au cours de la seconde moitié du XXe siècle (Steiger, James & Gazelle 1998). C'est au cours de cette période (1971) que fut notamment construit le barrage de Malause, qui a alors bloqué l'accès à toutes les zones de frayères (Cavitte *et al.*, 1987). La disparition du saumon de Garonne ne fait alors plus aucun doute.

Les obstacles à la migration réalisés sur la Garonne ont donc indéniablement constitué le premier facteur de disparition de ce stock (Boyer *et al.*, 2000 ; Porcher & Travade 2002). Les détériorations de la qualité du milieu (en liaison à l'extraction de granulats) et de la qualité de l'eau (pollutions par de grandes agglomérations comme Toulouse, par des bassins industriels comme certains affluents du Tarn ou par d'anciennes mines de métaux comme sur le Lot) ont certainement contribué à la régression de ce stock (Boyer *et al.*, 2000).

1.2.3.2. Restauration

Sous l'impulsion du Plan Saumon en 1975, qui a été étendu en 1981 aux autres espèces de migrateurs, des efforts de restauration du saumon en Garonne sont entrepris. Ils ont tout d'abord porté sur l'inventaire des habitats favorables à la reproduction des adultes et la croissance des juvéniles (Boyer *et al.*, 2000). Toutes ces zones sont situées en amont de Toulouse (Bosc & Larinier, 2000). Sur les secteurs accessibles aujourd'hui, elles se trouvent majoritairement (67%) sur le bassin versant de la Garonne en amont de Saint-Gaudens, soit sur la Garonne elle-même (23%), soit sur ses deux principaux affluents que sont la Pique (7%) et surtout la Neste (37%). Le potentiel de ce dernier cours d'eau est toutefois probablement surestimé aujourd'hui, la productivité étant probablement moindre du fait de la faiblesse des débits réservés dans certains tronçons court-circuités. L'Ariège, en aval de Labarre, apparaît également très productive avec 25% du potentiel. Le secteur aval de Carbonne, bien que présentant des habitats de moindre qualité, apparaît également propice à la production du saumon (8% du potentiel).

Le programme de restauration de l'espèce est également fondé sur le repeuplement. L'effort de repeuplement de la Garonne, débuté au début des années 1980 (Roguet, 1993), a considérablement augmenté depuis, en particulier depuis le début des années 2000, avec jusqu'à plus de 600 000 individus lâchés, soit près de 75 000 équivalent smolts (Gayou & Bosc, 2007). La souche Garonne ayant disparu, le repeuplement a d'abord été réalisé à partir d'œufs d'origines étrangères (Ecosse, Islande et Irlande) puis de souches d'origine

française (Loire-Allier à partir de 1988 puis Adour-Gaves à partir de 1992) (Roguet, 1993). La préférence a ensuite été donnée à une souche Dordogne. Ces dernières années, certains géniteurs remontant la Garonne participent également à la production d'individus de repeuplement ; ils sont capturés dans les pièges de Carbonne et de Golfech mis respectivement en service en 2000 (Menchi & Carry, 2007) et 2002 (Croze *et al.*, 2004). Les stades déversés sont multiples (œufs, alevins, pré-estivaux, tacons ou smolts) même si la très grande majorité est constituée de pré-estivaux. Ces déversements sont réalisés sur les zones de production potentielles citées précédemment, mais aussi en aval de Golfech pour les smolts (Gayou & Bosc, 2007).

Le troisième pilier du plan de restauration de l'espèce porte sur la mise en place progressive de passes à poissons sur la majorité des obstacles du bassin, simultanément à l'amélioration des connaissances dans le domaine (Boyer *et al.*, 2000). C'est ainsi que l'usine hydroélectrique de Golfech se voit équipée d'un ascenseur à poissons en 1986 (Travade *et al.*, 1992) et que la migration est rendue possible à l'amont de Toulouse par la réalisation de la passe du Ramier en 1987 et du Bazacle en 1989 (Roguet, 1993), rendant potentiellement l'accès possible aux frayères les plus en aval. Ces équipements se sont poursuivis à la montaison jusqu'à la fin des années 1990, mais aussi à la dévalaison que ce soit sur l'amont du bassin (Croze *et al.*, 1999 ; Croze & Larinier, 1999) ou sur l'Ariège (Croze, 2008b). Néanmoins, du fait d'une lacune réglementaire et de la forte succession de microcentrales entre Carbonne et l'amont de Saint-Gaudens (Bosc & Larinier, 2000), un double piégeage/transport a été mis en place. Il consiste à la dévalaison en la capture des smolts issus des zones productives de l'amont de Saint-Gaudens au droit des pièges de Pointis et Camon pour transport en aval de Toulouse ou de Golfech (Bosc *et al.*, 2007) afin d'éviter le transit dans de nombreuses turbines. A la montaison, le transport consiste au piégeage des saumons à Carbonne, les poissons étant transférés sur le haut du bassin, sur la Garonne (à Fronsac) jusqu'en 2003 ou sur la Pique (à Luret) depuis 2004 (Menchi & Carry, 2007).

Enfin, comme sur l'Aulne, différentes évaluations du programme sont réalisées annuellement (Boyer *et al.*, 2000). Elles concernent l'évaluation de la reproduction naturelle (Dartiguelongue, 2007a), de la productivité des différents secteurs alevinés par la méthode des indices d'abondance (Gayou & Bosc, 2007), du suivi de la population dévalante lors de la capture aux pièges de dévalaison du haut de la Garonne (Bosc *et al.*, 2007) ou du Ramier (Dartiguelongue, 2007b) et enfin par suivi des géniteurs lors de leur remontée sur le bassin grâce aux stations de contrôle de Golfech (Carry & Delpeyroux, 2007) et du Bazacle (Dartiguelongue, 2007c).

Une incertitude subsiste néanmoins en ce qui concerne la part de géniteurs qui resterait bloquée en dessous des barrages, en particulier durant les années où les conditions thermiques et hydrologiques sont défavorables (Boyer *et al.*, 2000). Il semble indispensable d'évaluer de manière urgente les performances des passes à poissons construites sur la Garonne et ses affluents, que ce soit en termes de pourcentage de franchissement, comme de retard induit à la migration. Ceci constitue un point clé du succès du plan de restauration du saumon sur ce cours d'eau (Larinier, 1998).

1.2.3.3. Caractéristiques du stock actuel

Le suivi des passages de poissons à Golfech a permis de confirmer le retour de géniteurs par dizaines depuis 1993, et ce jusqu'en 1998 (Figure 20). A partir de 1999, ce sont plutôt quelques centaines de saumons adultes qui sont passés à Golfech chaque année, avec un record de 599 individus en 2001. Puis de 2003 à 2007, les effectifs ont à nouveau chuté à quelques dizaines d'individus (Carry & Delpeyroux, 2008), probablement en relation avec les conditions hydroclimatiques particulières rencontrées ces années-là (faible débit et/ou forte température estivale). Cependant, quelle que soit l'année, le nombre de saumons parvenant jusqu'au second grand ouvrage implanté sur la Garonne, la chaussée du Bazacle à Toulouse, est toujours resté largement inférieur à celui observé à Golfech (Boyer *et al.*, 2000 ; Croze *et al.*, 2004). En effet, la station de contrôle des passages en sortie de la passe à bassins du Bazacle a permis de constater, dès le début des années 1990, des pertes significatives de géniteurs de saumons de Garonne (perte moyenne de 73% sur la période 1993–2007 ; pourcentage de pertes variant de 47% à 84% en fonction des années) lors de leur remontée entre Golfech et Toulouse, soit sur un linéaire de moins de 100 km.

Pour les individus qui parviennent jusqu'aux zones de frayères, la reproduction débute chaque année (observations depuis 1995) en novembre (entre le 1^{er} et le 19 novembre en fonction des années) pour se terminer au plus tard fin décembre (Dartiguelongue, 2005, 2007a). Sur l'axe de la Garonne, les premières frayères actives sont situées en amont de Toulouse, que ce soit sur la Garonne elle-même, à hauteur de Portet-sur-Garonne, ou sur l'Ariège, à hauteur du Vernet (Dartiguelongue, 2007a). Dans la Garonne (Bosc *et al.*, 2006) comme dans l'Ariège (Bosc & Oulès, 1996), la majorité des individus ne séjourne qu'une année en rivière (46 à 80% en fonction des rivières et des années), les 3 ans de rivière étant toujours minoritaires (2 à 12%). En Garonne, bien que les castillons ou grilses soient généralement très majoritaires, représentant en moyenne plus de 71% des effectifs sur la période 1992-1999 (Chanseau *et al.*, 2000), les saumons de printemps peuvent représenter jusqu'à 75% en moyenne du stock de géniteurs au cours de la période 2003–2006 (Carry & Delpeyroux, 2007).

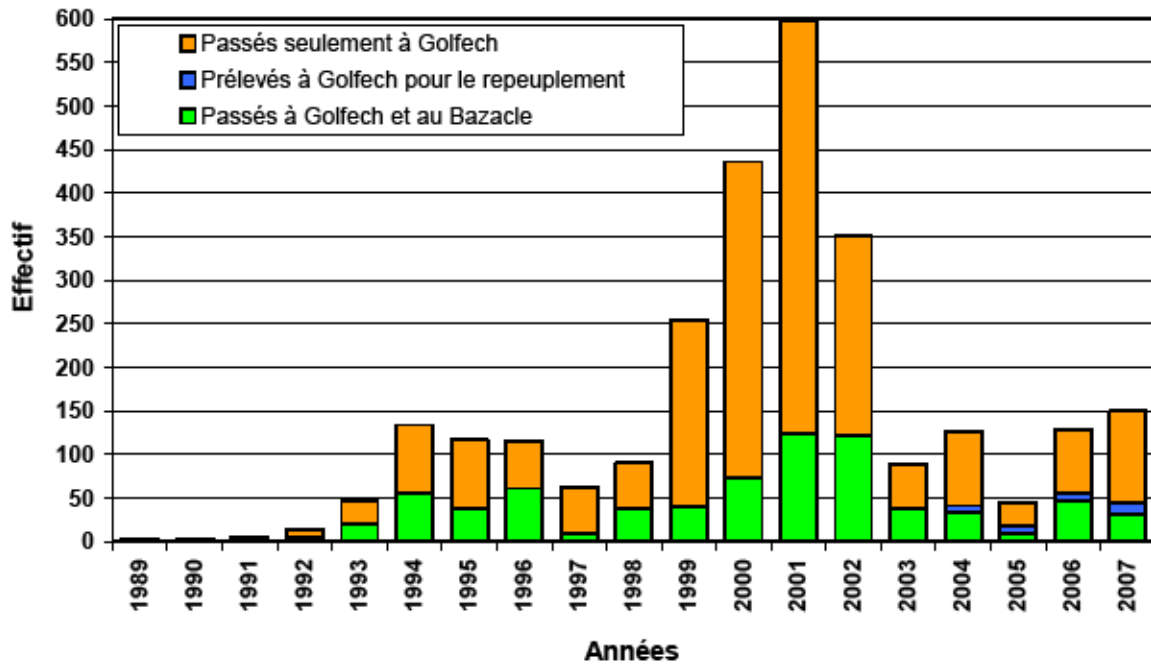


Figure 20 : Evolution de nombre de passages de saumons à la station de contrôle de Golfech sur la période 1989-2007 et devenir de ces poissons.

2. SUIVI DU FRANCHISSEMENT DES OBSTACLES

2.1. Méthode retenue : pistage radio

Pour étudier les facteurs influençant la migration anadrome du saumon en général et le passage des obstacles en particulier, la méthode la plus traditionnelle est certainement de dénombrer les passages au droit de l'obstacle étudié, notamment dans la passe à poissons, et ce manuellement, à l'aide de compteurs automatiques ou par marquage recapture (Banks, 1969 ; Jonsson, 1991). Le comptage automatique peut être réalisé à l'aide d'un compteur à résistivité (Hellawell *et al.*, 1974 ; Struthers & Stewart, 1985 ; Smith *et al.*, 1997 ; Thorley *et al.*, 2005 ; Ibbotson *et al.*, 2006) ou d'une station de vidéo-comptage (Chanseau *et al.*, 2000 ; Travade *et al.*, 1998). Mais de telles méthodes sont limitées pour l'étude de l'effet des différents facteurs susceptibles d'influer sur la migration anadrome. Le problème majeur est lié au fait que ces méthodes de comptage ne peuvent renseigner sur le nombre réel de poissons présents en aval du site de comptage (Trépanier *et al.*, 1996). Le nombre de passages peut s'avérer nul, même lorsque les conditions sont bonnes, si aucun poisson n'est présent à l'aval du site de comptage. Inversement, des passages peuvent être observés même lors de conditions défavorables si la densité de poissons est très élevée à l'aval du site de comptage. Une autre limite de ces méthodes de comptage est qu'elles ne renseignent que sur les passages à un endroit donné, souvent au niveau d'un barrage ou d'une passe à poissons.

Un inconvénient supplémentaire propre à la méthode de marquage recapture réside dans le fait que le retour d'information n'est disponible que sur la proportion d'individus recapturés, l'effort de marquage n'étant pas récompensé pour ceux échappant à la recapture, ce qui limite la quantité d'informations récupérées par cette méthode et peut même biaiser le résultat, l'échantillon recapturé ne développant pas forcément le même comportement que le reste de la population (Thorstad, 2008).

Le suivi des passages dans les passes à poissons peut aussi se faire par utilisation de rayonnement infrarouge. Néanmoins, cette méthode ne permet pas aujourd'hui une discrimination généralisée de la silhouette des poissons, notamment en milieu turbide ou pour les espèces de petite taille, et nécessite encore des améliorations des appareils de comptage comme des logiciels de traitement de leurs enregistrements (Santos *et al.*, 2008).

Par contre, les suivis télémétriques, à l'aide d'émetteurs radio ou acoustiques, semblent tout à fait adaptés à l'étude de la migration des poissons en rivière, notamment au droit des obstacles (Thorstad, 2008). Ces suivis permettent de mesurer, à distance et de façon continue, des variables comportementales d'individus préalablement marqués évoluant librement dans leur milieu, tout en minimisant les biais issus des interactions entre l'observateur et l'animal (Baras & Lagardère, 1995). Le recours à de telles techniques s'avère indispensable pour notre étude, de façon notamment à connaître les dates d'arrivée des poissons au pied des obstacles, leurs déplacements et leur comportement au cours du blocage, mais également leur devenir entre deux obstacles.

Afin d'étudier le comportement du saumon face aux obstacles de l'Aulne et de la Garonne, la technique retenue a été celle du radiopistage. Le radiopistage s'avère en effet un outil parfaitement adapté à l'évaluation de l'impact des obstacles en rivière sur le saumon en remontée (Croze, 2005). L'essor de cette technique au cours des années 1980 a d'ailleurs révolutionné l'étude des mouvements de poissons, permettant l'observation directe de leur réponse comportementale à différents facteurs de l'environnement (Milner, 1990), notamment au droit des obstacles. Elle repose sur la détection de signaux pulsés dont la fréquence est choisie dans des gammes de longueur d'onde hors de la sensibilité auditive des animaux afin d'éviter de perturber leur comportement. Le choix de la fréquence se fait également en fonction des caractéristiques de l'antenne et de l'atténuation du signal dans l'eau. Un émetteur, muni d'une batterie, est fixé à l'animal. Le signal, émis sous la forme d'ondes électromagnétiques, est détecté par une station réceptrice connectée à une antenne. Les individus marqués peuvent être identifiés grâce à des fréquences d'émission ou à des rythmes de pulsation différents (Baras & Lagardère, 1995). Les stations réceptrices peuvent être portables, pour un suivi manuel, ou fixes, pour un suivi automatique. Dans le

cas d'une station automatique de réception, l'utilisation sur un même site de plusieurs antennes, éventuellement reliées à plusieurs récepteurs, permet un suivi détaillé des mouvements (Thorstad *et al.*, 2003a ; Larinier *et al.*, 2005). Par ailleurs, cette technique est totalement indépendante des conditions environnementales qui limitent les possibilités d'observation directe : profondeur, dans une certaine mesure, turbidité et luminosité.

Le radiopistage a été préféré au pistage acoustique, les distances de détection des émetteurs acoustiques étant généralement plus faibles, en particulier en milieu courant, turbulent (Thorstad *et al.*, 2000a), turbide ou chargé de bulles d'air (Stasko & Pincock, 1977). De plus, à la différence des marques acoustiques dont le signal n'est pas détectable en milieu aérien (Stasko & Pincock, 1977), la détection d'un émetteur radio peut se pratiquer à l'aide d'antennes immergées comme aériennes ce facilite largement les suivis.

Le principal inconvénient du radiopistage réside dans la taille souvent réduite de l'échantillon de poissons susceptibles d'être suivis. Les marques restent onéreuses, et il peut être difficile de capturer un grand nombre de poissons à étudier, en particulier lorsque le modèle biologique retenu est le saumon atlantique. Enfin, le suivi d'un nombre trop élevé d'individus marqués peut être difficile car incompatible avec les capacités de scanning de certains récepteurs (Thorstad, 2008).

2.2. Capture des poissons

Le radiopistage nécessite la capture du poisson pour mise en place de l'émetteur.

2.2.1. Méthode de capture retenue

Différentes méthodes de capture peuvent être mises en œuvre. La capture peut en effet s'effectuer au filet, les méthodes les moins traumatisantes comme l'emploi de verveux (Thorstad *et al.*, 1998, 2003a, 2005a ; Jokikokko, 2002) ou de carrelets associés à des filets barrages (Bach *et al.*, 2008) devant être alors retenues. Le recours à d'autres modes de pêche, comme les filets maillants dérivants, semble très risqué. L'emploi de tels filets nécessite une intervention très rapide des opérateurs dès qu'un saumon est capturé, sans quoi l'individu maillé se noie très rapidement (Gosset *et al.*, 2001). De plus, sur des cours d'eau où les stocks de saumons restent limités à quelques centaines d'individus, l'effort de pêche risque d'être conséquent pour atteindre les objectifs de taille d'échantillon. A titre d'exemple, sur l'Adour, cours d'eau de bien moindre importance que la Garonne et dans lequel remonte chaque année plusieurs milliers de saumons (Barracou, 2006), une cinquantaine de pêcheurs professionnels ont été nécessaires à la capture de plusieurs

dizaines de saumons destinés à un suivi télémétrique, un minimum de 4 bateaux étant indispensable à une seule opération de pêche (Bégout-Anras, 2001).

D'autres méthodes de capture peuvent être utilisées, comme la pêche à la ligne (Thorstad *et al.*, 2007) ou la pêche électrique (Gerlier & Roche, 1998). Elles nécessitent néanmoins un effort de pêche conséquent.

La méthode de capture retenue a donc été celle du piégeage des poissons à l'aide d'une nasse installée dans une passe à poissons, méthode facile à mettre en œuvre, limitant le temps dédié à la capture et ayant fait ses preuves sur d'autres sites (e.g. Chanseau *et al.*, 1999a ; Larinier *et al.*, 2005). De tels pièges ont donc été installés sur les deux cours d'eau étudiés en suivant les recommandations de Travade & Larinier (2002a).

2.2.2. Mise en œuvre sur l'Aulne

Sur l'Aulne, la passe à poissons du seuil de Châteaulin a été retenue pour implantation du piège. Ce seuil est en effet le deuxième barrage depuis l'aval de l'Aulne, situé à la limite de la zone d'influence des marées et le premier non submergé par ces dernières. Il constitue donc une barrière permanente à la migration des poissons. Même si par forts coefficients de marée et débits soutenus, la chute résiduelle à ce niveau peut être limitée, permettant alors un passage direct de certains saumons par le seuil, la plupart du temps le passage devrait être préférentiellement réalisé via la passe à poissons. Cette dernière, à bassins à fentes verticales, est de plus parfaitement adaptée à la mise en place d'un piège, à la différence des passes à ralentisseurs par exemple. Le piège a consisté à placer à l'amont d'un des bassins amont de la passe une grille bloquant la remontée du poisson, et à l'aval de ce même bassin une nasse anti-retour.

La capture des poissons s'est faite par vidange de la passe en baissant une vanne installée à l'amont de la passe. Le niveau d'eau dans le piège se stabilise ensuite selon le niveau aval du seuil. Les jours de piégeage, la passe de Châteaulin a en général été vidangée à deux reprises, en milieu de matinée et en début de soirée, de manière à contrôler la présence éventuelle de poissons dans le piège. De tels horaires ont permis de limiter le temps de stabulation du poisson dans le piège, les passages de saumons dans les passes à poissons se faisant très majoritairement en journée (Chanseau *et al.*, 1999a).

2.2.3. Mise en œuvre sur la Garonne

Sur la Garonne, aucun des deux obstacles migratoires présents en aval de l'aménagement de Golfech/Malause ne pouvait permettre la mise en place d'un piège au droit du dispositif

de franchissement (Brèche à la digue de Rauzan et à Beauregard). Le piège a donc été installé dans la partie haute de l'ascenseur à poissons de Golfech, au niveau du canal de restitution des poissons en amont de la centrale hydroélectrique, passage obligé de la quasi-totalité de la population migrante. Il est constitué d'une nasse et de deux grilles, l'une à l'aval et l'autre à l'amont. La nasse est équipée, en partie aval, d'un entonnement destiné à maintenir les poissons dans le piège après leur entrée. En période de piégeage, la grille amont est continuellement fermée pour interdire l'arrivée de poissons par l'amont qui risqueraient de se retrouver coincés sous la nasse de capture suite à une vidange. La nasse est alors baissée, la grille aval ouverte, le poisson en remontée pouvant ainsi pénétrer dans le dispositif de capture. A intervalles de temps réguliers, la grille aval est fermée, interdisant la remontée de nouveaux individus le temps de remonter et vider le contenu de la nasse dans un bassin de réception (Figure 21a). Une fois la nasse redescendue en position de piégeage, la grille aval est à nouveau levée. La durée entre deux vidanges de la nasse a été ajustée en fonction de la densité de poissons. Généralement, cette durée n'a pas excédé deux heures. En période de forte remontée de poissons, le piège n'a été armé qu'en journée. En période de faibles remontées, le piège est resté armé pendant la nuit, ce qui a permis la capture de saumons passant à l'aube ou au crépuscule.

2.3. Mise en œuvre du radiopistage

2.3.1. Anesthésie

Les saumons capturés sont ensuite placés dans un brancard en toile étanche contenant un bain anesthésique. Le produit utilisé sur l'Aulne (en 1999 et 2000) comme pour la première campagne en Garonne (en 2002) a été le 2-phénoxyéthanol. Ce produit était à l'époque celui le plus couramment utilisé en France pour anesthésier les poissons, que ce soit en aquaculture ou avec des populations sauvages. Une étude réalisée sur des espèces de saumon du pacifique (Quinn *et al.*, 1988) a démontré qu'il n'avait pas d'effet sur les perceptions chémosensorielles puisqu'il ne modifiait ni le homing d'adultes (*Oncorhynchus tshawytscha*), ni les réactions d'évitement à certains produits des juvéniles (*O. kisutch*). Néanmoins, ce produit, ne possède pas de statut réglementaire en France et peut s'avérer toxique pour l'homme. Il pénètre en effet rapidement par voie cutanée, s'accumule dans l'épiderme et peut provoquer des allergies cutanées (Bohn & Bircher, 2001). De plus, il présente une neurotoxicité certaine. Du fait de sa forte volatilité, il peut être facilement inhalé ou se déposer dans l'oreille interne, induisant des maux de tête et des pertes d'équilibre qui sont suivis par une diminution des sensations et de la force des mains et des doigts (Morton, 1990).

L'efficacité de ce produit varie selon la taille du poisson et la température de l'eau (Sehdev *et al.*, 1963). La concentration efficace pour l'anesthésie des salmonidés serait comprise entre 0.2 et 0.3 mL/L (Sehdev *et al.*, 1963 ; Barton & Helfrich, 1981). Une concentration de 0.25 mL/L d'eau a été retenue dans notre étude. Néanmoins, la dose létale (env. 0.5 mL/L) est très proche de la dose efficace, ce qui confère à ce produit une très faible marge de sécurité. De plus, chez certaines espèces, le 2-phénoxyéthanol ne bloque pas la réaction de stress des poissons et ce composé peut même induire une augmentation des taux sanguins de glucose et de lactate pendant plus de 24 heures après exposition (Molinero et Gonzalez, 1995). Enfin, Fredricks *et al.* (1993) ont démontré que l'activité cardiovasculaire est diminuée de façon importante lorsque des poissons sont exposés à cet anesthésique. Ainsi, malgré le fait que le 2-phénoxyéthanol ait été employé couramment, la marge étroite entre la dose d'induction et la dose létale, le potentiel de toxicité et les effets importants sur le système cardiovasculaire ainsi que la réaction physiologique au stress, font que cet anesthésique n'est pas un composé idéal pour être utilisé chez les poissons (Ackerman *et al.*, 2005).

C'est pourquoi, dès 2003, nous avons choisi d'abandonner ce produit. Deux possibilités s'offraient à nous : l'utilisation d'huile essentielle de clou de girofle ou l'emploi de benzocaïne.

L'huile de girofle est un liquide jaune pâle qu'on peut extraire des feuilles, des bourgeons et de la tige du giroflier (*Eugenia* sp.). Ses ingrédients actifs sont l'eugénol (4-allyl-2-méthoxyphénol) et l'iso-eugénol (4-propényl-2-méthoxyphénol), qui peuvent représenter 90 à 95% du poids de l'huile de girofle. L'huile de girofle est employée depuis bon nombre d'années en tant qu'additif alimentaire et en tant qu'analgésique topique en dentisterie. Cette huile est classifiée par l'agence américaine FDA comme une substance "GRAS" (Generally Recognized As Safe - généralement reconnue comme sécuritaire) pour les humains. L'AQUI-S est un dérivé pharmaceutique qui contient 50% de l'ingrédient actif et est homologué comme un produit pouvant être administré aux poissons de consommation notamment en Nouvelle-Zélande et en Australie, avec un temps de retrait nul. Cependant, ni l'un ni l'autre de ces anesthésiques n'est approuvé en France pour être utilisé chez les poissons. Les deux substances sont sécuritaires pour les manipulateurs, mais comme c'est le cas avec tous les anesthésiques chimiques, il faut éviter tout contact avec les yeux et les muqueuses (Ackerman *et al.*, 2005). Comme anesthésique chez les salmonidés, l'huile de clou de girofle est la plus efficace à des concentrations de 0.03 à 0.06 mL/L (Keene *et al.*, 1998 ; Chanseau *et al.*, 2002), et doit être dissoute dans une solution d'éthanol (1 pour 9) avant de l'ajouter à l'eau. L'huile de girofle a une grande marge de sécurité entre la dose efficace et la dose létale, et les poissons ne montrent aucun signe de détresse pendant

l'anesthésie (Ackerman *et al.*, 2005). L'effet du produit est néanmoins très dépendant de la température, la dose utilisée devant être diminuée lorsque la température augmente (Woolsey *et al.*, 2004). En tout cas, cet anesthésique apparaît plus performant que le 2-phénoxyéthanol pour les smolts de saumon atlantique (Chanseau *et al.*, 2002). De plus, sans effet toxique reconnu chez l'homme aujourd'hui et ne nécessitant aucun délai d'attente avant consommation de poissons anesthésiés par son biais, il semble particulièrement adapté aux études *in situ* (Cho & Heath, 2000).

La benzocaïne [ester éthylique de l'acide p-aminobenzoïque] généralement disponible sous forme de cristaux de sel ayant une solubilité dans l'eau de 0.4 g/L est sans danger pour les humains. Ce composé est depuis longtemps utilisé en tant qu'anesthésique local dans des produits tels que les pastilles contre la toux, les vaporisateurs, les crèmes antisolaires et les préparations contre les hémorroïdes (McErlean & Kennedy, 1968). En France, ce produit est autorisé et classé dans la catégorie des produits dont les résidus peuvent potentiellement être ingérés. L'emploi de ce produit n'induit donc pas de délai d'attente pour la consommation des poissons anesthésiés par ce biais. Cependant, sous la forme de poudre, ce composé est un irritant pour les voies respiratoires. Il convient donc de le manipuler avec précaution. L'efficacité de la benzocaïne varie en fonction de la taille du poisson (le poisson le plus petit requiert la dose la plus basse) ainsi qu'en fonction de la température de l'eau (Gilderhus, 1989). Dans la littérature, les doses pour les salmonidés se situent entre 25 à 45 mg/L (Gilderhus, 1989). Le temps d'induction est généralement de moins de quatre minutes, et lorsque les poissons sont replacés dans une eau propre, le réveil se fait en général en moins de 10 minutes. Les doses létales dépendent de la température de l'eau, et les marges de sécurité sont plus grandes en eau froide (Gilderhus, 1989). Du fait de la faible solubilité de la benzocaïne dans l'eau, il est nécessaire de dissoudre les cristaux dans une solution d'éthanol (1 pour 10) avant de l'ajouter à l'eau. La benzocaïne a été largement utilisée et ce, avec succès sur le saumon atlantique (e.g. Gilderhus, 1990 ; Hevrøy *et al.*, 2004 ; Sørum & Damsgård, 2004).

Le choix entre ces deux composés s'avère donc difficile. Quelques essais, effectués sur la truite fario (*Salmo trutta fario* L.), ont confirmé la faisabilité d'une anesthésie à l'aide de ces deux produits *a priori* sans grand danger pour l'homme (cf. Annexe 2). Nous avons finalement opté pour l'huile essentielle de clou de girofle pour des raisons de coût, argument non négligeable dans le choix d'un anesthésique (Ackerman *et al.*, 2005) et pour des raisons de commodité. Il est en effet apparu lors de la préparation des solutions mères que la solubilité des cristaux de benzocaïne était faible même dans l'alcool, et nécessitait une

longue agitation, alors que l'huile essentielle de clou de girofle s'est avérée très soluble dans l'alcool à 70°.

Les doses d'huile essentielle de clou de girofle utilisées sur la Garonne à partir de 2003 ont été en moyenne de 0.3 mL/L (variation de 0.24 à 0.4 mL/L).

Sur la Garonne, une bonne oxygénation du bain anesthésiant a été assurée par diffusion d'oxygène, avant et pendant toute la durée de l'anesthésie. A partir de 2005, du fait de la nécessité de transport de la totalité des saumons marqués, il a été rajouté au bain anesthésiant une dose de 6 g/L de sel synthétique Instant Ocean®, cette salinité à 6‰ permettant de limiter les pertes osmotiques branchiales inhérentes au stress du transport, mais également au stress lié au marquage.

2.3.2. Biométrie

Les saumons ont tous été mesurés (Figure 21b) : la longueur totale, la longueur à la fourche et la longueur de la mâchoire supérieure ont été relevées (Annexe 3). Des droites de séparation constituées par une relation linéaire entre la longueur des saumons et la longueur de leur mâchoire supérieure ont été constituées pour différents stocks de saumons européens que ce soit en Ecosse, sur la rivière North Esk (Maisse & Baglinière, 1986), en Espagne, pour trois rivières des Asturies (Prévost *et al.*, 1991) ou en France, pour le Gave d'Oloron (Chérasse, 1989). Ces formules semblent stock-dépendantes. Aucune relation de ce type n'existant pour les deux cours d'eau étudiés, nous avons considéré les relations obtenues pour les trois stocks ci-dessus afin de s'assurer de la validité du résultat d'attribution du sexe. Les relations ont donné un résultat similaire pour 52% des saumons de l'Aulne et pour 86% des saumons de la Garonne. Pour les autres individus, une incertitude subsiste quant à leur sexe. De plus, il convient de garder à l'esprit que la marge d'erreur de ces relations est de l'ordre de 10% pour les stocks à partir desquels elles ont été établies.

Par ailleurs, quatre à cinq écailles ont été prélevées sur la majorité des individus afin de déterminer leur temps de séjour en rivière et surtout en mer à partir des critères fournis par Baglinière *et al.* (1991). La lecture d'écaille peut également permettre une vérification de l'espèce d'appartenance, les caractéristiques scalimétriques permettant de différencier un saumon d'une truite de mer, *Salmo trutta* L. (Baglinière & Le Louarn, 1987 ; Ombredane *et al.*, 1992).

La présence éventuelle de poux de mer (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer), copépodes parasites des saumons, a été relevée. Elle pouvait permettre de donner une indication sur

(1) l'état sanitaire du poisson si le nombre de parasites était très élevé, mais surtout sur (2) la date d'entrée en rivière. En effet, une fois le saumon rentré en rivière, les poux de mer restent fixés au maximum six jours, la plupart étant néanmoins perdus en moins de deux jours (McLean *et al.*, 1990).

Le pourcentage de surface du corps des saumons concerné par un écaillage a été évalué (Annexe 3). Cette donnée, associée à l'observation d'éventuelles blessures et de la prise en compte de leur importance, ainsi qu'à la présence d'éventuels parasites, nous a conduit à établir un indice relatif à l'état général du poisson au moment du marquage. Ce dernier présente quatre modalités (Très bon état, bon état, état moyen et état médiocre).

Les poissons destinés au radiopistage ont généralement été sélectionnés selon des critères de bon état général parmi le stock de poissons piégés. Les poissons avec des blessures conséquentes et/ou récentes, mycosés, très écaillés ou très amaigris ont généralement été écartés des procédures de marquage afin d'éviter une mort prématurée lors de manipulations supplémentaires (Mäkinen *et al.*, 2000). C'est ainsi que la grande majorité des saumons radiomarqués (91% pour l'Aulne et 76% pour la Garonne) présentaient un état jugé "très bon" ou "bon" au moment du marquage. Les poissons avec un "état médiocre" ne représentaient que 2% et 4% de l'échantillon marqué respectivement sur l'Aulne et la Garonne.

2.3.3. Marquage

Les émetteurs utilisés, de marque ATS (Advanced Telemetry System, Inc.), modèle "F1840" (longueur : 52 mm ; diamètre : env. 18 mm), ont été choisis dans une gamme de fréquences comprises entre 48 et 49.9 MHz (Figure 21c). Pour les campagnes sur la Garonne, la moitié des émetteurs a été demandée avec un diamètre augmenté à environ 20 mm, dans le but de réduire les risques de régurgitation. Afin d'éviter toute confusion, les fréquences d'émission ont été choisies avec un intervalle minimum de fréquence de 10 kHz. Le constructeur garantissait une durée de vie de près de 287 jours, sachant que l'autonomie réelle était de l'ordre de 575 jours, ce qui a permis d'assurer un suivi jusqu'à la période de reproduction.

Parmi les options existantes, l'option "mortalité" a été choisie : une immobilité continue de l'émetteur durant 6 heures est alors détectée et induit un changement de rythme d'émission des signaux. Ce dernier, fixé à 55 signaux par minute, se trouve doublé après une telle immobilité. Cette option permet de détecter d'éventuelles régurgitations, de connaître approximativement la date de la mort du poisson radiomarqué et aide à la récupération rapide du cadavre. Une telle option s'avère fort utile dans des études destinées à évaluer les

perles et les mortalités de saumons. En effet, la quantification des pertes en géniteurs en rivière est très difficile en raison des difficultés pour retrouver les carcasses de poissons morts (Brooker *et al.*, 1977 ; National Research Council, 2004), difficultés exacerbées dans des milieux avec forte présence de macrophytes par exemple, ou comme dans le cas de la Garonne, dans des milieux larges et courants.

Le faible poids de la marque (20-22 g) dans l'air permet de respecter sans difficulté les ratios de 2% (Winter, 1996) ou de 2.5% (Baras & Lagardère, 1995) conseillés entre le poids de la marque et le poids du poisson marqué. Les castillons, qui présentent un poids moyen de 2.4 kg sur le territoire français (Baglinière & Porcher, 1994), pèsent sans difficulté plus de 1 kg.

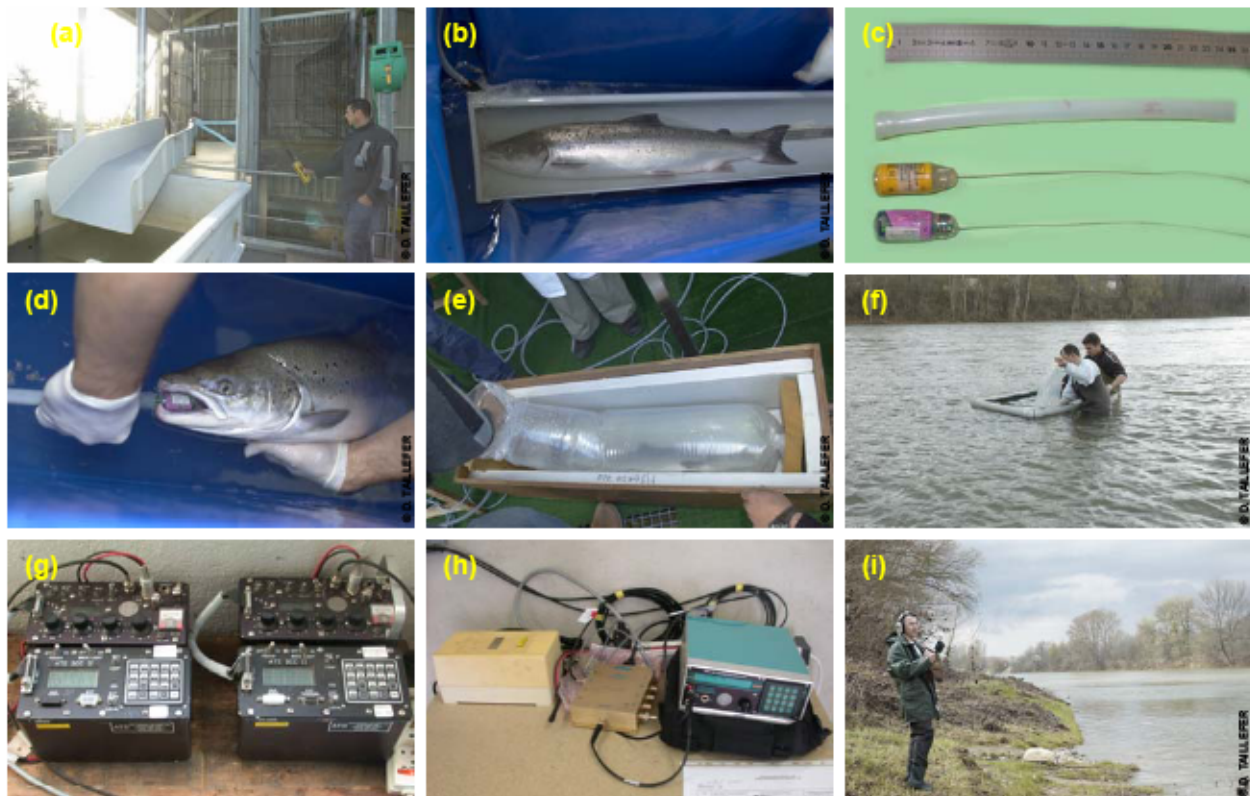


Figure 21 : Vues du dispositif de piégeage utilisé sur la Garonne (a), d'un saumon dans son bain anesthésiant avant marquage (b), des émetteurs employés (c), du marquage (d), du caisson de transport (e), de la nasse de lâcher (f), de stations automatiques de réception ATS (g) et Lotek (h) ainsi que d'un repérage manuel (i).

Le saumon ne se nourrit généralement pas au cours de sa migration anadrome. Même si quelques rares cas de prises de nourriture ont été enregistrés sur une rivière norvégienne (Johansen, 2001), la quantité de nourriture retrouvée dans l'estomac de ces poissons restait très faible et ne pouvait constituer qu'un faible gain en énergie. La nourriture peut être absorbée lors de comportements agressifs ou réflexes utilisés par les pêcheurs à la ligne, le saumon pouvant se capturer au leurre comme à l'appât naturel manié. La technique de

marquage par insertion intragastrique peut donc être retenue. Cette technique consiste à introduire un émetteur dans la cavité stomacale du poisson par voie naturelle à l'aide de deux tubes pousseurs en plastique (Figure 21d). Cette technique est d'ailleurs classiquement adoptée pour le saumon atlantique adulte qui cesse de se nourrir dès son arrivée en eau douce. L'insertion gastrique ne nécessite aucune chirurgie invasive. Elle est donc considérée comme peu traumatisante (Stasko & Pincock, 1977), rapide à mettre en œuvre (Martinelli-Liedtke *et al.*, 1999) et de procédure aisée ne nécessitant donc pas d'anesthésie profonde de longue durée (Bridger & Booth, 2003).

Sur la Garonne, en plus de l'émetteur radio, les saumons marqués ont tous été équipés d'une marque de type T (ou T-tag), petit tube de vinyle de couleur spécifique sur lequel est inscrit un code unique et fixé à la base de la nageoire dorsale. Cette marque peut permettre une reconnaissance des sujets radiomarqués au niveau de la station de contrôle des passages du Bazacle, et une identification rapide des individus radiomarqués en cas de capture, que ce soit au piège de Carbonne ou éventuellement par pêche. De plus, cette marque peut permettre le retour d'informations sur la progression de saumons ayant préalablement régurgité leur émetteur.

2.3.4. Lâcher

Sur l'Aulne, 132 saumons ont été lâchés. Néanmoins, parmi ces poissons, un individu n'a pu être suivi du fait d'une panne d'émetteur, deux ont régurgité leur marque, deux se sont blessés lors des opérations de lâcher et un dernier est mort rapidement, peut-être en relation aux conditions de marquage. Le suivi a donc porté sur 126 saumons : 107 1HM et 19 2HM, soit respectivement 7% et 59% de ces deux composantes de la population contrôlée à la passe de Châteaulin au cours de la période d'étude (Figure 22a).

Ces poissons ont été lâchés majoritairement en amont immédiat du lieu de piégeage, soit en amont du seuil de Châteaulin (75 individus), mais aussi après transport plus haut sur le cours d'eau, à l'amont des seuils 3 (4 individus), 5 (6 individus), 8 (10 individus), 9 (3 individus), 10 (1 individu), 11 (10 individus), 14 (6 individus), 16 (5 individus) et 19 (6 individus), dans le but d'étudier la franchissabilité des seuils les plus amont (Figure 15).

Les transports sur l'Aulne ont été effectués sous sédation (2-phénoxyéthanol à concentration de 0.075 mL/L) à l'aide de bacs individuels de 180 L. Une diffusion d'air dans le bac assurait une bonne oxygénation du bain au cours du transport. La durée maximale de transport n'a pas dépassé 20 min.

Sur la Garonne, 146 saumons ont été lâchés. Néanmoins, parmi ces poissons, deux individus ont régurgité leur marque¹⁷ et un troisième, gardé en stabulation dans des conditions non optimales de renouvellement en eau avant marquage, est mort rapidement. Le suivi a donc porté sur 143 saumons : 60 1HM et 83 2HM, soit respectivement 23% et 26% de deux composantes de la population contrôlée à l'ascenseur à poissons de Golfech au cours de la période d'étude (Figure 22b).

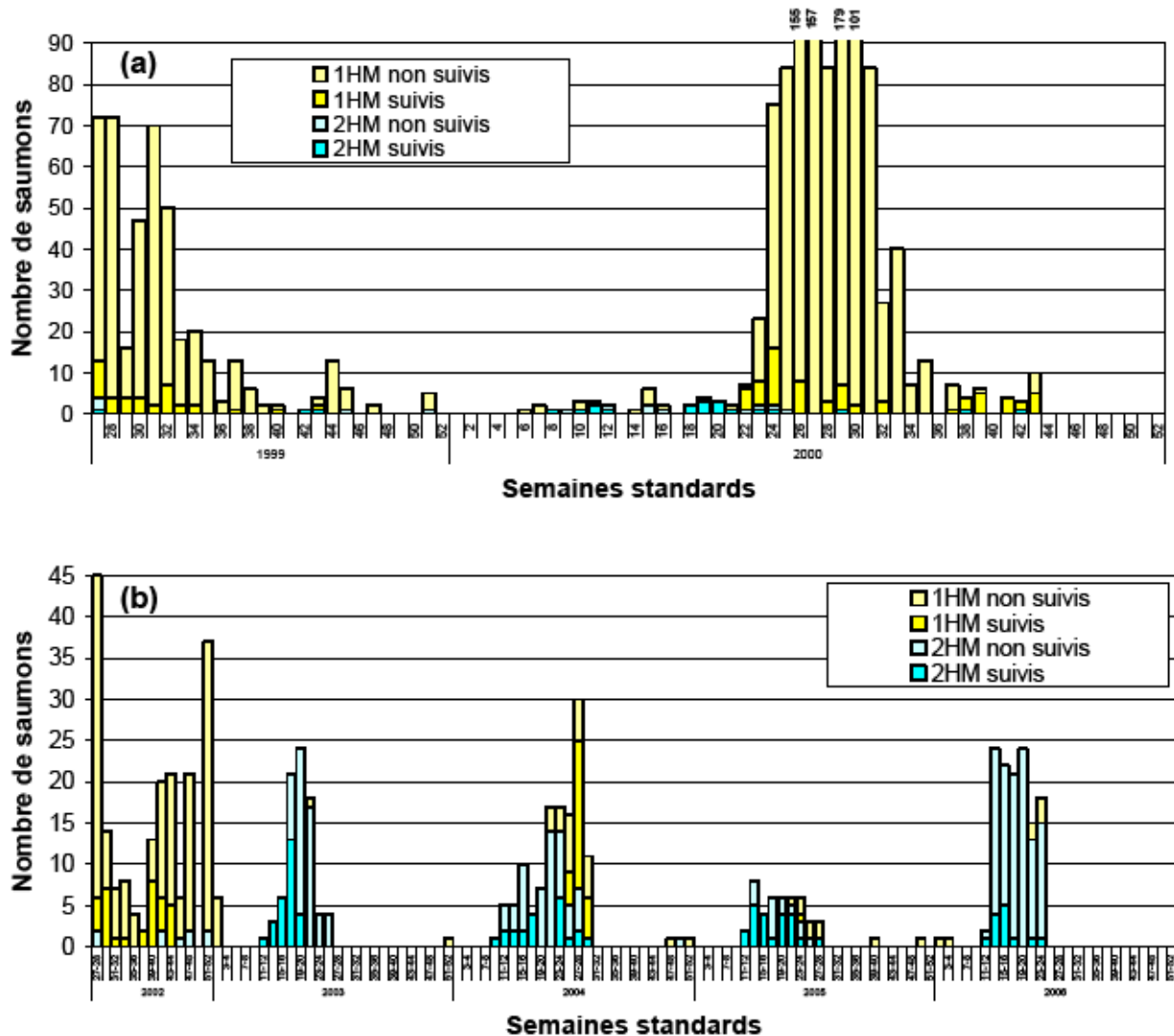


Figure 22 : Répartition de l'échantillon de saumons radiomarqués et suivis sur l'Aulne (a) et sur la Garonne (b) comparativement à la population totale contrôlée sur ces deux bassins.

Ces poissons ont été lâchés majoritairement à Golfech (99 individus), mais aussi plus en amont à Belleperche (13 individus) et Fenouillet (7 individus) dans le but initial de grossir les effectifs atteignant les obstacles toulousains, et plus en aval à Agen (4 individus) et St-Sixte

¹⁷ Un troisième saumon a également régurgité son émetteur mais sa progression a été suivie grâce à sa marque de type T jusqu'à la fin de la période de reproduction sur l'amont du bassin de la Garonne.

(20 individus), dans le but d'étudier la franchissabilité du seuil de Beauregard et surtout de l'aménagement de Golfech-Malause (Figure 19).

Les saumons de Garonne ont généralement été transportés sous sédation (huile essentielle de clou de girofle à concentration de 0.004 à 0.005 mL/L) en double poche plastique gonflée à l'oxygène, contenant 20 L d'eau saumâtre à 6‰, et placée dans un caisson isotherme (Figure 21e). Pour limiter les risques de réchauffement au cours du trajet, les transports ont été réalisés de préférence en début de matinée, voire en soirée, que ce soit sur l'Aulne ou la Garonne. Néanmoins, du fait des distances plus importantes et des accès moins faciles les durées des transports en Garonne ont été plus élevées que sur l'Aulne : de 27 à 55 min (moyenne de 44 min) pour les transports à St Sixte, de 40 à 47 min (moyenne de 42 min) pour les transports à Agen et de 59 min à 1h 36min (moyenne de 1h 16min) pour les transports à Fenouillet. Afin d'éviter le réchauffement du bain de transport, des pains réfrigérants ont été placés, lorsque nécessaire, dans les caissons isothermes.

Les transports de Golfech vers Belleperche (durée de 46 min à 1h 42min pour une moyenne de 1h 14min) ont été assurés par l'association Mi.Ga.Do en camion citerne de 4 m³ dans de l'eau claire et oxygénée. Les transports depuis Carbonne ont tous été effectués par cette même association, soit en poche plastique, soit à l'aide du camion citerne.

Les points de lâcher ont été choisis en amont de zones calmes et profondes de manière à permettre aux poissons de récupérer. Les saumons transportés à l'aide du camion ont directement été déversés depuis la citerne, via une goulotte. Les autres ont été placés dans une nasse de réveil flottante de 0.7 m³ de laquelle ils pouvaient sortir librement (Figure 21f).

2.3.5. Suivi

Le succès des suivis télémétriques, notamment au droit des obstacles, est dépendant d'un enregistrement continu des données (Thorstad *et al.*, 2000a). Le suivi a donc tout d'abord été réalisé grâce à des stations automatiques de réception implantées généralement à des obstacles. Ces stations permettent de connaître avec précision la date d'arrivée au droit des seuils et barrages, la durée totale passée sur site ainsi que la date de fin de dernière présentation ou de passage. La définition de plusieurs zones de réception sur un même site (comme à Golfech par exemple ; cf. §2 du chapitre 5) permet également de suivre les déplacements au pied des obstacles. Treize seuils de l'Aulne ont ainsi été équipés (Figure 15) à l'aide d'un récepteur (modèle R2100, Advanced Telemetry System Inc.) relié à un enregistreur numérique Data Collection Computer (modèle DCCII, 13700 ou D5041A) à mémoire (229 Ko). Sur la Garonne, également treize obstacles ont été équipés d'une station

automatique de réception (Figure 19), identique à celles utilisées sur l'Aulne (Figure 21g) ou consistant en un récepteur-enregistreur R4500S (Advanced Telemetry System Inc.) ou SRX_400 W21 (Lotek Wireless Inc.; Figure 21h). Huit tronçons libres de rivière ont également été équipés de stations automatiques, que ce soit (1) au droit de la restitution de Golfech ou en partie aval de canal de fuite de cet aménagement pour aider au suivi fin des déplacements dans ce vaste aménagement, (2) entre le barrage de Malause et l'aval de Toulouse, pour aider au suivi de la progression des saumons dans ce bief de plus de 96 km de long ou (3) en amont de Toulouse, pour s'assurer de la sortie de la ville et de la progression vers les premières frayères. Toutes ces stations automatiques de réception ont fait l'objet d'un contrôle régulier, afin de pallier rapidement d'éventuelles pannes et de s'assurer des capacités mémoires encore disponibles. Sur certains sites très parasités, le contrôle doit en effet s'effectuer au moins tous les deux jours pour éviter que la mémoire des enregistreurs ne soit saturée (Thorstad *et al.*, 2000a). Sur la Garonne, certains sites ont été équipés de plusieurs stations automatiques, au niveau des obstacles pour aider à la définition de plusieurs zones de détection et au niveau des tronçons libres, où les saumons peuvent passer très rapidement, pour limiter le nombre de fréquences recherchées par une même station et ainsi éviter l'absence de réception d'un saumon pourtant passé (Figure 19). La répartition des stations a été adaptée chaque année en fonction des objectifs (étude centrée sur la progression depuis l'amont de Golfech en 2002, 2003 et 2004 puis sur la franchissabilité de Beauregard et surtout de l'aménagement de Golfech-Malause en 2005 et 2006) et de la disponibilité en matériel. Ainsi, sur ce cours d'eau, le suivi automatique a été réalisé à l'aide 28, 32, 33, 38 et 30 stations respectivement en 2002, 2003, 2004, 2005 et 2006.

Afin de collecter des informations sur les déplacements des saumons entre les stations automatiques de réception, un suivi manuel a été effectué à l'aide de récepteurs portatifs (modèle R2100, Advanced Telemetry System Inc.). Ce suivi a été réalisé quotidiennement (cas de l'Aulne et de la trentaine de kilomètres en amont et en aval de Golfech pour la Garonne) ou à raison de trois fois par semaine (cas du reste du secteur d'étude de Garonne) en voiture à l'aide d'antennes "fouet" omni directionnelles permettant une détection à une distance maximale variant de 300 m à 800 m environ selon la topographie des lieux, la densité de végétation rivulaire et le niveau des parasites ambiants. Dès que nécessaire, en particulier pour les obstacles non équipés de station automatique, une localisation à pied (Figure 21i), à l'aide d'une boucle aérienne ou d'une boucle immergée, a également été effectuée, afin d'obtenir la position précise du poisson. Une recherche complémentaire, en bateau, des individus séjournant dans la retenue formée par le barrage de Malause (retenue de Saint-Nicolas-de-la-Grave) et longue de plus de 11 km a été organisée lorsque

nécessaire. Enfin des suivis ont également été effectués en avion, occasionnellement sur l'Aulne afin de rechercher les saumons ayant quitté ce cours, et régulièrement (fréquence hebdomadaire lorsque les conditions météo le permettaient) sur la Garonne afin d'aider au suivi sur ce vaste bassin versant.

Au niveau des obstacles dépourvus de station automatique de réception, la durée de blocage d'un saumon radiomarcqué est calculée en moyennant la durée séparant les première et dernière localisations à l'obstacle (durée minimum de blocage) avec la durée séparant la dernière position dans le bief aval précédant la première arrivée au pied de l'obstacle et la première localisation aval suivant la dernière localisation au pied de l'obstacle pour les poissons qui ne franchissent pas ou la première localisation en amont de l'obstacle pour les poissons qui passent (durée maximale de blocage). En ce qui concerne le calcul des durées passées dans le secteur influencé par un obstacle dépourvu de station automatique de réception, le poisson est considéré présent en continu dans ce secteur lorsque deux repérages manuels consécutifs le signalent en ce lieu. Lorsque deux repérages consécutifs font état d'un passage du secteur influencé à un repli plus en aval (ou vice-versa) le poisson est considéré dans le secteur influencé pour moitié de la durée séparant ces deux repérages et pour moitié plus en aval.

De manière à éliminer un éventuel biais induit par les opérations de capture, manipulation, marquage et transport, certaines observations relatives à des saumons ayant atteint un obstacle rapidement après le lâcher ont été retirés de l'analyse de franchissabilité : il s'agit de poissons n'ayant fréquenté que très peu de temps (quelques heures) l'obstacle en question sans réussir à le franchir ou étant morts dans les quelques jours (moins d'une semaine) suivant le lâcher en aval de cet obstacle.

CHAPITRE 3 : CARACTERISATION DE L'IMPACT DES OBSTACLES

1. INTRODUCTION

A ce jour, même si de nombreuses études ont déjà été réalisées sur le comportement du saumon atlantique en rivière lors de sa migration de reproduction (e.g. Hawkins & Smith, 1986 ; Aarestrup *et al.*, 2000 ; Økland *et al.*, 2001), elles ne concernaient généralement pas des axes fortement équipés en seuils ou barrages. Comme nous l'avons vu précédemment, la majorité des études de franchissabilité d'obstacles ont été conduites sur un seul aménagement (e.g. Martin, 1984 ; Gowans *et al.*, 1999a ; Rivinoja *et al.*, 2001 ; Laine *et al.*, 2002 ; Thorstad *et al.*, 2003a ; Larinier *et al.*, 2005 ; Thorstad *et al.*, 2005b ; Scruton *et al.*, 2007 ; Lundqvist *et al.*, 2008) ou sur une succession de seulement quelques ouvrages, à l'échelle d'un court linéaire de cours d'eau (e.g. Baril & Gueneau, 1986 ; Karppinen *et al.*, 2002 ; Gowans *et al.*, 2003 ; Jepsen *et al.*, 2005). Certaines études concernent la progression du saumon sur la totalité d'un bassin versant. Mais dans la majorité des bassins concernés, le saumon n'est confronté qu'à un seul (e.g. Laughton, 1989) ou quelques seuils ou barrages (e.g. Webb, 1989) au cours de sa migration anadrome. Peu d'études se sont intéressées à la franchissabilité des obstacles sur des cours d'eau fortement équipés (i.e. Power, 1977 ; Shepard, 1995 ; Richardson *et al.*, 1997 ; Prévost, 2002). L'impact cumulatif des obstacles n'est ainsi que très rarement étudié (i.e. Chanseau *et al.*, 1999a). De plus, ces travaux se limitent exclusivement au seul problème de franchissement, sans relativiser son importance par rapport aux autres atteintes portées au saumon lors de sa migration génésique sur un axe anthropisé.

L'objet de cette première étape du travail de thèse porte tout d'abord sur l'évaluation de la franchissabilité individuelle et cumulée des obstacles sur les deux cours d'eau étudiés, l'Aulne et la Garonne. En effet, sur les cours d'eau présentant plusieurs obstacles à la libre circulation, il s'avère indispensable aux gestionnaires d'identifier non seulement quels obstacles posent problème aux poissons migrateurs, mais de caractériser l'impact global exercé par la chaîne d'aménagements sur ces espèces.

De plus, il semblait également intéressant de tenter de définir la part des pertes induites par les obstacles dans les pertes globales subies par le saumon lors de sa remontée sur ces deux cours d'eau anthropisés. Ces pertes peuvent être liées à une mortalité naturelle causée par des blessures, des agents pathogènes ou des prédateurs. Mais les pertes lors de la montaison peuvent être exacerbées du fait de l'anthropisation des cours d'eau. Nous avons

recensé dans le chapitre 1 les perturbations multiples que pouvaient exercer les barrages, qui ne constituent pas seulement une barrière à la migration, mais peuvent également perturber la montaison du fait des atteintes qu'ils peuvent porter à la physico-chimie de l'eau et aux habitats. Mais d'autres activités humaines, qu'il s'agisse de l'agriculture et de la production forestière, de l'urbanisation, de l'industrie, de la lutte contre les inondations, des prélèvements d'eau ou de la rectification de cours d'eau, sont également susceptibles de modifier très fortement les cours d'eau fréquentés par le saumon (Elliott *et al.*, 1998) et d'induire des pertes conséquentes lors de leur remontée. Même si les causes probables du déclin du saumon sont identifiées, en particulier en milieu continental (cf. Annexe 1), elles agissent de concert, masquant souvent la contribution relative de chacune d'entre elles et ainsi compliquant notre capacité à discerner leurs mécanismes individuels et leur rôle exact (Armstrong *et al.*, 1998 ; Thorstad *et al.*, 2008). Dans le cas d'extinction de stock, l'identification d'une cause principale est possible, l'extinction arrivant souvent juste après ce changement (e.g. construction d'un barrage infranchissable en aval des premières zones de frayères). Mais pour les stocks en difficulté, les causes sont généralement multiples et il est difficile de les hiérarchiser (Parrish *et al.*, 1998). Le second objectif du présent chapitre s'attache ainsi, après quantification des pertes subies par la population de saumon en migration anadrome, à tenter d'en identifier les causes. Le but ultime consiste à les hiérarchiser en fonction de leur impact respectif sur les géniteurs remontant ce cours, et ce, avec l'objectif d'orienter au mieux les actions de gestions.

2. METHODOLOGIE

2.1. Critères de franchissabilité des obstacles

Les sites d'études ainsi que la méthode de suivi ont largement été décrits dans le chapitre précédent. Le seul point à préciser ici concerne les critères retenus pour la caractérisation de la franchissabilité des obstacles. Ces critères sont ceux recommandés par Travade & Larinier (2002a) et classiquement utilisés. Il s'agit du pourcentage de franchissement (obtenu en rapportant le nombre de poissons franchissant l'obstacle parmi ceux l'ayant effectivement atteint) et du retard induit à la migration par les obstacles (calculé pour les saumons franchissant l'obstacle par différence entre la date de passage et la date de première arrivée à l'obstacle).

2.2. Quantification de la part de pertes induites par les obstacles dans les pertes globales

Grâce au marquage à l'aide d'un émetteur radio, les saumons sont localisables sur l'ensemble de l'hydrosystème et pas uniquement au droit des obstacles. Le suivi est possible

pendant toute la saison de migration, le modèle d'émetteurs choisi garantissant une émission pendant plus de 300 jours. C'est pourquoi les saumons ont été régulièrement recherchés, au niveau des obstacles comme dans les biefs. Un tel suivi est indispensable à la détermination du devenir des saumons et à l'identification de facteurs de pertes autres que les obstacles.

Pour l'étude du devenir, la règle générale a été d'écarter de l'analyse les saumons ayant été lâchés ailleurs qu'au niveau de leur point de capture. Le devenir de tels individus peut en effet être influencé par le transport vers l'amont, qui évite aux poissons de transiter par certains tronçons exerçant peut-être un impact non négligeable sur leur devenir, et par le transport vers l'aval, qui peut accentuer l'effet des éventuels perturbations propres à ces secteurs fréquentés à deux reprises. Ainsi, elle a concerné les 75 saumons lâchés à Châteaulin sur l'Aulne. Sur la Garonne, les 13 castillons transportés à Belleperche sur la Garonne ont néanmoins été conservés du fait que ces poissons n'ont été remonté que sur une distance modérée sans leur faire franchir artificiellement un obstacle et que leur devenir s'est avéré similaire à celui observé sur un lot de 14 castillons lâchés à Golfech à la même période (test du khi-deux, $ddl=4$, $\chi^2=3.39$, $p=0.494$). Parmi, les saumons relâchés à Golfech, 5 n'ont pas été considérés car ces poissons ont été équipés, en plus de leur émetteur radio, d'une marque archive (marque Star-Oddi, modèle DST-milli) destinée à enregistrer tous les quarts d'heure la température et la profondeur fréquentées. Sur la Garonne, les pertes ont ainsi été analysées depuis l'amont de Golfech à partir de 107 saumons.

Les pertes ont été quantifiées d'une part en considérant l'ensemble des saumons pris en compte pour l'étude du devenir (75 individus pour l'Aulne et 107 pour la Garonne) et d'autre part en ne gardant parmi ces poissons que ceux dont le facteur de pertes est intervenu plus d'un mois après le lâcher (57 individus pour l'Aulne et 74 pour la Garonne).

Dans le but de hiérarchiser les facteurs de pertes, et au moins la part imputable aux barrages, nous avons attribué un facteur de pertes jugé prépondérant à chaque individu conservé pour cette analyse. L'attribution d'un blocage comme facteur de pertes prépondérant peut être délicate à réaliser. En effet, un saumon peut mourir, être pêché ou faire demi tour, après avoir atteint un obstacle et donc sans jamais le franchir. Se pose alors la question de savoir si la perte est liée de manière prépondérante au barrage ou à un des autres facteurs.

Dans la présente analyse, le facteur de pertes "blocage par un obstacle" a été attribué dès lors que les deux conditions suivantes étaient réalisées. Nous avons considéré tout d'abord qu'un obstacle pouvait être tenu pour responsable d'une perte seulement s'il constituait une

entrave à la progression du saumon, et ainsi augmentait sa vulnérabilité à d'autres facteurs de pertes. Il est par exemple bien connu que les barrages exacerbent la prédation des espèces en migration en concentrant les poissons à leur niveau (cf. §2.1.5 du chapitre 1). Un obstacle a été considéré comme tel dès lors qu'une accumulation de poissons est relevée à son aval. Pour quantifier l'accumulation, nous nous sommes inspiré de la méthode proposée par Prévost (2002). Cet auteur suggérait de découper le cours d'eau étudié en différents tronçons pour lesquels est calculée une densité de stabulation cumulée sur l'ensemble des poissons. Cette densité représente la durée totale de stabulation observée sur le tronçon considéré ramenée à sa longueur et donc exprimée en jours-poissons/km. La durée de stabulation n'est cumulée que sur la période de pré-reproduction. La période de fraie n'est pas prise en compte dans l'exercice pour ne pas englober des stabulations liées à une fixation des géniteurs sur des zones de reproduction. Les tronçons considérés dans le présent travail sont issus d'un découpage des deux cours d'eau étudiés en unités inter-barrages (ou biefs), elles-mêmes secondairement segmentées en deux tronçons la plupart du temps de tailles inégales correspondant au secteur influencé par l'aménagement et au secteur non influencé. Le secteur influencé par l'aménagement est défini pour les obstacles au fil de l'eau équipés d'une station automatique de réception par la distance couverte par cette station. Pour les obstacles au fil de l'eau non équipés d'une station automatique de réception, le secteur influencé a été arbitrairement fixé à un linéaire de 100 m sur l'Aulne (distante équivalente à celle suivie par les stations automatiques de réception installées sur ce cours d'eau) et de 500 m sur le bassin versant de la Garonne. Pour les obstacles en dérivation, le secteur influencé par l'aménagement est défini par le linéaire de canal de fuite et de dérivation effectivement parcouru par les poissons radiomarqués. Nous avons considéré qu'il y avait accumulation si les saumons passaient proportionnellement plus de temps (test du khi-deux) dans le secteur influencé par l'aménagement que dans la totalité du bief allant jusqu'à l'obstacle aval.

Une fois cette condition vérifiée, une perte a été affectée à un obstacle donné dès lors qu'un saumon l'atteignant sans réussir à le franchir n'arrive pas à atteindre des zones de frayères du même bassin versant et à y survivre jusqu'à la période de reproduction.

Dans un premier temps nous exposerons les résultats concernant l'Aulne, puis dans un second temps ceux relatifs à la Garonne.

3. CAS D'UN PETIT FLEUVE COTIER POURVU DE SEUILS DE FAIBLE HAUTEUR : L'AULNE CANALISE

Cette partie est essentiellement traitée dans le cadre d'un article. Quelques résultats complémentaires sont également fournis.

3.1. Article 1 :

The impact of the channeled part of the Aulne River (France) on the upstream migration of returning adult Atlantic salmon as determined by radio-tracking

American Fisheries Society Symposium 61:23–37, 2008
 © 2008 by the American Fisheries Society

The Impact of the Channeled Part of the Aulne River (France) on the Upstream Migration of Returning Adult Atlantic Salmon as Determined by Radio-Tracking

OLIVIER CROZE*

Cemagref/GHAAPPE

*Estuary Ecosystems and Diadromous Fish Research Unit
 Laboratory of Functional Restoration of Rivers for Diadromous Fish
 Allée du Professeur Camille Soula, 31400 Toulouse, France*

Abstract.—A 2-year radio-tracking study of Atlantic salmon *Salmo salar* upstream migrants was conducted on the Aulne River in France. The objective was to survey upstream migration in the river, of which 70 km are channeled. The behavior of 126 salmon was studied at 26 weirs (approximately 2 m high) from the beginning of July 1999 to the middle of December 2000. The mean percentage of fish able to pass upstream of weirs fitted with older fish passage facilities was less than for more recent fishways installed since 1994. An evaluation of the cumulative effect of the weirs indicates that only 2–3% of returning adults are likely to pass through the channeled part of the river and reach upstream areas with suitable habitat for spawning. The most obvious blockages occurred at weirs in the lowermost portion of the channeled river. Environmental conditions such as low flows and poor water quality may also make it difficult for salmon entering the river to progress upstream. Moreover, salmon appear to exhibit nontypical migration behaviors in this environment, which is heavily influenced by human activities. More than 26% of returning adults migrated downstream during the study, leaving the Aulne before the spawning period began and entering and migrating upstream through other neighboring rivers. We also estimated the impact of fishing on upstream migrants, which appeared far greater for spring salmon than for grilse. This study provides fisheries managers with a tool to assess restoration plans for Atlantic salmon and better define the actions needed to reach restoration goals.

Introduction

The Aulne is a small coastal river in Brittany, France. A 70-km stretch of the watercourse has been channeled, with 28 weirs in this downstream section. An Atlantic salmon *Salmo salar* restoration plan was developed for the Aulne River in the mid-1980s. Many different actions have been taken to meet the plan's objectives, including the release of juvenile salmon from local stock, installation of 18 upstream fish passage facilities between

1994 and 1999 along the channeled part of the river, and an annual assessment of the juvenile salmon population since 1997. These actions have led to increases in the number of adults returning to the downstream part of the Aulne, the number of salmon caught by anglers, and breeding potential. However, an initial biological assessment (count of effective spawning and juvenile abundance indices) indicated very limited natural reproduction. Juveniles seemed to be produced mainly in the few tributaries entering the channeled reach. Very low juvenile abundances were

* Corresponding author: croze@imft.fr

observed in the natural part of the Aulne (i.e., upstream of the channeled reach), which represents nearly 75% of the total surface area of the entire catchment.

The main hypothesis to explain low levels of natural juvenile production is that migratory blockages are preventing adults from reaching the natural part of the Aulne, where the most suitable spawning grounds and juvenile rearing areas occur. Furthermore, channeling modifies the aquatic environment (temperature, hydraulics, and water quality), possibly to the detriment of migratory species. It is necessary to investigate the impact of such changes on the upstream migration of adult salmon. Therefore, it was decided to conduct a radio-telemetry analysis of upstream adult migrants during 1999 and 2000. The objective was to describe migration activity and success in the Aulne under current environmental conditions and to assess the consequences of

the numerous weirs to the upstream migration of adult salmon.

Experimental Site

Aulne River

The Aulne is a river in northwest France. It is 145 km, with the lower 70 km being channeled. Its catchment area covers 1,495 km² (Figure 1). Salmonids predominate in the upstream natural part of the river and cyprinids in the downstream channeled part. The Aulne's mean annual discharge is 21.2 m³/s, and the river's regime is pluvial. The catchment area is subjected to the influence of a well-defined ocean climate, with heavy precipitation (about 200 d of rain per year), with mean annual rainfall between 100 and 120 cm. The discharge of the Aulne can rise dramatically or drop to very low levels. The lowest flow levels are typically recorded from

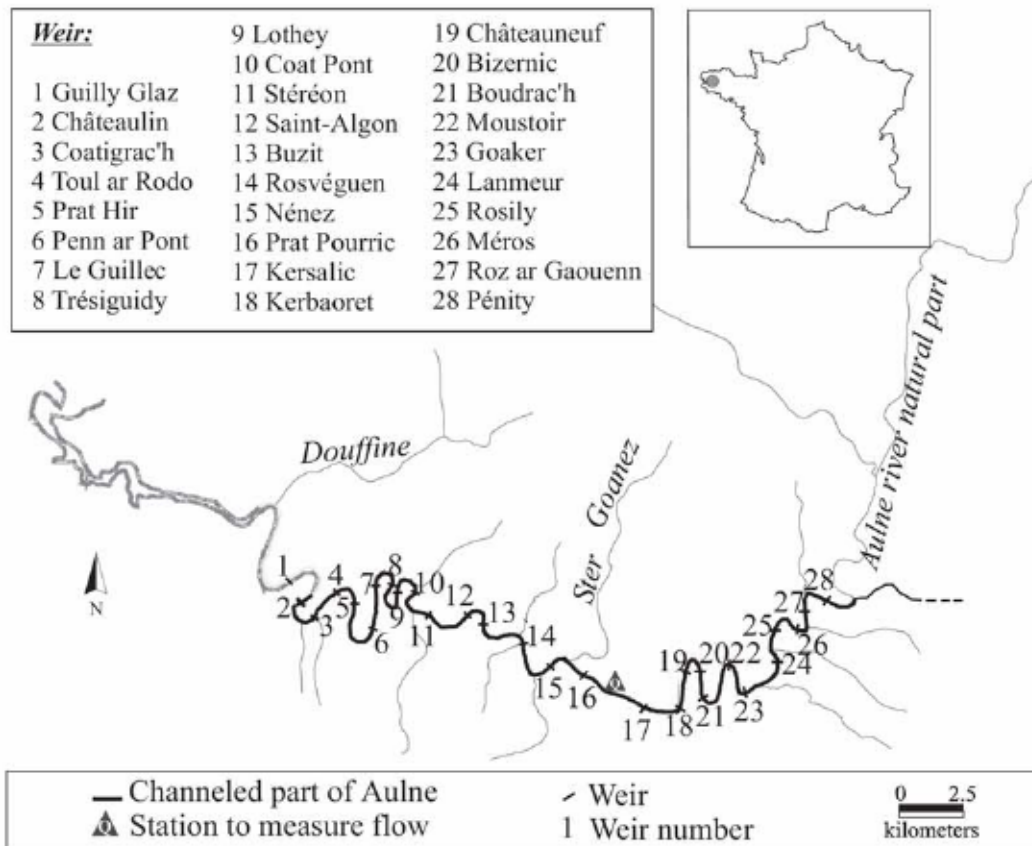


Figure 1. Geographic location of the Aulne River and each weir in the study reach.

July to September, with the heaviest flows in winter. The physical/chemical quality of the Aulne water is generally poor. This appears to be due mainly to large quantities of nitrates and phosphates entering the river from agricultural sources.

Weirs

There are 28 weirs in the 70-km channeled part of the Aulne (Figure 1). They are designed to ensure depths of 1–2 m and are nearly all chevron-shaped with the point of the “V” being the most upstream. Each weir includes a lock for boats and a discharge gate to lower the amount of water upstream. The only rectilinear weirs, at right angles to the bank, are numbers 1, 2, and 6. The distance between weirs is about two to three river kilometers on average. The height of the weirs varies between 1.3 and 2.3 m, but most are about 2 m.

Nearly all of the weirs in the channeled part of the Aulne are fitted with fish passage facilities. Existing fishways include older ones installed between 1950 and 1970 and more recent facilities installed after 1994. The older facilities are pool fishways with overflow weirs. The pools in these fishways are small and do not dissipate energy well, especially during high flows. The older fishways are located at weirs 3, 5, 10, 14, 16, and 24. All the pool fishways are in the middle of the weir except at weir 3, where it is located near the right bank. The more recent installations are generally chevron-type baffle fishways with a downstream prebarrage also used as a canoe pass. All the fishways at chevron-shaped weirs are positioned in the middle of the weir. The prebarrages, at the base of the canals, reduce the drop at each weir. These newer fishways are located at weirs 1, 4, 7, 8, 9, 11, 12, 13, 15, 18, 19, 22, 23, 25, 26, 27, and 28. There are also two new pool-type fishways (a vertical slot fishway and a deep side-notch fishway) near the bank on one side of the river at rectilinear weirs 2 (vertical slot) and 6 (side-notch). Weirs 20 and 21 initially were fitted with a notch around 40 cm deep in the middle of the barrier, but now have baffle-type fishways near one bank. Weir 17 does not

have a fishway, only a gently sloping ramp for canoes. As the ramp is not fitted with baffles, there is no dissipation of energy.

Methods

The migration of salmon up the Aulne was studied in two consecutive years—1999 and 2000. The 1999 study was initiated on July 5 and, therefore, only involved grilse (i.e., fish that have spent one winter at sea before returning to natal streams to spawn). The 2000 study began with the arrival of the first fish in late February and covered both grilse and spring salmon that spent two winters at sea. During both study years, individual fish were trapped through to the end of October. The daily tracking of tagged fish ended in mid-December. Several fish continued to be tracked at less frequent intervals up to the end of January.

The fish were caught in the pool fishway at Châteaulin (weir 2, on the border of the area of tidal influence). This fishway's upstream pool was modified into a trap (Travade and Larinier 2002). The fishway was closed at least twice a day (partway through the morning and in the early evening) and up to four times a day during the peak migration period to check the trap for salmon. These times were chosen so as to limit the amount of time the fish spent in the trap based on evidence that more than 85% of fish enter the fishway during daytime hours (Chanseau et al. 1999).

Captured salmon were anesthetized using a solution of diluted 2-phenoxyethanol. Each fish was measured for length. No injured, small, or descaled fish were radio-tagged. In the 2 years of study, 132 salmon were radio-tagged by inserting a transmitter into their stomach through a plastic tube. This method was chosen as the most suitable for adult salmon during upriver migration (Stasko and Pincock 1977; Solomon and Stroreton-West 1983).

Seventy-nine of the tagged salmon were released immediately upstream of the trap location (i.e., upstream of weir 2). However, due to difficulties experienced by these

salmon in passing several of the upstream weirs, and in order to study the impact of each weir in the channeled section, the remaining tagged fish were transported and released at different points along the channeled reach. Thus, 4, 7, 10, 3, 1, 10, 7, 5, and 6 fish were released upstream of weirs 3, 5, 8, 9, 10, 11, 14, 16, and 19, respectively. Fish were transported to upstream release locations in a transport tank containing 180 L of water and a small amount of anesthetic. A pump was used to aerate the transport water.

Advanced Telemetry System (ATS) radio telemetry equipment was used to monitor the movements of tagged fish. The ATS transmitters have an external antenna and are cylindrical (60 mm long \times 20 mm across). In air, they weigh 20–22 g, which is less than 1.5% of the weight of the tagged fish. This is well below the 2.5% threshold that has been established during previous studies (Baras and Lagardère 1995). The transmitters emitted signals within the 48–49.9-MHz frequency range at 20-kHz intervals and had a guaranteed operational life of 220 d. However, almost all of the transmitters were functional for more than 10 months, sufficiently covering the study period. The mortality indication option was chosen for the radio tags; that is, if a transmitter remained immobile for 6 h, the pace of transmission changed to alert researchers of a possible mortality or tag loss.

Automatic listening stations (ALS) were installed at 13 of the 26 weirs to record the times of arrival and departure. This temporal information provided a means for assessing migration delays at each of these weirs. Between the various weirs along the channeled part of the Aulne and at weirs without an ALS, salmon movement was tracked manually, typically on foot or with ground transportation but occasionally from aircraft. We tried to locate each radio-tagged salmon at least once per day while they remained in the channeled river section. For weirs without an ALS, the minimum and maximum lengths of time tagged fish were located in the vicinity of these barriers were defined by the manual tracking data.

Statistical analyses on performance of

the different types of fishways were performed using the statistical software SPSS (2006). Differences in passage delays and effectiveness between weirs with older and newer fishways were analyzed by *t*-test. Data on migration delays (sample size varying from 250 to 324) and effectiveness (sample size varying from 21 to 26) were normally distribution (verified using Kolmogorov-Smirnov test).

Differences in passage effectiveness rates between the lowest weir with a newer fishway and those similarly equipped but located further upstream was analyzed by one-sample *t*-test. Such differences could not be assessed for weirs with older fishways because of insufficient observations ($N = 5$) at these weirs.

Results

Of the 132 adult salmon that were radio-tagged, 126 were tracked because three fish were injured during transportation or release, two fish quickly regurgitated their tags, and one transmitter stopped working as soon as the fish was released. A minimum of 10 fish reached each of the 26 weirs upstream of the location of their capture.

The mean percent of fish passed at weirs with older fishways (3, 5, 10, 14, 16, and 24) and the one weir with no fishway (17) was 71.3% (SE = 7.4%), which was significantly lower ($P < 0.05$) than at weirs with the more recently installed fishways (95.0%, SE = 1.5%). There also were significantly greater delays ($P < 0.01$) at weirs with older fishways (mean = 9.6 d, SE = 1.7 d) than at weirs with the newer fishways (mean = 3.8, SE = 0.7 d) (Figure 2). These differences in passage effectiveness and delays between weirs with older and newer fishways were also statistically significant when weir 17 (i.e., weir without a fishway) is excluded from the analysis.

A comparison of mean percent passage for the older pool fishways with overflow weirs positioned in the middle of the weir (mean = 73.1%, SE = 10.6%) and the newer baffle fishways with prebarrage (mean = 94.8%, SE 1.8%), also in the middle of the

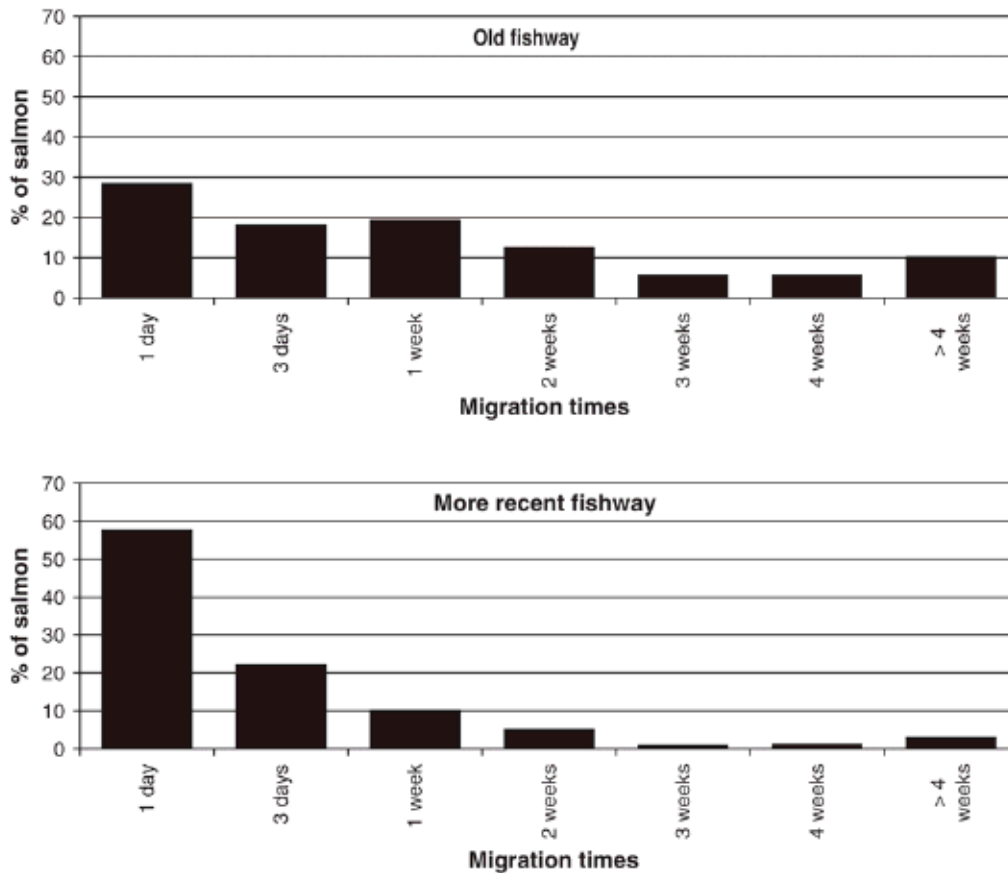


Figure 2. Migration times at weirs fitted with older fishways (above) and a more recent fishways (below).

weir, demonstrated that the efficiency of the newer fishways was significantly greater ($P < 0.05$). The mean delays recorded at weirs with the older pool fishways with overflow (8.5 d, SE = 2.3) were significantly greater than those at weirs with the new baffle fishways (3.8 d, SE = 0.8 d).

The overall impact of the channeled reach on upstream migration of adult salmon was estimated by considering the impacts of each weir in terms of percentage of fish passing upstream and the extent of any delays to migration. This assessment was only applied to the tracking data collected in 2000 because work on the weirs or locks in 1999 required the opening of the discharge gate at several weirs, which is not representative of normal operation during the salmon upstream migration period. Consequently, there were not enough fish at each weir

during the 1999 study to reliably estimate how effectively fish passed upstream under normal operating conditions (i.e., discharge gates closed).

The tracking data demonstrated that 24.7% of returning adult salmon reached the Ster Goanez, the main tributary of the channeled section of the Aulne upstream of weir 15 and where 12% of the catchment area's salmon spawning grounds are located. Only 2.7% of tagged salmon reached the upstream natural channel portion of the Aulne (Figure 3), where most of the suitable spawning grounds are located. The median time it took for tagged salmon to pass migration barriers and to reach the point of confluence with the Ster Goanez was 22 d, and it took a median of 66 d for tagged fish to reach the natural part of the Aulne (Figure 4). The lengthiest delays occurred at weir 16

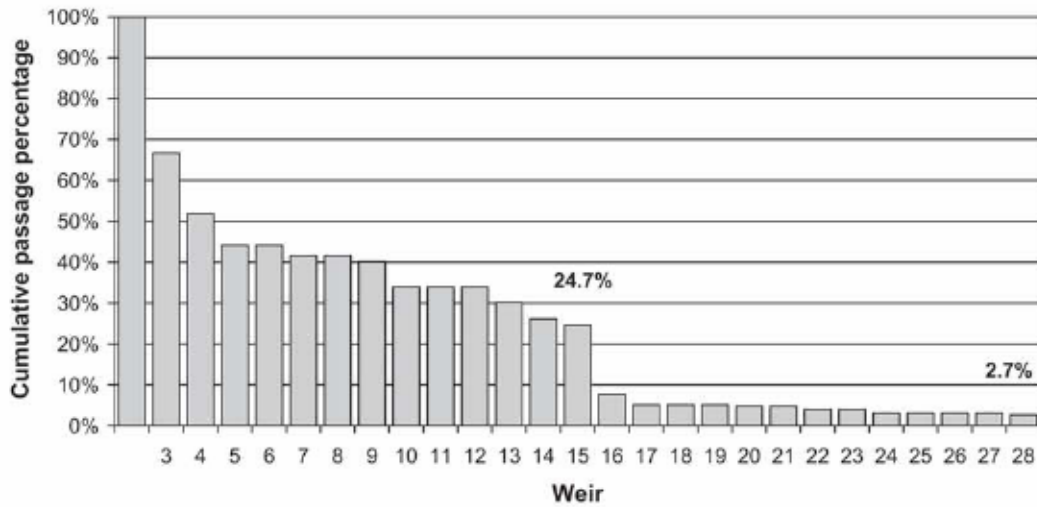


Figure 3. Cumulative percentage of fish migrating through the channeled part of the Aulne for 2000.

(median value of 32 d), which is located just upstream of the main tributary of the channeled part of the Aulne.

In 1999, the lowest fish passage effectiveness rates were observed at weirs that are the furthest downstream in the study area (at weirs 3, 4, and 5 with 33.3%, 77.8%, and 57.1%, respectively). However, it was not possible to study passage effectiveness at several weirs because the number of fish that were tracked was insufficient for analy-

sis. In 2000, weir 3 also had one of the three lowest passage rates, with 66.7% of tagged fish moving upstream past this barrier (Figure 5). Weir 3 is the only chevron-shaped weir on the Aulne to be fitted with an older pool fishway with an overflow. Another notable difference is that the fishway entrance is several meters downstream of the weir.

In both 1999 and 2000, the lowest passage effectiveness rate for weirs with more recent fishways was at weir 4. The percentage

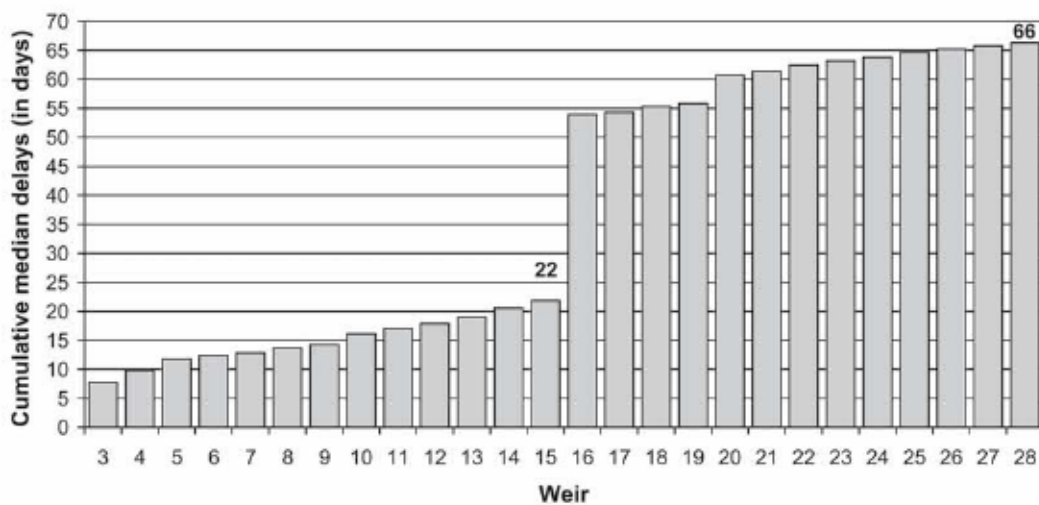


Figure 4. Cumulative median delays induced by the different weirs in the channeled part of the Aulne for 2000.

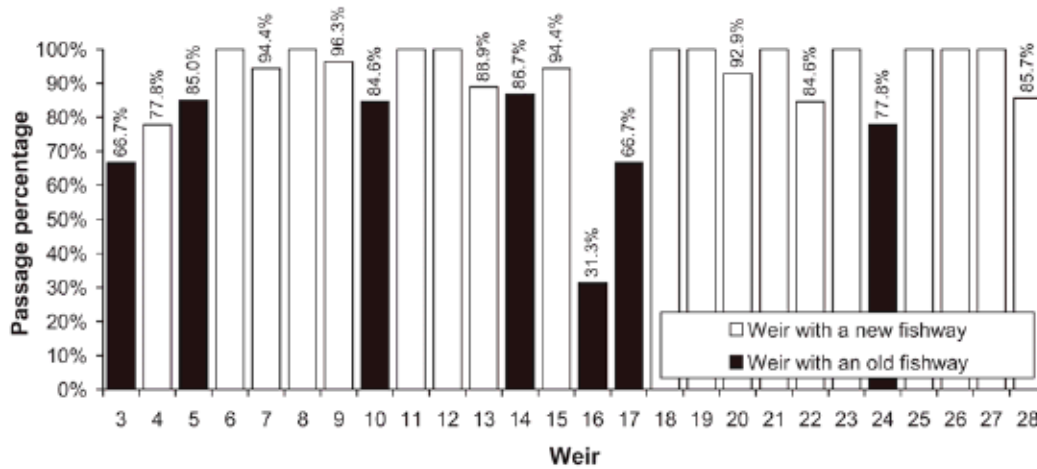


Figure 5. Passage percentages for the various weirs observed during the 2000 study.

of fish passed at this weir was significantly less ($P < 0.01$) than that observed at weirs designed in the same way and fitted with the same type of fishway but located further upstream (77.8% effectiveness at weir 4 in 1999 compared with a mean of 95.2% for the other weirs; 77.8% effectiveness at weir 4 in 2000 compared with a mean of 96.3% for the other weirs). In 1999, the passage percentage at weir 5 was also lower than that observed at weirs of the same design and fitted with the same type of fishway but located further upstream (57.1% passage effectiveness at weir 5 compared with a mean of 72.2% at the other four weirs). However, in 2000, the passage percentage recorded at weir 5 (85.0%) was not lower than the mean at the other four weirs fitted with the same type of fishway (70.1%).

In 1999, 14 salmon (35% of the study sample) left the channeled part of the Aulne before spawning and migrated to other rivers (Figure 6); eight went up the Douffine, an estuarine tributary of the Aulne, and six went into other coastal rivers with mouths near the Aulne (one went into the Camfrout, two into the Elorn, and three into the Faou). The eight salmon swimming up the Douffine were blocked from moving upstream at the foot of the first dam because a fish elevator installed at this site was not operational. Most of these fish migrated to

Brest Harbor, likely in search of alternative spawning grounds (one fish was found in the Camfrout, one in the Elorn, and one in the Mignonne estuary).

Twelve of the 14 fish left the Aulne between 23 and 26 October (Figure 7). The Aulne's flow increased considerably at this time, rising from a mean of 6 m³/s in the week before 23 October to 32 m³/s from 23 to 29 October. During this period, the water temperature dropped 0.7°C. The other two salmon left the Aulne later, the first one early in the spawning season, between 1 and 2 December, when the flow remained relatively stable, and the second on 21 December, when the Aulne's mean weekly flow increased from 81 to 111 m³/s. Although the spawning season had begun, this salmon did not spawn in the Aulne. Instead, it migrated upstream in the Faou. These downstream migrations occurred after fish moved upstream and passed between 0 and 7 weirs on the Aulne following their tagging and release.

Nineteen salmon (22% of the study sample) also left the Aulne catchment area in 2000 without having spawned there (Figure 8). Only nine of these fish were found in other watercourses after leaving the Aulne. Of these, eight were found in the Douffine and one in the Faou (Figure 6). Radio-tracking was difficult at the time of these down-

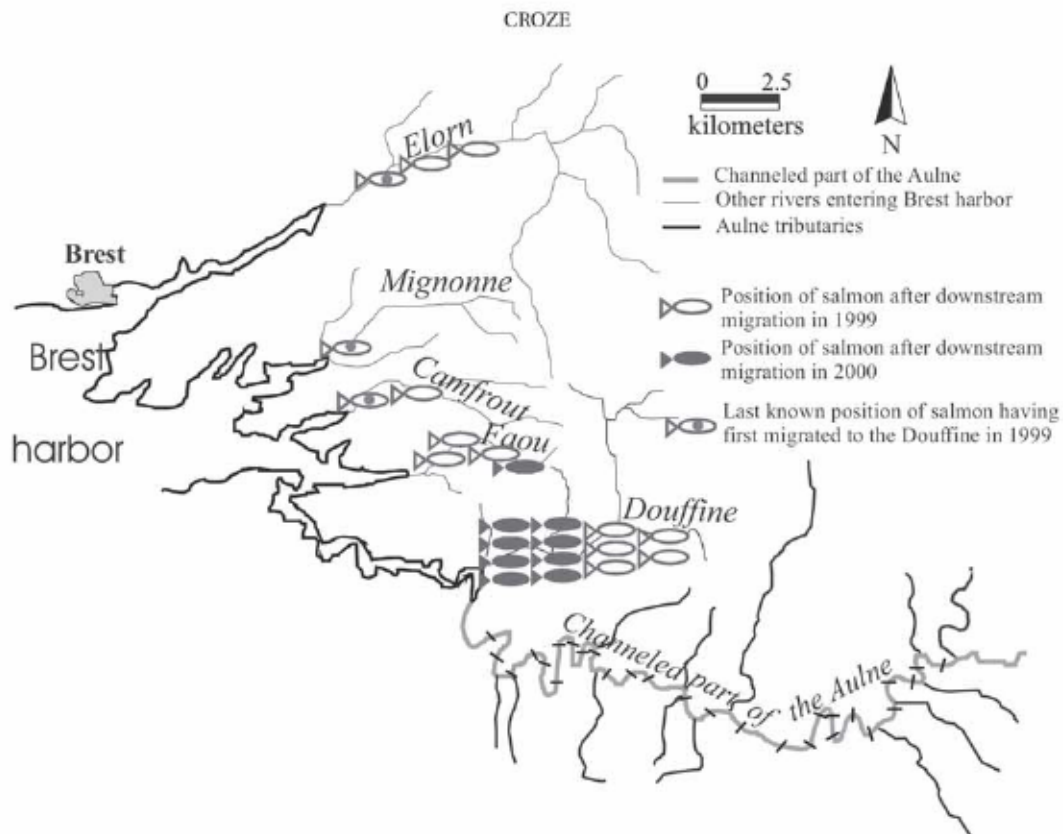


Figure 6. Position of radio-tagged fish that migrated downstream from the Aulne before the spawning season.

stream migrations because of heavy flow, which limited access to each river, and poor weather, which prevented flying over the study area.

Two tagged fish migrated downstream to Brest Harbor very early in the 2000 migration season. These fish were released at the area where they were trapped and both reached weir 3 but did not pass upstream of it. The first fish was determined to be suffering from a disease, probably a saprolegniasis based on several visual observations of it swimming at the water surface. These observations were made during the few days before it migrated downstream. The downstream movement was observed after an increase in flow from 15 to almost 60 m³/s. The radio signal from this fish was never picked up in other waterways in Brest Harbor. It may have died in the harbor, with its downstream migration linked to the increase in flow or its poor health. The second fish left the Aulne when the flow was stable. Its downstream

migration followed a rise in water temperature of more than 4°C in 5 d, reaching almost 22°C. This salmon was tracked for about 1 month to various locations in the Aulne estuary up to its confluence with the Douffine. It was then lost despite several attempts to track it in other rivers that enter Brest Harbor.

The other 17 downstream migrations in 2000 occurred in the fall. Eleven salmon left the Aulne before the spawning season when river flow increased. Four fish migrated downstream early in the spawning season between 16 November and 2 December. Although flow rates were high during this period, about 70–80 m³/s, there was no major variation in either flow or temperature at the time these four fish migrated downstream. Finally, two salmon left the Aulne during the spawning season, between 8 and 13 December. Their downstream migration occurred with the river in flood condition (discharge exceeded 500 m³/s).

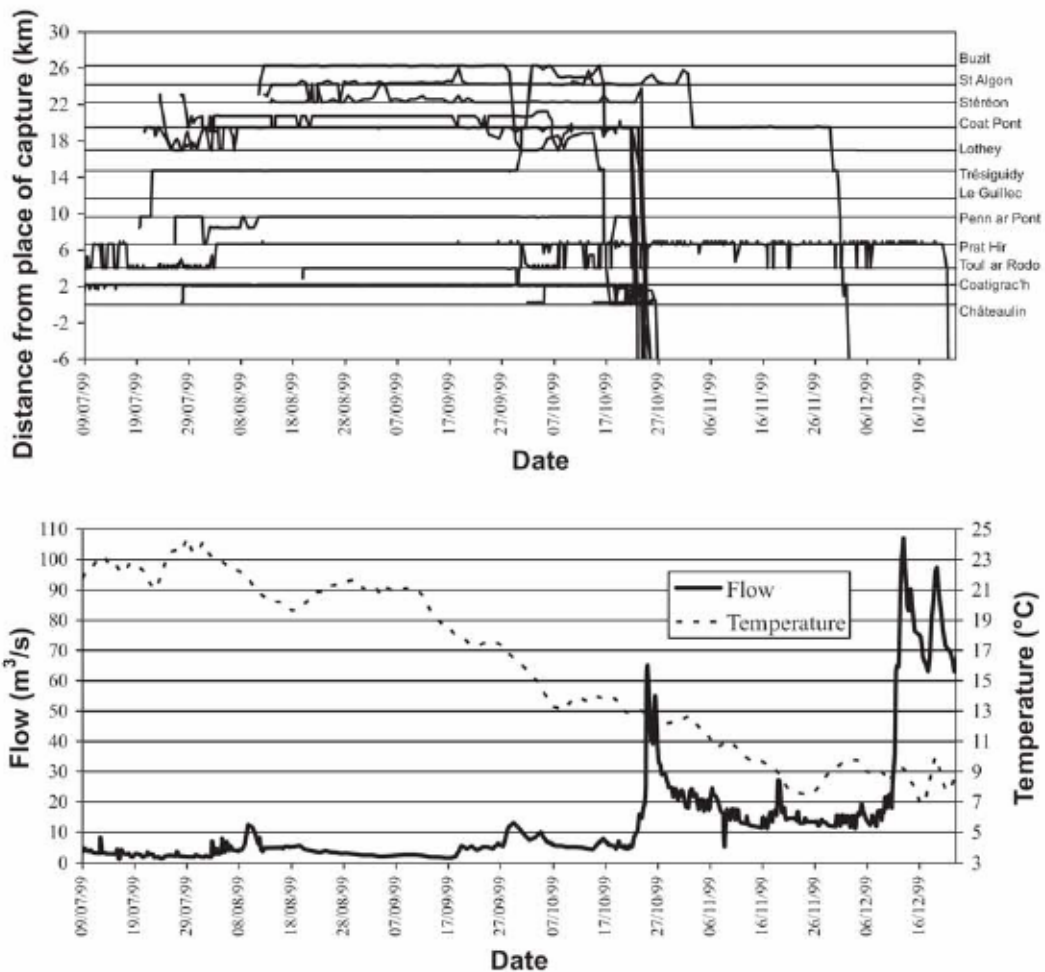


Figure 7. Movement of the 14 salmon migrating down the Aulne in 1999 without having spawned there, along with the corresponding flow and temperature.

The salmon monitored in 1999 were grilse. Eight of them (20% of the study population) were caught by anglers. Seven of them were caught when at the base of a weir. Excluding these salmon from the calculation of passage percentages estimated for the 1999 study (when numerous salmon arrived at weirs with open discharge gates), we see that fishing limits by only 2.5% the number of grilse reaching the Ster Goanez (7% versus 4.5%) and by only 1.5% the number of grilse reaching the natural part of the Aulne (3.5% versus 2%) (Figure 9).

In 2000, the impact of fishing was investigated in the downstream section (up to weir 10) where spring salmon and grilse were found. These two age-groups do not

re-enter the river at the same time. Spring salmon go back upriver in the spring, when angling on the Aulne is at its peak. Nine of the 18 spring salmon (i.e., 50%) studied in this section were caught by anglers compared with only 4 of the 34 grilse (i.e., 8.8%). Fishing reduced the number of spring salmon that could pass upstream of weir 10 by nearly 30% (46.2% versus 16.7%). This impact was less for grilse, as angling captures only reduced the number of grilse that could pass weir 10 by 12% (58.5% versus 46.5%).

Discussion

It has been well documented that hydroelectric projects can obscure passage routes and

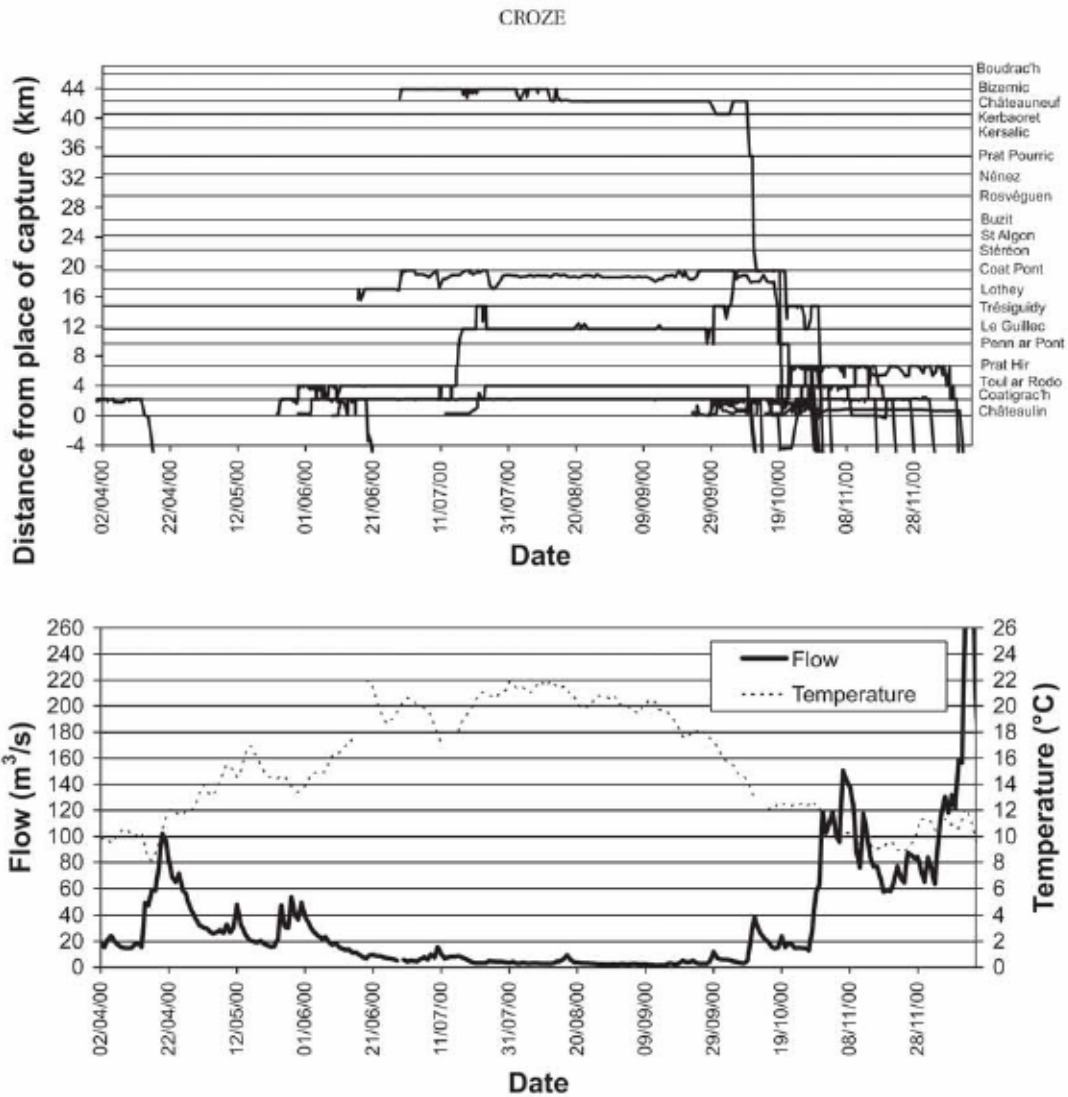


Figure 8. Movement of the 19 salmon migrating down the Aulne in 2000 without having spawned there, along with the corresponding flow and temperature.

delay or hinder Atlantic salmon upstream migrations (Rivinoja et al. 2001; Karppinen et al. 2002; Larinier et al. 2005). If passage difficulties are frequent at large installations, smaller obstructions such as bridge culverts (Larinier 2002) and low-head (<2 m) weirs, similar to those that are widespread within the Aulne catchment, may also impede upstream fish migrations (Gerlier and Roche 1998; Ovidio and Philippart 2002). The results of our study confirm that moderate-head navigation weirs can also induce a negative impact on adult returning Atlantic salmon limiting their ability to ascend the channeled part of the Aulne.

Whereas more than half the weirs in this reach allow for more than 90% of fish reaching them to continue upstream, only 2.7% of salmon were able to reach the natural part of the Aulne where most of the prime spawning and juvenile rearing areas are located. This result is even more alarming considering that much of the data were obtained through the radio-tracking evaluation in 2000, a year with exceptionally heavy flows favorable to the upstream migration of fish. During most of the salmon migration period, monthly mean flows were about twice that of reference flows. The cumulative impact of a series of moderate-head weirs could be as

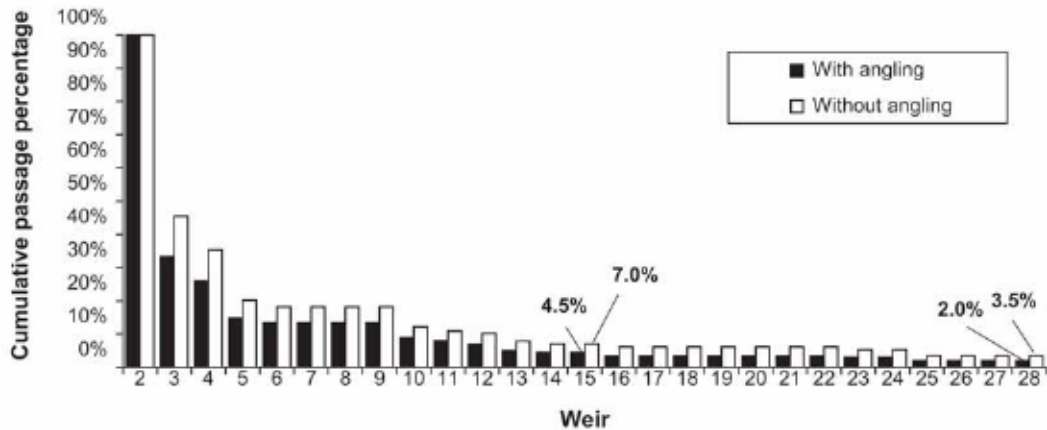


Figure 9. Estimated cumulative passage percentage in 1999 with and without any angling.

important as those caused by a succession of higher migration barriers. Chanseau et al. (1999) noted that 31 weirs with heights ranging from 1 to 10 m allowed only 3% of Atlantic salmon to ascend the Gave de Pau River (southwest France) and reach spawning grounds.

Passage difficulties at moderate-head weirs, which seem to constitute minor impediments, can reduce or prevent the upstream progression of fish to their spawning grounds. Naughton et al. (2005) demonstrated the importance of evaluating the cumulative effects of weirs on an adult sockeye salmon population migrating up a river with large hydroelectric power stations. They provided evidence that the cumulative effects may be more important than the negative effects of passage at single dams. Consistently slow passage through multiple projects was associated with unsuccessful migration, whereas passage times at individual dams were variable and not significantly different between successful and unsuccessful migrants. Hence, to evaluate upriver migration success, examination of the passage effectiveness at weirs throughout a river basin will provide better information than examination of the passage effectiveness at individual locations.

The efforts undertaken to restore natural production of Atlantic salmon to the Aulne River have been successful to some extent,

as the new fishways allow fish to get past most weirs. However, these improvements fall short of restoration objectives. The weirs fitted with older fishways—which are too small and poorly positioned—usually prevent the majority of fish from continuing their migration upriver. Unlike observations of Naughton et al. (2005), who indicated that passages over dams were easier at lower Columbia River dams than at mid-river dams, the problem of weir passage is especially notable on the downstream part of the Aulne migration route at the first three weirs that were studied (weirs 3–5). Weir 3 is fitted with an older fishway, which is too small and positioned near one bank, while the weir itself is chevron-shaped. Less fish were able to pass upstream of weir 4 in 1999 and 2000 and weir 5 in 1999 than was observed for similar weirs further upstream fitted with identical fishways and even though the fishways are positioned in the middle of the weirs (i.e., not near a bank). The nature of the obstacle and the fishway design cannot fully explain the poor passage results observed downstream, especially at Toul ar Rodo and, less notably, at Prat Hir. Other environmental factors could limit the progression of salmon in this part of the river. Salmon are used to turbulent water and might hesitate to migrate upstream through this channeled section where flow is more laminar, water temperatures are higher during the sum-

mer, and water quality is poorer (i.e., high concentrations of dissolved nutrients and suspended solids from agricultural runoff).

We observed considerable late-season downstream migration of returning adult salmon in the Aulne. In 1999 and 2000, 35% and 21% of tagged fish, respectively, migrated downstream in the Aulne without spawning. Downstream movements occurring during salmonid spawning migrations have typically been reported on a scale of meters to tens of kilometers following fish handling (Bernard et al. 1999; Mäkinen et al. 2000; Thorstad et al. 2003), but they always appeared relatively soon after fish were released and never exceeded several days. Downstream migration to the sea has also been investigated in other rivers (Frake and Solomon 1990; Laughton 1991; Stonehewer and al. 1993), but in most cases, such activity takes place relatively quickly after the fish's entry into a river, regardless of time of year and whether or not the fish encounters an obstacle to upstream migration. This behavior would appear to correspond to fish that have become lost and were natal to other catchments (Heggberget et al. 1991; Mäkinen et al. 2000; Keefer et al. 2006). Mature salmonids respond to the stimulus of imprinted odors with positive rheotaxis and move downstream when they no longer detect home odors (Johnsen and Hasler 1980). It may be natural for salmon migrating up complex river systems to ascend nonnatal streams before the absence of homestream odors triggers negative rheotaxis, but in this case, the upstream movement occurs only for a brief distance. All of these downstream migration behaviors observed by other researchers differ from fish behavior recorded on the Aulne, where downstream migration occurred after salmon had been in the river for a relatively long periods of time (mean time spent in the Aulne before downstream migration was 56 d, with a median of 34), mainly in the fall and after migrating several kilometers upstream (from 1 to 20 km upstream of the point of capture) through a waterway with obstacles to migration.

Heggberget et al. (1988) and Erkinaro et al. (2000) reported that late-season tagged adult salmon did not return downstream. Baglinière et al. (1990, 1991) also found no downstream movement in female and male adult salmon during the last phase of migration in a spawning tributary of the River Sélune (northwest France). Similarly, on the Scorff, another coastal river in Brittany, a study using the same capture and tagging techniques as ours (trap set up on the border of tidal influence) revealed only few definitive downstream migrations of fish before spawning, even though sudden increases in flow were noticeable (Prévost 2002). However, the Scorff suffers less from human influence than the Aulne and has fewer obstacles to fish migration. Massive downstream migration near the start of the spawning season appears to remain specific to Atlantic salmon returning to the Aulne in this region of France. The environmental conditions that the salmon experience when migrating upriver, combined with the obstacles to migration that they encounter, could influence their downstream migration behavior in the fall.

Flow and, to a lesser extent, temperature also appeared to influence downstream movements prior to spawning that were exhibited by some tagged salmon in the Aulne in 1999 and 2000. This is true for all the fish that were observed returning downstream except those migrating downstream at the beginning of the spawning season in late November to early December. At that time, the fish's physiological state might cause it to seek spawning grounds as quickly as possible. This would result in fish leaving the Aulne to seek more favorable conditions for reproduction in other rivers entering Brest Harbor. In both study years, most fish (31 out of 33) leaving the Aulne migrated downstream in the fall (mid-October to mid-December). The only two salmon leaving the Aulne earlier was a salmon in poor health, which migrated downstream in the spring and another in early summer when the water temperature rose to nearly 22°C.

Seasonal increases in flow during 1999

and 2000 generally occurred in the fall, which could partly explain why the salmon leave the Aulne during this period in particular. As described by Hawkins and Smith (1986) for Atlantic salmon ascending the Aberdeenshire Dee, this also might suggest that fish that have spent a long time in the river may be unwilling or unable to hold positions in the higher autumn flows. Nonetheless, flow increased to 100 m³/s in the spring of 2000, yet only one of the three fish present at the time migrated downstream, probably due to its poor health. In the fall of 2000, 17 of the 51 salmon in the Aulne from October 10 to the end of December (i.e., 33%) migrated downstream and left the Aulne. Slight increases in flow outside the fall period did not result in any definitive downstream movements of tagged fish out of the Aulne. This observation supports the hypothesis that it is the approach of the spawning season that motivates adult salmon to move downstream, as if they felt impelled to quickly find spawning areas with suitable habitat.

In addition to monitoring riverine migrations, radio-tracking techniques can also be used to estimate the exploitation rate of salmon by recreational fishermen (Karppinen et al. 2002) and the impact of this type of angling on a salmon population (Smith et al. 1998). On the Aulne River, angling appeared to have a noticeable impact on radio-tagged grilse in 1999 and 2000, with up to 20% of these fish being caught, mainly just downstream of a weir. Likewise, fewer tagged fish reached the natural part of the Aulne because of angling. Heavy fishing downstream of dams may be problematic. Upstream migration delays of adult salmon at weirs may cause accumulations of fish within relatively small areas and thus increase fishing pressure (Erkinaro et al. 1999). Several problems are associated with high fish concentrations below weirs, including higher susceptibility to recreational fishing (Smith et al. 1994; Erkinaro et al. 1999). However, fishing does not appear to be the primary factor limiting the widespread presence of one-sea winter adults in areas with suitable spawning habitat.

The 2000 study investigated the impact of recreational fishing on the spring salmon run in the Aulne. For these fish, the impact is far greater, as half of the upstream migrants are caught before reaching weir 10. Angling limits by nearly 30% the number of fish successfully moving upstream past this weir. A higher vulnerability of multi-sea-winter fish to recreational fishing (51% of recapture by angling compared to 29% for grilse) has been found for Atlantic salmon in the River Tana, northern Norway (Erkinaro et al. 1999; Karppinen et al. 2004), and a similar trend of higher angling mortality for larger fish has also been reported for Atlantic salmon in the River Wye, Wales (Gee and Milner 1980).

Our 2-year radio-tracking study provided evidence for the lack of wild juveniles (i.e., produced from natural reproduction) in spawning areas of the natural part of the Aulne upstream of the channeled reach. The lack of young fish is likely due to the difficulties adult salmon face in trying to reach the natural part of the river where suitable spawning habitat primarily occurs. The percentage of adults likely to reach the natural part is very low and currently appears to have a negative effect on restoration efforts attempting to establish a self-sufficient salmon population in this catchment area. The negative impacts on restoration of Atlantic salmon are due to the multitude of weirs along the channeled part, some of which are not yet fitted with efficient fishways, as well as suboptimal environmental conditions caused by channeling, which has led to sluggish flows and poor water quality during upstream migration periods. The key to improving natural production of Atlantic salmon in the river Aulne undoubtedly lies in the opportunity for spawners to successfully overcome the multiple weirs distributed throughout their upstream migration route. Hence, the suitable spawning habitat in the upper part of the river Aulne will not be available to returning adult salmon without efficient fish passage facilities at each obstruction and without improved water quality in the lower channeled section. Therefore, fisheries managers interested in protection

and enhancement of extant stocks should consider strategies that promote restoration of longitudinal connectivity in rivers and streams, with thorough assessments of how all obstructions in the catchment may impede access to prime spawning areas.

Acknowledgments

This study was funded by Europe, regional and departmental authorities, the Agence de l'Eau water authority, the French Ministry of the Environment, the National Council of Inland Fisheries (CSP), and the Fédération départementale pour le pêche et la protection de l'environnement (departmental federation for fishing and environmental protection). I would particularly like to thank A. Sénécal and M. Woillez for their key contribution to this research.

References

- Baras, E., and J. P. Lagardère. 1995. Fish telemetry in aquaculture: review and perspectives. *Aquaculture International* 3:77–102.
- Baglinière, J. L., G. Maisse, and A. Nihouarn. 1990. Migratory and reproductive behaviour of female adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a spawning stream. *Journal of Fish Biology* 36:511–520.
- Baglinière, J. L., G. Maisse, and A. Nihouarn. 1991. Radio-tracking of male adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., during the last phase of spawning migration in a spawning stream (Brittany, France). *Aquatic Living Resources* 4:161–167.
- Bernard, D. R., J. J. Hasbrouck, and S. J. Fleischman. 1999. Handling-induced delay and downstream movement of adult Chinook salmon in rivers. *Fisheries Research* 44:37–46.
- Chanseau, M., O. Croze, and M. Larinier. 1999. Impact des aménagements sur la migration anadrome du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) sur le Gave de Pau (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 353/354:181–210. (In French.)
- Erkinaro, J., P. Karppinen, T. S. Mäkinen, M. Kaukoranta, N. Popov, and A. I. Lupandin. 2000. Restoring the Atlantic salmon stock of the River Tuloma—a pilot experiment using transplanted radio-tagged adult salmon. Pages 229–235 in A. Moore and I. Russell, editors. *Advances in fish telemetry*. Centre for Environment, Fisheries and Aquaculture Science, Lowestoft, UK.
- Erkinaro, J., E. Økland, K. Moen, and E. Niemelä. 1999. Return migration of the Atlantic salmon in the Tana River: distribution and exploitation of radiotagged multi-sea-winter salmon. *Boreal Environment Research* 4:115–124.
- Frake, A., and D. Solomon. 1990. Fish movement in relation to freshwater flow and quality. Pages 31–34 in N. J. Milner, editor. *Fish movement in relation to freshwater flow and quality*. Atlantic Salmon Trust/Wessex Water Workshop proceedings. Atlantic Salmon Trust, Pitlochry, Perthshire, UK.
- Gee, A. S., and N. J. Milner. 1980. Analysis of 70-year catch statistics for Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the River Wye and implications for management of stocks. *Journal of Applied Ecology* 17:41–57.
- Gerlier, M., and P. Roche. 1998. A radio telemetry study of the migration of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) in the upper Rhine. *Hydrobiologia* 371/372:283–293.
- Hawkins, A. D., and G. W. Smith. 1986. Radio-tracking observations on Atlantic salmon ascending the Aberdeenshire Dee. *Scottish Fisheries Research Report* 36.
- Heggerget, T. G., L. P. Hansen, and T. F. Næsje. 1988. Within-river spawning migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45:1691–1698.
- Heggerget, T. G., N. A. Hvidsten, T. B. Gunnerød, and P. I. Møkkelgjerd. 1991. Distribution of adult recaptures from hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts released in and off-shore of the River Surna, western Norway. *Aquaculture* 98:89–96.
- Johnsen, P. B., and A. D. Hasler. 1980. The use of chemical cues in the upstream migration of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* Walbaum. *Journal of Fish Biology* 17:67–73.
- Karppinen, P., J. Erkinaro, E. Niemelä, K. Moen, and E. Økland. 2004. Return migration of one-sea-winter Atlantic salmon in the River Tana. *Journal of Fish Biology* 64:1179–1192.
- Karppinen, P., T. S. Mäkinen, J. Erkinaro, V. V. Kostin, R. V. Sadkovskij, A. I. Lupandin, and M. Kaukoranta. 2002. Migratory and route-seeking behaviour of ascending Atlantic salmon in the regulated River Tuloma. *Hydrobiologia* 483:23–30.

- Keefer, M. L., C. A. Peery, and C. C. Caudill. 2006. Long-distance downstream movements by homing adult Chinook salmon. *Journal of Fish Biology* 68:944–950.
- Larinier, M. 2002. Fish passage through culverts, rock weirs and estuarine obstructions. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 364:119–134.
- Larinier, M., M. Chanseau, F. Bau, and O. Croze. 2005. The use of radiotelemetry for optimizing fish pass design. Pages 53–60 in M. T. Spedicato, G. Lembo, and G. Marmulla, editors. *Aquatic telemetry: advances and applications*. Food and Agriculture Organization of the United Nations and COISPA, Rome.
- Laughton, R. 1991. The movements of adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the River Spey as determined by radio telemetry during 1988 and 1989. *Scottish Fisheries Research Report* 50.
- Mäkinen, T. S., E. Niemelä, K. Moen, and R. Lindström. 2000. Behaviour of gill-net and rod-captured Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) during upstream migration and following radio tagging. *Fisheries Research* 45:117–127.
- Naughton, G. P., C. C. Caudill, M. L. Keefer, T. C. Bjornn, L. C. Stuehrenberg, and C. A. Peery. 2005. Late-season mortality during migration of radio-tagged adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Columbia River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:30–47.
- Ovidio, M., and J. C. Philippart. 2002. The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish. *Hydrobiologia* 483:55–69.
- Prévost, E. 2002. Suivi par radiopistage des déplacements des saumons adultes sur le Scorff en 2001. Institut National de la Recherche Agronomique, INRA report, Rennes, France. (In French.)
- Rivinoja, P., S. Mckinnell, and H. Lundqvist. 2001. Hindrances to upstream migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a northern Swedish river caused by a hydroelectric powerstation. *Regulated Rivers: Research and Management* 17:101–115.
- Smith G. W., K. Nelson, A. Youngson, and D. Carss. 1998. The movements and estimated spawning positions of late-returning adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) returning to the Aberdeenshire Dee. Fisheries Research Services, Freshwater Fisheries Laboratory Field Station, Fisheries Research Services Report No. 3/98, Montrose, UK.
- Smith, G. W., I. P. Smith, and S. M. Armstrong. 1994. The relationship between river flow and entry to the Aberdeenshire Dee by returning adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Fish Biology* 45:953–960.
- Solomon, D. J., and T. J. Storoeton-West. 1983. Radio-tracking of migratory salmonids in rivers: development of an effective system. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Directorate of Fisheries Research, Fisheries Research Technical Report 75, Lowestoft, UK.
- SPSS. 2006. SPSS Base 15.0—Guide de l'utilisateur. SPSS Inc., Chicago.
- Stasko, A. B., and D. G. Pincock. 1977. Review of underwater biotelemetry with emphasis on ultrasonic techniques. *Journal Fisheries Research Board of Canada* 34:1261–1285.
- Stonehewer, R. O., D. W. Walters, and D. M. Mee. 1993. A draft report on the results of the Tawe barrage fisheries impact studies 1993. National Rivers Authority, Welsh Region, South West Area, Report No. PL/EAW/93/6, Llanelli, UK.
- Thorstad, E. B., T. F. Næsje., P. Fiske, and B. Finstad. 2003. Effects of hook and release on Atlantic salmon in the River Alta, northern Norway. *Fisheries Research* 60:293–307.
- Travade, E., and M. Larinier. 2002. Monitoring techniques for fishways. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 364:166–180.

3.2. Résultats complémentaires

3.2.1. Franchissabilité globale des obstacles au cours des deux campagnes

Dans l'article précédent, seuls les pourcentages de franchissement obtenus sur les différents seuils dans les conditions 2000 ont été présentés. En effet, bien que tous les seuils de l'Aulne canalisé aient été fréquentés par un minimum de quatre saumons radiomarqués en 1999, seuls 20 de ces ouvrages ont été fréquentés par au moins un saumon en configuration normale. Plusieurs seuils ont en effet été débarrés cette année-là afin de conduire des travaux d'entretien. Le débarrage d'un seuil est obtenu par ouverture du pertuis (et éventuellement de l'écluse à bateaux) ; il entraîne une forte réduction de la chute au niveau de cet obstacle par abaissement du niveau d'eau du bief situé en amont et permet de faciliter le passage des poissons. Un seuil situé en amont d'un bief dont le niveau d'eau a été baissé suite à un débarrage se trouve en configuration "surbarée", la hauteur de chute au droit de ce seuil étant alors augmentée. L'obstacle est, dans cette condition, potentiellement plus difficilement franchissable, d'une part sa hauteur se trouvant augmentée, et d'autre part le dispositif de franchissement qui lui est associé n'étant plus correctement calé à l'aval.

Néanmoins, afin d'obtenir une vision plus juste de la franchissabilité réelle des seuils de l'Aulne, il est possible d'intégrer les résultats obtenus en 1999 au droit des seuils en configuration normale à ceux obtenus en 2000 dans des conditions hydroclimatiques différentes. Il apparaît ainsi des résultats de franchissabilité très variables entre les obstacles, que ce soit en terme de pourcentage de franchissement (Figure 23) ou de retard induit à la migration (Figure 24). Le pourcentage de franchissement, limité à 29.4% pour le seuil de Prat Pourric et 59.7% pour celui de Coatigrac'h, atteint cependant 100% pour neuf autres seuils. Le retard médian varie de 0.26 jours pour le seuil de Kersalic (3^{ème} quartile pourtant de 3.8 jours pour ce seuil) à près de 8 jours pour le seuil de Coatigrac'h et même à plus de 32 jours pour le seuil de Prat Pourric. Ce sont donc les deux ouvrages présentant les plus faibles pourcentages de franchissement qui induisent les retards les plus importants. La dispersion des retards induits par les obstacles apparaît très étendue, en particulier pour les seuils les moins bien franchis. De telles différences de retards observées pour un même ouvrage mettent en évidence une grande variabilité entre individus.

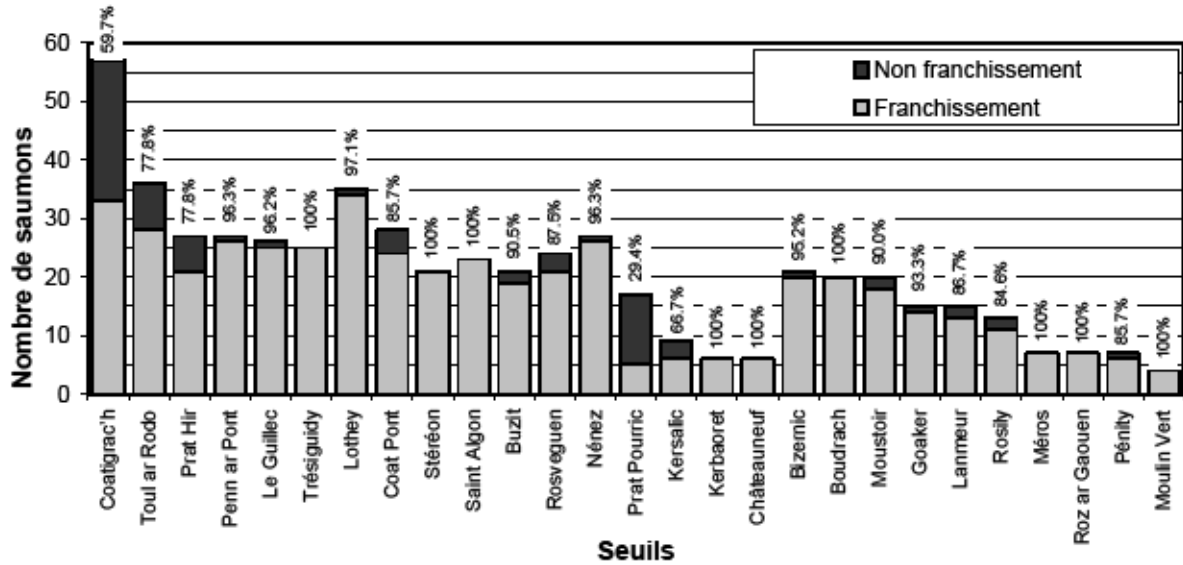


Figure 23 : Pourcentage de franchissement observé au droit des différents seuils de l'Aulne en configuration normale au cours de l'opération de radiopistage conduite en 1999 et 2000.

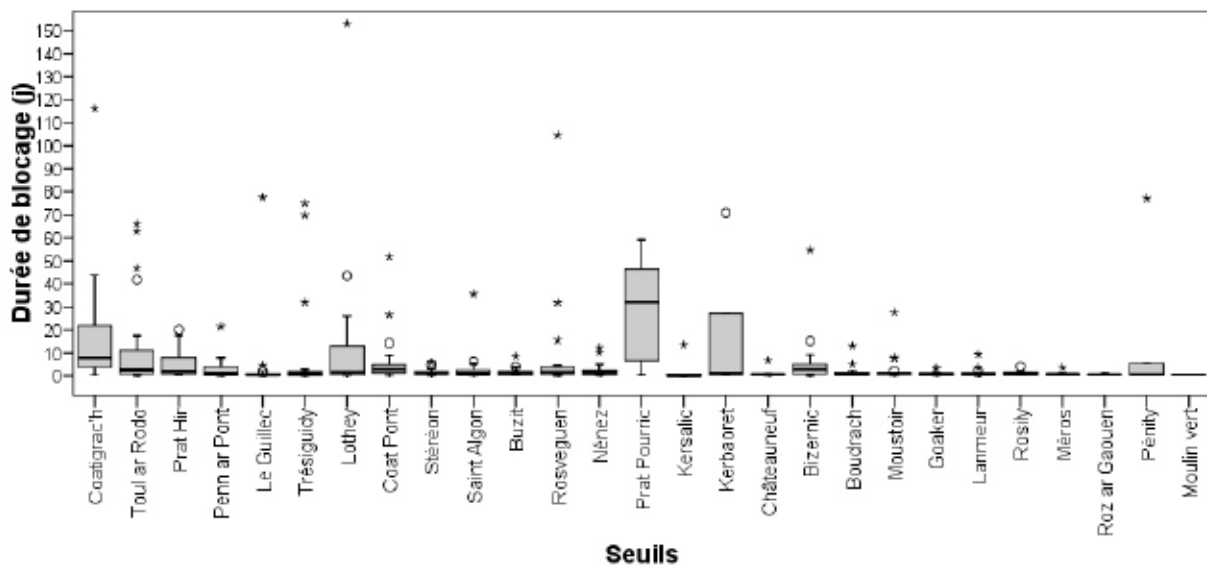


Figure 24 : Dispersion des durées de blocage observées au droit des différents seuils de l'Aulne. Les boîtes représentent ici les intervalles interquartiles, les traits horizontaux à l'intérieur des boîtes les médianes, les traits verticaux indiquent les valeurs minimales et maximales dans la limite de 1.5 fois l'intervalle interquartile, les ronds les valeurs éloignées¹⁸ et les étoiles les valeurs extrêmes¹⁹.

3.2.2. Devenir et rôle des obstacles dans les pertes totales observées sur l'Aulne

Parmi les 75 saumons suivis depuis Châteaulin, 22 ont dévalé l'Aulne et rejoint d'autres cours d'eau ou la Rade de Brest, 20 sont morts sur le secteur canalisé et 15 ont été pêchés avant la période de reproduction (Figure 25). Trois saumons ont interrompu leur migration

¹⁸ Une valeur est dite éloignée si elle est située entre plus ou moins 1.5 et 3 fois l'intervalle interquartile.

¹⁹ Une valeur est dite extrême si elle est située au-delà de plus ou moins 3 fois l'intervalle interquartile.

sur le secteur canalisé ; ces poissons sont restés vivants sur l'Aulne jusqu'à la période de reproduction mais n'ont jamais pu atteindre des zones de frayères favorables. Ainsi, seuls 15 individus ont pu effectivement se reproduire sur l'Aulne ou ses affluents du secteur canalisé. Aucun de ces poissons n'a réussi à parcourir la totalité du secteur canalisé pour rejoindre les meilleures zones de reproduction localisées sur l'Aulne rivière. Parmi les 20 saumons morts autrement que par la pêche, 2 cadavres retrouvés juste au pied d'un des seuils du canal présentaient des blessures conséquentes ayant pu être contractées lors de tentatives infructueuses de franchissement direct de ces seuils par saut. En effet, la grande majorité des sauts effectués au niveau d'obstacles de la taille de ceux de l'Aulne ne permettent pas de conduire au franchissement des barrages (Ombredane *et al.*, 1987). Onze saumons sont morts en été, alors que la température moyenne journalière de l'eau était la plupart du temps supérieure à 20°C avec des valeurs instantanées pouvant dépasser les 23°C dans les secteurs fréquentés. Les 6 dernières mortalités ont été consécutives à des épisodes d'augmentation brusque de débit. Trois de ces 6 derniers poissons sont morts après avoir dévalé 1 à 3 seuils (avec les risques de blessures que cela suppose), les 3 autres sans avoir changé de bief à l'occasion de l'augmentation de débit.

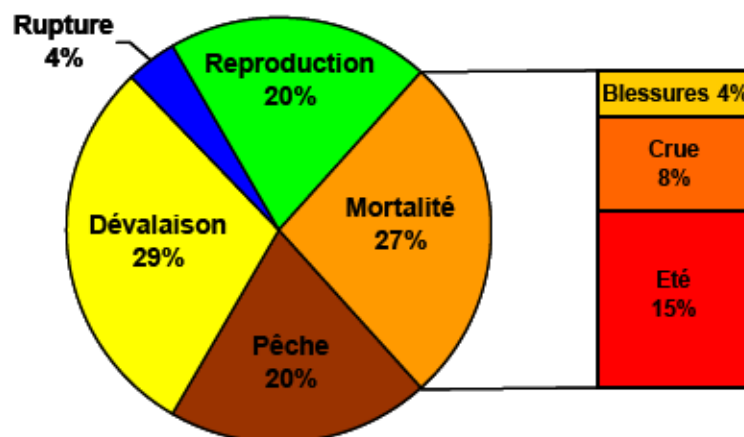


Figure 25 : Devenir des 75 saumons radiomarqués sur l'Aulne et lâchés à l'amont du seuil de Châteaulin.

Au cours de leur présence sur l'Aulne canalisé, les saumons radiomarqués ont très majoritairement fréquenté le pied immédiat des seuils. La densité de stabulation dans les 100 m en aval des obstacles (1565 jours-poissons/km) est statistiquement supérieure (test du khi-deux, ddl=1, $\chi^2=49.3$, $p<0.001$) à la densité de stabulation observée sur le reste du canal (77 jours-poissons/km). Cette observation est confirmée au droit de chaque seuil sauf pour celui de Prat Pourric (test du khi-deux, ddl=1, $\chi^2=0.299$, $p=0.415$). Les poissons bloqués par ce seuil fréquentent en effet fréquemment la confluence et le bas du Ster Goanez, principal affluent du secteur canalisé, en particulier en été.

Les saumons bloqués avant la période de reproduction par un des seuils de l'Aulne canalisé autre que celui de Prat Pourric et n'ayant pas réussi à atteindre des zones de fraie du bassin versant de l'Aulne ou n'ayant pas survécu jusqu'à la reproduction ont été affectés à la catégorie de perte "blocage par un obstacle". En appliquant, cette règle, il apparaît que le blocage induit par les obstacles du secteur canalisé représente la première cause de pertes sur ce cours d'eau, que l'on considère tous les poissons lâchés à Châteaulin ou seulement ceux survivant plus d'un mois après le lâcher (Figure 26). Les catégories de pertes "mortalités" et "dévalaisons" ne représentent que des causes minoritaires, la plupart d'entre elles étant apparues après un blocage. Dans cette analyse, plus aucune perte n'est directement attribuée à la pêche ou à une rupture de migration, la totalité des individus capturés à la ligne ou ayant interrompu leur progression vers l'amont ayant préalablement été bloqués par un obstacle. La quasi-totalité des saumons pêchés se sont fait capturer dans les premières dizaines de mètres à l'aval des seuils.

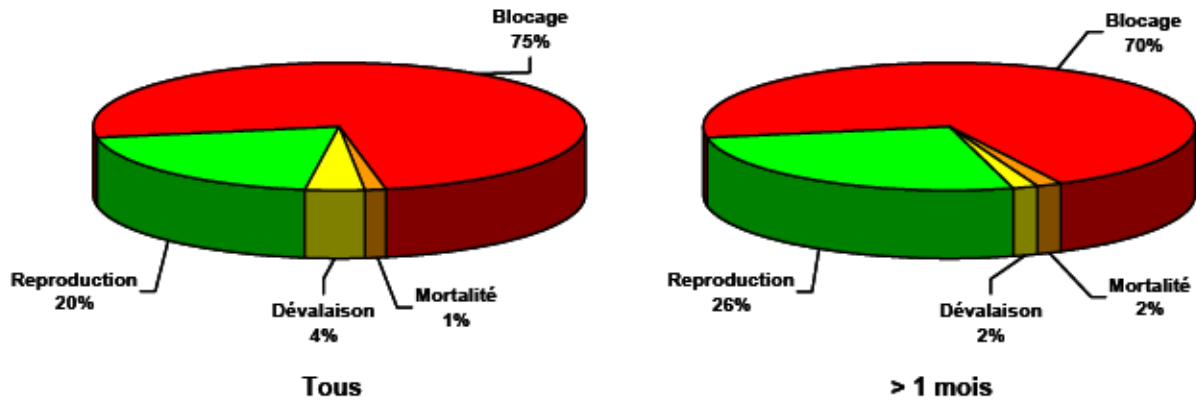


Figure 26 : Facteurs de pertes des saumons radiomarqués sur l'Aulne depuis l'amont du seuil de Châteaulin pour tous les individus (à gauche) ou pour les seuls individus survivant plus d'un mois après le lâcher (à droite).

4. CAS D'UN GRAND FLEUVE POURVU DE BARRAGES CONSEQUENTS ET D'IMPLANTATION VARIABLE

4.1. Résultats de franchissabilité des obstacles

Le pourcentage de franchissement observé au droit des obstacles du bassin de la Garonne s'avère également très variable en fonction des ouvrages. Il évolue de 20% à 100% pour les obstacles atteints par un minimum de cinq saumons radiomarqués (Figure 27).

Le retard induit à la migration par ces obstacles chez les saumons réussissant à les franchir est également très variable (Figure 28). Le retard individuel varie d'un minimum de 48 min pour un saumon au Ramier à un maximum de plus de 125 jours pour un autre poisson au Bazacle. Le retard médian par ouvrage, calculé uniquement pour les obstacles franchis par

un minimum de cinq saumons, varie de 0.23 jours pour l'aménagement du Ramier à près de 12 jours pour le celui de Grépiac.

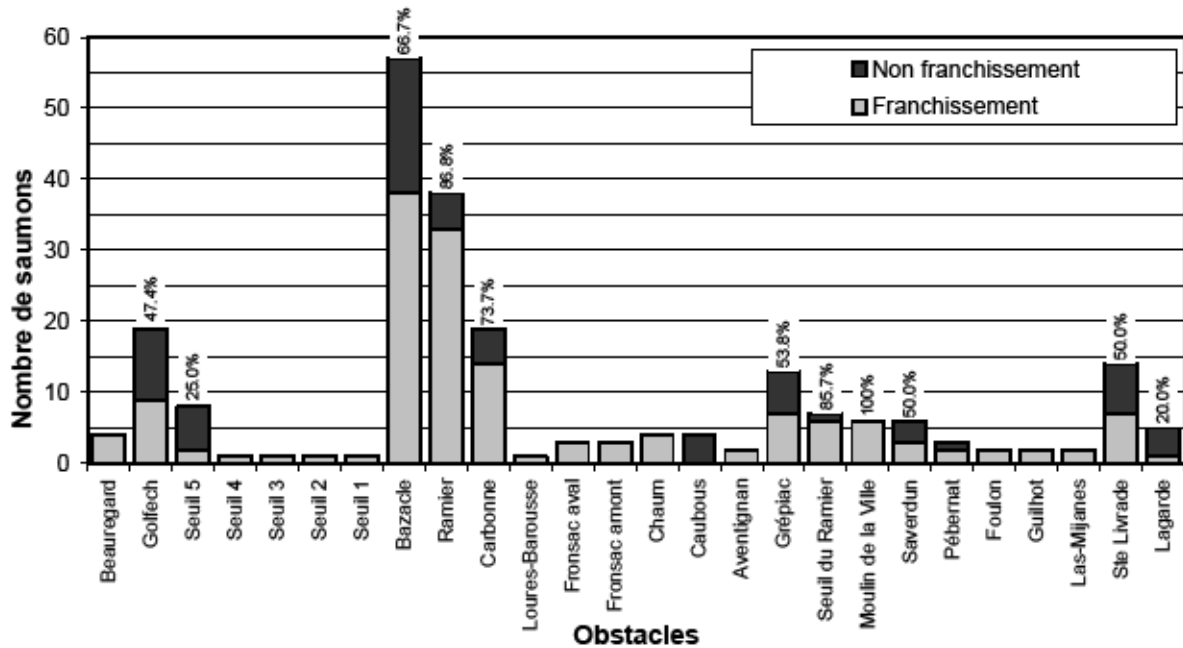


Figure 27 : Pourcentage de franchissement observé au droit des différents obstacles du bassin versant de la Garonne.

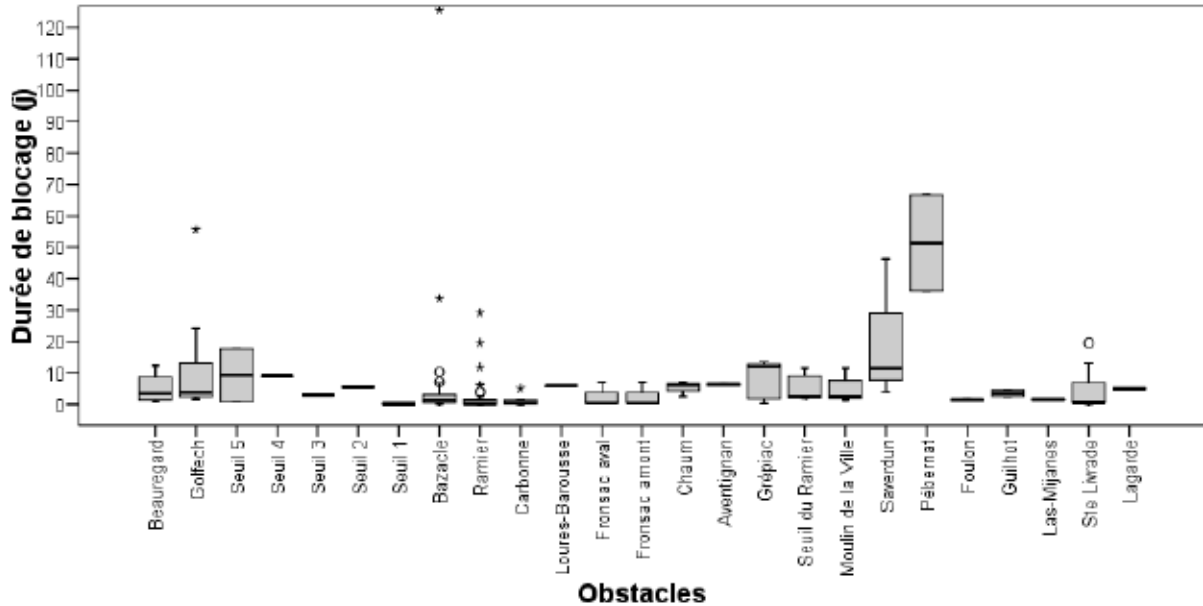


Figure 28 : Dispersion des durées de blocage observées au droit des différents obstacles du bassin de la Garonne. Les boîtes représentent ici les intervalles interquartiles, les traits horizontaux à l'intérieur des boîtes les médianes et les traits verticaux indiquent les valeurs minimales et maximales dans la limite de 1.5 fois l'intervalle interquartile, les ronds les valeurs éloignées et les étoiles les valeurs extrêmes.

La variabilité de franchissabilité n'est pas seulement constatée entre sites mais peut aussi apparaître pour un même site en fonction des années. A titre d'exemple, la figure 29 indique

la variabilité interannuelle constatée en terme de pourcentage de franchissement comme de retard au droit du Bazacle pour les années où cet obstacle a été atteint par un minimum de huit saumons, à savoir 2002, 2003, 2004 et 2005. Le pourcentage de franchissement varie ainsi de 31.3% en 2003 à 90.9% en 2002. La variabilité observée semble moindre en terme de retard avec un retard médian évoluant de 0.7 jours en 2003 à 1.7 jours en 2005.

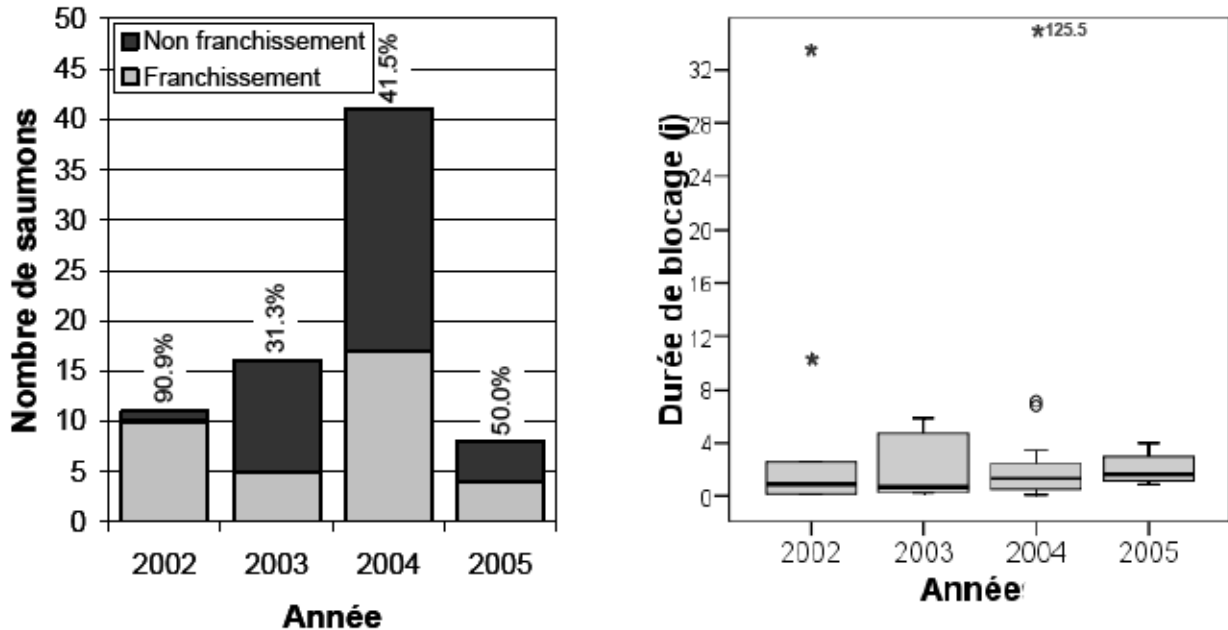


Figure 29 : Pourcentage de franchissement (à gauche) et retards (à droite) enregistrés pour chaque année d'étude au seuil du Bazacle.

4.2. Impact cumulé jusqu'aux zones de frayères

Par le cumul des pourcentages de franchissement et des retards médians observés à chaque obstacle, nous pouvons obtenir une vision plus globale de la pression exercée par cette chaîne d'aménagements sur la population de saumon en migration anadrome.

Les pertes semblent conséquentes dès le premier grand ouvrage aval, à savoir à Golfech-Malause, puisque seuls 47% des saumons remontant la Garonne réussissent à passer en amont. Les saumons qui ont réussi à négocier cet obstacle sont déjà retardés dans leur migration de plus de 7 jours. Les pertes augmentent au passage des deux obstacles toulousains. Ainsi, 27% seulement des saumons remontant la Garonne pour se reproduire sur l'amont de son cours sont à même de rejoindre les premières zones de frayères situées entre l'obstacle du Ramier, à Toulouse, et celui de Carbonne, seuls 20% étant susceptibles de rejoindre les meilleures zones de frayère, après capture à Carbonne et transport sur l'amont (Figure 30). En valeur médiane cumulée, ces poissons seront retardés, du fait des obstacles, de 8.9 jours pour rejoindre les frayères les plus en aval et de 9.4 jours pour rejoindre celles de l'amont.

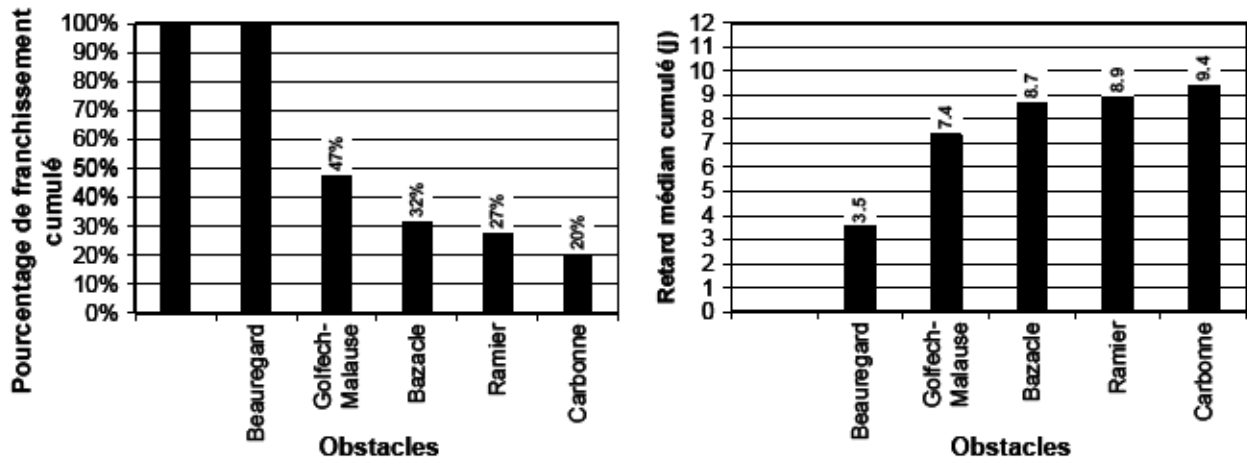


Figure 30 : Pourcentage de franchissement et retard médian cumulés induits par les obstacles pour des saumons remontant se reproduire sur la Garonne.

Les pertes et retards cumulés pour les saumons remontant la Garonne pour se reproduire sur l'Ariège sont identiques jusqu'aux premières frayères actives situées en aval de Grépiac (Figure 31). Néanmoins, ces zones sont *a priori* de qualité médiocre. Les premières frayères de l'Ariège dignes de ce nom sont localisées en amont des deux obstacles d'Auterive, à savoir le seuil du Ramier et le Moulin de la Ville ; elles ne peuvent être atteintes que par 13% des saumons, le retard médian cumulé au droit de chaque obstacle atteignant près de 26 jours pour arriver jusqu'à ces zones. Les meilleures frayères sont quant à elles localisées en amont de Pébernat, mais ne pourront être rejointes que par 4% de la population et encore après un retard de près de 3 mois.

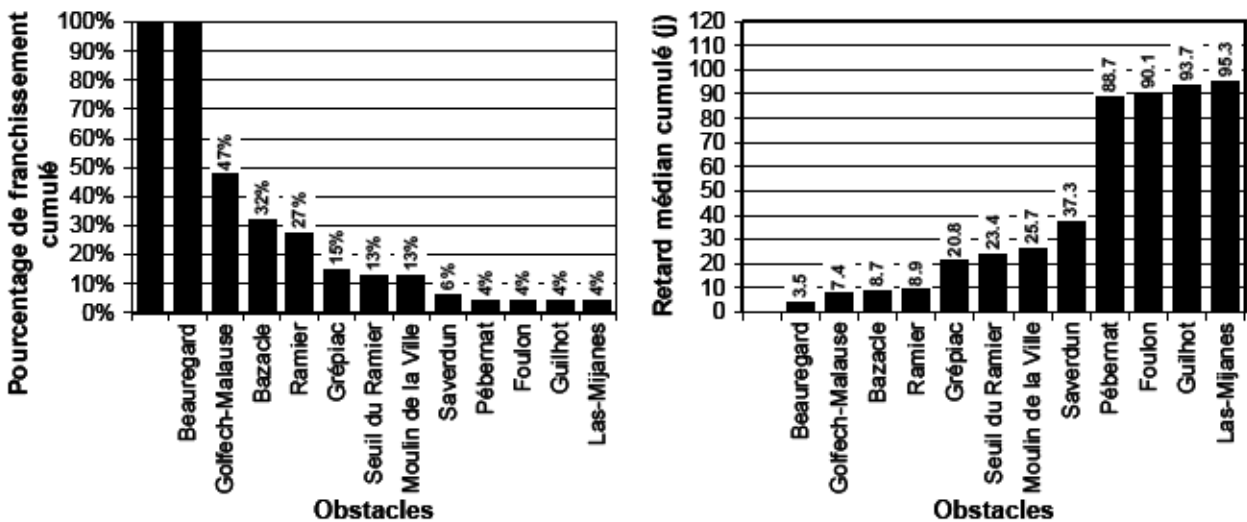


Figure 31 : Pourcentage de franchissement et retard médian cumulés induits par les obstacles pour des saumons remontant se reproduire sur l'Ariège.

4.3. Part des problèmes de franchissement dans les pertes subies

Parmi les 107 saumons suivis depuis l'amont immédiat de Golfech, 53 sont morts entre Golfech et l'amont du bassin versant, 27 ont quitté définitivement ce secteur par l'aval, 4 se sont égarés en remontant directement et définitivement le Tam (cours d'eau duquel ils n'étaient pas originaires et sur lequel la reproduction du saumon est impossible aujourd'hui) et 4, bien que survivant jusqu'à la période de reproduction, ont interrompu leur migration en aval de Toulouse et n'ont donc jamais pu atteindre des zones de frayères favorables. Ainsi, seuls 19 individus ont pu effectivement se reproduire sur la Garonne amont ou ses affluents (Figure 32).

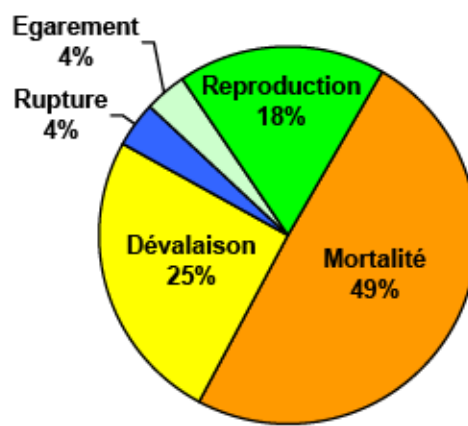


Figure 32 : Devenir des 107 saumons radiomarqués sur la Garonne et lâchés à l'amont de Golfech.

La contribution des barrages dans ce faible taux de réussite est certaine. En effet, la densité de stabulation dans les secteurs influencés par les barrages en amont de Golfech atteints avant la période de reproduction, est statistiquement supérieure à la densité de stabulation observée dans les secteurs non influencés (Figure 33) que ce soit pour le Bazacle (test du khi-deux, ddl=1, $\chi^2=307.7$, $p<0.001$), le Ramier (test du khi-deux, ddl=1, $\chi^2=99.7$, $p<0.001$), Carbone (test du khi-deux, ddl=1, $\chi^2=284.4$, $p<0.001$), Grépiac (test du khi-deux, ddl=1, $\chi^2=72.0$, $p<0.001$), le seuil du Ramier (test du khi-deux, ddl=1, $\chi^2=61.8$, $p<0.001$) et Saverdun (test du khi-deux, ddl=1, $\chi^2=195.0$, $p<0.001$). Cette observation n'est pas confirmée au droit de deux obstacles de l'Ariège : le Moulin de la Ville (test du khi-deux, ddl=1, $\chi^2=0.41$, $p=0.542$) et Pébernat (test du khi-deux, ddl=1, $\chi^2=1.87$, $p=0.179$).

Les saumons bloqués avant la période de reproduction par un des obstacles de la Garonne en amont de Golfech autre que ceux de Pébernat et du Moulin de la Ville et n'ayant pas réussi à atteindre des zones de fraie ou n'ayant pas survécu jusqu'à la reproduction ont été affectés à la catégorie de perte "blocage par un blocage". En appliquant cette règle, il

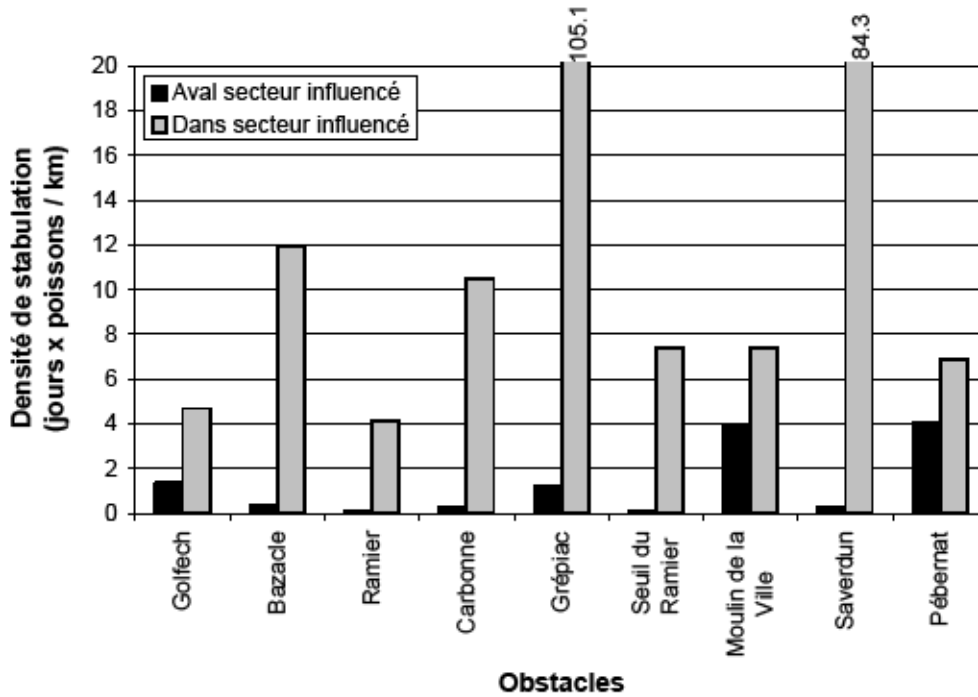


Figure 33 : Comparaison des densités de stabulation au droit des obstacles de Garonne ayant bloqué des saumons avant la période de reproduction.

apparaît que le blocage induit par les obstacles représente la seconde cause de pertes sur ce cours d'eau en considérant tous les poissons, et la première cause de pertes en ne considérant que ceux survivant plus d'un mois après le lâcher (Figure 34). La catégorie "mortalité avant reproduction" représente la première cause de pertes pour l'effectif total et la seconde en se limitant aux seuls individus survivant plus d'un mois après le lâcher. Le troisième facteur de pertes est lié à des dévalaisons de saumons, que l'on considère tous les saumons ou seulement ceux survivant plus d'un mois après le lâcher. Ces dévalaisons ont concerné des saumons ayant au préalable progressé généralement de plusieurs kilomètres ou dizaines de kilomètres (progression variant de 0.1 à 78.3 km ; moyenne de 22.4 km). Ces poissons ont ensuite fait demi tour et rapidement rejoint soit l'aval de l'aménagement de Golfech-Malause, soit le Tarn, la plupart du temps à l'occasion d'une augmentation de débit. La dévalaison de l'aménagement hydroélectrique de Golfech-Malause s'est produite dans au moins 78% des cas par les turbines de la centrale de Golfech, les autres dévalant par le barrage de Malause. Toutes ces dévalaisons ont été définitives. Quatorze de ces poissons n'ont jamais été actifs après le passage de cet aménagement hydroélectrique, ce qui est le reflet d'une mort probable pour la totalité d'entre eux. Quatre ont survécu à la dévalaison de cet aménagement, mais n'ont jamais réussi à le franchir à nouveau. Les trois saumons ayant dévalé la Garonne pour remonter sur le Tarn ont progressé sur ce cours d'eau jusqu'au pied du premier obstacle (Ste Livrade). Ces dévalaisons ont également été définitives, deux

poissons restant sur le Tarn jusqu'à leur mort, le troisième retournant en Garonne et dévalant définitivement par le barrage de Malause.

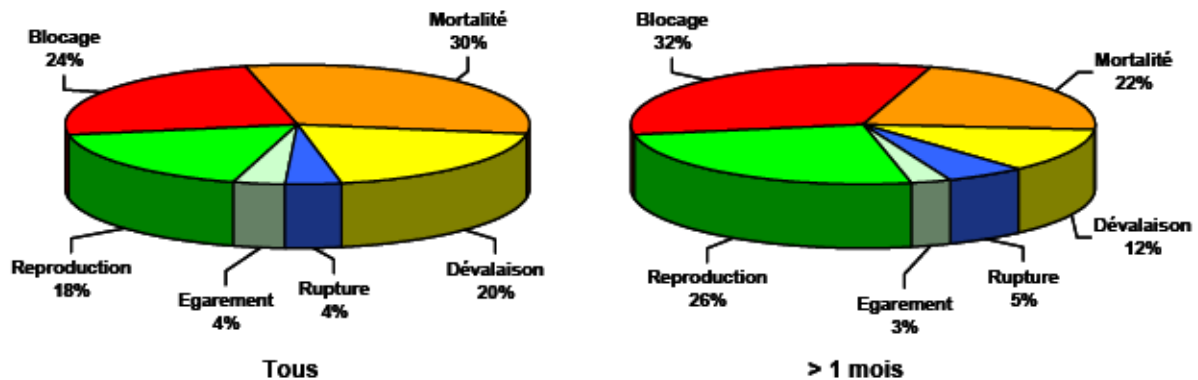


Figure 34 : Facteurs de pertes des saumons radiomarqués en Garonne depuis l'amont de Golfech pour tous les individus (à gauche) ou pour les seuls individus survivant plus d'un mois après le lâcher (à droite).

Les différentes catégories de pertes présentées à la figure 34 ont été déterminées depuis l'amont de Golfech ; elles n'intègrent pas la franchissabilité de l'aménagement de Golfech/Malause, ouvrage présentant pourtant l'un des plus faibles pourcentages de franchissement observés parmi les obstacles de Garonne. De plus, il apparaît que la densité de stabulation dans le secteur influencé par cet aménagement hydroélectrique est statistiquement supérieure (test du khi-deux, ddl=1, $\chi^2=66.0$, $p<0.001$) à la densité de stabulation observée dans les secteurs aval non influencés (Figure 33). Il est donc possible de considérer que les poissons ne franchissant pas l'aménagement de Golfech sont bien perdus à cause de cet obstacle. En pondérant les résultats de devenir observés depuis l'amont de Golfech par le taux effectif de franchissement enregistré à cet aménagement, le facteur de pertes prépondérant sur la Garonne s'avère être indiscutablement le blocage induit par les obstacles (Figure 35).

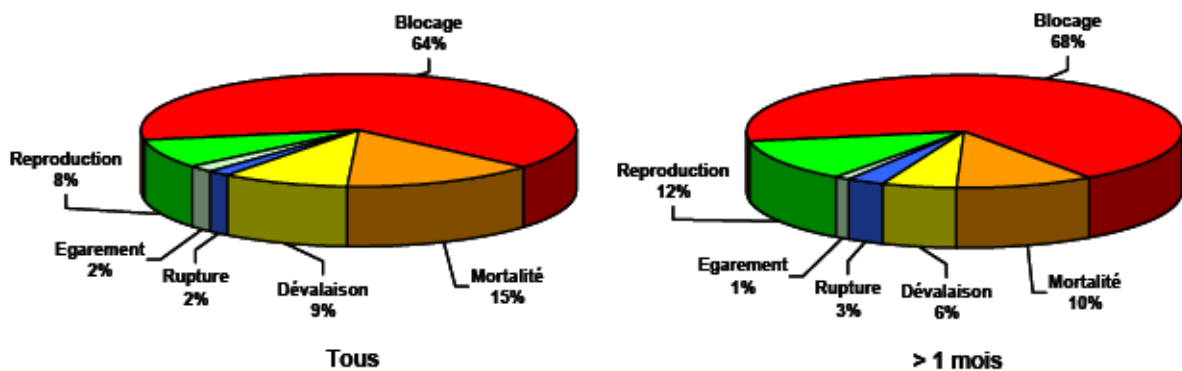


Figure 35 : Facteurs de pertes des saumons radiomarqués en Garonne depuis l'aval de Golfech pour tous les individus (à gauche) ou pour les seuls individus survivant plus d'un mois après le lâcher (à droite).

5. DISCUSSION

5.1. Franchissabilité des obstacles

Les résultats de franchissabilité apparaissent très variables d'un obstacle à l'autre sur les deux cours d'eau étudiés. Ce résultat est moins surprenant sur la Garonne, où les obstacles présents sont de nature et de hauteur plus variées que sur l'Aulne où la majorité des seuils présente une configuration similaire. Des différences de franchissabilité conséquentes entre obstacles d'un même cours d'eau ont déjà été mises en évidence pour le saumon atlantique sur le Gave de Pau (Chanseau *et al.*, 1999a) ou la Tamise (Richardson *et al.*, 1997) où les pourcentages de franchissement observés variaient respectivement de 35% à 100% et de 50% à 100%.

Une variabilité peut également apparaître pour un même obstacle d'une année à l'autre, comme constaté par exemple au droit du seuil du Bazacle, sur la Garonne. Un tel constat rejoint les observations de Shepard (1995) au droit de deux barrages de la rivière Penobscot. Les pourcentages de franchissement constatés au cours de cinq années pour des saumons radiopistés variaient par exemple de 50% à 89% et de 0% à 100% avec des retards médians évoluant de 4.7 à 33.2 jours et 1.4 à 2.7 jours respectivement pour les barrages de Veazie et de Great Works.

Toujours au droit d'un même obstacle, la variabilité interindividuelle semble forte, des saumons étant à même de franchir l'obstacle, d'autres non. Même parmi ceux réussissant le franchissement, le délai au bout duquel le passage en amont est effectif s'avère très variable d'un poisson à l'autre (i.e. 1h 49min à plus de 125 jours pour un franchissement du Bazacle en 2004).

L'effet cumulatif des obstacles semble considérable sur les deux cours d'eau étudiés. Ce résultat rejoint les observations réalisées sur le Gave de Pau où seulement 13% des géniteurs remontant ce cours d'eau sont à même de parvenir sur les zones de frayères correctes et à peine 3% sur les meilleures zones du fait de la présence de la trentaine d'obstacles entravant ce cours d'eau (Chanseau, 1999). Sur la rivière Conon, au nord de l'Ecosse, 7% seulement des géniteurs parviendraient jusqu'aux zones de reproduction, localisées en amont de quatre obstacles et d'une grande retenue de 10 km de longueur (Gowans *et al.*, 2003), semblable à celle de Malause, sur la Garonne.

Cette approche cumulative, quoique simpliste, permet néanmoins d'obtenir une vision de l'ampleur des pertes susceptibles d'être induites du fait des obstacles à une population de saumons lors de sa montaison jusqu'aux zones de reproduction. Cette approche peut

constituer un premier outil d'évaluation et servir à la priorisation des actions de restauration de la libre circulation.

Enfin, il semble apparaître une différence de franchissabilité des obstacles entre les deux cours d'eau.

En effet, le cours d'eau sur lequel sont implantés les obstacles exerce un effet statistiquement significatif sur la probabilité de passage en amont (régression logistique²⁰ ; significativité du modèle : $p < 0.001$; significativité de l'effet : $p < 0.001$). La probabilité moyenne de franchissement observée sur les seuils de l'Aulne (0.862) s'avère statistiquement supérieure à celle observée sur les obstacles de la Garonne (0.686). A ce stade du travail, il est impossible de conclure quant à l'origine de cet effet. Mais la démarche développée dans le chapitre suivant devrait apporter des éléments de réponse.

Il n'apparaît en revanche pas de différence statistique (Mann-Whitney, $p = 0.550$) entre les retards engendrés par les seuils de l'Aulne (moyenne : 6.2 jours ; minimum : 28 min ; maximum : 158 jours) et ceux occasionnés par les obstacles de la Garonne (moyenne : 6.6 jours ; minimum : 48 min ; maximum : 125 jours).

5.2. Part des problèmes de franchissement dans les pertes subies

5.2.1. Biais éventuel du marquage sur l'estimation des pertes subies

Pour étudier le devenir du saumon au cours de sa migration anadrome, nous avons employé la technique de radiopistage. L'emploi d'une telle méthode nécessite de limiter le traumatisme éventuellement induit aux saumons du fait des opérations de capture, de manutention et de marquage. Le succès de l'étude est largement tributaire des équipements et méthodes utilisés qui doivent minimiser le traumatisme subi par le sujet radiopisté pour ne pas affecter sa physiologie et son comportement habituels ou tout au moins en diminuer significativement l'incidence (Solomon et Storeton-West, 1983 ; Bridger et Booth, 2003).

C'est pourquoi le mode de capture retenu sur les deux cours d'eau s'est porté vers le piégeage des poissons à l'aide d'un piège aménagé dans une passe à poissons. Ce mode de capture s'avère en effet moins dommageable pour le poisson que les autres modes de capture potentiels. Le taux de mortalité induite est très inférieur à celui observé après capture à la ligne ou par pêche électrique. Dempson *et al.* (2002) relèvent 0% de mortalité pour un lot de saumon atlantique après piégeage, marquage et stabulation contre 12% pour un lot capturé à la ligne puis soumis aux mêmes conditions. Solomon & Storeton-West

²⁰ La méthode de modélisation par régression logistique est présentée au § 2.1.2.1 du chapitre 4

(1983) notent également l'absence de mortalité de saumons atlantiques capturés par nasse au cours de leur montaison puis marqués par insertion gastrique contre 40% chez des saumons capturés par pêche électrique et marqués de la même manière. La seule perturbation relevée par ces auteurs sur le lot capturé concerne une interruption du comportement migratoire après le lâcher, mais de durée très limitée : les individus reprennent majoritairement leur migration vers l'amont dans l'heure suivant leur libération, et la plupart le jour suivant. Les taux de mortalité s'avèrent également élevés suite à une capture au filet : Mäkinen *et al.* (2000) ont en effet relevé près de 16% de mortalité chez des saumons atlantiques ainsi capturés puis équipés d'un émetteur radio. L'élévation de la cortisolémie apparaît aussi plus intense et de plus longue durée avec une capture au filet maillant qu'avec une capture par piégeage (Hopkins & Cech, 1992).

En ce qui concerne l'implantation de l'émetteur, c'est la méthode la moins traumatisante (insertion gastrique) qui a été retenue. Cette méthode ne semble altérer ni les performances de nage, ni la flottabilité, ni le comportement alimentaire d'autres espèces de saumons à l'âge adulte (Mellas & Haynes, 1985 ; Moser *et al.*, 1990) comme du saumon atlantique au stade smolt (Peake *et al.*, 1997). Les capacités de nage des adultes de saumon atlantique n'apparaissent également pas modifiées par un marquage interne, dans la cavité générale, ou externe (Thorstad *et al.*, 2000b) ; ces deux techniques sont pourtant considérées comme plus traumatisantes que le marquage intra gastrique dont l'effet sur les capacités de nage n'a à notre connaissance pas été étudié chez le saumon atlantique adulte. En outre, les variations physiologiques liées à l'insertion gastrique semblent être également rapides (Jepsen *et al.*, 2001) : les taux de cortisol, glucose et lactate plasmatiques augmentent significativement pendant 24h à 48h après l'insertion, et redeviennent comparables aux taux trouvés chez les poissons non manipulés dans les 7 jours suivant l'insertion.

De plus, les saumons ont été, dans la mesure du possible, marqués dans les heures suivant la capture et relâchés immédiatement après marquage (et éventuellement transport). Plusieurs auteurs (e.g. Mellas & Haynes, 1985 ; Lucas & Baras, 2000 ; Jadot, 2003) recommandent en effet de procéder de cette manière afin d'éviter le traumatisme lié à une stabulation post-opératoire trop longue et les dommages sur la santé et le comportement du poisson liés à la captivité.

Cependant, même en optimisant les conditions de capture et de marquage (pièges volumineux, temps de stabulation limité, marquage dans une eau oxygénée et légèrement salée...) il est impossible d'éliminer totalement le risque d'induire un biais dans les observations futures. C'est pourquoi, il est indispensable d'évaluer le niveau d'incertitude relatif à la validité des observations. Pour ce, la méthode retenue dans la quantification des

perdes a consisté à effectuer l'exercice sur la totalité du jeu de données (groupe incluant potentiellement des pertes liées à la mise en œuvre du radiopistage et constituant ainsi une borne maximale de pertes) et sur un jeu réduit aux seuls individus survivant au-delà d'un délai à partir duquel nous jugeons que le marquage ne peut plus avoir d'influence (groupe excluant *a priori* les pertes liées à la mise en œuvre du radiopistage, mais peut-être aussi d'autres pertes non liées au marquage et apparues au cours de ce délai ; les pertes subies par ce groupe réduit constituent ainsi une borne minimale de pertes). La difficulté consiste à définir après combien de temps il est possible de considérer que la capture et le marquage n'ont plus d'effet.

Chez plusieurs salmonidés dont le saumon atlantique, Whoriskey *et al* (2000) signalent que les sujets fatalement stressés par les procédures de capture et/ou de marquage meurent rapidement, en moins de 24h. Il convient de noter qu'aucune mortalité à très court terme (dans la journée) n'a été notée pour les saumons effectivement suivis dans la présente étude.

Néanmoins, il paraît probable que des mortalités différées puissent apparaître, leur précocité variant certainement suivant les conditions environnementales dominantes (la température en particulier) ou l'état physiologique de l'animal. Les données relatives à des saumons marqués suite à une capture par piégeage ne font généralement pas apparaître de mortalité que ce soit dans les jours suivant le lâcher après marquage par insertion gastrique (Solomon & Storeton-West, 1983) ou même après marquage et stabulation à 17.9°C pendant 40 jours (Dempson *et al.*, 2002). Prévost (2002) note toutefois au moins une mortalité parmi 58 individus capturés par passe-piège et marqués par insertion gastrique, cette mortalité étant intervenue dans la première semaine après le lâcher. Les informations issues de saumons capturés par pêche révèlent des délais d'apparition de mortalités généralement courts, ne dépassant pas quelques jours (Solomon & Storeton-West, 1983) et dont la majorité intervient le jour même du lâcher : Mäkinen *et al.* (2000) note ainsi que deux tiers des mortalités interviennent le jour du marquage, le dernier tiers la semaine suivante. Thorstad *et al.* (2003b) enregistrent des mortalités un mois après la libération des saumons suite à une capture à la ligne et un marquage externe (à une température de 10-14.5°C, et après un temps total de manipulation de 5 à 70 min). Selon les auteurs, ces mortalités ne seraient néanmoins pas directement liées à la capture puisque apparaissant un mois après le marquage ; la mortalité après un exercice épuisant comme la pêche à la ligne est en effet causée par une acidose intracellulaire dans le muscle et se produit généralement en 24h.

Le risque de mortalité lié aux modes de capture et de marquage retenus dans notre étude semble limité en nombre comme dans le temps. Ces opérations peuvent cependant induire

aussi un risque d'une autre nature, lié à une modification du comportement de l'adulte en migration anadrome : des délais supplémentaires ou même des dévalaisons peuvent succéder au lâcher d'adultes préalablement marqués (Gerlier & Roche, 1998 ; Mäkinen *et al.*, 2000 ; Jokikokko, 2002 ; Thorstad *et al.*, 2005a). Selon certains auteurs, ces modifications comportementales seraient néanmoins limitées dans le temps, de un jour (Solomon et Storeton-West, 1983) à cinq (Heggberget *et al.*, 1988) ou six jours (Marmulla & Ingendahl, 1996). Pour Thorstad *et al.* (2003b), quelques-unes des dévalaisons observées chez 83% des saumons dès la première semaine après le marquage deviennent définitives, en particulier chez les individus en moins bon état à la suite d'une exposition à l'air de quelques minutes pendant le marquage et/ou d'une capture effectuée aux plus fortes températures (13-14.5°C). D'après Mäkinen *et al.* (2000), la moitié des dévalaisons observées, dès 3 jours et jusqu'à 9 jours après le marquage de saumons atlantiques pêchés au filet ou à la ligne, sont définitives ; pour les autres, la migration vers l'amont serait globalement retardée d'environ 28 jours. De même, chez plusieurs espèces de saumons du Pacifique, un comportement particulier en mer (maintien à une profondeur et donc à une température inhabituelles) a été constaté sur une période initiale de 4 à 21 jours, considérée comme une durée nécessaire à une récupération complète du traumatisme lié au marquage (Walker *et al.*, 2000).

Toutes ces informations, concernant les effets qualitatifs et quantitatifs des procédures de capture et de marquage (y compris capture par nasse et insertion intra gastrique) sur la physiologie et le comportement du saumon atlantique adulte en migration, suggèrent globalement un délai d'interférence maximum d'un mois de ces procédures aussi bien sur les taux de mortalité que sur le comportement atypique (dévalaisons) des individus. C'est ce délai que nous avons retenu pour écarter certaines observations lors de l'étude du devenir, à savoir des mortalités mais également des dévalaisons.

5.2.2. Pertes lors de la migration anadrome en milieu anthropisé

L'évaluation des cumuls de franchissement sur un axe migratoire fournit une indication du niveau de pertes potentiellement induites par les obstacles. Néanmoins se pose toujours le problème fondamental de savoir si la perte d'un poisson suite à un blocage est de la seule responsabilité de l'obstacle ou liée à d'autres facteurs ayant causé sa mort ou sa dévalaison. Afin de tenter de répondre au moins partiellement à cette question, nous avons formulé l'hypothèse que la responsabilité d'un ouvrage pouvait être engagée dès lors que ce dernier était à l'origine d'une accumulation de poissons à son pied et, en conséquence, augmentait leur vulnérabilité aux diverses contraintes susceptibles de les atteindre en ce lieu. Sur l'Aulne

et la Garonne, ces contraintes ont été liées à une capture par pêche à la ligne, à une mortalité ou une dévalaison.

En ce qui concerne la pêche, comme d'ailleurs toute autre prédation, il est bien connu que les obstacles augmentent la vulnérabilité des proies dès lors qu'ils concentrent les poissons à leur pied. Le pied des obstacles est d'ailleurs privilégié par les pêcheurs, lorsque la loi les autorise à pêcher ces zones, que ce soit pour la pêche à ligne (e.g. pied du barrage de Veazie, sur la rivière Penobscot, dans un cadre expérimental ; Fay *et al.*, 2006) ou la pêche électrique dans un but scientifique (e.g. pied du barrage d'Iffezheim, sur le Rhin ; Gerlier & Roche, 1998).

En ce qui concerne les mortalités, l'impact des barrages apparaît évident lorsque la cause probable de mortalité est liée à des blessures occasionnées par des "tentatives échouées" de franchissement direct par saut, comme ce fut le cas sur l'Aulne pour au moins deux saumons. Les fortes températures semblent également jouer un rôle dans ces mortalités qui apparaissent majoritairement en été sur l'Aulne. Sur la Garonne, une analyse des probabilités d'apparition de mortalité a été réalisée par régressions logistiques sur un échantillon de 46 des 143 saumons radiomarkés sur la Garonne entre 2002 et 2006 (Croze *et al.*, 2006). Elle indique que parmi les facteurs "débit du cours d'eau", "température du cours d'eau", "turbidité", "teneur en oxygène dissous" et "pollution en pesticides", c'est la température qui explique le mieux l'apparition des mortalités. Les poissons, organismes poïkilothermes, ne peuvent survivre que dans une certaine gamme de températures, qualifiée de niche thermique de l'espèce (Magnuson *et al.*, 1979). La valeur létale haute pour les adultes varie de manière conséquente selon les auteurs. Alabaster & Lloyd (1982) indiquent que pour différentes espèces du genre *Salmo* vivant dans des cours d'eau dont la température estivale est naturellement de l'ordre de 20-21°C, toute augmentation au-delà de ces valeurs peut être dommageable. La température létale pour le saumon atlantique est établie à 23°C par Shepard (1995). Mais, d'après d'autres auteurs, elle pourrait dépasser 27°C et même atteindre 29-30°C (Mills, 1989). Cette valeur serait surtout dépendante de l'acclimatation du poisson et de sa durée d'exposition (Elliott, 1991 ; Shepard, 1995). Chez les salmonidés, les effets directs de la température, associés à une demande métabolique accrue, peuvent être exacerbés par d'autres facteurs, incluant une diminution de la résistance aux maladies et une augmentation de la sensibilité aux parasites (Cairns *et al.*, 2005). Une gamme thermique de 20-27°C réduit la résistance aux maladies et peut ainsi devenir indirectement létale pour le saumon atlantique (Danie *et al.*, 1984). Une augmentation de température peut également diminuer les concentrations de toxiques tolérées par le saumon comme c'est le cas pour les métaux lourds (Alabaster et Lloyd,

1982). Il semble qu'il en soit de même vis-à-vis des pesticides comme démontré sur la Garonne par Croze *et al.* (2006). Sur ce cours d'eau, la pollution en pesticides, exprimée à l'aide d'un indice de risque toxicologique vis-à-vis de ces substances, semble participer à l'apparition de ces mortalités (Figure 36). Cet indice est construit à partir des concentrations effectivement mesurées parmi les 44 molécules recherchées (27 herbicides, 6 fongicides et 11 insecticides). Ces concentrations mesurées ont été pondérées par la toxicité avérée sur trois espèces appartenant à trois classes différentes du règne animal à savoir un poisson de la classe des Actinopterygii, la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum), mais aussi un crustacé branchiopode, la daphnie (*Daphnia magna*, Straus) et un mammifère, le rat (*Rattus sp.*). L'expression de cet indice est :

$$IRT = \sum_i (C_i \cdot (5 \cdot CL_{50_i}^{-1} + 3 \cdot CE_{50_i}^{-1} + DL_{50_i}^{-1})), \text{ où } C_i \text{ correspond à la concentration}$$

mesurée pour le pesticide i , CL_{50} est la concentration du pesticide i qui provoque la mort de 50% d'un lot de truites, CE_{50} est la concentration effective du pesticide i qui provoque l'immobilisation de 50% d'un lot de daphnies et DL_{50} est la dose du pesticide i qui provoque la mort de 50% d'un lot de rats.

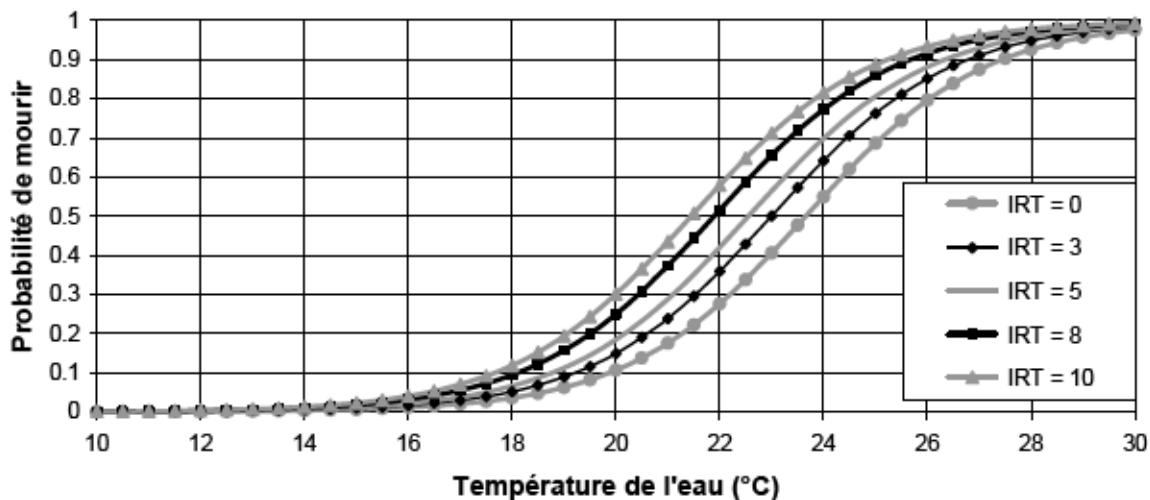


Figure 36 : Probabilité d'apparition d'une mortalité de saumon en fonction de la température moyenne hebdomadaire et d'un indice de pollution en pesticides (d'après Croze *et al.*, 2006).

Sur l'Aulne, aucun suivi fin de la qualité de l'eau n'a été mis en place au cours des opérations de radiopistage de saumons. Néanmoins, les réseaux de surveillance de la qualité des eaux de Bretagne indiquent que le principal problème de l'Aulne, comme de nombreux autres cours d'eau bretons (DIREN Bretagne, 2007), est l'apport excessif de sels nutritifs. L'eutrophisation des rivières qui s'en suit (Ramade, 1992) peut impacter les populations de saumons en place comme ce fut le cas sur la rivière Wye, au pays de Galles, au cours de l'été 1976 (Brooker *et al.*, 1977). En effet, l'eutrophisation de cette rivière a induit

un fort développement de macrophytes cette année-là, favorisé par un été chaud, à l'origine de fortes désoxygénations du milieu, en particulier la nuit, qui ont causé, en association aux fortes températures, des mortalités en masse d'adultes en migration anadromes.

Ainsi, même si le premier facteur explicatif des mortalités observées reste la température (facteur dont le poids est au moins deux fois supérieur à celui de la pollution en pesticides dans la relation présentée pour la Garonne), des dégradations de la qualité de l'eau des deux fleuves étudiés pourraient les amplifier. Les barrages, en ralentissant la progression des poissons, augmentent le risque de mortalité, les secteurs les plus chauds et les plus pollués étant généralement localisés sur l'aval.

En ce qui concerne les dévalaisons observées sur la Garonne, même si aucun facteur initiateur prépondérant n'a pu être mis en évidence, elles semblent apparaître dans un contexte de basse température ainsi que de débit, turbidité et pollution en pesticides élevés (Croze *et al.*, 2006).

Il est en effet bien connu que la température de l'eau joue un rôle essentiel dans les migrations, affectant l'activité des poissons et leur métabolisme (Beitinger & Fitzpatrick, 1979), leurs capacités de nage (Wardle, 1980) comme les taux de migration (Quinn *et al.*, 1997). Des valeurs extrêmes de température peuvent même induire des ruptures migratoires lors de l'ascension des cours d'eau (Alabaster, 1990). Shepard (1995) situe l'optimum thermique pour les adultes en montaison à 14-20°C avec une interruption de la migration en dessous de 8°C et au-dessus de 23°C. Les dévalaisons sur les deux cours d'eau étudiés sont néanmoins apparues pour des températures de l'eau n'atteignant pas ces valeurs extrêmes.

Plus que la température, ce sont certainement les augmentations de débit qui participent directement ou indirectement – via ce que véhicule alors le cours d'eau – à leur apparition. Le débit de la rivière est en effet largement cité comme facteur environnemental régulant la migration anadrome du saumon, des valeurs élevées stimulant les entrées en rivière (Smith *et al.*, 1994) comme les migrations vers l'amont (Jensen *et al.*, 1986).

C'est aussi souvent lors des augmentations de débit que sont retrouvés les hauts niveaux de turbidité et les fortes concentrations de polluants d'origine agricole suite au lessivage des sols par les pluies. Des concentrations de matières en suspension (MES) de plus de 10 mg/L pendant plus de 6 jours ou de plus de 50 mg/L pendant une journée sont susceptibles de créer un stress chez les salmonidés adultes comme juvéniles (Newcombe & Jensen, 1996). Un tel niveau de turbidité est fréquemment rencontré lors des augmentations de débit de

Garonne. De fortes turbidités peuvent également retarder la migration anadrome, sans pour autant que le homing semble affecté (Whitman *et al.*, 1982). Elles peuvent aussi causer des dommages aux branchies pouvant conduire à la mort (Gibson, 1993).

Les concentrations en polluants d'origine agricole peuvent être élevées sur les deux cours d'eau étudiés, notamment en ce qui concerne les pesticides pour la Garonne (Semhi *et al.*, 2000). Il convient de noter que l'agriculture n'est pas la seule activité consommatrice de pesticides, les jardiniers amateurs et les services d'entretien des espaces verts et voirie les employant également abondamment, que ce soit dans les rivières à saumons du Maine (Fay *et al.*, 2006) ou sur la Garonne (Devault *et al.*, 2007). Quelle qu'en soit l'origine, les cours d'eau français sont très touchés par ce type de pollution. La France est en effet la première nation européenne consommatrice de pesticides et la troisième mondiale avec une masse totale de 76 100 t de substances actives vendues en 2004. Les tonnages de fongicides et d'herbicides sont très largement supérieurs à ceux des insecticides employés, ces derniers présentant cependant la plus forte écotoxicité potentielle (Aubertot *et al.*, 2005). Les pesticides sont fréquemment rencontrés dans les rivières à saumons et ce dès le milieu du XXe siècle, date à partir de laquelle des concentrations de pesticides hautement écotoxiques ont pu être trouvées en milieu naturel (Cope, 1966) comme le DDT par exemple (Holden, 1966). Les pesticides ont ainsi probablement joué un rôle sur la survie du saumon en eau douce comme par exemple sur 16 rivières de l'est canadien où les plus faibles retours enregistrés sur la période 1975-1985 semblent coïncider avec la pulvérisation, au moment de la dévalaison des smolts, de Matacil 1,8D, un insecticide utilisé dans l'exploitation forestière qui limiterait les fonctions reproductrices (Fairchild *et al.*, 1999). Pourtant il n'existe que peu d'études traitant de l'impact de ces pesticides en milieu naturel, en particulier sur cette espèce (Dill *et al.*, 2002). La seule donnée généralement diffusée concerne la CL₅₀ pour les salmonidés, concentration utilisée pour construire l'indice de risque toxicologique présenté précédemment et utilisé sur la Garonne (Croze *et al.*, 2006). Les molécules présentant le plus de risques pour les poissons, saumon en particulier, sont les pesticides neurotoxiques, notamment les insecticides à base d'organophosphate et de carbamate, qui bloquent le transfert synaptique en inhibant l'acétylcholinestérase (AChE) dans les neurones (Sholz *et al.*, 2000). Le carbamate a d'ailleurs été retrouvé sur la Garonne lors de la plus grosse crue du printemps 2004. Il est démontré que ce composé, à dose sub-létale, limite les capacités olfactives de tacons matures ou de smolts (Waring & Moore, 1997). Les études sur les modifications comportementales liées à l'exposition à des pesticides sont peu nombreuses et portent sur un faible nombre de molécules parmi les centaines effectivement utilisées sur l'aire de répartition du saumon. Néanmoins, il paraît probable que des expositions sub-létales de courte durée à des insecticides neurotoxiques puissent causer

d'importants déficits comportementaux, déficits pouvant avoir des conséquences négatives pour la survie et le succès de reproduction chez les saumons. Plus précisément, certaines de ses molécules pourraient perturber le homing (Waring & Moore, 1997 ; Moore *et al.*, 2007). Ce point est d'ailleurs démontré sur une espèce de saumon du pacifique (saumon Chinook, *Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum) par Sholz *et al.* (2000). Ces auteurs confirment que la diazinone, insecticide organophosphaté, à des concentrations rencontrées en milieu naturel, perturbe de façon significative le homing et inhibe les réponses d'alarme anti-prédateurs transmises par voie olfactive. Non seulement l'impact exercé par les pesticides sur le saumon n'a été étudié que sur un très faible nombre de molécules, mais en plus il l'a été en considérant les molécules isolément sans prendre en compte le fait que c'est une mixture de nombreux composés qui est présente dans les cours d'eau. Une des rares études abordant l'effet simultané de ces composés porte sur seulement deux molécules : ce travail conclue pourtant à un impact additif (et non synergique) d'une mixture d'atrazine et de simazine sur la fonction olfactive de tacons matures (Moore & Lower, 2001).

Là encore, si la qualité de l'eau intervient effectivement dans l'apparition des dévalaisons, les barrages pourraient contribuer à augmenter leur probabilité d'occurrence en augmentant le temps de présence des poissons dans les zones aval les plus polluées.

Il convient également de noter que certaines dévalaisons depuis le pied des barrages pourraient être liées tout simplement au fait que le poisson finit par renoncer à franchir l'obstacle et part à la recherche de zones de reproduction plus facilement accessibles. Ceci a été observé sur l'Aulne à l'approche de la reproduction ou sur le Gave de Pau suite au fort blocage occasionné par l'aménagement hydroélectrique de Baigts (Chanseau & Larinier, 2000). Sur ce dernier site, 4 des 8 saumons bloqués par l'ouvrage entre 1995 et 1997 ont dévalé le Gave de Pau pour se reproduire sur le bassin du Gave d'Oloron.

Déterminer le devenir des poissons (survie jusqu'à reproduction, mort prématurée, abandon du système hydrographique initialement prospecté...) est facile. Par contre, identifier les facteurs déterminant le devenir et par conséquent les différents types de pertes est autrement plus complexe, ne serait-ce que du fait de leurs multiples causes potentielles, causes pouvant exercer un effet de manière isolée, additive ou en synergie. Malgré la difficulté, les chercheurs et les gestionnaires qui s'intéressent au saumon ne devraient pas chercher une unique cause de déclin des effectifs, mais plutôt examiner les multiples effets potentiellement induits par les diverses contraintes exercées sur cette espèce, passage obligé vers l'obtention de solutions de restauration viables (Parrish *et al.*, 1998). C'est cette démarche qui a été essayée dans le présent travail et qui a abouti à une hiérarchisation des pertes entre elles. En attribuant comme facteur de pertes le blocage par un obstacle à tout

saumon bloqué avant la période de reproduction par un seuil ou un barrage induisant effectivement une entrave à la progression et n'ayant pas réussi à atteindre des zones de fraie ou n'ayant pas survécu jusqu'à la reproduction, les obstacles semblent être le premier facteur de pertes lors de la migration anadrome sur l'Aulne comme sur la Garonne. Ce constat n'est pas étonnant, étant donné le grand nombre d'ouvrages présents. Néanmoins, il convient de rappeler que la quasi-totalité des obstacles des bassins versants de l'Aulne et de la Garonne sont équipés d'un dispositif de franchissement. Le fait que les obstacles restent le facteur de pertes prépondérant démontre la limite actuelle des passes à poissons aujourd'hui en place.

L'identification d'un facteur de pertes prépondérant lié aux obstacles permet cependant d'espérer des améliorations à courte échéance par amélioration des passes à poissons déjà en place et multiplication des voies de passage.

Les 4%-5% et 20%-28% de pertes non attribuables aux obstacles touchant respectivement la population de l'Aulne et celle de la Garonne atteignant l'aval de Golfech pourraient être liés à des températures trop élevées et une qualité d'eau dégradée. Ces pertes semblent plus difficiles à limiter sur le court terme. En effet, leur limitation passe par une modification des usages à l'échelle des bassins versants dans leur globalité (Booth *et al.*, 2002 ; Hendry *et al.*, 2003).

CHAPITRE 4 : ANALYSE DES FACTEURS DE VARIABILITE DE FRANCHISSABILITE D'OBSTACLES

1. INTRODUCTION

D'après les résultats obtenus précédemment, il apparaît que la franchissabilité des obstacles migratoires étudiés s'avère très variable d'un site à l'autre, même lorsque les obstacles sont équipés d'un dispositif de franchissement. Etant donné l'impact conséquent joué par ces barrages sur la migration anadrome du saumon, que ce soit sur les deux cours d'eau étudiés comme sur de nombreux autres fleuves (Power, 1977 ; Shepard, 1995 ; Richardson *et al.*, 1997 ; Chanseau *et al.*, 1999a), il paraît indispensable de mieux identifier les facteurs à l'origine de cette variabilité ainsi que leur importance relative. Cette démarche a dans un premier temps été tentée à partir d'un jeu de données le plus conséquent possible, issu d'observations émanant de trois cours d'eau d'importance variable et pourvus d'obstacles très différents. Dans un second temps, cette démarche a été restreinte à un seul de ces cours d'eau aux obstacles à caractéristiques moins variables.

2. APPROCHE INITIALE SUR TROIS COURS D'EAU

La présente partie de ce chapitre s'attache à tenter l'exercice sur un jeu de données comprenant bien entendu les observations récoltées sur l'Aulne, petit fleuve côtier, et sur le grand fleuve que constitue la Garonne. D'autres observations acquises antérieurement sur le Gave de Pau ont également été prises en compte. L'analyse de la variabilité est ici abordée à l'échelle d'un grand nombre de sites, notamment dans le but de tester l'influence des caractéristiques propres à chacun d'eux. Nous nous intéresserons avant tout à examiner, à partir de notre jeu de données, l'influence de différents critères couramment avancés comme pouvant agir sur la franchissabilité d'un obstacle. Ces critères sont relatifs à l'obstacle, au cours d'eau sur lequel il est implanté ainsi qu'à son dispositif de franchissement.

2.1. Matériel et méthodes

2.1.1. Nature du jeu de données

Les observations réalisées sur l'Aulne ont toutes été considérées mis à part celles obtenues au droit du seuil de Kersalic du fait de la particularité de cet aménagement, non équipé d'une véritable passe à poissons. Ce seuil n'est en effet pourvu que d'une simple rampe sans ralentisseur.

En ce qui concerne la Garonne, les tentatives de franchissement du seuil de Caubous, toutes échouées, n'ont également pas été prises en compte. Cet ouvrage, infranchissable directement du fait de sa hauteur, est en effet dépourvu de passe à poissons. Les rares observations au niveau des obstacles de Beauregard (n=4) et de Chaum (n=4), sur la Garonne, ont aussi été écartées. Ces seuils sont en effet partiellement ruinés et ne constituent plus aujourd'hui un véritable obstacle pour le saumon.

Afin d'enrichir le jeu de données, il nous est apparu judicieux d'inclure également dans l'analyse des résultats antérieurs obtenus à l'aide du même matériel biologique et de la même technique de radiopistage, sur un autre cours d'eau d'importance intermédiaire. Les suivis par radiopistage effectués sur l'Aulne et la Garonne ont en effet fait suite à une précédente étude conduite au cours de cinq campagnes distinctes à savoir 1995-1997 (Chanseau, 1999 ; Chanseau *et al.*, 1999a ; Chanseau & Larinier, 2000) et 2000-2001 (Larinier *et al.*, 2005) sur un cours d'eau d'importance moyenne, le Gave de Pau, situé dans le sud ouest de la France (Figure 37). Ce dernier cours d'eau trouve sa source dans le département des Hautes-Pyrénées, au cirque de Gavarnie. Il porte d'ailleurs indifféremment le nom de Gave de Pau ou de Gave de Gavarnie pratiquement jusqu'à Argelès-Gazost. Il s'écoule sur plus de 190 km, d'abord dans une direction sud-nord des sources jusqu'à Lourdes, puis s'oriente sud-est/nord-ouest pour venir confluer avec le Gave d'Oloron – et ainsi former les Gaves Réunis – puis se jeter dans l'Adour.

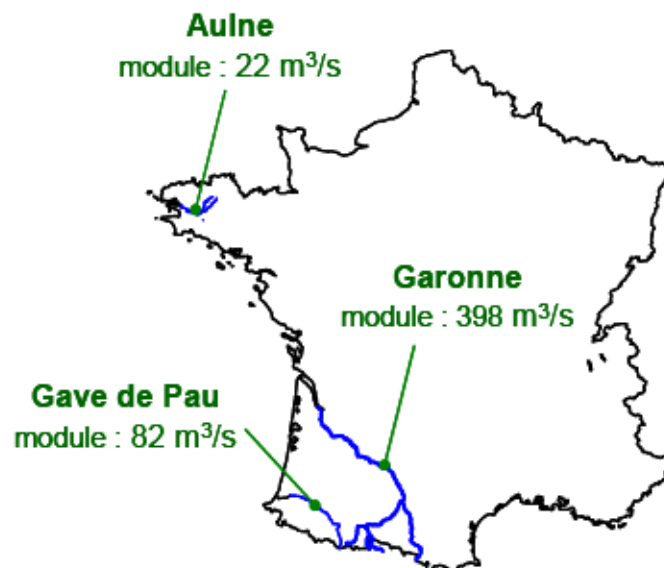


Figure 37 : Localisation des trois cours d'eau sur lesquels ont été collectées les données de franchissabilité d'obstacles. Le module indiqué correspond à celui enregistré aux environs de l'obstacle le plus aval pour lequel des données de franchissabilité ont été obtenues.

Le bassin versant du Gave de Pau, de l'ordre de 2 600 km² est soumis à la double influence du climat océanique et de la proximité du massif pyrénéen. Le régime du cours d'eau, de

type nivo-pluvial, est marqué par des précipitations annuelles importantes et l'apport prononcé de la fonte des neiges.

Les suivis réalisés antérieurement sur le Gave de Pau ont permis de récolter des données de franchissement sur 31 des 38 obstacles que compte ce cours d'eau. Leurs principales caractéristiques sont synthétisées dans le tableau 4.

Tableau 4 : Présentation des obstacles du Gave de Pau considérés dans la présente analyse.

Obstacle	Nature	Fonction	Implantation	Dénivelé (m)	Type de passe à poissons
Baigts (configuration 1995-1997)	Barrage mobile	Hydroélectricité	Fil de l'eau	11.1	Passe à ralentisseurs (5 volées) et à bassins à parois déversantes (1 volée)
Baigts (configuration 2001)	Barrage mobile	Hydroélectricité	Fil de l'eau	11.1	Ascenseur
Castetarbe	Barrage mobile	Hydroélectricité	Fil de l'eau	5.25	Passe à bassins à fentes verticales (à la centrale)
Sapso	Barrage	Hydroélectricité	Dérivation	4.8	Passe à ralentisseurs
Biron	Barrage mobile	Hydroélectricité	Fil de l'eau	3.95	Rivière de contournement
Lacq	Seuil en enrochements	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	2	Seuil franchissable
Artix	Barrage mobile	Hydroélectricité	Fil de l'eau	6.55	Passes à bassins à fentes verticales
Denguin	Seuil en enrochements	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	2.5	Passe à ralentisseurs
Artiguelouwe	Seuil en enrochements	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	2.2	Passes à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés
Lescar 2	Seuil en enrochements	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	1	Seuil franchissable par conception
Lescar 1	Seuil en enrochements	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	1.2	Seuil franchissable
Marsan	Seuil en enrochements	Hydroélectricité	Fil de l'eau	1	Pré-barrages
Heid	Seuil béton	Hydroélectricité	Dérivation	3	Passe à ralentisseurs
Meillon	Seuil en enrochements	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	3.8	Rivière de contournement
Narcastet	Seuil en enrochements	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	2.6	Passe à ralentisseurs
Assat	Seuil en enrochements	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	3	Passes à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés
Baudreix	Seuil en enrochements	Stabilisation du lit	Dérivation	2.2	Passes à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés
Mirepeix	Seuil en enrochements	Stabilisation du lit	Dérivation	3.35	Passe à ralentisseurs
Nay	Seuil en enrochements	Stabilisation du lit	Fil de l'eau	2.85	Passe à ralentisseurs
Digue du Rey	Seuil béton	Hydroélectricité	Fil de l'eau	1.6	Pré-barrages
Pous Tournier	Seuil en enrochements	Hydroélectricité	Dérivation	1.8	Passe à bassins rustiques à parois déversantes
Navarre	Seuil en enrochements	Hydroélectricité	Dérivation	1.1	Pré-barrages
Lacaze	Seuil béton	Hydroélectricité	Fil de l'eau	1.8	Pré-barrages
Montaut	Barrage mobile	Hydroélectricité	Fil de l'eau	7	Passes à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés (au seuil)
Gaye Sansguilhem	Seuil en enrochements	Hydroélectricité	Dérivation	0.9	Epis franchissable
Toustard	Seuil en enrochements	Hydroélectricité	Dérivation	1.5	Seuil franchissable
Peyrouse	Seuil béton	Hydroélectricité	Dérivation	3.4	Passes à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés (au seuil)
Vizens	Seuil béton	Hydroélectricité	Dérivation	3.1	Passes à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés (au seuil)
La Grotte	Seuil béton	Hydroélectricité	Dérivation	1.5	Passes à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés
Latour	Seuil béton	Hydroélectricité	Dérivation	0.9	Passe à bassins rustiques
Agos Vidalos	Barrage mobile	Hydroélectricité	Fil de l'eau	4	Passes à bassins à échancrures latérales profondes et orifices noyés avec deux entrées, l'une au barrage et l'autre à l'usine
Lac des Gaves	Barrage mobile	Hydroélectricité	Fil de l'eau	11	Rivière de contournement

Un descriptif précis de ces obstacles, agrémenté de planches photos, est donné par Chanseau *et al.* (1997).

L'obstacle de Baigts figure à deux reprises dans cette liste puisqu'il a été pourvu d'un nouveau dispositif de franchissement entre les périodes 1995-1997 et 2000-2001. Il peut donc être considéré comme représentant deux aménagements différents. Néanmoins, seuls les résultats de l'année 2001 ont été conservés pour la dernière période, les conditions de l'année 2000 (notamment fonctionnement de la centrale et débit d'attrait du dispositif de franchissement) étant très variables et différentes de la configuration finale.

Le jeu de données ainsi constitué porte sur un total de 81 aménagements (32 pour le Gave de Pau venant s'ajouter aux 26 de l'Aulne et aux 23 du bassin versant de la Garonne). Ces aménagements ont subi un total de 1204 tentatives de franchissement (535 pour l'Aulne, 214 pour le bassin versant de la Garonne et 455 pour le Gave de Pau).

Dans un premier temps, le jeu de données a été considéré dans sa globalité, quel que soit le dispositif de franchissement en place au droit de l'obstacle.

Pour qu'un dispositif de franchissement soit efficace, il est indispensable que le poisson en trouve l'entrée. L'implantation de la passe est ainsi identifiée depuis de nombreuses années (Clay, 1961, 1995 ; Larinier, 1992, 2002b) comme un facteur capital conditionnant ses performances. Il est également fondamental que les caractéristiques géométriques de la passe permettent la progression du poisson en son sein. Bien que chaque passe à poissons présente ses propres caractéristiques (pente, débit...), la forme générale des écoulements et le mode de progression (nage, saut, transfert passif...) sont généralement relativement homogènes au sein de chaque type de passe mais peuvent varier entre types. Il semble donc intéressant, dans un second temps, de restreindre l'analyse à un seul type de passe à poissons. Le but consiste alors à vérifier si les facteurs influençant la franchissabilité des obstacles étudiés sont bien les mêmes pour les différents types de passe, avec des niveaux d'importance relative analogues, et exercent des effets similaires. Seuls les types les plus représentés ont été retenus pour cet exercice.

2.1.2. Analyse statistique

2.1.2.1. *Méthodes de modélisation retenues*

2.1.2.1.1. *La régression logistique*

L'effet potentiel de différentes variables susceptibles d'affecter la franchissabilité des obstacles a été étudié par des analyses de régression logistique. La régression logistique

utilise une relation logit-linéaire pour expliquer la relation entre une variable binaire dépendante (e.g. passage ou non passage d'un obstacle) avec des variables continues ou discrètes indépendantes (Trexter & Travis, 1993). En utilisant cette méthode, la réponse binaire est traduite en une équation linéaire avec des caractéristiques statistiques connues. Les résultats correspondent à des modèles linéaires généralisés (GLM), qui sont une simple extension des modèles linéaires traditionnels et permettent d'expliquer des observations grâce à un certain nombre d'effets (McCullagh & Nelder, 1989) avec une erreur binomiale et un lien logit. La courbe de réponse d'un événement décrit sa probabilité d'apparition en fonction d'une combinaison linéaire d'une ou plusieurs variables.

Le modèle qui en découle peut s'écrire ainsi :

$$I_{\text{passage}}[i] \sim \text{dbern}(P[i])$$

où $I_{\text{passage}}[i]$ correspond au vecteur indicateur du passage (valeur 1) ou du non passage (valeur 0) d'un individu i ,

avec :

$$P[i] = \frac{\exp^{f(x[i])}}{1 + \exp^{f(x[i])}}$$

où

$$f(x[i]) = \alpha + \beta x[i]$$

avec $x[i]$ le vecteur des covariables affectées à chaque individu i , α un paramètre et β un vecteur de paramètres, α et β étant constants quel que soit i .

Pour effectuer les régressions logistiques, le logiciel R (R Development Core Team, 2006) a été employé. Afin de comparer l'effet des différentes variables et de sélectionner celles intervenant le plus dans le franchissement des obstacles, différentes modélisations ont été effectuées. Toutes les combinaisons entre variables indépendantes ont été testées. Les modèles avec des effets statistiquement significatifs ont été retenus, la comparaison entre ces modèles s'effectuant grâce au critère d'Akaike (*AIC*).

L'*AIC* est défini par la formule suivante : $AIC = -2\text{Log}(L) + 2k$ où k est le nombre total de paramètres dans le modèle et L la vraisemblance maximisée. Avec ce critère, la déviance du

modèle $(-2\text{Log}(L))$ est pénalisée par deux fois le nombre de paramètres. L'*AIC* représente donc un compromis entre l'ajustement du modèle aux données (qui augmente quand la déviance diminue et donc le nombre de paramètres augmente) et la parcimonie (qui augmente quand le nombre de paramètres diminue). En effet, l'objectif est de trouver un modèle qui maximise à la fois ces deux critères sachant qu'ils sont le plus souvent antinomiques : un modèle moins parcimonieux (avec plus de paramètres) permet généralement d'améliorer l'ajustement aux données.

Quand le nombre de paramètres k est grand par rapport au nombre d'observations n , (i.e. lorsque $n/k < 40$), il est recommandé d'utiliser l'*AIC* corrigé : $AICc = AIC + \frac{2k(k+1)}{n-k-1}$ (Hurvich & Tsai, 1995).

Le meilleur modèle est considéré être celui présentant le plus petit *AIC*, avec au moins deux unités d'écart entre le meilleur modèle et les autres (Burnham & Anderson, 2002). Les modèles présentant une différence comprise entre 0 et 2 sont en effet considérés comme concurrents. Une différence comprise entre 4 et 7 permet de conclure que le modèle présentant le plus grand *AIC* est considérablement moins bon que l'autre. Une différence >10 permet de conclure que le modèle présentant le plus grand *AIC* peut être définitivement abandonné.

Le fait que le paramètre affecté à une variable soit positif ou négatif indique l'effet qu'exerce cette dernière sur la probabilité de franchissement d'un obstacle. Afin d'obtenir l'importance relative des différentes variables du modèle ajusté, deux méthodes ont été utilisées. La première méthode, classiquement employée (e.g. Virkkala *et al.*, 2005) consiste à comparer la déviance résiduelle de tous les modèles issus du modèle final après exclusion d'un des paramètres. Plus la déviance résiduelle d'un de ces modèles à un paramètre manquant est proche de celle du modèle final, moins l'effet exercé par ce paramètre est important. La seconde permet de regrouper les effets par groupes d'importance grâce à une analyse des dispersions des contributions relatives des variables entre elles, étudiées deux à deux. Elle a été mise en œuvre à l'aide du package additionnel "relimp" disponible dans le logiciel R (Silber *et al.*, 1995).

Pour effectuer toutes les comparaisons de modalités deux à deux des variables catégorielles à plus de deux modalités du modèle ajusté, le package additionnel "multcomp" disponible dans le logiciel R a été employé (Hothorn *et al.*, 2008). Ce package met en œuvre des comparaisons multiples de moyennes à l'aide du test de contrastes de Tukey.

2.1.2.1.2. Modèles additifs généralisés

Dans les GLM, dont les régressions logistiques constituent un cas particulier, les variables explicatives interviennent linéairement dans le prédicteur (sous un lien logit pour la régression logistique). La forme de la relation entre la variable à expliquer et les variables explicatives est donc fixée *a priori* de façon paramétrique. Hastie & Tibshirani (1990) ont proposé une extension non paramétrique ou semi paramétrique des GLM. Il s'agit des modèles additifs généralisés (GAM) qui diffèrent des GLM par le fait que la forme de la réponse à chaque variable explicative dépend directement des données, par l'intermédiaire d'une fonction non paramétrique. Les GAM mettent ainsi en œuvre des prédicteurs additifs non linéaires, et sont susceptibles de faire intervenir des fonctions non paramétriques de lissage, ce qui leur confère une grande flexibilité (Hastie & Tibshirani, 1990 ; Wood & Augustin, 2002). La flexibilité des GAM est particulièrement intéressante lorsque les variables explicatives présentent des formes de réponse très variées.

Dans un GAM, les termes linéaires sont donc remplacés par des fonctions non paramétriques de lissage s_j décrivant la relation entre une fonction de la moyenne de la variable à expliquer, $g(\mu)$, et la $j^{\text{ième}}$ variable explicative de X_j . Dans un modèle semi paramétrique, les termes lissés sont affectés d'un coefficient β_j :

$$g(\mu) = \alpha + \sum_{j=1}^p (\beta_j \cdot s_j(X_j))$$

Tout comme avec les régressions logistiques, une distribution binomiale via un lien logistique a été appliquée. La fonction de lien g correspond donc à la fonction logit dans le cas présent. Une fonction spline cubique a été choisie pour lisser certaines des variables continues retenues dans le modèle, en se limitant à deux degrés de liberté pour éviter le surajustement.

De même que pour les régressions logistiques, les GAM ont été effectués sous le logiciel R, le package GAM (Hastie, 2005) étant alors employé.

L'AIC peut être utilisé non seulement pour comparer différents GAM entre eux, mais également pour comparer une régression logistique avec un GAM.

Afin d'étudier l'importance relative des différents paramètres du GAM ajusté, la méthode consistant à comparer la déviance résiduelle de tous les modèles issus du modèle final

après exclusion d'un des paramètres peut être employée. Le package "relimp" est en revanche réservé aux modèles linéaires.

Le package "multcomp", qui met en œuvre le test de contrastes de Tukey, reste applicable aux GAM.

2.1.2.2. Evaluation des modèles retenus

Le pourcentage de déviance expliquée par les modèles retenus a été utilisé comme indicateur de leurs performances. Il se calcule ainsi (Virkkala *et al.*, 2005) :

$$DévExp = \frac{\text{déviance du modèle nul} - \text{déviance résiduelle du modèle retenu}}{\text{déviance du modèle nul}} \times 100,$$

le modèle nul correspondant à un modèle où le vecteur indicateur du passage suivrait une distribution de Bernoulli de probabilité fixée à la probabilité moyenne de passage observée sur notre échantillon.

La performance des régressions calculées a également été évaluée grâce à la matrice de confusion (Tableau 5) et à l'indice de Kappa (Cohen, 1960) qui en découle.

Tableau 5 : Matrice de confusion utilisée pour calculer l'indice Kappa (avec 1, apparition d'un franchissement ; 0, non apparition d'un franchissement ; a, nombre de non apparitions de franchissements prédits effectifs ; b, nombre de non apparitions de franchissements prédits non effectifs ; c, nombre d'apparitions de franchissements prédits non effectifs ; d, nombre d'apparitions de franchissements prédits effectifs).

		Observations	
		0	1
Prédictions	0	a	b
	1	c	d

L'indice de Kappa est une mesure de la proportion de tous les cas possibles d'apparition d'un évènement ou d'absence d'apparition de cet évènement qui sont prédits correctement après avoir pris en compte l'effet du hasard.

L'indice de Kappa mesure donc la concordance entre les observations et les prédictions. Sa formule est la suivante :

$$Kappa = \frac{(a+d) - ((a+c) \times (a+b) + (b+d) \times (c+d)) / n}{n - ((a+c) \times (a+b) + (b+d) \times (c+d)) / n}, \text{ où } n \text{ est le nombre total de cas.}$$

Landis *et al.* (1977) ont proposé une échelle pour décrire le degré de concordance du modèle ajusté aux données à l'aide de l'indice de Kappa. Les modèles ayant des valeurs de Kappa inférieures à 0.2 sont considérés comme ayant une concordance négligeable et ne

sont pas retenus. Ceux ayant un Kappa de 0.21-0.40, 0.41-0.60, 0.61-0.80 ou 0.81-1.00 voient leur concordance respectivement qualifiée de faible, modérée, bonne et excellente.

2.1.3. Choix des variables à considérer

Quatre catégories de variables peuvent être considérées. La première est relative à des variables biologiques, les trois autres à des variables physiques. Ces variables physiques ont été choisies à partir du moment où elles étaient disponibles ou facilement calculables et susceptibles *a priori* d'intervenir dans la franchissabilité des obstacles. Elles peuvent être relatives au cours d'eau, à l'obstacle ou au dispositif de franchissement.

2.1.3.1. Variables relatives aux poissons

La seule variable biologique relevée de manière similaire sur les trois bassins est la longueur totale du poisson. Cette variable a été retenue pour l'analyse, puisqu'elle intervient dans les capacités de nage et de saut et qu'elle donne également une indication de la durée que le poisson a passé en mer.

2.1.3.2. Variables relatives aux cours d'eau

Les résultats de franchissabilité observés sur la Garonne semblent de premier abord moins bons que ceux enregistrés sur l'Aulne, cours d'eau de moindre importance. En effet, l'impact cumulé de 12 obstacles du bassin de la Garonne jusqu'aux meilleures zones de frayères de l'Ariège (blocage de 96% de la population ; retard médian cumulé de 95.3 jours) apparaît du même ordre que celui induit par 26 seuils de l'Aulne (blocage de plus de 97% de la population ; retard médian cumulé de 66 jours). Il semble donc opportun de vérifier si l'importance du cours d'eau peut exercer une influence sur la franchissabilité de ses obstacles. Afin de refléter cette importance, deux variables peuvent être proposées : le module et la largeur du cours d'eau au droit de l'obstacle. Le module au droit de chaque ouvrage a été calculé à partir des modules des stations hydrométriques installées sur chaque cours d'eau et consultables en ligne sur le site de la "Banque HYDRO" (<http://www.hydro.eaufrance.fr>) géré par le Service Central d'Hydrométéorologie et d'Appui à la Prévision des Inondations (SCHAPI) et par application de la formule de Meyer :

$$Q_1 = Q_2 \times \left(\frac{S_1}{S_2} \right)^\alpha, \text{ avec :}$$

Q_1 = module au point 1,

Q_2 = module au point 2,

S_1 = surface du bassin versant au point 1,

S_2 = surface du bassin versant au point 2,

α = coefficient de correction (obtenu en appliquant la formule de Meyer aux deux stations hydrométriques les plus proches de l'obstacle considéré).

La largeur du cours d'eau a quant à elle été déterminée grâce aux plans au droit de l'ouvrage s'ils étaient disponibles, sinon calculée à partir des vues aériennes accessibles sur le site Géoportail (<http://www.geoportail.fr>) géré par l'IGN et le BRGM.

2.1.3.3. Variables relatives aux obstacles

Il convient de préciser que les obstacles de faible hauteur, même équipés d'une passe à poissons, peuvent être franchis directement, sans que le poisson n'emprunte le dispositif de franchissement. La voie effective de passage des saumons radiomarqués au niveau de tels aménagements n'est généralement pas connue, les stations automatiques de réception étant souvent réservées aux gros aménagements. De plus, sur l'Aulne, où la quasi totalité des seuils présentent une hauteur limitée, les passes sont le plus souvent implantées en milieu de cours d'eau, ce qui n'a pas permis l'installation d'antennes spécifiques à l'enregistrement des passages à ce niveau.

Dans l'hypothèse où le saumon tenterait majoritairement de franchir ces obstacles directement par le seuil, la hauteur de l'obstacle apparaît un critère incontournable à considérer dans notre analyse. Cette variable est depuis longtemps identifiée comme jouant un rôle prépondérant dans la franchissabilité directe d'un obstacle (cf. §3.1 du chapitre 1) que ce soit par saut pour les obstacles verticaux ou par nage pour les obstacles à parement aval incliné. De plus, nous pouvons faire l'hypothèse que cette variable influence potentiellement la franchissabilité d'un obstacle, même si le passage se fait au sein d'une passe à poissons, au moins lorsque cette dernière est mal dimensionnée. Les critères à respecter pour la conception des passes à poissons sont aujourd'hui bien connus, en particulier en France (Larinier *et al.*, 1995). Ces critères sont déterminés de manière à ce que l'espèce ou les espèces cibles puissent progresser sans difficulté au sein de la passe, quel qu'en soit son type. Cependant, certains des dispositifs de franchissement étudiés ici sont trop anciens pour avoir bénéficié des connaissances actuelles dans le domaine. D'autres, plus récents, ne respectent pas toujours les critères en vigueur.

Au niveau des aménagements implantés en dérivation, les poissons sont susceptibles de s'engager dans le bras dépourvu de passe à poissons. Ceci est particulièrement plausible lorsque cette dernière est implantée au droit du barrage, là où la chute est moindre, alors que le court-circuit entonne souvent la majorité du débit et se trouve ainsi très attractif pour

les poissons (Rivinoja *et al.*, 2001 ; Thorstad *et al.*, 2003a, 2005b ; Scruton *et al.*, 2007). Se pose alors la question de savoir si une telle configuration de l'obstacle est susceptible d'influencer sa franchissabilité. La configuration de l'obstacle auquel le poisson aura à faire face, à savoir implantation en dérivation ou au fil de l'eau, a donc été considérée.

Par ailleurs, les seuils ou barrages peuvent être implantés de différentes manières dans le cours d'eau. Ils peuvent en effet le barrer perpendiculairement à l'axe général de l'écoulement, être installés de manière oblique ou être en forme de "V", comme la majorité des seuils de l'Aulne. Ce type d'implantation exerce peut-être un rôle sur la franchissabilité.

2.1.3.4. Variables relatives aux dispositifs de franchissement

Les variables relatives aux dispositifs de franchissement sont bien évidemment indispensables à considérer, puisque ces dispositifs sont par nature destinés à assurer le passage des poissons.

La première d'entre elles est l'implantation de la passe. En effet, pour qu'un poisson franchisse un obstacle par une passe à poissons, il est indispensable qu'il en trouve rapidement l'entrée. Il est bien connu que la facilité qu'aura le poisson à trouver la ou les entrées d'un dispositif de franchissement est avant tout liée à l'implantation de ce dispositif au niveau de l'obstacle (Denil, 1909 ; Clay 1961, 1995 ; Bell, 1986 ; Larinier, 1992, 2002b ; Croze & Larinier, 2001). Ces différents auteurs ont proposé diverses règles générales à suivre. L'implantation des dispositifs de franchissement en rive ou à proximité des rives est la plupart du temps préférable dans la mesure où les migrateurs (en particulier les salmonidés et l'alose) ont généralement tendance à se déplacer le long des rives plutôt que dans la partie centrale du chenal. De plus, un tel emplacement s'avère préférable pour des questions de facilité d'accès indispensable au contrôle, à la surveillance et à l'entretien de ces dispositifs. Dans le cas d'un obstacle perpendiculaire aux berges, le dispositif devrait ainsi être installé d'un côté et/ou de l'autre de l'ouvrage en fonction des contraintes liées au site (Figure 38a). De façon générale, même si les zones de regroupement varient selon les espèces, le poisson a tendance à remonter dans le courant le plus à l'amont possible, jusqu'à ce qu'il soit arrêté par une chute d'une hauteur infranchissable ou par des courants ou des turbulences trop violents. Sur un obstacle oblique par rapport à l'axe du cours d'eau, il conviendra donc d'implanter le dispositif de franchissement dans la partie amont de l'ouvrage et d'installer l'entrée de la passe le plus près possible du point ou de la ligne de plus haute remontée du migrateur (Figure 38b). Dans le cas d'un obstacle en "V", la passe devrait plutôt être installée au milieu du déversoir (Figure 38c), un dispositif d'accès à la passe devant alors être prévu pour son entretien.

De plus, dans les cas des aménagements hydroélectriques avec un débit d'équipement correspondant à une part conséquente du débit de la rivière, les poissons seront en général attirés majoritairement vers la centrale. Si une unique passe est installée au droit d'un tel aménagement hydroélectrique, elle doit être implantée au niveau de la centrale et non du barrage (Clay, 1961, 1995 ; Larinier, 1992b, 2002b). Les saumons s'orientent en effet majoritairement vers les débits les plus forts, en particulier au niveau des aménagements en dérivation (Karppinen *et al.*, 2002 ; Thorstad *et al.* 2003a ; Lundqvist *et al.*, 2008). Dans la présente analyse, il a été considéré arbitrairement qu'une passe devait être installée à la centrale si le débit d'équipement de cette dernière représentait au moins 40% du module. A partir de toutes ces considérations, un indice relatif à l'implantation des passes à poissons étudiées a été construit ; il vaut "1" si toutes les règles sont vérifiées et "2" dans le cas contraire.

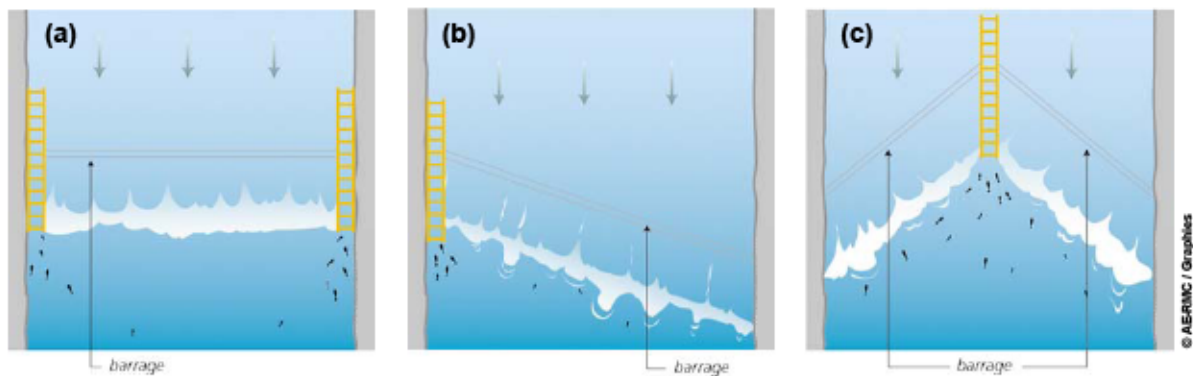


Figure 38 : Schémas illustrant l'implantation correcte d'une passe à poissons dans le cas d'un obstacle perpendiculaire à l'axe de l'écoulement (a), oblique (b) ou en "V" (c) (d'après Croze & Larinier, 2001).

Afin que le poisson trouve rapidement l'entrée d'un dispositif de franchissement, il est également primordial qu'il soit attractif. Cette attractivité est fortement dépendante des conditions hydrauliques au voisinage de l'entrée du dispositif comme du débit qu'il délivre. Le débit transitant dans les différentes passes étudiées a donc été considéré. Il a été recherché dans les différents dossiers administratifs relatifs aux autorisations ou aux concessions ou bien a été calculé à partir des caractéristiques géométriques des passes à l'aide du logiciel Cassiopée (Conseil Supérieur de la Pêche, 1993). Lorsque le débit de la passe varie en fonction du débit de la rivière, la valeur retenue a été celle au module. Lorsqu'un débit complémentaire d'attrait est injecté dans la partie basse du dispositif de franchissement, il a été considéré comme partie intégrante du débit de la passe à poissons ; ce dernier correspond donc au débit délivré au niveau de l'entrée de la passe. C'est en effet cette valeur globale qui va déterminer le niveau d'attractivité du dispositif.

Les saumons étant généralement prioritairement attirés par les débits les plus importants, l'attractivité des passes à poissons peut être perturbée par les débits concurrents (débit surversant sur les seuils ou barrages, débits turbinés dans le cas des aménagements hydroélectriques...), et ce d'autant plus que ces derniers sont élevés. Il semblait donc intéressant de retenir comme variables non seulement le débit sortant de la passe à poissons, mais aussi le ratio :

$\frac{Q_{passe}}{Q_{passe} + \sum Q_{concurrents}}$, Q_{passe} étant le débit au niveau de l'entrée de la passe et $\sum Q_{concurrents}$ correspondant à la somme des débits rentrant en concurrence avec celui de la passe à poissons au module. Pour les ouvrages au fil de l'eau, le dénominateur de ce ratio n'est autre que le module ; pour les ouvrages en dérivation, il représente le débit total délivré dans le bras d'implantation de la passe à poissons.

De manière à augmenter l'attractivité des passes à poissons, un débit complémentaire d'attrait peut également être délivré à l'extérieur du dispositif, à proximité de son entrée. Ce débit d'attrait a été retenu comme variable dont l'effet sera testé dans le cadre du présent travail. Ce débit a été considéré séparément du débit sortant de la passe à poissons car son rôle n'est pas exactement le même. Il est censé attirer le poissons à proximité de l'entrée, le débit sortant de la passe servant quant à lui à attirer le poisson à l'intérieur du dispositif de franchissement.

Même si les travaux conduits depuis plusieurs décennies ont conclu à une prépondérance certaine des débits délivrés par la passe sur son niveau d'attractivité, il est possible de faire l'hypothèse que la largeur de l'entrée de la passe influence la franchissabilité d'un obstacle : de larges entrées nous semblent pouvoir être plus faciles à trouver. Bunt (2001) a d'ailleurs démontré l'intérêt d'une augmentation de la largeur de l'entrée d'une passe à poissons, associée à une légère modification de sa localisation. La largeur de l'entrée (ou la somme des largeurs des différentes entrées de la ou des éventuelles différentes passes implantées sur un même site) a donc été considérée comme variable. De plus, l'entrée d'une passe ne représente qu'une largeur réduite comparée à celle de l'obstacle (sauf dans le cas des seuils franchissables par conception pour lesquels le passage peut généralement s'effectuer sur toute la largeur du cours d'eau). Pour les "seuils potentiellement franchissables", la largeur de passage a été estimée par expertise. La largeur de l'entrée peut être considérée en tant que telle, mais aussi rapportée à la largeur totale de la rivière au lieu où est implanté le dispositif de franchissement.

Pour qu'une passe à poissons puisse être efficace, il est également capital qu'elle soit correctement dimensionnée afin que le poisson puisse y progresser facilement. Ne disposant malheureusement pas des caractéristiques exactes de dimensionnement de tous les ouvrages implantés sur les trois cours d'eau considérés, l'influence du dimensionnement de la passe n'a pas été étudiée dans la présente partie de ce chapitre.

Dans l'analyse, le type de passe à poissons a également été considéré. Bien que les critères de dimensionnement soient clairement établis aujourd'hui pour chaque type de passe, il semble intéressant d'étudier si ce facteur est susceptible d'expliquer une partie de la variabilité observée entre sites. Chaque type peut présenter des caractéristiques qui lui sont propres en terme d'attractivité, de largeur de voies de passage, de débit et de vitesse ou de forme d'écoulement. Par exemple, les pré-barrages entonnent un débit généralement plus important que les autres types de passe, hormis les seuils franchissables par conception. Il est aussi bien connu que les nouveaux types de passe développés ces dernières années (passes naturelles comme les rivières de contournement, et les seuils franchissables par conception) ont été conçus dans le but d'optimiser les passages des migrateurs, en produisant de larges voies de passage et des conditions hydrauliques se rapprochant de celles rencontrées en milieu naturel (FAO & DVWK, 2002). Les obstacles étudiés ont donc été répartis en huit classes, en fonction du type de dispositifs mis en place à leur niveau. Sept classes correspondent à des obstacles effectivement équipés d'une passe à poissons appartenant aux familles suivantes :

- passes à bassins successifs à jet plongeant (parois déversantes), au sein desquelles les poissons ne pourront progresser que par sauts (Larinier, 1992e),
- passes à ralentisseurs,
- ascenseurs à poissons,
- passes à bassins successifs à jet de surface (à fentes verticales ou à échancrures latérales profondes),
- prébarrages,
- passes à ralentisseurs avec un prébarrage à l'aval, retenues comme un type à part entière du fait de leur large représentation sur l'Aulne avec 15 obstacles ainsi équipés,
- et rivières de contournement.

La dernière classe est qualifiée de "seuils potentiellement franchissables". Elle correspond majoritairement à des obstacles pour lesquels le problème de la libre circulation des poissons n'avait pas été pris en compte lors de leur construction. Un seul des aménagements de cette classe, le seuil de Lescar 2 sur le Gave de Pau, constitue un véritable seuil franchissable par conception, son dimensionnement (pente limitée à 12%,

dévers latéral, rugosités apparentes...) étant adapté au passage des poissons. Les autres seuils présentent néanmoins des caractéristiques de pente et/ou de hauteur permettant de supposer qu'ils sont potentiellement franchissables par le saumon, au moins sous certaines conditions de débit. Ces obstacles ont donc été intégrés à la présente analyse.

Le dispositif de franchissement équipant l'aménagement de Baigts lors des suivis 1995-1997 était composé, de l'aval vers l'amont, d'une succession de quatre volées de ralentisseurs, suivie d'une volée de bassins à parois déversantes pour se terminer par une dernière volée de ralentisseurs. Etant donné qu'un poisson pénétrant dans le dispositif est d'abord confronté aux ralentisseurs et que ces derniers permettent d'absorber près de 5/6^{ème} de la chute, ce dispositif a été classé parmi les passes à ralentisseurs.

Le dispositif de franchissement de Carbonne se compose en partie basse d'une passe à bassins à fentes verticales munie de quatre entrées (dont trois en service simultanément) reliées entre elles par un canal collecteur. Cette passe conduit les poissons vers un ascenseur. Ce dernier a pour fonction non pas de transférer les poissons vers l'amont mais de les piéger et de les diriger vers des bassins de stabulation. Les poissons étant d'abord confrontés aux bassins, il a été fait le choix d'affecter ce dispositif à la catégorie des passes à bassins à jet de surface. La hauteur affectée à cet obstacle correspond donc au dénivelé absorbé par la seule passe à bassins (env. 1.8 m).

2.1.3.5. Variables retenues pour l'analyse globale

Ainsi, au total, treize variables semblaient intéressantes à retenir (Tableau 6).

Les récapitulatifs des nombres d'obstacles et de tentatives de franchissement observées par type de passe à poissons sont indiqués pour les trois cours d'eau au tableau 7, avec illustration de chacun de ces types à la figure 39. Les passes à bassins, dispositifs majoritairement implantés en France (Travade, 2005), qu'elles soient à jet plongeant ou jet de surface, constituent les seuls types de passe présents sur les trois cours d'eau. Parmi elles, les passes à jet de surface sont les plus représentées que ce soit en nombre de sites étudiés ou en nombre de tentatives de franchissement observées.

L'étude des corrélations entre les variables continues présélectionnées (Tableau 8) indique qu'elles sont généralement limitées ($r < 0.7$) sauf pour quatre d'entre elles ; le débit dans la passe, le ratio du débit dans la passe sur le débit total au lieu d'implantation de celle-ci, la largeur d'entrée de la passe à poissons et le ratio de la largeur de l'entrée dans la passe sur la largeur totale du cours d'eau au lieu d'implantation de celle-ci apparaissent en effet très corrélés ($0.87 < r < 0.95$). Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée en

intégrant ces quatre variables. En effet, Weisberg (1985) préconise de ne pas conserver des variables avec des corrélations de plus de 0.7 afin d'éviter les problèmes de multicolinéarité. La première composante de cette ACP décrit 93.8% de la variance, la seconde 3.7% supplémentaires (Figure 40). Aux valeurs de débit dans la passe, de ratio de débit, de largeur d'entrée de passe et de ratio de largeur ont été préférées les projections sur la première composante de l'ACP. Cette première composante principale synthétise la taille du dispositif de franchissement.

Tableau 6 : Liste des variables intéressantes à retenir pour l'analyse et statistiques descriptives.

Variable	Code	Moyenne	Ecart-type	Minimum	Maximum
Longueur totale du poisson (cm)	LT	68.8	6.2	55.1	89.8
Module du cours d'eau (m ³ /s)	Qmod	62.3	65.1	9.2	398.0
Largeur du cours d'eau (m)	Lriv	84.8	58.2	25.0	275.0
Hauteur de l'obstacle (m)	Hobst	3.3	2.9	0.3	17.0
Débit d'attrait complémentaire (m ³ /s)	Qattrait	0.6	2.0	0.0	11.5
Débit dans la passe à poissons (m ³ /s)	Qpasse	4.9	12.5	0.2	65.0
Ratio du débit de la passe sur le débit total de la rivière	RatioQ	0.11	0.26	0.01	1.00
Largeur de l'entrée du dispositif de franchissement (m)	Lentree	6.0	13.7	0.7	92.0
Ratio de la largeur de l'entrée de la passe sur la largeur de la rivière	RatioL	0.10	0.22	0.01	1.00

Variable	Code	Nombre de tentatives par classe	
		1	2
Type de configuration de l'aménagement (1 en dérivation; 2 au fil de l'eau)	Cod_config	253	954
Type d'implantation de l'obstacle (1 perpendiculaire; 2 oblique)	Cod_implobst	495	712
Type de passe à poissons	Cod_passe	(cf. détail Tableau 7)	
Type d'implantation de la passe (1 correct; 2 incorrect)	Cod_implpasse	874	333



Figure 39 : Illustration des différents types de passe à poissons installées au niveau des obstacles étudiés : (1) passe à bassins à jet plongeant, (2) passe à ralentisseurs, (3) ascenseur, (4) passe à bassins à jet de surface, (5) prébarrages, (6) passe à ralentisseurs avec prébarrage, (7) seuil potentiellement franchissable (le cliché représente ici le seul véritable seuil franchissable par conception) et (8) rivière de contournement.

Tableau 7 : Récapitulatif du nombre d'obstacles étudiés par type de passe à poissons et du nombre total de tentatives de franchissement observées par type de dispositif de franchissement pour les trois cours d'eau.

Type de dispositif de franchissement	Cours d'eau			Nombre total de dispositifs	Nombre total de tentatives de franchissement
	Gave de Pau	Aulne	Garonne		
Passe à bassins à jet plongeant	1	6	5	12	183
Passe à ralentisseurs	7	4	0	11	190
Ascenseur	1	0	1	2	49
Passe à bassins à jet de surface	11	1	10	22	352
Prébarrages	4	0	3	7	38
Passe à ralentisseurs avec prébarrage	0	15	0	15	269
Seuil potentiellement franchissable	5	0	4	9	86
Rivière de contournement	3	0	0	3	37

Tableau 8 : Matrice de corrélation des variables continues présélectionnées pour le modèle global.

	LT	Qmod	Lriv	Hobst	Qatrait	Qpasse	RatioQ	Lentree	RatioL	
Corrélation	LT	1.000	0.392	0.261	0.209	0.030	0.026	-0.008	-0.013	-0.029
	Qmod	0.392	1.000	0.418	0.615	0.016	0.046	-0.066	-0.051	-0.079
	Lriv	0.261	0.418	1.000	0.182	0.081	-0.064	-0.153	-0.117	-0.197
	Hobst	0.209	0.615	0.182	1.000	0.429	-0.135	-0.215	-0.197	-0.229
	Qatrait	0.030	0.016	0.081	0.429	1.000	-0.063	-0.055	-0.096	-0.111
	Qpasse	0.026	0.046	-0.064	-0.135	-0.063	1.000	0.884	0.948	0.918
	RatioQ	-0.008	-0.066	-0.153	-0.215	-0.055	0.884	1.000	0.869	0.931
	Lentree	-0.013	-0.051	-0.117	-0.197	-0.096	0.948	0.869	1.000	0.953
	RatioL	-0.029	-0.079	-0.197	-0.229	-0.111	0.918	0.931	0.953	1.000
	Signification (unilatérale)	LT		0.000	0.000	0.000	0.149	0.187	0.388	0.331
Qmod		0.000		0.000	0.000	0.290	0.056	0.011	0.037	0.003
Lriv		0.000	0.000		0.000	0.002	0.014	0.000	0.000	0.000
Hobst		0.000	0.000	0.000		0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Qatrait		0.149	0.290	0.002	0.000		0.015	0.027	0.000	0.000
Qpasse		0.187	0.056	0.014	0.000	0.015		0.000	0.000	0.000
RatioQ		0.388	0.011	0.000	0.000	0.027	0.000		0.000	0.000
Lentree		0.331	0.037	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000		0.000
RatioL		0.156	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	

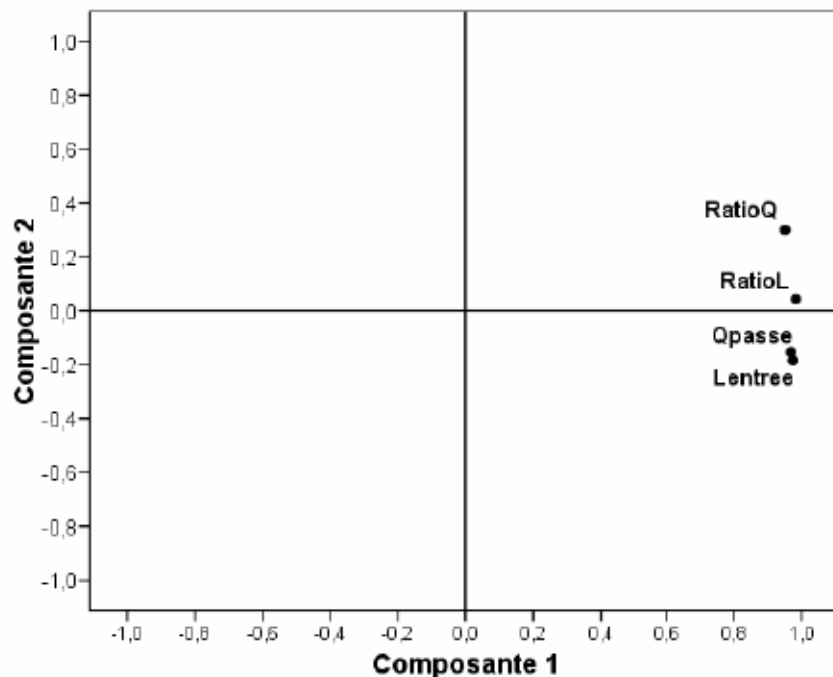


Figure 40 : Carte factorielle des quatre variables continues fortement corrélées placées en fonction des deux premières composantes de l'ACP.

En ce qui concerne les variables catégorielles présélectionnées, une relation existe entre la plupart d'entre elles (tests du khi-deux, ddl=1, $p < 0.001$; Tableau 9), sauf entre la configuration de l'obstacle (dérivation ou fil de l'eau) et l'implantation de l'obstacle

(perpendiculaire ou oblique) (test du khi-deux, ddl=1, p=0.106). Néanmoins, cette relation est faible entre l'implantation de la passe et l'implantation de l'obstacle (V de Cramer < 0.15). Quoique plus conséquente entre (1) le type de passe et la configuration de l'obstacle, (2) l'implantation de la passe et la configuration de l'obstacle et (3) l'implantation de la passe et le type de passe, la relation reste limitée ($0.3 < V$ de Cramer < 0.45). La relation apparaît forte entre le type de passe et l'implantation de l'obstacle (V de Cramer = 0.7) ce qui s'explique par l'absence d'observations de certains types de passe pour certaines configurations d'obstacles. Toutes ces variables ont néanmoins été retenues.

Tableau 9 : Analyse des relations entre les variables catégorielles retenues dans le modèle global.

		Cod_config	Cod_implobst	Cod_passe	Cod_implpasse
khi-deux et significativité	Cod_config		2.61, p=0.106	213.6, p<0.001	109.7, p<0.001
	Cod_implobst	2.61, p=0.106		583.1, p<0.001	25.5, p<0.001
	Cod_passe	213.6, p<0.001	583.1, p<0.001		234.5, p<0.001
	Cod_implpasse	109.7, p<0.001	25.5, p<0.001	234.5, p<0.001	
V de Cramer	Cod_config		0.047	0.421	0.301
	Cod_implobst	0.047		0.695	0.145
	Cod_passe	0.421	0.695		0.441
	Cod_implpasse	0.301	0.145	0.441	

Les relations entre les six variables continues et les quatre variables catégorielles retenues ont également été analysées. Cette étude indique l'existence d'un lien entre les variables continues et les variables catégorielles, qu'elles soient à deux modalités (Mann-Whitney, p<0.05) ou à plus (Kruskal-Wallis, p<0.001), sauf entre (1) le type d'implantation de passe et la longueur totale du poisson (Mann-Whitney, p =0.663) et (2) le type d'implantation de l'obstacle et la première composante de l'ACP (Mann-Whitney, p=0.082).

L'analyse globale a ainsi porté sur un total de dix variables, six continues et quatre catégorielles.

2.1.3.6. Variables retenues pour l'analyse restreinte à un seul type de passe

L'analyse restreinte aux seuls obstacles équipés d'un même type de dispositif de franchissement a été réservée à ceux pour lesquels les nombres de sites différents étudiés et de tentatives de franchissement sont les plus élevés. Les obstacles équipés d'un ascenseur, de prébarrages ou d'une rivière de contournement n'ont donc pas été retenus. L'analyse n'a pas non plus été effectuée pour les seuils potentiellement franchissables pour

lesquels près de 98% des tentatives de franchissement ont été une réussite. Il n'y a en effet pas de raison de chercher des facteurs susceptibles d'expliquer des différences de franchissabilité alors que quasiment tous les poissons franchissent de tels obstacles. Enfin, les obstacles équipés d'une passe à ralentisseurs avec prébarrage ont également été écartés de cette analyse restreinte : les 15 sites ainsi équipés présentaient en effet des caractéristiques similaires.

L'analyse restreinte a donc concerné trois catégories d'obstacles : ceux équipés d'une passe à bassins à jet plongeant, ceux pourvus d'une passe à ralentisseurs et ceux dotés d'une passe à bassins à jet de surface.

Afin de travailler sur les mêmes variables pour chaque type de passe, il a été fait le choix d'éliminer certaines des variables liées plutôt que de construire de nouvelles variables par exemple par le biais d'une analyse en composantes principales. La priorité a été donnée (1) aux ratios et (2) aux variables relatives au débit (par rapport aux variables relatives aux largeurs). Les variables retenues pour chacune de ces trois catégories d'obstacles sont indiquées au tableau 10. Ainsi, sept variables ont été retenues pour l'étude de la franchissabilité des passes à bassins à jet plongeant, dix pour les passes à ralentisseurs et douze pour les passes à bassins à jet de surface.

Tableau 10 : Liste des variables retenues pour l'analyse restreinte aux obstacles équipés d'un même type de passe (X). La raison ayant conduit à écarter certaines variables est également mentionnée (corr = corrélé à).

Variables	Type de passe		
	Passes à bassins à jet plongeant	Passes à ralentisseurs	Passes à bassins à jet de surface
LT	X	X	X
Qmod	corr. Qpasse, RatioL	corr. Hobst	X
Lriv	X	X	X
Hobst	X	X	X
Qatrait	94% de valeurs nulles	X	X
Qpasse	corr. RatioQ, Lentree	X	X
RatioQ	X	X	X
Lentree	corr. RatioL	X	X
RatioL	X	corr. RatioQ	X
Cod_config	98% de modalité 1	X	X
Cod_implobst	X	X	X
Cod_implpasse	X	X	X

2.2. Résultats

2.2.1. Analyse globale

2.2.1.1. *Présentation de la régression logistique retenue*

Les 1023 combinaisons linéaires des dix variables retenues ont été testées. Le meilleur modèle (*AIC* le plus faible) fait intervenir six d'entre elles : la longueur du poisson, la largeur du cours d'eau, la hauteur de l'obstacle, le débit d'attrait, le lieu d'implantation de la passe et le type de cette dernière. Néanmoins, les comparaisons deux à deux des différentes catégories d'obstacles en fonction de leur type de passe à poissons à l'aide de tests de Tukey indiquent l'absence de différence entre la plupart d'entre elles : seuls les seuils équipés d'une passe à jet plongeant apparaissent moins franchissables que ceux pourvus d'une passe à ralentisseurs – qu'elle soit ou non munie d'un prébarrage à son pied – et que ceux équipés d'une passe à bassins à jet de surface. Différents regroupements ont été testés jusqu'à obtenir des groupes dont l'efficacité est statistiquement différente. Le modèle ajusté fait donc intervenir les six variables évoquées précédemment (Tableau 11), le type de passe présentant trois modalités, constituées des regroupements (1) entre passes à bassins à jet plongeant et ascenseurs, (2) entre passes à ralentisseurs, passes à bassins à jet de surface, prébarrages et passes à ralentisseurs équipées d'un prébarrage à leur pied et (3) entre seuils potentiellement franchissables et rivières de contournement.

Les effets de ces six paramètres sont tous significatifs au seuil de probabilité de 1%. Trois des variables continues exercent un effet négatif : la probabilité de franchir l'obstacle diminue lorsque la taille des saumons, la largeur de la rivière ou la hauteur de l'obstacle augmente (Tableau 11 ; Figure 41). A l'inverse, une augmentation du débit d'attrait accroît la probabilité de franchir l'obstacle. En ce qui concerne les variables catégorielles, la probabilité de franchir est logiquement moindre lorsque la passe à poissons est mal implantée. L'influence du type de passe s'exerce ainsi : le groupe des obstacles équipés par une passe à bassins à jet plongeant ou un ascenseur présente une probabilité d'être franchi statistiquement moindre que celle observée (1) pour le groupe des obstacles équipés d'une passe à ralentisseurs munie ou non d'un prébarrage à l'aval, d'une passe à bassins à jet de surface ou de prébarrages (Tukey, $p < 0.001$) et (2) pour le groupe des seuils potentiellement franchissables ou des obstacles équipés d'une rivière de contournement (Tukey, $p < 0.001$). La différence de probabilité de franchissement est également significative entre ces deux derniers groupes (Tukey, $p < 0.01$), les seuils potentiellement franchissables et ceux pourvus d'une rivière de contournement étant les obstacles les mieux franchis.

Tableau 11 : Récapitulatif de la meilleure régression logistique retenue.

Variables	Significativité des effets	Déviance résiduelle après exclusion de la variable	Rang	Estimation des paramètres			Déviance résiduelle du modèle retenu	Significativité du modèle
				Modalité des variables catégorielles	Moyenne	Ecart-type		
Constante					4.378	0.877	998.6	<0.001
LT	<0.01	1004.5	4		-0.036	0.013		
Lriv	<0.001	1015.2	3		-0.006	0.001		
Hobst	<0.001	1019.0	3		-0.122	0.028		
Qattrait	<0.001	1022.0	3		0.201	0.043		
Cod_implasse	<0.001	1038.0	2	1	0	-		
				2	-1.146	0.178		
				1+3	0	-		
Cod_passe	<0.001	1044.6	1	2+4+5+6	0.875	0.193		
				7+8	3.174	0.733		

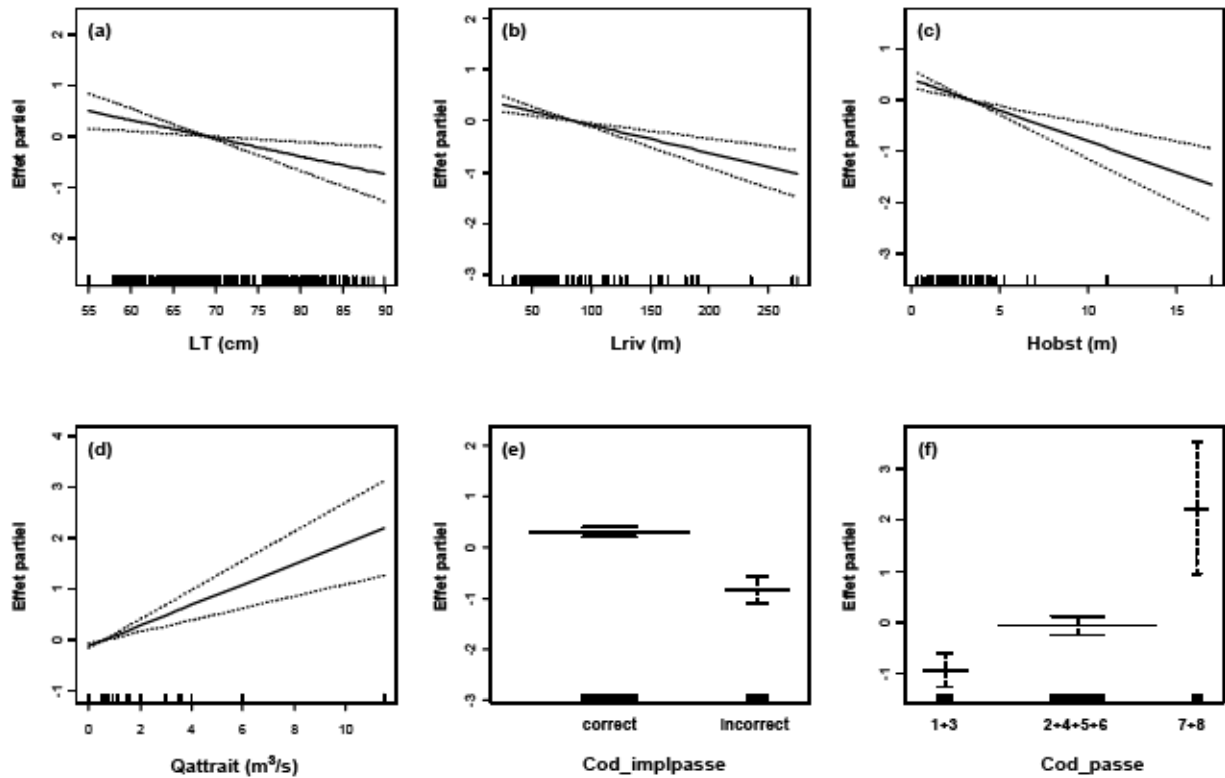


Figure 41 : Courbes de réponse de la longueur de poisson (a), de la largeur de la rivière (b), de la hauteur de l'obstacle (c), du débit d'attrait (d), du type d'implantation de passe (e) et du type de passe (f) dans la régression logistique retenue présentée au tableau 11. La relation entre la probabilité de franchir (axe des ordonnées) et chaque variable sélectionnée (axe des abscisses) est représentée en enlevant les effets de tous les autres paramètres. Les axes des ordonnées sont dans l'échelle linéaire du prédicteur. Pour les variables continues, les lignes en pointillés correspondent à l'intervalle de confiance de la moyenne à 95% approximé. Ce même intervalle est indiqué par les traits verticaux pour les variables catégorielles. Les marques au-dessus de l'axe des abscisses indiquent la localisation des observations.

Le type de passe constitue le facteur prépondérant parmi ceux retenus puisque l'augmentation de déviance résiduelle est maximale lorsqu'on retire cette variable du modèle (Tableau 11). La prépondérance de cette variable est confirmée par la procédure "relimp". La seconde variable intervenant le plus est le type d'implantation de la passe, puis ensuite les

variables "Lriv", "Hobst" et "Qattraît". La longueur du poisson apparaît comme la variable contribuant le moins à la probabilité de franchissement.

Ce modèle, même s'il permet de mettre en évidence des effets significatifs de six des variables sélectionnées, présente néanmoins un indice de kappa très faible (0.22) et explique seulement 15% de la déviance. Ce point reflète le fait que les variables étudiées ne sont pas celles déterminantes pour la franchissabilité et/ou que le type de relation employée (logit-linéaire) est inadéquat.

2.2.1.2. Présentation du modèle additif généralisé retenu

Une des façons pour tenter d'améliorer la modélisation est de recourir aux GAM qui permettent la représentation d'effets non linéaires des facteurs testés. Le meilleur GAM obtenu est largement meilleur que la meilleure régression logistique (*AIC* diminué de 15 points). Il fait intervenir les mêmes six variables (Tableau 12). L'amélioration de la relation entre la probabilité de franchir un obstacle et les variables explicatives continues obtenue avec un GAM comparée à celle obtenue avec une régression logistique démontre la non linéarité de leur effet. Il convient néanmoins de noter que le recours aux fonctions non paramétriques de lissage ne présente pas d'intérêt pour "Qattraît" : pour cette variable, le modèle obtenu en utilisant cette fonction est équivalent à celui sans lissage (*AIC* diminué de 1 seul point). Le GAM retenu et présenté au tableau 12 fait donc intervenir une fonction linéaire pour la variable "Qattraît".

Tableau 12 : Récapitulatif du meilleur modèle additif généralisé retenu.

Variables	Significativité des effets	Déviance résiduelle après exclusion de la variable	Modalité des variables catégorielles	Paramètres	Déviance résiduelle du modèle retenu	Significativité du modèle
Constante				4.429	976.9	p<0.001
LT	<0.001	991.9		-0.038		
Lriv	<0.001	992.0		-0.004		
Hobst	<0.001	1011.1		-0.135		
Qattraît	<0.001	1004.2		0.218		
Cod_implpasse	<0.001	1012.5	1 2	-1.134		
Cod_passe	<0.001	1021.8	1+3 2+4+5+6 7+8	3.137 3.144		

La probabilité de franchissement diminue toujours en fonction de la hauteur de l'obstacle, mais cette diminution semble plus marquée pour les faibles valeurs de hauteur que pour les fortes (Figure 42). Pour une largeur de la rivière de moins d'une centaine de mètres, la probabilité de franchir semble peu variable alors qu'elle chute pour des obstacles implantés

sur des cours d'eau plus larges. De même, l'effet de la taille des saumons semble limité en deçà de 70 cm et induire une diminution de la probabilité de franchissement pour des longueurs supérieures.

L'importance relative des différents paramètres du GAM retenu varie quelque peu par rapport à la régression logistique présentée précédemment : la variable prépondérante reste le type de passe, mais viennent ensuite les variables "Cod_implpasse" et "Hobst", puis "Qattrait" et enfin "Lriv" et "LT".

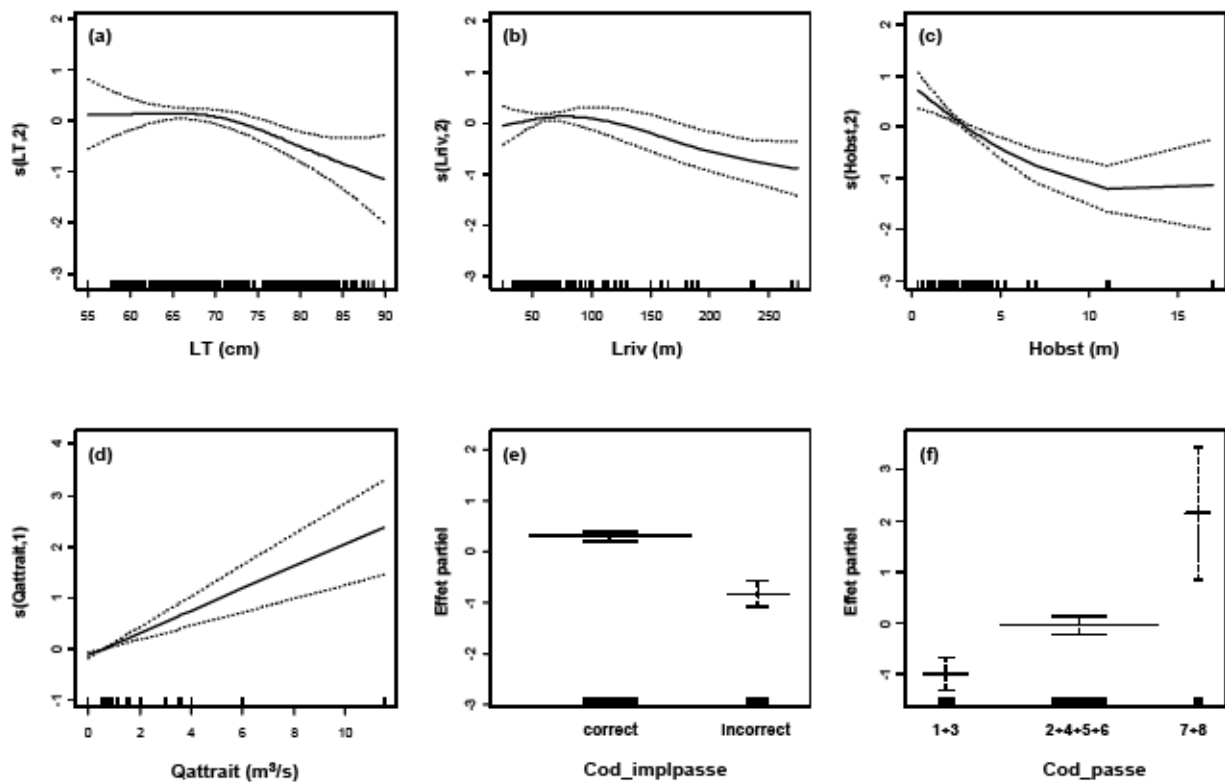


Figure 42 : Courbes de réponse de la longueur de poisson (a), de la largeur de la rivière (b), de la hauteur de l'obstacle (c), du débit d'attrait (d), du type d'implantation de passe (e) et du type de passe (f) dans le GAM retenu. La relation entre la probabilité de franchir (axe des ordonnées) et chaque variable sélectionnée (axe des abscisses) est représentée en enlevant les effets de tous les autres paramètres. Les axes des ordonnées sont dans l'échelle linéaire du prédicteur. Pour les variables continues, les lignes en pointillés correspondent à l'intervalle de confiance de la moyenne à 95% approximé. Ce même intervalle est indiqué par les traits verticaux pour les variables catégorielles. Les marques au-dessus de l'axe des abscisses indiquent la localisation des observations.

L'amélioration obtenue grâce au GAM reste néanmoins très insuffisante pour pouvoir prétendre effectuer des prévisions ou conclure à des règles générales avec un tel modèle qui n'explique que 17% de la déviance et qui présente une faible concordance avec les observations (indice Kappa de 0.27). Même s'il classe correctement 83% des événements, ce modèle surestime l'apparition d'un franchissement en prédisant correctement 97% des franchissements effectifs, mais seulement 23% des non franchissements.

2.2.2. Analyse restreinte

Les meilleurs modèles retenus pour les trois catégories de seuils considérées dans l'analyse restreinte sont présentés au tableau 13. Le recours au GAM ne présente pas d'intérêt pour les obstacles équipés d'une passe à bassins à jet plongeant, la seule variable continue retenue présentant un effet linéaire. Cependant, pour les deux autres catégories d'obstacles, les meilleurs GAM obtenus sont supérieurs aux meilleures régressions logistiques (*AIC* diminué de 12 points pour les obstacles équipés d'une passe à ralentisseurs et de 9 points pour ceux munis d'une passe à bassins à jet de surface). En effet, les variables continues retenues pour ces deux dernières catégories d'obstacles présentent toutes un effet non linéaire mis à part le débit dans la passe à poissons (Figure 43).

Tableau 13 : Récapitulatif des meilleurs modèles additifs généralisés retenus pour chaque type de passe étudié individuellement. Pour chaque variable, le nombre indique sa contribution relative (ou rang) dans le modèle.

Type de passe	Variables						Significativité des effets	Significativité du modèle	Kappa	% déviance expliquée
	LT	Qmod	Hobst	Qpasse	Cod_config	Cod_implpasse				
Passes à bassins à jet plongeant			1			2	Hobst <0.01 Cod_implpasse <0.05	<0.001	0.114	8.6%
Passes à ralentisseurs			1	2			tous <0.001	<0.001	0.357	26.5%
Passes à bassins à jet de surface	1	4		5	3	2	tous <0.001	<0.001	0.205	13.5%

Le nombre et la nature des facteurs considérés varient en fonction des catégories d'obstacles. La hauteur du seuil ou barrage influence négativement la franchissabilité de ceux pourvus d'une passe à bassins à jet plongeant ou d'une passe à ralentisseurs ; cette variable exerce un effet prépondérant parmi les deux variables retenues pour ces catégories d'obstacles. Le type d'implantation de passe exerce également un effet pour deux catégories d'obstacles à savoir ceux pourvus d'une passe à bassins, qu'elle soit à jet plongeant ou jet de surface.

Le débit de la passe influence la franchissabilité des passes à ralentisseurs comme des passes à bassins à jet de surface. L'effet constaté est cependant opposé, ce débit favorisant les passages dans le cas des obstacles dotés d'une passe à bassins à jet de surface alors qu'il limite la probabilité de franchir ceux équipés d'une passe à ralentisseurs.

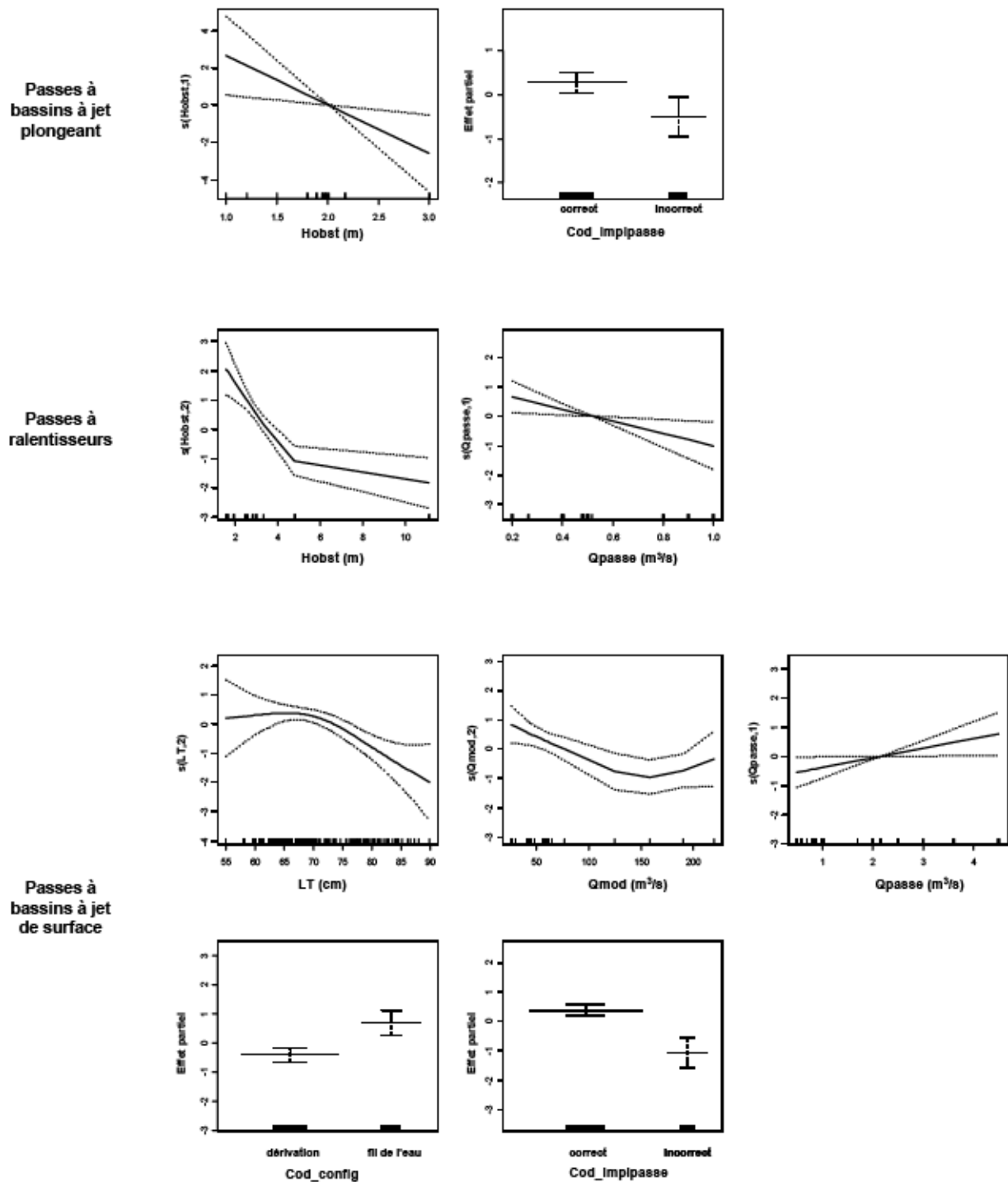


Figure 43 : Relations entre la probabilité de franchissement des trois types de passe (axe des ordonnées) et chaque variable sélectionnée (axe des abscisses) dans le meilleur GAM. Les axes des ordonnées sont dans l'échelle linéaire du prédicteur. Pour les variables continues, les lignes en pointillés correspondent à l'intervalle de confiance de la moyenne à 95% approximé. Ce même intervalle est indiqué par les traits verticaux pour les variables catégorielles. Les marques au-dessus de l'axe des abscisses indiquent la localisation des observations.

Trois autres variables interviennent sur la franchissabilité des obstacles munis d'une passe à bassins à jet de surface. Il s'agit tout d'abord de la longueur du poisson, variable apparaissant d'ailleurs comme celle exerçant l'effet le plus prononcé : la probabilité de

franchir un tel obstacle diminue en fonction de la taille mais seulement lorsque celle-ci dépasse 70 cm environ. La configuration de l'obstacle exerce également un effet, la probabilité de passage étant plus élevée pour les aménagements installés au fil de l'eau que pour ceux installés en dérivation. Enfin, le module du cours d'eau influence négativement la franchissabilité, la diminution de probabilité de passage apparaissant moins nette pour les fortes valeurs de module.

Il convient de préciser que ces trois modèles n'expliquent qu'une faible part de la variabilité constatée.

2.3. Discussion

Le travail réalisé dans la première partie de ce chapitre présente l'intérêt d'avoir étudié simultanément l'effet de différents facteurs souvent considérés jusqu'ici de manière isolée. Cette approche a été mise en œuvre sur une multitude de sites, en montrant que les régressions logistiques et surtout les GAM peuvent s'avérer utiles à ce genre d'analyse. Cette analyse multi-sites a permis de mettre en évidence l'effet de 9 des 13 variables étudiées sur la franchissabilité des obstacles constituant notre jeu de données, que ce soit lors de l'analyse globale ou lors de celle restreinte à une seule catégorie d'obstacles.

Le premier de ces facteurs est relatif à l'implantation de la passe. Ce facteur intervient non seulement dans les meilleurs modèles de l'analyse globale mais aussi dans ceux concernant uniquement les catégories d'obstacles équipés d'une passe à bassins. Ce facteur exerce un effet généralement conséquent par rapport à la plupart des autres, puisqu'il se classe au second rang dans le modèle global (sur 6 facteurs retenus) comme dans le modèle restreint aux seuls obstacles équipés d'une passe à bassins à jet plongeant (sur 5 facteurs retenus). L'effet de ce facteur est similaire dans tous les modèles où il est retenu : le passage en amont est favorisé par une implantation au point de blocage le plus amont et, surtout, par une implantation au droit des centrales plutôt que des barrages dans les cas des aménagements hydroélectriques. Dans notre jeu de données, plus des deux tiers des implantations incorrectes du dispositif de franchissement sont observées au droit d'un aménagement hydroélectrique, la passe étant alors installée au droit du barrage. Il est classiquement admis que lorsqu'un seul dispositif de franchissement est mis en place au niveau d'un aménagement hydroélectrique, il devrait être implanté de manière à déboucher du côté de la centrale. Si tel n'est pas le cas, des débits élevés devraient être délivrés dans et/ou à proximité de la passe à poissons. La grande majorité (92%) des mauvaises implantations de passes observées sur les aménagements n'ayant pas pour usage la production d'énergie concerne des ouvrages inclinés pour lesquels la passe n'est pas

installée au point de blocage le plus amont. Les 8% restants sont le fait de passes implantées au milieu de seuils perpendiculaires à l'écoulement plutôt qu'en rive.

Il convient néanmoins de noter que le facteur relatif à l'implantation de la passe pourrait être affiné. Dans le travail présenté ici, cette variable ne peut prendre que deux modalités : "1" si les deux conditions de bonne implantation considérées sont vérifiées et "2" si elles ne le sont pas. Nous pourrions imaginer d'affiner ce facteur en augmentant le nombre de ses modalités qui prendraient non seulement en considération le fait que la passe soit bien implantée ou non en fonction de sa position par rapport (1) à l'obstacle (et ce en fonction du type d'implantation de ce dernier) et (2) à une éventuelle centrale hydroélectrique, mais aussi (3) à différents bras de cours d'eau, dans les cas d'aménagements en dérivation ou pour lesquels une île est localisée juste en aval de l'obstacle, (4) à l'accessibilité effective à l'entrée de la passe, certaines d'entre elles pouvant être implantées dans des zones de fort atterrissement et (5) à la position précise de l'entrée de la passe par rapport à l'aplomb de l'obstacle. Un tel indice devrait mieux rendre compte de la qualité effective de l'implantation de la passe qui est, rappelons le, un critère clef dans la mesure où la meilleure des passes ne pourra permettre le franchissement que si le poisson trouve son entrée.

Le second facteur retrouvé dans le modèle global comme dans les modèles restreints aux seuls obstacles équipés d'une passe à bassins à jet plongeant et à ceux munis d'une passe à ralentisseurs est la hauteur de l'obstacle. Ce facteur apparaît exercer dans tous les cas un effet négatif. Cependant, il convient d'être prudent quant à l'interprétation de ce résultat : ce facteur peut dissimuler l'influence d'autres facteurs non considérés dans l'analyse ou être influencé par diverses relations entre les variables étudiées.

L'effet de la hauteur peut apparaître logique dans le cas des obstacles plutôt bas, ces derniers étant peut-être franchis directement, sans que le dispositif de franchissement ne soit emprunté. C'est encore plus logique pour la catégorie des seuils potentiellement franchissables (mis à part le véritable seuil franchissable par conception pour lequel les critères de dimensionnement ont été établis de façon à permettre le passage des poissons sans difficultés) qui ne présentent pas de dispositifs de franchissement et pour lesquels l'aspect piscicole n'a pas été pris en compte lors de leur réalisation. Si l'on ne considère que les obstacles de notre jeu de données présentant une hauteur de moins de 2.2 m, hauteur théorique maximale franchie par saut par un saumon de 70 cm à 20°C (cf. Figure 12), la quasi-totalité des tentatives de franchissement observées au droit d'un obstacle équipé d'un prébarrage (95%), d'une passe à bassins à jet plongeant (96% des cas) ou d'une passe à ralentisseurs avec prébarrage aval (97%) ont potentiellement pu s'effectuer directement par l'obstacle, sans que le dispositif de franchissement ne soit emprunté. Il en est de même pour

37% des tentatives de passage d'obstacles équipés d'une passe à ralentisseurs et 13% des tentatives de passage d'obstacles pourvus d'une passe à bassins à jet de surface. De plus, la totalité des seuils potentiellement franchissables mesurent également moins de 2.2 m de haut. Renouveler l'exercice de modélisation sans que ces aménagements ne soient considérés (ou en les considérant comme étant explicitement différents des autres) permettrait de garantir l'étude de l'effet de la taille de l'obstacle sur le franchissement via une passe à poissons.

Pour les obstacles où le poisson doit obligatoirement emprunter une passe à poissons pour passer en amont, l'influence de la hauteur de l'obstacle sur sa franchissabilité semble par contre dans un premier temps illogique, puisque les critères de dimensionnement de ces dispositifs sont établis de façon à ce que les poissons progressent sans difficulté en leur sein. Ce résultat pourrait plutôt indiquer que certaines des passes à poissons étudiées, en particulier sur de grands obstacles, ne respectent pas les normes aujourd'hui en vigueur.

Différents arguments viennent conforter cette hypothèse en particulier pour le groupe des passes à ralentisseurs :

- les deux obstacles les plus hauts (Baigts dans sa configuration 1995-1997 et Sapso) sont équipés de passes anciennes (datant respectivement de 1941 et 1936). Leur réalisation est antérieure à la définition des premiers critères de dimensionnement des passes à ralentisseurs par McLeod & Nemenyi (1939-1940),
- tous les obstacles équipés d'une passe à ralentisseurs et présentant une taille intermédiaire (de 1.9 à 3.35 m) ont été équipés de leur passe à poissons avant le milieu des années 1980, souvent avec un dimensionnement plus adapté au passage des canoës que des poissons,
- même si les passes à ralentisseurs sont des dispositifs réservés aux espèces d'eau vive (Larinier, 1992d), leur efficacité pour absorber des dénivelés de plusieurs mètres (e.g. jusqu'à plus de 4 m ; Slatick & Basham, 1985) a été démontrée pour les salmonidés. L'effort du poisson doit cependant être ininterrompu lors de sa progression au sein d'une volée de ralentisseurs ; il est donc classiquement recommandé d'installer un bassin de repos tous les 1.8 à 2.4 m de chute pour le saumon, cette hauteur étant ramenée à 1.2 à 1.5 m pour des salmonidés de plus petite taille comme la truite (Larinier, 1992d). Cette règle est majoritairement suivie sur les obstacles étudiés,
- une corrélation existe entre la hauteur de l'obstacle et le module du cours d'eau ; l'effet observé de la hauteur peut donc être au moins en partie lié à celui exercé par le module.

Il ne peut néanmoins pas être exclu, à ce stade du travail, que la longueur d'une passe à ralentisseurs (facteur implicitement corrélé à la hauteur de l'obstacle) exerce un effet sur la

franchissabilité de l'obstacle, le poisson renonçant peut-être à progresser dans une structure "artificielle" de ce type, si elle est trop longue.

Dans l'analyse relative aux seuls seuils dotés d'une passe à bassins à jet plongeant, l'effet de la hauteur de l'obstacle, bien que significatif, resterait à confirmer étant donné le faible nombre de cas pour les faibles et fortes valeurs de hauteur et la petitesse de la gamme de hauteur prospectée. De plus, la plupart de ces passes sont très mal dimensionnées dans notre échantillon, les bassins étant trop petits et les chutes trop importantes, ce qui contribue indiscutablement à rendre difficile la progression du poisson en leur sein.

Par ailleurs, la hauteur de l'obstacle n'exerce pas d'effet significatif sur la franchissabilité des obstacles équipés d'une passe à bassins à jet de surface, seule analyse pour laquelle toutes les variables continues ne présentent pas de corrélation. De plus, la grande majorité des passes à bassins à jet de surface étudiées présentaient un dimensionnement plutôt correct, la hauteur de chute entre bassins respectant par exemple les préconisations actuelles pour le saumon, de l'ordre de 25-30 cm (Larinier, 2008). Aucune ne présentait des chutes dépassant les 40 cm. D'ailleurs, il est classiquement considéré que le nombre de bassins peut être très élevé dans de tels dispositifs, et par conséquent le dénivelé à franchir par leur intermédiaire important (Clay, 1961 ; Porcher & Larinier, 1992 ; Croze & Larinier, 2001). C'est ainsi que de telles passes ont été encore récemment implantées, semble-t-il avec succès, au droit d'obstacles de plus de 10 m de haut comme par exemple à Iffezheim sur le Rhin (37 bassins absorbant un dénivelé de 11 m ; Schaeffer & Vauclin, 2003).

L'effet constaté de la hauteur de l'obstacle sur les obstacles étudiés n'est donc probablement pas directement lié à ce facteur, mais plutôt à d'autres, mal ou non considérés dans la présente analyse.

Une autre variable apparaissant comme influençant la franchissabilité des obstacles étudiés est relative au débit attribué à la passe à poissons. Ce débit exerce logiquement un effet positif sur l'efficacité des passes à bassins à jet de surface étudiées. L'effet constaté est cependant inverse pour les passes à ralentisseurs. Ce constat est, là aussi, révélateur d'un problème lors de la conception de certaines d'entre elles. Ces passes, surtout si elles ne sont pourvues que de ralentisseurs de fond, supportent très mal les fortes charges (hauteur d'eau au dessus des ralentisseurs), les ralentisseurs ne pouvant plus dans ce cas jouer leur rôle (Larinier, 1992d). Or, la majorité des passes à ralentisseurs étudiées, en particulier sur le Gave de Pau, ont été calées plus pour satisfaire les besoins de passage des canoës (activité majoritairement estivale) que celle des poissons. Les ralentisseurs peuvent être sous dimensionnés (comme pour deux passes de l'Aulne) ou la prise d'eau de la passe

calée de manière à ce qu'elle laisse transiter suffisamment de débit en été. Sur les cours d'eau à régime pluvio-nival, comme le Gave de Pau ou la Garonne, où les débits (et donc les niveaux d'eau) varient fortement au cours de l'année, un tel calage induit de forts débits au module et défavorise alors le passage du poisson, les vitesses dans la passe devenant alors trop élevées. D'ailleurs, il est recommandé de ne pas choisir ce type de passe lorsque les obstacles à franchir sont soumis à de fortes variations de niveau (Porcher & Larinier, 1992), qu'elles soient liées au régime naturel du cours d'eau ou à un régime modifié entre autres par les centrales hydroélectriques fonctionnant par éclusées.

L'analyse globale met également en évidence une meilleure franchissabilité des obstacles pour lesquels les passes bénéficient de l'adjonction d'un débit d'attrait complémentaire, même débouchant en dehors du dispositif de franchissement, à proximité de son entrée pour le poisson. Un tel effet a d'ailleurs déjà été démontré depuis longtemps pour différentes espèces de saumons du pacifique (Major & Paulik, 1972) mais aussi plus récemment pour le saumon atlantique (Larinier *et al.*, 2005). Il convient néanmoins de noter qu'il est souvent préférable d'injecter le débit d'attrait complémentaire dans la partie basse des passes à poissons plutôt qu'en dehors (Larinier, 1992b), ce qui favorise l'entrée du poisson dans la passe. En effet, lorsque le débit d'attrait complémentaire débouche à proximité de l'entrée du dispositif de franchissement, il risque de masquer plus ou moins cette dernière.

Il convient de noter que la largeur d'entrée des passes n'a pas été trouvée exercer un effet sur la franchissabilité des obstacles de notre échantillon ; l'attractivité des passes étudiées est donc probablement plus liée à leur débit qu'à la largeur de leur entrée.

Un autre facteur identifié influençant significativement la franchissabilité des obstacles étudiés est la taille du poisson. Ce facteur ressort dans l'analyse globale comme dans celle restreinte aux seuls obstacles équipés d'une passe à bassins à jet de surface où il apparaît d'ailleurs comme facteur prépondérant. Du fait de la moindre capacité de nage des petits individus, l'effet attendu pour ce facteur était plutôt linéaire et positif. La courbe de réponse mise en évidence est toute autre : dans l'analyse globale comme dans l'analyse restreinte, ce facteur ne semble pas exercer d'effet pour les individus les plus petits, d'une taille comprise entre 55 à 70 cm environ, un effet négatif apparaissant pour les individus plus grands. Ce constat surprenant pourrait trouver une explication dans le fait que les poissons de plus de 70 cm, majoritairement des saumons de printemps, fréquentent les obstacles à des périodes de l'année différentes – à savoir plus précoces – que les castillons ; ils pourraient être ainsi confrontés à des conditions environnementales plus défavorables au franchissement que celles observées pour les individus de moindre taille, remontant plus tard dans la saison de migration. Cette hypothèse est renforcée par les observations de

Gowans *et al.* (1999a) : les saumons radiomarqués puis relâchés tôt dans l'année mettent plus longtemps à atteindre comme à franchir l'obstacle de Pitlochry, sur la Tay (Ecosse), que ceux lâchés plus tardivement. Il serait ainsi intéressant de rentrer dans l'analyse, différentes variables environnementales correspondant à celles effectivement rencontrées par le poisson. Ceci a été envisagé au chapitre 6.

L'importance du cours d'eau semble également influencer négativement la franchissabilité des obstacles étudiés que ce soit au travers de sa largeur (analyse globale) ou de son module (analyse restreinte aux seuls obstacles équipés d'une passe à bassins à jet de surface). Dans les deux cas, la réponse de la variable représentant l'importance du cours d'eau n'est pas linéaire. Les faibles largeurs de rivière ne semblent pas influencer la franchissabilité des ouvrages alors que des valeurs dépassant la centaine de mètres défavorisent le passage en amont. La forme de la courbe obtenue pour le module est plus délicate à interpréter du fait du faible nombre d'obstacles équipés de passes à bassins à jet de surface implantées sur des portions de cours d'eau à fort module.

La configuration de l'obstacle joue également un rôle dans la probabilité de passage des seuils équipés d'une passe à bassins à jet de surface, la probabilité de passage étant statistiquement moindre pour les aménagements installés en dérivation que pour ceux installés au fil de l'eau.

L'influence constatée des facteurs liés à l'importance du cours d'eau ou de celui représentant la configuration de l'obstacle est cohérente avec les recommandations d'usage qui conseillent l'installation de plusieurs passes à poissons lorsque le cours d'eau est important ou lorsque les voies de passages sont multiples (Denil, 1909 ; Clay, 1961, 1995 ; Bell, 1986 ; Larinier, 1992b). Ces recommandations ne sont que peu suivies sur les cours d'eau étudiés, aucun des 20 aménagements installés en dérivation ne présentant une vraie passe à poissons au niveau de l'usine comme au niveau du barrage. Aucun des obstacles au fil de l'eau n'est pourvu de plusieurs dispositifs (mis à part au Bazacle où deux passes sont installées sur la même rive), seuls trois des aménagements étudiés étant équipés de plusieurs entrées reliées entre elles par un canal collecteur (Artix et Agos Vidalos sur le Gave de Pau et Carbonne sur la Garonne). Pourtant, multiplier les points de passage pour les obstacles situés sur des cours d'eau de grande taille permet d'obtenir généralement une bonne franchissabilité des ouvrages. Le meilleur exemple est certainement celui du bassin versant de la rivière Columbia, USA, où chaque barrage est équipé d'une multitude de passes le plus souvent à entrées multiples. Nous pouvons citer par exemple le barrage de Rock Island où une passe a été implantée sur chaque rive dès sa construction, au début des années 1930, avant l'installation d'une troisième au milieu de l'ouvrage, en 1936 (Major &

Paulik, 1972) ou le barrage de Lower Granite, sur la rivière Snake (affluent de la Columbia) où un canal collecteur reliant les deux extrémités de l'aménagement est pourvu d'une dizaine d'entrées (Naughton *et al.*, 2007). La multiplication des voies de passage, associée à une forte attractivité des passes qui sont correctement implantées et dimensionnées, au moins pour les saumons du pacifique, a permis d'obtenir pour ces espèces des pourcentages de franchissement dépassant le plus souvent 90-95% (e.g. Major & Paulik, 1972 ; Naughton *et al.*, 2006). Un tel résultat a été acquis malgré l'importance du cours d'eau où la moyenne de débit de la période de migration peut dépasser 10 000 m³/s et où les largeurs d'ouvrages se comptent en centaines de mètres (Reischel & Bjornn, 2003).

Enfin, le dernier facteur intervenant dans l'analyse globale est relatif au type de passe en place. Ce facteur est d'ailleurs apparu exercer un effet prépondérant par rapport aux autres facteurs étudiés. La modélisation a conduit aux regroupements des obstacles étudiés en trois catégories selon le type de dispositif de franchissement installé à leur niveau (Figure 44). Une influence du type de passe à poissons sur la franchissabilité d'un obstacle apparaît pourtant surprenante en soit, dans la mesure où toute passe à poissons correctement dimensionnée est conçue pour garantir de bonnes conditions de circulation en son sein et ce quel que soit son type. Ceci n'est pas forcément vrai pour toutes les espèces : par exemple, celles préférant les milieux lenticules ne peuvent que difficilement progresser dans des passes à ralentisseurs, plutôt réservées aux salmonidés et autres espèces d'eau vive du fait de la turbulence générée dans de telles passes (Porcher & Larinier, 1992 ; Larinier 1992d). Par contre, le saumon, espèce d'eau vive et susceptible de progresser dans des écoulements de type "jet plongeant", devrait être capable d'emprunter n'importe quel type de passe dès lors qu'elles sont correctement dimensionnées. Les différences de performances observées entre types de passe sont probablement plus liées à des relations entre les types de passe et les autres variables étudiées ou d'autres variables non considérées, comme la qualité du dimensionnement des dispositifs de franchissements.

Les faibles efficacités des passes à bassins à jet plongeant de notre échantillon sont en effet facilement explicables par le fait qu'elles sont majoritairement mal dimensionnées : 11 sur 12, toutes antérieures à 1972, ne respectent pas les critères couramment employés aujourd'hui, avec des bassins trop exigus et des chutes trop élevées. Ces passes, lorsqu'elles sont correctement dimensionnées, ont d'ailleurs démontré leur performance sur la Columbia en permettant d'atteindre les hauts niveaux de franchissabilité évoqués précédemment.

Les autres obstacles appartenant à la catégorie de ceux les moins franchissables sont équipés d'un ascenseur à poissons. Il convient d'être particulièrement prudent avec ce

résultat qui semble surprenant dans la mesure où les poissons n'ont à fournir aucun effort pour absorber le dénivelé induit par les barrages ainsi équipés (Travade & Larinier, 1992 ; Lucas & Baras, 2001). Tout d'abord, il faut rappeler que seuls deux aménagements de notre jeu de données sont munis d'un ascenseur et que le nombre d'observations de tentatives de franchissement à leur niveau reste limité (n=49). Ces deux ascenseurs ont en plus présenté des efficacités très différentes selon les sites : pourcentage de franchissement de 87% (intervalle de confiance : 75% - 99%) pour Baigts contre seulement 47% (intervalle de confiance : 25% - 70%) pour Golfech. L'attribution des ascenseurs à cette catégorie des obstacles les moins performants est donc à relier principalement à la mauvaise franchissabilité de Golfech, soit d'un seul site. Les facteurs à l'origine de la mauvaise efficacité de ce dernier site mériteraient d'être identifiés avec précision, ce qui est envisagé dans le chapitre suivant.

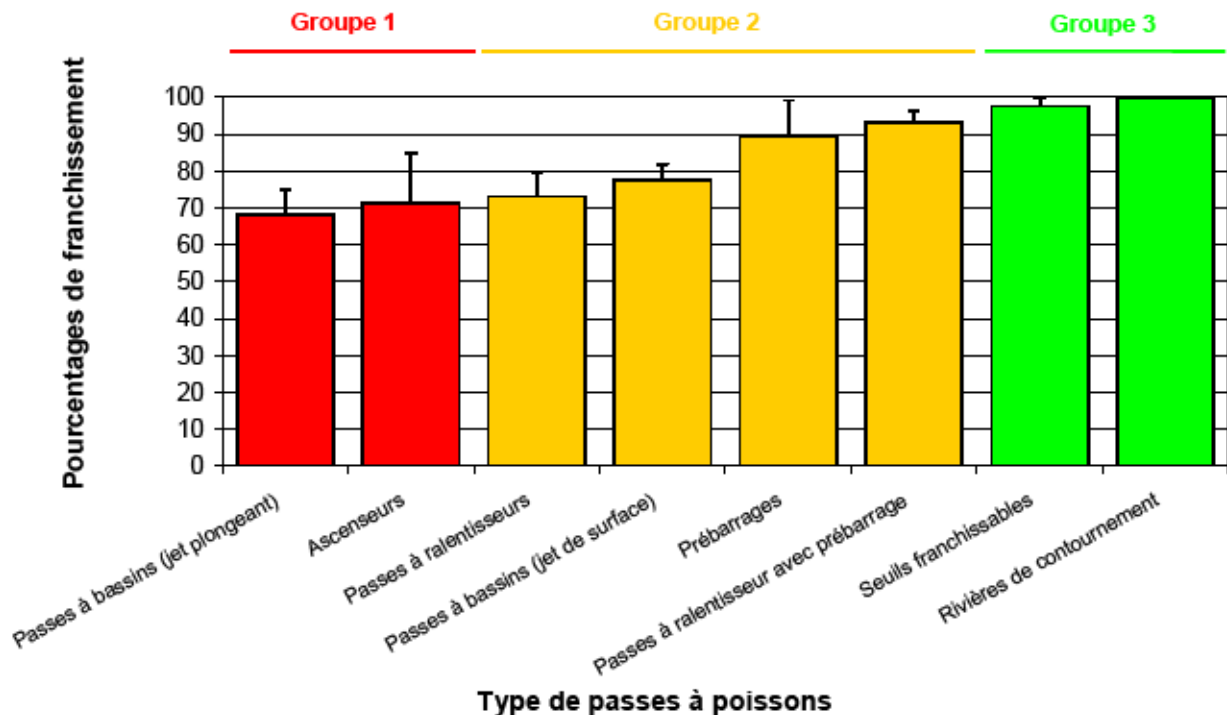


Figure 44 : Pourcentages de franchissement obtenus pour les huit catégories de seuils déterminées en fonction du type de passe à poissons implantée à leur niveau. Les traits verticaux représentent l'écart type. Les traits horizontaux de couleurs différentes indiquent les regroupements déterminés grâce au modèle.

A l'inverse, les obstacles appartenant à la catégorie de ceux les mieux franchis présentent tous un dimensionnement correct. En effet, il s'agit (1) des obstacles considérés comme potentiellement franchissables *a priori*, soit avec des critères de hauteur, de pente et d'épaisseur de la lame d'eau jugés corrects et (2) des rivières de contournement, toutes correctement dimensionnées et implantées dans notre jeu de données.

A ce stade du travail, il n'est pas possible d'affirmer que le type de dispositif de franchissement exerce un effet direct sur la franchissabilité des obstacles étudiés. L'analyse mérite donc d'être affinée afin d'éclaircir ce point, notamment par introduction d'une variable relative à la qualité du dimensionnement des ouvrages de franchissement étudiés. Néanmoins, nous ne pouvons écarter l'hypothèse selon laquelle un poisson, même d'eau vive et aux bonnes capacités de nage comme le saumon, soit plus à même d'emprunter des passes ressemblant au milieu naturel telles que les rivières de contournement et les rampes ou seuils en enrochements, que des structures plus artificielles comme les passes à bassins ou les passes à ralentisseurs.

La présente analyse conduite sur plus de 80 obstacles a permis d'identifier différents facteurs intervenant dans la variabilité de leur franchissabilité. Certains de ces facteurs, classiquement cités comme pouvant influencer la franchissabilité des obstacles, ont exercé un effet logique sur la totalité ou une partie de notre échantillon : une implantation de passe correcte et des valeurs élevées de débit dans la passe ou de débit complémentaire à proximité de son entrée sont apparues favoriser le passage en amont alors que la probabilité de franchissement est apparue diminuée pour les obstacles implantés sur des cours d'eau importants, en terme de largeur ou de module, comme pour les aménagements installés en dérivation. D'autres facteurs (à savoir la hauteur de l'obstacle, le type de dispositif de franchissement en place et la longueur du poisson), dont l'effet est pourtant apparu comme significatif, semblent exercer un effet en contradiction avec l'état actuel des connaissances. Ces effets pourraient être seulement indirects et induits par d'autres facteurs en particulier par certains non considérés dans la présente analyse.

L'un d'entre eux est relatif à la qualité du dimensionnement des dispositifs de franchissement implantés sur les obstacles étudiés qui pourrait expliquer tout ou partie des effets apparents de la hauteur de l'obstacle et du type de dispositif de franchissement. Une variable susceptible d'intégrer cette variabilité aurait pu être l'année de construction de la passe à poissons. L'exercice de modélisation portant sur la globalité du jeu de données a donc été renouvelé en intégrant cette nouvelle variable. Le meilleur modèle reste néanmoins le même, l'année de construction de la passe n'intervenant pas. Bien que les dispositifs anciens (antérieurs aux années 1980) soient tous plus ou moins mal dimensionnés, les passes plus récentes, qui constituent majoritairement notre échantillon, présentent des niveaux de qualité de dimensionnement divers, les critères en vigueur n'étant pas toujours respectés par les projeteurs comme par les propriétaires. Considérer le respect des différents critères de dimensionnement du dispositif en place ne pourra se faire qu'après avoir rassemblé les caractéristiques précises de chacune des passes étudiées. L'exercice

mériterait néanmoins d'être réalisé. C'est ce qui a été fait dans une approche complémentaire réalisée sur un seul des trois cours d'eau étudiés : l'Aulne.

3. APPROCHE COMPLEMENTAIRE A L'ECHELLE D'UN SEUL COURS D'EAU

Suite aux questions soulevées lors de l'analyse des facteurs de variabilité de la franchissabilité d'obstacles menée à l'échelle de trois cours d'eau, une approche complémentaire a été développée sur les seuls obstacles de l'Aulne. Elle a pour premier objet de tester l'intérêt de la méthode employée (régression logistique et GAM) dans l'identification des facteurs limitant la franchissabilité des obstacles par étude comparative de leurs caractéristiques. Cette approche a été appliquée aux seuls obstacles de l'Aulne, du fait de leur relative homogénéité (seuils de faible hauteur tous dépourvus de dérivation). De plus, les caractéristiques précises de chacune des passes de l'Aulne ont pu être obtenues, ce qui a rendu possible sur ce cours d'eau l'étude de l'effet de la qualité du dimensionnement des dispositifs de franchissement sur la franchissabilité des obstacles.

3.1. Variables étudiées

Sept des 13 variables identifiées comme pouvant potentiellement intervenir dans le franchissement d'un obstacle (cf. §2.1.3 du présent chapitre) ont été considérées pour la présente analyse restreinte aux seuls ouvrages de l'Aulne à savoir :

- la longueur totale des poissons (LT),
- le module du cours d'eau (Qmod),
- la largeur de la rivière (Lriv),
- la hauteur des seuils (Hobst),
- le ratio du débit de la passe sur le débit total de la rivière (RatioQ),
- le type d'implantation de l'obstacle (Cod_impobst),
- et le type d'implantation de la passe (Cod_implpasse).

Une nouvelle variable a été également introduite. Il s'agit de la qualité du dimensionnement des dispositifs de franchissement implantés sur les obstacles étudiés (Cod_dim). Cette variable a été construite après vérification des critères donnés par Larinier (2002e, 2002f, 2008) et Croze & Larinier (2001). Pour les passes à bassins ont été vérifiées la hauteur de chute entre deux bassins successifs (< 0.4 m), la longueur (> 3 m) et la profondeur (> 1 m) des bassins ainsi que la puissance dissipée volumique (< 250 W/m³). Pour les passes à ralentisseurs ont été vérifiés la pente ($< 1/5$) et la largeur (> 0.8 m) des volées de ralentisseurs, le débit unitaire (< 0.9 m³/s/m pour les passes à ralentisseurs à chevrons épais comme celles rencontrées sur l'Aulne), les caractéristiques géométriques des ralentisseurs ainsi que la présence d'un bassin de repos lorsque la passe à ralentisseurs doit absorber un

dénivelé de plus de 1.8 m. Le dimensionnement est considéré comme correct (modalité "1") si tous ces critères sont vérifiés. Dans le cas contraire, il est considéré comme incorrect (modalité "2").

Les six variables suivantes, prises en compte dans l'approche initiale, n'ont pas été retenues pour l'approche complémentaire :

- le débit d'attrait complémentaire (Qattrait), aucune des passes à poissons de l'Aulne n'ayant son attractivité renforcée par la délivrance d'un débit débouchant à proximité de leur entrée,
- le débit dans la passe à poissons (Qpasse), la largeur de l'entrée de la passe (Lentrée) et le ratio de la largeur de l'entrée de la passe sur la largeur de la rivière (RatioL), ces trois variables étant corrélées ($0.79 < r < 0.93$) à "RatioQ",
- le type de configuration de l'aménagement (Cod_config), aucun des aménagements de l'Aulne n'étant installé en dérivation,
- et le type de passe à poissons (Cod_passe), certaines catégories de passe (passes à bassins à jet de surface, passes à ralentisseurs) ne concernant qu'un nombre très limité de seuils, et surtout, une très forte relation existant entre le type de passe et la qualité de son dimensionnement (test du khi-deux, $ddl=3$, $p < 0.001$; V de Cramer = 0.935).

Il convient enfin de préciser qu'il existe une relation entre les variables "Cod_implpasse" et "Cod_dim" (test du khi-deux, $ddl=1$, $p < 0.001$). Cette relation, considérée comme forte (V de Cramer = 0.591), est liée au fait qu'aucune des passes correctement dimensionnées ne s'avère mal implantée alors que c'est le cas de 37.5% des passes mal dimensionnées. Ces deux variables ont néanmoins été retenues.

3.2. Résultats

Le meilleur modèle (régression logistique) fait intervenir deux des variables testées, à savoir la hauteur de l'obstacle et la qualité du dimensionnement des passes à poissons (Tableau 14). Les effets de ces deux paramètres sont significatifs au seuil de probabilité de 1‰.

La hauteur de l'obstacle exerce un effet négatif sur la probabilité de franchissement, cette dernière diminuant lorsque la hauteur de l'obstacle augmente. Le recours aux GAM n'a pas permis d'améliorer la relation entre la probabilité de franchir un des seuils de l'Aulne et la hauteur de ces obstacles par rapport à celle obtenue à l'aide d'une régression logistique. De plus, la probabilité de franchissement d'un seuil diminue logiquement lorsque la passe à poissons qui y est implantée s'avère mal dimensionnée (Figure 45).

Tableau 14 : Récapitulatif du meilleur modèle retenu pour l'analyse à l'échelle d'un seul cours d'eau.

Variables	Significativité des effets	Déviance résiduelle après exclusion de la variable	Rang	Estimation des paramètres			Déviance résiduelle du modèle retenu	Significativité du modèle
				Modalité des variables catégorielles	Moyenne	Ecart-type		
Constante					13.4775	3.151	372.6	<0.001
Hobst	<0.001	384.4	1		-5.515	1.580		
Cod_dim	<0.001	401.2	1	1	0	-		
				2	-1.448	0.285		

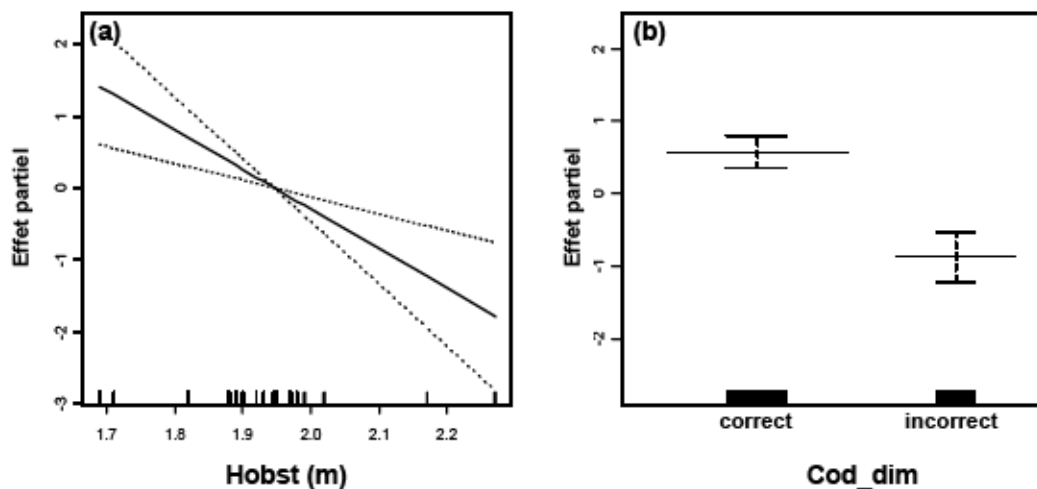


Figure 45 : Courbes de réponse de la hauteur de l'obstacle (a) et de la qualité du dimensionnement de la passe à poissons (b) dans la régression logistique retenue présentée au tableau 14. La relation entre la probabilité de franchir (axe des ordonnées) et chaque variable sélectionnée (axe des abscisses) est représentée en enlevant les effets de l'autre paramètre. Les axes des ordonnées sont dans l'échelle linéaire du prédicteur. Pour la variable continue, les lignes en pointillés correspondent à l'intervalle de confiance de la moyenne à 95% approximé. Ce même intervalle est indiqué par les traits verticaux pour la variable catégorielle. Les marques au-dessus de l'axe des abscisses indiquent la localisation des observations.

La qualité du dimensionnement de la passe constitue le facteur prépondérant puisque l'augmentation de déviance résiduelle est maximale lorsqu'on retire cette variable du modèle retenu (Tableau 14). La prépondérance de cette variable n'est cependant pas confirmée par la procédure "relimp".

Il convient toutefois de noter que la part de déviance expliquée par le modèle retenu reste faible (12%).

L'effet constaté de la hauteur de l'obstacle, mis en évidence en considérant tous les seuils de l'Aulne, est lié aux seuils équipés d'une passe à poissons mal dimensionnée. En effet, l'effet de cette variable subsiste ($p < 0.001$) si l'on renouvelle l'analyse sur les seuls obstacles

équipés d'une passe à poissons mal dimensionnée alors qu'il disparaît ($p=0.563$) si l'on renouvelle l'analyse sur les seuls obstacles équipés d'une passe à poissons correctement dimensionnée. Il convient de préciser qu'il n'existe pas de différence significative de taille (Test t, $p=0.349$) entre les seuils équipés d'une passe mal dimensionnée (hauteur variant de 1.89 à 2.17 m pour une moyenne de 1.98) et ceux pourvus d'une passe correctement dimensionnée (hauteur variant de 1.69 à 2.27 m pour une moyenne de 1.93).

3.3. Discussion

L'approche complémentaire réalisée à l'échelle d'un seul cours d'eau a logiquement permis de mettre en évidence l'importance de la qualité du dimensionnement d'une passe à poissons sur la franchissabilité de l'obstacle au niveau duquel elle est implantée. La qualité du dimensionnement d'une passe à poissons devrait faire partie des paramètres à considérer systématiquement lorsque l'on souhaite identifier les facteurs susceptibles de limiter la franchissabilité d'un obstacle. Même si les critères de dimensionnement sont aujourd'hui bien connus, en tout cas pour la majorité des espèces diadromes, ils ne sont pas toujours pris suffisamment en considération dans la réalisation, même récente, des passes à poissons.

Cette approche a également abouti à une meilleure compréhension des causes à l'origine de l'effet apparent exercé par la hauteur d'un obstacle sur sa franchissabilité. Sur l'Aulne, où les seuils sont tous de taille modérée (hauteur variant de 1.69 à 2.27 m), l'effet de la hauteur de l'obstacle apparaît pour les seuls seuils pourvus d'une passe à poissons mal dimensionnée. Au niveau de ces obstacles, plus le dénivelé à franchir est élevé, plus la probabilité de franchir diminue, et ce, bien que la gamme de variations de hauteur soit faible. L'effet constaté de la hauteur sur la franchissabilité des seuils de l'Aulne est donc lié au mauvais dimensionnement de certaines passes à poissons. Ces dernières sont principalement des passes à bassins à jet plongeant, passes pourtant bien négociées lorsqu'elles sont correctement dimensionnées (Major & Paulik, 1972 ; Naughton *et al.*, 2006). La moindre probabilité de franchissement des plus hauts seuils à passe mal dimensionnée pourrait s'expliquer par les difficultés de progression des saumons au sein de la passe. Il convient également de rappeler qu'un peu plus d'un tiers de ces passes sont mal implantées. Il est donc également possible que les saumons tentent de passer en amont de ces seuils directement par saut des déversoirs, du fait des difficultés à trouver l'entrée de la passe ou à y progresser.

La hauteur de l'obstacle n'exerce en revanche pas d'effet au droit des seuils équipés d'une passe à poissons correctement dimensionnée et ce, bien que ces ouvrages présentent une

taille similaire à celle observée au droit de ceux équipés d'une passe à poissons mal dimensionnée. Il est connu que la hauteur d'un obstacle exerce un rôle sur sa franchissabilité directe (Larinier, 2002a ; Ovidio *et al.*, 2007). L'absence d'effet de cette variable sur les seuils pourvus de passes à poissons correctement dimensionnées (et implantées) indique tout d'abord que le passage des saumons se réalise sur de tels sites principalement par les passes à poissons, et ce même si la hauteur des obstacles peut potentiellement permettre un passage des déversoirs directement par saut. Ce résultat indique aussi que dans la gamme de dénivelés des obstacles de l'Aulne, les passes correctement dimensionnées ne posent pas de problème de progression en leur sein au saumon atlantique.

Enfin, cette approche complémentaire a permis de montrer que l'étude comparative des caractéristiques des obstacles pouvait aider à l'identification des facteurs susceptibles de limiter leur franchissabilité. Sur l'Aulne, l'effet de la qualité du dimensionnement de la passe à poissons sur la franchissabilité des obstacles nous autorise à préconiser le remplacement des passes mal dimensionnées par de nouvelles correctement dimensionnées, de type et d'implantation similaires à celles déjà en place, à savoir majoritairement des passes à ralentisseurs munies d'un pré-barrage à leur pied.

4. DISCUSSION GENERALE

Le recours à des modèles statistiques comme la régression logistique ou le modèle additif généralisé présente un intérêt certain dans l'étude des facteurs à l'origine de la variabilité de la franchissabilité des seuils et barrages. Ces modèles permettent de tester l'effet de différentes variables et d'identifier, parmi ces variables, lesquelles semblent être prépondérantes. Ils constituent ainsi des outils intéressants pour déterminer les facteurs susceptibles de limiter la franchissabilité d'un obstacle et par voie de conséquence pour proposer différentes pistes d'amélioration. Néanmoins, l'emploi de tels outils a montré ses limites dans l'étude des facteurs à l'origine de la variabilité de franchissabilité d'un obstacle. Aucune des analyses effectuées lors de l'approche initiale ou de l'approche complémentaire n'a permis l'obtention de modèles performants susceptibles d'expliquer une grande partie de la déviance observée. Aucun de ces modèles n'a donc abouti à une bonne représentation de la probabilité de franchir l'échantillon d'obstacles considéré. Ceci pourrait être dû à la faible taille de l'échantillon en regard du grand nombre de variables susceptibles d'influencer la franchissabilité d'un obstacle. Il est également probable que d'autres variables que celles considérées dans le présent chapitre influencent la franchissabilité d'un obstacle. Nous nous sommes en effet principalement concentré ici sur l'étude des caractéristiques physiques des différents seuils et barrages. Néanmoins, d'autres facteurs sont susceptibles d'influencer la

franchissabilité d'un obstacle comme les caractéristiques intrinsèques des poissons (état sanitaire, physiologique...) ainsi que les conditions environnementales qu'ils rencontrent lors de leur blocage. Cette hypothèse s'appuie sur l'effet constaté de la taille des saumons : cet effet pourrait être lié au fait que les poissons qui remontent précocement sont soumis à des conditions environnementales moins favorables que ceux remontant tardivement.

Les modèles développés ici peuvent permettre d'analyser facilement l'effet des variables environnementales rencontrées le jour de dernière présentation à l'obstacle. L'exercice de remplacer le module par le débit effectif du jour de passage (ou du dernier jour de présence au pied de l'obstacle pour les poissons qui ne passent pas) a d'ailleurs été effectué pour l'analyse globale de l'approche initiale comme pour l'analyse conduite dans le cadre de l'approche complémentaire. La modélisation n'en a néanmoins pas été améliorée. D'autres variables que le débit interviennent certainement, à commencer par la température, dont l'effet a déjà été démontré chez le saumon que ce soit sur les vitesses de progression au sein du dispositif de franchissement (Gowans *et al.*, 1999a) ou sur les fréquences de passage (Laine *et al.*, 1998). De plus, la franchissabilité d'un obstacle peut être influencée par les conditions rencontrées le dernier jour de présence sur site mais aussi très probablement par les conditions rencontrées au cours de la totalité du blocage, depuis la première arrivée du poisson dans le secteur influencé par l'obstacle. Ces conditions ne peuvent être intégrées dans les modèles tels que les GAM ou les GLM autrement que par des statistiques intégratives telles que la moyenne ou la médiane au cours de la durée de blocage. De telles caractéristiques ne reflètent que partiellement l'évolution des variables environnementales au cours du temps. L'étude fine de la franchissabilité des obstacles, notamment dans un but prédictif, ne peut donc être envisagée que par d'autres méthodes qui seront abordées dans le chapitre 6.

CHAPITRE 5 : ETUDE FINE DU COMPORTEMENT FACE A UN OBSTACLE DIFFICILEMENT FRANCHISSABLE ET EQUIPE D'UN TYPE PARTICULIER DE PASSE : L'ASCENSEUR A POISSONS

1. INTRODUCTION

L'analyse inter-sites conduite au chapitre précédent a mis en évidence un effet du type de passe à poissons sur la franchissabilité des obstacles étudiés. Parmi les dispositifs ayant montré des performances limitées ont été trouvées les passes à bassins à jet plongeant et les ascenseurs.

Ce constat peut être facilement expliqué pour les passes à bassins à jet plongeant, très majoritairement anciennes et mal dimensionnées.

En ce qui concerne les ascenseurs, il convient de rappeler que les observations n'ont porté que sur deux aménagements, les ascenseurs de ces deux sites ayant affiché des niveaux d'efficacité très différents : l'affectation à la catégorie des passes les moins performantes semble en effet essentiellement liée à l'un d'entre eux – celui de l'aménagement hydroélectrique de Golfech/Malause, sur la Garonne (Figure 46) – dont l'efficacité est apparue presque deux fois inférieure à celle observée au second ascenseur à poissons rentrant dans l'analyse, à savoir celui de Baigts, sur la Gave de Pau (Larinier *et al.*, 2005).



Figure 46 : Aménagement hydroélectrique de Golfech / Malause.

Le présent chapitre porte sur une étude fine du comportement du saumon au droit de l'aménagement hydroélectrique de Golfech/Malause, en particulier aux environs de l'entrée de son ascenseur à poissons, dans le but de mieux identifier les facteurs susceptibles d'en pénaliser les performances. Cette étude est essentiellement présentée dans un article. Quelques résultats complémentaires sont également fournis.

2. ARTICLE 2 :

Efficiency of a fish lift for returning Atlantic salmon at a large-scale hydroelectric complex in France



Efficiency of a fish lift for returning Atlantic salmon at a large-scale hydroelectric complex in France

O. CROZE, F. BAU & L. DELMOULY

Institut de Mécanique des Fluides, GHAAPPE, Toulouse, France; Cemagref, UR EPBX, Cestas, France

Abstract This study describes the behaviour of radio-tagged returning Atlantic salmon, *Salmo salar* L., at the Golfech-Malause hydroelectric complex on the River Garonne, France. The particularity of this complex is that it is fitted with a fish lift, a type of fishway rarely tested for salmon. Only forty seven percent of salmon succeeded in passing. Frequenting of both the tailrace and the foot of the plant, where the lift was located, decreased rapidly during the blockage. Successful salmon spent proportionally more time near the entrance of the lift. The high mean number of visits to the lift entrance before upstream passage (51) suggested the lift was not sufficiently attractive. Evidence is also given of the difficulties specific to fish lifts that involve trapping fish: the V-shaped entrance of the fish lift holding pool could inhibit salmon without even guaranteeing a non-return effect.

KEYWORDS: fish lift, passage efficiency, *Salmo salar*, telemetry, upstream migration.

Introduction

Various types of fishways have been developed to limit the impact of dams on anadromous fish species (Clay 1995; Larinier 2002b). Among these, fish lifts seem to represent the most cost-effective mitigation measures for high dams, both for economic and biological reasons. As the fish are moved upstream with exogenous energy, the chances of clearing the physical obstacle are theoretically independent of its height (Lucas & Baras 2001; Travade & Larinier 2002). Consequently, many fish lifts were built throughout the world (e.g. Oldani & Baigún 2002; Santos, Ferreira, Godinho & Bochechas 2002), mainly meant for Acipenseridae (Pavlov 1989; Kynard 1998) and *Alosa* species (Dalley 1980). In the River Garonne, southwest France, the 17-m high Golfech power plant was provided with such a facility to enable upstream passage of Allis shad, *Alosa alosa* (L.) and other migratory fish species (Travade, Larinier, Trivellato & Dartiguelongue 1992), including Atlantic salmon, *Salmo salar* (L.).

Several behavioural studies involving radio-telemetry techniques have been conducted to evaluate the performances of most of the different types of fish passes (i.e. pool-type fish passes, Denil-type fish passes, nature-like bypass channels, Borland fish locks) for

Atlantic salmon (e.g. Chanseau, Croze & Larinier 1999; Laine, Jokivirta & Katopodis 2002), but information about the performance of fish lifts still remains scarce (Santos *et al.* 2002). Most assessments of fish lifts deal with American shad, *Alosa sapidissima* (Wilson), and were conducted on the American East Coast (e.g. Barry & Kynard 1986; Sprinkle 2005). Only few behavioural studies examined the use of fish lifts by salmon (e.g. Bach, Bruyère, Poupard & Rancon 2000; Larinier, Chanseau, Bau & Croze 2005).

This paper describes the main results of a 2-year radio-tracking study conducted at the Golfech-Malause hydroelectric complex to determine the percentage of salmon that pass over it and to analyse salmon behaviour in relation to the fish lift.

Materials and methods

Study area

The River Garonne is a large river located in southwest France. It runs over 580 km from its source in the Pyrenees to the Atlantic Ocean. The Garonne exhibits simultaneous nival and pluvio-nival hydrological regimes, characterised by one period of intensive flow during spring as a result of snowmelt and two periods of low flow during winter and summer. The lower-most

Correspondence: Olivier Croze, Institut de Mécanique des Fluides, Cemagref/Ghaappe, Allée du Professeur Camille Soula, F-31400 Toulouse, France (e-mail: croze@imft.fr)

O. CROZE ET AL.

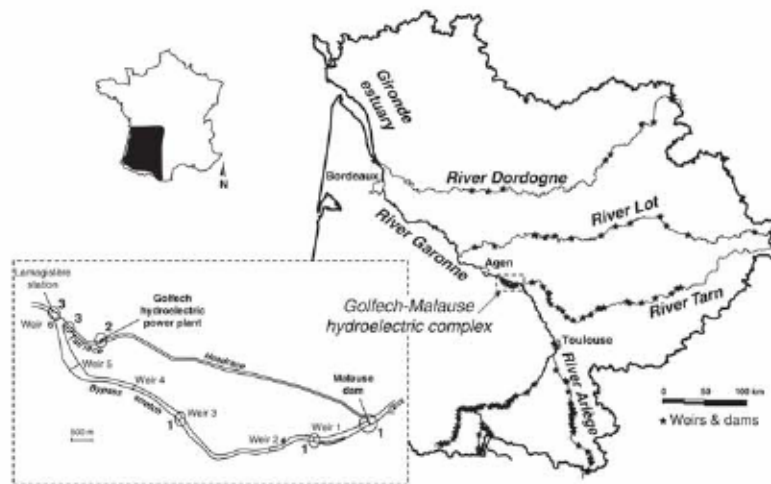


Figure 1. Location and overview of the Golfech-Malause hydroelectric complex on the River Garonne in south-west France. The six different ALS-fitted detection sites, with the number of ALSs per site, used in the fixed station telemetry monitoring of 2005–2006 are circled.

obstacle on the Garonne is the Golfech-Malause large-scale hydroelectric complex ($44^{\circ}11'N$, $0^{\circ}85'E$), a diversion-type hydropower facility built in 1971 near Agen, some 270 km from the Atlantic Ocean (Fig. 1). Three bulb-wheel turbines (total discharge capacity $540 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) are fed by a 10-km headrace canal which bypasses a 15-km stretch of the River Garonne. Turbine discharge is returned to the river via a 2-km tailrace. During low-water periods, head at the plant is 17 m. During normal plant operation, the water level upstream of the plant fluctuates by about 1 m. In the tailrace, the water level varies by up to 2.6 m between low water ($30 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) and high water ($1000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). The mean annual discharge of the Garonne at Golfech-Malause is about $400 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. The residual discharge of the bypass stretch is a minimum of $20 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ from April to late October and $10 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ thereafter.

The bypass stretch comprises five, 1–3-m high weirs equipped with pool fishways with overflow weirs. A sixth small weir (0.6 m high maximum during the low-water period) with a large notch for fish passage is located around the confluence area between the tailrace and the bypass stretch (Fig. 1). At the Malause dam, only one of the two Borland fish locks is still currently operating.

The Golfech power plant was provided with a fish lift in 1987. The lift was placed on the right bank of the tailrace, beside the powerhouse, i.e. some 20 m downstream of the turbine gates, to take advantage of the attraction flow of the turbines. Fish are attracted by an auxiliary flow into a 9-m long, 2.5-m wide and 1.5–4.5-m deep (depending on river discharge) holding pool. They are trapped in this pool because of a mobile

V-shaped vertical screen (opening width of 38 cm). At regular intervals (cycles from 10 to 120 min maximum depending on seasonal fish passage rhythms), this screen works as a crowder both trapping the fish and concentrating them in a 3.3-m^3 tank on the far upstream side of the holding pool. This tank is then raised and emptied upstream of the plant into a 250-m long, 2-m wide and 2.5-m deep transfer canal through which fish pass into the headrace canal. A maximum discharge of $1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ensures sufficient velocities (between 0.3 and 0.6 m s^{-1}) to encourage migrants to continue upstream. Total discharge in the downstream part of the lift is $5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ maximum.

Fish transferred upstream may now be captured if necessary in a trap built in July 2002 in the upstream part of the transfer canal, some 40 m upstream of the video fish-counting station.

Background information on the fish-lift performance

Since its construction, this fish lift has been continuously monitored to optimise its efficiency. This first consisted of periodically analysing fish behaviour both downstream and at the entrance to the installation by visual observation. Immediate mortality generated by passage through the facility was estimated by regularly recovering all dead fish in the exit channel. Mortality, caused by the manoeuvring of both the tank and the various screens, was $<1\%$ (Travade *et al.* 1992). A permanent video counting station was installed to control the number and timing of fish passage. As a result of these monitoring efforts, the biological efficiency of the fish lift has improved, particularly by

controlling the attraction flow and head at the pass entrance, and by adjusting the frequency of raising the holding tank to the passage of migrants (Travade, Larinier, Boyer-Bernard & Dartiguelongue 1998).

Tagging and monitoring

During 2005 and 2006, a total of 25 returning adult salmon, mostly two-sea-winter fish (mean fork length 76 cm; range 65–82 cm), were tagged. These fish, all female, reached the hydroelectric complex of Golfech-Malause, were transferred upstream via the fish lift and were collected in both years between mid-March and mid-June from the trap installed on the transfer canal. Trapped salmon, which were neither injured nor descaled, were anaesthetised using a solution of clove oil at 28 to 40 ppm depending on ambient water temperature (range 7.3–21.2 °C) in well-aerated salt (6 ‰) river water. Clove-oil is an effective anaesthetic for Atlantic salmon (Hoskonen & Pirhonen 2004) widely used nowadays for fish in France and elsewhere. Addition of salt to transport water mitigates stress and improves survival in many fish species (Carmichael & Tomasso 1988). After sizing and scale sampling, fish were tagged by intra-gastric insertion of radio transmitters (model F1840 from Advanced Telemetry Systems Inc., USA; 7.5 g in water). Adult salmon intra-gastric tagging, with an average tag-to-fish weight ratio of less than 2%, is unlikely to affect swimming performance or behaviour (Bridger & Booth 2003). The entire tagging procedure took no longer than 6 min on average (range 5–9 min). Tagged fish were then transported by car under light sedation (clove oil, 4–5 ppm) in plastic bags filled with well-aerated salt (6 ‰) river water and placed in individual insulated holding containers. After a mean of 44 min (range 27–55 min) in plastic bags, most fish were released in a slow-running water area located 7 km downstream of the capture site. They were allowed to recover there within a 0.7 m³ individual net pen from which they could escape freely.

Tagged salmon were located by manual tracking (ATS receiver model R2100) at least once per day from their release until approximately late August, in both years. In addition, displacements within the hydroelectric complex of Golfech-Malause were continuously and automatically recorded using 11 automatic listening stations (ALSs) (ATS data logger model DCC II, ATS and Lotek receiver/data logger models, respectively R4500 and SRX_400 W21) installed at six strategic sites (Fig. 1). At the Malause dam (Fig. 2a), a multiplex connected to a Lotek device provided the ability to automatically select and monitor four

antennae separately, corresponding to four different zones: Z1 downstream of the dam outside the pass (right bank), Z2 at the downstream entrance and Z3 at the upstream exit of the pass, and Z4 upstream of the dam. Similarly, at Golfech (Fig. 2b), several antennae allowed delimitation of eight detection zones: Z0 to Z5 in the tailrace and Z5B and Z6 (Fig. 2c) two smaller areas respectively at the fish lift entrance and in the holding pool of this fish passage facility. The total area covered by these eight detection zones constituted the below plant sector. The second ALS was installed at Golfech to record fish movements in the transfer canal and therefore confirm their passage via the fish lift.

Water discharge and turbine operation

Water discharges through the Golfech power plant and over the Malause dam into the bypass stretch were recorded automatically (data from French electricity company, EDF). Both 2005 and 2006 were recorded low discharge years. During the whole study period (from mid-March to late August for both years), the total river discharge ranged from a minimum of 31 m³ s⁻¹ to a maximum of 810 m³ s⁻¹ in 2005 (mean = 252 m³ s⁻¹), and from a minimum of 38 m³ s⁻¹ to a maximum of 665 m³ s⁻¹ in 2006 (mean = 180 m³ s⁻¹). Only three minor river floods were registered: in late April and mid-May 2005 and late March 2006, with proportions of river discharge passing through the bypassed stretch at those times of about 7, 29 and 13%, respectively. Apart from these rises, the residual discharge of the bypassed stretch varied between 10 and 20 m³ s⁻¹ according to the period of the year.

Data analyses

Non-parametric statistical tests were used because the data were not normally distributed and variances were not homogenous (Kolmogorov–Smirnov one-sample test and Levene's test). The median was used as a measure of location, and the interquartile range (IQR) as a measure of dispersion (Zar 1984).

Results

General behaviour at the Golfech-Malause hydroelectric complex

Nineteen of the 25 tagged salmon reached the Golfech-Malause hydroelectric complex. On their first arrival, one fish out of 19 (5.3%) entered the bypass stretch directly, during one of the three minor river floods

O. CROZE ET AL.

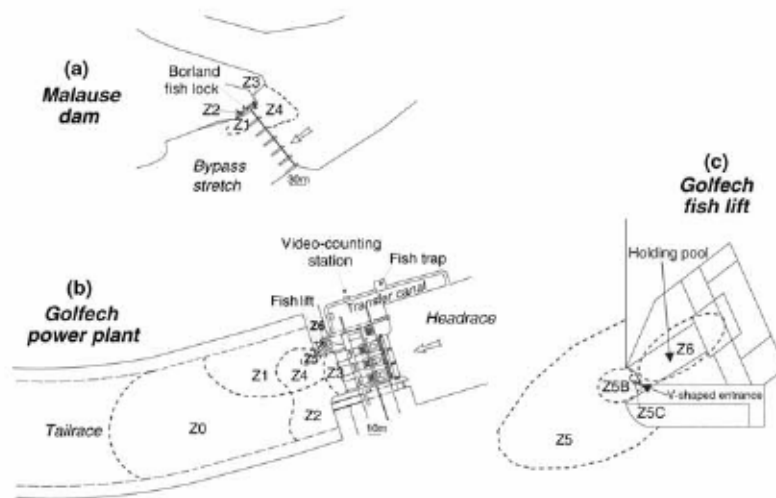


Figure 2. Details of the radio transmitter detection zones delimited at the Malause dam (a), Golfech power plant (b) and within the fish lift at Golfech (c).

(increased bypass stretch discharge corresponding to nearly 13% of the total river discharge). All the others ascended directly the tailrace. Only nine of the 19 salmon reaching the complex succeeded in passing upstream. The overall passability of the hydroelectric complex averaged 47% for both years combined. Upstream passages were all achieved via the fish lift at the Golfech power plant. Progress into the bypass stretch appeared limited by weir 5; indeed 6 of the 8 fish (75%) entering the bypassed stretch failed to pass over it. Only one salmon reached the Malause dam. It stayed for 36 days below the dam, entering detection zone 1 (Z1) 151 times, in the vicinity of the Borland fish lock entrance but without any attempt to enter the pass itself (Z2).

The migration delays for all fish ranged from 1.7 to about 80 days (Table 1). During the obstruction, the distribution of time spent by fish between the confluence area, the tailrace, the bypass stretch and areas where they returned downstream from the studied site was heterogeneous (Friedman test; $\chi^2 = 10.3$, $df = 3$, $P < 0.05$): fish spent significantly more time in the tailrace than in the bypass stretch (Wilcoxon test, $Z = -2.13$, $P < 0.05$). In addition, frequenting of these four sectors evolved over the first 30 days of obstruction (calculation obtained from the number of salmon varying from 19 for the first 2 days of obstruction to 6 after the 24th day of obstruction). Linear regression showed that frequenting of the tailrace tended to diminish over time ($F_{1,28} = 13.6$, adjusted $r^2 = 0.30$, $P < 0.001$), with a rapid decrease from the fifth day onwards. Similarly, the frequenting of the confluence

area tended to decrease during the first 30 days of obstruction ($F_{1,28} = 23.0$, adjusted $r^2 = 0.43$, $P < 0.001$), while in contrast, entries into the bypassed section and returns downstream of the hydroelectric complex both tended to increase during this time ($F_{1,28} = 22.7$ and 112.4 , adjusted $r^2 = 0.43$ and 0.79 respectively, $P < 0.001$). No statistical difference was found in either the number of incursions or the time spent in these sectors between fish that succeeded or not in passing upstream, except for the number of returns downstream from the site (Table 1).

All tagged salmon entered the tailrace of the Golfech plant at least once (Table 1). Salmon ascended the tailrace in a median time of 77 min (IQR = 51), corresponding to a median migration speed of 1.25 km h^{-1} (IQR = 0.72). Each entry into the tailrace was followed by a median of three visits to the below plant sector (IQR = 5.5). During the first 30 days of obstruction, when they were in the tailrace, salmon spent proportionally less and less time below the plant (linear regression, $F_{1,28} = 43.5$, adjusted $r^2 = 0.60$, $P < 0.001$). The number of visits in the below plant sector and the time spent there were not significantly different between fish that successfully passed over it and those that failed (Table 1).

Behaviour below the Golfech power plant

Considering the six different detection zones delimited below the plant (Z0-Z5; see Fig. 2b), all 19 tagged salmon frequented every zone on several occasions, including Z5, near the pass entrance

UPSTREAM PASSAGE OF SALMON AT A FISH LIFT

Table 1. Total migration delays induced by the Golfech-Malause hydroelectric complex, distribution of time (%) spent by radio-tagged salmon between the confluence area, the tailrace, the bypass stretch and areas where they returned downstream from the studied site during the obstruction and number of entries (*n*) in each of these four sectors. The percentage of time spent in the below plant sector when fish were in the tailrace and the number of entries are also presented. Mann–Whitney *U*-tests were used to compare each of these variables between successful and unsuccessful radio-tagged salmon

	All fish (<i>n</i> = 19)			Successful fish (<i>n</i> = 9)			Unsuccessful fish (<i>n</i> = 10)			Mann-Whitney <i>U</i> -test	
	Mean	Median	Range	Mean	Median	Range	Mean	Median	Range	<i>U</i>	<i>P</i>
Total migration delay (days)	22.2	11.4	1.7–79.6	12.5	3.8	1.7–55.7	30.9	21.0	2.1–79.6	23.0	0.079
Confluence											
%	29.0	24.6	0.6–81.8	29.0	26.0	1.0–71.3	29.0	23.4	0.6–81.8	37	0.829
<i>n</i>	4.6	4	1–14	4.0	3.0	1–14	4.8	4.0	2–9	26.0	0.133
Tailrace											
%	37.1	32.3	3.1–93.1	38.2	32.5	9.9–82.0	36.2	28.9	3.1–93.1	37	0.829
<i>n</i>	3.6	3.0	1–12	3.6	2.0	1–12	3.7	3.5	1–7	31.0	0.278
Bypass stretch											
%	13.4	0.0	0.0–77.5	8.2	0.0	0.0–58.5	17.6	5.4	0.0–77.5	26.0	0.237
<i>n</i>	0.5	0.0	0–2	0.3	0.0	0–2	0.6	1.0	0–1	31.0	0.278
Downstream from the site											
%	20.5	0.0	0.0–86.2	24.6	0.0	0.0–86.2	17.2	1.3	0.0–70.2	35.5	0.696
<i>n</i>	1.1	1.0	0–3	0.3	0.0	0–1	1.7	1.5	1–3	7.5	<0.001
Below plant sector											
%	33.5	27.8	6.1–74.4	41.2	46.0	15.4–74.4	26.6	27.0	6.1–46.8	27.0	0.156
<i>n</i>	18.7	9.0	3–75	11.7	7.0	3–32	25.1	9.0	3–75	31.0	0.278

(Table 2). The median time from entry on site below the plant to first recording in Z5 was 18 min (IQR = 28). The distribution of time spent by fish in

these 6 zones was heterogeneous (Kruskal–Wallis test, $\chi^2 = 18.2$, *d.f.* = 5, *P* < 0.01); salmon spent more time in Z2 and Z0 than in Z4, Z1, Z5 and Z3 (Table 2). Fish

Table 2. Distribution of time (%) spent by radio-tagged salmon between the 6 different detection zones (Z0 to Z5) defined below the Golfech power station and number of entries (*n*) in each of these zones. Mann–Whitney *U*-tests were used to compare each of these variables between successful and unsuccessful radio-tagged salmon.

	All fish (<i>n</i> = 19)			Successful fish (<i>n</i> = 9)			Unsuccessful fish (<i>n</i> = 10)			Mann-Whitney <i>U</i> -test	
	Mean	Median	Range	Mean	Median	Range	Mean	Median	Range	<i>U</i>	<i>P</i>
Z0											
%	22.8	26.1	4.1–43.1	20.4	16.9	4.1–43.1	25.0	27.0	6.6–38.4	35.0	0.447
<i>n</i>	50.9	25.0	6–206	33.0	25.0	6–79	67.0	25.0	7–206	33.5	0.356
Z1											
%	15.0	9.9	0.5–48.8	17.7	20.9	0.8–30.9	12.6	6.7	0.5–48.8	28.0	0.182
<i>n</i>	39.1	14.0	1–266	24.3	14.0	1–66	52.4	13.0	1–266	42.5	0.842
Z2											
%	24.5	20.4	1.2–60.7	15.4	14.4	1.2–40.4	32.7	33.4	6.7–60.7	16.0	<0.05
<i>n</i>	49.4	27.0	1–191	30.8	28.0	1–58	66.1	26.0	10–191	39.5	0.661
Z3											
%	9.3	8.5	0.4–21.7	7.7	7.9	0.4–14.2	10.7	9.3	2.4–21.7	35.0	0.447
<i>n</i>	46.4	30.0	1–197	38.2	40.0	1–70	53.8	24.5	4–197	41.5	0.780
Z4											
%	15.5	14.1	6.6–28.5	20.9	21.2	8.6–28.5	10.6	9.4	6.6–17.7	6.0	<0.001
<i>n</i>	66.9	44.0	5–243	55.4	62.0	5–101	77.3	26.5	8–243	41.5	0.780
Z5											
%	12.9	9.1	3.0–30.3	18.0	14.6	8.2–30.3	8.3	6.5	3.0–23.3	10.0	<0.01
<i>n</i>	62.1	47.0	4–248	50.9	60.0	5–91	72.1	22.5	4–248	43.0	0.905

O. CROZE ET AL.

transferring upstream stayed for a significantly longer time near the fish pass entrance (zones Z4 and Z5) and a significantly shorter time on the left bank (Z2) than fish remaining downstream.

Specific behaviour at the fish lift

Fish behaviour within the fish pass was characterised using records from Z5B and Z6, respectively at the fish pass entrance and in the holding pool of the fish lift (see Fig. 2c). Eighty four percent (16/19) of fish present in Z5, close to the entrance, reached the pass entrance (Z5B) at least once (median of 2 entrances in Z5B per fish, IQR = 6.25, $n = 16$). The median time spent in Z5B was 40 min (IQR = 34, $n = 16$). There were no differences between successful and unsuccessful fish either in terms of number of entrances into Z5B (Mann-Whitney U -test, $U = 24.0$, $P = 0.10$) or in terms of presence in this zone (Mann-Whitney U -test, $U = 39.0$, $P = 0.66$). In addition, signal strength records from the combined system of antennas placed at the fishway made it possible to define within Z5B a smaller sub-zone Z5C precisely at the V-shaped entrance of the Z6 holding pool (Fig. 2c). Rapid passages (<1 min 30 s) through this small area might have been undetected. Nevertheless, at least 43% (38/89) of all incursions into Z5B attested fish stationing in Z5C. Twelve of the 16 salmon frequenting Z5B were detected in Z5C. They spent a median time of 4.5 min (range 45 s–1 h 14 min) in this small zone. Among the 16 salmon that

reached Z5B, 11 (69%) continued up to Z6 (Fig. 3), with three of them passing through the V-shaped entrance on two to three occasions. The median time from first arrival in Z5 to first recording in Z6 was 3.1 days (IQR = 9.1, $n = 11$).

To prevent fish injury and mortality in the fish lift, in particular during the peak period of Allis shad migration, the frequency of raising the tank was adjusted, with the period between cycles decreasing from 60 min in March–April to 20–30 min in May–June. Such an increased rhythm of lift operation (from 1 up to 2–3 tank lifts per hour) did not limit the probability that the fish went closer to the fish pass entrance (i.e. P from Z5 to Z5B), nor did it disrupt passage through the V-shaped entrance (i.e. P from Z5B to Z6), but it did tend to improve upstream transfer (i.e. P from Z6 to upstream of the power plant) by limiting returns out of the facility (Table 3).

Table 3. Probabilities (P) of progress into the fish lift of the Golfech power plant according to rhythms of lift operation. Periods between cycles of the tank raising varied from 20–30 min to 60 min

Probability of fish passage between zones	Inter-cycle period of 20–30 min	Inter-cycle period of 60 min	Mann-Whitney U -test	
			U	P value
P from Z5 to Z5B	0.06	0.07	167467.5	0.803
P from Z5B to Z6	0.15	0.19	955.5	0.671
P from Z6 to upstream	0.86	0.38	14.5	0.066

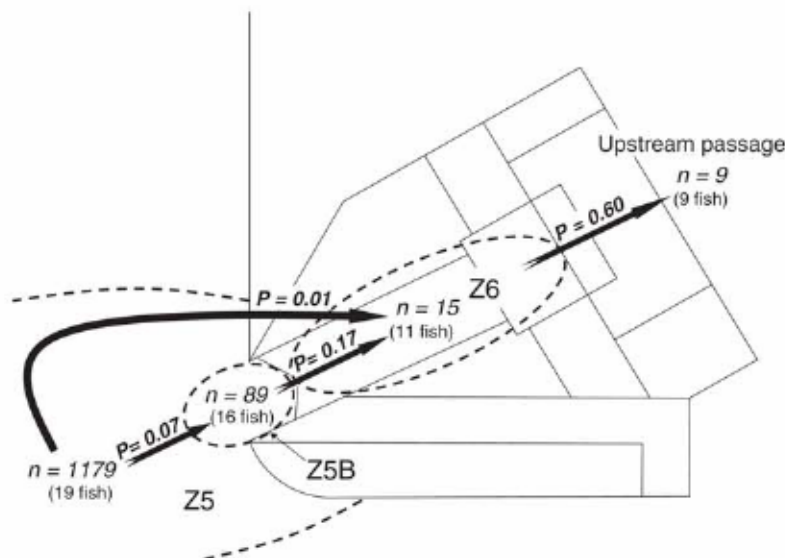


Figure 3. Probabilities (P) of passage (based on number of entries, n) into the different detection zones delimited in the immediate vicinity and within the fish lift at the Golfech power plant. Numbers of tagged salmon detected in each zone are also given.

Discussion

Although the current radio-tracking study involved only a small sample of fish ($n = 19$), it was useful to emphasise the difficulties encountered by adult salmon to pass over the Golfech-Malause hydroelectric complex and to analyse salmon behaviour in relation to the fish lift.

The vast majority of salmon entered the tailrace when they arrived for the first time at the complex. This initial choice of route suggested that salmon followed the main discharge from the power plant outlet, as observed at numerous other large hydroelectric complexes (e.g. Rivinoja, McKinnell & Lundqvist 2001; Calles & Greenberg 2005). When salmon entered into the bypass stretch, their progression appeared to be impeded by a number of weirs, in particular the lower-most one (weir 5), and probably by low flow spilling over the Malause dam.

All tagged fish reaching this complex, even the one that first migrated upstream to the bypass stretch, were detected below the power plant where the fish lift was built, but only 47% succeeded in passing over this complex. The passage efficiency estimates for other fish pass types designed for salmon (e.g. Chanseau *et al.* 1999; Croze 2005) indicated very variable efficiency (range 35–100%), depending partly on the type of fish pass. The few studies conducted on Atlantic salmon at fish lifts also indicated limited efficiency. Bach *et al.* (2000) observed that 5 of the 10 radio-tagged salmon reaching the dam of Poutès, France, were transferred over it because of the fish lift installed. The efficiency of another fish lift constructed at the Baigts dam, France, was estimated by Larinier *et al.* (2005) at 87%, which the authors concluded could be improved. This suggests that it is feasible to obtain a high level of efficiency (about 90–100%) with a fish-lift type pass for salmon. Such a level should have to be attained for diadromous species, in particular for adult salmonids ascending rivers to spawn (Lucas & Baras 2001).

At Golfech, the mean delay before salmon passed over the power plant via the fish lift was 12.5 days. Similar mean delays between first approach below a dam or a power plant and final successful entry in a fish pass were recorded during previous studies (14 days, Laine 1995; 14.8 days, Gowans, Armstrong & Priede 1999), even at a hydroelectric complex fitted with a fish lift (9 days, Larinier *et al.* 2005). During this delay, salmon were seeking their way and holding positions in tailrace, confluence area, bypass stretch and even downstream from the site. Similar behaviour of migrating tagged salmon confronted with hydroelectric dams was observed elsewhere (Chanseau &

Larinier 2000). It is well-known that adult salmon may remain in the same area of a river for several weeks or months (Hawkins & Smith 1986). As suggested by Gowans *et al.* (1999) at Pitlochry Dam, Scotland, radio-tagged fish that approached the Golfech-Malause complex but did not ascend the ladder for a period of days or weeks may have entered quiescent periods in their migration. They may also be delayed because these individuals failed to find the ladder entrance, as a result of its location or inadequate attractiveness.

There is little information on fish behaviour, and especially Atlantic salmon, with respect to fish pass entrance (Northcote 1998). To evaluate the location of the fish pass entrance, Larinier *et al.* (2005) suggested calculating the number of visits to the fish pass entrance per visit below a dam. They found values of this criterion around 2 for an efficient vertical-slot pool fish pass and 0.3 for a fish lift. With a mean of 3.3 entries in Z5 per visit into the below plant sector, the vicinity of the Golfech fish lift entrance appeared to be regularly frequented by salmon. In addition, all the tagged salmon rapidly approached the zone near the fish pass entrance (Z5) (79% within one hour of their arrival).

The low Golfech fish lift efficiency could not be related to the dimensions or other properties of the holding pool or the entrance (in terms of head drop at the entrance, current velocities, width, depth, volume or volumetric dissipated power; detailed values reviewed by Travade *et al.* 1992), which follow criteria recommended by Clay (1995) and Travade & Larinier (2002). It therefore appeared to be linked, at least partly, with its inadequate attractiveness for fish. Indeed, successful fish were those that stayed proportionally the longest in areas Z4 and Z5 in the vicinity of the fish pass entrance. Prolonged stays within these areas were required for any successful entry into the fish pass.

Another criterion often used to evaluate fish attraction into a fish pass is the number of visits at its entrance before the upstream passage. Gowans *et al.* (1999) denoted that the majority of salmon visited a ladder entrance more than once before ascending. Nevertheless, the maximum number of visits at this entrance (area similar to that of the zone Z5 at Golfech fish lift entrance) before ascent was limited to 10. Larinier *et al.* (2005) indicated means of 16 and 19 entries at the entrance of a vertical-slot pool fish pass and of a fish lift respectively, before a successful passage. At Golfech, the number of visits near the pass entrance before passing over was greater, mean of 51 (range 5–91).

The lack of attractiveness of the lift can be related to relatively low flow from the lift, which does not

O. CROZE ET AL.

encourage salmon to get closer to the entrance (passage zone Z5 to zone Z5B) and to enter the holding pool (passage from zone Z5B to zone Z6). The discharge through the Golfech fish lift is about $4.5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ($5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ at most). This is probably insufficient to compete with a maximum turbine discharge capacity of $540 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. Indeed, the flow passing through the fishway must generally be approximately 1–5% of the competing flow (i.e. river, spill or turbine discharge) if the fish passage facility is correctly positioned (Larinier 2002a). Fishway discharges of at least 4% and often > 10% during the main spawning migration period may not be sufficient to attract fish when facilities are not well located (Calles & Greenberg 2005). Larinier *et al.* (2005) even recommended a fish lift attraction flow corresponding to about 10–20% of the turbine discharge at the Baigts power plant.

An additional explanation for the poor performance of the Golfech fish lift could be related to one particularity of this type of fish pass which involves fish trapping (Travade & Larinier 2002). The main inconvenience of a trapping device is its negative effect on the efficiency of a fishway, since some species, such as shad, or some individuals could be reluctant to enter a trap (Larinier 1998). The present study confirmed that passing through the V-shaped entrance of the fish lift holding pool could be dissuasive as indicated by the relatively low probability (i.e. 0.17) of passage from zone Z5B to zone Z6 and by the stationing of 12 salmon in the small zone Z5C. This contributed to limiting entries into the fish lift holding pool. A similar probability (i.e. 0.15) was observed for passing the trap of the Baigts fish lift (Larinier *et al.* 2005). By contrast, at the V-shaped entrance of the Poutès fish lift, there seemed to be a higher probability of salmon entering the fish lift trap, with 6 of the 14 fish present (i.e. 43%) in front of the lift entrance being captured (Bach *et al.* 2000).

With 40% of all entries into the Z6 holding pool resulting in the return of fish outside the fish lift, the V-shaped entrance displayed limited efficiency as a non-return device. According to Laine (1995), fish often need to become acquainted with fish pass entrances and even the lowest parts of the fish pass, before finally starting to climb them. Nevertheless, when fishway dimensions and current velocities are well calculated, most entries into the facility permit an upstream passage at the first attempt. Gowans *et al.* (1999) observed that only 4 out of 29 radio-tagged salmon (14%) passing over the Pitlochry Dam entered its pool fish pass several times. Calles & Greenberg (2005) noted that between 90 and 100% of the salmonids that entered two natural-like fishways

succeeded in ascending the facilities. In the case of a fish lift, retreats from the lower part of the fish passage facility are certainly because fish are blocked in a holding pool limited in volume and have to wait for a tank to be raised to pass over the obstruction. The present study confirms the difficulties for fish remaining in a holding pool; the probability that fish will escape from it increasing over time.

The efficiency of the lift may also be improved by changing the geometry of the V-shaped entrance: an increase in length of each grid panel causing a reduction of the angle between the grids and the lateral walls of the holding pool should presumably limit reluctance and then improve entry of fish into the holding pool. Another potential improvement concerns the enhancement of the non-return effect of the V-shaped trap. Travade & Larinier (2002) suggested to fit hinged vertical non-return rods in the orifice of a fish trap to act as a valve, but this would probably increase the negative, repellent effect of the trap. A better solution might be to add a second V-trap downstream from the current one, as developed at the Baigts lift entrance (Larinier *et al.* 2005). Lastly, maintaining two to three tank lifts per hour should be considered to further limit fish return outside the facility, on condition that such a rhythm does not generate excessive mechanical breakdowns of the system.

To conclude, the use of telemetry with a large number of automatic listening stations delimitating numerous detection zones, particularly in the tailrace, below the plant and around the fish lift, permitted the fine-scale monitoring of fish movements. Compared with previous ordinary visual observations and migration rhythm records (Travade *et al.* 1998) this technique, despite a limited fish sample, was helpful in evaluating the functionality of the fish passage facility and ways of improving it in the short term.

Acknowledgements

The study was funded by the Adour-Garonne Water Authority with additional financial support from the European Union and the French Institute of Agricultural and Environmental Engineering Research (Cemagref). The authors would also like to thank the Association for Migratory Fish on the Garonne-Dordogne basin (MIGADO) for their great contribution to fish trapping.

References

Bach J.M., Bruyère F., Poupard P.Y. & Rancon J. (2000) *Etude du franchissement (dévalaison – montaison)*

- du complexe hydroélectrique de Poutès – Monistrol par les saumons en 1999. Saint-Pourçain-sur-Sioule: Logrami, Loire Grands Migrateurs. 34 pp. (In French.)
- Barry T. & Kynard B. (1986) Attraction of adult American shad to fish lifts at Holyoke dam, Connecticut River. *North American Journal of Fisheries Management* **6**, 233–241.
- Bridger C.J. & Booth R.K. (2003) The effects of biotelemetry transmitter presence and attachment procedures on fish physiology and behaviour. *Reviews in Fisheries Science* **11**, 13–34.
- Calles E.O. & Greenberg L.A. (2005) Evaluation of nature-like fishways for re-establishing connectivity in fragmented salmonid populations in the river Emån. *River Research and Applications* **21**, 951–960.
- Carmichael G.J. & Tomasso J.R. (1988) Survey of fish transportation equipment and techniques. *The Progressive Fish-Culturist* **50**, 155–159.
- Chanseau M. & Larinier M. (2000) The impact of obstacles on the Pau River (France) on the upstream migration of returning adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). In: A. Moore & I. Russell (eds) *Advances in Fish Telemetry*. Lowestoft: CEFAS, pp. 257–264.
- Chanseau M., Croze O. & Larinier M. (1999) The behaviour of returning adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the vicinity of a hydroelectric plant on the Gave de Pau river (France) as determined by radiotelemetry. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **353/354**, 211–237.
- Clay C.H. (1995) *Design of Fishways and Other Fish Facilities*. Boca Raton, FL: Lewis Publishers, CRC Press Inc., 248 pp.
- Croze O. (2005) Radio-tracking: a useful tool for the Aulne Atlantic salmon rehabilitation program. In: M.T. Spedicato, G. Lembo & G. Marmulla (eds) *Aquatic Telemetry: Advances and Applications*. Rome: FAO/COISPA, pp. 13–24.
- Dalley P.J. (1980) *A review of fish passage facilities for American shad. Presented to Northeast Fish and Wildlife Conference*. Ellenville, New-York: Northeast Society of Conservation Engineers, 32 pp.
- Gowans A.R.D., Armstrong J.D. & Priede I.G. (1999) Movements of adult Atlantic salmon in relation to a hydroelectric dam and fish ladder. *Journal of Fish Biology* **54**, 713–726.
- Hawkins A.D. & Smith G.W. (1986) *Radio-tracking observations on Atlantic salmon ascending the Aberdeenshire Dee*. Edinburgh: Scottish Fisheries Research Report 36, 24 pp.
- Hoskonen P. & Pirhonen J. (2004) Temperature effects on anaesthesia with clove oil in six temperate-zone fishes. *Journal of Fish Biology* **64**, 1136–1142.
- Kynard B. (1998) Twenty-two years of passing shortnose sturgeon in fish lifts on the Connecticut River: what has been learned? In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds) *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 255–264.
- Laine A. (1995) Fish swimming behaviour in Finnish fishways. In: S. Komura (ed.) *Proceedings of the International Symposium on Fishways '95 in Gifu, Japan*. Gifu: Organising Committee for International Symposium on Fishways, pp. 323–328.
- Laine A., Jokivirta T. & Katopodis C. (2002) Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and sea trout, *Salmo trutta* L., passage in a regulated northern river: fishway efficiency, fish entrance and environmental factors. *Fisheries Management and Ecology* **9**, 65–77.
- Larinier M. (1998) Upstream and downstream fish passage experience in France. In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds) *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 127–145.
- Larinier M. (2002a) Location of fishways. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364**(Suppl.), 39–53.
- Larinier M. (2002b) Pool fishways, pre-barrages and natural bypass channels. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364**(Suppl.), 54–82.
- Larinier M., Chanseau M., Bau F. & Croze O. (2005) The use of radiotelemetry for optimizing fish pass design. In: M.T. Spedicato, G. Lembo & G. Marmulla (eds) *Aquatic Telemetry: Advances and Applications*. Rome: FAO/COISPA, pp. 53–60.
- Lucas M.C. & Baras E. (2001) *Migration of Freshwater Fishes*. Oxford: Blackwell Science, 420 pp.
- Northcote T.G. (1998) Migratory behaviour of fish and its significance to movement through riverine fish passage facilities. In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds) *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 3–15.
- Oldani N.O. & Baigún C.R.M. (2002) Performance of a fishway system in a major South American dam on the Parana River (Argentina–Paraguay). *River Research and Applications* **18**, 171–183.
- Pavlov D.S. (1989) *Structures assisting the migrations of non-salmonid fish: USSR*. Rome: FAO Fisheries Technical Paper **308**, 97 pp.
- Rivinoja P., McKinnell S. & Lundqvist H. (2001) Hindrances to upstream migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a northern Swedish river caused by a hydroelectric power-station. *Regulated Rivers: Research and Management* **17**, 101–115.
- Santos J.M., Ferreira M.T., Godinho F.N. & Bochechas J. (2002) Performance of fish lift recently built at the Touvedo dam on the Lima River, Portugal. *Journal of Applied Ichthyology* **18**, 118–123.
- Sprankle K. (2005) Interdam movements and passage attraction of American shad in the lower Merrimack River main stem. *North American Journal of Fisheries Management* **25**, 1456–1466.

O. CROZE ET AL.

- Travade F. & Larinier M. (2002) Fish locks and fish lifts. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364**(Suppl.), 102–118.
- Travade F., Larinier M., Trivellato D. & Dartiguelongue J. (1992) Conception d'un ascenseur à poissons adapté à l'alose (*Alosa alosa*) sur un grand cours d'eau : l'ascenseur de Golfech sur la Garonne. *Hydroécologie Appliquée* **4**, 91–119. (In French.)
- Travade F., Larinier M., Boyer-Bernard S. & Dartiguelongue J. (1998) Performance of four fish pass installations recently built on two rivers in south-west France. In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds) *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 146–170.
- Zar J.H. (1984) *Biostatistical Analysis*. New Jersey: Prentice Hall Inc., 718 pp.

3. COMPLEMENT DE RESULTATS

Trois des 25 saumons lâchés en aval de Golfech ont été, en plus de leur émetteur, équipés d'une marque archive susceptible d'enregistrer à pas de temps court (15 minutes) et régulier, la température et la profondeur de vie de l'animal. Ces marques archives ou DST (Data Storage Tag) de marque Star-Oddi Ltd., (Modèle DST-milli ; longueur : 38.4 mm ; diamètre : 12.5 mm ; poids : 5 g dans l'eau) ont été implantées, à l'aide d'un double trocart, à la base de l'attache de la nageoire dorsale (Figure 47) après désinfection de la marque, du matériel de marquage et de la zone de fixation par application d'iode (solution de Vétédine à 50%). De plus, afin de réduire le risque de dégénérescence d'une éventuelle infection locale en septicémie, un antibiotique à spectre large de type Nuflor a été injecté en intramusculaire à raison d'une dose systématique de 0.5 mL de produit actif par sujet. Ce produit est destiné à protéger le poisson pendant environ 10 jours, soit pendant le temps nécessaire à la cicatrisation (Lautraite, *comm. pers.*). Afin d'en exploiter les enregistrements, ces marques doivent impérativement être récupérées, ne pouvant être lues à distance.

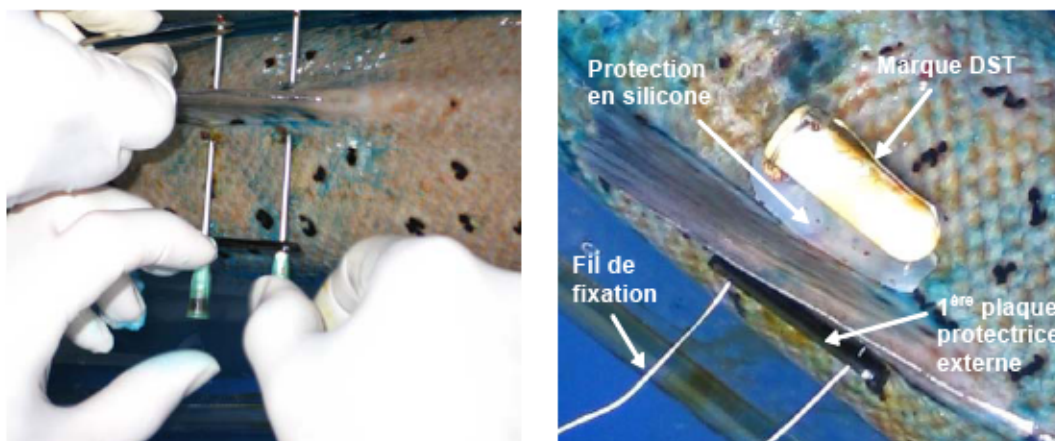


Figure 47 : Illustration de la mise en place d'une marque DST avec à gauche le double trocart en place destiné à permettre le passage du fil de fixation et à droite la marque en place avant que le fil soit noué.

La pose d'une marque DST sur certains des saumons radiomarqués avait pour premier objectif d'identifier d'éventuelles zones d'abris thermiques sur la Garonne aval, jusqu'à Toulouse, qui auraient pu permettre aux saumons encore dans ce secteur en été, de survivre aux fortes températures susceptibles d'y être rencontrées.

La récupération d'une des trois marques archives fixées à un saumon radiomarqué et lâché en aval de Golfech, a également permis d'obtenir des compléments d'informations sur le comportement du saumon au niveau de cet aménagement hydroélectrique. Ce poisson a en effet fréquenté le canal de fuite de la centrale de Golfech et le pied de l'usine avant de

réussir à franchir l'aménagement, puis parcourir rapidement le canal d'amenée, traverser la retenue de St-Nicolas-de-la-Grave formée par le barrage de Malause et progresser en Garonne courante jusqu'à plus de 33 km en amont de la centrale (Figure 48).

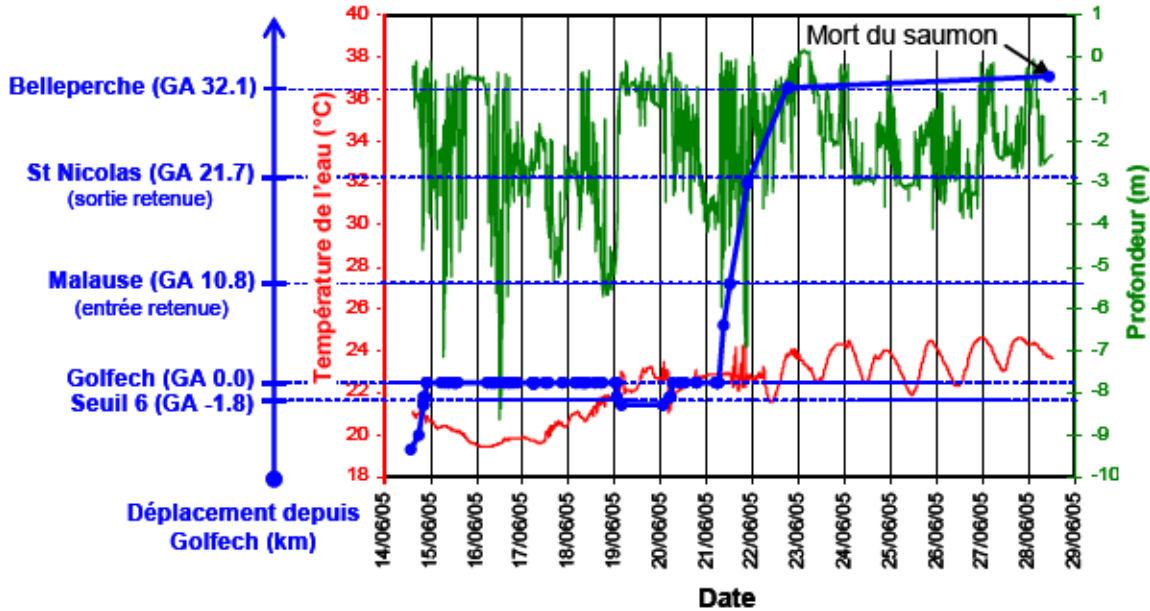


Figure 48 : Déplacements du saumon doublement marqué d'un émetteur radio et d'une marque DST depuis son point de lâcher, 7.2 km en aval de l'aménagement hydroélectrique de Golfech jusqu'à sa mort, survenue plus de 33 km en amont de cet aménagement (en bleu) et évolution des températures (en rouge) et profondeurs (en vert) fréquentées.

La profondeur du canal de fuite de la centrale hydroélectrique de Golfech est variable en fonction du débit de Garonne mais aussi des secteurs, principalement au pied de la centrale, au niveau des zones couvertes par les antennes de réception radio. Lors de la présence du saumon équipé d'une DST, cette profondeur variait d'environ 10.3 m au pied même de la centrale jusqu'à environ 4.3 m, 30 m plus en aval. La section transversale de ce canal est trapézoïdale, la largeur du fond plat variant de 38 m au pied de la centrale à 64 m, 30 m plus en aval. La profondeur maximale de chacune des zones de réception est indiquée à la figure 49. Lorsque le saumon fréquente les zones de réception Z0 et Z1 ou la partie du canal de fuite située plus en aval, où la profondeur maximale reste limitée à 4.3 m, il peut être rencontré sur quasiment toute la colonne d'eau. Au pied même de la centrale, où les profondeurs sont plus importantes, il fréquente une large plage de profondeurs variant de 0 à -9 m. Néanmoins, il est majoritairement rencontré dans les six premiers mètres de la colonne d'eau (dans 100%, 92% et 99% respectivement pour Z2, Z3 et Z4). A ce niveau de l'entrée de l'ascenseur, la profondeur minimale est trouvée au droit de la vanne permettant de régler la chute à l'entrée du dispositif (environ 1.6-1.7 m), le fond en amont immédiat de cette vanne étant situé 3.3 m environ sous le niveau d'eau dans les conditions de présence du poisson. Lors de sa présence en Z5 et en Z5B (sachant que dans ce dernier cas le poisson

peut aussi bien être en amont qu'en aval de la vanne) le saumon est respectivement rencontré dans 54% et 40% des cas à moins de 1.7 m de profondeur.

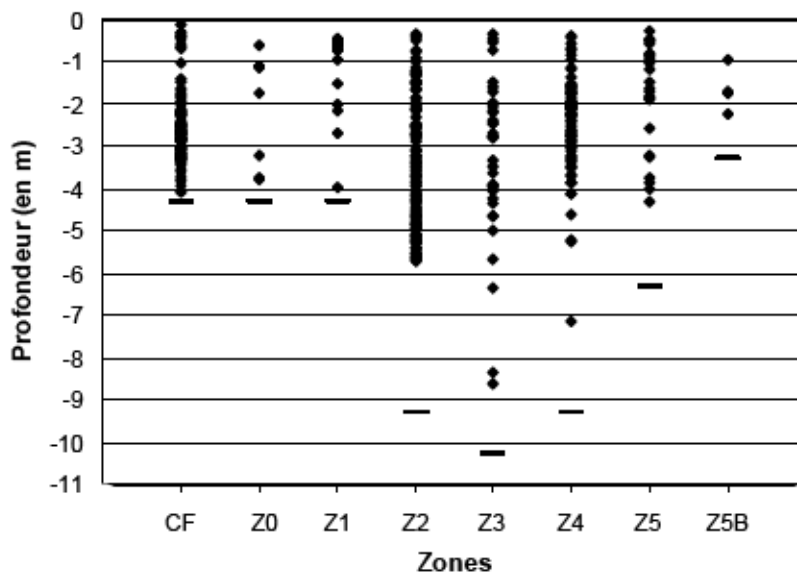


Figure 49 : Profondeurs fréquentées par le saumon équipé d'une marque DST dans le canal de fuite de Golfech. Z0 à Z5B correspondent aux différentes zones de réception définies au pied de la centrale hydroélectrique et CF correspond au reste du canal de fuite. Les traits horizontaux représentent la profondeur maximale de chaque zone lors de la présence du poisson.

La relation entre les profondeurs fréquentées dans le canal de fuite et les horaires indiquent que les quelques incursions de ce poisson dans les zones les plus profondes (< - 6 m) ont été réalisées en journée (Figure 50a).

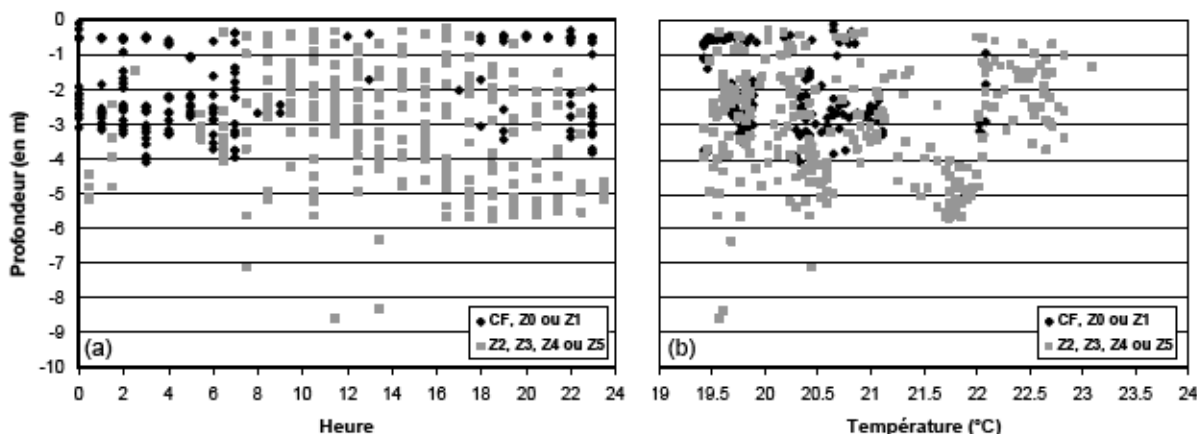


Figure 50 : Profondeurs fréquentées au cours du nycthémère par le saumon marqué d'une marque DST lors de sa présence dans les différentes zones du canal de fuite de la centrale hydroélectrique de Golfech (a) et relation entre la profondeur et la température (b).

Il apparaît également que ce saumon peut être rencontré à proximité de la centrale (zones Z2 à Z5) à peu près à toute heure de la journée, avec visiblement une moindre présence en

seconde partie de nuit, alors qu'il fréquente les zones plus aval du canal de fuite (CF, Z0 et Z1) principalement la nuit. Il n'apparaît pas de relation (Corrélation de Pearson ; $r^2=0.03$) entre la profondeur fréquentée dans le canal de fuite et la température de l'eau à cet endroit (Figure 50b), ce qui révèle que la colonne d'eau est probablement homogène thermiquement à ce niveau du fait du brassage lié au fonctionnement de la centrale.

4. DISCUSSION

Bien que le test de double marquage (émetteur radio et marque DST) n'ait porté que sur un échantillon réduit et que la DST n'ait pu être récupérée que pour un poisson ayant fréquenté l'aménagement de Golfech/Malause, il est apparu que l'utilisation simultanée de ces deux marques pouvait permettre d'obtenir des informations utiles sur les profondeurs et températures fréquentées. Même si les taux de recapture de poissons préalablement marqués à l'aide d'une DST, en particulier lorsque l'étude porte sur des secteurs et espèces fortement exploitées (e.g. 45% pour de la morue du pacifique, *Gadus macrocephalus* (Tilesius), en milieu marin ; Nichol *et al.*, 2007) ou sur des cours d'eau où sont implantées des stations de piégeage (82% de recaptures de truites de mer, *Salmo trutta* L., et d'ombles chevalier, *Salvelinus alpinus* L., préalablement marqués à l'âge adulte au cours d'une migration de dévalaison, que ce soit grâce à la pêche en mer ou à un piège de montaison installé en rivière ; Rikardsen & Thorstad, 2006), les taux de recapture sont généralement plus faibles, de l'ordre de 15 à 20% (Godo & Michalsen, 2000 ; Hunter *et al.*, 2004). L'association d'une marque DST et d'un émetteur radio peut permettre d'optimiser les chances de récupération, la position de poissons doublement marqués pouvant être connue en permanence, ce qui permet d'envisager des opérations de pêche très ciblées ou la récupération rapide *post mortem* comme ce fut le cas dans la présente étude.

Les informations recueillies lors de ce test semblent faire apparaître une préférence pour les couches les moins profondes (moins de 4 à 6 m de profondeur) lorsque le poisson se situe dans le canal de fuite, et plus particulièrement au pied de la centrale. Un tel constat, qui reste à confirmer, puisque ne portant que sur un seul individu, rejoint les observations de Lundqvist *et al.* (2008) sur un autre aménagement hydroélectrique.

Dans les premiers mètres de la colonne d'eau, le poisson ne semble en revanche pas privilégier une profondeur en particulier. De plus, lorsqu'il se situe à proximité de l'entrée de la passe, il fréquente fréquemment des profondeurs inférieures à celle de l'entrée de la passe, révélant que la profondeur de l'entrée de l'ascenseur à poissons de Golfech ne constitue probablement pas un frein à la pénétration du poisson au sein du dispositif.

Les informations obtenues grâce à la marque DST ont également permis la mise en évidence d'une rythmicité de comportement au cours du nyctémère. Comme observé également sur des saumons au niveau du site de Baigts, sur le Gave de Pau (Chanseau *et al.*, 1999a), ce poisson remontait préférentiellement au cours de la journée au pied de l'aménagement pour se replier plus en aval au cours de la nuit. Des différences comportementales peuvent ainsi apparaître sur de courtes périodes, au pas de temps d'une journée.

L'étude des déplacements des saumons radiopistés à Golfech a également permis de mettre en exergue des évolutions comportementales à une échelle de temps plus longue, au cours de la totalité du blocage, les poissons fréquentant de moins en moins non seulement le secteur où est implanté l'ascenseur à poissons, mais aussi l'aménagement dans sa globalité, les replis plus en aval étant de plus en plus fréquents. Ce constat est peut-être lié à l'influence de certaines variables environnementales. Il pourrait également être le fait de facteurs intrinsèques. Il semble en effet logique de supposer qu'au fur et à mesure que le poisson reste bloqué, il perde progressivement de sa motivation à progresser et soit de plus en plus amené à aller rechercher d'autres voies de passage. L'étude, par le biais de la modélisation, des processus mis en œuvre lors du franchissement d'un obstacle, comme envisagée dans le chapitre suivant, doit mettre en œuvre des modèles capables d'intégrer cette variabilité de comportement au cours du temps. L'intégration de cette variabilité apparaît nécessaire pour au moins deux raisons. Tout d'abord, elle devrait permettre l'identification des facteurs à l'origine de ce changement d'attitude. Elle devrait également contribuer à une meilleure représentation de la franchissabilité d'un obstacle, la probabilité de franchir étant forcément amoindrie lorsque le poisson diminue son activité de recherche d'une voie de passage.

CHAPITRE 6 : MODELISATION DU FRANCHISSEMENT D'UN OBSTACLE

1. INTRODUCTION

A l'issue du présent travail conduit sur l'Aulne et la Garonne, le pourcentage de franchissement s'est avéré très variable en fonction des sites étudiés. Il apparaît donc primordial de mieux comprendre les facteurs pouvant influencer le franchissement des obstacles, afin d'aider à l'amélioration de leur franchissabilité, mais aussi pour tenter de prédire les taux de franchissement comme les retards qu'ils induisent à la migration.

Au chapitre 4, nous nous sommes intéressés à certains facteurs physiques (importance du cours d'eau, configuration et hauteur de l'obstacle, lieu d'implantation, débit et type de dispositif de franchissement...) pouvant influencer le niveau de réussite de passage en amont des différents obstacles étudiés. Cette approche, quoique intéressante, ne permet néanmoins pas l'étude complète de la franchissabilité d'un obstacle qui dépend non seulement du taux de réussite (i.e. du pourcentage de franchissement) mais aussi du délai nécessaire à l'obtention de ce franchissement.

La notion de retard migratoire constitue en effet une composante importante de l'évaluation de la franchissabilité des obstacles, surtout lorsqu'on s'intéresse aux espèces anadromes qui ont un temps limité pour rejoindre leurs zones de reproduction (Porcher & Travade, 2002). La méthode à employer doit donc permettre de considérer la durée de blocage, c'est-à-dire le délai séparant la première arrivée d'un poisson au droit d'un obstacle de son dernier départ du pied de cet obstacle.

Ce dernier départ peut s'effectuer vers l'amont, ce qui correspond à un franchissement, mais aussi vers l'aval, ce qui correspond alors à un renoncement. Dans ce dernier cas, le poisson renonce définitivement à tenter de franchir l'obstacle et ne se représentera plus jamais à son pied. Ce n'est donc pas un seul processus qui est mis en œuvre lors de la tentative de franchissement, mais deux processus : le franchissement et le renoncement. La méthode de modélisation à retenir doit donc être susceptible de considérer ces deux processus qui se trouvent être des processus concurrents.

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. L'analyse de survie : un cadre de modélisation adapté à l'étude du franchissement des obstacles

2.1.1. Exemple simple d'analyse de survie en temps continu et hasard constant

Les modèles d'analyse de survie sont fréquemment utilisés dans le domaine biomédical, en épidémiologie (Giorgi *et al.*, 2005), où l'évènement étudié est souvent relatif au décès, voire à la guérison des individus étudiés. Mais le type de données étudiées ne se limite pas à l'évènement fatal d'une pathologie létale et peut s'étendre à toute première apparition d'un évènement ponctuel dans le temps dont la date d'apparition est aléatoire. Ces modèles se déclinent sous différentes formes. Le plus simple d'entre eux correspond à un modèle d'analyse de survie en temps continu, avec un hasard fixe. Un tel modèle est construit de la manière suivante (Congdon, 2001).

Considérons T , une variable continue représentant la date d'apparition d'un évènement ponctuel et $f(t)$, la fonction de répartition, telle que la probabilité de changer d'état (i.e. mourant) sur un intervalle de temps dt est égale à $f(t)dt$. Alors, la fonction de distribution cumulée de T correspond à la probabilité qu'une mortalité intervienne avant t :

$$F(t) = P(T < t) = \int_0^t f(u)du .$$

Le complémentaire de cette fonction, appelée fonction de survie ou $S(t)$, correspond à la probabilité qu'une mortalité intervienne après un délai supérieur à t , c'est-à-dire à la probabilité que la durée de vie soit au moins t :

$$S(t) = 1 - F(t) = P(T \geq t) .$$

La fonction de survie s'articule avec une autre notion fondamentale, la notion de risque de décès au temps t . Ce risque (ou fonction de hasard $h(t)$) correspond à la probabilité de décéder dans l'intervalle de temps compris entre t et $t + dt$ sachant que l'individu observé est encore vivant juste avant t . Le lien entre les fonctions de survie et de hasard est donné par l'expression suivante (démonstration en annexe 4) :

$$S(t) = \exp[-H(t)] \text{ avec } H(t) = \int_0^t h(u)du \text{ qui correspond au taux de hasard cumulé.}$$

Le modèle de survie le plus simple fixe un hasard constant. C'est le cas classique du modèle exponentiel où le taux de hasard (aussi appelé taux de mortalité instantanée) est $h(t) = \lambda$. La survie est alors une fonction exponentielle décroissante du temps $S(t) = \exp(-\lambda t)$ et la fonction de densité $f(t) = \lambda \exp(-\lambda t)$ est une loi exponentielle de paramètre λ .

2.1.2. Application à la problématique du franchissement des obstacles

Le franchissement d'un obstacle correspond à un évènement qui ne va se produire, s'il se produit, qu'au bout d'un temps donné ou durée de blocage et ce, une unique fois pour un obstacle donné. Un tel évènement rentre tout à fait dans le champ des évènements que l'on peut étudier par la méthode d'analyse de survie. Dans ce cas, le franchissement est assimilé à une mortalité, et le blocage à la survie du poisson.

Néanmoins, la méthode à employer pour notre application est un peu plus complexe que la simple analyse de survie en temps continu à hasard constant au cours du temps puisque :

- le processus même de franchissement rentre en concurrence avec un autre processus qui se déroule simultanément et qui correspond au renoncement,
- le franchissement, comme le renoncement, sont certainement dépendants de covariables propres à l'individu, mais aussi de covariables environnementales évoluant au cours du blocage, ce qui induit un hasard variable au cours du temps.

Une façon simple d'introduire l'effet de covariables évoluant au cours du temps consiste à travailler en temps discrétisé (Congdon, 2001). Nous définissons une succession d'intervalles de temps j compris entre t_j et t_{j+1} et nous supposons que le vecteur de covariables x est constant sur l'intervalle j et prend la valeur $x[j]$, mais peut varier d'un intervalle de temps à l'autre. Nous supposons alors que le hasard $h_j(t)$ au sein de l'intervalle de temps j est constant au cours de chaque intervalle de temps, $h_j(t) = \lambda[j]$, avec $\lambda[j]$ qui dépend explicitement du vecteur de covariables $x[j]$.

Pour introduire plusieurs processus concurrents en temps discrétisé, nous avons repris le modèle présenté par Congdon (2001, pp. 459-464) en considérant qu'au cours d'un intervalle de temps j , un poisson peut soit franchir, soit renoncer, soit rester bloqué.

Si nous notons $I_{fate}[i, j]$, l'indicatrice de l'état d'un individu i au cours du $j^{\text{ème}}$ intervalle de temps, alors :

$$Ifate[i, j] \sim dcat(P[i, j, 1], P[i, j, 2], P[i, j, 3])$$

avec :

$P[i, j, 1]$ = probabilité d'un individu i de rester bloqué au cours du $j^{\text{ème}}$ intervalle de temps,

$P[i, j, 2]$ = probabilité d'un individu i de renoncer au cours du $j^{\text{ème}}$ intervalle de temps,

$P[i, j, 3]$ = probabilité d'un individu i de franchir au cours du $j^{\text{ème}}$ intervalle de temps,

sachant que la somme de ces trois probabilités doit être égale à 1.

Ces différentes probabilités sont définies comme suit (cf. détail du calcul donné en annexe 5) :

$$P[i, j, 1] = \exp(-\lambda[i, j, 2] - \lambda[i, j, 3])$$

$$P[i, j, 2] = \frac{\lambda[i, j, 2]}{\lambda[i, j, 2] + \lambda[i, j, 3]} \times (1 - \exp(-\lambda[i, j, 2] - \lambda[i, j, 3]))$$

$$P[i, j, 3] = \frac{\lambda[i, j, 3]}{\lambda[i, j, 2] + \lambda[i, j, 3]} \times (1 - \exp(-\lambda[i, j, 2] - \lambda[i, j, 3]))$$

Afin d'intégrer un hasard variable entre les intervalles de temps j , nous avons exprimé les hasards relatifs aux processus de franchissement et de renoncement sous forme d'une combinaison linéaire des différentes covariables dont nous souhaitons tester l'effet, combiné avec une exponentielle afin de garantir un hasard positif. Ces covariables peuvent être de différentes natures. Il peut s'agir du temps depuis le début du blocage, mais aussi de variables environnementales ou relatives aux individus. Ainsi, pour le processus de renoncement, nous posons :

$$\lambda[i, j, 2] = \exp(\alpha_2 + \beta_2 j + \gamma_2 \varepsilon_2[i, j] + \delta_2 \zeta_2[i]) \quad (1)$$

avec $\varepsilon_2[i, j]$ le vecteur de covariables environnementales rencontrées par l'individu i au cours du $j^{\text{ème}}$ intervalle de temps, $\zeta_2[i]$ le vecteur de covariables propres à l'individu i , α_2 , β_2 , γ_2 et δ_2 les paramètres invariants quel que soit $[i, j]$.

De la même façon, pour le processus de franchissement :

$$\lambda[i, j, 3] = \exp(\alpha_3 + \beta_3 j + \gamma_3 \varepsilon_3[i, j] + \delta_3 \zeta_3[i]) \quad (2)$$

avec $\varepsilon_3[i, j]$ le vecteur de covariables environnementales rencontrées par l'individu i au cours du $j^{\text{ème}}$ intervalle de temps, $\zeta_3[i]$ le vecteur de covariables propres à l'individu i , α_3 , β_3 , γ_3 et δ_3 les paramètres invariants quel que soit $[i, j]$.

2.2. Inférences statistiques

Pour la réalisation d'inférences statistiques²¹, l'approche bayésienne (Annexe 6) a été retenue. Elle présente l'intérêt d'offrir un cadre cohérent pour le traitement de l'incertitude sous la forme de distributions de probabilités et facilite le traitement de modèles complexes. L'inférence bayésienne permet d'obtenir la distribution de probabilités jointes de l'ensemble des grandeurs inconnues d'un modèle conditionnellement aux données d'observations, aussi appelée la distribution *a posteriori*. L'approche bayésienne nécessite de définir des lois de distribution *a priori* des paramètres (α_2 , β_2 , γ_2 , δ_2 , α_3 , β_3 , γ_3 et δ_3) du modèle. Les priors choisis sont des lois normales indépendantes de moyenne nulle et de précision²² faible (0.01). De tels priors sont dits peu informatifs. Ils ont pour but de faire en sorte que les distributions *a posteriori* soient principalement le reflet de l'information apportée par les données d'observation.

Le cadre bayésien considère les paramètres comme des variables aléatoires et leur assigne une distribution de probabilité qui reflète le degré de crédibilité des différentes valeurs. Le fait qu'en statistiques fréquentistes, les paramètres sont des estimations fondées sur des approximations asymptotiques induit des biais importants lorsque les échantillons sont de petite taille (Scherrer, 1984). Ce biais est levé par l'analyse bayésienne qui rend le traitement statistique possible même pour des échantillons de petite taille (Gazey & Staley, 1986 ; Chao, 1989) et semble donc particulièrement adapté au traitement des données d'opérations de radiopistage, le nombre d'individus suivis étant le plus souvent limité.

Les inférences bayésiennes ont été réalisées à l'aide du logiciel OpenBUGS (Spiegelhalter *et al.*, 2007). Ce logiciel permet d'obtenir un échantillon représentatif de la distribution *a posteriori* jointe de toutes les inconnues d'un modèle. Il met en œuvre cet échantillonnage par des méthodes de Monte Carlo par Chaîne de Markov (cf. Annexe 6) ou MCMC

²¹ L'inférence statistique consiste à induire les caractéristiques inconnues d'une population à partir d'un échantillon issu de cette population. Les caractéristiques de l'échantillon, une fois connues, reflètent avec une certaine marge d'erreur possible celles de la population. L'inférence statistique est donc un ensemble de méthodes permettant de tirer des conclusions fiables à partir de données d'échantillons statistiques.

²² La précision est l'inverse de la variance. Une précision de 0.01 induit donc une forte variance (100).

(Spiegelhalter *et al.*, 2007). Les résultats d'inférence présentés par la suite sont basés sur un échantillon de taille 80 000. La convergence (i.e. la représentativité) de cet échantillon vis à vis de la distribution *a posteriori* jointe d'intérêt a été testée sous OpenBUGS en utilisant le diagnostic de Gelman-Rubin (Gelman & Rubin, 1992), modifié par Brooks & Gelman (1998), qui est un critère de mélange entre plusieurs chaînes.

2.3. Sélection de modèles

Différents modèles avec différentes combinaisons possibles des covariables sont envisageables (cf. §2.7 du présent chapitre). Étant donné le grand nombre de covariables retenues (cf. §2.7.3), une analyse systématique de toutes les combinaisons possibles s'est avérée infaisable. La stratégie retenue a été de tester les modèles "extrêmes", c'est-à-dire celui intégrant simultanément toutes les covariables retenues et ceux considérant chaque covariable de façon isolée. À partir de là, n'ont été gardées que les covariables présentant un effet significatif (au seuil de 10% de probabilité *a posteriori*) dans un de ces modèles extrêmes. Puis différentes combinaisons ont été effectuées entre les covariables conservées, en procédant par essais erreurs. Tout modèle conduisant à au moins un effet non significatif a été écarté.

Parmi tous les modèles candidats obtenus après cette première phase, un second tri a été effectué à partir du Critère d'Information de la Déviance (ou *DIC*).

Le *DIC* (Spiegelhalter *et al.*, 2002) est l'analogie bayésien du critère d'information d'Akaike (*AIC*). Il est donc d'autant plus petit que le modèle supporte bien les données. Bien qu'il soit difficile d'indiquer quelle différence maximale de *DIC* constitue une différence importante entre deux modèles, nous utilisons généralement de manière grossière les indications suivantes : un modèle avec un *DIC* supérieur de 10 unités à un autre peut être définitivement éliminé. Une différence entre 5 et 10 de *DIC* entre deux modèles est considérée comme conséquente. Une différence de moins de 5 de *DIC* est considérée comme ne permettant pas un choix sans équivoque.

Les modèles conservés après ce second tri, à effets tous significatifs, et pour lesquels le *DIC* ne varie pas plus de 5 points, peuvent donc être considérés comme statistiquement équivalents. Le choix ultime entre eux a été effectué en fonction de l'interprétabilité écologique des effets et de l'intérêt pour la gestion.

Pour le modèle finalement retenu, nous avons vérifié que la variance de la distribution *a posteriori* de chacun des paramètres estimés était sensiblement inférieure à la variance du

prior correspondant. Nous nous sommes ainsi assurés que les posteriors n'étaient pas sensibles au choix des priors.

2.4. Vérification du modèle *a posteriori*

Pour tester la validité du modèle choisi, nous procédons par comparaison de données répliquées y_{rep} *a posteriori* aux données observées y (Gelman *et al.*, 2004). Le principe de base de cette comparaison repose sur le fait que si le modèle représente correctement le processus ayant donné naissance aux données observées, alors des données simulées par le modèle *a posteriori* doivent ressembler aux données observées.

La distribution *a posteriori* de ces données répliquées, $p(y_{rep}|y, x)$, c'est-à-dire la probabilité d'observer y_{rep} sachant les observations y et pour les valeurs de covariables x observées correspondantes, s'obtient ainsi (Gelman *et al.*, 2004) :

$$p(y_{rep}|y, x) = \int p(y_{rep}|\theta)p(\theta|y)d\theta,$$

avec θ le vecteur des paramètres inconnus du modèle.

La comparaison entre les données observées et les répliqués a été effectuée sur des périodes k , définies à partir des observations. Chaque période inclut les jours allant du lendemain du jour où a lieu au moins un franchissement ou un renoncement jusqu'au jour où a lieu à nouveau au moins un franchissement ou un renoncement. L'effectif de poissons pour lequel nous procédons à des répliqués de données varie ainsi d'une période à l'autre. Il correspond au nombre de poissons observés qui étaient en situation de pouvoir franchir ou renoncer pour la période considérée.

Dans notre cas, nous pouvons ainsi facilement obtenir la distribution *a posteriori* de l'indicatrice $Ifate_{rep}[k, l, m]$ d'un individu répliqué l pour le jour m au cours de la période k . Cette distribution est obtenue par une démarche d'échantillonnage séquentielle consistant à :

- (i) effectuer des tirages dans la distribution *a posteriori* des paramètres (cf. §2.2) ;
- (ii) tirer $Ifate_{rep}[k, l, m]$ selon une loi catégorielle. Ainsi

$$Ifate_{rep}[k, l, m] \sim dcat(P_{rep}[k, l, m, 1], P_{rep}[k, l, m, 2], P_{rep}[k, l, m, 3])$$

avec

$P_{rep}[k,l,m,1]$ = probabilité d'un individu l d'être encore bloqué à l'issue du jour m de la k ème période,

$P_{rep}[k,l,m,2]$ = probabilité d'un individu l de renoncer au cours du jour m de la k ème période,

$P_{rep}[k,l,m,3]$ = probabilité d'un individu l de franchir au cours du jour m de la k ème période,

avec :

$$P_{rep}[k,l,m,1] = \exp(-\lambda_{rep}[k,l,m,2] - \lambda_{rep}[k,l,m,3]),$$

$$P_{rep}[k,l,m,2] = \frac{\lambda_{rep}[k,l,m,2]}{\lambda_{rep}[k,l,m,2] + \lambda_{rep}[k,l,m,3]} \times (1 - \exp(-\lambda_{rep}[k,l,m,2] - \lambda_{rep}[k,l,m,3])),$$

$$P_{rep}[k,l,m,3] = \frac{\lambda_{rep}[k,l,m,3]}{\lambda_{rep}[k,l,m,2] + \lambda_{rep}[k,l,m,3]} \times (1 - \exp(-\lambda_{rep}[k,l,m,2] - \lambda_{rep}[k,l,m,3])),$$

et

$$\lambda_{rep}[k,l,m,2] = \exp(\alpha_2 + \beta_2 j + \gamma_2 \varepsilon_2[k,l,m] + \delta_2 \zeta_2[l]),$$

$$\lambda_{rep}[k,l,m,3] = \exp(\alpha_3 + \beta_3 j + \gamma_3 \varepsilon_3[k,l,m] + \delta_3 \zeta_3[l]),$$

$\alpha_2, \beta_2, \gamma_2, \delta_2, \alpha_3, \beta_3, \gamma_3$ et δ_3 étant les valeurs des paramètres ou des vecteurs de paramètres tirés dans les distributions *a posteriori*.

En sommant les indicatrices $I_{fate_{rep}}[k,l,m]$ pour chacune des périodes k , nous obtenons la distribution *a posteriori* du nombre de franchissements et de renoncements correspondant aux données répliquées. Les comparaisons avec les données observées sont résumées par les "box plots" des distributions *a posteriori* de la différence entre données observées et données répliquées pour chaque intervalle de temps k .

2.5. Prédictions

Le formalisme bayésien permet la prédiction en prenant en compte à la fois la variabilité naturelle du phénomène étudié et l'incertitude liée à la quantité limitée de données sur laquelle a été effectuée l'inférence. La loi prédictive $p(y_{pred} | y, x_{pred})$, c'est-à-dire la probabilité d'observer y_{pred} dans le futur sachant les observations y et pour les valeurs de covariables x_{pred} pour lesquelles nous souhaitons faire la prédiction, s'obtient selon la même méthode que celle utilisée pour la vérification du modèle *a posteriori* :

$$p(y_{pred} | y, x_{pred}) = \int p(y_{pred} | \theta, x_{pred}) p(\theta | y) d\theta,$$

avec θ le vecteur des paramètres inconnus du modèle.

La moyenne prédictive est alors le meilleur pari compte tenu de l'état de connaissance tandis que l'intervalle de crédibilité associé offre des bornes raisonnables pour la prédiction et le contrôle (Girard & Parent, 2004). La loi prédictive s'obtient très simplement par simulation à partir d'un échantillon de la loi *a posteriori* et en échantillonnant le modèle conditionnellement à chaque valeur de la loi *a posteriori*. En effet, y_{pred} suit la même loi de probabilité que les données sachant les paramètres et les valeurs de covariables x_{pred} , distribution de probabilité qui est explicitement spécifiée par le modèle.

Dans ce cas, nous simulons *a posteriori* la distribution de l'indicatrice $I_{fate_{pred}}[a, b]$ de l'état d'un poisson a pour chaque jour b au cours d'une période totale de J jours. La distribution *a posteriori* des prédictions est obtenue selon la même méthode que celle utilisée pour les répliques en utilisant pour les covariables de nouvelles valeurs correspondant aux conditions pour lesquelles nous souhaitons effectuer ces prédictions :

$$I_{fate_{pred}}[a, b] \sim dcat(P_{pred}[a, b, 1], P_{pred}[a, b, 2], P_{pred}[a, b, 3])$$

avec

$$P_{pred}[a, b, 1] = \text{probabilité d'un individu } a \text{ de rester bloqué au cours du } b^{\text{ème}} \text{ jour,}$$

$$P_{pred}[a, b, 2] = \text{probabilité d'un individu } a \text{ de renoncer au cours du } b^{\text{ème}} \text{ jour,}$$

$$P_{pred}[a, b, 3] = \text{probabilité d'un individu } a \text{ de franchir au cours du } b^{\text{ème}} \text{ jour, avec :}$$

$$P_{pred}[a,b,1) = \exp(-\lambda_{pred}[a,b,2] - \lambda_{pred}[a,b,3])$$

$$P_{pred}[a,b,2) = \frac{\lambda_{pred}[a,b,2]}{\lambda_{pred}[a,b,2] + \lambda_{pred}[a,b,3]} \times (1 - \exp(-\lambda_{pred}[a,b,2] - \lambda_{pred}[a,b,3]))$$

$$P_{pred}[a,b,3) = \frac{\lambda_{pred}[a,b,3]}{\lambda_{pred}[a,b,2] + \lambda_{pred}[a,b,3]} \times (1 - \exp(-\lambda_{pred}[a,b,2] - \lambda_{pred}[a,b,3]))$$

et,

$$\lambda_{pred}[a,b,2) = \exp(\alpha_2 + \beta_2 a + \gamma_2 \varepsilon_{pred2}[a,b] + \delta_2 \zeta_{pred2}[b])$$

$$\lambda_{pred}[a,b,3) = \exp(\alpha_3 + \beta_3 a + \gamma_3 \varepsilon_{pred3}[a,b] + \delta_3 \zeta_{pred3}[b])$$

$\varepsilon_{pred2}[a,b]$ et $\varepsilon_{pred3}[a,b]$ étant des valeurs particulières des vecteurs des covariables environnementales exerçant un effet respectivement sur les processus de renoncement et de franchissement, et $\zeta_{pred2}[b]$ et $\zeta_{pred3}[b]$ des valeurs particulières des covariables propres à l'individu exerçant un effet respectivement sur les processus de renoncement et de franchissement.

En ce qui concerne les prédictions, nous pouvons être intéressés à connaître non seulement les probabilités $P_{pred}[a,b,2)$ et $P_{pred}[a,b,3)$ d'un individu a de respectivement renoncer ou franchir au cours du $b^{\text{ème}}$ jour (sachant qu'il n'avait ni franchi ni renoncé à l'issue du jour $b-1$), mais aussi par les probabilités $Pr_{pred}[a,b]$ et $Pf_{pred}[a,b]$ d'un individu a d'avoir respectivement renoncé et franchi à l'issue du $b^{\text{ème}}$ jour. Ces dernières correspondent au produit des probabilités d'être resté bloqué au cours des c jours précédant le $b^{\text{ème}}$ jour multiplié respectivement par la probabilité de renoncer et de franchir au cours du $b^{\text{ème}}$ jour (Congdon, 2001) :

$$Pr_{pred}[a,b] = P_{pred}[a,b,2) \times \prod_{c=1}^{b-1} P_{pred}[a,c,1) \quad (3)$$

$$Pf_{pred}[a,b] = P_{pred}[a,b,3) \times \prod_{c=1}^{b-1} P_{pred}[a,c,1) \quad (4)$$

Les probabilités cumulées $PcumR_{pred}[a,b]$ et $PcumF_{pred}[a,b]$ d'un individu a d'avoir respectivement renoncé et franchi à l'issue du $b^{\text{ème}}$ jour sont calculées ainsi :

$$PcumR_{pred}[a,b] = PcumR_{pred}[a,b-1] + Pr_{pred}[a,b] \quad (5)$$

$$PcumF_{pred}[a,b] = PcumF_{pred}[a,b-1] + Pf_{pred}[a,b] \quad (6)$$

2.6. Le jeu de données utilisé pour la modélisation

La modélisation développée est générale et peut être utilisée pour faire des inférences à partir de tout jeu de données d'observation du comportement de franchissement / renoncement de poissons en migration face à un obstacle, ce comportement étant par ailleurs influencé par des covariables. Le renoncement est défini comme le dernier repli à l'aval de l'obstacle sans que le poisson ne se représente ultérieurement. A titre d'illustration, il a été choisi d'étudier le cas du site du Bazacle, à Toulouse (Figure 51), du fait :

- du nombre d'observations de plusieurs dizaines d'individus (56) favorisant la mise en évidence d'effet de covariables,
- de la disponibilité de différentes variables environnementales, enregistrées sur le site même du Bazacle en particulier par le Laboratoire Départemental de l'Eau de Toulouse, ou à proximité (Portet-sur-Garonne) par la Direction Régionale de l'Environnement,
- d'observations réalisées sur ce site dans une large gamme de variation des covariables environnementales pouvant être susceptibles d'intervenir dans les processus de franchissement et de renoncement.

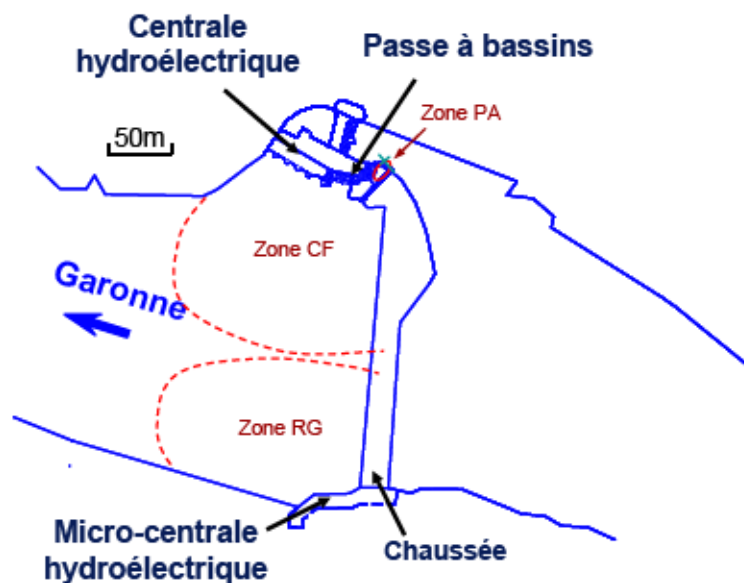


Figure 51 : Schéma de l'aménagement hydroélectrique du Bazacle, à Toulouse, avec mention des zones de réception des poissons radiomarqués.

2.7. Choix des covariables

2.7.1. Variables disponibles

Nous disposons de trois catégories de variables.

La première est la durée de blocage, représentée par le numéro du jour de blocage depuis le premier jour d'arrivée.

La deuxième est constituée de variables environnementales comme le débit, la température, la concentration en oxygène dissous, la conductivité, le pH, la turbidité, la concentration en carbone organique total (COT) ainsi que la concentration en azote ammoniacal.

La troisième catégorie est relative aux poissons étudiés et correspond aux caractéristiques relevées lors du marquage à savoir la longueur totale, la longueur à la fourche, le pourcentage d'écaillage (qui correspond à une estimation visuelle du pourcentage de surface du corps du poisson dépourvu d'écailles au moment du marquage), l'âge de mer, le sexe et l'état général du poisson, déterminé à partir du pourcentage d'écaillage observé et de la présence éventuelle de parasites ou de blessures au moment du marquage.

2.7.2. Variables retenues pour l'étude du processus de franchissement

2.7.2.1. *Variables influençant les capacités de nage et de saut*

Les covariables environnementales susceptibles d'influencer le franchissement d'un obstacle sont tout d'abord celles définissant les capacités de nage ou de saut des individus soit principalement la température de l'eau et l'oxygène (cf. §3.2 du chapitre 1). Pour l'oxygène, les mesures ont été effectuées en terme de concentration en oxygène dissous dans l'eau. Néanmoins, cette concentration étant très liée à la température et, dans une moindre mesure, à la pression atmosphérique, elle ne constitue pas un paramètre comparable d'une saison à l'autre. C'est pourquoi nous avons préféré utiliser le pourcentage de saturation en oxygène dissous. Ce pourcentage de saturation a été recalculé à partir de la formule donnée par Montgomery *et al.* (1964) valable pour un gamme de températures variant de 4 à 33°C, au niveau de la mer, avec une précision de ± 0.04 mg/L comme le précisent Pourriot & Meybeck (1995) :

$$O_2 100\% = 468 / (31.6 + T)$$

$$\% \text{oxygène} = (O_2 \text{observé} / O_2 100\%) \times 100$$

où $O_2_{100\%}$ est la concentration d'oxygène (mg/L) à saturation, $O_2_{\text{observé}}$ est la concentration d'oxygène (mg/L) mesurée, %oxygène est le pourcentage de saturation de l'oxygène et T est la température de l'eau (°C).

Parmi les variables relatives aux individus et susceptibles de jouer sur les capacités de nage ou de saut, nous avons retenu la longueur de poisson (longueur à la fourche, préférée à la longueur totale car généralement plus précise) ainsi qu'un indicateur de l'état général du poisson qui constitue une variable catégorielle à trois modalités (très bon état, bon état, état moyen ou médiocre).

L'âge de mer des saumons, bien que déterminé par lecture d'écaillés pour tous les poissons, n'a pas été considéré directement, puisqu'il est déjà pris en compte par la covariable "longueur du poisson".

2.7.2.2. Variables susceptibles de modifier la motivation du poisson à franchir

Le comportement et l'activité migratoire du saumon ne sont pas constants au cours de l'année. Aussi est-il probable que la motivation du poisson à migrer diffère en fonction de la période de l'année sous l'influence de différents stimuli internes ou externes (Lucas & Baras, 2001). Afin d'intégrer cette source de variation potentielle, nous avons considéré la période de l'année au cours de laquelle les saumons ont fréquenté l'obstacle par le biais du numéro de jour julien²³. En considérant ce critère directement, sans transformation, nous faisons néanmoins une hypothèse forte à savoir que le jour de fréquentation de l'obstacle exerce un effet monotone (positif ou négatif) au cours de l'année.

Le débit est également une variable à considérer puisqu'il exerce des effets incontestables sur la migration du saumon (Trépanier *et al.*, 1996; Thorstad & Heggberget, 1998). Le débit peut influencer directement le franchissement d'un obstacle, par exemple en influençant la variation de niveau entre l'amont et l'aval (facteur susceptible d'exercer une influence lorsque le passage se fait directement par le seuil ou via une passe à poissons mal dimensionnée) ou en orientant les poissons vers un secteur (i.e. centrale hydroélectrique ou barrage) ou un bras préférentiel, notamment dans le cas des aménagements construits en dérivation. Le débit du cours d'eau peut également modifier la capacité du poisson à trouver un dispositif de franchissement, le poisson ayant d'autant plus de difficultés que les débits concurrents sont élevés comme nous l'avons mis en évidence sur le site de Golfech dans le chapitre

²³ Le numéro de jour julien, pour une année donnée, correspond au temps qui s'est écoulé, comptabilisé en jours, depuis le premier janvier de l'année à 00:00. Le premier janvier prend ainsi systématiquement comme valeur 1. Le 31 décembre se voit affecté du jour julien 365 pour une année non bissextile et 366 pour une année bissextile.

précédent. Nous avons choisi d'utiliser le débit transformé par la fonction logarithme car une telle transformation permet de réduire la variance et de diminuer l'importance donnée aux valeurs extrêmes²⁴.

Le débit de la rivière peut jouer en terme de grandeur intrinsèque mais également en terme de variation, une augmentation de débit pouvant par exemple aider à la levée d'un arrêt pour un saumon en migration (Mills, 1989 ; Jensen *et al.*, 1986 ; Baglinière *et al.*, 1990). Une variation de débit pourrait donc potentiellement aider à "remotiver" un saumon dans sa recherche d'une solution de passage après un blocage. Le paramètre de variation de débit retenu pour un jour j a été calculé par différence de débits entre 2 journées consécutives

rapporté au débit du premier jour soit : $\text{delta}Q_j = \frac{Q_j - Q_{j-1}}{Q_{j-1}}$.

La motivation du poisson à franchir un obstacle peut aussi être potentiellement influencée par la durée passée au pied de l'ouvrage. Comme mis en évidence sur le site de Golfech (Croze *et al.*, 2008 ; §2 du chapitre 5), le comportement du poisson et les secteurs qu'il fréquente évoluent au cours du blocage, le poisson fréquentant de moins en moins l'aval même du point de blocage, pour se replier à l'aval ou prospecter d'autres voies de passages. Il paraît donc justifié de retenir la durée de blocage comme variable susceptible d'influencer le processus de franchissement.

L'activité pourrait différer entre les mâles et les femelles, notamment au moment de la reproduction (Baglinière *et al.*, 1990, 1991), voire même lors de la progression dans une passe à poissons (Lundqvist *et al.*, 2008). Néanmoins, le sexe des individus étudiés n'a pas été retenu pour différentes raisons : (1) des difficultés de différenciation peuvent exister entre les deux sexes, et ce d'autant plus que l'observation est réalisée tôt par rapport à la saison de reproduction et (2) d'après notre appréciation, la très grande majorité des saumons confrontés à l'obstacle étudié étaient des femelles (50 sur 56).

²⁴ Il semblerait intéressant de considérer également comme variable le ratio du débit de la passe sur le débit de la rivière. Ce ratio est lié par une relation à l'inverse au débit et constitue donc une variable de nature différente. Néanmoins, ce ratio n'a pas été considéré, le débit réel transitant dans la passe à poissons du Bazacle, non enregistré au cours de notre étude, n'étant pas estimable de manière fiable. Ce débit varie d'une part en fonction de la cote du plan d'eau amont et donc du débit de la rivière : le dispositif de franchissement du Bazacle est dimensionné pour entonner un débit variant de 3 m³/s (1 m³/s dans la passe elle-même et 2 m³/s de débit d'attrait) pour de faibles débits de Garonne, à 4.9 m³/s (1.7 m³/s dans la passe et 3.2 m³/s de débit d'attrait) pour un débit de Garonne atteignant 600 m³/s (Travade *et al.*, 1988). Le débit de cette passe s'avère d'autre part fortement dépendant du niveau de colmatage de la grille de prise d'eau du débit d'attrait (Dartiguelongue, 2008).

2.7.2.3. Variables indicatrices de la qualité de l'eau

La turbidité a été retenue comme variable indicatrice de la pollution physique de l'eau. Cette variable, bien connue comme pouvant perturber les saumons et influencer les migrations (cf. §IV.1.2 de l'annexe 1), peut aussi influencer le franchissement d'un obstacle en limitant l'orientation du poisson par la vision. Une telle variable semblait d'autant plus importante à considérer pour l'étude de la franchissabilité d'un obstacle de Garonne que des fortes teneurs en matières en suspension sont fréquemment rencontrées sur ce cours d'eau, en raison d'une forte érosion des sols (Coynel *et al.*, 2004) principalement induite par les pratiques culturales (Steiger *et al.*, 1998).

Les saumons étant sensibles à la qualité chimique de l'eau (cf. Annexe 1), il paraît primordial de retenir des paramètres indicateurs de cette qualité pour l'étude du franchissement d'un obstacle.

Parmi les variables dont nous disposons, la teneur en carbone liée à la matière organique (critère noté COT) peut être représentative d'une pollution d'origine organique. Le pH est le reflet du phénomène d'acidification des eaux, causant au saumon les problèmes évoqués en annexe 1, comme d'une pollution chimique ponctuelle. Néanmoins, ce paramètre est très influencé par le fait que le bassin soit ou non calcaire et carbonaté. La Garonne est un cours d'eau assez fortement carbonaté, ce qui se traduit par des pH au-dessus de la neutralité, voire franchement basiques à certains moments, en particulier à l'étiage. La conductivité peut s'élever fortement suite à des pollutions chimiques. Au cours de l'étude, ces trois variables n'ont que peu varié et sont toujours restées dans des gammes convenables pour le saumons à savoir comprises entre 0.86 et 2.91 mg/L de COT, 7.6 et 8.5 unités de pH et 127 et 276 $\mu\text{S}/\text{cm}$.

L'azote ammoniacal peut avoir diverses origines : (1) la pluie et la neige, (2) les eaux souterraines (réduction des nitrates) en association avec le fer, (3) la décomposition des déchets azotés (urée, azote organique), (4) l'industrie textile (blanchissement) et (5) les engrais. Ce composé a un effet sur le milieu aquatique en stimulant les poussées planctoniques. Il peut être présent sous deux formes dans l'eau, une forme ionisée non toxique, l'ammonium (NH_4^+) et une forme non ionisée et toxique pour les poissons, l'ammoniac (NH_3) qui diffuse facilement, sous forme de gaz, à travers les membranes en particulier des branchies. Les proportions relatives de ces deux formes dépendent du pH et de la température. Les concentrations en azote ammoniacal total ont donc été transformées

en concentrations en ammoniac grâce aux formules²⁵ proposées par Alabaster & Lloyd (1982). Lorsque le pH est compris entre 6.5 et 8.5 la plus grande partie de l'azote ammoniacal se trouve sous sa forme ionisée. Il faut des valeurs de pH supérieures à 9, pour que l'ammoniac non ionisé devienne prédominant.

A la différence des 3 variables précédentes, la concentration en NH_3 a été très variable au cours de l'étude (Tableau 15) et a atteint des valeurs potentiellement dommageables pour le saumon. La concentration létale pour le saumon (CL50) serait en effet de l'ordre de 0.2 mg de NH_3/L en eau douce après 24h d'exposition (Alabaster *et al.*, 1983), voire même moindre pour des expositions plus longues (96h), de l'ordre de 0.03 à 0.15 mg de NH_3/L (Knoph, 1992). Des effets sublétaux peuvent également apparaître dès 0.025 mg de NH_3/L (Alabaster & Lloyd, 1982).

Dans un souci de parcimonie et du fait de la faible variabilité des autres critères situés dans une gamme non dommageable pour le saumon, seule la concentration en NH_3 a été retenue comme covariable environnementale indicatrice de la qualité chimique de l'eau susceptible d'intervenir dans le processus de franchissement.

2.7.3. Variables retenues pour l'étude du processus de renoncement

Le fait que des saumons renoncent définitivement à franchir un obstacle peut être lié à différents phénomènes. Sur l'Aulne (Croze, 2008b ; §3.1 du chapitre 3), nous avons observé des saumons quittant sa partie canalisée principalement à l'approche de la reproduction, lors d'augmentations de débit, alors que la température était plutôt basse. Sur la Garonne (§4.3 du chapitre 3), il est apparu que les géniteurs subissaient des pertes conséquentes, liées non seulement aux problèmes de progression causés par les obstacles, mais aussi à des mortalités expliquées principalement par de fortes températures, phénomène semblant toutefois pouvoir être amplifié par des problèmes de dégradation de la qualité de l'eau (comme pollution en pesticides par exemple). De plus, une proportion non négligeable de géniteurs initie des dévalaisons importantes et souvent définitives, dans un contexte environnemental apparaissant plutôt au printemps, en début de migration, et se caractérisant par de faibles températures, des débits et turbidités élevés, associés à une qualité d'eau dégradée (flux accrus de pesticides). Ces mêmes conditions environnementales sont susceptibles d'induire, au moins en partie, un renoncement pour un poisson alors en blocage au pied d'un obstacle.

²⁵ % ammoniac = $100 / (1 + \exp(\text{pK}_a - \text{pH}))$, avec $\text{pK}_a = -10 \log K_a$, K_a étant la constante d'acidité du couple acide-base $\text{NH}_4^+ / \text{NH}_3$. La valeur de pK_a , dépendante de la température, a été obtenue grâce à la formule d'Emmerson *et al.* (1975).

Le processus de renoncement du poisson, pourrait aussi être influencé par la durée passée au pied de l'ouvrage, au même titre que le processus de franchissement.

La période de l'année (exprimé en terme de jour julien) ainsi que les variables environnementales que sont le débit et ses variations, la température et la turbidité doivent être aussi considérées pour l'étude du processus de renoncement.

La qualité d'eau semble également pouvoir participer à l'apparition des dévalaisons ou à l'accentuation des problèmes de mortalité. La concentration en NH_3 , sera alors retenue comme indicateur de cette qualité. Nous disposons également de la concentration en O_2 dissous, qui cette fois peut être également considérée comme indicateur de qualité.

Les deux variables relatives aux individus considérées pour l'étude du processus de franchissement (état général du poisson et longueur à la fourche) ont été également retenues pour l'étude du processus de renoncement. La mortalité pourrait être plus élevée chez les sujets en état moyen, par rapport à ceux en bon ou très bon état. La longueur du poisson a été retenue du fait de sa proportionnalité avec les réserves énergétiques. Des renoncements liés à la mort des individus pourrait être induits par des réserves énergétiques insuffisantes, comme observé chez une espèce de saumon du pacifique (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) sur le Rivière Fraser (Rand *et al.*, 2006 ; Young *et al.*, 2006).

2.7.4. Récapitulatif des covariables retenues

Dix covariables ont été finalement retenues pour chacun des processus de franchissement ou de renoncement (Tableau 15).

Les corrélations entre les covariables environnementales retenues sont généralement faibles à modérées (Tableau 16). Les plus fortes concernent le log du débit et la température ($r=-0.704$), le log du débit et le jour julien ($r=-0.622$) ainsi que le jour julien et l'ammoniac ($r=-0.542$).

Tableau 15 : Liste des covariables retenues pour l'analyse et statistiques descriptives calculées pour les jours effectifs de blocage d'un saumon au Bazacle (F=franchissement ; R=renoncement).

Covariable retenue	Processus concerné	Code	Moyenne	Ecart-type	Minimum	Maximum
Durée de blocage (en jours)	F & R	j	9.2	19.9	1	126
Log du débit moyen journalier à Portet (m ³ /s)	F & R	logQport	4.8	0.7	3.7	6.7
Variation relative de débit entre deux jours consécutifs	F & R	deltaQport	0.0	0.2	-0.4	1.3
Pourcentage de saturation en oxygène dissous moyen journalier au Bazacle (%)	F & R	O2baza	92.5	6.0	73.9	110.7
Température moyenne journalière au Bazacle (°C)	F & R	Tbaza	18.2	4.4	8.2	26.3
Turbidité moyenne journalière au Bazacle (NTU)	F & R	Turbbaza	13.3	16.1	1.0	148.6
Numéro de jour julien	F & R	Jour_julien	202.0	57.5	88.0	321.0
Concentration moyenne journalière d'ammoniac au Bazacle (mg/L)	F & R	NH3baza	0.006	0.005	0.000	0.024
Longueur fourche (cm)	F & R	LF	70.4	7.7	54.4	83.0

Covariable retenue	Processus concerné	Code	Nombre de saumons par catégorie d'état		
			1	2	3
Etat général (1 très bon état; 2 bon état; 3 état moyen ou médiocre)	F & R	Cod_etat	28	17	11

Tableau 16 : Matrice de corrélation des covariables environnementales retenues.

	logQport	deltaQport	O2baza	Tbaza	Turbbaza	Jour julien	NH3baza	
Corrélation	logQport	1	0.109	0.193	-0.704	0.390	-0.622	-0.306
	deltaQport	0.109	1	-0.147	-0.066	0.153	0.065	0.033
	O2baza	0.193	-0.147	1	-0.207	-0.161	-0.313	-0.460
	Tbaza	-0.704	-0.066	-0.207	1	-0.285	0.175	0.046
	Turbbaza	0.390	0.153	-0.161	-0.285	1	0.064	0.045
	Jour_julien	-0.622	0.065	-0.313	0.175	0.064	1	0.542
	NH3baza	-0.306	0.033	-0.460	0.046	0.045	0.542	1
	Signification (unilatérale)	logQport		0.015	0.000	0.000	0.000	0.000
deltaQport		0.015		0.002	0.095	0.001	0.099	0.259
O2baza		0.000	0.002		0.000	0.001	0.000	0.000
Tbaza		0.000	0.095	0.000		0.000	0.000	0.179
Turbbaza		0.000	0.001	0.001	0.000		0.104	0.185
Jour_julien		0.000	0.099	0.000	0.000	0.104		0.000
NH3baza		0.000	0.259	0.000	0.179	0.185	0.000	

3. RESULTATS

3.1. Présentation des modèles extrêmes

3.1.1. Modèle complet

Le modèle complet, c'est-à-dire le modèle construit à partir des 20 covariables ou paramètres retenus, indique un effet significatif *a posteriori* ($p < 0.1$) pour 8 d'entre eux (Tableau 17).

Tableau 17 : Significativité *a posteriori* des effets du modèle complet.

Processus	Covariables	Significativité des effets
Franchissement	j	$p < 0.05$
	logQport	N.S.
	deltaQport	N.S.
	O2baza(O2)	N.S.
	Tbaza	N.S.
	Turbbaza	N.S.
	Jour_julien	N.S.
	NH3baza	N.S.
	LF	$p < 0.05$
	cod_etat2	N.S.
	cod_etat3	$p < 0.1$
Renoncement	j	N.S.
	logQport	$p < 0.1$
	deltaQport	N.S.
	O2baza	$p < 0.05$
	Tbaza	$p < 0.1$
	Turbbaza	$p < 0.05$
	Jour_julien	$p < 0.1$
	NH3baza	N.S.
	LF	N.S.
	cod_etat2	N.S.
	cod_etat3	N.S.

Le processus de franchissement serait alors influencé par la durée de blocage, la longueur du poisson ainsi que son état. Le processus de renoncement serait quant à lui influencé par le débit du cours d'eau, le pourcentage de saturation en oxygène dissous, la température, la turbidité et la période de l'année.

3.1.2. Modèles à une seule covariable

Huit des modèles à une seule covariable indiquent une significativité *a posteriori* ($p < 0.1$) de l'effet testé (Tableau 178).

Tableau 18 : Significativité des effets a posteriori pour les modèles à une seule covariable.

Processus	Covariables	Significativité des effets
Franchissement	j	p < 0.05
	logQport	p < 0.05
	deltaQport	N.S.
	O2baza(O2)	N.S.
	Tbaza	p < 0.05
	Turbbaza	N.S.
	Jour_julien	N.S.
	NH3baza	N.S.
	LF	p < 0.05
	cod_etat2	N.S.
cod_etat3	N.S.	
Renoncement	j	p < 0.05
	logQport	p < 0.05
	deltaQport	N.S.
	O2baza	N.S.
	Tbaza	N.S.
	Turbbaza	N.S.
	Jour_julien	p < 0.05
	NH3baza	N.S.
	LF	p < 0.05
	cod_etat2	N.S.
cod_etat3	N.S.	

Le processus de franchissement serait influencé par la durée de blocage, le débit du cours d'eau, la température ou la longueur du poisson. Le processus de renoncement serait quant à lui influencé par la durée de blocage, le débit du cours d'eau, la période de l'année ou la longueur du poisson.

Seules 12 des 20 covariables retenues ont présenté un effet dans les modèles extrêmes. En ce qui concerne l'état du poisson, seule la modalité "Etat moyen à médiocre" étant significativement différente de la modalité "Très bon état", les modalités "Très bon état" et "Bon état" ont été regroupées.

Plusieurs dizaines de combinaisons possibles de toutes ou certaines de ces 12 covariables ont alors été essayées.

3.2. Le modèle retenu

Le modèle retenu (code OpenBUGS présenté à l'annexe 7) prend en compte six covariables. Les fonctions de hasard (équations (1) et (2), §2.1.2) dépendent de huit paramètres, six paramètres relatifs aux covariables (Tableau 19), ainsi que deux paramètres correspondant aux intercepts. Ces huit paramètres, tous significatifs au seuil de 10%, présentent une très

faible variance *a posteriori* et sont donc très différents des lois de distribution affectées *a priori*.

Tableau 19 : Résumé statistique des distributions *a posteriori* des paramètres du modèle retenu.

Processus	Covariables	Paramètres		Significativité des effets
		Moyenne	Variance	
Franchissement	intercept	-1.2420	0.0768	
	j	-0.0879	0.0005	p < 0.001
	logQport	-1.1760	0.1977	p < 0.01
	Tbaza	-0.0931	0.0037	p < 0.07
	cod etat3	-0.7065	0.2425	p < 0.07
Renoncement	intercept	-3.7630	0.1146	
	O2baza	-0.0799	0.0019	p < 0.05
	Jour julien	-0.0182	0.0000	p < 0.001

3.2.1. Les covariables

Quatre covariables exercent un effet sur le processus de franchissement : la durée de blocage, le débit, la température et l'état général du poisson. L'effet de ces quatre covariables est négatif. Les longs blocages, les fortes valeurs de débit et de température, ainsi qu'un état du poisson moyen à médiocre défavorisent le franchissement.

Le processus de renoncement est quant à lui influencé par deux covariables, le pourcentage de saturation en oxygène dissous et le numéro de jour julien. L'effet est négatif dans les deux cas. Les faibles pourcentages de saturation en oxygène favorisent ainsi l'apparition d'un renoncement. Le renoncement apparaît également plus probable en début d'année qu'en fin d'année, à l'approche de la période de reproduction.

L'absence de confusion majeure entre les effets de ce modèle a été vérifiée. Le coefficient de corrélation *a posteriori* le plus fort, intervenant entre les paramètres associés au débit et à la température, s'avère limité à 0.58, les autres étant tous inférieurs à 0.4.

3.2.2. Vérifications *a posteriori*

Les répliques de données *a posteriori* ont été effectuées sur un total de 19 périodes de durée variable (1 à 65 jours), le nombre de saumons considérés étant constant au sein de chaque période mais diminuant de période en période (§2.4).

La distribution des écarts entre les données observées et les répliques *a posteriori* pour les processus de franchissement et de renoncement est présentée à la figure 52.

Ces écarts ne semblent pas indépendamment et identiquement distribués autour de zéro. Les données répliquées indiquent un nombre de franchissement inférieur à celui observé pour la première période (correspondant au premier jour de blocage), et dans une moindre mesure pour la seconde (correspondant au second jour de blocage). Le modèle *a posteriori* sous-estime donc les franchissements en tout début de blocage. A l'inverse, le modèle surestime, dans une moindre mesure mais de façon quasi-systématique, les franchissements à partir de la cinquième période (correspondant au cinquième jour de blocage) et ce jusqu'à la dix-huitième période (allant du 56^{ème} au 61^{ème} jour de blocage).

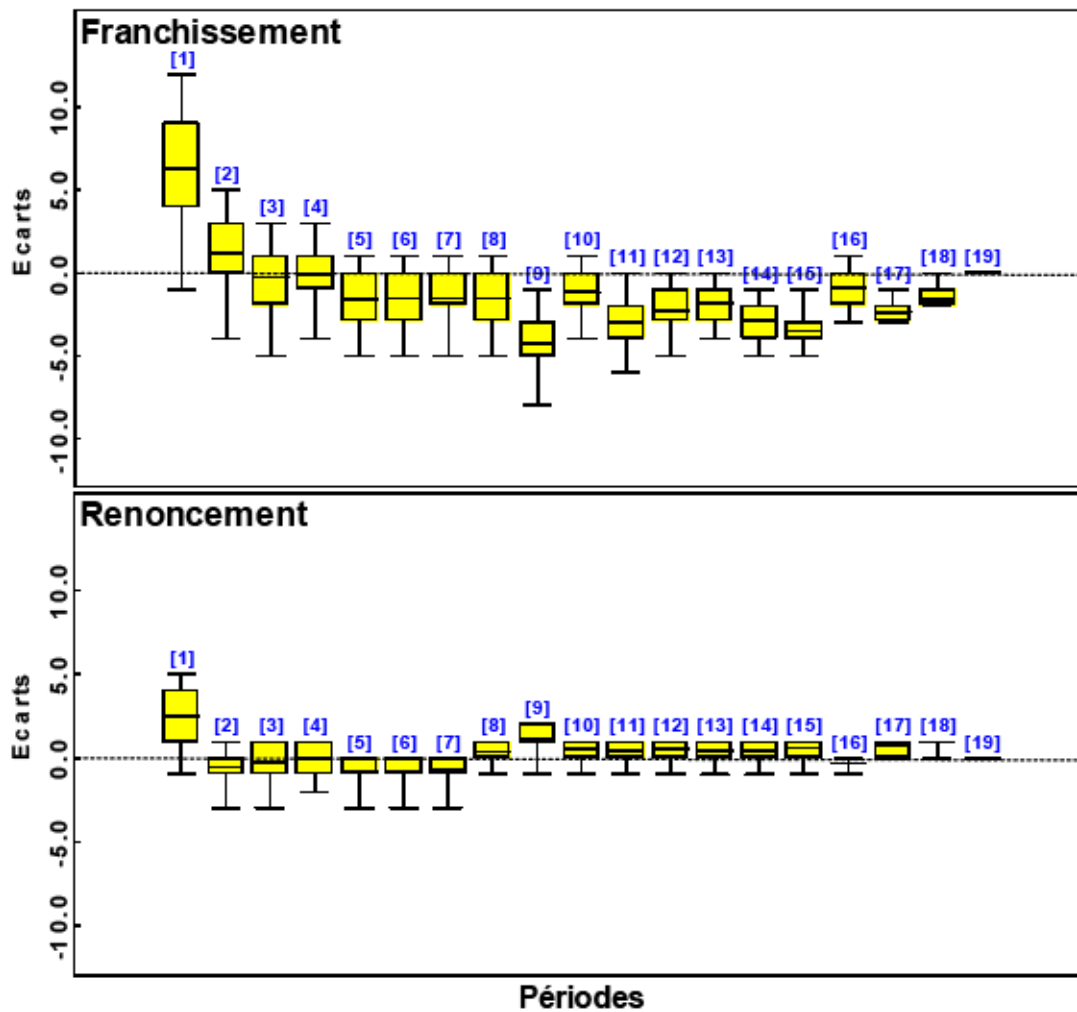


Figure 52 : Distribution des écarts entre les nombres de franchissements (haut) et de renoncements (bas) observés et répliqués a posteriori par période. Les boîtes représentent ici les intervalles interquartiles, les traits horizontaux à l'intérieur des boîtes les moyennes et les traits verticaux couvrent 95% de la distribution.

Les écarts sont moins prononcés pour le processus de renoncement. Le modèle *a posteriori* sous-estime les renoncements apparaissant le premier jour, et surestime ceux intervenant entre la cinquième période (correspondant au cinquième jour de blocage) et la septième

période (correspondant au septième jour de blocage), puis sous-estime ceux intervenant à partir de la huitième période (huitième jour).

3.3. Prédiction *a posteriori*

Les prédictions de la franchissabilité du seuil du Bazacle ont été réalisées dans les conditions environnementales de l'année 2001 où les meilleures remontées de saumons ont été enregistrées en Garonne.

3.3.1. Evolution des probabilités de franchissement et de renoncement au cours du blocage

Toutes les prédictions effectuées dans cette partie sont relatives à des saumons en bon ou très bon état.

L'évolution, au cours du blocage, de la probabilité de franchissement et de renoncement sachant que le poisson n'a ni franchi ni renoncé au cours des jours précédents (équations (4) et (3), §2.5) a été prédite pour un saumon arrivant à 3 dates différentes : 10 mai, 1^{er} juillet et 20 octobre (Figure 53). Ces trois dates correspondent d'ordinaire respectivement aux pics de saumons de printemps, de castillons précoces (passant avant l'arrêt estival) et de castillons tardifs (passant après l'arrêt estival) contrôlés au Bazacle (Dartiguelongue, 2008). Ces sont d'ailleurs approximativement les dates médianes de passage de ces trois catégories de saumons en 2001 (Dartiguelongue, 2002).

Pour ces trois catégories de saumons, la probabilité de franchir, comme de renoncer, est maximale le premier jour, la tendance générale étant à la baisse au cours des jours suivants. Néanmoins, les probabilités de franchir comme de renoncer peuvent réaugmenter, au moins ponctuellement, sous l'influence des conditions environnementales. Nous notons par exemple une probabilité moyenne de renoncement pour un castillon précoce arrivant le 1^{er} juillet qui augmente significativement ($p < 0.1$) entre les 4 et 5 juillet en passant de 0.032 (0.010–0.063)²⁶ à 0.052 (0.010–0.120) du fait d'une diminution du pourcentage d'oxygène dissous entre ces deux dates. La probabilité moyenne de franchir pour ce même castillon augmente significativement ($p < 0.09$) entre les 6 et 7 juillet en passant de 0.013 (0.004–0.027) à 0.019 (0.005–0.036) puis reste statistiquement stable ($p = 0.379$) entre les 7 et 8 juillet (moyenne de 0.018 et plage de 0.005–0.033 pour cette dernière date) du fait d'une diminution du débit (passage de 275 à 143 m³/s) au cours de ces trois jours.

²⁶ Pour chaque prédiction sont indiquées la valeur moyenne ainsi que la plage de valeurs couvrant 90% (centile 5% à centile 95%) de la distribution.

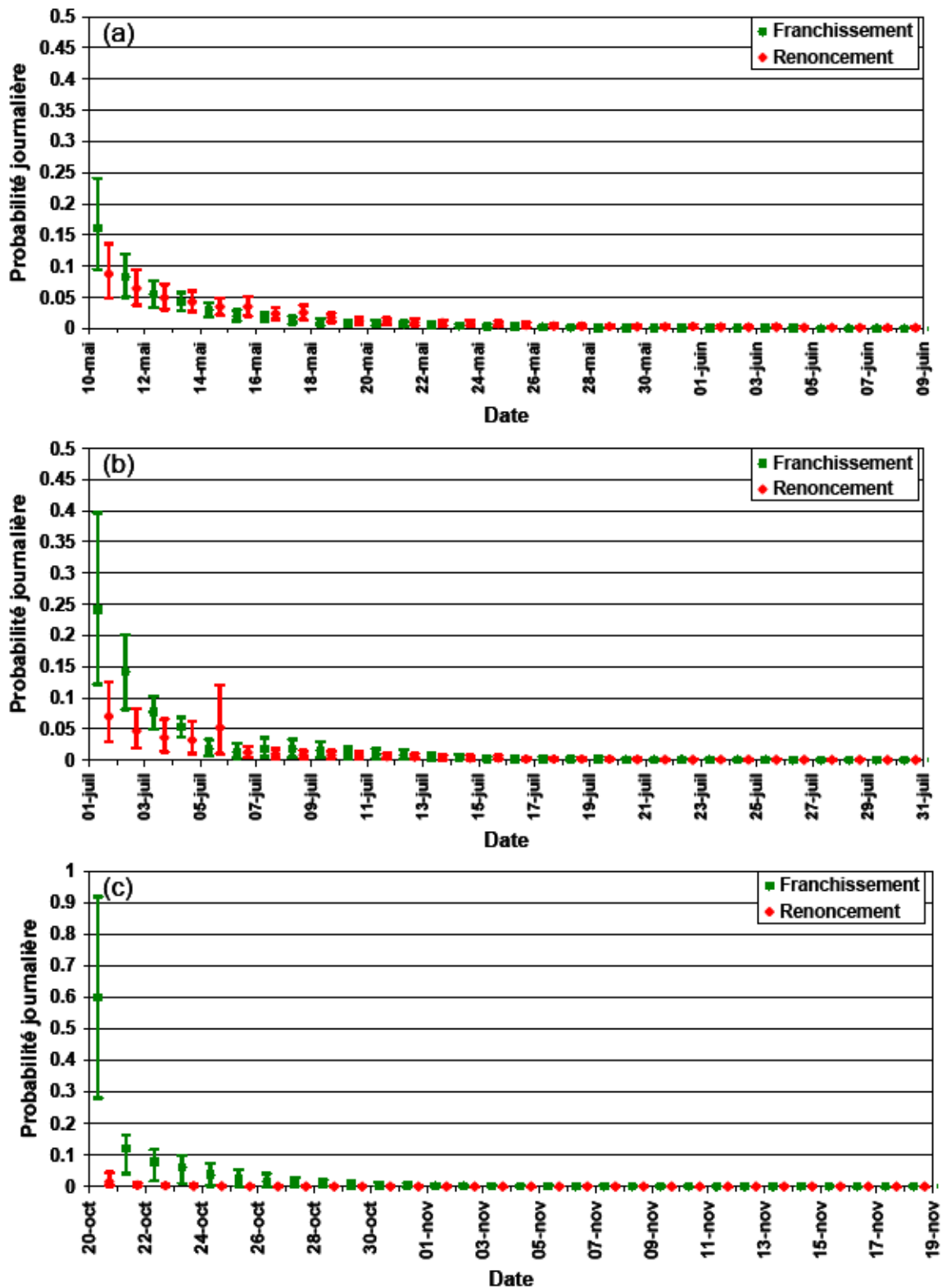


Figure 53 : Probabilités moyennes journalières de franchissement et de renoncement prédites a posteriori sur une période de 30 jours pour un saumon de printemps arrivant au pied du Bazacle le 10 mai (a), pour un castillon précoce arrivant le 1^{er} juillet (b) et pour un castillon tardif arrivant le 20 octobre (c). Les traits verticaux couvrent 90% de la distribution.

Malgré l'influence exercée par les conditions environnementales, la durée de blocage semble jouer un rôle déterminant sur la probabilité journalière de franchir l'obstacle puisque cette probabilité chute très vite et ce pour les dates d'arrivée correspondant aux pics de passages observés pour les trois catégories de saumons. Ceci est vrai à condition que les autres covariables n'aient pas une évolution orientée très nette au cours du temps sur la période considérée. La probabilité journalière de franchir passe en effet, pour 90% des valeurs, sous le seuil de 0.1 dès le 3^{ème} ou le 4^{ème} jour de blocage et sous le seuil de 0.01 au bout de 12 à 14 jours de blocage selon la date d'arrivée sur site.

Des différences de probabilités journalières de franchissement et surtout de renoncement apparaissent entre les trois catégories de saumons (Tableau 20). La probabilité journalière de franchissement au cours de la première journée de blocage apparaît en effet statistiquement supérieure pour un castillon tardif arrivant le 20 octobre par rapport à un castillon précoce arrivant le 1^{er} juillet ou un saumon de printemps arrivant le 10 mai. Il n'apparaît pas d'autre différence significative de probabilité journalière de franchissement mise à part au cours des 5^{ème} et 6^{ème} jours de blocage au cours desquels la probabilité journalière de franchissement d'un saumon arrivant le 10 mai est supérieur à celle d'un saumon arrivant le 1^{er} juillet. Ce dernier point est lié à une évolution différente de certains paramètres environnementaux entre les deux types de poissons (diminution du pourcentage d'oxygène dissous pour le saumon arrivant en juillet) et n'est pas dû à un effet systématique du temps.

Tableau 20 : Probabilité a posteriori d'une différence de probabilités journalières de franchissement et de renoncement prédites au cours des 10 premiers jours de blocage entre des saumons arrivant au pied du Bazacle au pic de passage des saumons de printemps (10 mai), au pic de passage des castillons précoces (1^{er} juillet) et au pic de passage des castillons tardifs (20 octobre).

Jours	Franchissement						Renoncement					
	10mai-1juil		10mai-20oct		1juil-20oct		10mai-1juil		10mai-20oct		1juil-20oct	
	sens		sens	sens		sens		sens		sens		sens
1	NS	<0.01	-	<0.01	-	NS	<0.05	+	<0.01	+		
2	NS	NS		NS		NS	<0.001	+	<0.001	+		
3	NS	NS		NS		NS	<0.001	+	<0.001	+		
4	NS	NS		NS		NS	<0.001	+	<0.001	+		
5	<0.05	+	NS	NS		NS	<0.001	+	<0.001	+		
6	<0.1	+	NS	NS		<0.01	+	<0.001	+	<0.001	+	
7	NS		NS	NS		<0.05	+	<0.001	+	<0.001	+	
8	NS		NS	NS		<0.01	+	<0.001	+	<0.001	+	
9	NS		NS	NS		<0.1	+	<0.001	+	<0.001	+	
10	NS		NS	NS		<0.1	+	<0.001	+	<0.001	+	

La probabilité journalière de renoncement au cours des 10 premiers jours de blocage pour un castillon tardif arrivant le 20 octobre est toujours inférieure à celle observée pour un saumon de printemps arrivant le 10 mai comme pour un castillon précoce arrivant le 1^{er} juillet. Cette probabilité ne diffère pas entre un saumon arrivant le 10 mai et un saumon

arrivant le 1^{er} juillet au cours des 5 premiers jours de blocage mais elle est ensuite moindre pour le saumon arrivant le 1^{er} juillet.

Une autre différence observée entre les trois catégories de saumons porte sur les écarts entre probabilité de franchissement et probabilité de renoncement à une même date. Un saumon arrivant le 20 octobre voit sa probabilité de franchir toujours statistiquement très supérieure à celle de renoncer au cours du blocage (Tableau 21). Le processus de franchissement est donc toujours favorisé par rapport au processus de renoncement, au moins au cours des 10 premiers jours de blocage. Pour un saumon arrivant le 1^{er} juillet, le franchissement n'est privilégié qu'au cours de la moitié des 10 premiers jours de blocage (jours 1, 2, 3, 7 et 8), aucune différence statistiquement significative n'apparaissant pour les autres jours. Pour un saumon arrivant à ces deux dernières dates, le processus de renoncement exerce une compétition forte avec le processus de franchissement. Pour un saumon de printemps arrivant le 10 mai, sa probabilité de franchir est supérieure à celle de renoncer seulement pour le premier jour de blocage, aucune différence statistiquement significative n'apparaissant pour les jours suivants.

Tableau 21 : Probabilité a posteriori d'une différence entre les probabilités journalières de franchissement et de renoncement prédites au cours des 10 premiers jours de blocage pour un saumon arrivant au pied du Bazacle au pic de passage des saumons de printemps (10 mai), au pic de passage des castillons précoces (1^{er} juillet) et au pic de passage des castillons tardifs (20 octobre).

Jours	10 mai	sens	1er juillet	sens	20 octobre	sens
1	<0.1	+	<0.05	+	<0.001	+
2	NS		<0.05	+	<0.001	+
3	NS		<0.1	+	<0.001	+
4	NS		NS		<0.001	+
5	NS		NS		<0.001	+
6	NS		NS		<0.001	+
7	NS		<0.1	+	<0.001	+
8	NS		<0.05	+	<0.001	+
9	NS		NS		<0.001	+
10	NS		NS		<0.001	+

Les probabilités cumulées de franchir (équations (6), §2.5), renoncer (équations (5), §2.5) ou rester bloqué au cours des 60 jours suivant l'arrivée d'un saumon au pied du Bazacle (Figure 54), confirment que l'apparition d'un processus, que ce soit un franchissement ou un renoncement, est relativement rapide. La probabilité pour un saumon d'être encore en blocage passe en effet en dessous du seuil 0.1 au bout de 14, 11 et 4 jours pour une arrivée respective le 10 mai, le 1^{er} juillet et le 20 octobre.

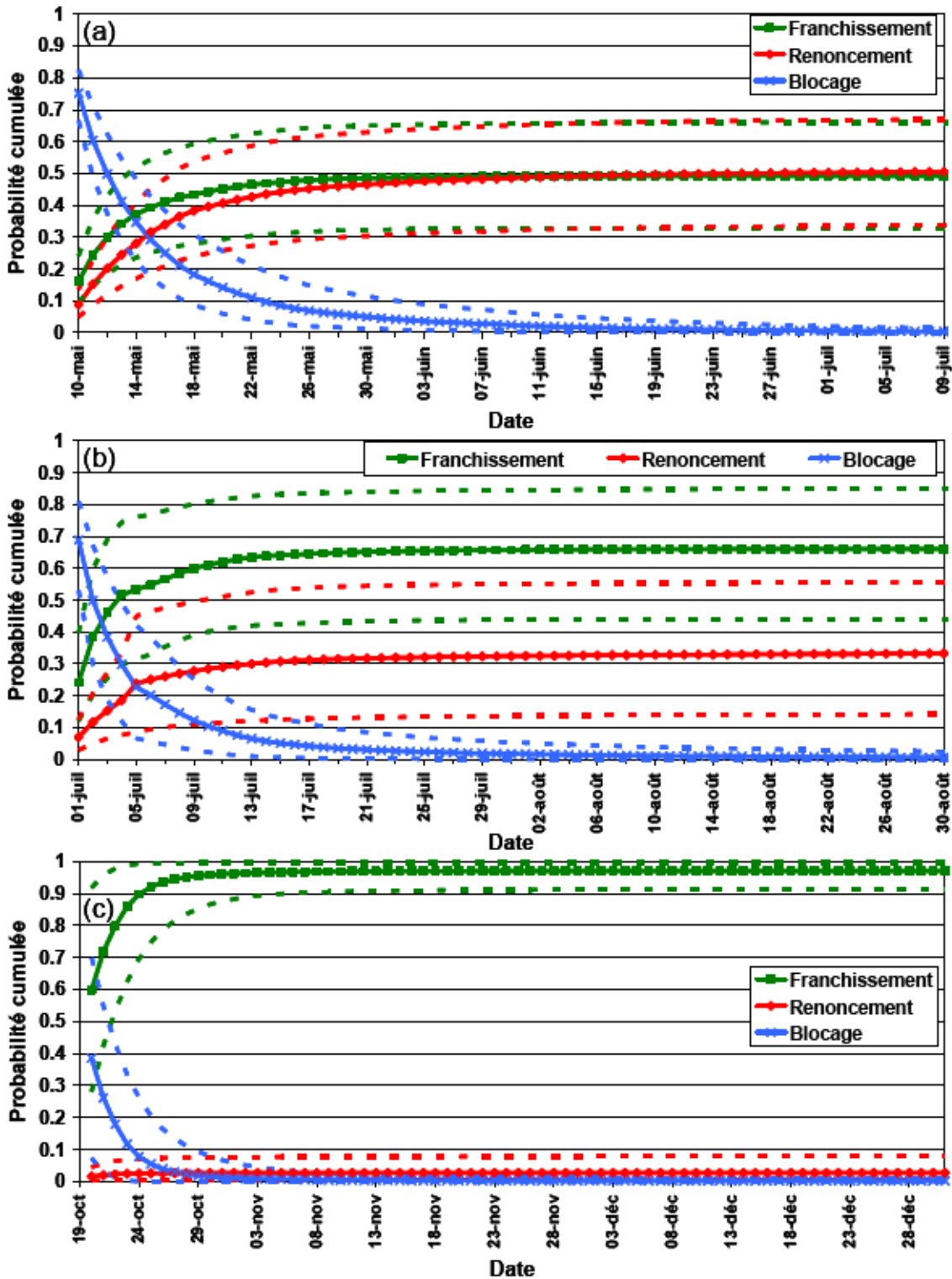


Figure 54 : Probabilités moyennes cumulées prédites a posteriori de franchissement et de renoncement sur une période de 60 jours pour un saumon arrivant au pied du Bazacle le 10 mai (a), le 1^{er} juillet (b) et le 20 octobre (c). Les pointillés indiquent l'intervalle couvert par 90% de la distribution.

La probabilité d'avoir franchi l'obstacle du Bazacle au bout de 60 jours n'est pas identique pour les 3 pics migratoires. Elle est significativement meilleure (Tableau 22) pour un castillon arrivant le 20 octobre (moyenne : 0.971 ; plage : 0.912–0.996) que pour un saumon de printemps arrivant le 10 mai (moyenne : 0.492 ; plage : 0.328–0.660) ou un castillon le 1^{er} juillet (moyenne : 0.661 ; plage : 0.440–0.850). Il en va inversement pour la probabilité de renoncement qui, au bout de 60 jours est statistiquement moindre pour un saumon arrivant au Bazacle le 20 octobre que pour un saumon arrivant au 2 autres dates. Par contre, il n'apparaît pas de différence statistiquement significative des probabilités de franchir ($p=0.140$) comme de renoncer ($p=0.134$) entre un saumon arrivant le 10 mai et un saumon arrivant le 1^{er} juillet.

Tableau 22 : Probabilité a posteriori d'une différence de probabilité cumulée de franchissement et de renoncement prédite au bout des 60 premiers jours de blocage entre des saumons arrivant au pied du Bazacle les 10 mai, 1^{er} juillet et 20 octobre.

	Franchissement		Renoncement	
	p	sens	p	sens
10 mai - 1 juil	NS		NS	
10 mai - 20 oct	<0.001	-	<0.001	+
1 juil - 20 oct	<0.001	-	<0.001	+

3.3.2. Probabilités cumulées de franchissement et de renoncement avant la fin de la période de reproduction en fonction de la date d'arrivée sur site

D'après Dartiguelongue (2007a), la période de reproduction sur les frayères du bassin versant de la Garonne, qu'elles se situent sur la Garonne elle-même ou sur l'Ariège, ne s'étend pas au-delà du 31 décembre. Les frayères les plus aval sont situées seulement un peu plus d'une dizaine de km en amont du Bazacle et peuvent être atteintes, une fois l'obstacle du Bazacle franchi, très rapidement (en moins d'une journée) par certains saumons, comme l'a confirmé le suivi par radiopistage conduit sur ce cours d'eau dans le cadre du présent travail. Pour avoir une chance de se reproduire, un saumon doit donc dépasser le Bazacle au plus tard le 31 décembre.

Toujours dans les conditions environnementales de l'année 2001, nous avons prédit pour un saumon en bon ou très bon état (Figure 55a) comme pour un saumon en état moyen à médiocre (Figure 55b), les probabilités finales d'avoir franchi l'obstacle du Bazacle ou d'avoir renoncé à le franchir au 31 décembre, et ce en fonction de chaque jour potentiel d'arrivée, soit entre le 1^{er} avril et le 15 décembre (Dartiguelongue, 2008).

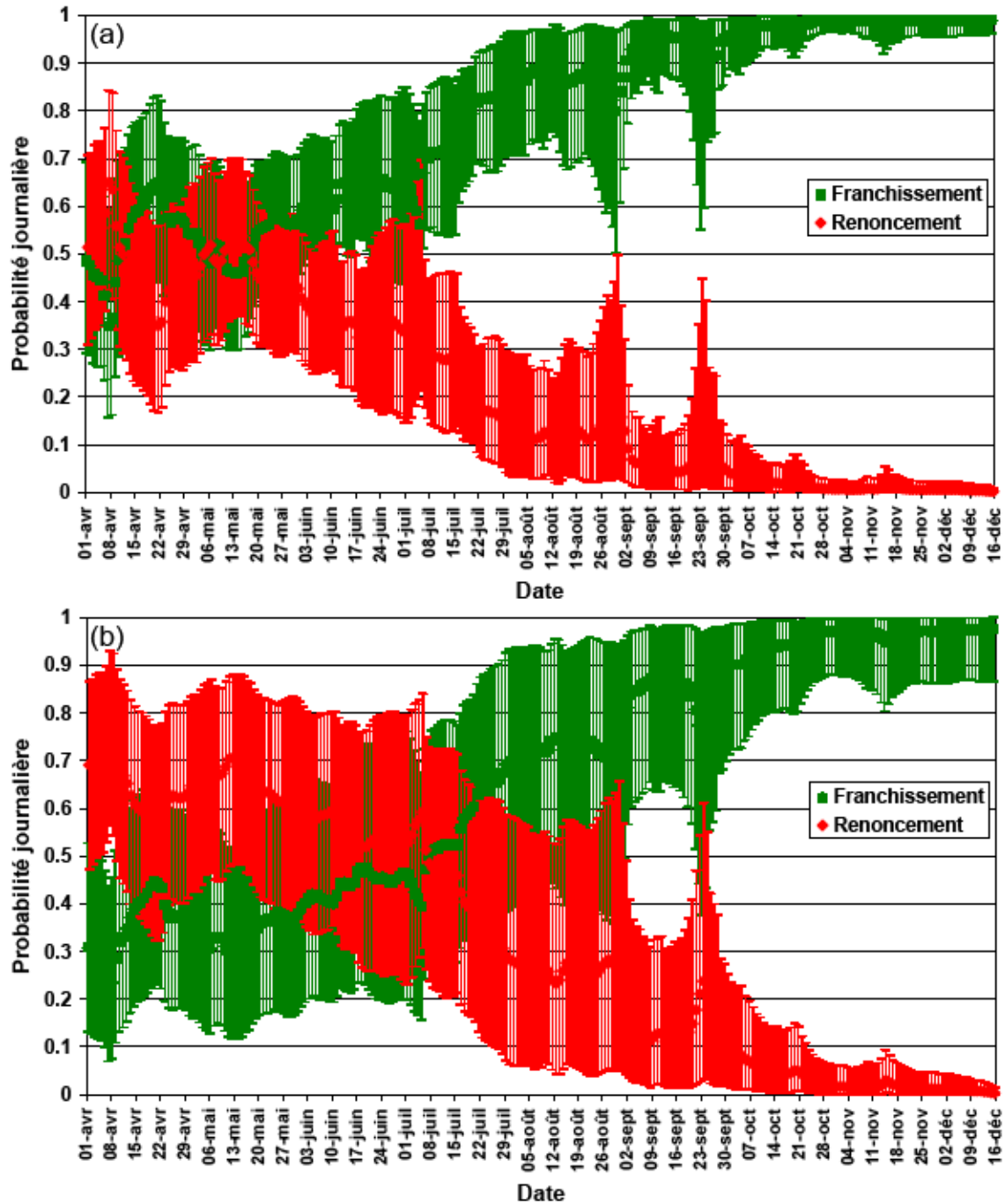


Figure 55 : Probabilités moyennes d'avoir franchi l'obstacle du Bazacle ou d'avoir renoncé au 31 décembre pour chaque jour potentiel d'arrivée au pied du Bazacle d'un saumon en très bon ou bon état (a) et d'un saumon en état moyen à médiocre (b). Les traits verticaux couvrent 90% de la distribution.

L'état du poisson exerce un effet systématique : à date égale un état moyen à médiocre favorise le renoncement et nuit au franchissement par rapport à un état bon à très bon. Les probabilités de franchir ou renoncer sont très variables selon la date d'arrivée. La probabilité moyenne de franchir d'un saumon en bon ou très bon état passe d'un minimum de 0.350 (0.157–0.576) pour un poisson arrivant le 7 avril 2001, dans des conditions de débit élevé

(331 m³/s) et juste avant la plus grosse crue de la saison de migration (523 m³/s), à un maximum 0.991 (0.966–0.999) les 4 et 5 novembre 2001, soit en fin d'année et dans des conditions durables de faible débit (35–50 m³/s), de température modérée (de l'ordre de 12°C) et de pourcentage de saturation en oxygène corrects (de l'ordre de 90%).

La variation entre deux jours consécutifs peut également ne pas être négligeable. A titre d'exemple, la probabilité moyenne d'avoir franchi l'obstacle du Bazacle avant la fin de la période de reproduction varie de près de 11 points entre le 5 et le 6 juillet 2001, passant de 0.563 (0.303–0.778) le 5 juillet à 0.669 (0.512–0.813) le 6. Cette différence, statistiquement significative ($p < 0.01$), est à relier à une diminution marquée de la température (passage de près de 22°C le 5 juillet à moins de 19°C le 6, puis 17°C le 7) comme une augmentation de la teneur en oxygène dissous (passage de 70 à 85%) et ce malgré une augmentation de débit entre le 5 (203 m³/s) et le 6 juillet (275 m³/s) qui précède une diminution progressive les jours suivants.

3.3.3. Evolution des probabilités cumulées de franchissement et de renoncement avant la fin de la période de reproduction sous un scénario de réchauffement de l'eau de la Garonne

La température de l'eau fait partie des variables influençant la franchissabilité de l'obstacle du Bazacle. Dans le contexte général de réchauffement climatique que connaît notre planète aujourd'hui (IPCC, 2007a), il nous a paru intéressant de tester, à titre d'illustration, un scénario de réchauffement des eaux de la Garonne. Plusieurs scénarii de réchauffement existent aujourd'hui (IPCC, 2000) et des modèles climatiques sont susceptibles de délivrer, sous ces différents scénarii, plusieurs variables climatiques à haute résolution spatiale (secteurs de 10' de côté en latitude et longitude) et temporelle (moyennes mensuelles) (Mitchell *et al.*, 2004). La température de l'eau ne fait malheureusement pas partie des variables directement disponibles. Même si cette dernière est fortement corrélée à la température de l'air pour des valeurs positives (Crane *et al.*, 2003), nous ne disposons pas à ce jour de corrélation validée pour le bassin qui nous intéresse (des travaux sont aujourd'hui conduits en ce sens ; Larnier, *comm. pers.*). Croze *et al.* (2007) ont mis en évidence un réchauffement des eaux de la Garonne, notamment à Toulouse, entre la période 1978–1988 et la période 1989–2005 avec une augmentation de 0.6°C de la température moyenne annuelle. L'amplitude de ce réchauffement n'est pas constante au cours de l'année (Figure 56). De peu sensible en automne et en hiver, le réchauffement s'avère marqué au printemps et maximum en été. La température moyenne mensuelle du mois le plus chaud a ainsi augmenté de 1.8°C entre ces deux périodes. Les modifications du régime thermique de la Garonne concernent aussi l'évolution de la température au cours d'une année, le

réchauffement de l'eau se faisant plus tôt dans la saison avec un franchissement de différents seuils thermiques (9, 12, 14, 15, 18, 19°C et maximum) plus précoce et un allongement de l'époque chaude pour la période postérieure à 1988.

La similarité des modifications du régime thermique de la Garonne avec celles constatées sur le Rhône (Carrel *et al.*, 2003) renforce l'hypothèse d'une origine à relier au réchauffement climatique. Néanmoins, les fortes modifications de la gestion des débits de la Garonne, en particulier liées aux forts prélèvements agricoles, pourraient également participer à ce réchauffement.

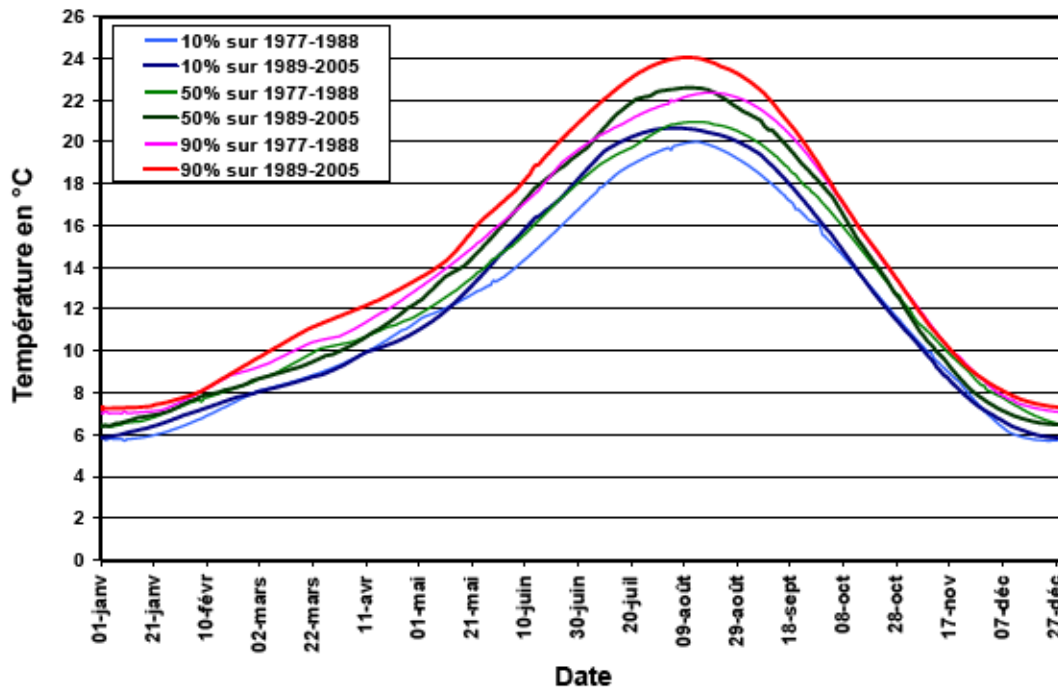


Figure 56 : Régime thermique lissé de la Garonne à Toulouse pour les périodes 1978–1988 et 1989–2005. La température médiane est représentée en vert, encadrée par les courbes correspondant à 10% (en bleu) et à 90% (en rouge) de la distribution.

Nous avons choisi de tester comme scénario de réchauffement une augmentation des températures moyennes journalières enregistrées en 2001 (année à température moyenne annuelle [15.1°C] très proche de la moyenne interannuelle observée pour la période 1989–2005 [14.9°C]) similaire à celle observée entre les deux périodes 1978–1988 et 1989–2005 (en valeurs médianes). Les autres variables environnementales restent celles enregistrées en 2001, si ce n'est le pourcentage de saturation en oxygène qui a été recalculé à partir des teneurs en oxygène dissous réellement enregistrées et des nouvelles températures.

Sous cette hypothèse de réchauffement, nous constatons une baisse significative ($p < 0.1$) des probabilités de franchir l'obstacle du Bazacle pour un saumon atteignant cet obstacle

entre le 10 avril et le 20 octobre (Figure 57). Cette baisse s'avère cependant limitée. L'écart de probabilité de franchir l'obstacle après réchauffement avec les conditions enregistrées en 2001 présente un maximum à la date du 16 juillet pour une valeur moyenne de -0.045 (-0.106 – +0.003). L'écart moyen est compris entre -0.045 et -0.02 pour 55% des dates alors que cet écart est limité à un maximum de 1 point pour 32% des dates.

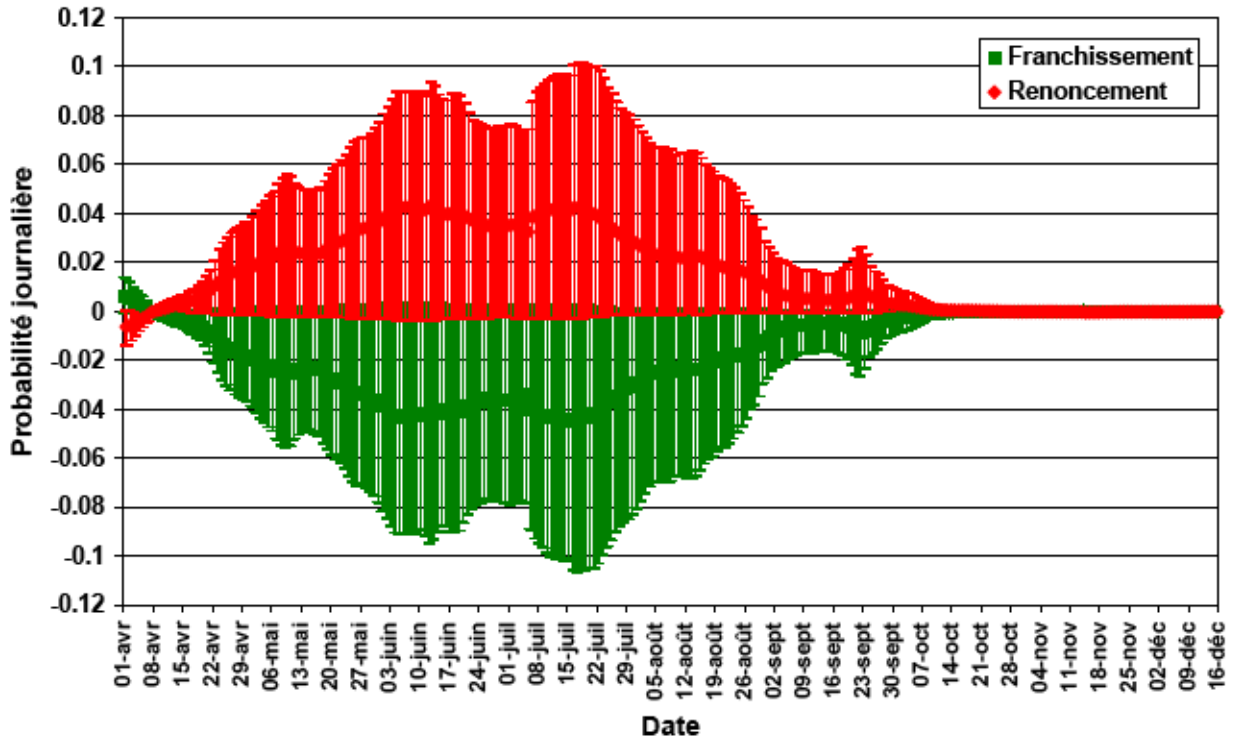


Figure 57 : Ecarts de probabilités moyennes d'avoir franchi l'obstacle du Bazacle ou d'avoir renoncé au 31 décembre pour chaque jour potentiel d'arrivée au pied du Bazacle d'un saumon en très bon ou bon état entre celles observées en 2001 et celles observées après un réchauffement des eaux de la Garonne. Les traits verticaux couvrent 90% de la distribution.

Une augmentation significative ($p < 0.01$) des probabilités de renoncer est également observée sur une période quasi-similaire (10 avril - 23 octobre). Cette augmentation est cependant limitée. L'écart de probabilité de renoncer après réchauffement avec les conditions enregistrées en 2001 présente un maximum à la date du 12 juin pour une valeur moyenne de +0.043 (-0.003 – +0.094). L'écart moyen est compris entre +0.043 et +0.02 pour 54% des dates alors que cet écart est limité à un maximum de 1 point pour 33% des dates.

4. DISCUSSION

4.1. Validité du modèle présenté

Pour commencer, rappelons que comme le disaient Bernardo & Smith (1994), "Tous les modèles sont faux, mais certains sont utiles."

Aucun modèle ne peut en effet prétendre être la traduction exacte de la réalité. Néanmoins, il est indispensable que le modèle retenu fournisse une vision plausible de la réalité. La validité du présent modèle a été étudiée par comparaison entre les données observées et les données répliquées *a posteriori* d'apparition d'un événement (franchissement ou renoncement) par intervalles de temps. Cette approche donne une première idée de l'adéquation du modèle avec la réalité observée. Cette approche a permis de mettre en évidence une dissymétrie des écarts par période, avec notamment une sous estimation des probabilités de franchir comme de renoncer au cours de la première journée de fréquentation de l'obstacle.

Afin de mieux faire correspondre le modèle à la réalité d'autres voies devraient être prospectées. Dans le modèle actuel, nous faisons l'hypothèse que le nombre de jours de fréquentation de l'obstacle exerce un effet monotone au cours du temps. La première façon d'améliorer le présent modèle pourrait consister à lever cette hypothèse en considérant comme facteur non plus le nombre de jours de blocage (j) mais la puissance de ce nombre. Un tel modèle a été testé. Avec ce modèle, les répliqués de données apparaissent bien mieux ajustés aux données observées pour le premier jour, mais le modèle surestime ensuite systématiquement les franchissements. Les écarts observés pour le processus de renoncement restent quant à eux pratiquement inchangés. Ce modèle n'a donc pas été retenu. Il conviendrait de prospecter d'autres voies comme par exemple affecter un hasard de base (paramètre α_3 ; équation (2), §2.1.2) différent pour le premier jour de blocage.

Quoi qu'il en soit, cette analyse de la validité du modèle met en évidence que les paramètres régissant la franchissabilité d'un obstacle sont probablement différents ou n'agissent pas avec la même intensité en tout début de blocage, au cours du premier jour. Ceci pourrait peut-être s'expliquer par le fait que les saumons atteignant l'obstacle du Bazacle étaient en migration et venaient, pour la plupart, de parcourir la centaine de kilomètres séparant Golfech de l'obstacle du Bazacle. Même si les effets retenus dans le modèle sont également susceptibles d'influencer le processus de migration, ils ne jouent pas forcément de la même manière, ni avec la même intensité, sur le processus migratoire. Lorsque le poisson atteint l'obstacle, son comportement pourrait être encore dicté pendant quelques heures par les règles gouvernant la migration avant que les saumons ne développent un autre schéma comportemental qui se maintiendra alors le reste du blocage. Le comportement différent du premier jour de blocage apparaît en tout cas bien plus contrasté que par la suite, les probabilités de franchir l'aménagement du Bazacle comme de renoncer à son franchissement étant maximales ce jour, et ce bien que sous-estimées *a posteriori* par le modèle.

Il convient de préciser que le renoncement exacerbé la première journée ne peut s'expliquer par un biais induit par les opérations de marquage, la plupart des poissons étant marqués de nombreux jours avant l'arrivée au Bazacle et lâchés près de 100 km plus en aval. Ce fort renoncement de début de blocage, s'il s'avérait vérifié sur d'autres sites, pourrait être révélateur du fort trouble induit chez le poisson en migration par la présence d'un obstacle, trouble pouvant conduire à un demi-tour définitif.

Le modèle retenu pour l'analyse de la franchissabilité du saumon au Bazacle n'est pas parfait. Tout en ayant conscience de ses limites, ce modèle nous est apparu utile pour illustrer comment un travail de modélisation de type "analyse de survie" contribue à (1) l'évaluation de la franchissabilité d'un obstacle d'une manière riche et novatrice ainsi qu'à (2) une meilleure compréhension des facteurs et processus aboutissant à la réussite de franchissement d'un obstacle par le saumon.

4.2. Intérêt pour l'évaluation de la franchissabilité des obstacles et la gestion

Le premier intérêt de la démarche de modélisation présentée ici est de mieux représenter la franchissabilité d'un obstacle. La grande majorité des évaluations de passes à poissons s'effectue aujourd'hui par des opérations de radiopistage portant sur un nombre limité d'individus et réalisées souvent au cours d'une seule, voire de deux ou quelques campagnes, pas toujours conduites dans des conditions environnementales variées. Le résultat généralement retenu de l'évaluation porte principalement sur le pourcentage de franchissement avancé comme valeur brute, souvent sans même qu'un intervalle de confiance ne lui soit assigné.

La modélisation bayésienne développée dans le cadre du présent travail de thèse permet de connaître le niveau de crédibilité du résultat obtenu, ce qui est particulièrement important dans le diagnostic de la franchissabilité d'un obstacle, comme dans tout diagnostic formulé dans un objectif d'aide à la décision environnementale (Bernier *et al.*, 2000). L'intervalle bayésien à 90% d'une probabilité de franchir ou de renoncer un jour donné, comme représenté sur les figures 53, 54 ou 55, correspond bien à l'intervalle dans lequel une telle probabilité a 90% de chances de se trouver²⁷.

Une bonne caractérisation de la franchissabilité d'un seuil ou d'un barrage doit porter sur la détermination de la probabilité de franchissement et de son niveau de crédibilité, mais doit également intégrer la notion de délai nécessaire au franchissement. Classiquement, le critère retenu est le retard moyen ou médian observé sur le lot de poissons réussissant à

²⁷ L'intervalle de confiance en statistique classique n'a pas cette même signification.

franchir l'obstacle. La modélisation proposée ici permet d'intégrer les notions de probabilité de franchissement et de délai nécessaire à son apparition en fournissant l'évolution des probabilités journalières ou cumulées de passage au cours du temps. Cette représentation synthétique permet une appréciation beaucoup plus fine de la franchissabilité réelle d'un obstacle.

Enfin, la considération d'un processus de renoncement en tant que processus concurrent au franchissement pourrait permettre d'ouvrir une voie nouvelle d'amélioration de la franchissabilité des obstacles. Lorsque le renoncement est fort et très compétitif par rapport au franchissement, l'amélioration pourrait consister non seulement à favoriser le processus de franchissement mais aussi à limiter la probabilité d'apparition d'un renoncement. Dans le cas du Bazacle, les faibles teneurs en oxygène dissous apparaissent favoriser le renoncement. Si ce paramètre joue en tant que tel (ce qui n'est vraisemblablement pas le cas étant donné que le pourcentage de saturation mesuré au cours de l'étude ne descend jamais en dessous de 73.9% (ou 7.6 mg/L) et reste donc dans un gamme toute à fait tolérable pour le saumon ; cf. §2.3.2 du chapitre 1), l'emploi d'aérateurs pourrait par exemple limiter l'apparition du renoncement. Si ce paramètre joue en tant qu'indicateur d'une qualité d'eau perturbée (ce qui est plus vraisemblable), une limitation des pollutions, à l'échelle des bassins versants, devrait diminuer la probabilité de renoncer.

4.3. Facteurs influençant la franchissabilité d'un obstacle

4.3.1. Facteurs influençant le processus de franchissement

Le modèle retenu indique un effet négatif du débit et de la température de l'eau sur le processus de franchissement des obstacles. Il est bien connu que ces deux paramètres interviennent dans le franchissement des obstacles. Chanseau & Larinier (2000) ont mis en évidence que ces deux paramètres influençaient l'activité de saumons au pied d'un obstacle, ces derniers étant moins présents au pied de l'aménagement pour de forts débits et de fortes températures. Ce résultat concorde également avec une précédente étude conduite par Laine *et al.* (1998). Ces auteurs ont en effet démontré que le débit et la température avaient un impact négatif sur la fréquence de passages de saumons dans une passe mixte à bassins et ralentisseurs. Sur le site du Bazacle, comme déjà observé sur d'autres sites (Beach, 1984 ; Rivinoja *et al.*, 2001 ; Laine *et al.*, 2002), les débits de rivière élevés pourraient rendre plus difficile la recherche fructueuse de l'entrée de la passe à poissons, même dans le cas présent où le débit de la passe augmentent en même temps que le débit de la rivière. Il est probable que sur ce site, du fait de l'implantation de la passe à poissons en rive droite, au pied de la centrale, le débit turbiné par cette centrale ($86 \text{ m}^3/\text{s}$ vs $15 \text{ m}^3/\text{s}$

pour la microcentrale en rive gauche) participe fortement à l'orientation du poisson vers la passe. Ce débit turbiné est certainement moins attractif dès que le débit du cours d'eau dépasse les capacités de turbinage des deux centrales, l'excédent de débit surversant alors sur la chaussée (cf. Figure 51).

Il est classiquement évoqué un seuil minimum de 8°C pour permettre une activité migratoire et un franchissement d'obstacles pour le saumon atlantique (Jonsson, 1991 ; Jensen *et al.*, 1998 ; Gowans *et al.*, 1999a) comme pour d'autres salmonidés (Ovidio & Philippart, 2002 ; Rustadbakken *et al.*, 2004). Lors de notre étude, la température au Bazacle a toujours été supérieure à ce seuil de 8°C. Néanmoins, si ce modèle devait être utilisé sur des sites où la température descend en dessous d'un tel seuil, il pourrait être judicieux de tester le gain éventuel obtenu par considération d'un effet parabolique de la température plutôt que d'un effet linéaire.

La température exerçant un effet négatif sur le processus de franchissement, un réchauffement des eaux de la Garonne identique à celui observé entre les périodes 1978–1988 et 1989–2005 et appliqué aux conditions thermiques rencontrées en 2001 induit logiquement une baisse significative de la probabilité de franchir l'aménagement du Bazacle. Il convient toutefois de noter que cette baisse est limitée à quelques pourcents. Un réchauffement plus important exercerait bien sûr un impact plus marqué. Le réchauffement climatique encore à venir, même s'il reste contenu à 1–3°C, va aggraver la situation en terme de franchissement sur un site type Bazacle. Cette aggravation ne sera toutefois pas spectaculaire, le problème de fond restant les difficultés que rencontrent les poissons à franchir le Bazacle aux dates où ils y arrivent actuellement.

La passe à poissons du site du Bazacle, de types fentes verticales, présente une hauteur de chutes entre bassins de l'ordre de 28 cm, ce qui induit une vitesse maximale d'écoulement de dépassant pas 2.3 m/s. Une telle vitesse, atteinte seulement au droit des fentes, reste largement inférieure aux capacités de nage de l'espèce, et ce quelques soient la taille du saumon et la température de l'eau (cf. Figure 9, chapitre 1). La température participe ici au processus de franchissement probablement uniquement en impactant l'activité du poisson au pied de l'obstacle.

L'état du poisson est également apparu comme covariable influençant le processus de franchissement. Ce point met ainsi en avant l'importance de limiter les risques de blessures et d'écaillage qu'un saumon peut subir lors de sa migration anadrome, que ce soit au cours de sa progression dans des secteurs au trop faible tirant d'eau, ou au droit des obstacles. L'obstacle constitue en effet un lieu privilégié d'apparition de dommages divers. Il existe un

risque de blessure des géniteurs dans les canaux de fuite, en particulier chez le saumon qui présente de bonnes capacités de nage et peut donc progresser dans les courants issus des turbines. Ce risque est lié à la vitesse de courant en sortie de groupe, à la configuration de cette sortie de groupe et au type de turbine. Les blessures (abrasion et/ou lacération) apparaissent lorsque le poisson tente de remonter l'aspirateur des turbines et rentre en contact avec la roue de la turbine, mais aussi avec les murs ou autres structures solides présentes dans les canaux de fuite, voire même du fait des cisaillements hydrauliques dans l'aspirateur des turbines (FERC, 1995). Ces blessures peuvent même, dans certains cas, induire une mortalité directe ou différée. Bien que rarement considéré, le risque de blessure existe lorsque que le poisson va tenter de franchir l'obstacle par passage direct (Larinier, 2002a). Lors des opérations de radiopistage sur l'Aulne, 34 saumons sont morts avant la période de reproduction. Le cadavre de 13 d'entre eux a pu être récupéré (Croze *et al.*, 2000, 2002). Six de ces corps présentaient des blessures importantes inexistantes au moment du marquage. Etant donné que tous les biefs de la partie canalisée de l'Aulne présentent une profondeur suffisante pour une progression facile du saumon et que ces corps blessés aient tous été retrouvés au pied de seuils, il est fortement probable que les blessures aient été engendrées lors de tentatives échouées de franchissement. Le risque de blessure existe même lors du passage dans les passes à poissons, que se soit lors de sauts effectués à l'entrée (Larinier, 2002d) ou dans le dispositif (Larinier, 2002e), du fait de l'emploi de matériaux rugueux comme de la présence d'arêtes saillantes ou de pièces tranchantes (Porcher & Larinier, 2002), en particulier au niveau des organes mobiles des ascenseurs à poissons (Travade & Larinier, 2002b ; Croze *et al.*, 2004).

Le dernier critère influençant le processus de franchissement est relatif à la durée de blocage. L'importance de ce facteur semble conséquente sur le site du Bazacle comme l'indiquent les prédictions effectuées en 2001. Ces dernières montrent une probabilité journalière de franchissement maximale le premier jour d'arrivée sur site, probabilité pourtant sous-estimée par rapport à la réalité par notre modèle, comme l'a montré l'analyse de fiabilité à l'aide des répliqués de données. La tendance générale nette est ensuite à la diminution et ce pour différentes catégories de saumons confrontés à des conditions environnementales variées. Un tel effet était déjà soupçonné sur le site de Golfech où les saumons fréquentaient de moins en moins le secteur d'implantation du dispositif de franchissement au cours du blocage (Croze *et al.*, 2008 ; §2 du chapitre 5).

La probabilité journalière de franchissement ayant tendance à décroître au cours du temps, la probabilité cumulée de franchissement augmente de moins en moins vite au fur et à mesure que la durée de blocage augmente. Le seuil de 90% de la valeur moyenne maximale

de cette probabilité cumulée de franchissement est en effet atteint après une période de 5 à 11 jours selon la date d'arrivée sur site.

Ces résultats, s'ils s'avéraient vérifiés sur d'autres sites et ainsi généralisables, confirmerait l'intérêt que le poisson trouve très rapidement le point de passage dans le but non seulement de réduire les retards induits à la migration du fait des obstacles, mais également de façon à maximiser ses chances de passage. Afin d'améliorer la franchissabilité d'un obstacle comme celui du Bazacle, il faut s'attacher à limiter le temps nécessaire à la recherche d'un point de passage. Un tel constat appuie l'intérêt de voies de passages multiples.

Il a été démontré que la date d'arrivée au pied de l'obstacle exerçait un effet sur sa franchissabilité ; ce dernier va donc impacter différemment les différentes catégories de saumons. Les castillons tardifs, qui rentrent en rivière après l'étiage estival, ne peuvent atteindre l'obstacle du Bazacle qu'à l'automne, soit à la période de l'année la plus propice au franchissement. Ces poissons, bien qu'atteignant l'obstacle du Bazacle peu de temps avant la reproduction, présentent une probabilité de franchir l'obstacle avant la fin de la période de reproduction significativement plus élevée que des poissons atteignant l'obstacle avant l'étiage (castillons précoces ou saumons de printemps). L'obstacle du Bazacle exerce ainsi une pression sélective sur le saumon de Garonne, en limitant plus fortement la circulation des poissons arrivant précocement à son niveau. Le fait que les barrages puissent exercer une pression sélective sur les espèces migratrices a déjà été noté par Waples *et al.* (2007). Ces auteurs estiment en effet que les barrages peuvent limiter la sélection naturelle qui favorise les individus capables de migrer sur de longues distances contre des courant forts et au contraire favoriser des individus capables de migrer dans des milieux moins courants, de traverser les lacs de retenues, de trouver les passes à poissons et d'y progresser.

Néanmoins, cette différence de franchissabilité observée entre catégories n'est pas directement liée à la composante génétique ou ontogénique mais simplement à la date à laquelle les saumons sont susceptibles d'arriver au pied du Bazacle. Les saumons de printemps qui passent l'été sur la partie aval de la Garonne et n'atteignent le pied du Bazacle qu'à l'automne, devraient présenter, d'après notre modèle, les mêmes capacités à franchir cet obstacle qu'un castillon tardif, présentant le même état général, et arrivant à une même date.

4.3.2. Facteurs influençant le processus de renoncement

Le processus de renoncement a déjà été observé lors de nombreuses études de radiopistage. Il est en effet bien connu que le saumon, comme d'autres espèces de

poissons, peut renoncer à franchir un obstacle, le quittant définitivement après un blocage plus ou moins long. Certains des saumons ayant renoncé à franchir un seuil ou un barrage peuvent dévaler plus ou moins loin du point de blocage pour remonter se reproduire sur des affluents, voire même sur d'autres bassins versants (Chanseau & Larinier, 2000 ; Rivinoja *et al.*, 2001 ; Thorstad *et al.*, 2003a, 2005b). Ce ne fut pas le cas pour les saumons bloqués par l'obstacle du Bazacle. La Garonne, en aval de Toulouse, est exempte de zones favorables à la reproduction du saumon, que ce soit sur son cours principal ou sur celui de ses affluents. Pour trouver un autre cours d'eau susceptible de les accueillir, les saumons doivent redescendre la Garonne sur plus de 300 km et remonter sur la Dordogne. Les saumons radiomarqués n'ayant pas réussi à franchir le Bazacle sont majoritairement morts (53% des cas) en aval de cet obstacle, sur un linéaire d'une vingtaine de kilomètres, ou se sont repliés rapidement et définitivement jusqu'en aval de l'aménagement de Golfech-Malause (37% des cas) ; la dévalaison de ce dernier aménagement s'est principalement effectuée par les turbines de la centrale (87% des cas). Les 10% restants des saumons s'étant repliés vers l'aval après avoir été bloqués par le Bazacle ont tenté de remonter sur le Tarn, affluent dépourvu aujourd'hui de zones de reproduction accessibles. Tous les poissons n'ayant pas réussi à franchir le Bazacle sont morts sans avoir pu se reproduire. Leur mort est intervenue en moyenne 26 jours (± 5 j ; variation de 0.5 à 54 j) après le dernier repli effectué depuis l'obstacle du Bazacle.

La durée de blocage ne fait pas partie des facteurs apparaissant influencer directement la probabilité journalière de renoncer. Ce processus est gouverné, dans le modèle retenu, par le pourcentage de saturation en oxygène dissous – variable indicatrice de qualité d'eau – et par la période de l'année. Les renoncements apparaissent ainsi de manière prépondérante lorsque le pourcentage de saturation en oxygène est faible. Bien que ce paramètre soit toujours resté dans une gamme tolérable par le saumon (Tableau 15), les teneurs modérées en oxygène dissous semblent exercer une influence sur le comportement du saumon en cours de blocage, favorisant un renoncement. Une diminution de qualité de l'eau pourrait alors favoriser les renoncements en incitant les saumons à se replier plus en aval à la recherche d'autres secteurs moins défavorables.

La période de l'année semble également jouer un rôle sur le processus de renoncement. Plus les poissons sont proches de la période de reproduction, moins ils renoncent. Un tel constat est cohérent avec les observations de Gowans *et al.* (1999a) et Laine *et al.* (2002) qui indiquaient de plus grands délais nécessaires au franchissement d'obstacles pour les saumons rentrant précocement en rivière. Ce constat peut être expliqué par l'influence de facteurs internes comme de facteurs externes. La motivation du saumon à progresser vers

l'amont n'est pas constante au cours du temps. Keefer *et al.* (2004) ont mis en évidence sur du saumon chinook qu'une grande part de la variabilité des taux de migration des géniteurs en migration anadrome dépendait de la date à laquelle la migration est effectuée, l'influence du débit de la rivière, de l'année et du tronçon de rivière n'étant que secondaire. Ces poissons migrent d'autant plus rapidement que la date augmente et d'autant moins rapidement que le débit augmente. La nécessité d'arriver à temps sur les zones de reproduction amont ainsi que l'augmentation de l'activité métabolique liée à la maturation sexuelle peuvent expliquer le rôle prépondérant de la période de l'année sur l'activité migratoire. Il est en effet bien connu que le saumon est particulièrement actif lors de cette dernière phase de la migration de reproduction (Mills, 1989 ; Prévost, 2002) et ce pour les deux sexes (Baglinière *et al.*, 1990, 1991). La proximité de la période de reproduction et l'augmentation de l'activité métabolique pourraient ainsi être au moins partiellement à l'origine de l'effet exercé par la date sur la franchissabilité du Bazacle.

Le renoncement moindre à l'approche de la période de reproduction pourrait également être lié aux conditions environnementales généralement moins contraignantes de cette période. Certaines contraintes liées à la qualité d'eau et non considérées dans la présente analyse (pollutions en produits phytosanitaires par exemple) sont en effet moindres en automne et hiver qu'au printemps et en été sur ce cours d'eau (Croze *et al.*, 2006).

Les fortes probabilités de renoncement observées sur le site du Bazacle que ce soit le premier jour de blocage comme lors des présentations sur sites en début de saison ou sous certaines conditions environnementales défavorables (faible taux de saturation en oxygène dissous) pourraient être en partie liées aux conditions d'habitats rencontrées par le poisson au pied du site du Bazacle. L'aval du Bazacle n'est en effet que peu propice à une stabulation du poisson avec peu de zones profondes (mis à part au pied même des deux centrales), une absence de zones ombragées, un habitat plutôt homogène constitué exclusivement de bancs de molasse ne favorisant pas les caches et zones d'abris. Une diversification des habitats à ce niveau, avec mise en place de fosses de repos ombragées et de caches diverses, pourrait peut-être ralentir le processus de renoncement.

5. CONCLUSION

Le modèle développé dans le cadre du présent travail est extrapolable sans difficultés à d'autres sites. Modéliser par la même méthode la franchissabilité d'autres obstacles pourrait permettre de confirmer ou d'infirmer les conclusions déduites du travail réalisé sur le site du Bazacle. D'autres critères pourraient également être testés, comme par exemple l'origine des poissons (sauvages vs élevage).

CHAPITRE 7 : SYNTHÈSE, DISCUSSION ET PERSPECTIVES

1. VALIDITE DES DONNEES

1.1. Impact de la méthode de suivi sur le matériel biologique

Tout suivi télémétrique soulève une inquiétude relative au biais potentiellement induit, à court terme comme à long terme sur la physiologie, les déplacements et le comportement des poissons marqués (e.g. Nielsen, 1992).

Les méthodes de capture (passe piège ou nasse) et de marquage (insertion gastrique) retenues ont été choisies de façon à minimiser leur impact potentiel sur les saumons suivis. Le principal inconvénient de l'insertion gastrique par rapport aux autres méthodes de marquage consiste en un risque de régurgitation de la marque. Si certaines études indiquent de faibles taux de régurgitation (de 4% à 7%) chez le saumon adulte en milieu naturel (Laughton, 1991 ; Chanseau & Larinier, 1999), d'autres font état de plus forts taux de régurgitation (de moins de 10% à 15%) (McCleave *et al.*, 1978 ; Ruggerone *et al.*, 1990 ; Candy *et al.*, 1996 ; Smith *et al.*, 1998), mais toutes ces études s'accordent sur le fait que les régurgitations se produisent le plus souvent dans les heures qui suivent la mise en place de la marque (McCleave *et al.*, 1978 ; Nielsen, 1992) et jusqu'à quelques jours après le marquage (McCleave *et al.*, 1978) dans un petit nombre de cas. Lors de notre étude, les taux de régurgitation enregistrés sur l'Aulne et la Garonne sont restés très faibles, respectivement 1.5% (2/132) et 2.1% (3/146²⁸).

Malgré l'emploi des techniques de piégeage et de marquage les moins traumatisantes possibles, le risque de perturbation du poisson reste une réalité, aucune marque ou méthode de marquage ne pouvant être qualifiée de parfaite (Jepsen *et al.*, 2002). Comme nous l'avons discuté précédemment (§5.2.1 du chapitre 3), ces perturbations risquent d'induire des modifications comportementales qui peuvent s'exprimer sur plusieurs jours. Le comportement dit "perturbé" correspond à des individus cessant de migrer ou même initiant une dévalaison après le lâcher. De telles modifications du comportement peuvent être gênantes lorsque les études concernent la détermination des patrons migratoires. Dans le cas de l'étude du franchissement d'un obstacle, les problèmes sont réduits. En effet, la

²⁸ Sur la Garonne, trois saumons ont effectivement régurgité leur marque. Il s'agit de deux poissons écartés de ce fait du suivi comme indiqué dans le §2.3.4 du chapitre 2, mais aussi d'un troisième dont la progression a néanmoins été partiellement suivie du fait de son identification à la station de vidéo-comptage du Bazacle grâce à sa marque de type "T", puis de sa capture à Carbonne et de sa récupération au droit des grilles de prise d'eau d'une centrale hydroélectrique de la Garonne amont après reproduction.

plupart de ces comportements "perturbés" (arrêt ou dévalaison) apparaissent aux environs du point de lâcher, le poisson ne reprenant sa migration anadrome que plus tard. Les points de lâcher étant choisis plusieurs kilomètres en aval des obstacles à étudier, les poissons développant ce type de comportement ne peuvent être confrontés à un obstacle situé en amont du point de lâcher qu'après avoir repris leur migration vers l'amont, soit après avoir recouvré un comportement normal. Les poissons dévalant suite au lâcher jusqu'à l'aval d'un obstacle ne peuvent être pris en compte pour l'étude de la franchissabilité de celui-ci. D'une manière générale, toute tentative de franchissement d'un saumon observée sur un site préalablement dévalé par ce même poisson ($n=55$ soit pratiquement 7% des tentatives de franchissement effectuées par les saumons radiomarqués sur l'Aulne et la Garonne) a été écartée des analyses. Nous ne pouvons faire l'hypothèse que le comportement des saumons radiomarqués ne peut être perturbé suite aux opérations de capture, marquage et lâcher, même lorsque les poissons reprennent rapidement leur migration vers l'amont ; ces opérations peuvent même conduire à la mort qui intervient généralement rapidement, le jour ou les quelques jours suivants le lâcher. C'est pourquoi les tentatives de franchissement de quelques saumons ($n=6$ soit 2% des saumons suivis sur l'Aulne et la Garonne) ayant atteint un obstacle rapidement après le lâcher ont été retirées des analyses : elles concernent des saumons n'ayant fréquenté que très peu de temps (quelques heures) l'obstacle en question sans réussir à le franchir ou étant morts dans les quelques jours (moins d'une semaine) suivant le lâcher.

1.2. Taille et variabilité du jeu de données

Le travail réalisé dans le cadre de cette thèse s'appuie sur un jeu de données relativement conséquent par rapport à la taille des jeux de données classiquement obtenus par radiopistage. Le suivi d'un total de 266 saumons radiomarqués, de caractéristiques variées – en terme de longueur, d'âge ou d'état de santé – que ce soit sur l'Aulne ou la Garonne, a permis l'étude de la franchissabilité de 49 obstacles. Ces derniers présentent des tailles, des configurations ainsi que des usages variés et sont équipés de 7 types différents de passes à poissons. Le suivi comportemental a été effectué lors de campagnes de terrains couvrant au total 7 années (2 sur l'Aulne et 5 sur la Garonne) ce qui a rendu possible des observations dans des conditions environnementales très variées.

De plus, lors de l'analyse globale des facteurs influençant la variabilité de la franchissabilité des obstacles, ces données ont été complétées par celles obtenues au préalable sur un autre cours d'eau, le Gave de Pau (Chanseau *et al.*, 1999a ; Larinier *et al.*, 2005), de taille intermédiaire entre celles de l'Aulne et de la Garonne. Cette agrégation a permis l'obtention

d'une base de données de plus de 1200 tentatives de franchissement au niveau de 80 obstacles différents.

2. INTERET DE L'APPROCHE PAR MODELISATION

Les études biologiques effectuées dans le milieu naturel permettent rarement d'appliquer une démarche expérimentale *stricto sensu* pour progresser dans la compréhension des phénomènes. La démarche expérimentale *stricto sensu* (Murray, 2001) vise à progresser pas à pas dans la compréhension des mécanismes en vérifiant des hypothèses sur des relations de cause à effet, du type "une cause produit un effet". L'expérience consiste à faire varier la cause dont nous voulons tester l'effet de façon raisonnée, en contrôlant les autres facteurs susceptibles d'intervenir ; une telle démarche est impossible à adopter pour les études conduites en milieu naturel. C'est pourquoi l'étude du franchissement des obstacles rend incontournable l'utilisation des modèles.

La modélisation consiste à donner un corps à un phénomène complexe, afin de le rendre lisible et manipulable pour mieux le comprendre (Rivot, 2003). Elle nécessite de définir et d'articuler les hypothèses fondatrices qui organisent une représentation simplifiée du processus. Les modèles s'appuient sur une formalisation mathématique. Les modèles mathématiques permettent d'éviter les imprécisions de langage. Ils aident à hiérarchiser l'importance des processus et des paramètres et facilitent les comparaisons entre différentes hypothèses de fonctionnement (Rivot, 2003). Il est important de préciser qu'aucun modèle ne peut prétendre être l'unique traduction correcte de la réalité.

La modélisation présente également le grand intérêt d'aider à la définition des propositions de gestion ou des mesures de management (Kocik & Ferreri, 1998 ; Poff & Huryn, 1998). Elle permet en effet de transformer les connaissances et les données en informations utilisables dans un outil de diagnostic d'un état présent, ou la prédiction d'un état futur sous divers scénarii d'évolution environnementale ou de gestion, et dont le niveau d'incertitude peut être apprécié (Bernier *et al.*, 2000). L'incertitude reflète la probabilité qu'une estimation, qu'un conseil ou qu'une action de management soit incorrecte (Lek, 2007). La démarche de modélisation a d'ailleurs déjà été employée pour aider à la priorisation des opérations de restauration de la libre circulation du saumon à la montaison comme à la dévalaison (Gouraud *et al.*, 2004 ; Travade *et al.*, 2005) ainsi que pour privilégier certaines actions de démantèlement de barrages ou pour prédire les pertes de biodiversité ou de fonctionnalité des écosystèmes avant réalisation de nouveaux ouvrages (Fukushima *et al.*, 2007).

Les méthodes de modélisation utilisées dans le cadre du présent travail de thèse ont été différentes en fonction des objectifs recherchés. Pour l'analyse des paramètres (essentiellement physiques) susceptibles d'influencer la franchissabilité d'un obstacle, des modèles de régression logistique et des modèles additifs généralisés ont été appliqués à un jeu de données conséquent (1204 tentatives de franchissement observées au droit de 81 aménagements), et ce dans un cadre fréquentiste classique. Ces analyses globales ont permis de mettre en évidence l'effet de différents facteurs sur la franchissabilité des obstacles étudiés liés au cours d'eau (largeur et module), à l'obstacle (configuration au fil de l'eau vs en dérivation, hauteur), au dispositif de franchissement (lieu d'implantation, débit, débit complémentaire d'attrait, type) ou au poisson (longueur). Ces analyses ont également permis de comparer le poids de chacun de ces facteurs entre eux, le type de passe à poissons et l'implantation de cette dernière apparaissant être des facteurs prépondérants. Ils ne sont par contre pas apparus suffisamment fiables pour pouvoir prétendre constituer des modèles prédictifs précis ni permettre la déduction de règles générales, extrapolables à d'autres sites.

Ce constat a été révélateur de l'importance probable d'autres variables non considérées à cette étape du travail, comme par exemple la qualité du dimensionnement des passes en place (variable considérée uniquement dans l'approche complémentaire conduite sur un seul cours d'eau et qui est alors logiquement apparue comme exercer une influence prépondérante sur la franchissabilité des seuils de l'Aulne) ou l'évolution de l'environnement au cours du blocage. De plus, ces modèles ne sont pas capables d'intégrer l'évolution de variables au cours du temps. C'est pourquoi le recours à des modèles d'analyse temporelle des événements, mieux connus sous le nom de modèles d'analyse de survie, a été envisagé. Cette démarche a permis d'associer, au sein d'un même outil, les deux critères généralement retenus comme indicateurs de la franchissabilité d'un obstacle à savoir la probabilité de passage et la durée nécessaire à ce franchissement. De tels modèles ont déjà démontré leur intérêt dans la quantification des délais migratoires lors de la dévalaison de smolts de saumon atlantique (Castro-Santos & Haro, 2003).

Le cadre bayésien a alors été retenu car il est adapté au traitement des petits échantillons. C'est le cas de ceux issus des opérations de radiopistage au droit d'un seul aménagement dont la taille est souvent limitée à quelques dizaines d'observations. Un tel modèle a clairement démontré le rôle conséquent joué par les différentes variables temporelles (date d'arrivée au pied de l'obstacle, durée passée au pied de l'obstacle) ainsi que par les conditions environnementales (débit, température, pourcentage de saturation en oxygène

dissous) auxquelles le poisson est soumis non seulement le jour où il franchit l'obstacle ou renonce définitivement à passer mais aussi au cours de la totalité de sa durée de blocage.

3. VARIABILITE DE FRANCHISSABILITE DES OBSTACLES

La franchissabilité des obstacles étudiés, que ce soit sur l'Aulne ou la Garonne est apparue très variable. Cette variabilité s'est exprimée à deux échelles : entre sites, en fonction de leurs caractéristiques propres, mais aussi pour un même site entre individus.

3.1. Variabilité entre sites : rôle des caractéristiques physiques de chaque site

La variabilité de franchissabilité a été analysée dans un premier temps entre sites. Cette variabilité entre ouvrages de l'Aulne ou de la Garonne est grande. En effet, selon les cas, de 20% à 100% des saumons radiomarqués atteignant le pied d'un obstacle ont réussi à passer en amont. Cette grande variabilité inter-sites a pu être en partie expliquée par différents facteurs.

Parmi ces facteurs, l'approche initiale conduite sur trois cours d'eau (Aulne, Garonne et Gave de Pau) a permis de démontrer qu'une implantation de passe correcte et des valeurs élevées de débit dans la passe ou de débit complémentaire à proximité de son entrée apparaissent logiquement favorables au passage en amont. Au contraire, l'importance des cours d'eau sur lesquels sont implantés les obstacles (exprimée en terme de largeur de rivière ou de module) et une configuration d'aménagement en dérivation plutôt qu'au fil de l'eau ont exercé un effet négatif sur la probabilité de franchissement.

Les effets constatés du type de passe à poissons en place pourraient être plutôt liés à d'autres facteurs non considérés dans l'approche initiale, comme en particulier la qualité du dimensionnement des dispositifs de franchissement.

En effet, dans la catégorie des passes à poissons les moins performantes ont été trouvées notamment les passes à bassins à parois déversantes. Ce résultat n'est que peu surprenant car ces passes sont majoritairement anciennes (11 sur 12 sont antérieures à 1972 dont une construite même au XIXe). Elles n'ont donc pas pu bénéficier du gros effort de recherche et développement conduit notamment en France dans ce domaine depuis le milieu des années 1970. L'attractivité de telles passes est donc probablement limitée et la progression des poissons en leur sein difficile, même pour le saumon.

Les deux ascenseurs à poissons étudiés ont été trouvés comme faisant également partie des dispositifs les moins performants. Ce résultat s'avère plus surprenant, les poissons

n'ayant aucun effort à fournir pour absorber le dénivelé induit par l'obstacle équipé d'un tel dispositif. Ce mauvais résultat est toutefois essentiellement induit par un seul des deux ascenseurs étudiés, celui de Golfech, sur la Garonne, qui présente une efficacité moyenne presque deux fois inférieure à celle observée pour celui de Baigts, sur le Gave de Pau. Le suivi fin des déplacements de saumons radiomarkés au pied de l'ascenseur le moins efficace a permis d'identifier les causes de son manque d'efficacité. Ces dernières sont liées non seulement à une attractivité limitée, mais aussi à une particularité propre aux ascenseurs. En effet, les performances de ce système sont contraintes par la présence d'un dispositif de piégeage (obligatoire dans le cas d'un ascenseur puisque destiné à maintenir le poisson dans la partie basse du dispositif dans l'attente de la prochaine remontée de cuve). Ce dispositif (entonnement) exerce non seulement un effet répulsif sur les saumons tentant de pénétrer dans l'ascenseur, mais aussi, ne joue pas entièrement son rôle d'anti-retour. Ce constat rejoint les observations réalisées par Larinier *et al.* (2005) au niveau du second ascenseur de notre jeu de données, dont la performance a été améliorée par adjonction d'un débit d'attrait plus important et par mise en place d'un second entonnement en aval de celui déjà en place. Bell (1986) recommande également l'installation d'une passe à bassins en aval du système de piégeage d'un ascenseur. Un tel aménagement devrait permettre au poisson de s'adapter progressivement à son nouvel environnement, garantissant ainsi une entrée plus rapide du poisson dans la partie basse de l'ascenseur.

La hauteur des obstacles est également apparue comme exerçant un effet sur leur franchissabilité. Les résultats obtenus lors des analyses restreintes à un seul type de passe ou lors de l'approche complémentaire conduite sur les seuls seuils de l'Aulne nous éclairent sur l'origine de cet effet. L'influence de la hauteur pourrait en effet s'expliquer par les difficultés de progression des saumons dans les passes mal dimensionnées et/ou par un passage préférentiel de certains obstacles, en particulier ceux pourvus de passes mal dimensionnées, directement par les déversoirs (lorsque leur hauteur reste compatible avec les capacités de nage et de saut des saumons).

L'analyse de la variabilité inter-sites a également révélé un effet surprenant de la taille des saumons sur la franchissabilité des obstacles étudiés. En effet, les individus les plus grands (longueur totale de plus de 70 cm environ), aux capacités de nage les plus importantes, apparaissent comme ceux les moins performants. Ce constat pourrait être lié à une entrée en rivière plus précoce de ces grands saumons. Cette entrée précoce pourrait être en particulier à l'origine d'une arrivée au pied des obstacles des saumons les plus grands dans des conditions environnementales moins favorables au franchissement que celles

rencontrées par des saumons plus petits, arrivant plus tardivement. Une telle hypothèse a été confirmée par l'étude de la variabilité de la franchissabilité de l'obstacle du Bazacle.

Les facteurs retenus dans l'analyse inter-sites n'ont cependant pas suffi à l'obtention de modèles performants puisque ces derniers n'expliquent qu'une faible partie de la variabilité observée. Ce constat est certainement lié à au moins trois points.

Tout d'abord, comme nous l'avons évoqué précédemment, d'autres facteurs sont susceptibles d'exercer une influence conséquente sur la franchissabilité des obstacles, comme par exemple la qualité du dimensionnement du dispositif de franchissement. Un tel facteur est d'ailleurs apparu comme prépondérant parmi ceux considérés dans l'approche complémentaire conduite sur les seuls seuils de l'Aulne.

De plus, les types de modèles employés pour l'analyse inter-sites ne se prêtent que difficilement à l'étude de l'influence des variables environnementales. Ils ne peuvent pas, en effet, intégrer l'évolution de ces variables au cours du blocage si ce n'est par l'intermédiaire de valeurs propres à un jour particulier (par exemple dernier jour de présence sur site) ou d'une statistique intégrative telle que la moyenne.

Enfin, l'influence des différents facteurs est susceptible de s'exercer de manière très différente d'un site à un autre. D'une part, les variables influentes ne sont pas forcément les mêmes pour tous les seuils ou barrages. D'autre part, une même variable peut exercer un effet inverse entre deux sites.

Du fait de cette complexité, un travail à plus petite échelle (conduit au niveau d'un seul site) est apparu constituer une étape indispensable à la compréhension des différents phénomènes influençant la franchissabilité d'un obstacle par un saumon.

3.2. Variabilité intra-site : effet de la variabilité interindividuelle et de l'environnement

Une forte variabilité temporelle de franchissabilité est également observée à l'échelle d'un site unique. Elle a été mise en évidence dans un premier temps en comparant les pourcentages de franchissement obtenus sur différentes périodes. Un exemple particulièrement marqué a été obtenu sur le site du Bazacle, sur la Garonne, avec un pourcentage de franchissement observé variant de 91% à 31% pour deux années consécutives (2002 et 2003). De telles différences s'expliquent par une forte variabilité observée à l'échelle de l'individu, certains poissons réussissant à franchir l'obstacle et d'autres non. Ces différences sont notées non seulement lorsque les poissons arrivent à des

périodes différentes, mais aussi lorsqu'ils fréquentent l'obstacle au même moment. De plus, les délais nécessaires au franchissement peuvent être très variables pour un même site entre individus. Ceci est constaté entre années comme pour une même année (e.g. 1h 49min à plus de 125 jours pour le Bazacle en 2004).

De même que l'intensité des rythmes migratoires (Northcote, 1984 ; Lucas & Baras, 2001), la forte variabilité interindividuelle est apparue trouver son origine dans des facteurs inhérents au poisson comme à l'environnement dans lequel il évolue. Son état de santé apparent (apprécié par la proportion de surface du corps touchée par un écaillage et la présence éventuelle de blessures ou de parasites) exerce ainsi un rôle sur la franchissabilité de l'obstacle du Bazacle. Afin d'expliquer l'échec de certains poissons à franchir les obstacles alors que d'autres réussissent, le manque de "motivation" des poissons est souvent mis en avant et ce, depuis de nombreuses années (Power, 1977). Sous ce terme sont souvent regroupés les facteurs intrinsèques (e.g. état de maturation, état des réserves énergétiques, état de santé...) susceptibles de modifier l'état physiologique du poisson et de contrôler ses patrons comportementaux, en particulier lors de la migration (Thorstad *et al.*, 2008), mais aussi de facteurs méconnus. Les facteurs régissant la "motivation" des saumons à poursuivre leur progression lorsqu'ils sont confrontés à un obstacle n'avaient, à notre connaissance, jamais fait l'objet d'investigations précises.

L'analyse réalisée ici comble en partie ce manque en identifiant des degrés moindres de "motivation" à franchir un obstacle, traduits notamment par une plus forte probabilité de renoncer au franchissement lorsque la période de reproduction est encore lointaine. De plus, une "démotivation" semble apparaître au fur et à mesure du blocage, la durée de blocage du saumon influençant négativement la probabilité de franchir. Les observations réalisées au pied de Golfech vont dans le même sens. En effet, une fréquentation moindre du pied de la centrale et du reste du canal de fuite (lieux à proximité ou conduisant au dispositif de franchissement) est observée au cours du blocage au bénéfice de zones initialement moins attractives (tronçon court-circuité) ou de zones de replis en aval de l'aménagement (zones par lesquelles les saumons ne pourront franchir l'aménagement). La moindre "motivation" des poissons à franchir l'obstacle du Bazacle et la moindre fréquentation du canal de fuite de la centrale de Golfech qui s'installent au cours du blocage pourraient être liées à un comportement similaire développé progressivement par les saumons sur ces deux sites : après avoir fréquenté les zones les plus attractives sans réussir à franchir l'obstacle, les saumons vont explorer d'autres voies potentielles de passage, à la recherche d'autres bras (exemple de Golfech où les saumons fréquentent de plus en plus le tronçon court-circuité au cours du blocage), d'affluents ou même d'autres cours d'eau aux zones de reproduction plus

accessibles (exemple de l'Aulne où 29% des saumons suivis depuis Châteaulin ont dévalé l'Aulne après avoir été bloqués par différents seuils, pour remonter sur son principal affluent estuarien ou sur d'autres cours d'eau se jetant dans la rade de Brest).

L'environnement dans lequel le poisson évolue au cours de son blocage influence également les probabilités de franchir ou de renoncer. Le débit et la température sont des facteurs qui paraissent en effet influencer les chances de passage en amont. Ces deux variables sont fréquemment citées comme régulant la migration (Jensen *et al.*, 1986 ; Jonsson, 1991). De nombreuses études ont montré qu'une augmentation du débit stimulait l'entrée en rivière du saumon (Alabaster, 1970 ; Potter, 1988 ; Smith *et al.*, 1994 ; Thorstad *et al.*, 1998). La montaison semble aussi favorisée par des débits élevés (Dunkley & Shearer, 1982 ; Laughton, 1989 ; Baglinière *et al.*, 1990). Cet effet positif des débits élevés sur l'entrée en rivière comme sur la progression vers l'amont n'est pas retrouvé au niveau du Bazacle ; les forts débits sont en effet apparus diminuer les chances de passage en amont. Ceci est certainement à relier au fait que les processus mis en œuvre au cours de la migration diffèrent de ceux développés au cours du blocage. Les premières heures suivant l'arrivée au pied d'un obstacle constituent vraisemblablement une période de transition, d'adaptation, au cours de laquelle le saumon développerait un nouveau comportement. Le manque de concordance de notre modèle avec la réalité seulement au cours du premier jour de blocage pourrait en être l'illustration. Ce point révèle en effet que les processus de franchissement et de renoncement ne peuvent être expliqués de la même manière, par les mêmes formulations mathématiques, en mettant en œuvre les mêmes facteurs, le premier jour d'arrivée au niveau d'un obstacle que les jours suivants. Ceci tendrait à démontrer que ces deux processus sont régis par des lois qui diffèrent entre le début du blocage et le reste du blocage.

L'effet négatif des forts débits de rivière au cours du blocage pourrait s'expliquer par une moindre attractivité de la passe dans ces conditions. Un débit de rivière élevé induit une diminution du ratio entre le débit effectif dans la passe et les débits concurrents (à savoir le débit turbiné et le débit surversant au seuil). Or, l'attractivité d'une passe à poissons est fortement conditionnée par ce ratio qui joue un rôle primordial, que ce soit pour le saumon (Larinier *et al.*, 2005) ou pour les autres espèces (Baras *et al.*, 1994 ; Larinier, 2002b). L'effet du débit à l'obstacle, inverse de l'effet du débit au cours de la progression, pourrait amplifier l'impact de cet ouvrage à l'échelle de la population : la migration entre deux obstacles étant favorisée par forts débits, il est possible qu'une majorité de poissons atteigne ce site dans ces conditions, apparemment défavorables au franchissement.

La température, dans la gamme de valeurs correspondant aux observations au Bazacle (8-26°C), semble exercer un effet plus homogène au cours de la progression. Les fortes valeurs pénalisent le franchissement de l'obstacle mais aussi la survie au cours de la migration sur la Garonne. Les fortes températures sont également identifiées comme pénalisant l'entrée en rivière et la vitesse de progression vers l'amont (Karppinen *et al.*, 2004). Le réchauffement climatique que l'on connaît aujourd'hui, et qui ne peut que se poursuivre pour encore plusieurs décennies, risque de perturber la migration des saumons en limitant la franchissabilité des obstacles, au moins celle du Bazacle. Il convient néanmoins de noter que la diminution de la probabilité de franchir cet obstacle reste limitée à un maximum de quelques pourcents pour un scénario de réchauffement similaire à celui effectivement enregistré au cours des 30 dernières années. Le challenge que devra relever cette espèce sur la Garonne vis-à-vis de l'augmentation annoncée de la température porte plus sur ses capacités à survivre dans une eau plus chaude, notamment sur les secteurs aval et médian fréquentés au cours de sa période de migration anadrome, que sur sa moindre capacité à franchir des obstacles comme le Bazacle dans de telles conditions thermiques.

Les faibles teneurs en oxygène dissous, indicatrices d'une qualité d'eau dégradée, augmentent, quant à elles, le risque que le poisson se replie définitivement en aval et renonce ainsi à franchir l'obstacle. Ce constat pourrait être à relier à la réaction d'évitement classiquement observée chez le saumon lorsqu'il est confronté à une pollution (Saunders & Sprague, 1967 ; Thorstad *et al.*, 2005a).

L'exercice de modélisation a ainsi permis d'une part d'expliquer la forte variabilité des probabilités de franchir l'obstacle du Bazacle observée entre individus et d'autre part de mettre en évidence une variabilité des probabilités de franchir pour un même individu, au fur et à mesure de son blocage, sous la double influence des variables temporelles et environnementales. L'étude de la franchissabilité à l'échelle d'un obstacle unique apparaît tout à fait adaptée à une analyse fine des facteurs susceptibles d'en modifier la franchissabilité.

4. INTERET POUR LA GESTION

Les résultats obtenus dans le présent travail de thèse peuvent s'avérer utiles aux gestionnaires, et ce de différentes manières.

4.1. Intérêt du modèle de l'analyse de la variabilité de la franchissabilité à l'échelle d'un site

Tout d'abord, le modèle développé pour l'étude du franchissement de la chaussée du Bazacle, à Toulouse, peut être mis en œuvre sans difficulté sur d'autres obstacles, à commencer par tous ceux présents sur le cours de l'Aulne et de la Garonne fréquentés par des saumons marqués au cours des différentes campagnes de radiopistage. Ce modèle présente comme premier intérêt de constituer **un outil** particulièrement **adapté à l'évaluation de la franchissabilité** d'un obstacle et à sa restitution aux gestionnaires des cours d'eau à poissons migrateurs. La plupart des évaluations d'efficacité de passes à poissons se sont en effet limitées jusqu'alors à l'indication d'un unique pourcentage de franchissement, accompagné éventuellement d'un retard moyen ou médian. Elles ne rendent donc pas ou mal compte de la variabilité de performance pourtant observée à l'échelle d'un même dispositif de franchissement. Le modèle développé ici est susceptible d'intégrer cette variabilité, qu'elle soit liée aux caractéristiques individuelles des poissons ou à l'évolution des conditions environnementales rencontrées par le poisson au cours de son blocage (Figure 58). Cet outil original permet de rendre compte des probabilités de franchir un obstacle comme de renoncer définitivement au franchissement, non seulement au terme du blocage, mais aussi pour chaque jour de présence du poisson au pied du site (cf. chapitre 6).

Ce modèle constitue aussi un **outil d'aide à une meilleure compréhension des processus mis en œuvre lors du franchissement d'un obstacle**, puisqu'il permet l'identification des facteurs susceptibles d'intervenir sur la franchissabilité d'un obstacle et l'étude de leur influence au cours du blocage. Par exemple, l'effet surprenant de la taille des saumons sur leur probabilité de franchir les obstacles étudiés lors de l'analyse multi-sites (saumons de plus de 70 cm, essentiellement saumons de printemps, présentant une probabilité moindre de franchir) pourrait trouver une explication au moins partielle grâce au modèle développé sur le site du Bazacle. En effet, il existe une grande différence de probabilité de franchir l'obstacle en fonction de la période d'arrivée au pied des barrages. Les grands saumons, aux capacités de nage, de saut et d'endurance pourtant élevées, mais atteignant un obstacle au printemps, apparaissent finalement moins aptes à le franchir que des individus plus petits, mais arrivant dans des conditions plus propices au passage, en particulier à l'automne. La différence significative de performances entre les castillons tardifs et les saumons de printemps indique vraisemblablement une influence des composantes génétiques et ontogéniques sur la probabilité de franchir l'obstacle du Bazacle. Cette influence n'est cependant qu'indirecte puisque simplement liée à la date à laquelle les saumons sont susceptibles d'arriver au pied de l'obstacle et aux conditions environnementales et

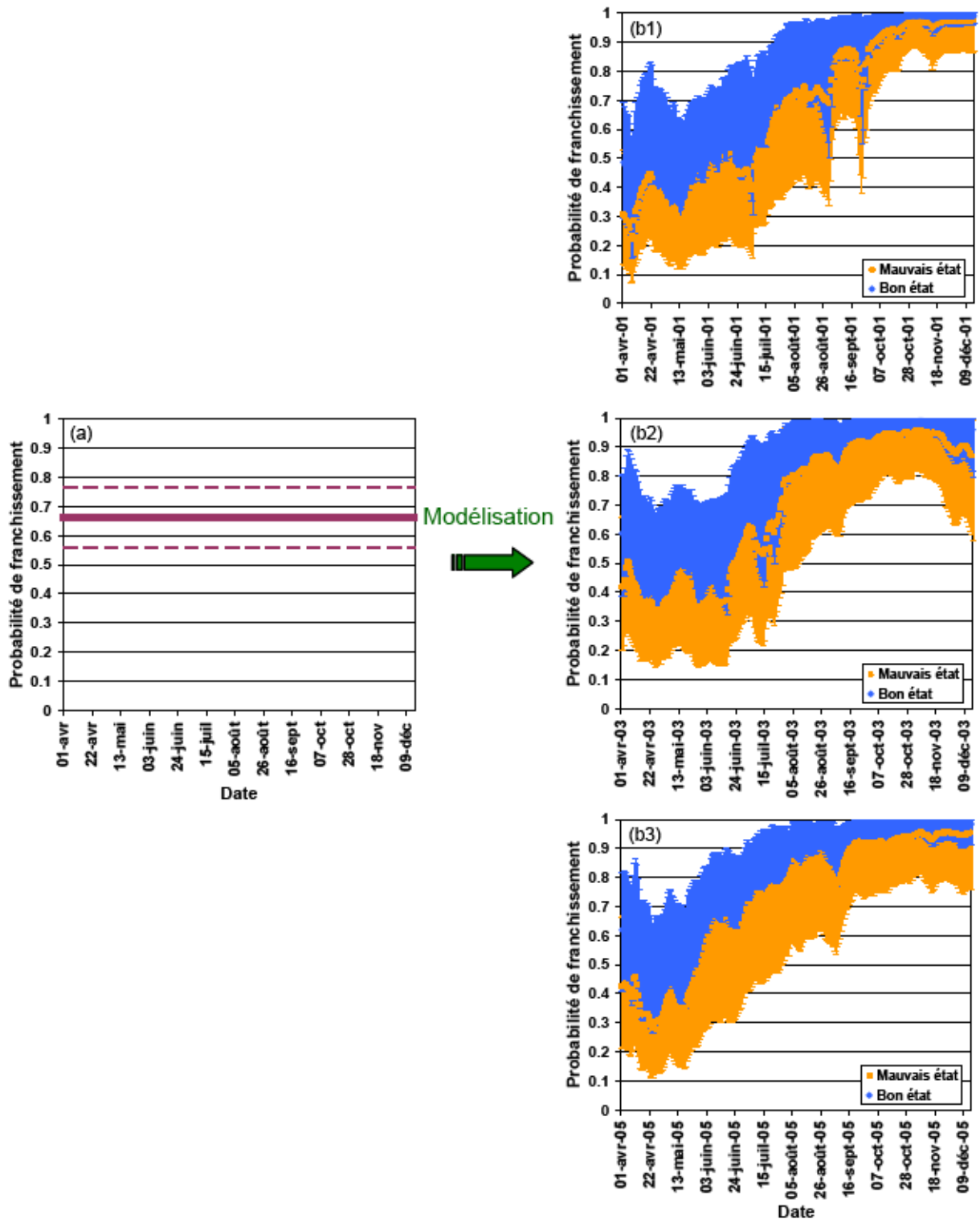


Figure 58 : Représentation de la probabilité de franchir l'obstacle du Bazacle avant l'exercice de modélisation (a ; valable pour toutes années) et après pour une année donnée (b1 pour 2001 ; b2 pour 2003 ; b3 pour 2005).

physiologiques (activité métabolique augmentée à l'approche de la période de reproduction) associées à cette date. Néanmoins, elle pourrait avoir des retombées fortes en terme de gestion. Par exemple, limiter l'effort de pêche sur la composante "saumons de printemps" devrait contribuer à protéger la part du stock la plus sensible aux problèmes de

franchissement d'obstacles. Par ailleurs, une meilleure franchissabilité des obstacles par les castillons pourrait être un argument pour favoriser la production de tels saumons dans les programmes de repeuplement ou de soutien d'effectif.

Enfin, ce modèle constitue un **outil prédictif** qui permet de tester notamment l'effet de différentes propositions d'amélioration. Ce point est particulièrement intéressant. En effet, une fois qu'un barrage est équipé d'une passe à poissons, il est souvent difficile d'y apporter des améliorations. Le propriétaire de l'ouvrage et même souvent les services instructeurs considèrent que l'obligation légale relative à la libre circulation des poissons est alors respectée. La prédiction peut aider à convaincre ces différents acteurs d'un réaménagement, en rendant compte quantitativement des gains de performances attendues.

4.2. Intérêt de l'approche cumulative

Le présent travail a également contribué à une meilleure connaissance de l'effet cumulatif des obstacles et des hauts niveaux de pertes qu'ils peuvent engendrer sur un cours d'eau barré d'une multitude de seuils et barrages. Les obstacles ont été identifiés comme cause prépondérante de pertes sur l'Aulne et la Garonne. Les niveaux de franchissabilité des obstacles étudiés, bien qu'équipés d'un dispositif de franchissement, sont en effet limités. Seules 463 des 535 (soit 87%) et surtout 147 des 214 (soit 69%) tentatives de franchissements observées respectivement sur les différents obstacles de l'Aulne et du bassin versant de la Garonne ont été réussies. Ces chiffres cachent néanmoins de grosses disparités. La majorité des obstacles (63% de ceux de l'Aulne et 50% de ceux de la Garonne) présentent un pourcentage de franchissement estimé à plus de 90%. Le pourcentage de franchissement s'avère très faible (<60%) sur un nombre limité de sites (7% des obstacles de l'Aulne et 25% des obstacles de la Garonne).

Néanmoins, la franchissabilité réduite de certains obstacles s'est avérée particulièrement contraignante pour l'espèce sur les deux cours d'eau étudiés. Les obstacles ont en effet été identifiés comme le premier facteur limitant le succès de la migration de reproduction, condamnant 70-75% et 64-68% des géniteurs remontant respectivement l'Aulne et la Garonne. Même s'il ne fait pas de doute que les obstacles jouent un rôle prépondérant dans les problèmes rencontrés par les saumons remontant l'Aulne ou la Garonne pour frayer, ces derniers chiffres sont toutefois à considérer avec prudence. Ils n'ont été donnés qu'à titre indicatif, sous l'hypothèse simplificatrice que la responsabilité d'un ouvrage pouvait être engagée dès lors que ce dernier est à l'origine d'une accumulation de poissons à son pied et, par conséquence, augmente la vulnérabilité des poissons aux diverses contraintes susceptibles de les atteindre en ce lieu. Le seul fait d'observer des poissons en arrêt au pied

d'un seuil ou d'un barrage ne suffit pas à qualifier cet aménagement d'obstacle à la migration, les arrêts étant fréquemment observés au cours de la migration même sur des rivières ou tronçons de rivière exempts de barrages (Heggberget *et al.*, 1988, 1996). A titre d'exemple, sur la rivière Tana, en Norvège, dont 300 km de cours principal sont accessibles au saumon, Økland *et al.* (2001) ont noté de 0 à 9 périodes d'arrêt au cours de la migration, d'une durée moyenne de 5 à 8 jours. Les périodes d'arrêt peuvent néanmoins être beaucoup plus longues (plusieurs mois) sur des rivières moins septentrionales, où les entrées en rivières s'effectuent quasiment toute l'année (Laughton, 1991 ; Solomon *et al.*, 1999). Une approche plus fine, comme celle proposée par Thorstad *et al.* (2005b), aurait pu consister à comparer la durée des arrêts au pied des obstacles où les saumons s'accumulent effectivement, à la durée observée lors des arrêts effectués naturellement au cours de la migration, et ne faisant pas suite à un blocage.

La démonstration du rôle prépondérant joué par les obstacles de l'Aulne et de la Garonne sur la limitation de la part de géniteurs susceptibles d'atteindre les frayères a amené les gestionnaires de ces cours d'eau à orienter les efforts de restauration vers l'amélioration des conditions de migration. Des opérations d'effacement provisoire des obstacles de l'Aulne ont été proposées (Porcher & Ledouble, 2005). Il s'agirait de conduire des ouvertures coordonnées de biefs depuis l'aval vers l'amont, par manœuvre de vannes existantes. Le calage des périodes et durées d'ouvertures a pu être défini grâce aux observations issues des opérations de radiopistage. Ces mesures n'ont malheureusement pas été appliquées à ce jour. Sur la Garonne, différents projets d'amélioration de certains des dispositifs de franchissement aujourd'hui en place (voire même de réalisation de nouveaux dispositifs) sont déjà envisagés, en priorité au niveau des obstacles exerçant un effet majeur. Ces projets sont inscrits comme mesures prioritaires du PLAN de GEstion des POissons Migrateurs (ou PLAGEPOMI) Garonne – Dordogne – Charente – Seudre – Leyre (DIREN Aquitaine, 2008).

Même si l'évaluation de la franchissabilité de la totalité des obstacles d'un axe migratoire peut permettre de comparer les performances des passes aujourd'hui en place et donc d'identifier les obstacles *a priori* plus pénalisants que d'autres, elle ne permet pas de prédire quel sera l'effet d'une levée totale ou partielle des problèmes migratoires. Pour cela, il faut envisager d'intégrer les résultats de franchissabilité obtenus dans le présent travail dans des modèles plus globaux de dynamique des populations du saumon, comme ceux déjà effectués sur le Gave de Pau par exemple (Gouraud *et al.*, 2004) ou ceux réalisés sur la rivière Umeälven, en Suède (Lundqvist *et al.*, 2008). Un tel couplage permettrait en effet de

tester la réponse d'une population à différents scénarii d'amélioration des conditions de circulation.

Sur des cours d'eau tels que l'Aulne ou la Garonne, d'autres causes de pertes ont été clairement identifiées (mortalité, dévalaison), dont les facteurs initiateurs ne sont pas toujours clairement établis. Avec le déclin du saumon atlantique sur la totalité de son aire de distribution, il nous paraît essentiel que les géniteurs survivent au cours de leur migration de reproduction afin qu'ils puissent assurer leur descendance. Ceci est encore plus vrai sur la Garonne où chaque géniteur est important. La population des saumons de ce cours d'eau reste dans une situation critique où le nombre de géniteur atteignant les frayères est très largement inférieur au nombre nécessaire à l'auto entretien de la population. Il est donc primordial de compléter les connaissances relatives aux autres facteurs anthropiques portant atteinte au saumon lors de sa migration anadrome sur l'Aulne ou la Garonne, notamment par une meilleure compréhension des processus conduisant aux pertes d'individus.

5. PERSPECTIVES

Les premières perspectives concernent les nombreuses applications directement liées à la thématique du franchissement des obstacles et envisageables grâce à l'outil développé à la fin de ce travail de thèse. Comme évoqué précédemment, ce modèle appliqué à titre d'illustration au site du Bazacle, peut être mis en œuvre sans difficulté sur tout obstacle pour lequel un jeu de données de comportement de "franchissement / renoncement" est disponible, dans le but de mieux comprendre les processus génériques régissant le franchissement des obstacles par le saumon. Il conviendrait également d'associer cet outil au traitement des données de suivis télémétriques d'autres espèces diadromes au droit des obstacles en rivière, les processus mis en œuvre pour le franchissement pouvant varier d'une espèce à une autre (Horký *et al.*, 2007) en terme de capacités de nage (Tudorache *et al.*, 2008) mais aussi probablement de capacités de prospection et de "motivation" à migrer. L'efficacité des passes à poissons aujourd'hui en place apparaît en effet souvent moindre pour les espèces migratrices autres que les salmonidés (Williams, 2008 ; Mallen-Cooper & Brand, 2007). Les espèces potamodromes sont également concernées : ces dernières, rarement considérées dans les projets de restauration de la libre circulation des poissons, éprouvent pourtant un réel besoin de se déplacer librement dans le cours d'eau (Northcote, 1998 ; Jansen *et al.*, 1999 ; Ovidio & Philippart, 2008).

Une autre application possible pour ce modèle est relative à l'étude des capacités des poissons à apprendre à franchir un obstacle au fur et à mesure qu'ils progressent le long d'un axe. Il ne fait plus aucun doute aujourd'hui sur le fait que les poissons utilisent

l'apprentissage et la mémorisation pour leur orientation spatiale (Odling-Smee *et al.*, 2006). Néanmoins, comparé aux animaux terrestres, peu de choses sont connues sur la manière dont les poissons utilisent l'apprentissage et la mémorisation pour cette orientation spatiale (Braithwaite, 1998). Une certaine capacité des adultes dans l'apprentissage de leurs voies de migration est souvent mise en avant (Hansen & Jonsson, 1994 ; Thorstad *et al.*, 2003a). Un tel apprentissage pourrait peut-être intervenir également pour le franchissement des obstacles. Les premières recherches dans le domaine concluent pourtant à l'inverse. Par exemple, des saumons adultes capturés dans une passe à poissons d'un aménagement hydroélectrique construit en dérivation de la rivière Nidelva (Norvège) ne présentent pas de différence comportementale lors de leur nouvelle confrontation à l'aménagement que des saumons "naïfs", capturés plus en aval et atteignant ce site pour la première fois (Thorstad *et al.*, 2003a). Cette hypothèse a d'ailleurs été adoptée dans la définition du protocole d'étude de franchissabilité de l'aménagement hydroélectrique de Golfech/Malause. Néanmoins, il serait intéressant d'évaluer les possibilités d'apprentissage au franchissement sur des sites moins complexes, installés au fil de l'eau, dépourvus de centrale hydroélectrique, comme les seuils de l'Aulne. L'importance d'un tel apprentissage, s'il existe, n'a, à notre connaissance, jamais été étudiée. Si le poisson s'avérait capable de tirer profit de l'expérience acquise sur les premiers obstacles franchis pour négocier plus rapidement les suivants, des retombées pourraient concerner les recommandations relatives à la mise en place des passes à poissons. Il pourrait par exemple être préférable de privilégier un même type de dispositif et une localisation similaire tout le long d'un même axe migratoire, au moins lorsque les ouvrages sont semblables. Le modèle développé dans le présent travail pourrait être utile à une telle étude. Mis en œuvre à partir des données de franchissement récoltées sur l'Aulne, il devrait permettre d'explorer cette notion d'apprentissage en intégrant une variable supplémentaire relative au nombre de seuils similaires fréquentés auparavant lors de la migration anadrome. Une réflexion plus approfondie devrait toutefois être conduite de façon à bien différencier l'effet de l'apprentissage, relatif au fait qu'un poisson franchisse de plus en plus facilement les obstacles au cours de sa migration, de l'effet lié à la sélectivité des ouvrages le long d'un axe (relatif au fait que seuls les individus les plus performants arrivent à franchir les obstacles et ont donc une probabilité plus élevée de franchir les suivants du fait de leurs seules caractéristiques intrinsèques).

Ce modèle pourrait aussi être particulièrement utile à l'étude de la dévalaison au droit des centrales, en particulier dans le cas de l'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L.). Cette espèce voit en effet son stock en deçà de ses limites biologiques (EIFAC & ICES, 2006) ce qui a conduit à l'établissement de mesures de restauration au travers d'une réglementation

européenne (UE, 2007) et de déclinaisons nationales. La limitation des pertes au cours de sa dévalaison au droit des centrales hydroélectriques est jugée prioritaire (Groupe de travail "Ouvrages", 2008) et passe par l'étude fine du comportement des anguilles argentées à ce niveau. Cette thématique a été abordée depuis quelques années en France (Durif *et al.*, 2003 ; Gosset *et al.*, 2005) comme ailleurs en Europe (McCarthy *et al.*, 2008), en Amérique du nord (Brown, 2005) ou en Nouvelle-Zélande (Boubée & Williams, 2006 ; Boubée *et al.*, 2008). Une adaptation du modèle pourrait aboutir à la déclinaison du processus de franchissement en trois sous processus "franchissement par le barrage", "franchissement par les turbines" ou "franchissement par l'exutoire", concurrents entre eux comme vis-à-vis du renoncement. Un tel outil devrait permettre d'aider aux traitements des données acquises lors des suivis de la dévalaison des anguilles au niveau des centrales hydroélectriques ; il pourrait alors contribuer à une meilleure compréhension des variables régissant le choix des voies de passage lors de la dévalaison des aménagements hydroélectriques.

Une autre perspective issue de ce travail concerne une meilleure analyse de la variabilité observée entre sites. Pour ce faire, il conviendra d'affiner certains des facteurs (comme par exemple celui relatif à l'implantation de la passe) déjà considérés dans l'analyse inter-sites. Il serait également intéressant de renouveler l'analyse globale de la franchissabilité des trois cours d'eau (Aulne, Garonne et Gave de Pau) en considérant la qualité du dimensionnement du dispositif de franchissement en place sur chacun de leurs obstacles. De nouveaux facteurs mériteraient aussi d'être intégrés dans l'analyse comme l'usage et la nature des obstacles ainsi que le niveau d'entretien de leur passe à poissons. De plus, nous avons constaté sur le site du Bazacle que les conditions environnementales rencontrées au cours du blocage ainsi que la période de fréquentation de l'obstacle jouent un rôle conséquent sur la probabilité de passage. Ces facteurs doivent donc être pris en compte, au moins sous forme de statistiques intégratives. Une meilleure analyse de la variabilité observée entre sites pourrait permettre d'aider à l'identification des facteurs déterminants pour le passage d'un obstacle et d'éclaircir les rôles réellement joués par le type de passe sur la franchissabilité. L'effet du type de passe nous semble, dans l'état actuel de l'analyse, pouvoir être au moins en partie expliqué par la qualité du dimensionnement des passes à poissons étudiées. Mais il ne peut être exclu, à ce stade du travail, que le franchissement soit favorisé avec des passes plus naturelles comme les seuils franchissables par conception, les rampes en enrochement ou les rivières de contournement qu'avec des passes dites "techniques" (FAO & DVWK, 2002), comme les passes à bassins ou les passes à ralentisseurs.

La dernière perspective découlant de ce travail est liée à une meilleure connaissance des diverses pertes que peut subir un saumon lors de sa migration anadrome en milieu

anthropisé. Là encore, l'outil de modélisation développé dans le cadre de cette thèse pour l'étude des processus de franchissement peut s'avérer utile. Il est en effet adapté à l'analyse de l'apparition de n'importe quel évènement dès lors que ce dernier se manifeste au plus qu'une unique fois. Ce modèle est donc tout à fait adapté à l'étude des processus conduisant à l'initiation d'une perte comme une dévalaison définitive ou une mortalité. Une telle étude devrait permettre de mieux identifier les causes d'apparition de ces dévalaisons "anormales", mais aussi de bien évaluer le gain réel à attendre de l'amélioration de la circulation du saumon sur ces deux bassins versants en intégrant au mieux les catégories de pertes autres que celles liées aux obstacles.

BIBLIOGRAPHIE

- Aarestrup K. & Koed A. (2003) Survival of migrating sea trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts negotiating weirs in small Danish rivers. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 169-176.
- Aarestrup K., Jepsen N., Rasmussen G., Økland F., Thorstad E.B. & Holdensgaard G. (2000) Prespawning migratory behaviour and spawning success of sea-ranched Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River Gudenaa, Denmark. *Fisheries Management and Ecology* **7**, 387-400.
- Abed L. (1998) *Le canal de Nantes à Brest*. Montreuil-Bellay : Chemins De la Mémoire (C.M.D), 132 pp.
- Ackerman P.A., Morgan J.D. & Iwama G.K (2005) *Les anesthésiques*. In : CCPA (ed.) Information additionnelle au sujet des lignes directrices du CCPA sur le soin et l'utilisation des poissons en recherche, en enseignement et dans les tests. Ottawa: Conseil Canadien de Protection des Animaux, 1-25. Accessible en ligne à l'adresse : http://www.ccac.ca/fr/CCAC_Programs/Guidelines_Policies/GDLINES/Fish/Fish%20Anesthetics%20-%20FR.pdf
- AEAG (2006) *Bilan sur la qualité des eaux du Bassin Adour-Garonne en 2005*. Toulouse: Agence de l'Eau Adour-Garonne, 103 pp.
- Alabaster J.S. (1970) River flow and upstream movement and catch of migratory salmonids. *Journal of Fish Biology* **2**, 1-13.
- Alabaster J.S. (1990) The temperature requirements of adult Atlantic salmon *Salmo salar* L. during their upstream migration in the river Dee. *Journal of Fish Biology* **37**, 659-661.
- Alabaster J.S. & Gough P.J. (1986) The dissolved oxygen and temperature requirements of Atlantic salmon, *Salmo salar* L, in the Thames Estuary. *Journal of Fish Biology* **29**, 613-621.
- Alabaster J.S. & Lloyd R. (1982) *Water quality criteria for freshwater fish*. London: Butterworth Scientific, 361 pp.
- Alabaster J.S., Shurben D.G. & Mallett M.J. (1983) The acute lethal toxicity of mixtures of cyanide and ammonia to smolts of salmon, *Salmo salar* L. at low concentrations of dissolved oxygen. *Journal of Fish Biology* **22**, 215-222.
- Amoros C. & Petts G.E. (1993) *Hydrosystèmes fluviaux*. Paris: Masson, 300 pp.
- Angilletta M.J., Niewiarowski P.H. & Navas C.A. (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* **27**, 249-268.
- Angilletta M.J., Steel E.A., Bartz K.K., Kingsolver J.G., Scheuerell M.D., Beckman B.R. & Crozier L.G. (2008) Big dams and salmon evolution: changes in thermal regimes and their potential evolutionary consequences. *Evolutionary Applications* **1**, 286-299.
- Anonyme (1999) *Restauration du saumon sur les affluents de la Dordogne : Maronne et Souvigne. Etude du potentiel de production de ces cours d'eau et de l'amélioration de l'habitat sur la Maronne. Rapport de Synthèse*. Rapport GHAAPE RA 99.05, 20 pp.
- Aprahamian M.W., Davidson I.C. & Cove R.J. (2008) Life history changes in Atlantic salmon from the River Dee, Wales. *Hydrobiologia* **602**, 61-78.
- Arago M.A. & Vauclin V. (2000) Bilan du programme « poissons migrateurs » du contrat de plan Etat-Région 1994-1999 en Bretagne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **357/358**, 357-372.
- AREA Eau-Environnement (2002). *Barrages, entraves à la dynamique biologique des rivières. Recensement des problèmes majeurs en Seine-Normandie. Corrections et remèdes possibles*. Direction Régionale de l'Environnement Ile-de-France, Bassin Seine-Normandie. 27 pp.
- Armstrong J.D., Grant J.W.A., Forsgren H.L., Fausch K.D., DeGraaf R.M, Fleming I.A., Prowse T.D. & Schlosser I.J. (1998) The application of science to the management of Atlantic salmon (*Salmo salar*): integration across scales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 303-311.
- Armstrong J.D., Kemp P.S., Kennedy G.J.A., Ladle M. & Milner N.J. (2003) Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research* **62**, 143-170.
- Åtland A. & Barlaup B.T. (1995) Avoidance of toxic mixing zones by Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in the limed river Audna, Southern Norway. *Environmental Pollution* **90**, 203-208.

- Åtland A. & Barlaup B.T. (1996) Avoidance behaviour of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry in waters of low pH and elevated aluminium concentration: laboratory experiments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**, 1827-1834.
- Aubertot J.N., Barbier J.M., Carpentier A., Gril J.J., Guichard L., Lucas P., Savary S., Savini I. & Voltz M. (2005). *Pesticides, agriculture et environnement. Réduire l'utilisation des pesticides et en limiter les impacts environnementaux*. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA & Cemagref, 64 pp.
- Ayllon F., Martinez J.L. & Garcia-Vazquez E. (2006) Loss of regional population structure in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., following stocking. *ICES Journal of Marine Science* **63**, 1269-1273.
- Babut M. & Miège C. (2007) *Contamination des poissons et des sédiments du Rhône par les Polychlorobiphényles. Synthèse des données recueillies en 2005-2006*. Rapport Cemagref, 37 pp.
- Bach J.M., Bruyère F., Poupard P.Y. & Rancon J. (2000) *Etude du franchissement (dévalaison – montaison) du complexe hydroélectrique de Poutès – Monistrol par les saumons en 1999*. Rapport LOGRAMI, 34 pp.
- Bach J.M., Lelievre M. & Trotet M. (2008). *Evaluation de la libre circulation sur l'axe Loire Allier. Suivi par radiopistage de la migration anadrome du saumon atlantique en 2006*. Rapport LOGRAMI, 134 pp.
- Baglinière J.L. (1975) *Recherches sur le saumon atlantique (Salmo salar L.1766) en Bretagne.*, Thèse de Docteur en troisième Cycle, Université de Rennes 49 pp. + annexes.
- Baglinière J.L. (1976) Les populations de saumon atlantique *Salmo salar* L. 1766, en Bretagne, Basse-Normandie. I: Caractéristiques des smolts de la rivière Ellé. *Annales d'hydrobiologie* **7**, 141-158.
- Baglinière J.L. & Le Louam H. (1987) Caractéristiques scalimétriques des principales espèces de poissons d'eau douce de France. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **306**, 1-39.
- Baglinière J.L. & Porcher J.P. (1994) Caractéristiques des stocks de reproducteurs et comportement lors de la migration génésique. In: J.C. Guéguen & P. Prouzet (eds), *Le saumon atlantique*. Plouzané: IFREMER, pp. 101-122.
- Baglinière J.L., Maise G. & Nihouarn A. (1990) Migratory and reproductive behaviour of female adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a spawning stream. *Journal of Fish Biology* **36**, 511-520.
- Baglinière J.L., Maise G. & Nihouarn A. (1991) Radio-tracking of male adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., during the last phase of spawning migration in a spawning stream (Brittany, France). *Aquatic Living Resources* **4**, 161-167.
- Baglinière J.L., Marchand F. & Vauclin V. (2005) Interannual changes in recruitment of the Atlantic salmon *Salmo salar* population in the River Oir (Lower Normandy, France): relationships with spawners and instream habitat. *ICES Journal of Marine Science* **62**, 695-707.
- Baglinière J.L., Nieceza AG & Brana-Vigil F. (1991) Vérification des critères utilisés pour déterminer les positions des bandes hivernales sur la partie marine des écailles de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) adulte en France et en Espagne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **323**, 160-168.
- Bakke T.A. & Harris P.D. (1998) Diseases and parasites in wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 247-266.
- Bakshantansky Eh.L. & Nesterov V.D. (1993) Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt behaviours that must be considered when designing fishways at hydroelectric dams. In: U.P. Williams, D.A. Scruton, R.F. Goosney, C.E. Bourgeois, D.C. Orr & C.P. Ruggles (eds), *Proceedings of the workshop on fish passage at hydroelectric developments: March 26-28, 1991, St. John's, Newfoundland*. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 1905, 153 pp.
- Banks J.W. (1969) A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids. *Journal of Fish Biology* **1**, 85-136.
- Baras E. & Lagardère J.P. (1995) Fish telemetry in aquaculture: review and perspectives. *Aquaculture International* **3**, 77-102.
- Baras E., Lambert H. & 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**, 181-189.
- Bardonnat A. & Baglinière J. L. (2000) Freshwater habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**, 497-506.
- Baril D. & Gueneau P. (1986) Radio-pistage de saumons adultes (*Salmo salar*) en Loire. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **302**, 86-105.

- Barracou D. (2006) 2005 – *Connaissance des stocks. Stations de contrôle des migrations de poissons Adour-Nivelle*. Rapport MIGRADOURE, 12 pp + annexes.
- Bartholow J.M. (2000) Estimating cumulative effects of clearcutting on stream temperatures. *Rivers* **7**, 284-297.
- Barton B.A. (1977) Short-term effects of highway construction on the limnology of a small stream in southern Ontario. *Freshwater Biology* **7**, 99-108.
- Barton B.A. & Helfrich H. (1981) Time-dose responses of juvenile rainbow trout to 2-phenoxyethanol. *Progressive Fish-Culturist* **43**, 223-231.
- Baxter R.M. & Glaude P. (1980) Environmental effects of dams and impoundments in Canada: experience and prospects. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences* **205**, 34.
- Beach M.H. (1984) *Fish pass design - criteria for the design and approval of fish passes and other structures to facilitate the passage of migratory fish in rivers*. Fisheries Research Technical Report 78, Lowestoft: Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, 45 pp.
- Beall E. (1994) Les phases de la reproduction. In: J.C. Guéguen & P. Prouzet (eds), *Le saumon atlantique*. Plouzané: IFREMER, pp. 123-140.
- Beall E. & Marty C. (1983) Reproduction du saumon atlantique, *Salmo salar* L, en milieu semi-naturel contrôlé. *Bulletin français de pisciculture* **289**, 77-93.
- Beamish R.J. & Bouillon D.R. (1993) Pacific salmon production trends in relation to climate. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**, 1002-1016.
- Beaudelin P. (1987) Les méfaits des extractions des galets de Garonne. *Adour Garonne* **34**, 10-13.
- Beaugrand G. & Reid P.C. (2003) Long-term changes in phytoplankton, zooplankton and salmon related to climate. *Global Change Biology* **9**, 801-817.
- Bégout-Anras M.L. (2001) *Etude des particularités du comportement individuel des saumons lors de leur migration estivale dans l'estuaire de l'Adour*. CNRS, CREMA de l'Hommeau, rapport de convention n°503398, 35 pp + annexes.
- Beitinger T.L. & Fitzpatrick L.C. (1979) Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish. *Journal of American Zoology* **19**, 319-329.
- Bell M.C. (1981) *Updated compendium of the success of passages of small fish through turbines*. Portland : U.S. Army Corps of Engineers, North Pacific Division, 294 pp.
- Bell M.C. (1986) *Fisheries handbook of engineering requirements and biological criteria*. Portland : Fish Passage Development and Evaluation Program, U.S. Army Corps of Engineers, North Pacific Division, 290 pp.
- Bell M.C. (1991) *Revised compendium of the success of passages of small fish through turbines*. Portland : U.S. Army Corps of Engineers, North Pacific Division, 83 pp.
- Bell M.C. & Delacy A.C. (1972) *A compendium on the survival of fish passing through spillways and conduits*. Report Fish. Eng. Res. Prog., U.S. Army Corps of Engineers., North Pacific Div., Portland, Oregon, USA, 121 pp.
- Bernardo J. & Smith A.F.M. (1994) *Bayesian Theory*. London: John Wiley and Sons, Series in Probability and Mathematical Statistics, 586 pp.
- Berg O.K. (1985) The formation of non-anadromous populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Europe. *Journal of Fish Biology* **27**, 805-815.
- Berg O.K., Arnekleiv J.V. & Lohrmann A. (2006) The influence of hydroelectric power generation on the body composition of juvenile Atlantic salmon *River Research and Applications* **22**, 993-1008.
- Berland G., Nickelsen T., Heggenes J., Økland F., Thorstad E.B. & Halleraker J.H. (2004) Movements of wild Atlantic salmon parr in relation to peaking flows below a hydropower station. *River Research and Applications* **20**, 957-966.
- Bernier J., Parent E. & Boreux J.J. (2000) *Statistiques pour l'environnement. Traitement Bayésien de l'incertitude*. Londres, Paris, New-York : Editions TEC & DOC, 363 pp.
- Bjornn T.C. (1971) Trout and salmon movements in two Idaho streams as related to temperature, food, stream flow, cover and population density. *Transactions of the American Fisheries Society* **100**, 423-438.
- Black E.C. (1957) Alterations in the blood level of lactic acid in certain salmonid fishes following muscular activity. I: kamloops trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **14**, 117-134.
- Black E.C., Manning G.T. & Havashi K. (1966) Changes in levels of hemoglobin, oxygen, carbon dioxide, pyruvate and lactate in venous blood of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during and

- following severe muscular activity. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **23**, 783-795.
- Black E.C., Robertson A.C., Hanslip, A.R. & Chiu W.G. (1960) Alterations in glycogen, glucose and lactate in rainbow and kamloops trout (*Salmo gairdneri*) following muscular activity. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **17**, 787-500.
- Boeuf G. (1994) La phase de préadaptation à la vie en mer: la smoltification. In: J.C. Guéguen & P. Prouzet (eds), *Le saumon atlantique*. Plouzané: IFREMER, pp. 47-63.
- Bohn S. & Bircher A.J. (2001) Phenoxyethanol-induced urticaria. *Allergy* **56**, 922-923.
- Booth D.B., Hartley D. & Jackson R. (2002) Forest cover, impervious-surface area, and the mitigation of stormwater impacts. *Journal of the American Water Resources Association* **38**, 835-845.
- Booth R.K., McKinley R.S., Økland F. & Sisak M.M. (1996) In situ measurement of swimming performance in wild Atlantic salmon (*Salmo salar*), using radio transmitted electromyogram (EMG) signals. In: E. Baras & J.C. Philippart (eds) *Underwater biotelemetry*, Liège: University of Liège, 129 pp.
- Bosc S. & Larinier M. (2000) *Définition d'une stratégie de réouverture de la Garonne et de l'Ariège à la dévalaison des salmonidés grands migrants. Simulation des mortalités induites par les aménagements hydroélectriques lors de la migration de dévalaison*. Rapport GHAAPE RA00.01, 53 pp.
- Bosc S. & Oules G. (1996) *Contrôle de la dévalaison dans la passe du Ramier à Toulouse. Campagne 1996*. Rapport CSP – MIGADO, 29 pp.
- Bosc S., Nars A. & Mignotte S. (2006) *Contrôle de la migration des smolts de saumon atlantique en dévalaison au niveau des dispositifs de piégeage et de transport de Camon et de Pointis sur la Garonne - Campagne 2005*. Rapport MI.GA.DO 1G-06-RT, 54 pp.
- Bosc S., Nars A. & Mignotte S. (2007) *Contrôle de la migration des smolts de saumon atlantique en dévalaison au niveau des dispositifs de piégeage et de transport de Camon et de Pointis sur la Garonne - Campagne 2006*. Rapport MI.GA.DO 2G-07-RT, 55 pp.
- Boubée J., Jellyman D. & Sinclair C. (2008) Eel protection measures within the Manapouri hydro-electric power scheme, South Island, New Zealand. *Hydrobiologia* **609**, 71-82.
- Boubée J.A.T. & Williams E.K. (2006) Downstream passage of silver eels at a small hydroelectric facility. *Fisheries Management and Ecology* **13**, 165-176.
- Bowman M., Higgs S., Maclin E., McClain S., Sicchio M., Souers A., Johnson S. & Graber B. (2002). *Exploring dam removal. A decision-making guide*. American Rivers and Trout Unlimited, 80 pp.
- Boyer S., Guerri O. & Pustelnik G. (2000) Situation des programmes migrants sur l'ensemble des bassins versants Garonne et Dordogne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **357/358**, 323-344.
- Braithwaite V.A. (1998) Spatial memory, landmark use and orientation in fish. In: S.D. Healy (ed) *Spatial Representation in Animals*. Oxford: Oxford University Press, pp 86-102.
- Bravard J.P. & Petts G.E. (1993) Interférences avec les interventions humaines. In: C. Amoros & G.E. Petts (eds) *Hydrosystèmes fluviaux*, Paris: Masson, pp. 233-253.
- Brett J.R. (1965) The swimming energetics of salmon. *Scientific American* **8**, 80-86.
- Brett J.R. (1972) The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids and a comparison with other vertebrates. *Respiratory Physiology* **14**, 151-170.
- Bridger C.J. & Booth R.K. (2003) The effects of biotelemetry transmitter presence and attachment procedures on fish physiology and behaviour. *Reviews in Fisheries Science* **11**, 13-34.
- Brooker M. P., Morris D. L. & Hemsworth R. J. (1977) Mass mortalities of adult salmon, *Salmo salar*, in the R. Wye, 1976. *Journal of Applied Ecology* **14**, 409-417.
- Brooks S.P. & Gelman A. (1998) General methods for monitoring convergence of iterative simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* **7**, 434-455.
- Brown L.S. (2005) *Downstream passage behavior of silver phase American eels at a small hydroelectric facility*. MSc Thesis, Amherst, USA: Department of Natural Resources Conservation, Graduate School of the University of Massachusetts Amherst, 110 pp.
- Buck R.J.G. & Hay D.W. (1984) The relation between stock size and progeny of Atlantic salmon *Salmo salar* L. in a Scottish stream. *Journal of Fish Biology* **23**, 1-11.
- Bult T.P., Riley S.C., Haedrich R.L., Gibson R.J. & Heggenes J. (1999) Density-dependent habitat selection by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in experimental riverine habitats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 1298-1306.
- Bunt C.M. (2001) Fishway entrance modification enhance fish attraction. *Fisheries Management and Ecology* **8**, 95-105.

- Burke B.J. & Jepson M.A. (2006) Performance of passive integrated transponder tags and radio tags in determining dam passage behavior of adult Chinook salmon and steelhead. *North American Journal of Fisheries Management* **26**, 742-752.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, 2ème édition*. Verlag, New-York: Springer, 484 pp.
- Butler J.R.A. & Watt J. (2003) Assessing and managing the impacts of marine salmon farms on wild Atlantic salmon in Western Scotland: identifying priority rivers for conservation. In: D. Mills (ed) *Salmon at the edge*, Oxford: Blackwell Science Ltd, pp. 93-118.
- Butler J.R.A., Middlemas S.J., Graham M., Thompson P.M. & Armstrong J.D. (2006) Modelling the impacts of removing seal predation from Atlantic salmon, *Salmo salar*, rivers in Scotland: a tool for targeting conflict resolution. *Fisheries Management and Ecology* **13**, 285-291.
- Butler, J.R.A. (2002) Wild salmonids and sea lice infestations on the west coast of Scotland: sources of infection and implications for the management of marines salmon farms. *Pest Management Sciences* **58**, 595-608.
- Čada G.F. (1990) A review of studies relating to the effects of propeller-type turbine passage on fish early life stages. *North American Journal of Fisheries Management* **10**, 418-426.
- Čada G.F. (1998) Fish passage mitigation at hydroelectric power projects in the United States. In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds), *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 208-219.
- Čada G.F. (2001) The Development of advanced hydroelectric turbines to improve fish passage survival. *Fisheries* **26**, 9.
- Cairns M.A., Ebersole J.L., Baker J.P., Wigington P.J., Lavigne H.R. & Davis S.M. (2005) Influence of summer stream temperatures on black spot infestation of juvenile coho salmon in the Oregon Coast range. *Transactions of the American Fisheries Society* **134**, 1471-1479.
- Calles E.O. & Greenberg L.A. (2007) The use of two nature-like fishways by some fish species in the Swedish River Emån. *Ecology of Freshwater Fish* **16**, 183-190.
- Candy J.R., Carter E.W., Quinn T.P. & Riddell B.E. (1996) Adult Chinook salmon behavior and survival after catch and release from purse-seine vessels in Johnstone Strait, British Columbia. *North American Journal of Fisheries Management* **16**, 521-529.
- Carrel G., Olivier J.M., Poirel A. & Breil P. (2003) Variabilité inter-annuelle de la reproduction des poissons Cyprinidae dans le Rhône à l'aval de Lyon : Rôle de la température. In: D. Pont (Coord.) *Programme GICC – Aquabio Conséquences potentielles du changement climatiques sur les biocénoses aquatiques et riveraines françaises. Rapport final. Novembre 2003*. Villeurbanne: UMR CNRS 5023, pp 94-108.
- Carry L. (1995) *Contrôle de la montaison dans les passes à poissons du Moulin d'Escudié (Aveyron) et du barrage de Lagarde (Tarn)*. Campagne 1995. MIGADO & CSP, 27 pp.
- Carry L. & Delpeyroux J.M. (2008) *Etude des rythmes de migration des espèces amphibiotes et holobiotiques de la Garonne au niveau de la station de contrôle de Golfech au cours de l'année 2007*. Rapport MI.GA.DO 10G-08-RT, 31 pp.
- Castro-santos T. & Haro A. (2003) Quantifying migratory delay: a new application of survival analysis methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 986-996.
- Cavitte J.P., Andrieu J.P., Bruzy A., Beaudelin P., Derenne P & Gayou F. (1987) *Programme de restauration du saumon atlantique (Salmo salar) dans le bassin de la Garonne*. In: M. Thibault & R. Billard (eds) *La restauration des rivières à saumons*, Paris: INRA, 377-386.
- Cazemier W.G. (1988) Fish and their environment in large European river ecosystems: the Dutch part of the River Rhine. *Sciences de l'Eau* **7**, 95-114.
- Cazeneuve L., Vandewalle F., Lagarrigue T. & Lascaux J.M. (2006) *Suivi de la reproduction naturelle des grands salmonidés migrants sur le bassin de la Dordogne en aval du barrage du Sablier - Automne Hiver 2005/2006*. Rapport ECOGEA / MIGADO 14D-06-RT, 28 pp.
- Chanseau M. (1999) *Etude du comportement des salmonidés grands migrants au niveau des obstacles à la migration. Contribution à la conception et à l'amélioration des dispositifs de franchissement*. Phd Thesis, Toulouse, France: Université Paul Sabatier, Spécialité Ethologie Ichtyologie, 144 pp.
- Chanseau M. & Larinier M. (1999) Etude du comportement du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) au niveau de l'aménagement hydroélectrique de Baigts (Gave de Pau) lors de sa migration anadrome. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **353/354**, 239-262.

- Chanseau M. & Larinier M. (2000) The behaviour of returning adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the vicinity of a hydroelectric plant on the Pau river (France) as determined by radio telemetry. In: A. Moore & I. Russell (eds), *Advances in Fish Telemetry*. Lowestoft: CEFAS, pp. 257-264.
- Chanseau M., Bosc S., Galiay E. & Oules G. (2002) L'utilisation de l'huile de clou de girofle comme anesthésique pour les smolts de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et comparaison de ses effets avec ceux du 2-phenoxyethanol. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **365/366**, 579-589.
- Chanseau M., Croze O. & Larinier M. (1997) *Suivi de la migration anadrome du saumon atlantique sur la partie amont du Gave de Pau*. Rapport GHAAPPE RA97.01, 43 pp. + annexes.
- Chanseau M., Croze O. & Larinier M. (1999a) Impact des aménagements sur la migration anadrome du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) sur le Gave de Pau (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **353/354**, 181-210.
- Chanseau M., Dartiguelongue J., Larinier M. (2000) *Analyse des données sur les passages enregistrés aux stations de contrôle des poissons migrateurs de Golfech et du Bazacle sur la Garonne et de Tuilleries sur la Dordogne*. Rapport GHAAPPE RA00.02, 64 pp.
- Chanseau M., Larinier M. (2001) *Etude de l'efficacité de l'écran électrique de l'aménagement hydroélectrique de Peyrouse sur le Gave de Pau*. Rapport GHAAPPE RA01.02, 13 pp.
- Chanseau M., Larinier M. & Travade F. (1999b) Efficacité d'un exutoire de dévalaison pour smolts de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et comportement des poissons au niveau de l'aménagement hydroélectrique de Bedous sur le gave d'Aspe étudiés par la technique de marquage-recapture et par radiotélémetrie. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **353/354**, 99-120.
- Chao A. (1989) Estimating population size for sparse data in capture-recapture experiments. *Biometrics* **45**, 427-438.
- Chérasse R. (1989) Tableau de sexage pour le gave d'Oloron. *Saumons* **71**, 27.
- Chitrit J.J. (1995) Evolution des rejets d'azote animal dans les communes du bassin versant de la rade de Brest. *Ingénieries - EAT Numéro spécial 1995*, 29-36.
- Cho G.K. & Heath D.D. (2000) Comparison of tricaine methanesulphonate (MS222) and clove oil anaesthesia effects on the physiology of juvenile Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum). *Aquaculture Research* **31**, 537-546.
- Clay C.H. (1961) *Design of fishways and other fish facilities*. Ottawa: The Department of Fisheries of Canada, 301 pp.
- Clay C.H. (1995) *Design of Fishways and Other Fish Facilities*. Boca Raton: Lewis Publishers, CRC Press Inc., 248 pp.
- Coe T.S., Hamilton P.B., Hodgson D., Paull G.C., Stevens J.R., Sumner K. & Tyler C.R. (2008) An environmental estrogen alters reproductive hierarchies, disrupting sexual selection in group-spawning fish. *Environmental Science & Technology* **42**, 5020-5025.
- Coghlan S.M. Jr & Ringle N.H. (2005) Survival and bioenergetic responses of juvenile Atlantic salmon along a perturbation gradient in a natural stream. *Ecology of Freshwater Fish* **14**, 111-124.
- Cohen J. (1960) A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* **20**, 37-46.
- Cohendet F.C.A. (1993) *Le saumon de l'Allier: son histoire, sa vie, son devenir*. Thèse de Doctorat Vétérinaire n°93-TOU3-4028, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, 795 pp.
- Colavecchia M., Katopodis C., Goosney R., Scruton D.A. & McKinley R.S. (1998) Measurement of burst swimming performance in wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) using digital telemetry. *Regulated Rivers Research and Management* **14**, 41-51.
- Congdon P. (2001) *Bayesian statistical modelling*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 529 pp.
- Conseil Supérieur de la Pêche (1993) *Cassiopée. Logiciel d'aide au calcul pour le concepteur de passes à poissons. Notice d'utilisation. Version 1.4*. Conseil Supérieur de la Pêche, 39 pp.
- COSEPAC (2006) *Évaluation et Rapport de situation d u COSEPAC sur le saumon de l'Atlantique (Salmo salar) (population de l'intérieur de la baie de Fundy) au Canada – Mise à jour*. Ottawa : Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. 59 pp.
- Coulombe-Pontbriand M. & Lapointe M. (2004) Landscape controls on boulder-rich, winter habitat availability and their effects on Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr abundance in two fifth-order mountain streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 648-658.
- Coutant C.C. & Whitney R.R. (2000) Fish behavior in relation to passage through hydropower turbines: a review. *Transactions of the American Fisheries Society* **129**, 351-380.

- Cowx I.G. (1998) Fish passage facilities in the UK: issues and options for future development. In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds), *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 220-235.
- Coynel A., Schäfer J., Hurtrez J.E., Dumas J., Etcheber H. & Blanc G. (2004) Sampling frequency and accuracy of SPM flux estimates in two contrasted drainage basins. *Science of the Total Environment* **330**, 233-247.
- Crane R. & Faure T. (2003) Modélisation de la relation entre températures de l'air et températures de l'eau. In: D. Pont (Coord.) *Programme GICC – Aquabio Conséquences potentielles du changement climatique sur les biocénoses aquatiques et riveraines françaises. Rapport final. Novembre 2003*. Villeurbanne: UMR CNRS 5023, pp 54-71.
- Crisp D.T. (1996) Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects. *Hydrobiologia* **323**, 201-221.
- Croze O. (2005) Radio-tracking: a useful tool for the Aulne Atlantic salmon rehabilitation program. In M.T. Spedicato, G. Lembo & G. Marmulla (eds), *Aquatic Telemetry: Advances and Applications*. Rome: FAO/COISPA, pp. 13-24.
- Croze O. (2008a) Assessment of downstream fish bypasses for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts at four hydroelectric facilities on the Ariège River (France). In: S.V. Amaral, D. Mathur & E.P. Taft (eds). *Advances in Fisheries Bioengineering*. Bethesda: American Fisheries Society, Symposium 61, pp. 123-140.
- Croze O. (2008b) The impact of the channeled part of the Aulne River (France) on the upstream migration of returning adult Atlantic salmon as determined by radio-tracking. In: S.V. Amaral, D. Mathur & E.P. Taft (eds). *Advances in Fisheries Bioengineering*. Bethesda: American Fisheries Society, Symposium 61, pp. 23-37.
- Croze O. & Larinier M. (1999) Etude du comportement migratoire de smolts de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) au niveau de la prise d'eau de l'usine hydroélectrique de Pointis sur la Garonne et estimation de la dévalaison au niveau du barrage de Rodère. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **353/354**, 141-156.
- Croze O. & Larinier M. (2001) *Libre circulation des poissons migrateurs et seuils en rivière dans le bassin RMC. Guide Technique n°4*. SDAGE Rhône Méditerranée Corse. Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse / Conseil Supérieur de la Pêche. 51 p.
- Croze O. & Larinier M. (2007) Mitigation de l'impact des seuils et barrages sur la circulation des poissons migrateurs en rivière : solutions techniques et limites. In: *Colloque Grands aménagements maritimes et fluviaux. Techniques nouvelles de conception et insertion environnementale*. Paris : SHF –AIPCN – CETMEF, pp 155-159.
- Croze O., Bau F. & Breinig T. (2004) *Suivi par radiopistage de la migration anadrome du saumon atlantique sur la Garonne en amont de Golfech – Première campagne (suivi 2002)*. Rapport GHAAPPE RA04.06, 225 pp.
- Croze O., Bau F. & Delmouly L. (2008) Efficiency of a fish lift for returning Atlantic salmon at a large-scale hydroelectric complex in France. *Fisheries Management and Ecology* **15**, 467-476.
- Croze O., Blot E., Delmas F., Alesina R., Jourdan H., Bau F. & Breinig T. (2006) *Suivi de la qualité de l'eau de la Garonne lors de la migration anadrome du saumon en amont de Golfech*. Rapport GHAAPPE RA06.04, 166 pp.
- Croze O., Chanseau M. & Larinier M. (1999) Efficiency of a downstream bypass for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts and fish behaviour at the Camon hydroelectric powerhouse water intake on the Garonne River. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **353/354**, 121-140.
- Croze O., Sénécal A. & Woillez M. (2000) *Suivi par radiopistage de la migration anadrome du saumon atlantique sur l'Aulne. Campagne 1999*. Rapport GHAAPPE RA00.04, 68 pp. + annexes.
- Croze O., Sénécal A. & Woillez M. (2002) *Suivi par radiopistage de la migration anadrome du saumon atlantique sur l'Aulne (Campagne 2000)*. Rapport GHAAPPE RA03.01, 135 pp. + annexes.
- Crozier W.W. & Kennedy G.J.A. (1994) Marine exploitation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) from the River Bush, Northern Ireland. *Fisheries Research* **19**, 141-155.
- Crozier W.W. & Kennedy G.J.A. (2001) Relationship between freshwater angling catch of Atlantic salmon and stock size in the river Bush, Northern Ireland. *Journal of Fish Biology* **58**, 240-247.
- Crozier W.W. & Kennedy, G.J.A. (1999) Relationships between marine growth and marine survival of one sea winter Atlantic salmon, *Salmo salar*, from the River Bush, Northern Ireland. *Fisheries Management and Ecology* **6**, 89-96.

- Cuinat R. (1993) Une nouvelle menace pour le saumon sur le bassin de la Loire: la chenalisation de l'estuaire. *La Houille Blanche* **1**, 59-65.
- Cunjak R.A. (1988) Behaviour and microhabitat of young atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**, 2156-2160.
- Cunjak R.A., Prowse T.D. & Parrish D.L. (1998) Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: "the season of parr discontent"? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 161-180.
- Dambre J.L. (1996) Les extractions de matériaux dans le lit mineur et le lit majeur de la Loire et de ses affluents. *La Houille Blanche* **6/7**, 108-113.
- Dambrine F. (2006). *Perspectives de développement de la production hydroélectrique en France*. Rapport du Ministère de l'Economie, des Finances et de l'Industrie, 56 pp.
- Danie D.S., Trial J.G. & Stanley J.G. (1984). *Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fish and invertebrates (North Atlantic)*. Atlantic salmon. Orono: University of Maine, U.S. Fish and Wildlife Service, FWS/OBS-82/11. 22 pp.
- Dartiguelongue J. (2002) *Contrôle du fonctionnement des passes à poissons installées au Bazacle. Suivi de l'activité ichtyologique en 2001*. Rapport MIGADO G6-02-RT, 33 pp. + annexes.
- Dartiguelongue J. (2005) *Suivi de la fraie des salmonidés migrants sur l'Ariège et la Garonne à l'automne 2004*. Rapport MI.GA.DO 2G-05-RT, 35 pp. + annexes.
- Dartiguelongue J. (2007a) *Suivi de la Fraie des salmonidés migrants sur l'Ariège et la Garonne*. Rapport MIGADO 1G-07-RT, 35 pp. + annexes.
- Dartiguelongue J. (2007b) *Contrôle de la migration de dévalaison des juvéniles de salmonidés à la passe à poissons du Ramier au printemps 2007. Contrôle de la migration de montaison*. Rapport MIGADO 8G-07-RT, 33 pp. + annexes.
- Dartiguelongue J. (2007c) *Contrôle du fonctionnement des passes à poissons installées au Bazacle. Suivi de l'activité ichtyologique en 2006*. Rapport MIGADO 5G-07-RT, 33 pp. + annexes.
- Dartiguelongue J. (2008) *Contrôle du fonctionnement des passes à poissons installées au Bazacle. Suivi de l'activité ichtyologique en 2007*. Rapport MIGADO 6G-08-RT, 35 pp. + annexes.
- Dauba F., Lek S., Mastrorillo, S. & Copp G.H. (1997) Long-term recovery of macrobenthos and fish assemblages after water pollution abatement measures in the River Petite Baïse (France). *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* **33**, 277-285.
- Davaine P. & Prouzet P. (1994) La vie marine du saumon atlantique dans son aire géographique. In: J.C. Guéguen & P. Prouzet (eds), *Le saumon atlantique*. Plouzané: IFREMER, pp. 64-85.
- Dawson L.H.J., Pike A.W., Houlihan D.F. & McVicar A.H. (1997) Comparison of the susceptibility of salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta* L.) to sea lice (*Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer, 1837)) infections. *ICES Journal of Marine Science* **54**, 1129-1139.
- Delmouly L., Moreau N., Croze O. & Le Barh R. (2007) *Cartographie du substrat de la Garonne (de la retenue de St-Nicolas-de-la-Grave à Toulouse) et influence sur le comportement de saumons atlantiques en remontée*. Rapport GHAPPE RA07.05, 107 p.
- Dempson J.B., Furey G. & Bloom M. (2002). Effects of catch and release angling on Atlantic salmon, *Salmo salar* L., of the Conne River, Newfoundland. *Fisheries Management and Ecology* **9**, 139-147.
- Dempson J.B., Schwarz C.J., Reddin D.G., O'Connell M.F., Mullins C.C. & Bourgeois C.E. (2001) Estimation of marine exploitation rates on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) stocks in Newfoundland, Canada. *ICES Journal of Marine Science* **58**, 331-341.
- Denil G. (1909) *Les échelles à poissons et leur application aux barrages de Meuse et d'Ourthe*. Bruxelles: Goemaere, imp. Du Roi, Annales des travaux publics de Belgique **2**, 152 pp.
- Denil G. (1938) *La mécanique du poisson de rivière*. Bruxelles: Goemaere, imp. Du Roi, Annales des travaux publics de Belgique, 395 pp.
- Devault D.A., Merlina G., Lim P., Probst J.-L. & Pinelli E. (2007) Multi-residues analysis of pre-emergence herbicides in fluvial sediments: application to the mid-Garonne River. *Journal of Environmental Monitoring* **9**, 1009-1017.
- Dieperink C. & Bak B.D. (2002) Predation on Atlantic salmon and sea trout during their first days as postsmolts. *Journal of Fish Biology* **61**, 848-852.
- Dill R., Fay C., Gallagher M., Kircheis D., Mierzykowski S., Whiting M. & Haines T. (2002) *Water quality issues as potential limiting factors affecting juvenile Atlantic salmon life stages in Maine rivers*. Report to Maine Atlantic Salmon Technical Advisory Committee by the Ad Hoc Committee on Water Quality. Atlantic Salmon Commission. Bangor, ME. 28 pp.

- Dionne M., Caron F., Dodson J.J. & Bernatchez L. (2008) Landscape genetics and hierarchical genetic structure in Atlantic salmon: the interaction of gene flow and local adaptation. *Molecular Ecology* **7**, 2382-2396.
- DIREN Aquitaine (2008) *PLAGEPOMI. PLAN de GEstion des POissons Migrateurs Garonne – Dordogne – Charente – Seudre – Leyre. 2008-2012. Document provisoire*. Bordeaux : Direction Régionale de l'Environnement Aquitaine, 87 pp.
- DIREN Bretagne (2007) Le pays de Centre Ouest Bretagne – production de pollution et qualité des milieux. Accessible en ligne à l'adresse : http://160.92.130.82/article.php?id_article=299
- Doughty R. & Gardiner R. (2003) The return of salmon to cleaner rivers - A Scottish perspective. In: D. Mills (ed.) *Salmon at the edge*, Oxford: Blackwell Science Ltd, pp. 173-185.
- Ducharme L.J.A. (1972) An application of louver deflectors for guiding Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts from power turbines. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **29**, 1397-1404.
- Dumas J. & Prouzet P. (2003) Variability of demographic parameters and population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a southwest French river. *ICES Journal of Marine Science* **60**, 356-370.
- Dunkley D.A. & Shearer W.M. (1982) An assessment of the performance of a resistivity fish counter. *Journal of Fish Biology* **20**, 717-737.
- Durif C., Gosset C., Rives J., Travade F. & Elie P. (2003) Behavioral study of downstream migrating eels by radio-telemetry at a small hydroelectric power plant. In: D.A. Dixon (ed.) *Biology, management, and protection of catadromous eels*, Bethesda, MD: American Fisheries Society, pp. 343-356.
- Dynesius M. & Nilsson C. (1994) Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science* **266**, 753-762.
- Ebel W.J. (1969) Supersaturation of nitrogen in the Columbia river and its effect on salmon and steelhead trout. *Fishery bulletin* **68**, 1-11.
- Eberstaller J., Hinterhofer M. & Parasiewicz P (1998) The effectiveness of two nature-like bypass channels in an upland Austrian River In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds), *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 363-383.
- EIFAC & ICES (2006) *Report of the 2006 session of the Joint EIFAC/ICES Working Group on Eels. Rome, 23-27 January 2006*. EIFAC Occasional Paper. No. 38, ICES CM 2006/ACFM:16. Rome, FAO/Copenhagen, 352 pp.
- Elliot J. (1991) Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Freshwater Biology* **25**, 61-70.
- Elliott S.R., Coe T.A., Helfield J.M. & Naiman R.J. (1998) Spatial variation in environmental characteristics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 267-280.
- Elsou P.F. (1974). Impact of recent economic growth and industrial development on the ecology of Northwest Miramichi Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **31**, 521-544.
- Elvira B., Nicola G.C. & Almodóvar (1998) A catalogue of fish passes at dams in Spain. In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds), *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 203-207.
- Emmerson K., Russo R.C., Lund R.E. & Thurston R.V. (1975). Aqueous ammonia equilibrium calculations: effect of pH and temperature. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **32**, 2379-2383.
- Enders E.C., Smokorowski K.E., Pennell C.J. & Clarke K.D. (2007) Habitat use and fish activity of land d Atlantic salmon and brook charr in a newly developed habitat compensation facility, *Hydrobiologia* **582**, 133-142.
- EPRI (1992) *Fish entrainment and turbine mortality review and guidelines*. Report TR-101231, Boston: Stone and Webster Engineering Corporation, Electric Power Research Institute, 280 pp.
- Eriksson T. & Eriksson L.O. (1993) The status of wild and hatchery propagated Swedish salmon stocks after 40 years of hatchery releases in the Baltic rivers. *Fisheries Research* **18**, 147-159.
- Erkinaro J., Dempson J.B., Julkunen M. & Niemelä, E. (1997) Importance of ontogenetic habitat shifts to juvenile output and life history of Atlantic salmon in a large subarctic river: an approach based on analysis of scale characteristics. *Journal of Fish Biology* **51**, 1174-1185.
- Fairchild W.L., Swansburg E.O., Arsenaault J.T. & Brown S. B. (1999) Does an association between pesticide use and subsequent declines in catch of Atlantic salmon (*Salmo salar*) represent a case of endocrine disruption? *Environmental Health Perspectives* **107**, 349-358.

- FAO & DVWK (2002) *Fish passes. Design, dimensions and monitoring*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, Deutscher Verband für Wasserwirtschaft und Kulturbau, 118 pp.
- Farmer G.J., Ashfield D. & Samant H.S. (1979) Effects of zinc on juvenile atlantic salmon **Salmo salar**: acute toxicity, food intake, growth and bioaccumulation. *Environmental pollution* **19**, 103-117.
- Fay C., Bartron M., Craig S., Hecht A., Pruden J., Saunders R., Sheehan T. & Trial J. (2006) *Status Review for Anadromous Atlantic Salmon (Salmo salar) in the United States*. Report to the National Marine Fisheries Service and U.S. Fish and Wildlife Service. 294 pp.
- FDPPMA29 (1996) *Bassin de l'Aulne – Description des habitats piscicoles – Estimation du potentiel de production en saumon atlantique – Application au calcul du total autorisé de captures (TAC)*. Fédération du Finistère pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, 30 pp.
- FDPPMA29 (2003) *Le saumon de l'Aulne, quel avenir ?* Fédération du Finistère pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, 11 pp.
- FDPPMA29 (2006) *Etat des populations de poissons migrateurs amphihalins et de la circulation migratoire sur les cours d'eau finistériens*. Fédération du Finistère pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, 110 pp.
- FDPPMA29 (2008) *Suivi d'abondance de juvéniles de Saumon atlantique sur huit bassins versants du Finistère en 2007 : Odet Aulne Elorn Douron Ellé Goyen Aven Penzé*. Fédération du Finistère pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, 68 pp.
- Federal Energy Regulation Commission. (1995). *Impacts of hydroelectric plant tailraces on fish passage: A report on effects of tailraces on migratory fish and use of barriers, modified project operations, and spills for reducing impacts*. Federal Energy Regulatory Commission, Office of Hydropower Licensing, Paper No. DPR-9, 101 pp.
- Finstad B., Kroglund F., Strand R., Stefansson S.O., Bjørn P.A., Rosseland B.O., Nilsen T.O. & Salbu B. (2007) Salmon lice or suboptimal water quality – Reasons for reduced postsmolt survival? *Aquaculture* **273**, 374-383.
- Fiske P., Lund R.A. & Hansen L.P. (2006) Relationships between the frequency of farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in wild salmon populations and fish farming activity in Norway, 1989-2004. *ICES Journal of Marine Science* **63**, 1182-1189.
- Flammarion P., Brion F., Babut M., Garric J., Migeon B., Noury P., Thybaud E., Tyler C.R. & Palazzi X. (2000) Induction of fish vitellogenin and alterations in testicular structure: preliminary results of estrogenic effects in chub (*Leuciscus cephalus*). *Ecotoxicology* **9**, 127-135.
- Fleming I.A. (1998) Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 59-76.
- Fleming I.A., Hindar K., Mjølnerod I.B., Jonsson B., Balstad T. & Lamberg A. (2000) Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proceeding of the Royal Society of London. Series B* **267**, 1517-1523.
- Fleming I.A., Jonsson B., Gross M.R., Lamberg A. (1996) An experimental study of the reproductive behaviour and success of farmed and wild salmon (*Salmo salar*). *Journal of Applied Ecology* **33**, 893-905.
- Fleming IA (1996) Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **6**, 379-416.
- Ford J.S. & Myers R.A. (2008) A global assessment of salmon aquaculture impacts on wild salmonids. *PLoS Biology* **6**, e33. doi:10.1371/journal.pbio.0060033.
- Fredricks K.T., Gingerich W.H. & Fater D.C. (1993) Comparative cardiovascular effects of four fishery anesthetics in spinally transected rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Comparative Biochemistry & Physiology* **104C**, 477-483.
- Freshwater Fisheries Laboratory (1978) *Triennial review of research 1976-1978*. Pitlochry: Department of Agriculture and Fisheries for Scotland, 70 pp.
- Friedland K.D. (1998) Ocean climate influences on critical Atlantic salmon (*Salmo salar*) life history events. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 119-130.
- Friedland K.D., Chaput G. & MacLean J.C. (2005) The emerging role of climate in post-smolt growth of Atlantic salmon. *ICES Journal of Marine Science* **62**, 1338-1349.
- Friedland K.D., Clarke L.M., Dutil J.D. & Salminen M. (2006) The relationship between smolt and postsmolt growth for Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Gulf of St Lawrence. *Fishery Bulletin* **104**, 149-155.

- Friedland K.D., Hansen L.P. & Dunkley D.A. (1998) Marine temperatures experienced by postsmolts and the survival of Atlantic salmon. *Salmo salar* L., in the North Sea area. *Fisheries Oceanography* **7**, 22-34.
- Friedland K.D., Hansen L.P., Dunkley D.A. & MacLean J.C. (2000) Linkage between ocean climate, post-smolt growth, and survival of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Sea area. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 419-429.
- Friedland K.D., Reddin D.G. & Castonguay M. (2003a) Ocean thermal conditions in the post-smolt nursery of North American Atlantic salmon. *ICES Journal of Marine Science* **60**, 343-355.
- Friedland K.D., Reddin D.G. & Kocik J.F. (1993) Marine survival of North American and European Atlantic salmon: effects of growth and environment. *ICES Journal of Marine Science* **50**, 481-492.
- Friedland K.D., Reddin D.G., Mcmenemy J.R. & Drinkwater K.F. (2003b) Multidecadal trends in North American Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks and climate trends relevant to juvenile survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 563-583.
- Froidefond J.-M. & Doxaran D. (2004) Télédétection optique appliquée à l'étude des eaux côtières. *Télédétection* **4**, 579-597.
- Fukushima M., Kameyama S., Kaneko M., Nakao K. & Ashley Steel E. (2007) Modelling the effects of dams on freshwater fish distributions in Hokkaido, Japan. *Freshwater Biology* **52**, 1511-1524.
- Galea G., Vasquez-Paulus S., Renard B. & Breil P. (2005) L'impact de l'usage de l'eau pour l'irrigation sur les régimes hydrologiques des sous-bassins du Tescou et de la Séoune (Bassin Adour-Garonne). *Revue des Sciences de l'Eau* **18**, 273-305.
- Garcia de Leániz C. (2008) Weir removal in salmonid streams: implications, challenges and practicalities. *Hydrobiologia* **609**, 83-96.
- Garcia de Leániz C. & Martinez J.J. (1988) The Atlantic salmon in the rivers of Spain with particular reference to Cantabria. In: D. Mills and D. Piggins (Eds) *Atlantic salmon: planning for the future. The Proceedings of the Third International Atlantic Salmon Symposium held in Biarritz, France. 21 – 23 October, 1986*. Portland: Timber Press, pp. 179-209.
- Gausen D. & Moen V. (1991) Large-scale escapes of farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) into Norwegian rivers threaten natural populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**, 426-428.
- Gayou F. & Bosc S. (2007) *Production et repeuplement en saumon atlantique (Salmo salar L.) du bassin de la Garonne. Suivi des zones de grossissements des juvéniles. Synthèse des actions 2006*. Rapport MI.GA.DO 9G-07-RT. 51 pp.
- Gazey W.J. & Staley M.J. (1986) Population estimation from mark-recapture experiments using a sequential Bayes algorithm. *Ecology* **67**, 941-951.
- Gee A.S. & Milner N.J. (1980) Analysis of 70-year catch statistics for Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the river Wye and implications for management of stocks. *Journal of Applied Ecology* **17**, 41-57.
- Geen G.H. (1975) Ecological consequences of the proposed Moran dam on the Fraser River. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **32**, 126-135.
- Gelman A. & Rubin D.B. (1992) Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical Science*, **7**: 457-511.
- Gelman A., Carlin J.B., Stern H.S. & Rubin D.B. (2004) *Bayesian data analysis. Second Edition*. Boca Raton: Chapman & Hall/CRC, 668 pp.
- Gerlier M. & Roche P. (1998) A radio-telemetry study of the migration of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) in the upper Rhine. *Hydrobiologia* **371/372**, 283-293.
- Germano J.D. (1999) Ecology, statistics, and the art of misdiagnosis: the need for a paradigm shift. *Environmental Reviews* **7**, 167-190.
- Ghent A.W. & Hanna B.P. (1999) Statistical assessment of Huntsman's 3-y Salmon-Rainfall correlation, and other potential correlations, in the Miramichi fishery, New Brunswick. *American Midland Naturalist* **142**, 110-128.
- Gibbins C.N. & Acornley R.M. (2000) Salmonid habitat modelling studies and their contribution to the development of an ecologically acceptable release policy for Kielder Reservoir north-east England. *Regulated Rivers: Research and Management* **16**, 203-224.
- Gibson R.J. (1978) The behavior of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) with regard to temperature and to water velocity. *Transactions of the American Fisheries Society*, 703-712.
- Gibson R.J. (1993) The Atlantic salmon in fresh water: spawning, rearing and production. *Review in fish biology and fisheries* **3**, 39-73.

- Gibson R.J. & Power G. (1975) Selection by brook trout and juvenile atlantic salmon of shade related to water depth. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **32**, 1652-1656.
- Gibson R.J., Haedrich R.L. & Wernerheim C.M. (2005) Loss of fish habitat as a consequence of inappropriately constructed stream crossings. *Fisheries* **30**, 10-17.
- Gilderhus P.A. (1989) Efficacy of benzocaine as an anesthetic for salmonid fishes. *North American Journal of Fisheries Management* **9**, 150-153.
- Gilderhus P.A. (1990) Benzocaine as a fish anesthetic: efficacy and safety for spawning phase salmon. *Progressive Fish-Culturist* **52**, 189-191.
- Gilvear D.J., Heal K.V. & Stephen A. (2002) Hydrology and the ecological quality of Scottish river ecosystems. *The science of the Total Environment* **294**, 131-159.
- Giorgi R., Armanet A., Gouvermet J., Bonnier P. & Fieschi M. (2005) Revue comparative des modèles régressifs de survie brute et de survie relative. *Revue d'Epidémiologie et de Santé Publique* **53**, 409-417.
- Girard P. & Elie P. (2007) Les mécanismes d'induction de stress chez les poissons des eaux douces, estuariennes et marines et leurs répercussions : proposition d'un indice anatomomorphologique et parasitaire externe pour l'évaluation de l'état de santé des poissons. Etude Cemagref n°113, 132 pp.
- Girard P. & Parent E. (2004) The deductive phase of statistical analysis via predictive simulations : test, validation and control of a linear model with autocorrelated errors representing a food process. *Journal of Statistical Planning and Inference* **124**, 99-120.
- Godo O.R. & Michalsen K (2000) Migratory behaviour of north east arctic cod, studied by use of data storage tags. *Fisheries Research* **48**, 127-140.
- Gosset C., Travade F., Durif C., Rives J. & Elie P. (2005) Tests of two types of bypass for downstream migration of eels at a small hydroelectric power plant. *River Research and Applications* **21**, 1095-1105.
- Gosset C, Rives J, Garaicoechea C & Chauvet E. (2001) *Etude de la migration de remontée du saumon atlantique dans l'Adour*. INRA, 28 p.
- Gosset C., Travade F. & Garaicoechea C. (1991) Influence d'un écran électrique en aval d'une usine hydroélectrique sur le comportement de remontée du saumon atlantique (*Salmo salar*). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **324**, 2-25.
- Gouraud V., Travade F., Chanseau M., Croze O., Larinier M. & Prévost E. (2004) Choice of strategies for restoring salmon migration on a watershed scale a decision making-tool. In: D. Garcia de Jalón & P.V. Martinez (Eds) *Fifth international symposium on Ecohydraulics. Aquatic Habitats : Analysis & Restoration*. Madrid: International Association of Hydraulic Engineering and Research, pp. 157-159.
- Gowans A.R.D., Armstrong J.D. & Priede I.G. (1999a) Movements of adult Atlantic salmon in relation to a hydroelectric dam and fish ladder. *Journal of Fish Biology* **54**, 713-726.
- Gowans A.R.D., Armstrong J.D. & Priede I.G. (1999b) Movements of adult Atlantic salmon through a reservoir above a hydroelectric dam : Loch Faskally. *Journal of Fish Biology* **54**, 727-740.
- Gowans A.R.D., Armstrong J.D., Priede I.G. & McKelvey S. (2003) Movements of Atlantic salmon migrating upstream through a fish-pass complex in Scotland. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 177-189.
- Grande M. (1967). Effect of copper and zinc on salmonid fishes. *Advances in Water Pollution Research* **3**, 97-111.
- Grande M. & Andersen S. (1983) Lethal effects of hexavalent chromium, lead and nickel on young stages of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in soft water. *Vatten* **39**, 405-416.
- Gross M.R. (1998) One species with two biologies: Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild and in aquaculture. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 131-144.
- Groupe de travail « Ouvrages » (2008) Programme de recherche et développement (2008-2009). Comité National Anguille du 20 mars 2008, 22 pp.
- Groupe de travail Saumon Atlantique Garonne Amont (2000) Saumon atlantique et autres migrateurs en Garonne amont. Tome I. De la disparition au projet de restauration. 16 pp.
- Gudjonsson S., Jonsson I.R. & Antonsson T. (2005) Migration of Atlantic salmon, *Salmo salar*, smolt through the estuary area of River Ellidaar in Iceland. *Environmental Biology of Fishes* **74**, 291-296.
- Gudjónsson T. (1978) The Atlantic salmon in Iceland. *Journal of agriculture research of Iceland* **10**, 11-39.
- Guéguen J.C. & Prouzet P. (1994) Le saumon atlantique. Plouzané: IFREMER, 330 pp.

- Halleraker J.H., Sundt H., Alfredsen K.T. & Dangelmaier G. (2007) Application of multiscale environmental flow methodologies as tools for optimized management of a Norwegian regulated national salmon watercourse. *River Research and Applications* **23**, 493-510.
- Halleraker J.H., Sundt H., Alfredsen K.T. & Dangelmaier G. (2007) Application of multiscale environmental flow methodologies as tools for optimized management of a Norwegian regulated national salmon watercourse. *River Research and Applications* **23**, 493-510.
- Hansen L.P. & Jonsson B. (1991) Evidence of a genetic component in the seasonal return pattern of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* **38**, 251-258.
- Hansen L.P. & Jonsson B. (1994) Homing of atlantic salmon : effects of juvenile learning on transplanted post-spawners. *Animal Behaviour* **47**, 220-222.
- Hansen L.P. & Quinn T.P. (1998) The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 104-118.
- Hansen L.P. & Quinn T.P. (1998) The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 104-118.
- Hansen L.P., Holm M., Holst J.C. & Jacobsen J.A. (2003) The ecology of post-smolts of Atlantic salmon. In: D. Mills (ed) *Salmon at the edge*, Oxford: Blackwell Science Ltd, pp. 93-118.
- Hard J.J., Gross M.R., Heino M., Hilborn R., Kope R.G., Law R. & Reynolds J.D. (2008) Evolutionary consequences of fishing and their implications for salmon. *Evolutionary Applications* **1**, 388-408.
- Harris J.H., Thomcraft G. & Wem P. (1998) Evaluation of rock-ramp fishways in Australia. In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds), *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 208-219.
- Hastie T.J. (2005) *gam: Generalized Additive Models*. R package, version 0.94.
- Hastie T.J. & Tibshirani R.J. (1990) *Generalized additive models*. New York, NY: Chapman & Hall, 352 pp.
- Hawkins A.D. & Smith G.W. (1986) *Radio-tracking observations on Atlantic salmon ascending the Aberdeenshire Dee*. Scottish Fisheries Research Report 36, 25 pp.
- Hecker G.E. & Cook M.F. (2005) Development and evaluation of a new helical fish-friendly hydroturbine. *Journal of Hydraulic Engineering* **131**, 835-844.
- Heggberget T.G., Hansen L.P. & Næsje T.F. (1988) Within-river spawning migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**, 1691-1698.
- Heggberget T.G., Økland F. & Ugedal O. (1996) Prespawning migratory behaviour of wild and farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a north Norwegian river. *Aquaculture Research* **27**, 313-322.
- Heggenes (1990) Habitat utilization and preferences in juvenile atlantic salmon in streams. *Regulated Rivers Research and Management* **5**, 341-354.
- Heggenes J., Baglinière J.L. & Cunjak R. (1995) Note de synthèse sur la sélection de niche spatiale et la compétition chez le jeune saumon atlantique (*Salmo salar*) et la truite commune (*Salmo trutta*) en milieu lotique. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **337-339**, 231-239.
- Héland M. & Dumas J. (1994) Ecologie et comportement des juvéniles. In: J.C. Guéguen & P. Prouzet (eds), *Le saumon atlantique*. Plouzané: IFREMER, pp. 175-183.
- Hellawell J.M., Leatham H. & Williams G.I. (1974) The upstream migratory behaviour of salmonids in the River Frome, Dorset. *Journal of Fish Biology* **6**, 729-744.
- Hendry K., Cragg-Hine D., O'Grady M., Sambrook H. & Stephen A. (2003) Management of habitat for rehabilitation and enhancement of salmonid stocks. *Fisheries Research* **62**, 171-192.
- Hessevik T. (2002) *Stranding and behaviour of wild juvenile brown trout (salmo trutta) and Atlantic salmon (Salmo salar) during rapid flow decreases in an artificial stream channel - Experiments performed with individually tagged fish*. Cand. Agric. Thesis, Ås, Norway: Departement of Biology and Nature Conservation, The Agricultural University of Norway, 47 pp.
- Hesthagen T. & Hansen L.P. (1991) Estimates of the annual loss of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Norway due to acidification. *Aquaculture and Fisheries Management* **22**, 85-91.
- Hevrøy E.M., Sandnes K. & G.-I. Hemre (2004) Growth, feed utilisation, appetite and health in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fed a new type of high lipid fish meal, Sea Grain®, processed from various pelagic marine fish species. *Aquaculture* **235**, 371-392.
- Hindar A., Henriksen A., Sandøy S. & Romundstad A.J. (1998) Critical load concept to set restoration goals for liming acidified Norwegian waters. *Restoration Ecology* **6**, 353-363.
- Hoar W.S. (1976) Smolt transformation: evolution, behavior and physiology. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **33**, 1234-1252.

- Hoist J.C., Jakobsen P., Nilsen F., Holm M., Asplm L. & Aure J. (2003) Mortality of seaward-migrating post-smolts of Atlantic salmon due to salmon lice infection in Norwegian salmon stocks. In: D. Mills (ed) *Salmon at the edge*, Oxford: Blackwell Science Ltd, pp. 93-118.
- Holden A.V. (1966) Organochlorine insecticide residues in salmonid fish. *Journal of Applied Ecology* **3**, 45-53.
- Holm M., Holst J.C. & Hansen L.P. (2000) Spatial and temporal distribution of post smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the Norwegian Sea and adjacent areas. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 955-964.
- Holm M., Holst J.C., Hansen L.P., Jacobsen J.A., O'Maoiléidigh N. & Moore A. (2003) Migration and distribution of Atlantic salmon post-smolts in the North Sea and North East Atlantic. In: D. Mills (ed) *Salmon at the edge*, Oxford: Blackwell Science Ltd, pp. 7-23.
- Holst J.C., Jakobsen P., Nilsen F., Holm M., Asplin L. & Aure J. (2003) Mortality of seaward-migrating post-smolts of Atlantic salmon due to salmon lice infection in Norwegian salmon stocks. In: D. Mills (ed) *Salmon at the edge*, Oxford: Blackwell Science Ltd, pp. 136-137.
- Hopkins T.E. & Cech J.J. (1992) Physiological effects of capturing striped bass in gill nets and fyke traps. *Transactions of the American Fisheries Society* **121**, 819-822.
- Horký P., Slavík O., Bartoš L., Kolářová J. & Randák T. (2007) Behavioural pattern in cyprinid fish below a weir as detected by radio telemetry. *Journal of Applied Ichthyology* **23**, 679-683.
- Hothorn T., Bretz F. & Westfall P. (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* **50**, 346-363.
- Hudson R.C.L. (1973) On the function of the white muscles in teleosts at intermediate swimming speeds. *Journal of Experimental Biology* **58**, 509-522.
- Hughes S. & Turrell W.R. (2003) Prospects for improved oceanic conditions. In: D. Mills (ed.) *Salmon at the edge*. Oxford: Blackwell Science Ltd, pp. 255-267.
- Hunter E., Metcalfe J.D., Arnold G.P. & Reynolds J.D. (2004) Impacts of migratory behaviour on population structure in North Sea plaice. *Journal of Animal Ecology* **73**, 377-385.
- Hurvich C.M. & Tsai C.-L. (1995) Model selection for extended quasi-likelihood models in small samples. *Biometrics* **51**, 1077-1084.
- Hutchings J.A. & Jones M.E.B. (1998) Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 22-47.
- Hvidsten N.A. (1985) Mortality of pre smolt atlantic salmon and brown trout, caused by fluctuating water levels in the regulated river nidelva central Norway. *Journal of Fish Biology* **27**, 711-718.
- Hvidsten N.A. & Johnsen B.O. (1997) Screening of descending Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts from a hydropower intake in the river Orkla, Norway. *Nordic Journal of Freshwater Research* **73**, 44-49.
- Hvidsten N.A. & Møkkelgjerd P.I. (1987) Predation on salmon smolts (*Salmo salar* L.) in the estuary of the River Surna, Norway. *Journal of Fish Biology* **30**, 273-280.
- Hvidsten N.A., Hansen L.P. (1988) Increased recapture of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocked as smolts at high water discharge. *Journal of Fish Biology* **32**, 153-154.
- Ibarra A.A., Dauba F. & Lim P. (2005) Influence of non-point source pollution on riverine fish assemblages in south west France. *Ecotoxicology* **14**, 573-588.
- Ibbotson A.T., Beaumont W.R.C., Pinder A., Welton S. & Ladle M. (2006) Diel migration patterns of Atlantic salmon smolts with particular reference to the absence of crepuscular migration. *Ecology of Freshwater Fish* **15**, 544-551.
- ICES (2007) *Report of the Working Group on Working Group on North Atlantic Salmon (WGNAS), 11-20 April 2007, ICES Headquarters*. International Council for the Exploration of the Sea report n°CM 2007/ACFM:13. 253 pp.
- IPCC (2000) Technical summary. In: N. Nakicenovic & B. Swart (Eds). *Special report on emissions scenarios*. Cambridge: Cambridge University Press. Accessible en ligne à l'adresse : <http://www.grida.no/climate/ipcc/emission/009.htm>
- IPCC (2007a) *Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge & New York: Cambridge University Press, 996 pp.
- IPCC (2007b) *Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge: Cambridge University Press, 976pp.

- Iwama G.K., McGeer J.C. & Pawluk M.P. (1989) The effects of five fish anaesthetics on acid-base balance, hematocrit, cortisol and adrenaline in rainbow trout. *Canadian Journal of Zoology* **67**, 2065-2073.
- Jackson D.C. & Marmulla G. (2001) The influence of dams on river fisheries. In: G. Marmulla (ed) *Dams, fish and fisheries. Opportunities, challenges and conflict resolution*, Rome: FAO, Fisheries technical paper 419, pp 1-44.
- Jadot C. (2003) Comparison of two tagging techniques for *Sarpa salpa*: external attachment and intraperitoneal implantation. *Oceanologica Acta* **26**, 497-501.
- Jansen W., Kappus B., Böhmer J. & Beiter T. (1999) Fish Communities and Migrations in the Vicinity of Fishways in a Regulated River (Enz, Baden-Württemberg, Germany). *Limnologica* **29**, 425-435.
- Jensen A.J., Heggberget T.G. & Johnsen B.O. (1986) Upstream migration of adult Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the River Vefsna, Northern Norway. *Journal of Fish Biology* **29**, 459-465.
- Jensen A.J., Hvidsten N.A. & Johnsen B.O. (1998) Effects of temperature and flow on the upstream migration of adult Atlantic salmon in two Norwegian rivers. In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds), *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 45-54.
- Jepsen N. (1999) Behaviour of lake piscivores and their predation on migrating smolts. Ph.D. dissertation, Aalborg University, Environmental Engineering Laboratory, 159 pp.
- Jepsen N., Aarestrup K., Økland F. & Rasmussen G. (1998) Survival of radiotagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) smolts passing a reservoir during seaward migration. *Hydrobiologia* **371/372**, 347-353.
- Jepsen N., Davis L.E., Schreck C.B. & Siddens B. (2001) The physiological response of Chinook salmon smolts to two methods of radio-tagging. *Transactions of the American Fisheries Society* **130**, 495-500.
- Jepsen N., Koed A., Thorstad E.B. & Baras E. (2002) Surgical implantation of telemetry transmitters in fish: how much have we learned? *Hydrobiologia* **483**, 239-248.
- Jepsen N., Nielsen E.E. & Deacon M. (2005) Linking individual migratory behaviour of Atlantic salmon to their genetic origin. In: M.T. Spedicato, G. Lembo & G. Marmulla (eds). *Aquatic Telemetry: Advances and Applications*. Rome: Food and Agriculture Organization, pp. 45-51.
- Johansen M. (2001) Evidence of freshwater feeding by adult salmon in the Tana River, northern Norway. *Journal of Fish Biology* **59**, 1405-1407.
- Johnsen B.O. & Jensen A.J. (1991) The Gyrodactylus story in Norway. *Aquaculture* **98**, 289-302.
- Johnsen B.O. & Jensen A.J. (1994) The spread of furunculosis in salmonids in Norwegian rivers. *Journal of Fish Biology* **45**, 47-55.
- Jokikokko E. (2002) Migration of wild and reared Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the river Simojoki, northern Finland. *Fisheries Research* **58**, 15-23.
- Jonsson B. & Jonsson N. (2004a) Factors affecting marine production of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2369-2383.
- Jonsson B., Forseth T., Jensen A.J. & Næsje T.F. (2001) Thermal performance of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Functional Ecology* **15**, 701-711.
- Jonsson B., Jonsson N. & Fleming I.A. (1996) Does early growth cause a phenotypically plastic response in egg production of Atlantic salmon? *Functional Ecology* **10**, 89-96.
- Jonsson N. (1991) Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic journal of freshwater research* **66**, 20-35.
- Jonsson N. & Jonsson B. (2003) Energy allocation among developmental stages age groups, and types of Atlantic salmon (*Salmo salar*) spawners. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 506-516.
- Jonsson N. & Jonsson B. (2004b) Size and age of maturity of Atlantic salmon correlate with the North Atlantic Oscillation Index (NAOI). *Journal of Fish Biology* **64**, 241-247.
- Jonsson N., Hansen L.P. & Jonsson B. (1991) Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. *Journal of Animal Ecology* **60**, 937-947.
- Jonsson N., Jonsson B. & Hansen L.P. (1990) Partial segregation in the timing of migration of Atlantic salmon of different ages. *Animal Behaviour* **40**, 313-321.
- Jonsson N., Jonsson B. & Hansen L.P. (1998) The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **67**, 751-762.

- Jonsson N., Jonsson B., Hansen L.P. (2003) The marine survival and growth of wild and hatchery-reared Atlantic salmon. *Journal of Applied Ecology* **40**, 900-911.
- Jouanneau J.M., Boutier B., Chiffolleau J.-F., Latouche C. & Philipps I. (1990) Cadmium in the Gironde fluvioestuarine system: behaviour and flow. *Science of The Total Environment* **97/98**, 465-479.
- Jourdan H., Croze O., Bau F. & Breinig T. (2004) *Recensement et localisation des obstacles à la montaison du saumon sur le bassin de la Garonne en amont d'Agen*. Rapport GHAAPE RA04.05, 177 pp.
- Journal officiel (2006) *Directive 2006/44/CE du Parlement européen et du Conseil du 6 septembre 2006 concernant la qualité des eaux douces ayant besoin d'être protégées ou améliorées pour être aptes à la vie des poissons*. Journal officiel n° L 264 du 25/09/2006 ; pp. 20-31.
- Juanes F., Gephard S. & Beland K.F. (2004) Long-term changes in migration timing of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the southern edge of the species distribution1. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2392-2400.
- Juanes F., Perez J. & Garcia-Vazquez E.G. (2007) Reproductive strategies in small populations: using Atlantic salmon as a case study. *Ecology of Freshwater Fish* **16**, 468-475.
- Julien H.P. & Bergeron N.E. (2006) Effect of fine sediment infiltration during the incubation period on Atlantic salmon (*Salmo salar*) embryo survival. *Hydrobiologia* **563**, 61-71.
- Kallio-Nyberg I., Jutila E., Jokikokko E. & Saloniemi I. (2006) Survival of reared Atlantic salmon and sea trout in relation to marine conditions of smolt year in the Baltic Sea. *Fisheries Research* **80**, 295-304.
- Karlsson L. & Karlström Ö (1994) The Baltic salmon (*Salmo salar* L.): its history, present situation and future. *Dana* **10**, 61-85.
- Karppinen P., Erkinaro J., Niemela E., Moen K. & Økland F. (2004) Return migration of one-sea-winter atlantic salmon in the River Tana. *Journal of Fish Biology* **64**, 1179-1192.
- Karppinen P., Mäkinen T.S., Erkinaro J., Kostin V.V., Sadkovskij R.V., Lupandin A.I. & Kaukoranta M. (2002) Migratory and route-seeking behaviour of ascending Atlantic salmon in the regulated River Tuloma. *Hydrobiologia* **483**, 23-30.
- Keefer M.L., Peery C.A., Jepson M.A. & Stuehrenberg L.C. (2004) Upstream migration rates of radio-tagged adult Chinook salmon in riverine habitats of the Columbia River basin. *Journal of Fish Biology* **65**, 1126-1141.
- Khangaonkar T. & Yang Z. (2008) Dynamic response of stream temperatures to boundary and inflow perturbation due to reservoir operations. *River Research and Applications*, **24**, 420-433.
- Klemetsen A., Amundsen P.-A., Dempson J.B., Jonsson B., Jonsson N., O'Connell M.F. & Mortensen E. (2003) Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 1-59.
- Knoph M.B. (1992) Acute toxicity of ammonia to Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology* **101**, 275-282.
- Knowles R. (1982) Denitrification. *Microbiological Reviews* **46**, 43-70.
- Knudsen F.R., Enger P.S. & Sand O. (1992) Awareness reactions and avoidance responses to sound in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Journal of Fish Biology* **40**, 523-534.
- Knudsen F.R., Enger P.S. & Sand O. (1994) Avoidance responses to low frequency sound in downstream migrating Atlantic salmon smolt (*Salmo salar*). *Journal of Fish Biology* **45**, 227-233.
- 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**, 191-200.
- Koed A., Jepsen N., Aarestrup K. & Nielsen C. (2002) Initial mortality of radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts following release downstream of a hydropower station. *Hydrobiologia* **483**, 31-37.
- Kondolf G.M. (2000) Assessing salmonid spawning gravel quality. *Transactions of the American Fisheries Society* **129**, 262-281.
- Kondratieff M.C. & Myrick C.A. (2005) Two adjustable waterfalls for evaluating fish jumping performance. *Transactions of the American Fisheries Society* **134**, 503-508.
- Kreitmann L. (1933) Les barrages et la circulation des poissons. *Bulletin de la Société Centrale d'Aquiculture et de Pêche* **40**, 44-55
- Kroglund F. & Finstad B. (2003) Low concentrations of inorganic monomeric aluminum impair physiological status and marine survival of Atlantic salmon. *Aquaculture* **222**, 119-133.
- Kroglund F. & Staumes M. (1999) Water quality requirements of smolting Atlantic salmon (*Salmo salar*) in limed acid rivers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 2078-2086.

- Kroglund F., Kaste Ø., Rosseland B.O. & Poppe T. (2001a) The return of the salmon. *Water, Air, and Soil Pollution* **130**, 1349-1354.
- Kroglund F., Teien H.C., Rosseland B.O., Salbu B., Lucassen E.C.H.E.T. (2001b) Water quality dependent recovery from aluminium in Atlantic salmon smolt. *Water, Air, and Soil Pollution* **130**, 911-916.
- Kynard B.E. (1993). Anadromous fish behaviour important for fish passage. In: E.P. Williams, D.A. Scruton, R.F. Goosney, C.E. Bourgeois, D.C. Orr & C.P. Ruggles (eds), *Proceedings of the workshop on fish passage at hydroelectric developments, 1991*. St John's: Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences, 1905, pp. 95-105.
- Lacroix G.L., Knox D. & Stokesbury K.D.E. (2005) Survival and behaviour of post-smolt Atlantic salmon in coastal habitat with extreme tides. *Journal of Fish Biology* **66**, 485-498.
- Lacroix G.L., McCurdy P. & Knox D. (2004) Migration of Atlantic Salmon Postsmolts in Relation to Habitat Use in a Coastal System. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**, 1455-1471.
- Laine A. (1995) Fish swimming behaviour in Finnish fishways. In Komura, S. (ed.), *Proceedings of the International Symposium on Fishways '95 in Gifu, Japan*. Gifu: Organising Committee for International Symposium on Fishways, 323-328.
- Laine A., Jokivirta T. & Katopodis C. (2002) Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and sea trout, *Salmo trutta* L., passage in a regulated northern river: fishway efficiency, fish entrance and environmental factors. *Fisheries Management and Ecology* **9**, 65-77.
- Laine A., Kamula R. & Hooli J. (1993) Fundamental concepts of fish passage in Scandinavian countries. In: K. Bates (ed.) *Fish passage policy and technology*. Portland, USA: Bioengineering Section of the American Fisheries Society, pp. 81-85.
- Laine A., Kamula R. & Hooli J. (1998) Fish and lamprey passage in a combined Denil and vertical slot fishway. *Fisheries Management and Ecology* **5**, 31-44.
- Lalanne-Berdouticq G., Lambert R., Plus B., Cognet J. & Fourcade P. (1989) *Monographie des crues de la Garonne (du Pont du Roy au Bec d'Ambès)*. Schéma de protection contre les eaux de la Garonne, Tome 1. Rapport SMEPAG, 168 pp + annexes.
- Landis J.R. & Koch G.G. (1977) The measurement of observer agreement for categorical data. *Biometrics* **33**, 159-174.
- Larinier M. (1998) Upstream and downstream fish passage experience in France. In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds), *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 127-145.
- Larinier (1992a) Facteurs biologiques à prendre en compte dans la conception des ouvrages de franchissement. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **326-327**, 15-19.
- Larinier (1992b) Implantation des passes à poissons. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **326-327**, 30-44.
- Larinier (1992c) Le franchissement des buses, des seuils en enrochements et des ouvrages estuariens. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **326-327**, 111-124.
- Larinier (1992d) Les passes à ralentisseurs. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **326-327**, 73-94.
- Larinier (1992e) Passes à bassins successifs, prébarrages et rivières artificielles. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **326-327**, 45-72.
- Larinier M. (2001) Environmental issues, dams and fish migration. In G. Marmulla (ed), *Dams, fish and fisheries. Opportunities, challenges and conflict resolution*. Rome: FAO, Fisheries technical report paper 419, 45-90.
- Larinier M. (2002a) Biological factors to be taken into account in the design of fishways, the concept of obstruction to upstream migration. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364 suppl.**, 28-38.
- Larinier M. (2002b) Location of fishways. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364 suppl.**, 39-53.
- Larinier M. (2002c) Fish passage through culverts, rock weirs and estuarine obstructions. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364 suppl.**, 119-134.
- Larinier M. (2002d) Baffle fishways. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364 suppl.**, 83-101.
- Larinier M. (2002e) Pool fishways, pre-barrages and natural bypass channels. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364 suppl.**, 54-82.

- Larinier M. (2002f) Baffle fishways. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364 suppl.**, 83-101.
- Larinier M. (2008) Fish passage experience at small-scale hydro-electric power plants in France. *Hydrobiologia* **609**, 97-108.
- Larinier M. & Dartiguelongue J. (1989) La circulation des poissons migrateurs: le transit à travers les turbines des installations hydroélectriques. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture* **312**, 94.
- Larinier M. & Gosset C. (1994) La libre circulation des migrateurs. In: J.C. Gueguen & P. Prouzet (eds). *Le saumon atlantique*, Plouzané: IFREMER, pp 197-217.
- Larinier M. & Travade F. (1999) La dévalaison des migrateurs : problèmes et dispositifs. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **353/354**, 181-210.
- Larinier M. & Travade F. (2002) Downstream migration: problems and facilities. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364 suppl.**, 181-207.
- Larinier M., Chanseau M., Bau F. & Croze O. (2005) The use of radiotelemetry for optimizing fish pass design. In M.T. Spedicato, G. Lembo & G. Marmulla (eds), *Aquatic Telemetry: Advances and Applications*. Rome: FAO/COISPA, pp. 53-60.
- Larinier M., Porcher J.P., Travade F. & Gosset C. (1994) *Passes à poissons. Expertise, conception des ouvrages de franchissement*. Paris: Conseil supérieur de la pêche, 336 pp.
- Lartigaut J. (1976) Les campagnes du Quercy après la guerre de cent ans (vers 1440-vers1500). Thèse de Doctorat d'Université. Université Toulouse le Mirail, 988 pp.
- Lascaux J.M., Cazeneuve L., Lagarrigue T. & Chanseau M. (2006). *Impacts du fonctionnement par éclusées de l'usine hydroélectrique de Hautefage sur la Maronne : Suivi des échouages-piégeages de poissons de 2003 à 2005*. Rapport ECOGEA / MIGADO 7D-06-RT, 32 pp.
- Lascaux J.M., Lagarrigue T., Vandewalle F. & Chanseau M. (2004) *Effets d'un débit minimum de 3 m³/s délivré à l'aval de l'usine de Hautefage sur l'exondation des frayères de grands salmonidés de la Maronne (automne hiver 2003/2004)*. Synthèse des suivis 2001/2002 2002/2003 2003/2004, Rapport ECOGEA / MIGADO 18D-04-RT, 15 pp.
- Lassalle G., Beguer M., Beaulaton L. & Rochard E. (2008) Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: An approach using biogeographical models. *Biological Conservation* **X**, pp-pp.
- Laughton R. (1989) *The movements of adult salmon with the River Spey*. Scottish Fisheries Research Report 41, 19 pp.
- Laughton R. (1991) *The movements of adult Atlantic salmon (Salmo salar L.) in the River Spey as determined by radiotelemetry during 1988 and 1989*. Scottish Fisheries Research Report 50, 34 p.
- Le Gall O. (2001) Les représentations de poissons dans l'art mobilier magdalénien: Une expression de l'importance culturelle de la pêche. *Préhistoire du Sud-Ouest* **8**, 55-69.
- Lek S. (2007) Uncertainty in ecological models. *Ecological Modelling* **207**, 1-2.
- Levasseur M., Bergeron N.E., Lapointe M.F. & Bérubé F. (2006) Effects of silt and very fine sand dynamics in Atlantic salmon redds on embryo hatching success. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**, 1450-1459.
- Ligon F.K., Dietrich W.E. & Trush W.J. (1995) Downstream ecological effects of dams - A geomorphic perspective. *BioScience* **45**, 183 -192.
- Lindley J.A. (1977) Continuous plankton records: the distribution of the Euphausiacea (Crustacea: Malacostraca) in the North Atlantic and the North Sea, 1966-1967. *Journal of Biogeography* **4**, 121-133.
- Loge F.J., Arkoosh M.R., Ginn T.R., Johnson L.L., Collier T.K. (2005) Impact of environmental stressors on the dynamics of disease transmission. *Environmental Science and Technology* **39**, 7329-7336.
- Lower N. & Moore A. (2003) Exposure to insecticides inhibits embryo development and emergence in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Fish Physiology and Biochemistry* **28**, 431-432.
- Lucas M.C. & Baras E. (2000) Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* **1**, 283-316.
- Lucas M.C. & Baras E. (2001) *Migration of freshwater fishes*. Oxford: Blackwell Science, 420 pp.
- Lucas M.C., Mercer T., Armstrong J.D., McGinty S. & Rycroft P. (1999) Use of a flat-bed passive integrated transponder antenna array to study the migration and behaviour of lowland river fishes at a fish pass. *Fisheries Research* **44**, 183-191.

- Lundebye A.-K., Berntssen M.H.G., Lie Ø., Ritchie G., Isosaari P., Kiviranta H. & Vartiainen T. (2004) Dietary uptake of dioxins (PCDD/PCDFs) and dioxin-like PCBs in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture Nutrition* **10**, 199-207.
- Lundqvist H., Rivinoja P., Leonardsson K. & McKinnell S. (2008) Upstream passage problems for wild Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a regulated river and its effect on the population. *Hydrobiologia* **602**, 111-127.
- MacCrimmon H.R. & Gots B.L. (1979) World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **36**, 422-457.
- Maes J., Stevens M. & Breine J. (2007) Modelling the migration opportunities of diadromous fish species along a gradient of dissolved oxygen concentration in a European tidal watershed. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **75**, 151-162.
- Magee J.A., Obedzinski M., McCormick S.D. & Kocik J.F. (2003) Effects of episodic acidification on Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 214-221.
- Magnuson J.J., Crowder L.B. & Medvick P.A. (1979) Temperature as an ecological resource. *American Zoology* **19**, 331-343.
- Maisse G. & Baglinière J.L. (1986) Le sexage morphologique du saumon atlantique. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **300**, 13-18.
- Maitland P.S. (1986) The potential impact of fish culture on wild stocks of Atlantic salmon in Scotland. In: D. Jenkins & W.M. Shearer (eds), *The status of the Atlantic salmon in Scotland*. Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology, pp. 73-78.
- Major R.L. & Paulik G.J. (1972) Effect of encroachment of Wanapum Dam reservoir on fish passage over Rock Island Dam, Columbia River. *Fishery Bulletin* **70**, 125-140.
- Mäkinen T.S., Niemelä E., Moen K. & Lindström R. (2000) Behaviour of gill-net and rod-captured Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) during upstream migration and following radio tagging. *Fisheries Research* **45**, 117-127.
- Mäki-Petäys A., Vehanen T. & Muotka T. (2000) Microhabitat use by age-0 brown trout and grayling: seasonal responses to streambed restoration under different flows. *Transactions of the American Fisheries Society* **129**, 771-781.
- Malavoi J.R. (2003). *Stratégie d'intervention de l'Agence de l'eau sur les seuils en rivière*. Agence de l'Eau Loire Bretagne, AREA Eau-Environnement, 134 pp.
- Mallen-Cooper M. & Brand D.A. (2007) Non-salmonids in a salmonid fishway: what do 50 years of data tell us about past and future fish passage? *Fisheries Management and Ecology* **14**, 319-332.
- Marmulla G. & Ingendahl D. (1996) Preliminary results of a radio telemetry study of returning Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) in River Sieg, tributary of River Rhine in Germany. In: E. Baras & J. C. Philippart (eds) *Underwater Biotelemetry, Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe*, Liège, Belgium: University of Liège, pp. 109-117.
- Martin J. H.A. & K. Mitchell A. (1985) Influence of sea temperature upon the numbers of grilse and multi-sea-winter Atlantic salmon (*Salmo salar*) caught in the vicinity of the River Dee (Aberdeenshire). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**, 1513-1521.
- Martin J.D. (1984) *Atlantic salmon and alewife passage through a pool and weir fishway on the Magaguadavic River, New Brunswick, during 1983*. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1776, 11 pp.
- Martinelli-Liedtke T.L., Shively R.S., Holmberg G.S., Sheer M.B. & Schrock R.M. (1999) Nonlethal gill biopsy does not affect juvenile Chinook salmon implanted with radio transmitters. *North American Journal of Fisheries Management* **19**, 856-859.
- Marty A. & Bousquet B. (2000) Situation des poissons migrateurs amphihalins sur le bassin de l'Adour. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **357/358**, 345-356.
- Massa F., Baglinière J.L., Prunet P. & Grimaldi C. (2000) Survie embryo-larvaire de la truite (*Salmo trutta*) et conditions chimiques dans la frayère. *Cybium*, **24 suppl.**, 129-140.
- Mather M.E. (1998) The role of context-specific predation in understanding patterns exhibited by anadromous salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 232-246.
- Mather M.E., Parrish D.L., Folt C.L. & DeGraaf R.M. (1998) Integrating across scales: effectively applying science for the successful conservation of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 1-8.

- Mawle G.W. & Milner N.J. (2003) The return of salmon to cleaner rivers - England and Wales. In: D. Mills (ed) *Salmon at the edge*, Oxford: Blackwell Science Ltd, pp. 186-199.
- McCleave J.D., Power J.H. & Rommel S.A. (1978) Use of radio telemetry for studying upriver migration of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Fish Biology* **12**, 549-558.
- McConnaha W.E., Williams R.N. & Lichatowich J.A. (2006) Introduction and background of the Columbia River salmon problem. In: N.W. Richard (ed) *Return to the river: restoring salmon to the Columbia river*. London: Elsevier Academic Press, 1-28pp.
- McCormick S.D., Hansen L.P., Quinn T.P. & Saunders R.L. (1998) Movement, migration and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 77-92.
- McCullagh P. & Nelder J.A. (1989) *Generalized linear models*. London: Chapman and Hall, 510 pp.
- McDowall R.M. (1988) *Diadromy in fishes - Migration between freshwater and marine environments*. London: Croom Helm, 307 pp.
- McErlean A.J. & Kennedy V.S. (1968) Comparison of some anesthetic properties of benzocaine and MS222. *Transactions of the American Fisheries Society* **97**, 496-498.
- McFarland W.N. (1959) A study of the effects of anaesthetics on the behaviour and physiology of fishes. *Publications of the Institute of Marine Sciences* **6**, 22-55.
- McGinnity P., Ferguson A., Baker N., Cotter D., Cross T., Cooke D., Hynes R., O'Hea B., O'Maoiléidigh N., Prödhon P. & Rogan G. (2003) A two-generation experiment comparing the fitness and life history traits of native, ranched, non-native, farmed and hybrid Atlantic salmon under natural conditions In: D. Mills (ed) *Salmon at the edge*, Oxford: Blackwell Science Ltd, pp. 138-143.
- McCarthy T.K., Frankiewicz P., Cullen P., Blaszkowski M., O'Connor W. & Doherty D. (2008) Long-term effects of hydropower installations and associated river regulation on River Shannon eel populations: mitigation and management. *Hydrobiologia* **609**, 109-124.
- McLean PH, SMITH GW & MJ Wilson (1990) Residence time of the sea louse, *Lepeophtheirus salmonis* K., on Atlantic salmon, *Salmo salar* L., after immersion in fresh water. *Journal of Fish Biology* **37**, 311-314.
- McLeod A.M. & Nemenyi P. (1939-1940) *An investigation of fishways*. Iowa: University of Iowa, Studies in Engineering, Bulletin 24, 63 pp.
- McVicar, A.H. (1997) Disease and parasite implications of the coexistence of wild and cultured Atlantic salmon populations. *ICES Journal of Marine Science* **54**, 1093-1103.
- Mellas E.J. & Haynes J.M. (1985) Swimming performance and behaviour of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and white perch (*Morone americana*): effects of attaching telemetry transmitters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**, 488-493.
- Menchi O. & Carry L. (2007) *Bilan de fonctionnement de la station de piégeage transport de Carbone en 2006. Suivi de l'activité ichtyologique*. Rapport MI.GA.DO 7G-07-RT. 18 pp.
- Meyer E.I., Niepagenkemper O., Molls F. & Spänhoff B. (2008) An experimental assessment of the effectiveness of gravel cleaning operations in improving hyporheic water quality in potential salmonid spawning areas. *River Research and Applications* **24**, 119-131.
- Meyer J.L., Strayer D.L., Wallace J.B., Eggert S.L., Helfman G.S. & Leonard N.E. (2007) The contribution of headwater streams to biodiversity in river networks. *Journal of the American Water Resources Association* **43**, 86-103.
- Middlemas S.J., Armstrong J.D. & Thompson P.M. (2003) The significance of marine mammal predation on salmon and sea trout. In: D. Mills (ed) *Salmon at the edge*, Oxford: Blackwell Science Ltd, pp. 41-60.
- Mills D. (1989) *Ecology and management of Atlantic salmon*. London: Chapman & Hall, 351 pp.
- Milner N.J. (1990) First movement in relation to freshwater flow and quality. Caernarfon: National Rivers Authority (Welsh Region), 51 pp.
- Mitchell T.D., Carter T.R., Jones P.D., Hulme M. & New M.G. (2004) *A comprehensive set of high-resolution grids of monthly climate for Europe and the globe: the observed record (1901– 2000) and 16 scenarios (2001–2100)*. Norwich: Tyndall Centre for Climate Change Research, Working paper 55, 30 pp.
- Moffitt C.M., Kynard B. & Rideout S. (1982) Fish passage facilities and anadromous fish restoration in the Connecticut River basin. *Fisheries* **7**, 2-11.
- Molinero A. & Gonzalez J. (1995) Comparative effects of MS 222 and 2-phenoxyethanol on gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) during confinement. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* **111A**, 405-414.

- Monten E. (1985) *Fish and turbines. Fish injuries during passage through power station turbines*. Stockholm: Vattenfall, 111 pp.
- Montevecchi W.A. & Cairns D.K. (2003) Predation on post-smolt Atlantic salmon by gannets: research implications and opportunities. In: D. Mills (ed) *Salmon at the edge*, Oxford: Blackwell Science Ltd, pp. 61-77.
- Montevecchi W.A., Cairns D.K. & Myers R.A. (2002) Predation on marine phase Atlantic salmon (*Salmo salar*) by gannets (*Morus bassanus*) in the Northwest Atlantic. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 602-612.
- Montgomery H.A.C., Thom N.S. & Cockburn A. (1964) Determination of dissolved oxygen by the winkler method and the solubility of oxygen in pure water and sea water. *Journal of Applied Chemistry* **14**, 280-296
- Moore A. & Lower N. (2001) The impact of two pesticides on olfactory-mediated endocrine function in mature male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* **129**, 269-276.
- Moore A. & Waring C.P. (1996) Sublethal effects of the pesticide Diazinon on olfactory function in mature male Atlantic salmon parr. *Journal of Fish Biology* **48**, 758-775.
- Moore A. & Waring C.P. (1998). Mechanistic effects of a triazine pesticide on reproductive endocrine function in mature male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr. *Pesticide Biochemistry and Physiology* **62**, 41-50.
- Moore A. & Waring C.P. (2001) The effects of a synthetic pyrethroid pesticide on some aspects of reproduction in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquatic Toxicology* **52**, 1-12.
- Moore A., Lower N., Mayer I. & Greenwood L. (2007) The impact of a pesticide on migratory activity and olfactory function in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts. *Aquaculture* **273**, 350-359.
- Moore A., Potter E.C.E., Milner N.J. & Bamber S. (1995) The migratory behaviour of wild atlantic salmon **Salmo salar** smolts in the estuary of the river Conwy, North Wales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**, 1923-1935.
- Morel C. (1924) Les échelles à poissons de Norvège et d'Ecosse. *La Pêche Illustrée* **50**, 1051-1075.
- Morton W.E. (1990) Occupational phenoxyethanol neurotoxicity (a report of three cases). *Journal of Occupational Medicine* **32**, 42-45.
- Moser M.L., Matter A.L., Stuehrenberg L.C. & Bjornn T.C. (2002) Use of an extensive radio receiver network to document Pacific lamprey (*Lampetra tridentata*) entrance efficiency at fishways in the Lower Columbia River, USA. *Hydrobiologia* **483**, 45-53.
- Moser M.L., Olson A.D. & Quinn T.P. (1990) Effects of dummy ultrasonic transmitters on juvenile Coho salmon. In: N.C. Parker, A.E. Giorgi, R.C. Heidinger, D.B. Jester, E.D. Prince & G.A. Winans (eds) *Fish marking techniques*, Bethesda: American Fisheries Society, Symposium 7, pp 353-356.
- Murray B.G. (2001) Are ecological and evolutionary theories scientific? *Biological Reviews* **76**, 255-289.
- Naiman R.J., & Décamps H. (1997) The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **28**, 621-658.
- National Research Council (1992) *Restoration of Aquatic Ecosystems: Science, Technology and Public Policy*. Washington (DC): National Academy Press., 552 pp.
- National Research Council (2004) *Atlantic Salmon in Maine*. Washington, D.C.: National Academy Press., 304 pp.
- Naughton G.P., Caudill C.C., Keefer M.L., Bjornn T.C. & Peery C.A. (2006) Fallback by Adult Sockeye Salmon at Columbia River Dams. *North American Journal of Fisheries Management* **26**, 380-390.
- Naughton G.P., Caudill C.C., Peery C.A., Clabough T.S., Jepson M.A., Bjornn T.C. & Stuehrenberg L.C. (2007) Experimental evaluation of fishway modifications on the passage behaviour of adult chinook salmon and steelhead at Lower Granite Dam, Snake river, USA. *River Research and Applications* **23**, 99-111.
- Netboy A. (1968) *The Atlantic salmon. A vanishing species?* London: Faber and Faber, 457 pp.
- Newcombe C.P. & Jensen J.O.T. (1996) Channel suspended sediment and fisheries: a synthesis for quantitative assessment of risk and impact. *North American Journal of Fisheries Management* **16**, 693-727.
- Nichol D.G., Honkalehto T. & Thompson G.G. (2007) Proximity of Pacific cod to the sea floor: Using archival tags to estimate fish availability to research bottom trawls. *Fisheries Research* **86**, 129-135.

- Nicieza A.G. & Brana F. (1993) Relationships among smolt size, marine growth, and sea age at maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in northern Spain. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**, 1632-1640.
- Nicola G.G., Elvira B. & Almodóvar A. (1996) Dams and fish passage facilities in the large rivers of Spain: effects on migratory species. *Archiv für Hydrobiologie* **suppl.113**, 375-379.
- Nielsen L.A. (1992) *Methods of marking fish and shellfish*. Bethesda: American Fisheries Society, Special publication 23, 208 pp.
- Niemelä E., Erkinaro J., Julkunen M., Hassinen E., Lämsman M. & Brørs S. (2006) Temporal variation in abundance, return rate and life histories of previously spawned Atlantic salmon in a large subarctic river. *Journal of Fish Biology* **68**, 1222-1240.
- Niemelä E., Mäkinen T.S., Moen K., Hassinen E., Erkinaro J., Lämsman M. & Julkunen M. (2000) Age, sex ratio and timing of the catches of kelts and ascending Atlantic salmon in the subarctic River Tenö. *Journal of Fish Biology* **56**, 974-985.
- Nilsen T.O., Ebbesson L.O.E. & Stefansson S.O. (2003) Smolting in anadromous and landlocked strains of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **222**, 71-82.
- Nislow K.H., Folt C.L. & Parrish D.L. (1999) Favorable foraging locations for young Atlantic salmon: application to habitat and population restoration. *Ecological Applications* **9**, 1085-1099.
- Northcote T.G. (1984) Mechanisms of fish migration in rivers. In: J.D. McCleave, J.J. Dodson & W.H. Neill (eds), *Mechanisms of migration in fishes*. New-York & London: Plenum Press, pp. 317-355.
- Northcote T.G. (1998) Migratory behaviour of fish and its significance to movement through riverine fish passage facilities. In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds), *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 3-15.
- Northcote T.G. & Lobón-Cerviá J. (2008) Increasing experimental approaches in stream trout research – 1987–2006. *Ecology of Freshwater Fish* **17**, 349-361.
- Odeh M. (1999) A summary of environmentally friendly turbine design concepts. U.S. Department of Energy, Idaho Operations offices Report DOE/ID/13741, 39 pp.
- Odling-Smee L., Simpson S.D. & Braithwaite V.A. (2006) The role of learning in fish orientation. In: C. Brown, K. Laland & J. Krause (eds) *Fish cognition and behaviour*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, pp.119-138.
- Økland F., Erkinaro J., Moen K., Niemela E., Fiske P., McKinley R.S. & Thorstad E.B. (2001) Return migration of Atlantic salmon in the river Tana : phases of migratory behaviour. *Journal of Fish Biology* **59**, 862-874.
- Oldani N.O. & Baigún C.R.M. (2002) Performance of a fishway system in a major South American dam on the Parana River (Argentina–Paraguay). *River Research and Applications* **18**, 171-183.
- Olsén K.H., Peterson E., Ragnarsson B., Lundqvist H. & Jarvi T. (2004) Downstream migration in Atlantic salmon smolt sibling groups. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 328-331.
- Ombredane D., Fontenelle G., Ohresser H. & Rochepeau S. (1987) Le franchissement d'obstacles par les salmonidés migrants adultes. Analyse du comportement de saut pour un meilleur aménagement. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **305**, 67-80.
- Ombredane D., Tanguy J.M. & Pierre J.S. (1992) Discrimination des truites de mer (*Salmo trutta*) et saumons atlantiques (*Salmo salar*) adultes à partir de leurs écailles. In: J.L. Baglinière, J. Castanet, F. Conand & F.J. Meunier (eds) *Tissus durs et âge individuel des Vertébrés*, Paris: ORSTOM-INRA, pp. 239-253.
- Orell P., Erkinaro J., Svenning M.A., Davidsen J.G. & Niemela E. (2007) Synchrony in the downstream migration of smolts and upstream migration of adult Atlantic salmon in the subarctic River Utsjoki. *Journal of Fish Biology* **71**, 1735-1750.
- Orsborn J.F. (1987) Fishways: historical assessment of design practices. *American Fisheries Society Symposium* **1**, 122-130.
- Ottaway E.M. & Clarke A. (1981) A preliminary investigation into the vulnerability of young trout (*Salmo trutta*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) to downstream displacement by higher water velocities. *Journal of Fish Biology* **19**, 135-145.
- Ovidio M. (1999) *Tactiques et stratégies individuelles d'utilisation spatio-temporelle de l'habitat et des ressources alimentaires chez la truite commune (Salmo trutta L.) : étude par radio-pistage dans l'Aisne et l'Ourthe*. Phd Thesis, Liège, Belgique: Institut de Zoologie, Faculté des Sciences, Université de Liège, 196 pp.

- Ovidio M. & Philippart J.C. (2002) The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish. *Hydrobiologia* **483**, 55-69.
- Ovidio M., Capra H. & Philippart J.C. (2007) Field protocol for assessing small obstacles to migration of brown trout *Salmo trutta*, and European grayling *Thymallus thymallus*: a contribution to the management of free movement in rivers. *Fisheries Management and Ecology* **14**, 41-50.
- Ovidio M. & Philippart J.C. (2008) Movement patterns and spawning activity of individual nase *Chondrostoma nasus* (L.) in flow-regulated and weir-fragmented rivers. *Journal of Applied Ichthyology* **24**, 256-262.
- Pardé M. (1935). Le régime de la Garonne. *Revue Géographique des Pyrénées et du Sud-Ouest* **6**, 105-262.
- Parrish D.L., Behnke R.J., Gephard S.R., McCormick S.D. & Reeves G.H. (1998) Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences* **55**, 281-287.
- Peake S. & McKinley R.S. (1998) A re-evaluation of swimming performance in juvenile salmonids relative to downstream migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 682-687.
- Peake S., McKinley R.S., Scruton D.A. & Moccia R. (1997) Influence of transmitter attachment procedures on swimming performance of wild and hatchery-reared atlantic salmon smolts. *Transactions of the American Fisheries Society* **126**, 707-714.
- Peake S.J. (2008) Behavior and Passage Performance of Northern Pike, Walleyes, and White Suckers in an Experimental Raceway. *North American Journal of Fisheries Management* **28**, 321-327.
- Peeler E., Thrush M., Paisley L. & Rodgers C. (2006) An assessment of the risk of spreading the fish parasite *Gyrodactylus salaris* to uninfected territories in the European Union with the movement of live Atlantic salmon (*Salmo salar*) from coastal waters. *Aquaculture* **258**, 187-197.
- Petersen J.H. & Kitchell J.F. (2001) Climate regimes and water temperature changes in the Columbia river : bioenergetic implications for predators of juvenile salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 1831-1841.
- Peterson R.H., Spinney H.C.E. & Sreedharan A. (1977) Development of Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs and alevins under varied temperature regimes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**, 31-43.
- Petts G.E. (1984) *Impounded rivers: perspectives for ecological management*. Chichester: J. Wiley & Sons Ltd, 326 pp.
- Peyronnet A., Friedland K.D., Maoileidigh N.O., Manning M. & Poole W.R. (2007) Links between patterns of marine growth and survival of Atlantic salmon *Salmo salar*, L. *Journal of Fish Biology* **71**, 684-700.
- Philippart J.C. (1987) Histoire de l'extinction et de la problématique de la restauration des salmonidés migrateurs. In : M. Thibault & R. Billard (eds) *La restauration des rivières à saumons.*, Paris : INRA, pp. 125-137.
- Philippart J.C., Gillet A. & Micha J.C. (1988) Fish and their environment in large European river ecosystems: the River Meuse. *Sciences de l'Eau* **7**, 115-154.
- Philippart J.C., Micha J.C., Baras E., Prignon C., Gillet A. & Joris S. (1994) The Belgian project "Meuse salmon 2000". First results. Problems and future prospects. *Water Science and Technology* **29**, 315-317.
- Poff N.L. & Huryn A.D. (1998) Multi-scale determinants of secondary production in Atlantic salmon (*Salmo salar*) streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 201-217.
- Porcher J.P. & Larinier M. (2002) Designing fishways, supervision of construction, costs, hydraulic model studies. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364 suppl.**, 156-165.
- Porcher J.P. & Ledouble O. (2005) *Propositions de programmes de gestion des biefs pour améliorer la circulation des poissons migrateurs sur l'Aulne*. Rennes : Conseil Supérieur de la Pêche, 30 pp.
- Porcher J.P. & Larinier M. (1992) Conception des projets de passes, suivi des chantiers, coûts, études sur modèles réduits. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **326-327**, 143-150.
- Porcher J.P. & Travade F. (2002) Fishways: biological basis, limits and legal considerations. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364 suppl.**, 9-20.
- Potter E.C.E. (1988) Movements of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in an estuary in south-west England. *Journal of Fish Biology* **33**, 153-159.
- Pourriot R. & Meybeck M. (1995). *Limnologie générale*. Paris : Masson, Collection d'écologie 25, 956 pp.

- Power J.H. (1977) *Upstream spawning migration of atlantic salmon (Salmo salar) as observed using radio telemetry.*, MSc Thesis, Orono, ME, USA: University of Maine, 70 pp.
- Powers P.D. & Orsborn J.F. (1985). *New concepts in fish ladder design: analysis of barriers to upstream fish migration, Volume IV of IV. Investigation of the physical and biological conditions affecting fish passage success at culverts and waterfalls. 1982-1984 final report.* Bonneville Power Administration, report No DOE/BP-36523-1, 120 pp.
- Prévost E. (1999) Utilisation d'un test de randomisation pour détecter l'effet de rejets polluants dans un cours d'eau : application à l'impact d'effluents de piscicultures sur la production de juvéniles de saumon atlantique. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **355**, 369-386.
- Prévost E. & Porcher J.P. (1999) *Note sur la situation et l'évolution récente du stock de saumons sur le bassin de l'Aulne (Finistère).* INRA, CSP, 3 pp. + annexes.
- Prevost E., Vauclin V., Baglinière J.L., Brana-Vigil F. & Nicieza A.G. (1991) Application d'une méthode de détermination externe du sexe chez le saumon atlantique dans les rivières des asturies. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **323**, 149-159.
- Prignon C., Micha J.C., Rimbaud G. & Philippart J.C. (1999) Rehabilitation efforts for Atlantic salmon in the Meuse basin area: synthesis 1983–1998. *Hydrobiologia* **410**, 69-77.
- Punt A.E. & Hilborn R. (1997) Fisheries stock assessment and decision analysis: the Bayesian approach. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **7**, 35-63.
- Pustelnik G., Roguet M., Tinel C., Soumastre J., Roux M. & Simonet F. (1987) Historique, cartographie écologique de la rivière Dordogne et évaluation de son potentiel d'accueil pour le saumon atlantique. In: M. Thibault & R. Billard (Eds) *Restauration des rivières à saumons*, Paris: Inra, pp 53-64.
- Quinn T.P., Hodgson S. & Peven C. (1997) Temperature, flow, and the migration of adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Columbia River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**, 1349-1360.
- Quinn T.P., Olson A.D. & Konecki J.T. (1988) Effects of anaesthesia on the chemo-sensory behaviour of Pacific salmon. *Journal of Fish Biology* **33**, 637-641.
- Quinn T.P., Peterson J. A., Gallucci V. F., Hershberger W. K. & Brannon E. L. (2002) Artificial selection and environmental change: countervailing factors affecting the timing of spawning by coho and chinook salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**, 591-598.
- R Development Core Team. 2006. *R: a language and environment for statistical computing.* Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Accessible en ligne à l'adresse : <http://www.R-project.org>
- Ramade F. (1992) *Précis d'écotoxicologie.* Paris : Masson, 300 pp.
- Rand P.S., Hinch S.G., Morrison J., Foreman M.G.G., MacNutt M.J., MacDonald J.S., Healey M.C., Farrell A.P. & Higgs D.A. (2006). Effects of river discharge, temperature, and future climates on energetics and mortality of adult migrating Fraser River Sockeye salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **135**, 655-667.
- Rawn D.F.K., Forsyth D.S., Ryan J.J., Breakell K., Verigin V., Nicolidakis H., Hayward S., Laffey P. & Conacher H.B.S. (2006) PCB, PCDD and PCDF residues in fin and non-fin fish products from the Canadian retail market 2002. *Science of the Total Environment* **359**, 101-110.
- Raymond H.L. (1979) Effects of dams and impoundments on migrations of juvenile chinook salmon and steelhead from the Snake river, 1966 to 1975. *Transactions of the American Fisheries Society* **108**, 505-529.
- Reddin D.G. & Shearer W.M. (1987) Sea-surface temperature and distribution of Atlantic salmon in the Northwest Atlantic Ocean. *American Fisheries Society Symposium* **1**, 262–275.
- Rees C.B., McCormick S.D., Vanden Heuvel J.P. & Weiming W.U. (2003) Quantitative PCR analysis of CYP1A induction in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquatic Toxicology* **62**, 67-78.
- Reid P.C., Edwards M., Hunt H.G. & Warner A.J. (1998a) Phytoplankton change in the North Atlantic. *Nature* **391**, 546.
- Reid S.D., Linton T.K., Dockray J.J., McDonald D.G. & Wood C.M. (1998b) Effects of chronic sublethal ammonia and a simulated summer global warming scenario: Protein synthesis in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 1534-1544.
- Reischel T.S. & Bjornn T.C. (2003) Influence of fishway placement on fallback of adult salmon at the Bonneville Dam on the Columbia River. *North American Journal of Fisheries Management* **23**, 1215-1224.
- Richardson L., Armstrong G., Willis D., Wallace S. & Bicknell A. (1997). *A study of the upstream migration of adult salmon returning to the River Thames, in relation to potential obstructions and*

- fish passes (Teddington - The River Kennet) - 1995-1996*. Environment Agency, Thames Region. 134 pp.
- Rieman B.E., Beamesderfer R.C., Vigg S. & Poe T.P. (1991) Estimated loss of juvenile salmonids to predation by northern squawfish, walleyes, and smallmouth bass in John Day Reservoir, Columbia River. *Transactions of the American Fisheries Society* **120**, 448-458.
- Rikardsen A.H. & Thorstad E.B. (2006) External attachment of data storage tags increases probability of being recaptured in nets compared to internal tagging. *Journal of Fish Biology* **68**, 963-968.
- Rikardsen A.H., Hansen L.P., Jensen A.J., Vollen T. & Finstad B. (2008) Do Norwegian Atlantic salmon feed in the northern Barents Sea? Tag recoveries from 70 to 78° N. *Journal of Fish Biology* **72**, 1792-1798.
- Rivinoja P., McKinnell S. & Lundqvist H. (2001) Hindrances to upstream migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a northern Swedish river caused by a hydroelectric power-station. *Regulated Rivers: Research and Management* **17**, 101-115.
- Rivot E & Prévost E (2002) Hierarchical Bayesian analysis of capture-mark-recapture data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 1768-1784.
- Rivot E. (2003) Investigations bayésiennes de la dynamique des populations de saumon atlantique, Phd Thesis, Rennes, France: Unité mixte de recherche INRA - ENSAR, Ecobiologie et Qualité des Hydrosystèmes Continentaux, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, 213 pp.
- Roberge C., Normandeau E., Einum S., Guderley H. & Bernatchez L. (2008) Genetic consequences of interbreeding between farmed and wild Atlantic salmon: insights from the transcriptome. *Molecular Ecology* **17**, 314-324.
- Robertson M.A., Scruton D.A. & Clarke K.D. (2007) Seasonal effects of suspended sediment on the behavior of juvenile Atlantic salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **136**, 822-828.
- Roguet M. (1989) La Garonne des poissons migrateurs. *Le Courrier de la Nature* **122**, 28-29.
- Roguet M. (1993) *Bilan du programme de restauration des poissons migrateurs dans le bassin Adour-Garonne. 1975/1993*. In: AEAG (ed.) *Actes du colloque : pour un retour des poissons migrateurs, Adour, Charente, Dordogne, Garonne*. Toulouse : Agence de l'Eau Adour Garonne, 100-109.
- Rollinat R. (1913) La destruction du saumon commun (*Salmo salar* Linné) dans le bassin de la Loire. *Bulletin de la Société nationale d'Acclimatation de France*, 12 pp.
- Ropars L. (1992) *Les frayères à saumon de l'Allier: fluctuations spatio-temporelles et relation avec les densités de juvéniles*. Rapport INRA Rennes & CSP, 17 pp.
- Rosseland B.O., Kroglund F., Staurnes M., Hindar K. & Kvellestad A. (2001) Tolerance to acid water among strains and life stages of Atlantic salmon (*Salmo Salar* L.). *Water, Air, & Soil Pollution* **130**, 899-904.
- Roule L. & Drouin de Bouville R. (1927) Considérations sur la pénétration du saumon *Salmo salar* L. dans les estuaires du littoral de la France pour le début de sa migration de montée. *Bulletin de l'institut océanographique* **504**, 14.
- Roussel J.M., Bardounet A., Haury J., Baglinière J.L. & Prévost E. (1998) Végétation aquatique et peuplement pisciare : approche expérimentale de l'enlèvement des macrophytes dans les radiers d'un cours d'eau breton. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **350/351**, 693-709.
- Roussel J.M., Cunjak R.A., Newbury R., Caissie D., & Haro A. (2004) Movements and habitat use by PIT-tagged Atlantic salmon parr in early winter: the influence of anchor ice. *Freshwater biology* **49**, 1026-1035.
- Roux A.L. & Copp G.H. (1993) Peuplements de poissons. In: C. Amoros & G.E. Petts (eds) *Hydrosystèmes fluviaux*, Paris: Masson, pp. 233-253.
- Ruggerone G.T.P., Quinn T.P., McGregor I.A. & Wilkinson T.D. (1990) Horizontal and vertical movements of adult steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss*, in the Dean and Fisher channels, British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**, 1963-1969.
- Ruggles C.P. (1980) *A review of the downstream migration of Atlantic salmon*. Can. Tech. Rep. of Fisheries and Aquatic Sci. 952. Halifax, Nova Scotia: Freshwater and Anadromous Div., Resource Branch Dept. of Fisheries and Oceans, 39 pp.
- Ruggles C.P. & Murray D.G. (1983) *A review of fish response to spillways*. Can. Tech. Rep. of Fisheries and Aquatic Sci. 1172. Halifax, Nova Scotia: Freshwater and Anadromous Div., Resource Branch Dept. of Fisheries and Oceans, 30 pp.

- Rustadbakken A., L'abée Lund J.H., Arnekleiv J.V. & Kraabøl M. (2004) Reproductive migration of brown trout in a small Norwegian river studied by telemetry. *Journal of Fish Biology* **64**, 2-15.
- Salanié J., Surry Y. & Le Goffe P. (2004) La pêche au saumon dans le massif armoricain : état des lieux et mesure de l'effort de pêche. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **375**, 35-70.
- Saltveit S.J. (1990) Effect of decreased temperature on growth and smoltification of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a Norwegian regulated river. *Regulated Rivers: Research and Management* **5**, 295-303.
- Saltveit S.J., Bremnes T. & Lindas O.R. (1995) Effect of sudden increase in discharge in a large river on newly emerged Atlantic salmon and brown trout fry. *Ecology of Freshwater Fish* **4**, 168-174.
- Salveit S.J., Halleraker J.H., Arnekleiv J.V. & Harby A. (2001) Field experiments on stranding in juvenile Atlantic salmon and brown trout during rapid flow decreases caused by hydropeaking. *Regulated Rivers Research and Management* **17**, 609-622.
- Sandøy S & Langåker R. M. (2001) Atlantic salmon and acidification in southern Norway: a disaster in the 20th century, but a hope for the future? *Water, Air, and Soil Pollution* **130**, 1343-1348.
- Santos J.M., Pinheiro P.J., Ferreira M.T. & Bochechas J. (2008) Monitoring fish passes using infrared beaming: a case study in an Iberian river. *Journal of Applied Ichthyology* **24**, 26-30.
- Saunders R.L. & Sprague J.B. (1967) Effects of copper-zinc mining pollution on a spawning migration of Atlantic salmon. *Water Research* **1**, 419-432.
- Schaeffer F. & Vauclin V. (2003) *Bilan du piégeage et des opérations de communication réalisés sur la passe à poissons d'Iffezheim. Résultats 2002*. Metz : Association Saumon-Rhin & Conseil Supérieur de la Pêche, 29 pp.
- Scherrer B. (1984) Biostatistique. Boucherville: gaëtan morin éditeur, 850 pp.
- Schilt C.R. (2007) Developing fish passage and protection at hydropower dams. *Applied Animal Behaviour Science* **104**, 295-325.
- Scholz N.L., Truelove N.K., French B.L., Berejikian B.A., Quinn T.P., Casillas E. & Collier T.K. (2000) Diazinon disrupts antipredator and homing behaviors in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**, 1911-1918.
- Scruton D.A., Booth R.K., Pennell C.J., Cubitt F., McKinley R.S. & Clarke K.D. (2007) Conventional and EMG telemetry studies of upstream migration and tailrace attraction of adult Atlantic salmon at a hydroelectric installation on the Exploits River, Newfoundland, Canada. *Hydrobiologia* **582**, 67-79.
- Scruton D.A., Ledrew L.J. & McKinley R.S. (1996) Use of radio telemetry to evaluate movement and habitat use of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Newfoundland, Canada, in the vicinity of hydro-electric development. In: E. Baras & J.C. Philippart (eds), *Underwater biotelemetry*. Liège: University of Liège, pp. 143-152.
- Scruton D.A., Mc Kinley R.S., Kouwen N., Eddy W. & Booth R.K. (2003) Improvement and optimization of fish guidance efficiency (FGE) at a behavioural fish protection system for downstream migrating Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *River Research and Applications* **19**, 605-617.
- Scruton D.A., Mckinley R.S., Kouwen N., Eddy W. & Booth R.K. (2002) Use of telemetry and hydraulic modelling to evaluate and improve fish guidance efficiency at a louver and bypass system for downstream-migrating Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts and kelts. *Hydrobiologia* **483**, 83-94.
- Scruton D.A., Ollerhead L.M.N., Clarke K.D., Pennell C., Alfredsen K.T., Harby A. & Kelley D. (2003) The behavioural response of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) to experimental hydropeaking on a Newfoundland (Canada) River. *River Research and Applications* **19**, 577-587.
- Scruton D.A., Pennell C.J., Robertson M.J., Ollerhead L.M.N., Clarke K.D., Alfredsen K., Harby A. & McKinley R.S. (2005) Seasonal response of juvenile Atlantic salmon to experimental hydropeaking power generation in Newfoundland, Canada. *North American Journal of Fisheries Management* **25**, 964-974.
- Sehdev H.S., McBride J.R. & Fagerland U.H.M. (1963) 2-phenoxyethanol as a general anaesthetic for sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **20**, 1435-1440.
- Semhi K., Suchet P.A., Clauer N. & Probst J.L. (2000) Impact of nitrogen fertilizers on the natural weathering erosion processes and fluvial transport in the Garonne basin. *Applied Geochemistry* **15**, 865-78.

- SEPA (2003) *Managing river habitats for fisheries. A guide to best practice*. Scottish Environment Protection Agency, 32 p.
- Shearer W.M. (1986a) An evaluation of the data available to assess Scottish salmon stocks. In: D. Jenkins & W.M. Shearer (eds), *The status of the Atlantic salmon in Scotland*. Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology, pp. 91-115.
- Shearer W.M. (1986b) The exploitation of Atlantic salmon in Scottish home water fisheries in 1952-83. In: D. Jenkins & W.M. Shearer (eds), *The status of the Atlantic salmon in Scotland*. Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology, pp. 37-49.
- Shearer W.M. (1992) *The Atlantic salmon: natural history, exploitation, and future management*. New York: John Wiley & Sons, Inc., 264 pp.
- Shelton R.G.J. (1986) Aspects of open sea exploitation of Atlantic salmon and the problems of assessing effects on Scottish home water stocks. In: D. Jenkins & W.M. Shearer (eds), *The status of the Atlantic salmon in Scotland*. Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology, pp. 28-36.
- Shepard, S.L. (1995). *Atlantic salmon spawning migrations in the Penobscot River, Maine- Fishways, flows and high temperatures*. MSc Thesis, Orono, ME, USA: University of Maine, 111 pp.
- Silber J.H., Rosenbaum P.R., & Ross R.N. (1995) Comparing the contributions of groups of predictors: which outcomes vary with hospital rather than patient characteristics? *Journal of the American Statistical Association* **90**, 7-18.
- Slatick E. & Basham L.R. (1985) The effect of Denil fishway length on passage of some nonsalmonid fishes. *Marine Fisheries Review* **47**, 83-85.
- Smart G.N.J. (1986) Recent changes in fishing methods. In: D. Jenkins & W.M. Shearer (eds), *The status of the Atlantic salmon in Scotland*. Huntingdon: Institute of Terrestrial Ecology, pp. 50-54.
- Smith G.W., Campbell R.N.B. & MacLaine J.S. (1998) Regurgitation rates of intragastric transmitters by adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) during riverine migration. *Hydrobiologia* **371/372**, 117-121.
- Smith G.W., Johnstone A.D.F. & Shearer W.M. (1996). *The behaviour of returning adult Atlantic salmon (Salmo salar L.) at a borland lift fish pass as determined by radio telemetry*. Fisheries Research Services Report n°7/96, Montrose: Scottish Office Agriculture Environment and Fisheries Department, 44 pp.
- Smith G.W., Smith I.P. & Armstrong S.M. (1994) The relationship between river flow and entry to the Aberdeenshire Dee by returning adult atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **45**, 953-960.
- Smith I.P., Johnstone A.D.F. & Smith G.W. (1997) Upstream migration of adult Atlantic salmon past a fish counter weir in the Aberdeenshire Dee, Scotland. *Journal of Fish Biology* **51**, 266-274.
- Smith P.J. (1988) Bayesian methods for multiple capture-recapture surveys. *Biometrics* **44**, 1177-1189.
- Smoker W.W., Gharrett A.J. & Stekoll M.S. (1998) Genetic variation of return date in a population of pink salmon: a consequence of fluctuating environment and dispersive selection? *Alaska Fishery Research Bulletin* **5**, 46-54.
- Solomon D.J. & Sambrook H.T. (2004) Effects of hot dry summers on the loss of Atlantic salmon, *Salmo salar*, from estuaries in South West England. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **11**, 353-363.
- Solomon D.J. & Storeton-West T.J. (1983) *Radio tracking of migratory salmonids in rivers: development of an effective system*. Fisheries Research Technical Report 75, 11 pp.
- Solomon D.J., Sambrook H.T. & Broad K.J. (1999). *Salmon Migration and river flow. Results of tracking radio tagged salmon in six rivers in South West England*. Research and Development Publication 4, Bristol: Environment Agency, 110 pp.
- Sørum U. & Damsgård B. (2004) Effects of anaesthetisation and vaccination on feed intake and growth in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* **232**, 333-341.
- Spares A.D., Reader J.M., Stokesbury M.J.W., McDermott T., Zikovsky L., Avery T.S., Dadswell M.J.. (2007) Inferring marine distribution of Canadian and Irish Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the North Atlantic from tissue concentrations of bio-accumulated Caesium 137. *ICES Journal of Marine Science* **64**, 394-404.
- Spiegelhalter D., Thomas A., Best N. & Lunn D. (2007) OpenBUGS user manuel. Version 3.0.3. Cambridge: MRC Biostatistics Unit, 118 pp. Accessible en ligne à l'adresse : <http://www.mrc-bsu.cam.ac.uk/bugs>
- Spiegelhalter D.J., Best N.G., Carlin B.D. & van der Linde A. (2002) Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society B* **64**, 583-639.

- Sprague J.B., Elson P.F. & Saunders R. (1965) Sublethal copper-zinc pollution in a salmon river - a field and laboratory study. *International Journal of Air and Water Pollution* **9**, 531-543.
- Sprague J.B., Elson P.F. & Saunders R.L. (1965) Sublethal copper-zinc pollution in a salmon river – a field and laboratory study. *International Journal of Air and Water Pollution* **9**, 531-543.
- Sprankle K. (2005) Interdam movements and passage attraction of American shad in the Lower Merrimack River Main Stem. *North American Journal of Fisheries Management* **25**, 1456-1466.
- Stasko A.B. & Pincock D.G. (1977) Review of underwater biotelemetry with emphasis on ultrasonic techniques. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**, 1261-1285.
- Staurnes M., Kroglund F. & Rosseland B.O. (1995) Water quality requirement of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in water undergoing acidification or liming in Norway. *Water, Air and Soil pollution* **85**, 347-352.
- Steiger J., James M. & Gazelle F. (1998) Channelization and consequences on floodplain system functioning on the Garonne river, SW France. *Regulated rivers: Research and Management* **14**, 13-23.
- Steiger J., James M. & Gazelle F. (1998) Channelization and consequences on floodplain system functioning on the Garonne river, SW France. *Regulated Rivers: Research & Management* **14**, 13-23.
- Steinbach P. (2000) Situation et restauration des populations de poissons migrateurs amphihalins dans le bassin de la Loire. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **357/358**, 263-276.
- Stickler M., Enders E.C., Pennell C.J., Cote D., Alfredsen K. & Scruton D.A. (2008) Stream gradient-related movement and growth of Atlantic salmon parr during winter. *Transactions of the American Fisheries Society* **137**, 371-385.
- Struthers G. & Stewart D. (1985) *The composition and migrations of the adult salmon stock in the upper river Tummel, Scotland, in 1984, with observations on the accuracy of resistivity counters at two fish passes*. International Council for the Exploration of the Sea report n°CM 1985/M:14, 8 pp.
- Stuart T.A. (1964). *The leaping behaviour of salmon and trout at falls and obstructions*. Department of Agriculture and Fisheries for Scotland, Freshwater and Salmon Fisheries Research 28, 46 pp.
- Sturm M., Racine C. & Tape K. (2001) Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature* **411**, 546-547.
- Symons P.E.K. & Heland M. (1978) Stream habitats and behavioral interactions of underyearling and yearling Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **35**, 175-183.
- Tarrade L. (2007) *Etude des écoulements turbulents dans les passes à poisons à fentes verticales. Adaptation aux petites espèces*. Phd Thesis, Poitiers, France : Faculté de Sciences Fondamentales et Appliquées, 231 pp.
- Tesch F.W. (1971) Age and growth. In: W.E. Ricker (ed) *Methods for assessment of fish production in fresh waters. 2nd edition*, Oxford: Blackwell Science Publication, pp. 99-130.
- Thibault M. (1994) Aperçu historique sur l'évolution des captures et des stocks. In: J.C. Guéguen & P. Prouzet (eds), *Le saumon atlantique*. Plouzané: IFREMER, pp. 175-183.
- Thibault M. & Vinot C. (1989) Les moulins à eaux sur les cours d'eau à saumon atlantique de Bretagne. Evolution et diversification des implantations; modification de l'écosystème. *Revue de géographie de Lyon* **64**, 204-212.
- Thioulouse G. (1972) *Le comportement du saumon. Essai d'éthologie du saumon de l'Allier*. Clermont-Ferrand: Plein Air Service, 279 pp.
- Thomaz D., Beall E. & Burke T. (1997) Alternative reproductive tactics in Atlantic salmon : factors affecting mature parr success. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **264**, 219-226.
- Thorley J.L., Eatherley D.M.R., Stephen A.B., Simpson I., MacLean J.C. & Youngson A.F. (2005) Congruence between automatic fish counter data and rod catches of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Scottish rivers. *ICES Journal of Marine Science* **62**, 809-817.
- Thorpe J.E. (1994) Salmonid flexibility: responses to environmental extremes. *Transactions of the American Fisheries Society* **123**, 606-612.
- Thorpe J.E. & Morgan R.I.G. (1978) Periodicity in Atlantic salmon *Salmo salar* L. smolt migration. *Journal of Fish Biology* **12**, 541-548.
- Thorpe J.E., Ross L.G., Struthers G. & Watts W. (1981) Tracking Atlantic salmon smolts, *Salmo salar* L., through Loch Voil, Scotland. *Journal of Fish Biology* **19**, 519-537.
- Thorstad E.B. & Heggberget T.G. (1998) Migration of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*); the effects of artificial freshets. *Hydrobiologia* **371/372**, 339-346.

- Thorstad E.B., Fiske P., Aarestrup K., Hvidsten N.A., Hårsaker K., Heggberget T.G. & Økland F. (2005b) Upstream migration of Atlantic salmon in three regulated rivers. In M.T. Spedicato, G. Lembo & G. Marmulla (eds), *Aquatic Telemetry: Advances and Applications*. Rome: FAO/COISPA, pp. 111-121.
- Thorstad E.B., Forseth T., Aasestad I., Økland F. & Johnsen B.O. (2005a) *In situ* avoidance response of adult Atlantic salmon to waste from the wood pulp industry. *Water, Air and Soil Pollution* **165**, 187-194.
- Thorstad E.B., Heggberget T.G. & Økland F. (1998) Migratory behaviour of adult wild and escaped farmed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., before, during and after spawning in a Norwegian river. *Aquaculture Research* **29**, 419-428.
- Thorstad E.B., Naesje T.F. & Leinan I. (2007) Long-term effects of catch-and-release angling on ascending Atlantic salmon during different stages of spawning migration. *Fisheries Research* **85**, 330-334.
- Thorstad E.B., Økland F. & Finstad B. (2000b) Effects of telemetry transmitters on swimming performance of adult Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **57**, 531-535.
- Thorstad E.B., Økland F., Aarestrup K. & Heggberget T.G. (2008) Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **18**, 345-371.
- Thorstad E.B., Økland F., Finstad B., Sivertsgård R., Bjørn P.C. & McKinley R.S. (2004) Migration speeds and orientation of Atlantic salmon and sea trout post-smolts in a Norwegian fjord system. *Environmental Biology of Fishes* **71**, 305-311.
- Thorstad E.B., Økland F., Kroglund F. & Jepsen N. (2003a) Upstream migration of Atlantic salmon at a power station on the River Nidelva, Southern Norway. *Fisheries Management and Ecology* **10**, 139-146.
- Thorstad E.B., Økland F., Rowsell D. & McKinley R.S. (2000a) A system for automatic recording of fish tagged with coded acoustic transmitters. *Fisheries Management and Ecology* **7**, 281-294.
- Thorstad, Naesje, Fiske & Finstad (2003b) Effects of hook and release on Atlantic salmon in the River Alta, northern Norway. *Fisheries Research* **60**, 293-307.
- Todd C.D., Hughes S.L., Marshall C.T., MacLean J.C., Lonergan M.E. & Biuw E.M. (2008) Detrimental effects of recent ocean surface warming on growth condition of Atlantic salmon. *Global Change Biology* **14**, 958-970.
- Todd C.D., Walker A.M., Wolff K., Northcott S.J., Walker A.F., Ritchie M.G., Hoskins R., Abbott R.J. & Hazon N. (1997) Genetic differentiation of populations of the copepod sea louse *Lepeophtheirus salmonis* (Krøyer) ectoparasitic on wild and farmed salmonids around the coasts of Scotland: evidence from RAPD markers. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **210**, 251-274.
- Travade F. (2005) Le franchissement des aménagements hydroélectriques par les poissons migrateurs : l'expérience EDF. *La houille blanche* **3**, 60-68.
- Travade F. & Larinier M. (1992) La migration de dévalaison: problèmes et dispositifs. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **326**, 165-176.
- Travade F. & Larinier M. (2002a) Monitoring techniques for fishways. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364 suppl.**, 166-180.
- Travade F. & Larinier M. (2002b) Fish locks and fish lifts. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **364 suppl.**, 102-118.
- Travade F., Croze O., Gouraud V., Chanseau M., Larinier M. & Prévost E. (2005) Choix de stratégies de restauration de la libre circulation du saumon à l'échelle d'un bassin : un outil d'aide à la décision. In: Agence de l'Eau Adour Garonne (Ed.) *Les poissons migrateurs en Adour-Garonne: écologie, migration et gestion des populations, cahier technique n°2/4*, Toulouse : Agence de l'Eau Adour Garonne, ECOBAG, pp 13-14.
- Travade F., Larinier M., Boyer-Bernard S. & Dartiguelongue J. (1998) Performance of four fish pass installations recently built on two rivers in south-west France. In: M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss (eds), *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, Blackwell Science, pp. 146-170.
- Travade F., Larinier M., Trivellato D. & Dartiguelongue J. (1992) Conception d'un ascenseur à poissons adapté à l'alose (*Alosa alosa*) sur un grand cours d'eau: l'ascenseur de Golfech sur la Garonne. *Hydroécologie Appliquée* **4**, 91-119.

- Trefethen P.S. (1968) *Fish-passage research. Review of progress, 1961-66*. Washington, D.C. USA: United States Department of the Interior, U.S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Commercial Fisheries, 24 pp.
- Trépanier S., Rodriguez M.A. & Magnan P. (1996) Spawning migrations in landlocked Atlantic salmon: time series modelling of river discharge and water temperature effects. *Journal of Fish Biology* **48**, 925-936.
- Trexler J.C. & Travis J. (1993) Nontraditional regression analyses. *Ecology* **74**, 1629-1637.
- Troadec J.P. (1994) Préface. In: J.C. Guéguen & P. Prouzet (eds), *Le saumon atlantique*. Plouzané: IFREMER, pp. 7-10.
- Troadec J.P. & Le Goff R. (1997) *Etat des lieux et des milieux de la rade de Brest et de son bassin versant. Phase préliminaire du Contrat de Baie de la rade de Brest*. Brest: Edition Communauté Urbaine de Brest, 335 pp.
- Trombulak S.C. & Frissell C.A. (2000) Review of ecological effects of roads on terrestrial and aquatic communities. *Conservation Biology* **14**, 18-30.
- Tudorache C., Viaene P., Blust R., Vereecken H. & De Boeck G. (2008) A comparison of swimming capacity and energy use in seven European freshwater fish species. *Ecology of Freshwater Fish* **17**, 284-291.
- Turnpenny A.W.H, Clough S., Hanson K.P., Ramsay R. & McEwan D. (2000) *Risk assessment for fish passage through small, low-head turbines*. Report ETSU H/06/00054/REP, 46 pp.
- UE (2007) Council regulation (EC) N° 1100/2007 of 18 September 2007 establishing measures for the recovery of the stock of European eel. *Official Journal of the European Union* **22.9.2007**, L248/17-L248/23.
- Valdimarsson S.K. & Metcalfe N.B. (1998) Shelter selection in juvenile Atlantic salmon or why do salmon seek shelter in winter? *Journal of Fish Biology* **52**, 42-49.
- Vauclin V. & Luquet J.F. (2000) Avancement du programme de restauration des poissons migrateurs du bassin du Rhin en Alsace, France (1991-1999). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **357/358**, 293-309.
- Vehanen T. (2006) Intra- and interspecific competition in hatchery landlocked salmon and brown trout in semi-natural streams. *Environmental Biology of Fishes* **76**, 255-264.
- Virkkala R., Luoto M., Heikkinen R.K. & Leikola N. (2005) Distribution patterns of boreal marshland birds: modelling the relationships to land cover and climate. *Journal of Biogeography* **32**, 1957-1970.
- Volpe J. P., Taylor E.B., Rimmer D.W. & Glickman B.W. (2000) Evidence of natural reproduction of aquaculture-escaped Atlantic salmon in a coastal British Columbia River. *Conservation Biology* **14**, 899-903.
- Walker M.K. & Peterson R.E. (1994) Toxicity of 2,3,7,8-tetrachlorodibenzo-p-dioxin to brook trout (*Salvelinus fontinalis*) during early development. *Environmental Toxicology and Chemistry* **13**, 817-820.
- Walker R.V., Myers K.W., Davis N.D., Aydin K.Y., Friedland K.D., Carlson H.R., Boehlert G.W., Urawa S., Ueno Y. & Anma G. (2000) Diurnal variation in thermal environment experienced by salmonids in the North Pacific as indicated by data storage tags. *Fisheries Oceanography* **9**, 171-186.
- Walsh C.L. & Kilsby C.G. (2007) Implications of climate change on flow regime affecting Atlantic salmon. *Hydrology and Earth System Sciences* **11**, 1127-1143.
- Waples R.S., Zabel R.W., Scheuerell M.D. & Sanderson B.L. (2008) Evolutionary responses by native species to major anthropogenic changes to their ecosystems: Pacific salmon in the Columbia River hydropower system. *Molecular Ecology* **17**, 84-96.
- Wardle C.S. (1975) Limit of fish swimming speed. *Nature* **255**, 725-727.
- Wardle C.S. (1980) Effects of temperature on the maximum swimming speed of fishes. In: M.A. Ali (ed) *Environmental Physiology of Fishes*. New York, London: Plenum Press. , pp. 519-531.
- Waring C.P. & Moore A. (1997) Sublethal effects of a carbamate pesticide on pheromonal mediated endocrine function in mature male Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr. *Fish Physiology and Biochemistry* **17**, 203-211.
- Waring CP & Moore A (2004) The effect of atrazine on Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in fresh water and after sea water transfer. *Aquatic Toxicology* **66**, 93-104.
- Warner K. (1978) Population and fishery characteristics of landlocked salmon in a small Maine lake. *Progressive fish-culturist* **40**, 56-58.

- Watt W.D. (1986) The case for liming some Nova Scotia rivers. *Water, Air and Soil Pollution* **31**, 775-789.
- Watt W.D. (1987) A summary of the impact of acid rain on Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Canada. *Water, Air and Soil Pollution* **35**, 27-35.
- Watt W.D., Scott C.D., Zamora P.J. & White W.J. (2000) Acid toxicity levels in Nova Scotian Rivers have not declined in synchrony with the decline in sulphate levels. *Water, Air, and Soil Pollution* **118**, 203-229.
- Webb J. (1989) *The movements of adult Atlantic salmon in the river Tay*. Scottish Fisheries Research Report 44, 32 pp.
- Webb J. (1990) *The behaviour of adult Atlantic salmon ascending the rivers Tay and Tummel to Pitlochry dam*. Scottish Fisheries Research Report 48, 27 pp.
- Webb P.W. (1975) *Hydrodynamics of energetics of fish propulsion*. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada 190, Ottawa: Department of the Environment Fisheries and Marine Service, 158 pp.
- Webb P.W. (1984) Les formes et les nages des poissons. *Pour la science* **83**, 44-54.
- Weisberg S. (1985) *Applied linear regression, 2nd edn*. New York, NY: Wiley, 324 pp.
- Whitman R.P., Quinn T.P. & Brannon E.L. (1982) Influence of suspended volcanic ash on homing behavior of adult Chinook salmon. *Transaction of the American Fisheries Society* **111**, 63-69.
- Whoriskey F.G., Prusov S. & Crabbe S. (2000) Evaluation of the effects of catch-and-release angling on the Atlantic salmon (*Salmo salar*) of the Ponoï River, Kola Peninsula, Russian Federation. *Ecology of Freshwater Fish* **9**, 118-125.
- Williams J.G. (2008) Mitigating the effects of high-head dams on the Columbia River, USA: experience from the trenches. *Hydrobiologia* **609**, 241-251.
- Wilzbach M., Mather M.E., Folt C.L., Moore A., Naiman R.J., Youngson A.F. & McMenemy J. (1998) Proactive responses to human impacts that balance development and Atlantic salmon (*Salmo salar*) conservation: an integrative model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 288-302.
- Winter J.D. (1996) Advances in underwater biotelemetry. In: B.R. Murphy & D.W. Willis (eds) *Fisheries Techniques*, 2nd edition. Bethesda: American Fisheries Society, pp. 555-590.
- Wood C.M., Turner J.D. & Graham M.S. (1983) Why do fish die after severe exercise. *Journal of Fish Biology* **22**, 189-201.
- Wood S. & Augustin N. (2002) GAMs with integrated model selection using penalized regression splines and applications to environmental modelling. *Ecological Modelling* **157**, 157-177.
- Woolsey J., Holcomb M. & Ingermann R.L. (2004) Effect of Temperature on Clove Oil Anesthesia in Steelhead Fry. *North American Journal of Aquaculture* **66**, 35-41.
- Young J.L., Hinch S.G., Cooke S.J., Crossin G.T., Patterson D.A., Farrell A.P., Van Der Kraak G., Lotto A.G., Lister A., Healey M.C. & English K.K. (2006) Physiological and energetic correlates of en route mortality for abnormally early migrating adult sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in the Thompson River, British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**, 1067-1077.
- Youngson A.F. & Verspoor E. (1998) Interactions between wild and introduced Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 153-160.
- Ytrestøyl, T., Finstad B. & McKinley R.S. (2001) Swimming performance and blood chemistry in Atlantic salmon spawners exposed to acid river water with elevated aluminium concentrations. *Journal of Fish Biology* **58**, 1025-1038.
- Zabel E.W., Cooke P.M. & Peterson R.E. (1995) Potency of 3,3',4,4',5- pentachlorobiphenyl (PCB 126), alone and in combination with 2,3,7,8- tetrachlorodibenzo-p-dioxin (TCDD), to produce lake trout early life-stage mortality. *Environmental Toxicology and Chemistry* **14**, 2175-2179.
- Zhou Y. (1982) *The swimming behaviour of fish in towed gears; a reexamination of the principles*. Department of Agriculture and Fisheries in Scotland, Scottish Fisheries Working Paper 4, 55 pp.

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Schéma conceptuel selon lequel est abordée l'étude sur le franchissement des obstacles migratoires par le saumon atlantique en migration de reproduction.....	3
Figure 2 : Evolution des captures nominales de saumon atlantique (en tonnes de poids frais) dans quatre régions de l'Atlantique Nord, de 1960 à 2006.....	8
Figure 3 : Estimation de l'abondance avant pêche et de l'abondance après pêche pour les poissons âgés de 1 hiver de mer (1 HM) et pour ceux âgés de plusieurs hivers de mer (PHM) en Europe du Nord.....	10
Figure 4 : Estimation de l'abondance avant pêche et de l'abondance après pêche pour les poissons âgés de 1 hiver de mer (1 HM) et pour ceux âgés de plusieurs hivers de mer (PHM) en Europe du Sud.....	11
Figure 5 : Les rivières françaises fréquentées par le saumon atlantique depuis le milieu du XVIIIe siècle.....	12
Figure 6 : Estimation du stock français de saumons de retour (avant pêcheries côtières et fluviales) et du nombre de géniteurs au cours de la période 1971-2006.....	13
Figure 7 : Facteurs physiques influençant la franchissabilité d'un obstacle vertical.....	35
Figure 8 : Facteurs physiques influençant la franchissabilité d'un obstacle à parement aval incliné.....	36
Figure 9 : Vitesse de pointe maximale théorique pour un saumon adulte.....	37
Figure 10 : Endurance pour un saumon atlantique adulte.....	38
Figure 11 : Distances maximales franchies par un saumon atlantique adulte en fonction des vitesses d'écoulement.....	39
Figure 12 : Longueur et hauteur maximales parcourues par un saumon de 50, 70, 90 ou 110 cm effectuant un saut à différentes températures en fonction de l'angle d'incidence.....	41
Figure 13 : Schéma conceptuel détaillé de l'étude sur le franchissement des obstacles migratoires par le saumon atlantique en migration de reproduction établi à partir des questionnements et de l'état des connaissances actuelles sur le sujet.....	44
Figure 14 : Situation géographique du bassin de l'Aulne.....	49
Figure 15 : Localisation des obstacles du bassin versant de l'Aulne, des stations de mesure de débit, du lieu de piégeage et des lieux de lâchers des poissons effectivement suivis ainsi que des stations automatiques de réception.....	50
Figure 16 : Photo d'un seuil avec déversoir en "V" de l'Aulne canalisé.....	52
Figure 17 : Evolution du nombre de captures de saumons à la ligne réalisées sur l'Aulne de 1954 à nos jours.....	52
Figure 18 : Situation géographique du bassin de la Garonne.....	55
Figure 19 : Localisation des obstacles du bassin versant de la Garonne, des principales stations de mesure de débit, des lieux de piégeage et de lâchers des poissons effectivement suivis ainsi que des stations automatiques de réception.....	57
Figure 20 : Evolution de nombre de passages de saumons à la station de contrôle de Golfech sur la période 1989-2007 et devenir de ces poissons.....	64
Figure 21 : Vues du dispositif de piégeage utilisé sur la Garonne, d'un saumon dans son bain anesthésiant avant marquage, des émetteurs employés, du marquage, du caisson de transport, de la nasse de lâcher, de stations automatiques de réception ATS et Lotek ainsi que d'un repérage manuel.....	73
Figure 22 : Répartition de l'échantillon de saumons radiomarqués et suivis sur l'Aulne et sur la Garonne comparativement à la population totale contrôlée sur ces deux bassins.....	75
Figure 23 : Pourcentage de franchissement observé au droit des différents seuils de l'Aulne en configuration normale au cours de l'opération de radiopistage conduite en 1999 et 2000.....	100
Figure 24 : Dispersion des durées de blocage observées au droit des différents seuils de l'Aulne.....	100
Figure 25 : Devenir des 75 saumons radiomarqués sur l'Aulne et lâchés à l'amont du seuil de Châteaulin.....	101
Figure 26 : Facteurs de pertes des saumons radiomarqués sur l'Aulne depuis l'amont du seuil de Châteaulin pour tous les individus ou pour les seuls individus survivant plus d'un mois après le lâcher.....	102
Figure 27 : Pourcentage de franchissement observé au droit des différents obstacles du bassin versant de la Garonne.....	103
Figure 28 : Dispersion des durées de blocage observées au droit des différents obstacles du bassin de la Garonne.....	103

Figure 29 : Pourcentage de franchissement et retards enregistrés pour chaque année d'étude au seuil du Bazacle.	104
Figure 30 : Pourcentage de franchissement et retard médian cumulés induits par les obstacles pour des saumons remontant se reproduire sur la Garonne.	105
Figure 31 : Pourcentage de franchissement et retard médian cumulés induits par les obstacles pour des saumons remontant se reproduire sur l'Ariège.	105
Figure 32 : Devenir des 107 saumons radiomarqués sur la Garonne et lâchés à l'amont de Golfech.	106
Figure 33 : Comparaison des densités de stabulation au droit des obstacles de Garonne ayant bloqué des saumons avant la période de reproduction.	107
Figure 34 : Facteurs de pertes des saumons radiomarqués en Garonne depuis l'amont de Golfech pour tous les individus ou pour les seuls individus survivant plus d'un mois après le lâcher.	108
Figure 35 : Facteurs de pertes des saumons radiomarqués en Garonne depuis l'aval de Golfech pour tous les individus ou pour les seuls individus survivant plus d'un mois après le lâcher.	108
Figure 36 : Probabilité d'apparition d'une mortalité de saumon en fonction de la température moyenne hebdomadaire et d'un indice de pollution en pesticides.	115
Figure 37 : Localisation des trois cours d'eau sur lesquels ont été collectées les données de franchissabilité d'obstacles.	121
Figure 38 : Schémas illustrant l'implantation correcte d'une passe à poissons dans le cas d'un obstacle perpendiculaire à l'axe de l'écoulement, oblique ou en "V"	131
Figure 39 : Illustration des différents types de passe à poissons installée au niveau des obstacles étudiés : passe à bassins à jet plongeant, passe à ralentisseurs, ascenseur, passe à bassins à jet de surface, prébarrages, passe à ralentisseurs avec prébarrage, seuil potentiellement franchissable et rivière de contournement.	136
Figure 40 : Carte factorielle des quatre variables continues fortement corrélées placées en fonction des deux premières composantes de l'ACP.	137
Figure 41 : Courbes de réponse de la longueur de poisson, de la largeur de la rivière, de la hauteur de l'obstacle, du débit d'attrait, du type d'implantation de passe et du type de passe dans la régression logistique retenue présentée au tableau 11.	141
Figure 42 : Courbes de réponse de la longueur de poisson, de la largeur de la rivière, de la hauteur de l'obstacle, du débit d'attrait, du type d'implantation de passe et du type de passe dans le GAM retenu.	143
Figure 43 : Relations entre la probabilité de franchissement des trois types de passe et chaque variable sélectionnée dans le meilleur GAM.	145
Figure 44 : Pourcentages de franchissement obtenus pour les huit catégories de seuils déterminées en fonction du type de passe à poissons implantée à leur niveau.	153
Figure 45 : Courbes de réponse de la hauteur de l'obstacle et de la qualité du dimensionnement de la passe à poissons dans la régression logistique retenue présentée au tableau 14.	157
Figure 46 : Aménagement hydroélectrique de Golfech / Malause.	161
Figure 47 : Illustration de la mise en place d'une marque DST avec à gauche le double trocart en place destiné à permettre le passage du fil de fixation et à droite la marque en place avant que le fil soit noué.	173
Figure 48 : Déplacements du saumon doublement marqué d'un émetteur radio et d'une marque DST depuis son point de lâcher, 7.2 km en aval de l'aménagement hydroélectrique de Golfech jusqu'à sa mort, survenue plus de 33 km en amont de cet aménagement et évolution des températures et profondeurs fréquentées.	174
Figure 49 : Profondeurs fréquentées par le saumon équipé d'une marque DST dans le canal de fuite de Golfech.	175
Figure 50 : Profondeurs fréquentées au cours du nyctémère par le saumon marqué d'une marque DST lors de sa présence dans les différentes zones du canal de fuite de la centrale hydroélectrique de Golfech et relation entre la profondeur et la température.	175
Figure 51 : Schéma de l'aménagement hydroélectrique du Bazacle, à Toulouse, avec mention des zones de réception des poissons radiomarqués.	188
Figure 52 : Distribution des écarts entre les nombres de franchissements et de renoncements observés et répliqués a posteriori par période.	199
Figure 53 : Probabilités moyennes journalières de franchissement et de renoncement prédites a posteriori sur une période de 30 jours pour un saumon de printemps arrivant au pied du Bazacle le 10 mai, pour un castillon précoce arrivant le 1 ^{er} juillet et pour un castillon tardif arrivant le 20 octobre.	201

<i>Figure 54 : Probabilités moyennes cumulées prédites a posteriori de franchissement et de renoncement sur une période de 60 jours pour un saumon arrivant au pied du Bazacle le 10 mai, le 1^{er} juillet et le 20 octobre.</i>	204
<i>Figure 55 : Probabilités moyennes d'avoir franchi l'obstacle du Bazacle ou d'avoir renoncé au 31 décembre pour chaque jour potentiel d'arrivée au pied du Bazacle d'un saumon en très bon ou bon état et d'un saumon en état moyen à médiocre.....</i>	206
<i>Figure 56 : Régime thermique lissé de la Garonne à Toulouse pour les périodes 1978–1988 et 1989–2005.</i>	208
<i>Figure 57 : Ecart de probabilités moyennes d'avoir franchi l'obstacle du Bazacle ou d'avoir renoncé au 31 décembre pour chaque jour potentiel d'arrivée au pied du Bazacle d'un saumon en très bon ou bon état entre celles observées en 2001 et celles observées après un réchauffement des eaux de la Garonne.....</i>	209
<i>Figure 58 : Représentation de la probabilité de franchir l'obstacle du Bazacle avant l'exercice de modélisation et après pour une année donnée.....</i>	229
<i>Figure 59 : Durée d'obtention de chacun des stades d'anesthésie et de réveil pour chaque lot.....</i>	300

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Caractéristiques de nage de grilises dans une buse de laboratoire à 10.1±1.6°C.....	40
Tableau 2 : Présentation des seuils de l'Aulne canalisé et du premier de l'Aulne rivière.....	51
Tableau 3 : Présentation des obstacles du bassin versant de la Garonne fréquentés par le saumon atlantique.....	58
Tableau 4 : Présentation des obstacles du Gave de Pau considérés dans la présente analyse.	122
Tableau 5 : Matrice de confusion utilisée pour calculer l'indice Kappa.....	127
Tableau 6 : Liste des variables intéressantes à retenir pour l'analyse et statistiques descriptives. ...	135
Tableau 7 : Récapitulatif du nombre d'obstacles étudiés par type de passe à poissons et du nombre total de tentatives de franchissement observées par type de dispositif de franchissement pour les trois cours d'eau.	136
Tableau 8 : Matrice de corrélation des variables continues présélectionnées pour le modèle global.	137
Tableau 9 : Analyse des relations entre les variables catégorielles retenues dans le modèle global.	138
Tableau 10 : Liste des variables retenues pour l'analyse restreinte aux obstacles équipés d'un même type de passe.....	139
Tableau 11 : Récapitulatif de la meilleure régression logistique retenue.....	141
Tableau 12 : Récapitulatif du meilleur modèle additif généralisé retenu.	142
Tableau 13 : Récapitulatif des meilleurs modèles additifs généralisés retenus pour chaque type de passe étudié individuellement.	144
Tableau 14 : Récapitulatif du meilleur modèle retenu pour l'analyse à l'échelle d'un seul cours d'eau.....	157
Tableau 15 : Liste des covariables retenues pour l'analyse et statistiques descriptives calculées pour les jours effectifs de blocage d'un saumon au Bazacle.....	195
Tableau 16 : Matrice de corrélation des covariables environnementales retenues.....	195
Tableau 17 : Significativité a posteriori des effets du modèle complet.	196
Tableau 18 : Significativité des effets a posteriori pour les modèles à une seule covariable.....	197
Tableau 19 : Résumé statistique des distributions a posteriori des paramètres du modèle retenu. ...	198
Tableau 20 : Probabilité a posteriori d'une différence de probabilités journalières de franchissement et de renoncement prédites au cours des 10 premiers jours de blocage entre des saumons arrivant au pied du Bazacle au pic de passage des saumons de printemps (10 mai), au pic de passage des castillons précoces (1 ^{er} juillet) et au pic de passage des castillons tardifs (20 octobre).....	202
Tableau 21 : Probabilité a posteriori d'une différence entre les probabilités journalières de franchissement et de renoncement prédites au cours des 10 premiers jours de blocage pour un saumon arrivant au pied du Bazacle au pic de passage des saumons de printemps (10 mai), au pic de passage des castillons précoces (1 ^{er} juillet) et au pic de passage des castillons tardifs (20 octobre).	203
Tableau 22 : Probabilité a posteriori d'une différence de probabilité cumulée de franchissement et de renoncement prédite au bout des 60 premiers jours de blocage entre des saumons arrivant au pied du Bazacle les 10 mai, 1 ^{er} juillet et 20 octobre.....	205
Tableau 23 : Stades d'induction de l'anesthésie selon McFarland (1959).....	299

ANNEXES

ANNEXE 1 : REVUE DES PRESSIONS ANTHROPIQUES AYANT PARTICIPE AU DECLIN DU SAUMON ATLANTIQUE AUTRES QUE LES OBSTACLES EN RIVIERES

Le plan de cette annexe est le suivant :

I) Surexploitation de l'espèce

I.1) En milieu marin

I.2) En milieu continental

II) Diminution de la survie marine hors pêche

III) Impact lié au développement de l'aquaculture

IV) Anthropisation des cours d'eau

IV.1) Dégradation de la qualité de l'eau

IV.1.1) Matières organiques et nutriments

IV.1.2) Turbidité

IV.1.3) Régime thermique

IV.1.4) Acidification

IV.1.5) Hydrocarbures

IV.1.6) Pollutions métalliques

IV.1.7) Pesticides

IV.1.8) Composés organochlorés autres que pesticides

IV.1.9) Cas particulier des bouchons vaseux

IV.2) Dégradation de la qualité des habitats

IV.2.1) Colmatage, canalisation et extraction de granulats

IV.2.2) Suppression des zones rivulaires, des embâcles et endiguement

IV.2.3) Rectification

IV.2.4) Artificialisation des débits

D) SUREXPLOITATION DE L'ESPECE

L'homme a exploité les espèces diadromes au cours de leurs migrations depuis des milliers d'années (McDowall, 1988 ; Lucas & Baras, 2001). Aujourd'hui, un grand nombre d'entre elles sont toujours exploitées et constituent une ressource économique conséquente. Dans l'Atlantique Nord, le saumon atlantique représente l'une des plus précieuses d'entre-elles (Mills, 1989 ; Thorstad *et al.*, 2008). Cette espèce a en effet été largement exploitée par la pêche (McDowall, 1988). La surpêche constitue probablement l'une des causes principales de son déclin (Parrish *et al.*, 1998).

La surpêche induit logiquement un impact direct sur la reproduction en limitant la taille de la population et donc le nombre de géniteurs de retour sur frayère. Mais une forte pression de pêche implique également une non uniformité de la pression dans l'espace comme dans le temps qui peut être à l'origine de modifications des traits d'évolution de l'espèce en seulement quelques générations (Hard *et al.*, 2008). La pêche impacte ainsi la reproduction de manière indirecte en modifiant qualitativement la structure de la partie du stock capable de se reproduire (taille et âge des géniteurs, sexe ratio). La tendance est à la diminution de la taille et de l'âge des géniteurs que ce soit pour la pêche en mer (Jonsson *et al.*, 2003) ou pour la pêche continentale, même à la ligne (Gee & Milner, 1980). Ces modifications des caractéristiques des géniteurs contribuent à limiter le succès de la reproduction (Fleming, 1998).

La surexploitation de l'espèce peut apparaître en milieu marin comme en milieu continental (McDowall, 1988).

I.1) En milieu marin

Historiquement, la pêche du saumon était principalement une pêche côtière et continentale ciblant les géniteurs en migration de reproduction. Mais, dans la dizaine d'année qui a suivi la seconde guerre mondiale, s'est développée la pêche au large à l'aide de filets maillants dérivants (Eriksson & Eriksson, 1993) et de chaluts de fond (Shelton, 1986). Au cours de la seconde moitié du XXe siècle, les modes de pêche ont largement évolué (Smart, 1986) grâce aux progrès techniques fulgurants de cette époque. Les méthodes de pêche ont été rendues plus performantes par utilisation de filets plus fins (grâce à des matériaux plus résistants et des embarcations plus puissantes), par utilisation de sonars et autres appareils électroniques d'aide directe ou indirecte à la pêche, ce qui déséquilibre la répartition entre captures à la ligne, captures par les pêcheurs professionnels et échappement. De plus, avec les progrès des navires, la pêche en haute mer peut s'effectuer de plus en plus loin des

rivières d'origine, ce qui a largement augmenté la pression de pêche sur les stocks de saumons, en particulier lors de leur croissance en mer. Dès 1959 apparaît une pêche intensive au large du Groenland, la zone exploitée gagnant plus de 10° de latitude (passage de 60° à 72°) jusqu'au milieu des années 1960. En 1965, la pêche commerciale s'installe également au large des Féroés (Shelton, 1986). L'exploitation est le fait de populations locales comme de navires de pêche étrangers. Le CIEM relevait dès 1972 que la modernisation de la pêche côtière au saumon à partir de 1960 et le développement de la pêche en haute mer généralisé à partir de 1965 sur les côtes ouest du Groenland avaient contribué au doublement des tonnages de captures entre 1965 et 1971 (Anonyme, 1972 in Baglinière, 1975). Ces progrès techniques expliquent à eux seuls les pics de captures de saumons enregistrés jusqu'à la fin des années 1980 (Figure 2). Le fort impact de ces pêcheries commerciales en haute mer est démontré, puisqu'à partir de leur mise en place, les seules variations climatiques ne permettent plus d'expliquer les variations du nombre de géniteurs de retour, à long terme comme à court terme (Martin & Mitchell, 1985). Plus localement, et à titre d'exemple, les captures annuelles islandaises, qui fluctuaient autour de 15 000 individus entre 1910 et 1955, ont été multipliées par plus de 4 au cours de la décennie suivante pour atteindre une moyenne de 64 000 individus au cours de la période 1966-1975 (Gudjónsson 1978). Dans la Baltique, la pression de pêche a également fortement augmenté à cette époque, les stocks sauvages de saumons de cette région étant incapables de supporter de tels niveaux de prélèvement (Eriksson & Eriksson, 1993). Cuiat (1993) estime qu'à la fin des années 1980, près de la moitié des captures du stock Loire-Allier avait lieu sur les seules zones de grossissement du Groenland.

Il ne faut néanmoins pas oublier l'impact conséquent que peut également exercer la pêche côtière, localement, à proximité des rivières natales. Par exemple, le stock de saumons de la rivière Bush, dans le nord de l'Irlande, se voit fortement réduit par cette activité puisque 62 à 89% des 1HM et 36 à 60% des 2HM de retour sont prélevés par la seule pêche côtière (Crozier & Kennedy, 1994).

Sur la période 1984-1991, le taux d'exploitation minimum en mer de 9 stocks de saumon atlantique du Newfoundland (Canada) a été estimé à 45.3% (variation de 29.6 à 57.1%) pour les petits saumons et à 74.2 % (variation de 57.7 à 83.7%) pour les grands (Dempson *et al.*, 2001). De tels taux étaient jugés responsables du déclin de ces stocks et incompatibles avec leur survie.

Qu'ils soient liés à la pêche au large ou à la pêche côtière, les prélèvements effectués en mer dans un but commercial se sont avérés élevés jusqu'à la fin des années 1980 (Figure 2). Cependant, suite à la prise de conscience de la diminution du stock mondial de

saumon atlantique, une fermeture progressive de la plupart des pêcheries commerciales marines s'est mise en place depuis une quinzaine d'années, que ce soit sur les zones d'engraissement, comme au large des Féroés ou du Groenland ouest, ou sur les côtes comme récemment en Irlande.

I.2) En milieu continental

Même si la pêche commerciale en mer est celle qui a probablement le plus contribué au fort déclin de la population de saumon, la pêche en milieu continental a pu également exercer un fort impact. Le taux d'exploitation en rivière peut en effet être dans certains cas élevé. Il a varié par exemple de 11 à 63% sur plusieurs rivières écossaises entre 1976 et 1983 (Shearer, 1986b).

La pêche en rivière était initialement exercée au filet. Ce mode de pêche en rivière est considéré comme ayant largement contribué au déclin de la population de saumon après les années 1970 (Shearer, 1986a). Avec les restrictions des pêches commerciales et le développement de la pêche de loisir sur de nombreuses rivières, facteur indéniable de développement économique (Mills, 1989), la pression de pêche prépondérante en rivière a été de plus en plus le fait de la pêche à la ligne, comme par exemple au pays de Galles, sur la rivière Wye (Gee & Milner, 1980). Lorsque les 2 modes de pêche cohabitent, les plus forts taux d'exploitation restent souvent le fait de la pêche au filet (Shearer, 1986b).

La pêche à la ligne peut pourtant limiter significativement les stocks de saumons en remontée sur leur rivière. Sur la rivière Spey, en Ecosse, les captures à la ligne concernent en moyenne 7% des géniteurs de retour (Shearer, 1986b) et elles touchent 11% des géniteurs de retour sur la rivière Bush, dans le nord de l'Irlande (Crozier & Kennedy, 2001). Sur la rivière Wye, le taux moyen d'exploitation par la pêche à la ligne a été estimé varier de 25 à 47% en fonction du nombre de licences accordées (Gee & Milner, 1980).

L'impact de la pêche à ligne peut cependant être réduit en instaurant une remise à l'eau systématique des géniteurs après capture (no-kill). En effet, même s'il est indéniable que la capture à la ligne induit un stress et peut modifier *a posteriori* le comportement du poisson (Thorstad *et al.*, 2007), notamment en augmentant la durée de sa migration anadrome, le no-kill apparaît être une mesure efficace pour lutter contre le déclin des populations de saumons, au moins dans les cours d'eau à température modérée, 97% des saumons capturés dans la plage 10-14.5°C pouvant survivre après avoir été relâchés et ce, jusqu'à la période de reproduction (Thorstad *et al.*, 2003b).

II) DIMINUTION DE LA SURVIE MARINE HORS PÊCHE

Toutes les mesures de réduction de l'exploitation des populations sauvages de saumon atlantique ont abouti à une diminution effective des captures, sans toutefois permettre d'enrayer le déclin de l'espèce à l'échelle de son aire de distribution, déclin en partie lié semble-t-il aux fortes mortalités lors du séjour en mer (Mather *et al.*, 1998 ; Friedland *et al.*, 2005).

Des mortalités conséquentes sont en effet classiquement observées au cours de la phase de vie marine. Par exemple, des taux de survie en mer, avant exploitation par les pêcheries côtières, ont été estimés pouvant aller jusqu'à 25-40% pour la population de la rivière Bush, en Irlande (Crozier & Kennedy, 1994) mais des taux plus faibles (inférieurs à 5%) peuvent être observés (Hansen & Quinn, 1998). La mortalité naturelle du saumon en mer serait maximale durant les premiers mois qu'il passe dans ce milieu (stade post-smolt ; Holm *et al.*, 2003), et la cause principale de mortalité est probablement la prédation (Hansen & Quinn, 1998). Les prédateurs, sans considérer l'homme, peuvent être nombreux et variés. Les oiseaux ichtyophages pourraient prélever jusqu'à plus de 40% des smolts entrant dans l'estuaire de la rivière Skjern, au Danemark (Dieperink & Bak, 2002). Dans ce cas, la prédation est essentiellement le fait de la race continentale du grand cormoran (*Phalacrocorax carbo sinensis*, Shaw). Mais d'autres espèces, comme le fou de Bassan (*Morus bassanus* L.), peuvent consommer des post-smolts (Montevecchi & Cairns, 2003), et ce plus au large. En effet, Montevecchi *et al.* (2002) indiquent que cette espèce d'oiseau pourrait consommer jusqu'à 2.7% de la biomasse de saumon présente au large de la côte nord-est de Terre-Neuve. Parmi les prédateurs marins, se trouvent également les poissons ichtyophages, comme par exemple la morue (*Gadus morhua* L.) qui prélèverait 20% des smolts dans l'estuaire de la rivière Orkla, en Norvège (Hvidsten & Møkkelgjerd, 1987). Les mammifères marins participent aussi à la prédation que ce soit en mer (Cuinat, 1993 ; Middlemas *et al.*, 2003) ou même dès l'estuaire ou la partie basse de certains fleuves (Butler *et al.*, 2006). D'autres facteurs peuvent affecter la survie marine, comme les maladies ou les ressources en nourritures.

D'une année, à l'autre, la survie en mer peut varier de manière conséquente. La variabilité interannuelle de la survie en mer a été soupçonnée dès le début du XXe. Roule & Drouin de Bouville (1927) notaient en effet des fluctuations importantes des captures de saumon dans les estuaires français qui ne pouvaient s'expliquer par des variations en milieu continental. Ces auteurs en avaient déduit qu'elles devaient être liées aux conditions de vie en mer. Thibault (1994) remarque une concordance de l'évolution des captures de saumons dans les estuaires et rivières français avec celles réalisées dans des rivières d'autres pays européens

ou d'Amérique du Nord et ce dans des conditions d'exploitation et de modification des systèmes fluviaux différentes. Le seul lieu commun de ces populations correspond aux zones d'engraissement marines. Ces variations pourraient s'expliquer par des fluctuations de l'abondance de prédateurs (Cuinat, 1993 ; Middlemas *et al.*, 2003 ; Montevecchi & Cairns, 2003). Elles pourraient également être liées aux variations du climat (Martin & Mitchell, 1985 ; Friedland *et al.*, 1993). Le climat joue en effet directement un rôle sur la croissance et la survie intrinsèque du saumon, la croissance marine contrôlant la survie, en particulier au cours de la fin de l'été et du début de l'hiver de la première année de mer (Peyronnet *et al.*, 2007). Le climat joue aussi un rôle indirect sur la survie du saumon en influençant le niveau des populations de prédateurs. Le climat, via son influence sur les taux de croissance, serait également susceptible de participer à une modification de la structure d'âge des reproducteurs. En effet, des taux de croissance élevés au cours de la première année en mer aboutissent à relativement plus de 2HM et moins de 1HM que des cohortes avec des taux de croissances plus faibles à cette étape du cycle de vie (Nicieza & Brana, 1993 ; Jonsson *et al.*, 2003).

Même si des variations de taux de survie en mer d'une année à l'autre sont classiquement observées, il est apparu que la mortalité en mer du saumon atlantique s'est accrue depuis le début des années 80 (Hansen & Quinn, 1998 ; Hansen *et al.*, 2003). Plusieurs auteurs (Friedland *et al.*, 2003a ; Jonsson & Jonsson, 2004a) pensent que cette diminution de la survie marine depuis pratiquement une trentaine d'année est une cause majeure du déclin actuel de l'espèce.

Cette moindre survie en mer pourrait être liée à une modification de la température de la surface de la mer. En effet, la croissance et la survie du saumon atlantique sont clairement corrélées aux variations climatiques de l'océan (Reddin & Shearer, 1987 ; Friedland, 1998 ; Friedland *et al.*, 1998, 1993 ; Jonsson & Jonsson, 2004a, 2004b), mais les réponses biologiques restent mal comprises et peuvent différer fondamentalement entre les stocks nord américains et les stocks européens (Friedland *et al.*, 2005). En effet, des corrélations positives (Friedland *et al.*, 1993, 2000 ; Friedland, 1998) et négatives (Friedland *et al.*, 2003a, 2003b) entre les températures de la surface de la mer et la croissance ou la survie des juvéniles ont été observées pour des stocks européens et nord américains, la survie apparaissant fortement reliée à la croissance (Friedland *et al.*, 2000). Il est quasiment certain que la survie en mer, la croissance et l'âge de maturité (Friedland, 1998 ; Jonsson & Jonsson, 2004b), probablement indépendant de la densité (Jonsson *et al.*, 1998), sont sous influence directe (physiologiquement) et/ou indirecte (chaîne trophique) du climat océanique (Beamish & Bouillon, 1993 ; Friedland *et al.*, 2000, 2005 ; Beaugrand & Reid, 2003).

La première entrée en mer est très contraignante physiologiquement pour les smolts, et des effets positifs du réchauffement de la température de la surface de la mer ont été démontrés pour les juvéniles de l'Europe (Friedland *et al.*, 2005). Plus précisément, la survie apparaît influencée par la température des zones côtière au moment où les smolts quittent les eaux continentales pour l'océan. Friedland *et al.* (2000) ont montré que des fortes températures de la surface de la mer au large de la côte norvégienne au cours du mois de mai (mois d'entrée majoritaire des smolts en mer) étaient corrélées positivement à la survie des post-smolts. De plus, une autre corrélation positive existe entre la survie des saumons et la superficie de la zone avec des températures de l'eau comprises entre 8 et 10°C en mai alors qu'une corrélation négative est trouvée entre la survie et la superficie de la zone avec des températures de l'eau comprises entre 5 et 7°C en mai (Friedland *et al.*, 1998). En effet, les post-smolts vont fréquenter, lors de leur séjour en mer, principalement des zones où la température de l'eau de surface se situe dans une gamme bien précise (Friedland *et al.*, 2003a ; Jonsson & Jonsson, 2004a). Les mécanismes sous-jacents entre température et survie pourraient être liés à la croissance. En effet, le saumon, comme la plupart des poissons, est un organisme ectotherme stricte ce qui implique que la température influe sur le taux de croissance et la consommation de nourriture (Angilletta *et al.*, 2002 ; Jonsson *et al.*, 2001). Friedland *et al.* (2000) ont d'ailleurs démontré que plus la température de l'océan est élevée au cours de la première semaine de vie en mer de deux stocks de post-smolts, l'un norvégien et l'autre écossais, plus ces post-smolts deviendront grands. La température affecte donc très certainement la croissance marine du saumon atlantique de manière directe, mais aussi indirectement en influençant la production de ressources trophiques, ces dernières étant d'autant plus importantes que la température est élevée (Reid *et al.*, 1998a ; Sturm *et al.*, 2001). Une croissance rapide au cours des premiers jours de vie marine permettrait également d'augmenter les chances d'échapper aux prédateurs (Friedland *et al.*, 2000, 2003 ; Kallio-Nyberg *et al.*, 2006).

Cependant, au cours du séjour ultérieur en mer, des effets indirectes, gouvernés par la température, sur l'assemblage des proies épipelagiques pourraient être capitaux pour la croissance des pré-adultes comme pour l'abondance de la population (e.g. Friedland *et al.*, 2006). En effet, une diminution sur le long terme de la croissance après un hiver de mer (Crozier & Kennedy, 1999 ; Jonsson *et al.*, 2003) et de la taille moyenne des individus (Jonsson *et al.*, 2003) est enregistrée depuis plusieurs décennies. Les possibles effets positifs du réchauffement de l'eau de mer sur la survie des post-smolts lors de leur entrée en mer ne seraient ainsi pas étendus aux pré-adultes au cours de leur premier hiver en mer. Alors que la température de surface des zones d'engraissement marines augmentait (Hugues & Turrell, 2003), le poids de différents stocks du Royaume-Uni et de l'Irlande a en

effet diminué considérablement au cours de la dernière décennie (baisse d'environ 30%), la température du mois de janvier étant négativement corrélée au coefficient de condition²⁹ des adultes de retour l'été suivant (Todd *et al.*, 2008). Ce manque de prise de poids pourrait être lié à une modification prononcée de la composition de l'écosystème pélagique de l'Atlantique Nord. En effet, même si le réchauffement semble induire une augmentation de l'abondance de la biomasse totale de phytoplancton et de petits copépodes, il semble conduire à une diminution prononcée de copépodes de plus grande taille comme *Calanus finmarchicus* L. ainsi que du krill, petites crevettes des eaux froides de la famille des euphausiacés (Beaugrand & Reid, 2003). Ces euphausiacées, pourtant très largement abondantes par le passé dans l'Atlantique Nord (Lindley, 1977), et dans une moindre mesure *Calanus finmarchicus*, représentent la majorité du régime alimentaire des saumons lors de leur phase de grossissement en mer (Hansen *et al.*, 2003).

Ce manque de prise de poids correspond à des manques disproportionnés de réserves énergétiques (baisse d'environ 80%), ce qui est très dommageable pour l'espèce. En effet, le saumon cesse de se nourrir au cours de sa migration de reproduction et vit alors sur ces réserves énergétique. Les réductions de poids et de réserves énergétiques ainsi observées risquent d'avoir comme conséquence une baisse de la fécondité des femelles. Les réserves lipidiques sont en effet cruciales pour la vitellogénèse et la maturation des œufs. Les gonades contiennent à eux seuls environ la moitié de l'énergie totale nécessaire à la maturation des oeufs, à la migration anadrome et à l'acte de reproduction (Fleming, 1998 ; Jonsson & Jonsson, 2003) et environ encore 30% des réserves énergétiques des femelles au moment de la reproduction (Jonsson *et al.*, 1996).

Ainsi, en participant largement au réchauffement climatique global, l'essentiel (plus de 90%) de l'accroissement de la température moyenne globale observé depuis le milieu de XXe siècle étant dû à l'augmentation des concentrations des gaz à effet de serre d'origine anthropique, l'Homme a induit un réchauffement de la température des océans (IPCC, 2007a). En effet, cette température a augmenté en moyenne de $0.74 \pm 0.18^\circ\text{C}$ sur la période 1906-2005 (soit $0.074^\circ\text{C}/\text{décade}$), avec un réchauffement plus prononcé en fin de période ($0.177^\circ\text{C}/\text{décade}$ pour la période 1981-2005). Ce réchauffement apparaît aujourd'hui comme ayant largement contribué au déclin du saumon atlantique (Friedland *et al.*, 2003b), en diminuant sa survie en mer et en gouvernant l'équilibre dynamique de l'écosystème pélagique de l'Atlantique Nord. Le réchauffement global de la surface de notre planète ne

²⁹ Le coefficient (ou facteur) de condition K est défini par le rapport entre le poids et la taille du poisson (Tesch, 1971). Il est donné par la formule $K = (Pt / Lt^b) \times 100$ où Pt est le poids total du poisson en g, Lt sa longueur totale en cm et b ou coefficient d'allométrie est l'exposant de la relation poids-longueur $Pt = a Lt^b$.

peut que se poursuivre pour encore au moins plusieurs décennies, même en prenant dès aujourd'hui des mesures drastiques (IPCC, 2007a). Sur les zones d'engraissement marines, la poursuite de ce réchauffement apparaît également inéluctable, même si son intensité pourrait être moindre que celle observée depuis le début des années 1980 (Hugues & Turrell, 2003).

II) IMPACT LIÉ AU DÉVELOPPEMENT DE L'AQUACULTURE

Le développement de l'aquaculture a également impacté les populations sauvages de saumons atlantiques. En plus de la dégradation de la qualité de l'eau pouvant être induite par cette activité, surtout lorsqu'elle est pratiquée en rivière, l'aquaculture peut impacter les stocks de saumons sauvages de diverses manières (Maitland, 1986). Le niveau d'impact réel exercé par les saumons d'élevage sur les stocks sauvages constitue un sujet de débat animé dans tous les pays où ces deux types de stocks coexistent (Ford & Myers, 2008). Il est facilement compréhensible que cet impact puisse être considérable en sachant que 94% des saumons atlantiques adultes sont issus de l'aquaculture, et que les effectifs de saumons sauvages continuent de décroître tandis que les effectifs provenant de l'aquaculture poursuivent leur augmentation (Gross, 1998). L'aquaculture de cette espèce a en effet contribué à l'introduction de poissons d'élevage dans des zones fréquentées par des poissons sauvages soit par opérations de repeuplement volontaires, soit par échappement depuis des structures d'élevage. Les opérations de lâcher volontaire de smolts issus d'aquaculture ont commencé en Suède, dans les années 1950. Le nombre de smolts introduits annuellement dans ce pays a progressivement augmenté pour atteindre son maximum dans les années 1980 avec 2-2.5 millions (Eriksson & Eriksson, 1993). D'autres pays de la Baltique ont également mis en place des repeuplements conséquents à cette époque. La plupart de ces repeuplements étaient destinés à alimenter les pêcheries commerciales. Ils ont donc conduit à une augmentation de la pression de pêche, en particulier sur des zones également fréquentées par les stocks sauvages, ce qui a accentué le déclin de ces derniers.

Les échappements sont soit diffus et réguliers, en particulier depuis les cages d'engraissement en mer, soit ponctuels mais conséquents (e.g. 700 000 individus échappés dans l'océan Atlantique, au niveau des côtes norvégiennes en 1988 à l'occasion d'une tempête ; Gausen & Moen, 1991) mais augmentent avec le nombre de saumons produits par l'aquaculture (Fiske *et al.*, 2006). Les individus échappés de bassins versants où l'espèce n'est pas présente à l'état sauvage, comme par exemple sur la côté pacifique de l'Amérique

de Nord, peuvent même réussir à accomplir leur cycle biologique et se reproduire (Volpe *et al.*, 2000).

Toutes ces introductions ont généralement exercé des impacts négatifs de différentes natures sur les stocks sauvages de saumons atlantiques encore en place. Butler et Watt (2003) quantifient des diminutions de 62-82% et de 44-62% de l'abondance respective d'alevins et de tacons d'origine sauvage dans des rivières d'Ecosse du simple fait de la présence de fermes aquacoles à leur embouchure. La baisse du nombre de smolts dévalant ces rivières sous influence directe de l'aquaculture peut atteindre 86%. Ces stocks sauvages issus de rivières influencées présentent également une moindre survie en mer. Ainsi, des effondrements sévères des stocks sauvages sont évidents dans au moins la moitié des rivières écossaises soumises à l'influence de l'aquaculture. Plus récemment, Ford et Myers (2008) sont arrivés aux mêmes conclusions que ce soit en Ecosse, en Irlande ou au Canada. Ces auteurs ont en effet quantifié l'impact exercé par les stocks d'élevage sur les stocks sauvages en comparant les taux de survie entre des stocks sauvages fréquentant la proximité d'élevages et d'autres non exposés aux poissons produits par l'aquaculture. Ils ont détecté une diminution significative de la survie des premiers par rapport aux derniers (baisse moyenne de 50% des taux de survie), l'intensité de cette baisse étant positivement corrélée à l'intensité de la production aquacole de la région du stock sauvage.

L'un des impacts les plus évidents est en relation avec la transmission de maladies et parasites des poissons d'élevage aux poissons sauvages (Bakke & Harris, 1998 ; Ford & Myers, 2008). Un cas bien connu concerne la prolifération du gyrodactyle (*Gyrodactylus salaris* Malmberg). A titre d'exemple, en Norvège, cet ectoparasite, d'origine suédoise, puis transporté par des smolts échappés de fermes des bassins versants donnant sur la Baltique jusqu'aux bassins versants de la façade atlantique, ont causé la disparition de plusieurs dizaines de stocks sauvages, généralement plus sensibles que les poissons d'élevage (Johnsen & Jensen, 1991 ; Peeler *et al.*, 2006). Les populations de poux de mer (*Lepeophtheirus salmonis* Krøyer), copépodes parasites des saumons, ont également fortement progressé du fait de l'aquaculture. Dans l'ouest de l'Ecosse, 98% des larves de poux de mer sont produites par les saumons d'élevage (Butler, 2002). Ces fortes concentrations dans les cages d'élevage favorisent la contamination des stocks sauvages passant à proximité. Le nombre de poux de mer par saumon, dont la limite létale se situerait aux environs de 10-15 poux adultes par post-smolt sauvage (Holm *et al.*, 2000 ; Holst *et al.*, 2003), pourrait être d'une centaine chez certains post-smolts après la traversée de zones d'élevages, des taux de mortalités causés par ces parasites pouvant atteindre 95% chez certains stocks norvégiens certaines années (Holst *et al.*, 2003). Ces parasites, en plus

d'accroître les taux de mortalité des saumons sauvages, contribuent à la diminution de leur croissance et à l'apparition de retours en rivière prématurés (Dawson *et al.*, 1997 ; McVicar, 1997 ; Todd *et al.*, 1997 ; Butler & Watt, 2003). Des phénomènes de propagation d'autres maladies, comme la furunculose des salmonidés induite par la bactérie *Aeromonas salmonicida*, sont également notées depuis les fermes de l'Ecosse vers la Norvège (Johnsen & Jensen, 1994).

Il existe également d'importantes possibilités d'interactions génétiques, comportementales et écologiques entre les saumons atlantiques introduits et sauvages (Gausen & Moen, 1991 ; Yougson & Verspoor, 1998 ; Butler & Watt, 2003 ; Roberge *et al.*, 2008). Ces interactions peuvent se produire à tous les stades du cycle vital et dans l'ensemble des milieux naturels exploités par l'espèce et exercent généralement un effet négatif sur la viabilité des populations sauvages. Ces populations sauvages sont en effet bien moins adaptées à la vie en milieu naturel comme l'ont démontré McGinnity *et al.* (2003) en comparant les taux de retours de smolts sauvages et d'élevages sur un même système (7.9% pour les sauvages vs 0.3% seulement pour les smolts issus d'élevage). Les générations issues d'hybridation entre individus sauvages et individus issus d'élevage montrent des taux de survie moindres, dès le stade œuf oeilé (McGinnity *et al.*, 2003). De plus, les programmes de sélection des poissons de pisciculture ciblent souvent le taux de croissance comme seul objectif de la reproduction. La masse de poissons sélectionnés peut être 3 fois supérieure à celle obtenue avec des poissons sauvages de la souche fondatrice initiale, élevés dans les mêmes conditions (Fleming *et al.*, 2002). Une telle sélection est également observée dans le cadre des programmes d'introduction volontaire qui ne se sont pas assez attachés à maintenir une diversité génétique suffisante. Ayllon *et al.* (2006) ont montré que les différences génétiques significatives, classiquement observés entre des stocks de rivières voisines de France et d'Espagne, ont disparues en moins de dix ans d'opérations de repeuplement. Ce manque de diversité génétique induit une diminution de la valeur adaptative individuelle moyenne. Les populations issues d'hybridation avec des poissons d'élevage présentent ainsi une variabilité génétique moindre, ce qui limite leurs capacités adaptatives à des changements de leur écosystème (McGinnity *et al.*, 2003).

Enfin, l'activité aquacole peut impacter la qualité de l'eau, que la production se fasse en mer ou en rivière. Néanmoins, les rejets touchant le saumon atlantique lors de son cycle de vie sont principalement ceux des piscicultures situées en eau douce. Ces effluents peuvent en effet réduire la productivité des secteurs situés en aval des points de rejets (Prévost, 1999).

III) ANTHROPISATION DES COURS D'EAU

Nous venons de voir que les pertes en saumons peuvent être conséquentes en mer et pourraient même constituer le premier facteur de déclin du saumon atlantique à l'échelle de son aire de répartition, notamment par comparaison avec celles intervenant en eau douce (Friedland, 1998).

Les pertes susceptibles d'être engendrées en rivière semblent cependant pouvoir aussi exercer une influence significativement sur la dynamique des populations de saumon atlantique (Hutchings & Jones, 1998). Bien identifier les contraintes auxquelles le saumon doit faire face au cours de son écophase continentale est indispensable à sa sauvegarde, les mesures de restauration et de mitigation des impacts étant souvent plus faciles à mettre en place à ce niveau, notamment dans le cas des petits bassins versants, qu'en mer.

Les pertes en douce sont très largement influencées par les activités humaines (agriculture et production forestière, urbanisation, industrie, lutte contre les inondations, prélèvements d'eau, rectification de cours d'eau) qui ont très fortement perturbé les cours d'eau fréquentés par le saumon (Elliott *et al.*, 1998). Elles ont des causes multiples en relation à la dégradation de la qualité de l'eau ou de la qualité des habitats fréquentés par le saumon atlantique en eau douce.

IV.1) Dégradation de la qualité de l'eau

En plus de celles liées à la présence des barrages (cf. §2.3 du chapitre 1), les causes de la dégradation de la qualité de l'eau sont multiples, qu'elles soient liées à l'agriculture, à la déforestation, aux pratiques agricoles, aux activités industrielles ou aux rejets d'origine urbaine. Ces dégradations de qualité d'eau en relation avec l'essor des activités humaines concernent la très grande majorité de l'aire de répartition du saumon (Parrish *et al.*, 1998) et ont clairement participé à l'extinction de plusieurs stocks de saumon atlantique comme sur le Rhin (Gerlier & Roche, 1998), la Meuse (Philippart, 1987 ; Philippart *et al.*, 1994) ou deux rivières espagnoles, la Miera et la Basaya en Cantabrie (Garcia de Leániz & Martinez, 1988). Sur plusieurs rivières à saumons écossaises, la pollution des eaux engendrée par l'essor industriel et la croissance rapide des zones urbanisées au cours des XIXe et XXe siècles est considérée comme cause majeure du déclin de cette espèce (Doughty & Gardiner, 2003). Sur la Tamise, la disparition du saumon est avant tout imputée à une forte dégradation de la qualité de son eau (McDowall, 1988) : après de gros efforts de limitation et de traitement des effluents sur ce bassin versant au cours des années 1960 et 1970, le saumon y est réapparu en 1975. Les efforts relatifs à la limitation des rejets polluants entrepris depuis une

quarantaine d'années ont également porté leurs fruits sur d'autres rivières du Royaume-Uni comme les rivières Taff, Tyne et Mersey (Mawle & Milne, 2003).

Les problèmes de qualité d'eau peuvent limiter les niveaux d'abondance des juvéniles de saumons (Coghlan & Ringler, 2005), comme ceux des adultes lors de leur migration anadrome (e.g. Brooker *et al.*, 1977).

Les dégradations de la qualité de l'eau susceptibles d'impacter les populations de saumon atlantique peuvent être très diverses. Les principales d'entre elles sont évoquées ci-dessous.

IV.1.1) Matières organiques et nutriments

L'intensification que l'agriculture a connue depuis le début des années 1970 a largement contribué à la dégradation de la qualité des eaux. Les concentrations en nitrates et phosphates dans les cours d'eau ont considérablement augmenté, du fait de la fumure minérale, des effluents des élevages intensifs, mais aussi des effluents domestiques ce qui a conduit à l'eutrophisation des rivières (Ramade, 1992). Cette eutrophisation peut impacter des populations de saumons de diverses manières. Elle peut induire de fortes désoxygénations pouvant être à l'origine mortalités (Brooker *et al.*, 1977). Elle peut également contribuer au développement abusif de macrophytes qui limitent alors la capacité d'accueil des radiers en juvéniles de saumon au printemps lors de la pousse des végétaux (Roussel *et al.*, 1998).

Les matières organiques peuvent également provenir de différents effluents (stations d'épuration, piscicultures, industries agroalimentaires... Ces effluents peuvent limiter l'abondance des juvéniles dans les secteurs perturbés comme démontré sur le Scorff (France) pour des juvéniles 0+ en aval de rejets de piscicultures (Prévoist, 1999) ou sur la Fiddich (Ecosse) pour des juvéniles 1+ et 2+ en aval de rejets de distilleries (Freshwater Fisheries Laboratory, 1978).

Parmi les composés azotés et phosphatés, le principal problème est lié à la présence de la forme non ionisée de l'ammoniac (NH_3), seule forme toxique pour les poissons, la dose létale pour le saumon étant de l'ordre de 0.2 mg/L, des effets sub-létaux pouvant néanmoins apparaître dès 0.025 mg/L (Alabaster & Lloyd, 1982).

IV.1.2) Turbidité

L'intensification que l'agriculture a connue depuis le début des années 1970 a également conduit à une modification de l'utilisation de l'espace, les surfaces agricoles ayant globalement augmenté comme la taille des parcelles. Les zones marginales constituées par

des rives boisées se sont progressivement amincies, voire ont disparu. Elles constituaient pourtant un écran à la pollution chimique (polluants) et physique (particules du sol contribuant aux matières en suspension des rivières) (Elliott *et al.*, 1998).

Les modifications des pratiques culturales, avec la création de grandes parcelles dépourvues de haie, ont ainsi conduit à une augmentation de l'érosion qui se traduit par une augmentation de la turbidité des cours d'eau adjacents. Des concentrations de matières en suspensions (MES) de plus de 10 mg/L pendant plus de 6 jours ou de plus de 50 mg/L pendant une journée sont susceptibles de créer un stress chez les salmonidés juvéniles et adultes (Newcombe & Jensen, 1996). Robertson *et al.* (2007) ont mis en évidence une diminution du comportement territorial et un comportement d'évitement des juvéniles pour des niveaux de turbidité entre 22 et 42 NTU³⁰.

Des rejets industriels non toxiques peuvent également perturber la montaison du saumon, notamment en induisant un comportement d'évitement. Un tel comportement a été observé suite à des rejets accidentels de déchets d'une papeterie sur la rivière Numedalslågen (Norvège) : cette réaction est interprétée comme une tentative d'évitement aux particules et fibres de bois alors retrouvées dans l'eau, qui pourraient irriter les branchies, compromettant la respiration, et affecter la vision (Thorstad *et al.*, 2005a).

IV.1.3) Régime thermique

La température joue un rôle souvent prépondérant par son effet direct sur la physiologie des poissons comme chez tous organisme poikilothermes. C'est d'ailleurs le facteur principal dont dépend la répartition géographique du saumon atlantique (Héland & Dumas, 1994 ; Lassale *et al.*, 2008). Une modification thermique de seulement quelques degrés peut potentiellement altérer le métabolisme du poisson (Reid *et al.*, 1998b). Le saumon est une espèce d'eau froide qui se reproduit classiquement dans des eaux dont la température se situe entre 4 et 10°C et l'incubation des œufs nécessite généralement une température de moins de 8°C (Danie *et al.* 1984), leur mortalité pouvant néanmoins augmenter pour des températures inférieures à 4°C (Peterson *et al.*, 1977). La croissance des juvéniles serait optimale pour une température se situant entre 15 et 19°C, avec une limite maximale pour la prise de nourriture à 22.5°C (Danie *et al.* 1984). La température létale pour les juvéniles est de 27.8°C après 7 jours d'exposition, 29.5°C après 1000 minutes, 31.1°C après 100 minutes et 32.9°C après 10 minutes (Elliot, 1991). La tolérance des adultes est moins bien étudiée et résulte souvent d'observations limitées en milieu naturel sans tests systématiques en laboratoire. Néanmoins, il est possible de penser qu'elle est moindre que celle des juvéniles

³⁰ 1NTU ≈ 0.79 mg/L de MES (Froidefond & Doxaran, 2004)

d'environ 2-3°C (Dill *et al.*, 2002). L'augmentation de la température affecte aussi le métabolisme des prédateurs. Petersen & Kitchell (2001) ont développé un modèle bioénergétique démontrant que la prédation des juvéniles de saumons du pacifique (*Oncorhynchus* spp.) dans le cours principal de la Columbia (USA) est augmenté de 30% lorsque la température de l'eau est élevée. Le régime thermique apparaît également exercer une influence sur la différenciation génétique entre populations de saumon atlantique (Dionne *et al.*, 2008). Il est donc impliqué dans l'adaptation locale des stocks.

Les sources de réchauffement d'origine anthropique sont multiples. Les rejets industriels peuvent induire un réchauffement des eaux (Dill *et al.*, 2002). C'est en particulier le cas des centrales nucléaires, dont les rejets des systèmes de refroidissement peuvent également créer une barrière infranchissable pour les adultes cherchant à atteindre leurs frayères ou pour les jeunes migrants vers leurs nurseries (Merrimam, 1971 in Ramade, 1992). L'élimination de la végétation rivulaire participe également au réchauffement des cours d'eau à saumons (Fay *et al.*, 2006), principalement en limitant les zones ombragées et en induisant une augmentation de la largeur du cours d'eau (Bartholow, 2000). Ce réchauffement peut être conséquent dans les zones boisées suite à de mauvaises pratiques d'exploitation.

En plus des multiples sources de réchauffement rencontrées ponctuellement sur tel ou tel cours d'eau à saumons, tous sont soumis au changement climatique global que connaît notre planète aujourd'hui et dont l'origine anthropique est clairement démontrée. L'augmentation de température résultante peut être élevée, comme celle constatée sur la Dee avec une température augmentant de 0.2°C/an depuis les années 1960, induisant une augmentation du taux de croissance des juvéniles en eau douce et par conséquent une diminution de l'âge de smoltification (Aprahamian *et al.*, 2008).

IV.1.4) Acidification

Les pluies acides constituent le phénomène résultant de la pollution de l'air par les oxydes de soufre (SO₂) produits par l'usage de combustibles fossiles riches en soufre ainsi que des oxydes d'azote (NOx) qui se forment lors de toute combustion de l'atmosphère. Ces gaz sont essentiellement dus à la combustion de matière fossile par l'Homme, mais également aux éruptions volcaniques, à la foudre, à la décomposition biologique, aux océans, aux feux de forêts... En ce qui concerne, l'action humaine sur notre environnement, les usines, le chauffage et la circulation automobile en sont les causes principales (Mills, 1989 ; Ramade, 1992). Les principales zones de production de polluants ont d'abord été les bassins miniers et industriels de l'hémisphère nord. Le problème des pluies acides a été particulièrement prononcé en Scandinavie, ces pluies résultant des polluants accumulés par les masses d'air

venant de la mer après avoir survolé les bassins industriels d'Angleterre, de France et d'Allemagne. C'est d'ailleurs l'une des particularité des pollutions liées aux pluies acides à savoir qu'elles résultent d'émissions industrielles souvent très éloignées des points de retombés (Parrish *et al.*, 1998). En Norvège par exemple, l'extinction des populations de saumons de 18 à 25 rivières est associée aux niveaux létaux de pH (Hesthagen & Hansen, 1991 ; Sandøy & Langåker, 2001). Le problème touche également les rivières à saumons de l'Amérique du Nord et tout particulièrement les rivières canadiennes ainsi polluées par l'activité industrielle du Canada mais aussi du Middle West des Etats-Unis (Watt, 1987 ; Parrish *et al.*, 1998). En Nouvelle-Écosse, la disparition de 14 stocks est associée au problème des pluies acides, 20 autres stocks ayant également été sévèrement impactés (Watt *et al.*, 2000).

Cette acidification induit généralement une mobilisation de l'aluminium contenu dans les sols ou les sédiments des lacs et rivières. Leur impact sur les populations de saumon a été largement étudié en Norvège, en particulier en milieu naturel. De fortes concentrations d'ions H^+ , caractéristiques des milieux acides, et d'aluminium (Al) sont létales pour le saumon atlantique. Les ions H^+ modifient la perméabilité des membranes cellulaires alors que l'aluminium s'accumule dans et sur les branchies ce qui a pour effet de perturber la régulation osmotique et d'affaiblir les capacités respiratoires (Kroglund & Finstad, 2003). Il en résulte une croissance plus faible des alevins en rivière, un retard à la migration de dévalaison, une diminution de la survie en mer, et ce, même dans le cas d'acidification modérée, avec un pH proche de 6 (Staurnes *et al.*, 1995 ; Kroglund & Staurnes, 1999). La réaction d'évitement des alevins en milieu contrôlé a été mise en évidence par Åtland & Barlaup (1996) pour des pH de 4.0 et 4.5. Les effets néfastes de l'acidification des milieux aquatiques continentaux sur les smolts, à savoir inhibition des facultés osmorégulatrices en particulier lors du passage en milieu marin et fortes mortalités qui en résultent peuvent induire des mortalités conséquentes atteignant jusqu'à 60-75% de la population (Rosseland *et al.*, 2001 ; Kroglund *et al.*, 2001b) et apparaissent même suite à une exposition de très courte durée (Magee *et al.*, 2003). La sensibilité aux poux de mer serait également exacerbée par cette acidification, les post-smolts ayant été préalablement soumis à des cours d'eau acides présentant des densités supérieures de parasites et subissant des taux de mortalité plus élevés (Finstad *et al.*, 2007). L'effet conjugué des ions H^+ et de l'aluminium induit même des effets négatifs sur les géniteurs en remontée, en limitant leur vitesse maximale de nage (Ytrestøyl *et al.*, 2001).

Du fait des gros efforts de réduction des émissions d'oxydes de soufre et d'azote, que se soit au niveau des rejets industriels, des rejets des véhicules – grâce aux pots catalytiques – ou

par changement des pratiques d'exploitation forestières, les pluies acides sont de moindre importance aujourd'hui (Sandøy & Langåker, 2001). Le chaulage a également été employé avec succès (Watt, 1986 ; Kroglund *et al.*, 2001a, 2001b) et a mobilisé des sommes considérables (e.g. 18 millions USD pour la seule année 1996 en Norvège avec chaulage de 2000 sites ; Hindar *et al.*, 1998). Cependant certains effets négatifs ont été mis en évidence au niveau des confluences entre un affluent à eau acide et un cours d'eau principal traité par chaulage (Åtland & Barlaup, 1995 ; Kroglund *et al.*, 2001b). A ce niveau, les augmentations rapides de pH conduisent à une polymérisation de l'aluminium issu de l'affluent acide, aluminium qui va précipiter sur les branchies des poissons.

Malgré tous ces progrès, l'acidification reste un problème réel dans certaines rivières (Mawle & Milne, 2003) et il faudra encore plusieurs décennies pour qu'il soit entièrement résolu (Hindar *et al.*, 1998).

IV.1.5) Hydrocarbures

Les mortalités liées aux hydrocarbures sont rares et principalement d'origine accidentelle. Ces composés présentent la particularité d'être moins denses que l'eau et de flotter en surface lors de déverses inopinées. Néanmoins, certains d'entre eux peuvent se disperser dans la colonne d'eau. C'est le cas de l'huile de fluxage (mélange de créosote et de diesel), qui a été répandu dans la rivière Tee après la rupture d'un container de stockage, créant la mort d'au moins 300 saumons adultes, 250 juvéniles et 1.5 millions d'œufs (Mills, 1989).

L'effet direct le plus communément évoqué et lié à une simple accumulation dans les chairs et les graisses (Mills, 1989) pouvant néanmoins conduire les saumons concernés à devenir impropres à la consommation.

Cependant, une pollution chronique en hydrocarbures, même faible (50 µg/L) peut induire des impacts indirects sur les populations de saumons, par exemple en perturbant les peuplements planctoniques (disparition du zooplancton de grande taille) et par suite en limitant les possibilités de croissance des jeunes saumons qui s'en nourrissent (Ramade, 1992).

IV.1.6) Pollutions métalliques

Les métaux concernés sont multiples. Par exemple l'arsenic, le cadmium, le plomb, le mercure, le sélénium, le cuivre, le zinc voire même le fer peuvent être toxiques pour les poissons (Alabaster & Lloyd, 1982). Ces métaux peuvent provenir de l'exploitation des mines, de l'industrie, mais aussi des routes comme le plomb (Trombulak & Frissell, 2000).

Leur transfert vers les rivières à saumons peut se faire par lessivage, par rejet direct voire même par déposition suite à une pollution atmosphérique comme c'est le cas pour les pollutions des rivières du Maine en mercure (Fay *et al.*, 2006).

L'effet le plus évident des métaux lourds sur le saumon atlantique est bien sûr l'effet létal, comme celui exercé sur les œufs et juvéniles par exemple par le chrome hexavalent, le plomb ou le nickel (Grande & Andersen, 1983), par le cuivre (Grande, 1967) ou par le cadmium (Alabaster & Lloyd, 1982). Il a été également démontré qu'une pollution des eaux en ions Cu^{2+} et Zn^{2+} limitait la survie des juvéniles en particulier sur les zones les plus polluées, le nombre de juvéniles produits pouvant être réduit de 4/5^{ème} par rapport à une situation exempte de pollution (Sprague *et al.*, 1965).

Les métaux lourds peuvent également induire des effets sub-létaux. L'extraction, dans les années 1960-1970, du cuivre, du zinc et de métaux lourds associés sur les cours d'eau du Nouveau-Brunswick (Canada), en particulier sur la rivière Miramichi, a exercé différents effets sur le saumon atlantique (Elson, 1974). L'un des plus flagrant était relatif à la modification du comportement des adultes lors de leur migration anadrome. Une large proportion d'adultes en remonté (8-15%) développe un comportement d'évitement, en faisant demi-tour et en redévalant la rivière, lorsque les concentrations en ions Cu^{2+} et Zn^{2+} augmentent et se rapprochent des valeurs létales (Saunders & Sprague, 1967). L'exposition sur le long terme au zinc peut également induire un effet sub-létal en diminuant le taux de croissance des juvéniles (Farmer *et al.*, 1979).

IV.1.7) Pesticides

Les pesticides, à la fois efficaces, d'un coût relativement faible et faciles d'emploi, ont contribué au développement de systèmes de production intensifs à l'échelle mondiale, qui bénéficiaient par ailleurs de marchés et de prix agricoles favorables, et de la sous-évaluation des conséquences environnementales de leur usage qu'il convient de gérer maintenant (Aubertot *et al.*, 2005). Cette évaluation est complexe, notamment du fait du grand nombre de molécules différentes utilisées, même si le nombre de substances homologuées est en diminution, en particulier en Europe, avec passage de 800 avant 1993 à 489 en 2005.

Les effets des expositions chroniques aux pesticides sont peu connus chez le saumon atlantique, en particulier aux stades sensibles que constituent l'émergence et la smoltification (Fay *et al.*, 2006), les études n'ayant porté que sur très peu de molécules.

L'exposition à des doses sub-létales effectivement rencontrées en milieu naturel peut affaiblir certaines fonctions physiologiques : Waring & Moore (2004) ont montré qu'une exposition à

l'atrazine, herbicide de la famille des triazines peut induire un stress physiologique et réduire l'activité Na/K-ATPase des branchies, causant des problèmes d'osmorégulation des smolts et une baisse de la survie marine. La production de laitance et d'hormones sexuelles mâles de tacons matures est également diminuée après exposition à l'atrazine (Moore & Waring, 1998). L'exposition de la laitance comme des œufs de saumons à la cyperméthrine, molécule utilisée au Royaume-Uni pour les bains antiparasitaires des moutons, limite la fertilisation des œufs (Moore *et al.*, 2007). La cyperméthrine et la diazinone, autre insecticide dont l'usage est identique à celui de la cyperméthrine, en concentrations identiques à celles trouvées dans les cours d'eau du Royaume-Uni, inhibent le développement des embryons, l'exposition des œufs et de la laitance limitant le nombre d'alevins émergents, affectant la date d'émergence, augmentant les malformations et limitant la survie des alevins (Lower & Moore, 2003). La cyperméthrine (Moore & Waring, 2001), la diazinone (Moore & Waring, 1996), l'atrazine (Moore & Lower, 2001 ; Moore *et al.*, 2007), la simazine (Moore & Lower, 2001), autre herbicide de la famille des triazines ainsi que l'insecticide carbofuran (Waring & Moore, 1997) limitent les capacités olfactives de tacons matures ou de smolts.

IV.1.8) Composés organochlorés autres que pesticides

Parmi les polluants, sont également trouvés les composés organochlorés comme les dioxines, essentiellement émises lors de l'incinération de déchets ou la combustion de combustibles, les furanes, et les PCB (poly-chloro-biphényles) qui sont le plus souvent le fruit d'une pollution d'origine industrielle. Les PCB sont utilisés par exemple comme lubrifiants, stabilisateurs dans les peintures, les polymères et les colles et sont fréquemment retrouvés dans la chair du saumon sauvage, mais généralement en deçà des normes relatives à la consommation humaine (Rawn *et al.*, 2006 ; Lundebye *et al.*, 2004). Ces composés, qui s'avère être des perturbateurs endocriniens, sont présents dans différentes rivières à saumons du Maine (Fay *et al.*, 2006). Ils sont également trouvés en Europe, notamment en France, où ils ont été dosés dépassant toujours la valeur limite de 8 pg/g de poids frais dans la chair de poissons du Rhône en région lyonnaise (Babut & Miège, 2007), dosages ensuite confirmés sur tout le fleuve et conduisant à l'interdiction de la pêche et de la vente des espèces d'eau douces sur le cours du Rhône jusqu'à son delta en 2007. Des arrêtés similaires ont été pris en janvier 2008 sur le bas de la Seine.

Des saumons atlantiques originaires d'un ruisseau contaminé par des PCB présentaient une plus grande expression du gène codant pour un enzyme présent dans le poisson, connu sous le nom de cytochrome P4501A, que des saumons de ruisseaux voisins non pollués (Rees *et al.*, 2003). La production de cet enzyme augmente quand le poisson est exposé à certains types de contaminants et sert d'indicateur d'écotoxicité en milieu naturel.

Les PCB peuvent induire des effets physiologiques létaux ou sub-létaux selon 3 modes : toxicité aigue sur un organisme exposé directement, toxicité chronique à l'origine d'une bioaccumulation dans les tissus gras ou suite au transfert de la mère aux œufs par une femelle gravide contaminée (Dill *et al.*, 2002). Les effets de chacun de ces modes de contamination sur différentes espèces de salmonidés correspondent à des dysfonctionnements physiologiques et endocriniens ainsi qu'une diminution de la viabilité des œufs et des alevins (Walker & Peterson, 1994 ; Zabel *et al.*, 1995). Néanmoins, peu d'études portent sur le saumon atlantique.

IV.1.9) Cas particulier des bouchons vaseux

La dégradation de la qualité de l'eau peut toucher la rivière, mais aussi l'estuaire. Même si ces zones tampons sont favorables à l'accumulation de certains polluants et à un fort brassage, les saumons y séjournent généralement peu de temps. Les smolts les traversent en effet en quelques heures ou quelques jours (Moore *et al.*, 1995 ; Lacroix *et al.*, 2004 ; Gudjonsson *et al.* 2005 ; Lacroix *et al.*, 2005). Pour les adultes, les temps de résidences en estuaires sont plus importants, généralement de quelques jours (Milner, 1990 ; Gosset *et al.*, 2001). Certains poissons peuvent cependant passer plusieurs semaines à plusieurs mois à l'embouchure avant d'entrer définitivement en rivière, en effectuant plusieurs allers-retours entre la mer et l'estuaire, la majorité du temps étant néanmoins passé en dehors de l'estuaire (Potter, 1988).

Le plus gros problème de qualité d'eau en zone estuarienne pour le saumon atlantique semble être lié à l'existence de faibles teneurs en oxygène, en relation à la présence d'un bouchon vaseux. Un des exemples bien connu est le bouchon vaseux de la Loire qui serait lié aux dragages intensifs de l'estuaire, destinés à maintenir un chenal de navigation pour les embarcations de gros calibre jusqu'à Nantes, ainsi qu'à l'accroissement de la pollution. Ce bouchon vaseux constitue une véritable barrière biologique. En effet, la teneur en oxygène à son niveau peut tomber à zéro sur une étendue pouvant atteindre 30 km de long à l'étiage. Ce problème s'est révélé brutalement en Loire à l'occasion des sécheresses exceptionnelles des années 89, 90 et 91, sécheresses aggravées par l'augmentation des prélèvements d'eau, en nappes et en rivières, sur l'ensemble du bassin (Cuinat, 1993). Au cours de ces trois années, des dizaines de saumons adultes morts ont été observés dans l'estuaire par débit moyen du cours d'eau, seules des crues repoussant le bouchon vaseux vers l'estuaire externe (aval de Saint-Nazaire) permettaient des entrées significatives en Loire. Des problèmes de manque d'oxygène ont également été observés dans l'estuaire de la Tamise, avec 30 km de linéaire présentant des taux pouvant descendre à moins de 3 mg/L pendant 10% de la période principale d'entrée du saumon (Alabaster & Gough, 1986). Une zone

hypoxique localisée dans la partie amont de l'estuaire de la rivière Scheldt (Pays-Bas) constitue également une barrière à l'entrée des poissons migrateurs (Maes *et al.*, 2007).

IV.2) Dégradation de la qualité des habitats

Ces dégradations sont le fait non seulement de la fragmentation de l'habitat par les barrages (point évoqué au §2.4 du chapitre 1) mais aussi de différentes atteintes directes au cours d'eau ou indirectes liées à des modifications d'utilisation des sols à l'échelle des bassins versants (Fay *et al.*, 2006). Il peut en résulter des modifications profondes de la nature du substrat, des berges et zones rivulaires, de la géométrie du lit ainsi que du débit.

IV.2.1) Colmatage, canalisation et extraction de granulats

La nature et la qualité du substrat des cours d'eau, notamment de ceux fréquentés par le saumon, sont souvent modifiées par les activités humaines. Ces modifications du substrat peuvent être le fait de son colmatage ou de son exploitation.

Le problème du colmatage par les fines et limons, lié au rejet direct de matière dans le cours d'eau, à l'augmentation du lessivage des sols du fait des pratiques culturales, au labour des terres jusqu'aux rives, au piétinement des berges par le bétail en pâture ou aux forts prélèvements d'eau induisant une baisse des débits et donc une augmentation du phénomène de sédimentation, est généralement considéré comme l'une des plus fortes atteintes à l'habitat des salmonidés en rivière (Hendry *et al.*, 2003).

Le succès de l'incubation des œufs de saumon, comme de tous les salmonidés, est en effet lié à une limitation des sédiments fins sur les zones de frayères afin que le courant d'eau passe à travers les galets et graviers pour apporter de l'oxygène aux œufs et emporter les déchets métaboliques (Kondolf, 2000). Dans les rivières traversant des bassins agricoles, où la teneur en matières azotées peut être importante, le colmatage du substrat, en diminuant la circulation entre les graviers, crée des conditions biogéochimiques particulières susceptibles de produire des nitrites par décomposition de la matière organique ou dénitrification dans des microenvironnements où la teneur en oxygène est basse (Knowles, 1982) et être ainsi à l'origine d'une diminution de la survie embryo-larvaire comme constaté chez la truite (*Salmo trutta* L.) par Massa *et al.* (2000).

Lorsque le colmatage concerne des zones de frayères à saumons, il aboutit à des baisses conséquentes des taux de survie des œufs (Julien & Bergeron, 2006), les limons et sables très fins (<0.125 mm) semblant les plus préjudiciables (Levasseur *et al.*, 2006). Même si la phase la plus touchée par les problèmes de colmatage concerne l'incubation sous graviers

(Baglinière *et al.*, 2005), la survie des juvéniles après l'émergence peut également être altérée par une augmentation de la déposition de sédiments fins sur le substrat. Les juvéniles fréquentent en effet préférentiellement les radiers graveleux (Symons et Héland, 1978 ; Heggenes, 1990). L'espace interstitiel entre les graviers et galets constitue une zone d'abri et de refuge pour les alevins (Gibson, 1978), en particulier lorsque la température de l'eau diminue (Bjornn, 1971 ; Cunjak, 1988 ; Stickler *et al.*, 2008), mais aussi lors des augmentations de débit ou pour se protéger des prédateurs (Roussel *et al.*, 2004). Ce colmatage est exacerbé dans les plats, voir dans les zones profondes, où la vitesse d'écoulement est moindre. Même si ces zones ne sont pas celles préférées par les alevins et tacons, elles peuvent être quand même utilisées (Heggenes *et al.*, 1995) lorsque les densités sont fortes (Bult *et al.*, 1999). Ces zones, une fois colmatées, ne pourront donc plus servir de zones annexes de croissance des juvéniles.

Les extractions de granulats vont également exercer un impact négatif sur les rivières à saumons. Ces extractions peuvent être liées à la canalisation des cours d'eau afin de permettre la flottaison du bois (National Research Council, 2004) ou de les rendre navigables. Par exemple, sur la Garonne comme sur d'autre cours d'eau français, l'administration des Ponts et Chaussées chercha, dès le XVIIIe siècle à corriger des rivières à fond caillouteux notamment en éliminant les seuils naturels à tirant d'eau insuffisant (Amoros et Petts, 1993). Les extractions peuvent également être réalisées dans le but de récupérer du sable et des granulats pour la construction de routes et de bâtiments. Ce type de prélèvement s'est très largement accru lors de la seconde moitié du XXe siècle, en particulier en France. A titre d'exemple, sur la Loire, fleuve à grands saumons, les extractions de matériaux en lit mineur réalisées entre 1949 et 1992 ont été de 220 millions de tonnes ce qui équivaut à une extraction d'une bande de 150 m de large sur 1.5 m de hauteur sur la Loire moyenne et d'une bande de 200 m de large sur 2.4 m de hauteur en basse Loire (Dambre, 1996). Ces extractions se concentrent néanmoins souvent à proximité des lieux où les constructions sont nombreuses et les besoins en matériaux élevés, comme les villes par exemple. En effet, 80% des 13 km de linéaire de Garonne en aval de Toulouse sont aujourd'hui dépourvus de graviers et galets (Delmouly *et al.*, 2007).

Les extractions de granulats vont détruire des zones graveleuses initialement favorables à la reproduction des géniteurs ou la croissance des juvéniles. La densité de tacons est en effet corrélée à l'abondance de substrats grossiers (Coulombe-Pontbriand & Lapointe, 2004).

L'extraction de granulats dans les chenaux actifs provoque également une incision du lit mineur qui crée l'enfoncement du cours d'eau et des nappes associées. Ces prélèvements peuvent ainsi provoquer un abaissement de la ligne d'eau amont et donc une érosion

régressive (Dambre, 1996) qui peut décharger les zones productives amont ou provoquer l'effondrement des berges et ainsi induire un colmatage des frayères et des zones de croissance (Amoros et Petts, 1993). De plus, le débit solide en provenance de l'amont va se bloquer au moins partiellement dans les zones draguées ce qui va perturber les zones aval qui vont connaître une érosion progressive : le cours aval reconstitue le débit solide, correspondant à sa capacité de transport, aux dépens des matériaux de son lit (Dambre, 1996).

Lorsque l'incision du lit touche le cours aval d'un fleuve et/ou son estuaire, la zone fluviale sous influence des marées se voit étendue. Ce phénomène s'est produit sur la Loire où la canalisation de l'estuaire et des zones aval a conduit à étendre de 30 km la zone sous influence des marées (Dambre, 1996). Ce phénomène peut impacter négativement les populations de saumon pour deux raisons. Tout d'abord, les surfaces des zones productives peuvent être diminuées sur les petits fleuves côtiers où les zones de reproductions peuvent se situer juste en amont de la limite de l'influence des marées. De plus, afin de limiter la remontée des eaux salées, des barrages estuariens peuvent être construits ce qui constituer un obstacle particulièrement difficile à franchir (Larinier, 2002c).

Pendant les travaux de canalisation, le taux de MES dans et en aval du secteur impacté peut augmenter considérablement, dépassant des valeurs de 1300 mg/L (Barton, 1977). Après la recalibration, le profil transversal du cours d'eau est souvent plus large et moins profond, ce qui favorise de plus rapides variations de température, qu'il s'agisse de refroidissement ou de réchauffement (Cunjak *et al.*, 1998) et des valeurs extrêmes supérieures. L'augmentation de la largeur du cours d'eau peut également favoriser le colmatage (Fay *et al.*, 2006).

IV.2.2) Suppression des zones rivulaires, des embâcles et endiguement

La suppression des zones rivulaires, du fait de la mise en place de digues ou de l'extension des zones agricoles et urbaines, est le fait de nombreux secteurs de cours d'eau à saumons (Elliott *et al.*, 1998). L'exploitation forestière porte également atteinte à ces zones rivulaires, en particulier dans les rivières du Maine où elle se pratique jusqu'au bord du cours d'eau (National Research Council, 2004). Ces zones, qui servent de lien entre les écosystèmes terrestres et aquatiques, jouent pourtant un rôle essentiel pour l'écosystème aquatique (Naiman & Décamps, 1997). Elles permettent de limiter l'érosion des berges et assurent le piégeage d'une partie des sédiments et polluants qui ruissellent vers le cours d'eau, limitant ainsi le colmatage des frayères. Les racines constituent également autant d'abris en berge utilisés par les juvéniles (National Research Council, 2004). La végétation en berge protège également une partie du lit du soleil limitant ainsi le réchauffement de l'eau (Naiman &

Décamps, 1997) et fournissant des zones ombragées, préférées aux zones ensoleillées par les tacons (Gibson & Power, 1975). Ces zones contribuent fortement à la productivité du cours d'eau que ce soit par apport de matière organique ou d'insectes en tous genres servant de nourritures aux juvéniles (Elliott *et al.*, 1998).

Les gros débris ligneux, générés par ces zones servent aussi d'abris aux saumons. Les opérations d'enlèvements d'embâcles vont donc participer à la diminution de la diversité des habitats et par conséquent de la productivité des rivières à saumons (Fay *et al.*, 2006). La survie des alevins de saumon atlantique dans les petits torrents du Vermont est en effet fortement corrélée à la disponibilité de microhabitats à moindre vitesse d'écoulement, à proximité des berges, l'addition de gros débris ligneux augmentant la disponibilité de tels habitats (Nislow *et al.*, 1999). Pour les stades plus avancés (tacons), trouvés sur toute la largeur du cours d'eau, les embâcles vont également constituer des abris particulièrement utiles, en particulier en hiver (période particulièrement contraignante pour les populations nordiques ; Cunjak *et al.*, 1998) notamment pour échapper aux prédateurs endothermes (Valdimarsson & Metcalfe, 1998).

L'endiguement, réalisé pour limiter l'érosion des berges et protéger les zones rivulaires des inondations, peut concerner un linéaire conséquent de certains cours d'eau à saumons. Un exemple flagrant est celui du Rhin où des travaux entrepris dès le XIXe ont conduit à l'endiguement du lit mineur de Bâle à la mer (Vauclin & Luquet, 2000) soit sur plus de 800 km. L'endiguement exerce un impact direct sur les cours d'eau puisqu'il est le plus souvent associé à une suppression de la végétation rivulaire et des habitats de berge. Mais il exerce également un impact indirect en exacerbant les effets négatifs induits par les opérations de canalisation et les extractions de granulats en limitant les possibilités de recharge du substrat en matériaux depuis les berges.

IV.2.3) Rectification

En plus des opérations de canalisation destinées à améliorer les conditions de navigation et à permettre une évacuation plus rapide des eaux de crues, des rectifications des secteurs à méandres ont également été opérées dans de nombreux cours d'eau à saumons (National Research Council, 2004), notamment pour limiter les distances par les voies fluviales ou gagner des surfaces sur le milieu aquatique. Ces raccourcissements de linéaire induisent une augmentation de pente et donc de force tractrice, ce qui accentue le phénomène d'érosion (Amoros et Petts, 1993).

Les opérations de rectification, comme de canalisation, conduisent à une homogénéisation des habitats, ce qui est néfaste en particulier pour le saumon qui nécessite des habitats variés pour les stades fréquentant l'eau douce afin d'accomplir son cycle de vie (Klemetsen *et al.*, 2003). Après ces opérations, les zones profondes disparaissent. Elles sont pourtant indispensables aux adultes au cours de leur migration anadrome, les futurs géniteurs s'y arrêtant notamment pour y passer l'été (Mills, 1989 ; Laughton, 1991 ; Chanseau *et al.*, 1999a) ou suite à un blocage (Chanseau et Larinier, 1999). Les caches et abris disparaissent également, les juvéniles résistant moins aux augmentations naturelles de débit comme observé chez la truite (*Salmo trutta* L.) par Mäki-Petäys *et al.* (2000).

Les travaux de rectification peuvent être également liés aux aménagements routiers (Barton, 1977). Les passages routiers sont souvent à l'origine d'une perte d'habitat, puisqu'ils induisent une rectification, voire une recalibration, du cours d'eau aux environs de son intersection avec la route ce qui réduit plus ou moins le linéaire du cours d'eau. Mais les pertes d'habitat induites par les passages routiers sont majoritairement liées au problème de franchissement des passages busés par les poissons. A titre d'exemple de l'ampleur que peut représenter ce problème, il est possible de citer l'étude conduite par Gibson *et al.* (2005) le long de l'autoroute "Trans-Labrador" : sur ses 210 km de long, cette autoroute traverse à 51 reprises différents cours d'eau à saumons, par le biais de 4 ponts mais surtout de 47 passages busés dont 53% posaient des problèmes de franchissement. Bien que les critères d'implantation de tels passages pour permettre la libre circulation des poissons soient clairement établis aujourd'hui (Larinier, 2002c), ils ne sont souvent pas ou peu suivis, pour des raisons de manque de connaissance des contraintes biologiques et d'économie (Gibson *et al.*, 2005).

IV.2.4) Artificialisation des débits

La création de nombreuses retenues, les prélèvements d'eau croissants pour les besoins des agglomérations, de l'industrie et de l'agriculture ainsi que la production d'électricité ont profondément modifié le régime hydraulique des cours d'eau. L'impact le plus direct est lié à la diminution de la section mouillée induite par les forts prélèvements d'eau qui conduisent à la mise hors eau de zones de production et ainsi à la réduction des surfaces productives.

Les juvéniles de saumons présents en rivière survivent généralement sans difficulté aux épisodes de forts débits naturels, notamment en se réfugiant près du substrat ou dans différentes caches près des berges. Par contre, ce sont les faibles débits qui sont le plus préjudiciables aux populations de saumons (Parrish *et al.*, 1998), les meilleurs taux de survie étant observés les années à étiage limité (Gibson, 1993 ; Ghent & Hanna, 1999). Ces faibles

débites ne sont pas seulement préjudiciables lors de l'été, mais aussi lors de l'hiver. En effet, une forte relation a été établie par Cunjak *et al.* (1998) entre le débit hivernal d'un cours d'eau du Nouveau-Brunswick et son abondance en saumons, relation attribuée à une plus grande disponibilité d'habitats.

Les prélèvements d'eau en période d'étiage peuvent limiter la survie des juvéniles, mais aussi causer des exondations de frayères, ou gêner la progression des adultes en remontée.

Lorsque les prélèvements sont abusifs, ils peuvent même conduire à l'assèchement complet de certains cours d'eau, comme c'est le cas sur la rivière Nepaug (Connecticut, USA), ancienne rivière à saumon sur laquelle les forts niveaux de prélèvement ont certainement contribué à la disparition de cette espèce (Parrish *et al.*, 1998).

Inversement, l'imperméabilisation des sols, du fait des routes (Trombulak & Frissell, 2000), des parkings et des constructions a conduit à une augmentation du ruissellement en cas de pluie. Ce ruissellement supplémentaire, associé à la suppression des zones humides, aux rectifications et aux endiguements (Amoros et Petts, 1993) induit à une amplification des pics de crues. Ces débits exacerbés peuvent perturber la migration anadrome, ou au moins la retarder, les saumons préférant plutôt les phases de diminution de débit que d'augmentation pour progresser vers l'amont (Laughton, 1991 ; Trépanier *et al.*, 1996).

Enfin, il convient également de noter que le réchauffement climatique ne modifie pas seulement la température, mais aussi les régimes de précipitations, induisant de profonds changements dans les débits des cours d'eau (IPCC, 2007b). Ces changements sont susceptibles d'impacter les stades de vie du saumon en rivière (Gilvear *et al.*, 2002). En effet, Walsh & Kilsby (2007) démontrent que sous un scénario plausible d'évolution du climat (scénario A2 SRES (Special Report on Emissions Scenarios) ; IPCC, 2000), les variations de débit devraient impacter négativement les populations de saumon du nord-ouest de l'Angleterre, en limitant les périodes au cours desquelles les hauteurs d'eau sont suffisantes sur les zones de reproduction.

ANNEXE 2 : COMPARAISON DE DEUX ANESTHÉSQUES EN REMPLACEMENT DU 2-PHÉNOXYÉTHANOL

L'objectif premier de ces tests était de se familiariser avec l'utilisation de deux produits anesthésiques, à savoir l'huile essentielle de clou de Girofle et la benzocaïne. Il ne s'agissait pas ici de comparer de manière poussée les performances de ces deux produits pour le saumon atlantique, sachant que la bibliographie fournit déjà de nombreux éléments à ce sujet (cf. 2.3.1 du chapitre 2). Néanmoins, ces tests ont permis de donner une idée des temps nécessaires à l'anesthésie et au réveil de truites anesthésiées dans une condition de température et de concentration efficace comparable pour les deux produits, délais qu'il semblait intéressant de faire figurer.

Ces tests ont été conduits le 7 avril 2003 à la pisciculture fédérale de Soueich (31) sur de la truite fario (*Salmo trutta fario* L.) après 7 jours de jeûne. La température de l'eau a varié de 10.1 à 10.5°C au cours des essais, cette gamme de température correspondant à celle de l'eau des bacs d'élevage.

Les essais ont porté sur :

- un lot n°1 constitué de 8 truites (taille de 120 mm à 324 mm pour une moyenne de 195 mm, poids de 23.0 g à 33.0 g pour une moyenne de 27.6 g) anesthésiées au clou de Girofle (concentration de 0.3 mL/L),
- un lot n°2 constitué de 8 truites (taille de 104 mm à 260 mm pour une moyenne de 191 mm, poids de 23.1 g à 30.9 g pour une moyenne de 27.5 g) anesthésiées à la benzocaïne (concentration de 0.3 mL/L),
- et un lot n°3 constitué de 6 truites (taille de 88 mm à 256 mm pour une moyenne de 164 mm, poids de 21.8 g à 29.4 g pour une moyenne de 25.7 g) anesthésiées à la benzocaïne (concentration de 0.4 mL/L).

Les tailles et poids des truites ne diffèrent pas de manière significative entre les lots (taille : Anova³¹, F=0.406, p=0.672 ; poids : Anova, F=0.713, p=0.503).

Pour chaque truite placée individuellement dans un bac contenant 10 L d'eau, ont été relevées les durées nécessaires à l'obtention de différents stades d'induction de l'anesthésie tels que définis par McFarland (1959) et rappelés dans le Tableau 23. Le stade III 2 n'a pas été dépassé pour la grande majorité des poissons. Les durées de maintien en bain anesthésique au stade III 2 ont été très variables en fonction des individus (lot 1 : de 10 à

³¹ L'Anova peut être utilisée ici, la distribution des tailles (Kolmogorov-Smirnov, Z=0.646, p=0.799) et des poids (Kolmogorov-Smirnov, Z=0.471, p=0.980) suivant une loi normale.

1177 s, moyenne de 378 s ; lot 2 : de 5 à 1180 s, moyenne de 209 s ; lot 3 : de 300 à 1650 s, moyenne de 590 s) sans que les gammes de variation ne diffèrent entre lots (Anova, $F=1.005$, $p=0.387$). Le stade 4 (mort de l'animal) a été atteint pour deux truites restées 1863 s et 2200 s dans des bains anesthésiant de benzocaïne à respectivement 0.4 mL/L et 0.3 mL/L.

Tableau 23 : Stades d'induction de l'anesthésie selon McFarland (1959).

Stades de l'anesthésie	Réponses comportementales
Stade 0 : Etat normal	Nage active Réactions aux stimuli visuels et tactiles Equilibre normal Rythme operculaire normal Tonus musculaire normal
Stade I : Sédation	Phase d'excitation courte et intense (mouvements violents et saccadés) Diminution des réactions aux stimuli visuels et vibratoires Perte de la nage volontaire et chute progressive sur le substrat Equilibre conservé Perte des réactions aux stimuli (sauf intenses) Tonus musculaire normal
Stade II : Tranquillisation	Perte totale de réactions aux stimuli visuels et vibratoires Perte partielle de l'équilibre accompagnée d'ataxie Tonus musculaire diminué Augmentation transitoire de la fréquence des battements operculaires
Stade III_1 : Anesthésie	Perte totale de l'équilibre Tonus musculaire largement diminué Fréquence de battements operculaires faiblement ralentie
Stade III_2 : Anesthésie chirurgicale	Disparition de toute réaction aux stimuli Perte totale de tonus musculaire Battements operculaires lents réguliers et de faible amplitude
Stade IV : Anesthésie irréversible	Battements operculaires sporadiques puis absents pendant plus de 5 min Bradycardie accusée puis arrêt cardiaque Hypoxie Mort

Concernant les stades de réveil, nous nous sommes concentrés sur les délais nécessaires (1) à la récupération totale de l'équilibre fréquemment utilisé afin de juger de l'état de réveil des poissons (Iwama *et al.*, 1989 ; Chanseau *et al.*, 2002) et (2) à une réponse comportementale normale (évitement et sensibilité aux stimuli externes) associée à une nage normale, paramètre moins classiquement utilisé mais permettant une meilleure appréciation d'un réveil réel que la seule reprise de l'équilibre.

Les durées obtenues pour les 3 lots de truites sont indiquées à la figure 59. La durée de bain anesthésiant nécessaire à l'obtention du stade I (sédation) ne varie pas significativement en fonction des lots (Anova, $F=0.209$, $p=0.813$). Par contre, une différence significative est mise en évidence entre les lots pour l'obtention du stade d'anesthésie III 1 (Anova, $F=9.69$, $p<0.01$). La durée d'obtention de ce stade est significativement supérieure pour le lot 2 que pour le lot 1 (Tests post Hoc de LSD, Bonferroni et Scheffé, $p<0.01$) et que pour le lot 3 (Tests post Hoc de LSD, Bonferroni et Scheffé, $p<0.01$).

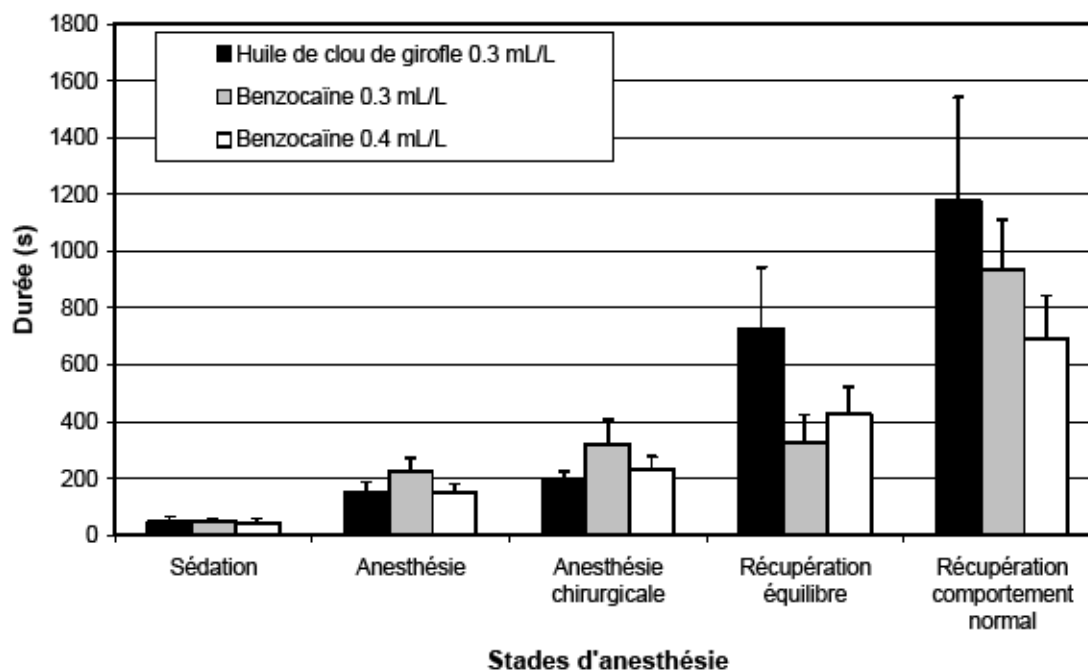


Figure 59 : Durée d'obtention de chacun des stades d'anesthésie et de réveil pour chaque lot.

De même, une différence significative est mise en évidence entre les lots pour l'obtention du stade d'anesthésie chirurgicale III 2 (Anova, $F=9.47$, $p<0.01$). Là encore, la durée d'obtention de ce stade est significativement supérieure pour le lot 2 que pour le lot 1 (Tests post Hoc de LSD, Bonferroni et Scheffé, $p<0.001$) et que pour le lot 3 (Tests post Hoc de LSD, Bonferroni et Scheffé, $p<0.01$).

En ce qui concerne le réveil, des régressions linéaires indiquent que la durée de maintien au stade III 2 n'influence ni la durée nécessaire au recouvrement de l'équilibre ($F=0.615$, r^2 ajusté=0.022, $p=0.444$), ni celle nécessaire au recouvrement d'un comportement normal ($F=0.400$, r^2 ajusté=0.033, $p=0.535$).

Une différence significative est mise en évidence entre les lots pour le recouvrement de l'équilibre (Anova, $F=20.2$, $p<0.01$). Les truites du lot 1 récupèrent significativement moins vite l'équilibre que celles des lots 2 (Tests post Hoc de LSD, Bonferroni et Scheffé, $p<0.001$) et 3 (Tests post Hoc de LSD, Bonferroni et Scheffé, $p<0.01$).

En revanche, les délais nécessaires au recouvrement d'un comportement normal ne diffèrent pas significativement entre les lots (Anova, $F=2.59$, $p=0.132$).

En conclusion, l'anesthésie de truites de petites tailles semble être réalisable sans problèmes avec les deux produits testés à la température et aux concentrations employées. Des différences de délais d'obtention des phases d'anesthésie et de réveil existent

néanmoins entre les 2 produits. A concentrations de produit anesthésique identiques, l'anesthésie apparaît plus rapide avec l'huile essentielle de clou de girofle qu'avec la benzocaïne. L'obtention d'une anesthésie aussi rapide avec de la benzocaïne qu'avec de l'huile de clou de girofle, nécessite plus de matière active (4 mL/L pour la benzocaïne versus 3 mL/L pour le clou). Par contre, le retour à l'équilibre s'avère plus rapide avec la benzocaïne, à concentration de 3 mL/L comme de 4 mL/L, qu'avec le clou, aucune différence statistiquement significative n'apparaissant néanmoins entre les deux produits pour la récupération d'un comportement normal.

**ANNEXE 3 : LISTE DES SAUMONS RADIOMARQUES ET RECAPITULATIF DE LEURS
CARACTERISTIQUES**

Année	Saumons	L totale (cm)	L fourche (cm)	L mâchoire (mm)	Nageoire adipeuse	Age ¹ de rivière	Age ¹ de mer	Sexe ²	% d'écaillage ³	Etat ⁴ sanitaire	Présence de poux de mer	Date et heure de lâcher	Lieu de lâcher (amont de)
1999	48081	63.0	60.0	64.0	-	?	1	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	05/07/99 13:45	Châteaullin
1999	48101	84.0	80.5	77.0	+	?	2	F	< 5% fd, 5% fg	BE	non	07/07/99 09:50	Châteaullin
1999	48121	61.0	58.5	64.0	+	?	1	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	07/07/99 10:25	Châteaullin
1999	48141	61.6	58.4	52.0	+	?	1	F	< 5% fd, 10% fg	BE	non	08/07/99 09:45	Châteaullin
1999	48161	66.5	63.3	63.0	+	?	1	M?	< 5% fd, < 5% fg	BE	oui	09/07/99 10:25	Prat Hir
1999	48181	68.9	65.5	70.0	-	?	1	M	5% fd, < 5% fg	ME	non	15/07/99 09:45	Prat Hir
1999	48201	63.3	60.0	53.0	-	?	1	F	< 5% fd, < 5% fg	BE	oui (1)	09/07/99 09:12	Châteaullin
1999	48221	68.5	66.0	72.0	-	?	1	M	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	15/07/99 10:45	Prat Hir
1999	48261	62.5	58.7	58.0	+	?	1	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	06/07/99 22:15	Châteaullin
1999	48281 [†]	60.5	56.2	55.0	+	?	1	M?	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	16/07/99 09:35	Prat Hir
1999	48301	64.9	61.3	70.0	-	?	1	M	5% fd, 5% fg	BE	non	19/07/99 11:05	Prat Hir
1999	48321	62.5	59.0	58.0	+	?	1	F	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	20/07/99 12:25	Lothey
1999	48341	61.9	58.3	60.0	+	?	1	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	22/07/99 10:15	Lothey
1999	48361	58.8	56.1	51.0	-	?	1	F	5% fd, < 5% fg	BE	non	22/07/99 22:15	Lothey
1999	48381	65.0	61.6	62.0	-	?	1	M?	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	23/07/99 09:55	Stéréon
1999	48401	61.2	57.5	53.0	-	?	1	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	oui	23/07/99 10:55	Stéréon
1999	48421	67.3	64.0	60.0	-	?	1	F	5% fd, 5% fg	EM	non	27/07/99 09:40	Stéréon
1999	48461	67.8	64.3	?	-	?	1	?	< 5% fd, 15% fg	EM	non	06/07/99 23:15	Châteaullin
1999	48961	65.0	60.9	60.0	+	?	1	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	07/07/99 09:35	Châteaullin
1999	49001	72.4	68.7	60.0	-	?	1	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	oui	16/09/99 21:15	Châteaullin
1999	49021	65.6	62.1	58.0	-	?	1	F?	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	03/08/99 09:30	Prat Hir
1999	49041	65.0	61.4	59.0	-	?	1	F?	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	27/07/99 10:40	Stéréon
1999	49061	64.0	60.9	60.5	+	?	1	F?	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	03/08/99 10:55	Prat Hir
1999	49121	70.0	65.8	60.0	+	?	1	F	5% fd, 5% fg	BE	non	10/08/99 09:50	Coatigrac'h
1999	49141	71.6	68.3	75.0	-	?	1	M	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	10/08/99 22:50	Stéréon
1999	49161	69.9	66.7	61.0	-	?	1	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	oui (1)	11/08/99 09:35	Stéréon
1999	49181	67.8	63.9	66.0	+	?	1	M?	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	12/08/99 11:30	Stéréon
1999	49201	62.9	59.5	59.0	-	?	1	M?	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	12/08/99 12:28	Stéréon
1999	49261	67.5	64.3	59.0	-	?	1	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	13/08/99 09:55	Coatigrac'h
1999	49281	68.7	64.9	61.0	+	?	1	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	19/08/99 soirée	Coatigrac'h
1999	49301	73.0	69.2	73.0	-	?	1	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	25/08/99 10:05	Coatigrac'h
1999	49361	81.6	78.4	78.0	+	?	2	F	< 5% fd, < 5% fg	BE	oui (>10)	22/10/99 20:15	Coatigrac'h
1999	49531	59.0	55.6	50.0	+	?	1	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	oui (5)	25/08/99 11:30	Coat Pont
1999	48062A	61.3	57.4	53.0	+	?	1	F	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	08/07/99 09:25	Châteaullin
1999	48062B	78.5	74.0	68.0	+	?	2	F	< 5% fd, 5% fg	EM	non	18/10/99 21:40	Châteaullin
1999	48441A	66.0	62.0	62.0	-	?	1	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	06/07/99 22:45	Châteaullin
1999	48441B	64.7	61.2	60.0	+	?	1	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	11/08/99 22:02	Stéréon
1999	48921A	69.2	64.7	60.5	+	?	1	F	10% fd, 10% fg	BE	non	07/07/99 09:10	Châteaullin
1999	48921B	65.2	62.2	55.0	-	?	1	F	10% fd, 10% fg	EM	non	04/10/99 22:14	Châteaullin
1999	49101A	70.4	66.9	60.0	+	?	1	F	5% fd, 5% fg	BE	non	06/08/99 09:10	Stéréon
1999	49101B	67.6	64.8	81.0	-	?	1	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	22/10/99 10:15	Châteaullin
2000	48042	61.5	57.7	57.0	-	?	1+	F?	5% fd, 5% fg	BE	oui (14)	13/06/00 21:00	Châteaullin
2000	48082	65.0	61.0	63.0	+	?	1+	M?	5% fd, 5% fg	BE	oui (1)	13/06/00 21:30	Châteaullin
2000	48112	63.5	60.0	58.0	-	?	1+	F?	5% fd, 5% fg	BE	oui (4)	14/06/00 10:45	Trésguidy
2000	48132	64.9	61.5	61.0	-	?	1+	M?	5% fd, 5% fg	BE	oui (18)	15/06/00 12:35	Trésguidy
2000	48151	59.4	55.1	52.0	+	?	1+	F?	10% fd, 10% fg	BE	oui (4)	15/06/00 13:30	Trésguidy
2000	48441	60.0	56.0	66.0	+	?	1	M	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	13/10/00 11:55	Châteaullin
2000	48462	63.8	60.0	57.0	+	?	2	F	5% fd, 5% fg	BE	oui (1)	16/06/00 13:55	Trésguidy
2000	48482	62.6	58.7	58.0	-	?	1+	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	oui (9)	16/06/00 12:35	Trésguidy
2000	48522	64.4	60.5	61.0	-	?	1+	M?	< 5% fd, 5% fg	BE	oui (5)	28/06/00 11:40	Châteauneuf
2000	48541	68.0	65.7	68.0	+	?	1+	M	< 5% fd, 10% fg	BE	non	28/06/00 10:58	Châteaullin
2000	48561	60.4	57.3	58.0	-	?	1+	M?	< 5% fd, 5% fg	BE	oui (1)	28/06/00 20:38	Châteauneuf
2000	48581	63.9	59.2	56.0	-	?	1+	F	5% fd, 10% fg	BE	non	29/06/00 11:36	Châteauneuf
2000	48621	64.0	60.2	64.0	-	?	1+	M	5% fd, 5% fg	BE	oui (8)	29/06/00 23:00	Châteauneuf
2000	48640	69.2	65.5	64.0	+	?	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	oui (~12)	10/07/00 15:40	Châteaullin
2000	48661	63.9	60.6	62.0	-	?	1+	M?	< 5% fd, < 5% fg	BE	oui (~10)	12/07/00 09:15	Châteaullin
2000	48701	82.1	77.9	88.0	-	?	2	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	18/07/00 09:57	Châteaullin
2000	48740	59.7	55.3	55.0	-	?	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	24/10/00 19:55	Châteaullin
2000	48761	63.3	59.5	61.0	+	?	1+	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	oui (3)	18/07/00 10:41	Rosvéguen
2000	48781	71.0	67.2	73.0	-	?	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	18/07/00 12:23	Rosvéguen
2000	48802	60.2	56.7	61.0	-	?	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	BE	oui (6)	18/07/00 13:30	Rosvéguen
2000	48820	66.2	63.3	63.0	-	?	2	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	23/10/00 20:10	Châteaullin
2000	48861	64.9	60.7	58.0	+	?	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	oui (1)	18/07/00 21:18	Rosvéguen
2000	48882	64.1	60.0	58.0	+	?	1+	F?	5% fd, 5% fg	BE	oui (1)	18/07/00 23:40	Rosvéguen
2000	48902	61.7	58.2	63.0	-	?	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	12/10/00 09:00	Châteaullin
2000	48921	68.9	64.8	67.0	-	?	1+	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	22/10/00 18:30	Châteaullin
2000	48942	62.4	59.1	60.0	-	?	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	19/10/00 19:35	Châteaullin
2000	48961	82.6	78.9	80.0	-	?	2+	F?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	19/10/00 20:00	Châteaullin
2000	49341 [†]	73.6	68.8	61.0	+	?	?	F	5% fd, 5% fg	BE	non	04/03/00 21:40	Châteaullin
2000	49421 [†]	79.6	75.0	69.0	+	?	2	F	50% fd, 50% fg	ME	non	23/03/00 21:40	Châteaullin
2000	49451	60.0	56.1	50.0	-	?	1+	F	5% fd, 10% fg	BE	non	26/07/00 09:31	Prat Pourric
2000	49550	55.1	51.0	54.0	+	?	1+	M	5% fd, 5% fg	BE	non	01/06/00 21:02	Châteaullin
2000	49591	58.8	55.4	55.0	+	?	2	F?	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	09/10/00 09:00	Châteaullin

Année	Saumons	L totale (cm)	L fourche (cm)	L mâchoire (mm)	Nageoire adipreuse	Age ¹ de rivière	Age ¹ de mer	Sexe ²	% d'écaillage ³	Etat ⁴ santaire	Présence de poux de mer	Date et heure de lâcher	Lieu de lâcher (amont de)
2000	49668	57.9	55.0	57.0	-	1	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	28/09/00 10:00	Châteaulin
2000	49701	73.1	69.2	69.0	-	?	?	F?	10% fd, 10% fg	EM	non	10/05/00 17:55	Châteaulin
2000	49721	82.2	78.1	77.0	+	?	2+	F	5% fd, 5% fg	BE	non	12/05/00 21:05	Châteaulin
2000	49781	60.0	56.4	56.5	-	?	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	BE	ouï (>20)	03/06/00 20:40	Châteaulin
2000	49800	64.0	60.0	61.0	-	?	1+	M?	15% fd, 15% fg	BE	ouï (4)	02/06/00 09:45	Châteaulin
2000	49821	60.4	56.1	51.0	+	1	1+	F	5% fd, 5% fg	BE	ouï (5)	02/06/00 14:55	Châteaulin
2000	49841	59.7	55.8	57.0	-	1	1+	M?	5% fd, 5% fg	BE	ouï (18)	07/06/00 20:40	Châteaulin
2000	49861	60.8	56.4	56.0	+	1	1+	F?	5% fd, 10% fg	BE	ouï (11)	07/06/00 21:03	Châteaulin
2000	49881	73.5	69.4	68.0	+	?	2+	F	10% fd, 10% fg	BE	ouï (2)	04/06/00 21:30	Châteaulin
2000	49900	61.8	58.3	62.0	+	?	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	BE	ouï (~30)	08/06/00 10:15	Châteaulin
2000	49920	61.4	57.4	55.0	+	2	1+	F?	10% fd, 10% fg	BE	ouï (2)	08/06/00 21:30	Châteaulin
2000	49940	63.6	59.7	63.0	-	1	1+	M	5% fd, 5% fg	BE	ouï (45)	08/06/00 21:05	Châteaulin
2000	48010A	62.3	58.0	57.0	-	1	1	M?	< 5% fd, < 5% fg	BE	ouï (27)	15/06/00 10:30	Trésiguidy
2000	48010B	64.8	61.4	67.0	-	?	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	24/09/00 18:20	Châteaulin
2000	48022A	72.0	67.8	71.0	+	?	1+	F?	5% fd, 5% fg	BE	ouï (7)	13/06/00 11:15	Châteaulin
2000	48022B	64.5	61.0	60.0	-	?	1+	F?	5% fd, 5% fg	BE	ouï (3)	08/08/00 11:50	Prat Pourric
2000	48022C [†]	62.0	58.8	59.0	-	1	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	28/09/00 09:10	Châteaulin
2000	48172A	58.7	55.6	54.0	-	1	1+	M?	5% fd, 5% fg	BE	ouï (13)	15/06/00 15:35	Trésiguidy
2000	48172B	66.6	63.1	70.0	-	1	1+	M	5% fd, 10% fg	BE	ouï (2)	29/06/00 10:37	Trésiguidy
2000	48192A	67.4	63.3	66.0	+	1	1+	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	ouï (16)	16/06/00 09:50	Trésiguidy
2000	48192B	66.0	62.0	62.0	+	1	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	21/09/00 09:00	Châteaulin
2000	48211A	70.3	66.2	62.0	-	?	1+	F	5% fd, 10% fg	BE	ouï (11)	15/06/00 11:55	Châteaulin
2000	48211B	63.4	59.5	59.0	+	1	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	22/09/00 19:15	Châteaulin
2000	48261_00	74.2	68.4	98.0	+	?	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	16/10/00 00:40	Châteaulin
2000	48281_00	68.8	64.9	63.0	?	1	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	28/09/00 17:05	Châteaulin
2000	48312A	80.6	75.5	75.0	+	?	2	F	< 5% fd, < 5% fg	BE	ouï (>40)	15/06/00 14:25	Châteaulin
2000	48312B	65.8	62.2	73.0	+	?	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	20/09/00 09:15	Châteaulin
2000	48341_00	66.5	63.1	62.0	-	2	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	28/09/00 17:20	Châteaulin
2000	48371A	73.0	69.0	72.0	-	1	1+	M?	< 5% fd, < 5% fg	BE	ouï (~40)	15/06/00 14:50	Châteaulin
2000	48371B	61.5	59.1	60.0	-	1	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	28/09/00 09:30	Châteaulin
2000	48392A	68.8	63.2	65.0	-	2	1+	F?	5% fd, 5% fg	BE	ouï (2)	16/06/00 11:50	Trésiguidy
2000	48392B	64.6	61.0	64.0	-	?	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	ouï (1)	08/08/00 10:01	Prat Pourric
2000	48421_00	63.7	60.3	57.0	-	1	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	10/10/00 09:15	Châteaulin
2000	48502A	67.7	63.6	63.0	+	2	1+	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	ouï (4)	28/06/00 10:06	Châteauneuf
2000	48502B	72.2	68.4	67.0	-	1	1+	F	20% fd, < 5% fg	BE	ouï (1)	14/09/00 08:50	Châteaulin
2000	48600A	68.0	63.8	62.0	+	1	1+	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	ouï (1)	29/06/00 21:52	Châteauneuf
2000	48600B	65.5	61.0	56.0	-	?	1+	F	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	26/07/00 10:41	Prat Pourric
2000	48681A	60.1	56.2	53.0	+	1	1+	F?	5% fd, 5% fg	BE	ouï (5)	12/07/00 09:55	Châteaulin
2000	48681B	65.7	61.8	69.0	-	?	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	ouï (1)	08/08/00 13:03	Prat Pourric
2000	48841A	65.6	61.1	62.0	-	1	1+	M?	10% fd, < 5% fg	BE	ouï (4)	18/07/00 14:33	Rosvéguen
2000	48841B	80.2	76.4	70.0	+	1	2+	F	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	23/09/00 10:50	Châteaulin
2000	49141_00	64.4	61.2	65.0	+	1	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	24/10/00 19:00	Châteaulin
2000	49321A	73.5	69.6	75.0	+	?	?	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	25/02/00 15:10	Châteaulin
2000	49321B [†]	78.4	73.7	70.0	+	1	2	F	20% fd, 20% fg	EM	ouï (2)	18/04/00 13:22	Châteaulin
2000	49321C	80.5	75.8	78.0	+	?	2	F?	10% fd, 10% fg	EM	ouï (1)	16/05/00 10:35	Châteaulin
2000	49381A	77.7	73.1	69.0	+	?	2	F	< 5% fd, 5% fg	BE	non	09/03/00 09:55	Châteaulin
2000	49381B	76.3	71.8	66.0	-	1	2	F	< 5% fd, < 5% fg	BE	ouï (1)	15/03/00 21:26	Châteaulin
2000	49381C	80.9	76.7	72.0	-	?	2	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	ouï (>10)	05/05/00 21:00	Châteaulin
2000	49381D	82.5	78.6	77.0	-	1	2+	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	ouï (5)	16/05/00 10:05	Châteaulin
2000	49401A	82.0	77.5	72.0	+	1	2	F	25% fd, 40% fg	ME	non	15/03/00 21:53	Châteaulin
2000	49401B	75.9	71.0	68.0	-	1	2	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	ouï (8)	23/03/00 20:55	Châteaulin
2000	49571A [†]	58.3	54.0	57.0	-	?	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	ouï (10)	18/07/00 22:30	Rosvéguen
2000	49571B	54.7	51.9	57.0	-	1	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	23/10/00 19:35	Châteaulin
2000	49740A	76.7	71.6	69.0	+	1	2+	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	09/05/00 10:55	Châteaulin
2000	49740B	60.8	56.5	57.0	-	1	1+	M?	15% fd, 15% fg	EM	ouï (~30)	06/06/00 20:55	Châteaulin
2000	49761A	77.0	72.3	73.0	+	?	2+	F?	5% fd, 5% fg	BE	ouï (5)	16/05/00 19:40	Châteaulin
2000	49761B	62.5	58.7	58.0	-	1	1+	M?	15% fd, 15% fg	BE	non	01/06/00 21:25	Châteaulin
2000	49961A	77.6	73.0	72.0	+	?	?	F	< 5% fd, < 5% fg	BE	ouï (1)	05/05/00 21:40	Châteaulin
2000	49961B	74.6	71.4	71.0	+	?	2+	F?	5% fd, 5% fg	EM	ouï (>5)	23/05/00 15:15	Châteaulin
2002	48101	61.3	58.0	54.0	+	1	1+	F	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	05/07/02 14:30	Goffech
2002	48141	67.8	63.6	65.0	+	1	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	08/07/02 17:05	Goffech
2002	48161	63.0	60.0	61.0	+	?	?	F?	30% fd, 40% fg	ME	non	11/07/02 10:03	Goffech
2002	48181	73.6	70.3	71.0	+	1	1+	F?	10% fd, 15% fg	EM	non	11/07/02 10:30	Goffech
2002	48241	69.7	66.3	75.0	-	1	1+	M	5% fd, 5% fg	BE	non	17/07/02 12:09	Goffech
2002	48261	61.4	57.8	53.5	+	1	1+	F	< 5% fd, 15% fg	BE	non	17/07/02 12:40	Goffech
2002	48281	64.1	61.2	56.0	-	1	1+	F	40% sur péd.	BE	non	17/07/02 17:15	Goffech
2002	48301	64.1	60.9	57.0	+	2	1+	F	15% fd, 30% fg	EM	non	22/07/02 18:50	Goffech
2002	48321	63.4	55.6	57.0	+	1	1+	F?	10% fd, 10% fg	ME	non	25/07/02 19:05	Goffech
2002	48341	66.8	63.4	54.8	+	?	1+	F?	5% fd, 20% fg	BE	non	26/07/02 20:30	Goffech
2002	48361	66.3	63.4	63.0	+	1	1+	F?	20% fd, 20% fg	BE	non	29/07/02 19:10	Goffech
2002	48381	69.3	66.4	60.0	+	1	1+	F	5% fd, 20% fg	BE	non	01/08/02 17:50	Goffech
2002	48401	66.9	63.6	67.0	+	1	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	19/08/02 16:45	Goffech
2002	48422	67.5	64.4	64.2	+	?	1+	F?	< 5% fd, < 5% fg	EM	non	13/09/02 17:30	Goffech

Année	Saumons	L totale (cm)	L fourche (cm)	L mâchoire (mm)	Nageoire adipeuse	Age ¹ de rivière	Age ¹ de mer	Sexe ²	% d'écaillage ³	Etat ⁴ sanitaire	Présence de poux de mer	Date et heure de lâcher	Lieu de lâcher (amont de)
2002	48441	65.9	62.8	65.0	+	1	1+	F?	20% fd, 10% fg	BE	non	17/09/02 12:45	Goffech
2002	48461	60.0	57.0	50.0	+	1	1+	F	< 5% fd, 15-20% fg	EM	non	02/10/02 11:40	Goffech
2002	48501	68.5	65.0	75.0	+	1	1+	M	0% fd, < 5% fg	TBE	non	02/10/02 12:05	Goffech
2002	48521	58.5	55.0	51.0	+	?	1+	F	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	02/10/02 12:50	Goffech
2002	48561	70.0	66.5	79.0	+	1	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	BE	non	07/10/02 11:20	Goffech
2002	48601	65.9	63.0	57.0	+	1	1+	F	10% fd, < 5% fg	EM	non	07/10/02 11:45	Goffech
2002	48621	73.0	69.5	85.0	+	2	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	07/10/02 12:40	Goffech
2002	48640	70.5	66.5	62.0	+	1	1+	F	10% fd, 10% fg	EM	non	07/10/02 12:50	Goffech
2002	48661	69.4	66.9	81.0	+	2	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	07/10/02 13:35	Goffech
2002	48701	65.5	62.5	54.0	+	1	1+	F	5% fd, < 5% fg	BE	non	11/10/02 19:55	Goffech
2002	48721	70.0	66.5	88.0	+	1	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	14/10/02 19:10	Goffech
2002	48741	69.0	66.0	62.0	+	1	1+	F	5% fd, 10% fg	BE	non	15/10/02 14:33	Goffech
2002	48761	67.5	64.5	76.0	+	1	1+	M	< 5% fd, 0% fg	TBE	non	15/10/02 15:18	Goffech
2002	48781	64.6	61.7	64.0	+	1	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	22/10/02 16:10	Goffech
2002	48801	73.0	69.0	78.0	+	2	1+	M	10% fd, < 5% fg	BE	non	23/10/02 12:35	Goffech
2002	48821	71.2	67.8	81.0	+	1	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	25/10/02 14:30	Goffech
2002	48841	70.6	67.1	73.0	+	2	1+	M	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	25/10/02 17:30	Goffech
2002	48881	62.0	58.5	64.0	+	1	1+	M	5% fd, 5% fg	BE	non	28/10/02 19:04	Goffech
2002	48540 [†]	73.0	69.5	66.0	+	1	1+	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	04/10/02 17:18	Goffech
2002	48861 [†]	63.5	60.0	54.0	+	1	1+	F	10% fd, 10% fg	BE	non	28/10/02 18:54	Goffech
2003	48921	79.2	75.8	73.0	+	1	2	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	21/03/03 13:35	Goffech
2003	48942	71.3	67.0	65.0	+	?	2	F	< 5% fd, 0% fg	TBE	non	04/04/03 15:22	Goffech
2003	48961	80.1	76.3	72.0	-	2	2	F	0% fd, < 5% fg	TBE	non	04/04/03 15:49	Goffech
2003	48981	77.0	72.8	64.0	+	2	2	F	10% fd, 5% fg	BE	non	04/04/03 18:15	Goffech
2003	49001	76.0	72.5	66.0	+	1	2	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	14/04/03 12:00	Goffech
2003	49181	81.0	77.5	71.0	+	1	2	F	< 5% fd, 0% fg	TBE	non	15/04/03 14:46	Goffech
2003	49201	79.0	75.0	69.0	+	1	2	F	10% fd, 15% fg	EM	non	15/04/03 16:30	Goffech
2003	49221	84.0	79.4	76.0	+	1	2	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	17/04/03 11:30	Goffech
2003	49241	82.5	77.5	72.5	+	1	2	F	10% fd, 10% fg	BE	non	20/04/03 13:45	Goffech
2003	49261	79.8	74.9	69.0	+	1	2	F	10% fd, 10% fg	BE	non	22/04/03 16:00	Goffech
2003	49281	77.4	74.9	69.0	+	1	2	F	15% fd, 15% fg	BE	non	23/04/03 18:50	Goffech
2003	49301	78.8	74.8	71.0	+	?	2	F	5% fd, 5% fg	TBE	non	23/04/03 19:11	Goffech
2003	49321	81.1	76.8	70.0	+	1	2	F	5% fd, 10% fg	TBE	non	23/04/03 19:25	Goffech
2003	49341	81.2	77.4	82.0	+	1	2	M?	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	23/04/03 19:44	Goffech
2003	49561	75.0	71.9	73.0	+	1	2	F?	5% fd, < 5% fg	TBE	non	23/04/03 20:22	Goffech
2003	49602	81.0	76.4	71.5	+	1	2	F	20% fd, 10% fg	BE	non	23/04/03 21:10	Goffech
2003	49622	77.6	73.9	78.0	+	1	2	M?	5% fd, < 5% fg	TBE	non	23/04/03 20:48	Goffech
2003	49661	80.0	74.5	66.0	+	1	2	F	5% fd, 5% fg	TBE	non	28/04/03 15:37	Goffech
2003	49721	70.6	67.2	63.0	+	2	2	F	15% fd, 5% fg	BE	non	05/05/03 12:38	Goffech
2003	49761	76.7	71.6	66.0	+	1	2	F	< 5% fd, 5% fg	TBE	non	05/05/03 12:55	Goffech
2003	49781	82.0	78.2	77.0	+	1	2	F	10% fd, 5% fg	BE	non	05/05/03 13:15	Goffech
2003	49801	78.5	74.0	77.0	+	1	2	M?	0% fd, 15% fg	EM	non	05/05/03 16:15	Goffech
2003	49821	80.5	76.8	71.0	+	1	2	F	< 5% fd, 5% fg	TBE	non	05/05/03 14:10	Goffech
2003	49841	81.0	78.0	72.0	+	1	2	F	10% fd, 5% fg	BE	non	09/05/03 14:44	Goffech
2003	49861	76.0	71.5	67.0	+	1	2	F	10% fd, 5% fg	BE	non	09/05/03 16:00	Goffech
2003	49881	87.2	83.0	79.7	+	1	2+	F	10% fd, 10% fg	BE	non	12/05/03 15:05	Goffech
2003	49901	79.4	75.0	74.0	+	1	2	F	10% fd, 15% fg	EM	non	12/05/03 15:20	Goffech
2004	48021	81.4	78.0	80.0	+	1	2	F?	5-10% fd, 5% fg	BE	non	07/04/04 10:55	Goffech
2004	48041	84.1	80.0	81.0	+	?	2	F	20% fd, 10-15% fg	EM	non	16/04/04 17:00	Goffech
2004	48062	86.1	81.0	75.0	+	1	2	F	< 5% fd, 10% fg	EM	non	19/04/04 11:52	Goffech
2004	48081	78.2	74.0	72.0	+	1	2	F	5% fd, 10-15% fg	BE	non	26/04/04 16:48	Goffech
2004	48101	84.5	81.0	72.0	+	1	2+	F	10% fd, 20% fg	EM	non	26/04/04 17:24	Goffech
2004	48122	76.4	72.0	66.0	+	2	2	F	10% fd, 10-15% fg	EM	non	27/04/04 10:46	Goffech
2004	48141	87.1	81.7	80.0	+	1	2	F	10% fd, 10-15% fg	BE	non	27/04/04 12:23	Goffech
2004	48161	79.5	75.4	74.0	+	1	2+	F	0% fd, 5% fg	TBE	non	06/06/04 10:57	Goffech
2004	48181	78.0	74.0	73.5	+	2	2	F	< 5% fd, 5% fg	BE	non	09/06/04 12:08	Goffech
2004	48202	75.8	72.4	71.0	+	1	2	F	5% fd, 5% fg	BE	non	11/06/04 14:45	Goffech
2004	48221	72.6	69.0	62.0	+	1	2	F	5% fd, 10% fg	TBE	non	11/06/04 14:40	Goffech
2004	48262	81.4	76.6	63.0	+	2	2	F	5% fd, 5% fg	TBE	non	11/06/04 15:12	Goffech
2004	48281	78.8	74.8	76.0	+	1	2	F?	< 5% fd, 5% fg	BE	non	13/06/04 13:04	Goffech
2004	48301	80.2	76.8	72.0	+	1	2+	F	< 5% fd, 5% fg	TBE	non	18/06/04 13:30	Goffech
2004	48321	58.2	54.7	51.0	+	1	1+	F	5-10% fd, < 5% fg	BE	non	22/06/04 20:58	Goffech
2004	48341	70.0	66.0	61.0	+	1	1+	F	5% fd, 5% fg	BE	non	23/06/04 14:20	Goffech
2004	48361	65.5	61.5	57.0	+	1	1+	F	< 5% fd, 5% fg	TBE	non	24/06/04 18:09	Goffech
2004	48382	61.2	57.5	52.0	-	1	1+	F	5-10% fd, < 5% fg	TBE	non	29/06/04 11:11	Goffech
2004	48401	85.5	82.5	76.0	+	2	2+	F	20% fd, < 5% fg	TBE	non	02/07/04 14:15	Goffech
2004	48421	71.2	67.5	61.0	+	1	1+	F	< 5% fd, 10-15% fg	TBE	non	04/07/04 14:51	Goffech
2004	48461	73.5	70.0	64.0	+	1	1+	F	5% fd, < 5% fg	TBE	non	04/07/04 15:08	Goffech
2004	48481	62.5	58.2	51.0	+	1	1+	F	5% fd, 5% fg	TBE	non	04/07/04 15:45	Goffech
2004	48501	66.5	63.0	61.0	+	1	1+	F?	5% fd, 10% fg	BE	non	06/07/04 13:03	Belleperche
2004	48521	65.0	61.0	54.0	+	1	1+	F	5% fd, 5% fg	TBE	non	06/07/04 13:05	Belleperche
2004	48541	76.5	73.0	69.0	+	1	2	F	5% fd, 5% fg	TBE	non	07/07/04 15:09	Goffech
2004	48561	61.0	57.0	54.0	+	1	1+	F	10% fd, 5% fg	TBE	non	08/07/04 13:00	Belleperche

Année	Saumons	L totale (cm)	L fourche (cm)	L mâchoire (mm)	Nageoire adipeuse	Age ¹ de rivière	Age ¹ de mer	Sexe ²	% d'écaillage ³	Etat ⁴ sanitaire	Présence de poux de mer	Date et heure de lâcher	Lieu de lâcher (amont de)
2004	48601	66.0	62.5	55.0	+	1	1+	F	15% fd, 5% fg	BE	non	08/07/04 13:00	Belleperche
2004	48621	62.0	58.0	56.0	+	1	1+	F?	10% fd, 10% fg	BE	non	08/07/04 13:00	Belleperche
2004	48641	64.0	60.0	58.0	+	1	1+	F?	15% fd, 10% fg	BE	non	08/07/04 13:00	Belleperche
2004	48661	64.5	61.0	51.0	+	1	1+	F	10% fd, 5% fg	TBE	non	09/07/04 12:52	Goffech
2004	48681	70.5	66.0	52.0	-	1	1+	F	15% fd, 5% fg	TBE	non	08/07/04 14:11	Goffech
2004	48692	62.0	59.0	50.0	+	1	1+	F	5% fd, 10% fg	BE	non	09/07/04 13:16	Goffech
2004	48701	66.0	61.5	55.0	+	2	1+	F	< 5% fd, 20% fg	TBE	non	09/07/04 13:43	Goffech
2004	48712	65.1	61.2	61.0	+	1	1+	F?	20% fd, 30-40 fg	ME	non	13/07/04 15:51	Belleperche
2004	48721	69.1	65.5	69.0	+	1	1+	M	< 5% fd, 15% fg	EM	non	15/07/04 15:59	Belleperche
2004	48731	64.7	61.0	55.0	+	1	1+	F	5% fd, 5% fg	BE	non	15/07/04 15:59	Belleperche
2004	48741	70.0	66.6	66.0	+	1	1+	F?	< 5% fd, 10% fg	BE	non	15/07/04 15:59	Belleperche
2004	48751	58.0	54.4	48.0	+	1	1+	F	15% fd, 10% fg	BE	non	15/07/04 15:59	Belleperche
2004	48761	68.2	64.8	60.0	+	1	1+	F	20% fd, 10% fg	EM	non	20/07/04 16:41	Belleperche
2004	48771	82.7	78.5	79.0	+	1	2+	F	5% fd, 5% fg	EM	non	20/07/04 14:58	Goffech
2004	48781	67.7	64.2	58.0	+	1	1+	F	< 5% fd, 20% fg	BE	non	20/07/04 16:41	Belleperche
2004	48791	66.9	63.9	61.0	+	1	1+	F	5% fd, 5% fg	BE	non	21/07/04 16:16	Goffech
2004	48801	66.0	62.7	64.0	+	1	1+	M?	10% fd, < 5% fg	BE	non	21/07/04 20:00	Goffech
2004	48811	63.2	60.2	53.0	+	1	1+	F	5% fd, 10% fg	BE	non	21/07/04 17:20	Goffech
2004	49081	81.0	77.8	72.0	-	2	2	F	< 5% fd, < 5% fg	TBE	non	08/03/04 12:17	Goffech
2004	49161	84.5	80.5	77.0	-	1?	2	F	10% fd, 15-20% fg	EM	non	18/03/04 11:51	Goffech
2004	49921	84.3	80.4	73.0	-	2	2	F	5% fd, 10% fg	BE	non	22/03/04 12:37	Goffech
2004	49941	85.1	80.9	70.0	+	1	2	F	5% fd, 10% fg	BE	non	07/04/04 10:30	Goffech
2004	49121†	77.6	73.5	72.0	+	1	2	F	5% fd, 5% fg	BE	non	16/03/04 11:34	Goffech
2005	48040	84.0	81.0	76.0	-	1	2	F	5% fd, 15-20% fg	BE	non	21/03/05 12:34	Agen
2005	48071	77.2	74.0	70.0	+	1	2	F	5% fd, 5% fg	TBE	non	15/03/05 12:06	St Sixte
2005	48111	79.5	75.0	66.0	+	1?	2	F	10% fd, 15% fg	EM	non	31/03/05 11:59	Agen
2005	48181	65.8	64.5	62.0	+	?	2	F	< 5% fd, 5% fg	BE	non	02/06/05 16:30	Agen
2005	48942	82.8	78.5	71.0	+	1	2	F	10% fd, 10% fg	BE	non	28/03/05 16:04	St Sixte
2005	48961	80.0	75.5	65.5	+	1	2	F?	10% fd, 5% fg	EM	non	11/04/05 11:54	Agen
2005	49081	79.0	74.3	68.0	+	1?	2	F	20% fd, 20% fg	EM	non	11/04/05 14:51	St Sixte
2005	49120	79.0	77.0	73.0	+	1	2	F	15% fd, 20% fg	ME	non	25/04/05 11:21	Goffech
2005	49160	79.0	73.5	72.0	-	1	2	F	5% fd, 10% fg	BE	non	28/03/05 12:49	Fenouillet
2005	49200	80.6	76.8	72.0	+	1	2	F	10% fd, < 5% fg	BE	non	11/04/05 15:07	St Sixte
2005	49221	71.2	66.8	60.0	+	1	2+	F	10% fd, 5% fg	BE	non	12/05/05 12:28	Goffech
2005	49260	81.0	76.5	72.0	+	1	2+	F	10% fd, 5% fg	ME	non	16/05/05 16:35	Goffech
2005	49300	84.5	80.0	72.0	+	1	2+	F	15% fd, 20% fg	EM	non	13/05/05 15:47	St Sixte
2005	49320	80.3	77.6	74.0	+	1	2	F	20% fd, 40% fg	ME	non	23/05/05 18:27	Goffech
2005	49601	71.0	69.0	60.0	+	1	2	F	15% fd, 10% fg	EM	non	16/05/05 17:58	St Sixte
2005	49761	77.7	73.5	66.0	+	1	2	F	20-25% fd, < 5% fg	EM	non	28/03/05 12:55	Fenouillet
2005	49780	82.0	77.5	65.0	+	1	2	F	5% fd, 5% fg	TBE	non	31/03/05 16:49	Fenouillet
2005	49801	77.0	73.5	66.0	+	1	2	F	< 5% fd, 0% fg	TBE	non	11/04/05 17:19	Fenouillet
2005	49821	79.1	76.0	67.0	+	1	2	F	5% fd, 10% fg	BE	non	26/05/05 15:28	Fenouillet
2005	49840	77.6	74.5	71.0	+	1	2	F	30% fd, 30% fg	EM	non	27/05/05 18:50	Fenouillet
2005	49861	76.0	73.5	66.0	+	1	2+	F	5% fd, 5% fg	TBE	non	06/06/05 18:44	Fenouillet
2005	49921	73.0	71.5	67.0	+	2	2	F	10% fd, 5% fg	BE	non	04/07/05 16:43	Goffech
2005	49951	70.5	68.5	68.0	+	1	1+	F?	40% fd, 40% fg	EM	non	14/06/05 14:43	St Sixte
2006	48821	77.0	73.0	66.0	+	?	2	F	< 5% fd, 5% fg	TBE	non	07/04/06 15:17	St Sixte
2006	48841	85.0	80.5	74.0	+	?	2	F	20% fd, 15% fg	EM	non	11/04/06 15:52	St Sixte
2006	48861	83.5	79.0	70.0	+	?	2	F	5% fd, 5% fg	BE	non	12/04/06 10:50	St Sixte
2006	48881	86.5	82.0	75.0	+	?	2	F	10% fd, < 5% fg	TBE	non	14/04/06 11:37	St Sixte
2006	48902	81.0	76.5	67.0	+	?	2	F	5% fd, 10% fg	BE	non	18/04/06 13:43	St Sixte
2006	49021	78.0	73.5	68.0	+	?	2	F	5% fd, 10% fg	BE	non	05/05/06 10:12	St Sixte
2006	49041	86.0	81.5	73.0	+	?	2	F	5% fd, 5% fg	BE	non	02/06/06 18:51	St Sixte
2006	49061	78.5	74.0	67.0	+	?	2	F	20% fd, 15% fg	EM	non	06/06/06 12:07	St Sixte
2006	49320	85.5	81.0	71.0	+	?	2	F	10% fd, 10% fg	BE	non	11/04/06 12:48	St Sixte
2006	49921	78.0	74.1	67.0	+	?	2	F	5% fd, 15% fg	EM	non	29/03/06 10:22	St Sixte
2006	49941	77.2	74.4	71.0	-	?	2	F	10% fd, 15-20% fg	EM	non	22/03/06 13:48	St Sixte
2006	49951	80.5	76.7	70.0	+	?	2	F	5% fd, 10-15% fg	TBE	non	05/04/06 11:41	St Sixte
2006	49971	82.0	78.8	72.0	+	?	2	F	5% fd, 10% fg	BE	non	29/03/06 10:10	St Sixte

¹ Détermination de l'âge effectuée par lecture d'écaillies (ONEMA de Rennes), sauf pour les saumons marqués en 1999 sur l'Aulne et en 2006 sur la Garonne.

Ces derniers saumons de Garonne devraient tous être, d'après leur taille et leur période de capture, des 2HM.

² "M" = mâle ; "F" = femelle ; Lorsque "M" ou "F" est suivi de "?", un doute subsiste sur le sexage. "?" seul indique que le sexage n'a pu être effectué.

³ Pourcentages de surface du corps concerné par un écaillage, déterminé pour les flancs droit (fd) et gauche (fg).

⁴ Abréviations "TBE", "BE", "EM" et "ME" pour respectivement très bon état, bon état, état moyen, état médiocre.

† Saumon radiomarqué écarté des suivis en raison d'un problème de marquage, de lâcher, de panne d'émetteur ou de régurgitation (soit 6 saumons au total entre 1999 et 2000 sur l'Aulne et 3 saumons au total entre 2002 et 2006 sur la Garonne).

⁵ Les nombres indiqués entre parenthèses correspondent au nombre effectif de poux de mer comptabilisés sur chaque saumon.

ANNEXE 4 : POUR ALLER PLUS LOIN SUR LES MODELES DE SURVIE EN TEMPS CONTINU

Comme évoqué au §2.1.1 du chapitre 6, si T est une variable continue représentative du temps et $F(t)$, la proportion de la population changeant d'état au temps t , alors la fonction de distribution de T correspond à la probabilité qu'une durée de vie n'excède pas la valeur t , c'est-à-dire qu'une mortalité intervienne avant t : $F(t) = P(T < t) = \int_0^t f(u)du$.

La fonction de survie correspond à la fraction de population n'étant pas encore morte à l'instant t s'écrit alors : $S(t) = 1 - F(t) = P(T \geq t)$.

La fonction de hasard correspond à la probabilité qu'un évènement (une mortalité) survienne à l'instant t . Pour qu'une mortalité intervienne à l'instant t , la durée de vie doit être au moins t , i.e. ($T \geq t$). Ainsi, la probabilité qu'un évènement intervienne dans le cours intervalle de temps $(t, t + \Delta t)$, étant donné que ($T \geq t$), est :

$$P(t < T < t + \Delta t | T \geq t) = P(t < T < t + \Delta t) / P(T \geq t) \text{ puisque } P(T \geq t | t < T < t + \Delta t) = 1.$$

Cette probabilité peut s'écrire en terme de fonction de distribution et de fonction de survie :

$$\frac{F(t + \Delta t) - F(t)}{S(t)}.$$

La fonction de hasard correspond à la limite du ratio de cette probabilité sur la longueur de l'intervalle de temps Δt , lorsque Δt tend vers zéro. Ainsi la fonction de hasard est :

$$h(t) = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{F(t + \Delta t) - F(t)}{\Delta t} [1 / S(t)] = f(t) / S(t)$$

puisque le terme limite n'est autre que la dérivée de $F(t)$. Comme $F(t) = 1 - S(t)$, le terme limite correspond également à la dérivée de $1 - S(t)$ d'où $h(t) = -S'(t) / S(t) = -(\ln S(t))'$ puisque quelle que soit la fonction dérivable S strictement positive, $(\ln S)' = S' / S$. Ainsi en intégrant l'expression précédente, nous obtenons :

$H(t) = -\ln S(t) \Leftrightarrow S(t) = \exp[-H(t)]$ avec $H(t) = \int_0^t h(u)du$ qui correspond au taux de hasard cumulé.

ANNEXE 5 : DETAIL DU CALCUL DES PROBABILITES DE RESTER BLOQUÉ, DE RENONCER OU DE FRANCHIR

La somme des probabilités de rester bloqué, de franchir ou de renoncer au cours de chaque intervalle de temps doit être égale à 1. Il convient dans un premier temps de vérifier ce point.

Notion préalable

Congdon (2001) indique que lorsque C processus concurrents et indépendants sont en compétition, en temps discrétisé, le taux global d'apparition d'un évènement, quelle qu'en soit la cause, ou hasard total $h(t)$, au cours de l'intervalle de temps t , est égal à la somme des hasards relatifs à chacun des C processus au temps t soit :

$$h(t) = h_1(t) + h_2(t) + \dots + h_C(t).$$

Alors la probabilité pour qu'un individu encore vivant au début du $j^{\text{ème}}$ intervalle de temps compris entre les dates (x_j, x_{j+1}) survive à la fin de l'intervalle est :

$$s_j = \exp\left[-\int_{x_j}^{x_{j+1}} h(u) du\right].$$

La probabilité qu'un évènement apparaisse est alors :

$$p_j = 1 - s_j.$$

Si l'on formule l'hypothèse simplificatrice que le hasard $h_z(t)$ de chaque risque spécifique z est constant au cours de chaque intervalle de temps j , le ratio $r_{jz} = h_z(t) / h(t)$ est alors indépendant de t au sein de chaque intervalle de temps j mais est susceptible de différer en fonction des intervalles j et des risques concernés. Alors, nous notons P_{jz} la probabilité qu'un évènement apparaisse au cours de l'intervalle de temps j en raison de la cause z , les autres causes de risque étant présentes. Comme au cours d'un même intervalle de temps, le ratio $r_{jz} = h_z(t) / h(t)$ est supposé constant, ce ratio doit également être égal au ratio entre les probabilités d'apparition d'un évènement z , P_{jz} , les autres risques étant

présents, avec p_j . Ainsi $r_{jz} = \frac{h_z(t)}{h(t)} = \frac{P_{jz}}{p_j}$.

Il en résulte que : $P_{j1} + P_{j2} + \dots + P_{jC} = p_j$.

Application au modèle de franchissement d'obstacles

Dans le cadre de l'étude du franchissement d'un obstacle, nous avons posé :

$$Ifate[i, j] \sim dcat(P[i, j, 1], P[i, j, 2], P[i, j, 3])$$

avec :

$P[i, j, 1]$ = probabilité d'un individu i de rester bloquer au cours du $j^{\text{ème}}$ intervalle de temps,

$P[i, j, 2]$ = probabilité d'un individu i de renoncer au cours du $j^{\text{ème}}$ intervalle de temps,

$P[i, j, 3]$ = probabilité d'un individu i de franchir au cours du $j^{\text{ème}}$ intervalle de temps.

Si l'on pose $r[i, j, 2] = \frac{\lambda[i, j, 2]}{\lambda[i, j]}$ et $r[i, j, 3] = \frac{\lambda[i, j, 3]}{\lambda[i, j]}$ avec $\lambda[i, j, 2]$ et $\lambda[i, j, 3]$

respectivement les risques ou hasards spécifiques de renoncement et de franchissement au cours du $j^{\text{ème}}$ intervalle de temps et $\lambda[i, j]$ le risque total qu'un évènement apparaisse au cours de ce $j^{\text{ème}}$ intervalle, alors :

$$P[i, j, 2] = r[i, j, 2] \times p[i, j] = \frac{\lambda[i, j, 2]}{\lambda[i, j]} \times p[i, j],$$

et

$$P[i, j, 3] = r[i, j, 3] \times p[i, j] = \frac{\lambda[i, j, 3]}{\lambda[i, j]} \times p[i, j].$$

Or,

$$P[i, j, 2] + P[i, j, 3] = \frac{\lambda[i, j, 2] + \lambda[i, j, 3]}{\lambda[i, j]} \times p[i, j] = \frac{\lambda[i, j]}{\lambda[i, j]} \times p[i, j] = p[i, j]$$

et

$$P[i, j, 1] = 1 - p[i, j].$$

On obtient donc :

$$P[i, j, 1] + P[i, j, 2] + P[i, j, 3] = 1 - p[i, j] + p[i, j] = 1.$$

La somme des probabilités de rester bloqué, de franchir ou de renoncer au cours de chaque intervalle de temps t est donc bien égale à 1.

Une fois cette vérification effectuée, nous pouvons calculer les probabilités de rester bloqué, de renoncer ou de franchir :

$$P[i, j, 1] = \exp(-\lambda[i, j]), \text{ ce qui induit :}$$

$$\begin{aligned} P[i, j, 1] &= \exp(-(\lambda[i, j, 2] + \lambda[i, j, 3])) \\ &= \exp(-\lambda[i, j, 2] - \lambda[i, j, 3]) \end{aligned} \quad \text{puisque } \lambda[i, j] = \lambda[i, j, 2] + \lambda[i, j, 3]$$

Nous avons également vu que :

$$P[i, j, 2] = \frac{\lambda[i, j, 2]}{\lambda[i, j]} \times p[i, j], \quad P[i, j, 3] = \frac{\lambda[i, j, 3]}{\lambda[i, j]} \times p[i, j] \text{ et } P[i, j, 1] = 1 - p[i, j].$$

Ainsi,

$$\begin{aligned} P[i, j, 2] &= \frac{\lambda[i, j, 2]}{\lambda[i, j, 2] + \lambda[i, j, 3]} \times p[i, j] \\ &= \frac{\lambda[i, j, 2]}{\lambda[i, j, 2] + \lambda[i, j, 3]} \times (1 - P[i, j, 1]) \\ &= \frac{\lambda[i, j, 2]}{\lambda[i, j, 2] + \lambda[i, j, 3]} \times (1 - \exp(-\lambda[i, j, 2] - \lambda[i, j, 3])) \end{aligned}$$

De même,

$$\begin{aligned} P[i, j, 3] &= \frac{\lambda[i, j, 3]}{\lambda[i, j, 2] + \lambda[i, j, 3]} \times p[i, j] \\ &= \frac{\lambda[i, j, 3]}{\lambda[i, j, 2] + \lambda[i, j, 3]} \times (1 - P[i, j, 1]) \\ &= \frac{\lambda[i, j, 3]}{\lambda[i, j, 2] + \lambda[i, j, 3]} \times (1 - \exp(-\lambda[i, j, 2] - \lambda[i, j, 3])) \end{aligned}$$

ANNEXE 6 : PRINCIPE DE L'INVESTIGATION BAYESIENNE

L'inférence bayésienne est fondée sur le théorème de Bayes. Ce théorème est utilisé dans l'inférence statistique pour mettre à jour ou actualiser les estimations d'une probabilité ou d'un paramètre quelconque, à partir des observations et des lois de probabilité de ces observations. En théorie des probabilités, le théorème de Bayes énonce des probabilités conditionnelles : étant donné deux évènements A et B , le théorème de Bayes permet de déterminer la probabilité de A sachant B , si l'on connaît les probabilités de A , de B et de B sachant A . Ce théorème est fondé sur le fait que la probabilité que A et B aient lieu tous les deux ou $P(A, B) = P(A|B)P(B) = P(B|A)P(A)$ ce qui permet d'obtenir :

$$P(A|B) = \frac{P(B|A)P(A)}{P(B)}.$$

En appliquant ce théorème à un vecteur de paramètres θ et des données y , nous obtenons :

$$P(\theta|y) = \frac{P(y|\theta)P(\theta)}{P(y)}.$$

Ainsi, contrairement au cadre fréquentiste qui ne prend en compte que les données pour réaliser les inférences sur les paramètres (par l'intermédiaire de la vraisemblance), les inférences bayésiennes sont réalisées sur la base de la distribution de probabilité des paramètres connaissant les données ou distribution *a posteriori* (notée $P(\theta|y)$), qui combine à la fois les données y et la connaissance subjective *a priori* intégrée sous la forme d'une distribution de probabilité *a priori* pour les paramètres (notée $P(\theta)$). L'apport de l'information contenue dans les données est valorisé par la vraisemblance (notée $P(y|\theta)$). La vraisemblance est souvent considérée comme une fonction des paramètres conditionnellement aux données. Mais formellement, elle exprime le degré de crédibilité des données conditionnellement aux paramètres (Rivot, 2003).

Le cadre statistique bayésien se distingue du cadre fréquentiste par plusieurs différences conceptuelles fondamentales. La première différence réside dans l'interprétation de la notion de probabilité. Dans la perspective bayésienne, une probabilité n'est pas interprétée comme le passage à la limite d'une fréquence (cadre fréquentiste), mais plutôt comme la traduction numérique d'un état de connaissance. La probabilité exprime alors un degré de crédibilité

accordé à une hypothèse (Gelman *et al.*, 2004), ce qui permet une quantification des incertitudes et des risques (Punt & Hilborn, 1997 ; Germano, 1999).

La seconde différence est une conséquence de la première (Rivot, 2003) : le cadre bayésien considère les paramètres comme des variables aléatoires et leur assigne une distribution de probabilité qui reflète le degré de crédibilité des différentes valeurs. Le fait qu'en statistiques fréquentistes, les paramètres sont des estimations fondées sur des approximations asymptotiques induit des biais importants lorsque les échantillons sont de petite taille (Scherrer, 1984). Ce biais est levé par l'analyse bayésienne qui rend le traitement statistique possible même pour des échantillons de petite taille (Gazey & Staley, 1986 ; Chao, 1989).

Enfin, en statistique classique, les intervalles de confiance autour de l'estimation du maximum de vraisemblance peuvent de plus être inexacts s'ils ne prennent pas en compte l'asymétrie sous-jacente de la distribution de la vraisemblance (Smith, 1988). Cette limite est levée dans le cadre bayésien, l'inférence bayésienne permettant l'obtention de la forme exacte de la distribution *a posteriori* des paramètres du modèle (Rivot & Prévost, 2002).

L'émergence relativement récente des méthodes de simulation de Monte Carlo par chaîne de Markov (Gelman *et al.*, 1995), associé à l'augmentation des performances des ordinateurs, a levé l'obstacle technique de l'estimation des distributions *a posteriori* et a permis l'essor des statistiques bayésiennes dans de nombreux domaines (Bernier *et al.*, 2000).

D'une façon générale, les méthodes de Monte Carlo consistent à générer, par des simulations, un échantillon $\{\theta(1), \dots, \theta(T)\}$ ³² par tirage aléatoire dans la distribution de probabilité du vecteur des inconnues du modèle, θ . Si l'échantillon est "suffisamment grand", l'histogramme des tirages obtenu est lisse et fournit alors une bonne approximation de la distribution de probabilité de θ . L'avantage que procure ces méthodes est qu'il n'est pas nécessaire de connaître l'expression analytique de la distribution de θ pour réaliser les simulations de Monte Carlo (Rivot, 2003). Ces méthodes sont donc particulièrement adaptées aux modèles complexes.

Le principe des méthodes MCMC pour l'estimation bayésienne est de simuler un processus markovien (ou une marche aléatoire) dans l'espace des paramètres, au lieu de réaliser des tirages indépendants comme dans les procédures de Monte Carlo classiques. L'échantillon $\{\theta(1), \dots, \theta(n)\}$ est donc une séquence dans laquelle deux tirages successifs $\theta(t-1)$ et $\theta(t)$ sont auto-corrélés selon un processus Markovien. La clé est de construire l'algorithme Markovien

³² $\theta(t)$ est le vecteur θ de toutes les variables inconnues du modèle à l'itération t de la simulation.

de telle sorte que la chaîne générée admette une distribution stationnaire limite qui soit précisément la distribution cible, c'est-à-dire la loi *a posteriori* des paramètres. En d'autres termes, nous construisons une marche aléatoire qui permet d'explorer l'espace des paramètres en échantillonnant directement selon la loi *a posteriori*. Si cette marche aléatoire est simulée suffisamment longtemps, alors il est possible de considérer que la chaîne MCMC a convergé vers la loi stationnaire du processus Markovien et l'échantillon simulé peut être considéré comme représentatif de la loi *a posteriori* recherchée. Sous l'hypothèse que la chaîne MCMC ait convergé, les principales caractéristiques d'intérêt de la loi *a posteriori* de toute variable $v(\theta)$ peuvent être directement estimées à partir de la séquence $\{v(\theta(1)), \dots, v(\theta(T))\}$. Notamment, les approximations empiriques de la moyenne, de la variance, de la médiane, des différents quantiles ainsi que de la probabilité de tout événement du type $P(v(\theta) > \psi)$, ψ étant un seuil de probabilité, sont directes (Rivot, 2003).

ANNEXE 7 : PROGRAMME OPENBUGS POUR LE MODELE DE FRANCHISSEMENT D'OBSTACLES RETENU

Le programme ci-dessous correspond au modèle de franchissement de l'obstacle du Bazacle présenté au chapitre 6. Ce programme est écrit dans le langage du logiciel OpenBUGS 3.0.3. (Spielgelhalter *et al.*, 2007). Toutes les lignes précédées du signe "#" correspondent à des commentaires destinés à faciliter la lecture du programme. Elles ne sont pas lues par le compilateur du logiciel OpenBUGS.

```

#MODELE RELATIF AU FRANCHISSEMENT DU BAZACLE PAR LE SAUMON
model {
  #Paramètres relatifs au processus de renoncement
  #Prior relatif au hasard de base (ou intercept)
    alpha2 ~ dnorm(0, 0.01)
  #Prior relatif au pourcentage de saturation en oxygène dissous
    gamma2_3 ~ dnorm(0, 0.01)
  #Prior relatif au jour julien
    gamma2_6 ~ dnorm(0, 0.01)
  #Paramètres relatifs au processus de franchissement
  #Prior relatif au hasard de base (ou intercept)
    alpha3 ~ dnorm(0, 0.01)
  #Prior relatif au temps de blocage
    beta3 ~ dnorm(0, 0.01)
  #Prior relatif au débit
    gamma3_1 ~ dnorm(0, 0.01)
  #Prior relatif à la température
    gamma3_4 ~ dnorm(0, 0.01)
  #Prior relatif à la modalité 3 de la variable catégorielle "Etat général du poisson". Modalités 1 et 2 fixées à 0.
    delta3_2_3 ~ dnorm(0, 0.01)
    delta3_2[1] <- 0
    delta3_2[2] <- 0
    delta3_2[3] <- delta3_2_3

  #Expérience sur le site du Bazacle
  #Boucle sur les i saumons ayant fréquenté le Bazacle
    for (i in 1:n) {
  #Boucle sur les j jours de confrontation des individus i à l'obstacle
      for (j in 1:Nb_J_bloquage[i]) {
  #Matrice indicatrice des n° des jours de présence de chaque saumon i
        date[i,j] <- j[i]+j-1
  #Matrice indicatrice du renoncement (1) ou du non renoncement (0) pour les jours de présence
        Ir[i,j] <- step(j-Nb_J_bloquage[i]+0.1)*r[i]
  #Matrice indicatrice du franchissement (1) ou du non franchissement (0) pour les jours de présence
        If[i,j] <- step(j-Nb_J_bloquage[i]+0.1)*f[i]
  #Matrice indicatrice du devenir pour chaque jour de présence décliné en blocage (1), renoncement (2) ou franchissement (3)
        Ifate[i,j] <- 1+Ir[i,j]+2*If[i,j]
        Ifate[i,j] ~ dcat(p[i,j])
      }
    }

```

```

#Probabilité d'un individu i de rester bloqué au cours du jème jour de présence
P[i,j,1] <- exp(-lambda[i,j,2] - lambda[i,j,3])
#Probabilité d'un individu i de renoncer au cours du jème jour de présence
P[i,j,2] <- lambda[i,j,2] * (1 - (exp(- lambda[i,j,2] - lambda[i,j,3]))) / (lambda[i,j,2] + lambda[i,j,3])
#Probabilité d'un individu i de franchir au cours du jème jour de présence
P[i,j,3] <- lambda[i,j,3] * (1 - (exp(- lambda[i,j,2] - lambda[i,j,3]))) / (lambda[i,j,2] + lambda[i,j,3])
#Hasard relatif au processus de renoncement pour l'individu i au cours du jème jour de présence
lambda[i,j,2] <- exp(alpha2 + gamma2_3 * (O2baza[date[i,j]] - Mean_O2baza) + gamma2_6 *
(Jour_julien[date[i,j]] - Mean_Jour_julien))
#Hasard relatif au processus de franchissement pour l'individu i au cours du jème jour de présence
lambda[i,j,3] <- exp(alpha3 + beta3*j + gamma3_1 * (logQport[date[i,j]] - Mean_logQport) +
gamma3_4 * (Tbaza[date[i,j]] - Mean_Tbaza) + delta3_2[Cod_etat[i]])
}
}

# REPLICATIONS
#Matrice des dates de présence répliquées
#Pour la première période
#Boucle sur les l saumons répliqués soumis à la première période
for (l in 1:indice_n_pr_pperiode[1]) {
#Boucle sur les m jours de présence de chacun des l saumons au cours de la première période k
for (m in 1:duree_pperiode[1]) {
date_rep[l,l,m] <- j1[l]+m-1
}
}
#Pour les k périodes suivantes
#Boucle sur les k périodes
for (k in 2:NbPeriode) {
#Boucle sur les l saumons répliqués soumis à chaque période k
for (l in 1:indice_n_pr_pperiode[k]) {
#Boucle sur les m jours de présence de chacun des l saumons au cours de chaque période k
for (m in 1:duree_pperiode[k]) {
date_rep[k,l,m] <- j1[l]+tps_blocage[k-1]+m-1
}
}
}
#Répliqués des nombres de renoncements et de franchissements observés par période
#Boucle sur les k périodes
for (k in 1:NbPeriode) {
#Calcul du temps de blocage du premier jour de présence jusqu'à la fin de la période k
tps_blocage[k] <- sum(duree_pperiode[1:k])
#Boucle sur les l saumons répliqués soumis à chaque période k
for (l in 1:indice_n_pr_pperiode[k]) {
#Boucle sur les m jours de présence de chacun des l saumons au cours de chaque période k
for (m in 1:duree_pperiode[k]) {
#Matrice indicatrice de devenir des individus répliqués
Ifate_rep[k,l,m] ~ dcat(P_rep[k,l,m])
#Probabilité d'un individu l d'être encore bloqué à l'issue des m jours de la kème période
P_rep[k,l,m,1] <- exp(-lambda_rep[k,l,m,2] - lambda_rep[k,l,m,3])
#Probabilité d'un individu l de renoncer au cours des m jours de la kème période
P_rep[k,l,m,2] <- lambda_rep[k,l,m,2] * (1 - (exp(- lambda_rep[k,l,m,2] -
lambda_rep[k,l,m,3]))) / (lambda_rep[k,l,m,2] + lambda_rep[k,l,m,3])
#Probabilité d'un individu l de franchir au cours des m jours de la kème période
P_rep[k,l,m,3] <- lambda_rep[k,l,m,3] * (1 - (exp(- lambda_rep[k,l,m,2] -
lambda_rep[k,l,m,3]))) / (lambda_rep[k,l,m,2] + lambda_rep[k,l,m,3])
#Hasard relatif au processus de renoncement pour l'individu l au cours des m jours de la kème période
lambda_rep[k,l,m,2] <- exp(alpha2 + gamma2_3 * (O2baza[date_rep[k,l,m]] -
Mean_O2baza) + gamma2_6 * (Jour_julien[date_rep[k,l,m]] - Mean_Jour_julien))
#Hasard relatif au processus de franchissement pour l'individu l au cours des m jours de la kème période
lambda_rep[k,l,m,3] <- exp(alpha3 + beta3*(tps_blocage[k] - duree_pperiode[k] + m)
+ gamma3_1 * (logQport[date_rep[k,l,m]] - Mean_logQport) + gamma3_4 *
(Tbaza[date_rep[k,l,m]] - Mean_Tbaza) + delta3_2[Cod_etat[l]])
}
}
}
}

```

```

#Recodage de la matrice indicatrice de devenir des individus répliqués
  Ifate_rep_recod[k,l,m] <- Ifate_rep[k,l,m] - 1
#Matrice indicatrice de franchissement des l poissons répliqués pour chaque jour m de la kème période
  If_rep_initial[k,l,m] <- step(Ifate_rep_recod[k,l,m]-1.1)
}
#Matrice indicatrice de franchissement des l poissons répliqués au cours de chaque période k
  If_rep_cumul[k,l] <- sum(If_rep_initial[k,l,1:duree_periode[k]])
  If_rep_par_poiss[k,l] <- step(If_rep_cumul[k,l]-0.1)
#Matrice indicatrice d'apparition d'un événement (franchissement ou renoncement) des l poissons répliqués au cours de
chaque période k
  Irouf_rep_initial[k,l] <- sum(Ifate_rep_recod1[k,l,1:duree_periode[k]])
  Irouf_rep_par_poiss[k,l] <- step(Irouf_rep_initial[k,l] - 0.1)
#Matrice indicatrice de renoncement des l poissons répliqués au cours de chaque période k
  Ir_rep_initial[k,l] <- If_rep_par_poiss[k,l] - Irouf_rep_par_poiss[k,l]
  Ir_rep_par_poiss[k,l] <- Ir_rep_initial[k,l] * (-1)
}
#Matrice indicatrice du nombre de renoncements répliqués au cours de chaque période k
  Ir_rep_period[k] <- sum(Ir_rep_par_poiss[k,1:indice_n_pr_periode[k]])
#Matrice indicatrice du nombre de franchissements répliqués au cours de chaque période k
  If_rep_period[k] <- sum(If_rep_par_poiss[k,1:indice_n_pr_periode[k]])
#Calculs des écarts entre les observations et les répliqués pour chaque période k
#Pour les renoncements
  Ecart_R[k] <- nb_renonce_obs_periode[k] - Ir_rep_period[k]
#Pour les franchissements
  Ecart_F[k] <- nb_franchi_obs_periode[k] - If_rep_period[k]
}
}

# INITIALISATION DE L'ECHANTILLONNEUR DE GIBBS
#Pour la chaîne 1
  list(alpha2=-2.5, gamma2_3=0, gamma2_6=0, alpha3=-1, beta3=0, gamma3_1=0, gamma3_4=0, delta3_2_3=0)
#Pour la chaîne 2
  list(alpha2 = -3, gamma2_3 = -0.04, gamma2_6 = 0.002, alpha3 = -1, beta3 = -0.1, gamma3_1 = -1,
  gamma3_4 = -0.2, delta3_2_3 = -0.4)
#Pour la chaîne 3
  list(alpha2 = -4, gamma2_3 = -0.1, gamma2_6 = -0.02, alpha3 = 0.1, beta3 = -0.05, gamma3_1 = -0.8,
  gamma3_4 = -0.04, delta3_2_3 = -0.2)

# DONNEES
  list(
#Issues de l'expérience
#Nombre de saumons étudiés
  n=56,
#Numéro du premier jour de présence des saumons à l'obstacle du Bazacle
  j1=c(723,1063,679,69,360,343,1006,715,733,130,338,113,738,687,339,686,330,290,1043,1414,722,1419,116,
  720,725,746,684,742,1075,300,106,734,749,1064,1405,21,109,297,729,749,1064,667,1035,20,26,120,307,
  336,742,746,742,747,752,347,712,1003),
#Nombre de jours de fréquentation du site par les saumons radiomarqués
  Nb_J_bloquage=c(126,61,55,34,30,21,17,15,13,11,11,10,10,8,8,7,6,5,4,4,4,3,3,3,3,2,2,2,2,2,2,2,1,1,1,1,1,1,1,
  1,1,1,1,1,1,1,1,1,1,1,1),
#Indication des poissons franchissant (1) ou ne franchissant pas (0) l'obstacle du Bazacle
  f=c(1,0,0,1,0,0,0,0,0,1,0,0,0,1,0,1,1,1,1,0,1,1,1,1,1,1,0,1,1,0,1,1,1,1,1,1,1,1,1,0,0,1,1,1,1,1,1,1,1,0,0,0,1,1,1,1,1,1,1,1,0,0,0),
#Indication des poissons renonçant (1) ou ne renonçant pas (0) à franchir l'obstacle du Bazacle
  r=c(0,1,1,0,1,1,1,1,1,0,1,1,1,0,1,0,0,0,0,1,0,0,0,0,0,0,1,0,0,1,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,1,1,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,0,1,1,1),
#Code d'état général des poissons radiomarqués
  Cod_etat=c(1,2,3,3,2,1,1,2,1,1,1,3,1,2,2,3,1,1,3,1,1,1,1,2,1,1,1,2,1,1,1,1,2,1,2,2,1,1,2,3,3,3,3,3,2,1,1,1,1,2,2,1,2,2,1,3),

```

```

#Moyennes des covariables environnementales calculées sur les jours avec au moins une présence effective de saumon
  Mean_logQport=4.76,
  Mean_O2baza=92.46,
  Mean_Tbaza=18.206,
  Mean_Jour_julien=202,
#Listes des covariables environnementales
  Jour_julien=c(182,183,184,...),
  O2baza=c(103.6,100.2,99.2,...),
  Tbaza=c(19.4,19.3,17.7,...),
  logQport=c(4.80,4.71,4.72,...),
#Nombre de périodes
  NbPeriode=19,
#Nombre de saumons présents en aval du Bazacle pour chaque période
  indice_n_pr_periode=c(56,35,27,22,18,17,16,15,13,11,9,8,7,6,5,4,3,2,1),
#Durée de chaque période
  duree_periode=c(1,1,1,1,1,1,1,2,2,2,2,4,9,4,21,6,65),
#Nombre de saumons franchissant au cours de chaque période
  nb_franchi_obs_period=c(16,7,4,3,1,1,1,1,0,1,0,0,0,0,1,0,0,1),
#Nombre de saumons renonçant au cours de chaque période
  nb_renonce_obs_period=c(5,1,1,1,0,0,0,1,2,1,1,1,1,1,1,0,1,1,0)
)

```


ABSTRACT

As is the case in many other countries, France's rivers are obstructed by tens of thousands of artificial weirs and dams. These structures disturb the fish population in many ways, particularly by modifying water quality and habitat. But above all they hinder their up and downstream circulation, with migratory species suffering the most. Over the last few decades, different types of fishway have been developed to reduce the impact of these obstacles. Their efficiency has only been evaluated more recently, however the earliest results have proved rather disappointing, and have highlighted the need for progress in the field. To improve fish passage at these obstacles, including those which are already equipped with fishways, will require more knowledge of the factors that facilitate the passing of fish, and also the processes involved during passing.

The Atlantic salmon, *Salmo salar* L., was selected as the biological model, because of its long migrations through inland waterways and the many obstacles it has to overcome. The approach followed by this thesis consisted in acquiring a large set of pass attempts occurring at a series of obstacles. Two rivers were used for this study, the Aulne, a small coastal river, and the Garonne, the third largest river in France by flow. These two rivers share the characteristic of being obstructed by a large number of weirs and dams of different kinds. Fish movements on the Aulne and the Garonne were tracked by telemetry (radio-tracking), the only technique able to identify upstream passes while monitoring fish behaviour during pass attempts.

The first part of the study consisted in characterising the impact of the dams being studied. An analysis of each found that there was considerable variation between the sites in passage rates and delays to migration, and also between years for a given site. In both cases, the cumulative effect of the obstacles seems to be highly significant because they provide the principal factor for 'loss' during anadromous migration on both rivers.

An analysis of the variability between sites revealed different factors likely to influence the passability of the obstacles studied, whether related to the river (width, average discharge), the obstacle (run-off-river configuration vs configuration with a bypass channel, height), the fishway (location, flow, complementary attraction flow, type, quality of dimensioning) or the fish (length). These factors were not in themselves sufficient to account fully for the variability observed. The least efficient group of fishways includes old and wrong-designed pool fishways with a plunging flow and also the two fish lifts studied; this last result is mainly due to only one of them, the Golfech fish lift, which shows a particularly low efficiency. Detailed tracking of the movements of radio-tagged salmon at this lift identified causes of its lack of performance; certain of these are related to the constraints imposed by such mechanisms, which require the fish to be trapped.

A study of passability variations for a given obstacle was undertaken by modelling based on the survival analysis method. This model was developed using the Bayesian approach which is well adapted to deal with small samples. It considers two competing events: passing and renunciation, the latter defined by the last retreat downstream, with the fish not returning to the obstacle. As an example, it was applied to an obstacle on the Garonne (the Bazacle weir, in Toulouse) and showed the negative influence that river flow, temperature, poor health in the salmon and the time spent before the obstacle can have on the probability of passing. At this site, renunciation was encouraged by low concentrations of dissolved oxygen (a variable that indicates water quality), and also by early season arrival at the foot of the site. An advantage of the model developed specially for this study is that it can be generalised: it can therefore be used to make predictions from any set of observation data about the pass-or-renounce behaviour of migrating fish facing an obstacle, such behaviour always being influenced by co-variables. The model can thus be used to evaluate the passability of an obstacle and also to understand the factors governing it.

Key-words : obstacles, fishways, passability, diadromous fish, *Salmo salar*, radio tracking, upstream migration, modelling.