



HAL
open science

Dynamique spatio-temporelle des populations de truites en milieu naturel et au voisinage des ouvrages hydroélectriques

Victor Bret

► **To cite this version:**

Victor Bret. Dynamique spatio-temporelle des populations de truites en milieu naturel et au voisinage des ouvrages hydroélectriques. Zootechnie. Université de Lyon, 2016. Français. NNT : 2016LYSE1051 . tel-01382903

HAL Id: tel-01382903

<https://theses.hal.science/tel-01382903v1>

Submitted on 17 Oct 2016

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.



N° d'ordre NNT : 2016LYSE1051

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LYON
opérée au sein de
l'Université Claude Bernard Lyon 1

Ecole Doctorale N° 341
Evolution Ecosystème, Microbiologie, Modélisation (E2M2)

Spécialité de doctorat :
Ecologie des communautés, fonctionnement des écosystèmes, écotoxicologie

Soutenue publiquement le 04/05/2016, par :
Victor Bret

**Dynamique spatio-temporelle des
populations de truites
en milieu naturel et au voisinage des
ouvrages hydroélectriques**

Devant le jury composé de :

Pr. Daniel BOISCLAIR, Université de Montréal	Rapporteur
Dr. Etienne PREVOST, INRA St Pée-sur-Nivelle	Rapporteur
Pr. Sylvain DOLEDEC, Université Lyon 1	Examineur
Pr. Pascal LAFFAILLE, INPT/ENSAT Toulouse	Examineur
Dr. Hervé CAPRA, IRSTEA Lyon	Co-directeur
Dr. Véronique GOURAUD, EDF R&D Chatou	Encadrante

« Counting fish is like counting trees except they are invisible and they move »

J. Schnute 1987

Remerciements

Les pages qui suivent sont le fruit de trois belles années, au cours desquelles j'ai bénéficié du soutien de nombreuses personnes. Les remercier me tient donc à cœur. Essayons de faire court... Mais ça ne sera pas facile !

Je tiens tout d'abord à remercier énormément ceux qui m'ont encadré tout au long du projet, l'équipe de choc et de charme formée par Nicolas Lamouroux, Hervé Capra et Véronique Gouraud (je vous laisse deviner quel adjectif se rattache à qui !). Nico, Hervé, même si vos emplois du temps et la distance n'ont pas simplifié les échanges, vous avez toujours eu à cœur le bon déroulement de cette thèse. Merci de m'avoir toujours poussé à faire mieux par vos critiques constructives, vos encouragements et vos conseils, même entre deux portes. J'espère avoir finalement un jour l'occasion de me poser autour d'un verre avec vous ! Merci à toi, Véro, qui m'a suivi au quotidien. Toujours bienveillante et compréhensive, tu as été rassurante et optimiste, ce qui m'a permis de le rester moi-même jusqu'au bout ! Tu es l'encadrante de proximité que je souhaite à tous doctorants ! Un grand merci à vous trois (et à Régis !) de m'avoir fait confiance il y a un peu plus de trois ans !

Je remercie aussi chaleureusement les autres personnes qui se sont penchées sur mes travaux. Les échanges ont toujours été captivants et ont permis à cette thèse d'aboutir à sa forme actuelle. Je remercie tout d'abord ceux qui ont accepté de l'évaluer : Daniel Boisclair et Etienne Prévost, rapporteurs, et Sylvain Dolédec et Pascal Laffaille, examinateurs lors de la soutenance. Un grand merci également à ceux qui ont participé aux comités de pilotage : Franck Cattaneo, Etienne Rivot et Jérémy Piffady (et même Philippe Baran quand les locaux n'étaient pas inondés !). J'ai grandement apprécié vos conseils éclairés et nos discussions se sont prolongées bien au-delà des comités de pilotage... jusqu'à des collaborations sur un article pour Etienne et Jérémy ! Il était important pour moi de savoir que je pouvais compter sur vos lumières en parcourant les routes tortueuses des modèles hiérarchiques Bayésiens. Merci aussi à Benjamin Bergerot, compagnon de route en Terre de Synchronie, dont le soutien a été salutaire (surtout autour de la 10^e version de ce premier article) !

D'autres discussions, plus ponctuelles mais toutes aussi éclairantes, m'ont permis de bénéficier de l'expertise de Jean-René Malavoi, Kamal El Kadi Abderrezzak, Frédéric Hendrickx, Matthieu Floury, Yves Souchon, Nicolas Poulet, Jean-Marc Lascaux, Marc Delacoste... et bien d'autres ! Un grand merci à eux !

Bien évidemment, je n'oublie pas les membres des trois équipes qui m'ont accueilli ! Leur bonne humeur et leurs conseils ont assuré le bon déroulement moral et technique de ce projet.

Je remercie Evelyne Tales et toute l'équipe d'IRSTEA Antony, où j'ai surgi de temps à autre en fin de contrat, pour leur compréhension et leur soutien, en particulier à l'avant-veille de la soutenance.

Merci aux trublions de l'IRSTEA Lyon, qui m'ont toujours accueilli chaleureusement lors de mes passages plus ou moins longs : Calou, Catherine, Coralie, Guillaume, Hervé P, Laura, Raph, Ross et Thibault. Merci aussi à Vanessa et Adeline, qui m'ont aidé à gérer les complications administratives !

Un grand merci à tout le LNHE, et en particulier aux mamans-poules et aux papys-grognons de P76. Merci à Anne, Cécile, Christine, Géraldine, Julie, Laure et Laurence pour leur bienveillance (mention spéciale à Laurence, que j'ai dérangé environ 500 fois 2 minutes...). Merci à Antony, Eric, Gilles, Nicolas et Stéphane pour votre humour potache, voir caustique (Christine, j'aurai pu te mentionner ici finalement !). Merci à tous pour votre disponibilité, vos conseils et les pauses thés (qu'Éric jalouse secrètement). J'allais au bureau avec le sourire, et vous y êtes pour beaucoup ! Merci aussi à Eloïse, Pascale et Martine pour leur assistance administrative et à Marie et Juliette, avec qui j'ai pu faire mes armes en tant qu'encadrant de stage. Enfin, merci aux autres acolytes catoviens avec qui j'ai partagé de très bons moments : Cindy, Amélie, Cécile et bien sûr à toi, Vincent, compère du premier au dernier jour ! Petite pensée pour toi aussi Roger, qui es parti trop tôt.

Enfin, puisque cette thèse n'aurait pas été la même sans les jolies données sur lesquelles elle s'appuie, je tiens à tirer mon chapeau aux collègues qui ont participé à toutes les campagnes de terrain (historiques ou au cours de cette thèse). Merci en particulier à l'EMMN (Bruno, Fabien, Paul, Lamine, Matthieu et Véronique), aux lyonnais (Calou et Raph en première ligne), à Alain, le Superman de l'ONEMA, et tous les autres agents que j'ai sollicités (Nicolas Poulet, Samuel Dembski... et beaucoup d'autres !), aux bureaux d'études (mention spéciale à ECOGEA), aux Fédérations de pêche, à la DTG, Météo France... J'ai enfin une pensée pour un agent de proximité en particulier : l'âne de Saint-Sauveur-Lendelin. Merci d'avoir essayé de boulotter Laurence, tu m'as offert un spectacle que je ne suis pas prêt d'oublier !

Comment finir sans remercier aussi mes amis et ma famille, qui m'ont permis de ménager (presque) tout au long de ma thèse des moments de détente. Difficile de vous citer tous sans faire éditer cette thèse en deux volumes... Je me contenterai donc de remercier tous ceux avec qui j'ai partagé des soirées posées (ou un peu moins...), euclidiennes (ou un peu moins...), des jeux (de société, de rôle, d'enquête, d'évasions ou toutes autres idées étranges...), des sorties au resto, en montagne (hallucinées ?), sur les champs de J... A vous qui rentrez dans une (ou plusieurs) catégories : Merci les copains ! Mention spéciale (inévitabile) à Pauline, Antoine, Béren et Paulo qui se retrouveront dans l'ensemble de ces catégories !

Instant mouchoir : Merci à Mam' et Pa' pour votre soutien tout au long de ces années (et en particulier au cours des trois dernières). Savoir que vous êtes toujours là en cas de besoin, ce n'est pas rien !

Mes derniers (et infinis) remerciements sont pour toi, Lilie. Il est beaucoup plus facile de mener une aventure comme celle-ci quand on se sait soutenu. Tu as su juguler mes doutes et tu m'as poussé à donner le meilleur de moi-même. Tu ne te rends pas compte de tout ce que je te dois. Alors... MERCI !

Pas si court que ça ces remerciements en définitive...

En tout cas, j'espère que vous apprécierez autant la lecture de ce manuscrit que j'ai aimé vous côtoyer tous !

Résumé

Bien que l'écologie de la truite (*Salmo trutta*) ait déjà été bien étudiée, les processus expliquant la dynamique spatio-temporelle des populations restent à caractériser. L'objectif de cette thèse était d'identifier les processus démographiques (ex. survie ou déplacements) et l'influence des processus biotiques (interactions entre individus) et abiotiques (conditions environnementales) qui structurent dans le temps et dans l'espace les différentes classes d'âge (alevins, juvéniles et adultes) de ces populations.

J'ai étudié l'influence sur la survie apparente de (1) la densité-dépendance et (2) des conditions environnementales vécues directement par les truites (habitat hydraulique et température de l'eau). Pour évaluer la transférabilité des résultats, j'ai évalué (3) l'échelle spatiale (globale ou locale) à laquelle opéraient les processus et (4) si ces processus variaient entre populations (approche hiérarchique).

J'ai considéré la dynamique de 45 populations de truites dont 22 sont situées à l'aval d'un ouvrage hydroélectrique. A large échelle, il est apparu que le recrutement de populations séparées par des distances allant jusqu'à 75km peut être synchronisé par de fortes crues lors de l'émergence des alevins ou des déplacements du substrat de ponte. Nous avons synthétisé les résultats de l'application d'un modèle déterministe de dynamique de population, calibrés localement sur neuf stations aux conditions environnementales bien caractérisées. Cette synthèse a montré que des processus locaux influençaient directement la dynamique des populations. Enfin, la construction d'un modèle hiérarchique a montré le rôle structurant de la mortalité densité-dépendante des juvéniles et des adultes, dont l'intensité augmentait en l'absence d'abris (<2% de la surface) ou variait avec la température de l'eau (diminution pour les juvéniles et augmentation pour les adultes).

Ce travail fournit des bases scientifiques aux gestionnaires d'ouvrages hydro-électriques pour leur permettre de limiter leur influence sur les populations de poissons et répondre ainsi aux demandes réglementaires.

Mots-clefs : Truite commune, *Salmo trutta*, dynamique de populations, conditions environnementales, hydraulique, tronçon court-circuité, synchronie, échelle spatiale, modèle hiérarchique Bayésien.

Thèse réalisée dans le cadre de l'équipe HYNES

EDF R&D

LNHE

6, quai Watier

78401 Chatou

France

IRSTEA Lyon-Villeurbanne

UR MALY

5, rue de la Doua

69100 Villeurbanne

France



Spatiotemporal dynamics of brown trout populations in natural and bypassed reaches

Abstract

Brown trout (*Salmo trutta*) ecology was largely studied. However, the processes structuring the spatiotemporal patterns of population dynamics remain unclear. The objective of this thesis was to identify the demographic processes (e.g. survival or displacements) and the influence of biotic (between-individuals interactions) and abiotic (environmental conditions) processes structuring the age-stages (fry, juveniles and adults) of these populations in time and space.

I studied the influence on apparent survival of (1) density-dependence and (2) environmental conditions experienced by trouts (hydraulics and water temperature). To assess the results' transferability, I studied (3) the spatial scale (global or local) of influence of the processes and (4) if those processes varied among populations (hierarchical approach).

I considered the dynamics of 45 trout populations, 22 being located downstream a hydropower facility. At a large scale, the recruitment of distant populations (up to 75 km apart) may be synchronized by large floods during emergence of fry or by spawning substratum displacements. We summarized the results of a determinist population dynamics models, locally calibrated on nine reaches showing well-described environmental conditions. This summary revealed the influence of various local drivers on population dynamics. Finally, a hierarchical model showed that density-dependent mortality among juveniles and adults was a key biotic process. The strength of the competition was greater in absence of shelter (<2% of the surface) and varied with water temperature (decreasing for juveniles and increasing for adults).

The results of this work will provide scientific basis to hydropower facility managers. This will help them to reduce their influence on trout populations and respond to regulatory demands.

Key words: Brown trout, *Salmo trutta*, population dynamics, environmental conditions, hydraulics, bypassed section, synchrony, spatial scale, hierarchical Bayesian model.

Table des matières

1	Introduction	13
1.1	Contexte et objectifs	13
1.2	Comprendre les processus démographiques et biotiques.....	15
1.2.1	Le cycle de vie de la truite : une base de connaissance solide.....	15
1.2.2	... mais qui continue de soulever des questions.....	16
1.3	Identifier les facteurs environnementaux structurant.....	18
1.3.1	Le débit, facteur explicatif majeur de la dynamique des salmonidés	18
1.3.2	Conditions hydrauliques et géomorphologiques : Décrire la réalité locale	18
1.3.3	Rôle de l'habitat disponible.....	19
1.3.4	La température, facteur structurant les écosystèmes aquatiques	19
1.3.5	Influences combinées des facteurs	20
1.4	Considérer l'influence anthropique : enjeux opérationnels et réglementaires.....	21
1.4.1	Influence d'un ouvrage hydroélectrique	21
1.4.2	Enjeux réglementaires.....	22
1.5	Comprendre les processus et leur échelle spatiale par des approches de modélisation	23
1.5.1	Modèles de dynamique de populations.....	23
1.5.2	A quelle échelle se placer pour modéliser ces systèmes ?.....	24
1.6	Organisation du manuscrit	26
1.6.1	Synthèse des questions à considérer	26
1.6.2	Organisation du manuscrit	27
2	Mobilisation et constitution d'un jeu de données complet.....	28
2.1	Description du jeu de données.....	28
2.2	Suivis des populations et des conditions environnementales	29
2.2.1	Suivis des populations : combinaison de jeu de données et biais potentiels	29
2.2.2	Conditions environnementales : sources multiples et modèles prédictifs	29
2.3	Caractérisation du jeu de données.....	31
2.3.1	Niveaux moyens des populations et tendances temporelles	31
2.3.2	Dynamique de populations moyenne	32
2.3.3	Influence des barrages visible ?	33
2.4	Utilisation des données dans les Articles	34
3	Apports des études à différentes échelles spatiales	36
3.1	Analyse des populations à large-échelle	36
3.1.1	Contexte et démarche	36
3.1.2	Résultats	37
3.2	Modélisation des dynamiques de populations locales	39
3.2.1	Modéliser les processus locaux	39
3.2.2	Résultats	40

4	Modélisation du cycle de vie : modèle hiérarchique Bayésien à états latents	43
4.1	Comprendre les variabilités inter-stations dans la dynamique de populations	43
4.1.1	Construction d'un modèle hiérarchique Bayésien à états latents	43
4.1.2	Résultats	45
4.2	Poursuivre le développement du modèle	48
4.2.1	Améliorer la dynamique temporelle en intégrant d'autres facteurs abiotiques	48
4.2.2	Intégration des déplacements d'individus	49
4.2.3	Dynamique spatiale, croissance et échantillonnage	50
4.2.4	Modéliser la dynamique des incertitudes de processus	50
4.2.5	Affiner la modélisation des timings des processus	51
5	Synthèse.....	52
5.1	Apports sur la connaissance des processus démographiques (Figure 26).....	52
5.2	Identification de facteurs environnementaux structurants (Figure 28).....	55
5.3	Influence anthropique et perspectives pour la gestion (Figure 29).....	57
5.4	Une stratégie d'échantillonnage à améliorer ?	59
	Références bibliographiques	60
	Articles.....	69
	Article 1	71
	Article 2	85
	Article 3	103
	Annexes	133
	Annexe 1 : Caractéristiques des stations	134
	Annexe 2 : Fiches descriptives des stations	137
	Annexe 3 : Caractéristiques physiques des stations	185
	1. Caractéristiques physiques moyennes des stations utilisées.....	185
	2. Caractéristiques physiques des stations : répartition spatiale.....	185
	Annexe 4 : Traduction des seuils de débits de l'Article 2 en seuils de vitesses	187
	Annexe 5 : Intégration des déplacements dans le modèle hiérarchique Bayésien	188
	1. Migrations constantes.....	188
	2. Déplacements densité-dépendants	188
	3. Premiers résultats de ces approches.....	189
	Annexe 6 : Modéliser la dynamique des incertitudes de processus	193
	1. Variations temporelles ?	193
	2. Variations spatiales ?.....	195
	Références bibliographiques des Annexes.....	197

Liste des publications

Article 1: Bret V., Bergerot B., Capra H., Gouraud V., Lamouroux N. (2015). Influence of discharge, hydraulics, water temperature, and dispersal on density synchrony in brown trout populations (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 73(3): 319-329. Doi:10.1139/cjfas-2015-0209

Contribution : Construction du jeu de données, analyses statistiques et rédaction de l'article

Article 2: Tissot L., Bret V., Capra H., Baran P., Gouraud V. Main potential drivers of trout population dynamics in bypassed stream sections. Accepté pour publication dans *Ecology of Freshwater Fish* (en cours de révision)

Contribution : Construction du jeu de données, évaluation de la qualité du modèle et contribution à l'écriture de l'article

Article 3: Bret V., Capra H., Gouraud V., Lamouroux N., Piffady J., Tissot L., Rivot E. Understanding between-reach variations in brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics using a Hierarchical Bayesian state-space model. Soumis au *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.

Contribution : Construction du jeu de données, analyses statistiques et rédaction de l'article

Liste des communications orales

Bret V., Capra H., Gouraud V., Lamouroux N. Modeling apparent survival rates of juvenile and adult brown trouts from annual long-term monitoring. Accepté à *Advances in the population ecology of stream salmonids IV*, Girona, Espagne. Mai 2015.

Bret V., Capra H., Gouraud V., Lamouroux N., Piffady J., Tissot L., Rivot E. Hierarchical Bayesian modeling of brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *International Symposium on Ecohydraulics*, Melbourne, Australie. Février 2016.

Liste des abréviations

Termes techniques (synthèse et annexes en français)

ACP	Analyse en Composante Principale
SPU	Surface pondérée utile
TCC	Tronçon court-circuité
VHA	Valeur d'habitat

Termes techniques (articles en anglais)

BPS	Bypassed Sections
HBM	Hierarchical Bayesian Model
MCMC	Markov Chain Monte Carlo
NSC	Nash-Sutcliffe Coefficients
PCMR	<i>Per Capita</i> Mortality Rate
PDF	Probability Distribution Function
PDM	Population Dynamics Model
RMSE	Root Mean Squared Error
RSD	Relative Standard Deviation
SSVS	Stochastic Search Variable Selection
WUA	Weighted Usable Area

Organismes & Dispositifs

CIFRE	Convention Industrielle de Formation par le Recherche
EDF	Electricité De France
ECOGEA	Etudes et Conseils en Gestion de l'Environnement Aquatique
ENSAT	Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Toulouse
IRSTEA	Institut national de Recherche en Sciences et Technologie pour l'Environnement et l'Agriculture
UICN	Union Internationale pour la Conservation de la Nature

1 Introduction

1.1 Contexte et objectifs

Si les activités humaines influencent tous les milieux, les écosystèmes aquatiques continentaux (dits « lotiques ») sont plus menacés d'extinction que les écosystèmes terrestres, qui bénéficient pourtant de plus d'attention en terme de conservation (Melles *et al.* 2012). Les écosystèmes lotiques sont menacés par la surexploitation, la pollution des eaux, la dégradation des habitats, l'invasion d'espèces exotiques ou la modification du débit (Dudgeon *et al.* 2006). Les prélèvements d'eau sont nécessaires à l'industrie, l'irrigation, la production d'eau potable, mais surtout à la production d'électricité (2/3 des prélèvements¹). Les ouvrages hydro-électriques influencent des tronçons de cours d'eau en utilisant ou détournant une partie du débit naturel. Les réglementations française et européenne (Directive Cadre sur l'Eau ; Loi sur l'Eau et les Milieux Aquatiques) demandent aux gestionnaires d'ouvrages d'évaluer leur impact et d'adopter des modes de gestion garantissant le bon fonctionnement des écosystèmes.

Les ouvrages hydro-électriques étant implantés dans 80% des cas sur des cours d'eau d'altitude, la protection de la truite commune, *Salmo trutta*, est particulièrement visée. Cette espèce emblématique, très prisée pour la pêche sportive, présente une répartition mondiale (Elliott 1994 ; Klemetsen *et al.* 2003). Elle n'est considérée comme une espèce protégée ni au niveau européen (Freyhof & Brooks 2011), ni en France (UICN-France *et al.* 2010). Elle est toutefois en déclin en Suisse (-50% depuis les années 80 ; Friedl 1999 (en allemand) cité dans Borsuk *et al.* 2006) ou en France (-7% depuis 1990 ; Poulet *et al.* 2011). Elle apparaît à l'inverse comme invasive dans d'autres pays où elle colonise des zones vierges (ex. Iles Kerguelen ; Labonne *et al.* 2013) ou menace des espèces endémiques (ex. Cyprinidae d'Afrique du Sud ; Keith *et al.* 2011). La gestion et la protection de cette espèce sont ainsi au cœur de nombreux enjeux opérationnels et écologiques.

Pour répondre à ces enjeux, les gestionnaires doivent disposer de bases scientifiques et d'outils permettant de comprendre la dynamique des populations (i.e. groupes d'individus de la même espèce qui occupent un milieu délimité). Cela nécessite de s'intéresser aux processus démographiques (survie, reproduction et déplacements) qui régissent son cycle de vie. On pourra alors détecter des écarts entre la dynamique de populations naturelles et de populations influencées par des ouvrages. Plus largement, l'acquisition de connaissances et de données sur les survies moyennes, les capacités de déplacements, ou la sensibilité de chaque phase de développement permet de lutter contre la prolifération d'espèces invasives (ex. McKee *et al.* 2009), d'améliorer la gestion des espèces exploitées par la chasse et la pêche (ex. Kristensen *et al.* 2013) ou de protéger certaines espèces menacées (ex. Guimarães *et al.* 2014). Ces processus démographiques sont influencés par les interactions entre individus (ou facteurs biotiques), qui peuvent prendre la forme de relations trophiques ou de compétitions intra- ou inter-spécifiques, et sont fortement dépendants de l'environnement (Stenseth *et al.* 2002). Les facteurs extérieurs, dits abiotiques, limitent ou favorisent la survie et l'implantation d'une population.

Les facteurs biotiques et abiotiques agissant à différentes échelles d'espace et de temps, les populations présentent une dynamique spatio-temporelle complexe. L'évolution dans le temps des conditions climatiques peut, par exemple, expliquer une grande part de la dynamique temporelle d'une population. Par exemple, Flesch (2014) a montré que 75% du signal temporel d'une population de chevêchette brune (*Glaucidium brasilianum*) peut être expliqué par les températures et les précipitations moyennes annuelles. Les processus abiotiques opèrent en cascade selon leur échelle spatiale d'influence, gouvernant les dynamiques physiques et biologiques à plus petite échelle (Frissell *et al.* 1986; Townsend *et al.* 2003). Par exemple, les fluctuations du climat à l'échelle du globe influencent les processus observés au niveau d'un bassin versant ou d'un tronçon. Des facteurs

¹ Source : <http://www.statistiques.developpement-durable.gouv.fr/lessentiel/ar/234/0/prelevements-deau-usage-ressource-2.html>

généraux sont donc susceptibles de structurer un ensemble de populations connectées (appelées « métapopulation »), ou déconnectées. L'étude de *Chen et al. (2011)* a identifié que les espèces terrestres tendent globalement à se distribuer plus en altitude (+11m par décade en moyenne) et dans des latitudes supérieures (+16.9km par décade en moyenne) en réponse aux changements climatiques. Des processus locaux, agissant à l'échelle d'un individu ou d'une population, vont en revanche moduler cette dynamique globale. De telles variations ont notamment été identifiées entre des populations très proches géographiquement. Par exemple, le succès reproducteur de l'étourneau, étudié sur 29 ans par *Brickhill et al. (2015)*, varie de 15% entre zones distantes de moins d'1.5 km. Ces questions d'échelles d'influence sont formalisées à travers la théorie des filtres écologiques (*Southwood 1977 ; Poff et al. 1997*). Pour y répondre, il faut considérer l'échelle spatiale des processus à l'œuvre. Identifier une dynamique globale, c'est-à-dire opérant quel que soit le milieu considéré, est possible en étudiant de nombreuses populations distantes (étude multi-sites, à 'large-échelle'). Pour capturer les dynamiques locales, on peut étudier la population d'un seul site ou de quelques sites proches (étude 'locale'). La connaissance du milieu local permet d'aboutir à des résultats très précis mais qui peuvent être difficiles à transférer à d'autres milieux et à plus large échelle. Par exemple, le modèle de prédiction de la dynamique de bancs sableux émergents (nécessaires à la reproduction de la petite sterne et du pluvier siffleur) de *Buenau et al. (2014)* permet d'évaluer l'efficacité de mesures de restauration d'habitat uniquement sur la zone où il a été calibré. Il convient alors de comprendre ce qui différencie les dynamiques locales et à quelles échelles opèrent les différents processus. L'échelle temporelle de l'étude est également cruciale, les suivis longs étant susceptibles d'apporter des résultats plus fiables (ex. *Jones & Petreman 2012* mettent en relation la durée du suivi avec l'efficacité de détection des changements de communautés de poissons).

L'objectif de cette thèse, qui s'est déroulée au sein de l'équipe commune HYNES (IRSTEA² – EDF R&D) grâce à un financement Cifre, est d'identifier les clefs de la dynamique de populations de truites (démographie, facteurs biotiques et abiotiques), en cherchant en particulier à évaluer l'échelle spatiale à laquelle les différents processus opèrent. Pour rechercher une influence des ouvrages hydroélectriques sur la dynamique de populations et aboutir à des résultats applicables quel que soit le milieu d'implantation, j'étudie des populations en milieu naturel et en milieu influencé. Je souhaite également développer un outil d'analyse et de prédiction utilisable par les gestionnaires pour explorer des scénarios théoriques intégrant différents modes de gestion ou différentes conditions environnementales. L'objectif final est d'identifier les influences (directes et indirectes) des ouvrages sur les populations et les leviers d'action permettant de les réduire. Ceci afin de permettre une application raisonnée et efficace des réglementations, conciliant protection du milieu et production d'énergie renouvelable.

Dans la suite de cette introduction, je me propose de résumer le contexte des principales questions qui doivent être étudiées pour atteindre ces objectifs. Dans un premier temps, je présente les principaux défis liés à la compréhension des processus démographiques et biotiques chez la truite commune (1.2). Dans un second temps, je décris les facteurs environnementaux susceptibles de structurer les populations (1.3). Ensuite, je synthétise les influences potentielles d'un ouvrage hydro-électrique sur le milieu et les enjeux réglementaires associés (1.4), ainsi que les différents outils disponibles pour comprendre une dynamique de populations (1.5). Enfin, je résume les questions posées et la démarche adoptée pour y répondre avant de présenter l'organisation du manuscrit (1.6).

² IRSTEA : Institut national de Recherche en Sciences et Technologies pour l'Environnement et l'Agriculture

1.2 Comprendre les processus démographiques et biotiques

1.2.1 Le cycle de vie de la truite : une base de connaissance solide...

Des premières études détaillées (ex. *Elliott 1994*) aux synthèses plus récentes (ex. *Gouraud et al. 2014*), les études convergent sur les principales caractéristiques du cycle de vie de la truite (**Figure 1**). Dans le cadre de cette étude, je me suis limité aux populations de truites résidentes, qui réalisent la totalité de leur cycle de vie en cours d'eau (*Keith et al. 2011*). En France, la période de reproduction (« fraie ») se déroule de novembre à février, dans des zones de graviers (diamètre : [1-10cm]) à courant vif. La femelle creuse une cuvette et y dépose les ovules (entre 1000 et 2000 œufs/kg) qui seront fécondés par un ou plusieurs mâles avant que la femelle ne recouvre cette frayère de graviers. Après l'éclosion (environ 400 degrés-jours après la ponte ; généralement entre les mois de janvier et février), les embryons restent dans les espaces interstitiels du substrat. L'émergence des alevins, première phase de la période juvénile, a généralement lieu de mars à avril (après 400 degrés-jours supplémentaires). Cette phase critique d'émergence, caractérisée par l'apprentissage de la nage et le début de l'alimentation exogène, est associée à de fortes mortalités (*Elliott 1994*). Les juvéniles développent dès lors un comportement territorial marqué. Au cours de leur première année de vie, les alevins sont appelés 0+. Les juvéniles de plus d'un an sont nommés 1+. La maturation sexuelle s'effectue chez la femelle majoritairement après plus de deux ans (*Baglinière & Maisse 2002* ; stade >1+, noté 'Ad' dans cette thèse). Les migrations vers les zones de frayères ont lieu généralement de fin septembre à fin janvier (*Ovidio et al. 1998*).

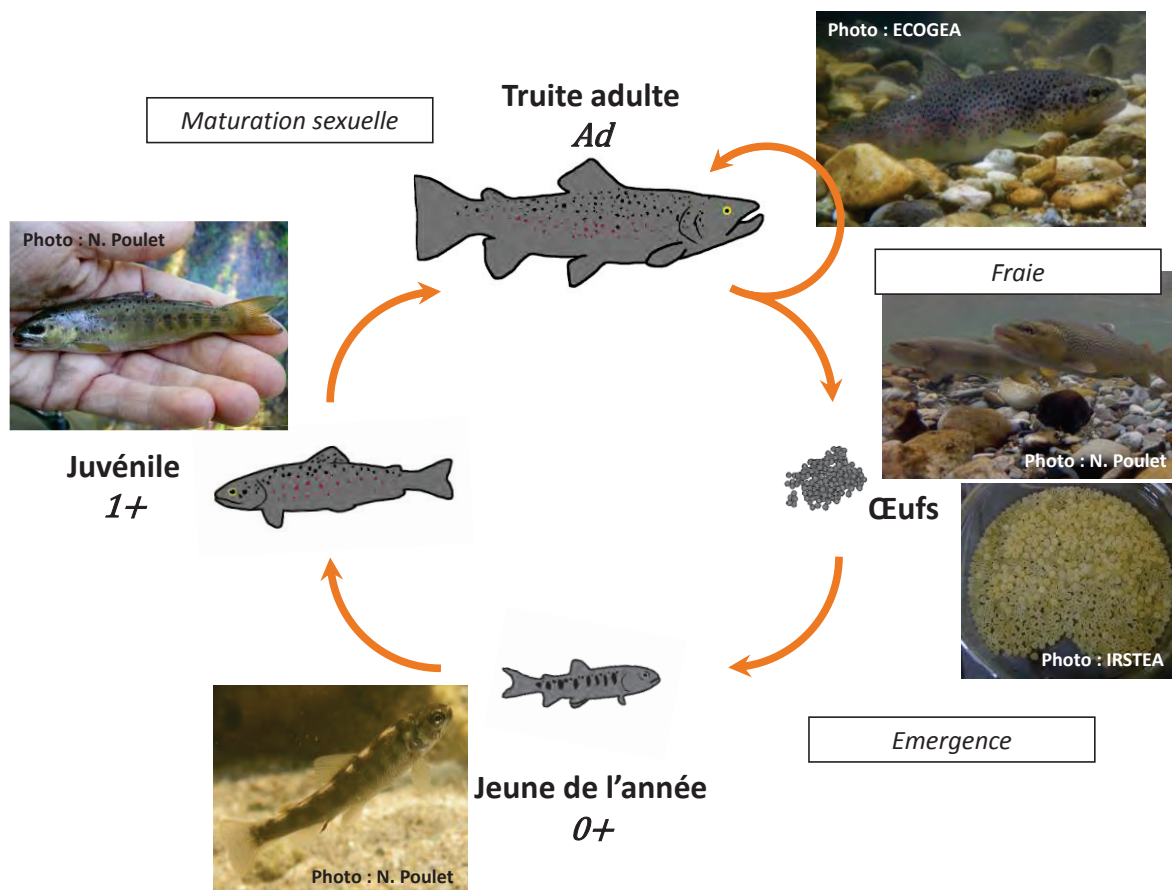


Figure 1. Cycle de vie simplifié de la truite commune, *Salmo trutta*. Le passage d'un stade au suivant est le résultat de nombreux processus (survie, mortalité liée à l'environnement, etc.).

1.2.2 ... mais qui continue de soulever des questions

1.2.2.1 *Le recrutement est-il prévisible ?*

Si la plupart des processus démographiques (notamment les survies des 0+ aux 1+, des 1+ aux adultes ; ex. *Cattaneo et al. 2002* pour la truite) sont facilement identifiables, certaines relations sont difficiles à appréhender en milieu naturel. En théorie, le lien entre stock reproducteur et recrutement (stock de 0+) de l'année suivante est évident. Cette relation est toutefois très difficile à observer et à prédire en milieu naturel et le recrutement apparait souvent comme un processus aléatoire tant les variations interannuelles sont importantes. Chez la truite, si une relation stock-recrutement a été identifiée par *Elliott (1994)* dans un petit cours d'eau anglais (0,8 m de large en moyenne) très bien étudié, la majorité des auteurs concluent que ce sont plutôt les conditions abiotiques qui déterminent le niveau du recrutement (ex. *Cattaneo et al. 2002* ou *Lobón-Cerviá 2013*).

La compréhension du processus de recrutement est pourtant capitale puisqu'il assure le maintien dans le temps d'une population. La dissociation apparente entre adultes et juvéniles montre que les populations de truites peuvent présenter une très forte résilience (capacité d'un système à se rétablir à la suite d'une perturbation), un stock faible de reproducteurs pouvant être suffisant pour assurer un bon recrutement (*Lobón-Cerviá 2009*).

1.2.2.2 *Quelle est la variabilité des processus démographiques ?*

Une vision générale du cycle de vie suppose que tous les processus sont stables dans le temps et l'espace. Cette hypothèse est classiquement faite en dynamique de populations (*Coulson et al. 1999*). Toutefois, la truite montre des processus démographiques spatialement variables en France. *Gouraud et al. (2004)* ont par exemple identifié des variations de longévité (4 ans sur l'Oir et la Roche en Basse-Normandie et 7 ans sur la Neste d'Oueil et la Neste d'Oô dans les Pyrénées), de croissance et de fécondité des individus entre populations. L'étude de processus communs à toutes les populations risque alors de ne pas permettre de comprendre les dynamiques locales.

1.2.2.3 *Comment traiter les déplacements d'individus ?*

Le suivi d'une population nécessite de délimiter une zone d'échantillonnage au sein d'un tronçon de cours d'eau, appelée « station », échantillonnée chaque année. Cette station correspond à un système ouvert : des déplacements peuvent avoir lieu entre échantillonnages successifs. La population observée peut alors être composée d'une combinaison d'individus natifs et d'individus non-natifs de la station. Les individus non-natifs peuvent être arrivés sur la station suite à un déplacement volontaire (après avoir quitté un habitat qui n'était plus favorable) ou involontaire (après avoir été entraînés par le courant) ou peuvent y avoir été placés par l'homme (cas de repeuplement). Toutefois, l'importance des déplacements dans la structuration de la population est difficile à investiguer puisque les études de terrain spécifiques aux déplacements sont lourdes à mettre en place. Elles nécessitent des systèmes de capture-recapture (trappes, nasses) et/ou de détection (transpondeurs). Certains stades sensibles, notamment les plus jeunes, sont difficiles à étudier par ces méthodes (*Vatland & Caudron 2015*), même si des méthodes chimiques récentes (fluorescence ; *Richard et al. 2013b*) et la miniaturisation des transpondeurs (*Richard et al. 2013c*) permettent de faciliter ces approches. De plus, identifier l'influence exacte des individus mobiles sur la dynamique des populations nécessiterait des suivis sur plusieurs années. En l'absence de données, les scientifiques n'ont souvent d'autre choix que de considérer les mouvements de truites (et des salmonidés en général) comme étant limités (*Bachman 1984*; *Vøllestad & Olsen 2008* ; *Lobón-Cerviá 2013* ; *Richard et al. 2013a*). Ils s'intéressent alors à des paramètres (ex. survie, croissance, etc.) dits apparents, puisqu'ils y mêlent implicitement les arrivées et les départs d'individus (ex. *Olsen & Vollestad 2001*). Certains auteurs se voient également contraints de supprimer les données qui ne correspondent pas à cette hypothèse (ex. retrait des données associées à une survie apparente > 150% dans *Zorn & Nuhfer 2007*).

Des études s'étant en particulier intéressées aux déplacements de la truite tendent pourtant à montrer que des mouvements significatifs se produisent. Dès l'émergence, des expériences en milieu contrôlé (canaux de 40m de long) ont montré que 80% des individus dévalaient (*Daufresne et al. 2005*). Les individus semblent ensuite pouvoir se déplacer de quelques centaines de mètres à quelques dizaines de kilomètres (*Gowan et al. 1994; Ovidio et al. 1998*). Des déplacements d'adultes ont notamment été identifiés jusqu'à 41km (*Young et al. 2010*). Certaines études estiment même que les arrivées sont un facteur essentiel de la dynamique de certaines populations (ex. *Riley & Fausch 1995; Lund et al. 2003; Gouraud et al. 2008*).

D'autres études continuent toutefois à montrer que la majorité de la population est sédentaire (plus de 70% des juvéniles et des adultes dans *Dieterman & Hoxmeier 2011* ; 80 à 99% des 0+ dans *Cuinat & Héland 1979*). De plus, les déplacements observés sont souvent limités (200m vers l'aval en moyenne pour les 0+ et des distances inférieures pour les individus plus âgés *Vøllestad et al. 2012*; plus de 80% de déplacement de 0+ <100m dans *Vatland & Caudron 2015* et même 60% des déplacements de 0+ <30m dans *Richard 2014*). Il semblerait donc que des différences notables dans les dynamiques de déplacements puissent exister d'une rivière à l'autre, comme cela avait déjà été souligné par *Baglinière et al. (1989)* ou *Rodriguez (2002)*. Certaines zones pourraient même fonctionner comme des sources ou des récepteurs de juvéniles (*Lund et al. 2003*), selon les habitats disponibles.

1.2.2.4 Quelle est l'influence de la densité-dépendance sur la survie ?

Il y a plus de deux siècles, *Malthus (1798)* développa l'idée qu'une population naturelle ne pouvait pas croître indéfiniment. La taille maximale que peut atteindre la population, nommée « capacité d'accueil » du milieu, est influencée par la disponibilité en nourriture et en habitats utilisables. Avec l'augmentation des densités et la diminution des ressources disponibles par individu, la compétition entre individus d'une même espèce (compétition intraspécifique ; *Verhulst 1845*) augmente, ce qui réduit les probabilités de survie (on parle de mortalité densité-dépendante) ou les taux de croissance. Cette compétition a par exemple été décrite en milieu marin pour prédire le recrutement à travers les relations de *Ricker (1954)* et de *Beverton & Holt (1957)*.

L'identification de la densité-dépendance chez la truite est pourtant difficile. Si une densité-dépendance a pu être démontrée entre jeunes individus (*Cattanéo et al. 2002 ; Richard et al. 2013a*), *Nicola et al. (2008)* soulignent que les milieux naturels s'avèrent rarement saturés. Cette compétition entre jeunes individus opère donc rarement et s'est révélée impossible à détecter dans plusieurs études (*Elliott & Hurley 1998; Lobón-Cerviá 2013*). La densité-dépendance entre truites adultes a été identifiée en Espagne par *Lobón-Cerviá (2012)* qui a étudié 170 cohortes (groupes de truites de la même année, suivies jusqu'à leur disparition) sur 12 stations. Il conclut que ce processus opère indépendamment de l'échelle ou du contexte de l'étude. Pourtant, appliquer ce résultat pour mettre en place un plan de gestion est risqué si l'intensité de ce processus varie également entre populations. La densité-dépendance peut en effet contrer les effets d'un plan de gestion, comme lors d'un reempoisonnement (introduction de poissons d'élevage pour soutenir un stock naturel exploité). *Richard (2014)* identifie notamment qu'une augmentation de la quantité d'individus déversés est susceptible d'entraîner une augmentation des mortalités et des départs densités-dépendants, réduisant ainsi l'efficacité de la mesure dans un milieu saturé.

1.3 Identifier les facteurs environnementaux structurant

En milieu lotique, les poissons sont soumis à des régimes variables de débit, de conditions hydrauliques et de températures.

1.3.1 Le débit, facteur explicatif majeur de la dynamique des salmonidés

Le débit a été identifié depuis longtemps comme un facteur pouvant limiter les distributions et abondances des espèces de poissons (*Resh et al. 1988; Poff et al. 1997*). Toutes les classes d'âge sont susceptibles d'être influencées par des crues ou des étiages exceptionnels. Une crue cinquantennale a, par exemple, été associée à des mortalités de 60 à 70% des adultes dans l'étude de *Young et al. (2010)*. Toutefois, la classe d'âge la plus influencée est celle des 0+, qui sont particulièrement sensibles aux conditions de débit au moment de l'émergence. Au cours de cette période, les individus émergents présentent de faibles capacités de nage et sont fortement influencés par des crues intenses (*Hayes 1995; Sabaton et al. 2008; Alonso et al. 2011*), trop fréquentes (*Alonso-González et al. 2008*) ou trop longues (*Nicola et al. 2009*).

La manière dont l'hydrologie est prise en compte varie beaucoup d'une étude à l'autre. L'étude de *Hayes (1995)*, dans une rivière de Nouvelle-Zélande, identifie un recrutement quasi nul lorsqu'une crue de période de retour de 4 ans a lieu au moment de l'émergence. En France, *Cattanéo et al. (2002)* montrent un lien entre un percentile des débits journaliers pendant l'émergence et le niveau du recrutement. En Suisse, *Richard et al. (2013a)* détectent une influence de débits moyens. En Espagne, *Lobón-Cerviá (2013)* identifie quant à lui une relation parabolique entre le débit cumulé sur un mois et le recrutement, se traduisant par des survies inférieures à des débits trop faibles ou trop forts.

1.3.2 Conditions hydrauliques et géomorphologiques : Décrire la réalité locale

L'influence du débit est particulièrement difficile à transposer d'un milieu à un autre. La morphologie du cours d'eau va moduler sa traduction en vitesse de courant, forces de cisaillement au fond et hauteur d'eau (**Figure 2**). Ces facteurs hydrauliques sont directement ressentis par les poissons.

La vitesse de courant est principalement évoquée pour expliquer l'influence négative des crues sur les jeunes stades (*Unfer et al. 2011; Nislow & Armstrong 2012*) car les 0+ présentent des capacités réduites de nage et y sont donc particulièrement sensibles (*Armstrong et al. 2003; Daufresne et al. 2005*). Leur capacité de nage augmente ensuite avec leur croissance, ce qui réduit progressivement leur sensibilité aux crues.



Figure 2. Stations étudiées où transitent un débit comparable (stations AG1 et MIGN ; 0.28 et $0.21 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$), qui se traduit en conditions hydrauliques très différentes en fonction de la morphologie du cours d'eau.

Les débits peuvent aussi se traduire localement par une mise en mouvement des particules composant le lit du cours d'eau. Ce facteur semble pouvoir induire des déplacements d'individus et des mortalités au moment des crues (*Jowett et al. 2005*), ou peuvent modifier les habitats disponibles. Ces mises en mouvement sont particulièrement critiques si elles interviennent pendant l'incubation des œufs, puisqu'elles peuvent emporter le substrat dans lequel sont protégés les œufs (*Kondolf & Wolman 1993 ; Jensen & Johnsen 1999 ; Unfer et al. 2011*). L'étude de *Lapointe et al. (2000)* montre, par exemple, sur une station au Québec que, suite à une crue centennale, 43% des zones favorables à la ponte (jusqu'à 78% dans les zones exposées aux plus fortes vitesses) sont remaniées jusqu'à 20 cm de profondeur (les œufs de truites sont déposés classiquement entre 5 et 25 cm de profondeur).

Enfin, des variations de hauteur d'eau et de largeur de la rivière peuvent induire un stress pour le poisson en réduisant l'étendue physique de l'habitat (*Rolls et al. 2012*). Cela va moduler les processus de compétition (*Hayes et al. 2010*), et la sensibilité des individus aux prédateurs terrestres (*Vøllestad & Olsen 2008*). Des études comme celle de *Lobón-Cerviá et al. (2011)* ont montré un lien entre hauteur d'eau et productivité des sites, qui apparaît 2 à 3 fois plus faible sur les stations de plus faibles profondeurs (<20cm).

1.3.3 Rôle de l'habitat disponible

Les conditions hydrauliques définissent le type d'habitat hydraulique disponible. Des conditions hydrauliques favorables doivent être associées à d'autres caractéristiques physiques (type de sédiment du lit, couvert végétal ou présence de caches) et à une disponibilité trophique compatible avec les besoins de l'espèce, pour que l'habitat soit considéré comme favorable. Un habitat est utilisable si ses caractéristiques permettent son occupation par l'organisme, sa survie et/ou sa reproduction (*Hall et al. 1997*).

Des modèles spécifiques, dits « modèles d'habitat », se proposent de prédire l'évolution des conditions d'habitat avec le débit (IFIM-PHABSIM de *Bovee et al. 1986*; EVHA de *Ginot et al. 1998* ; LAMMI de *Tissot et al. 2010*). On peut estimer la réponse de l'espèce, pour un stade de développement donné, aux différents habitats locaux (ou « microhabitat ») selon ses préférences (**Figure 3**). On obtient en sortie une surface pondérée d'habitat utile (SPU) ou une valeur moyenne d'habitat (VHA) pour la station, qui est fonction du débit. Le développement de ces modèles nécessite des mesures précises réalisées sur le terrain, qui peuvent être allégées par la mise en œuvre d'approches statistiques. Le modèle Estimhab (*Lamouroux & Capra 2002*) se propose d'utiliser les caractéristiques hydrauliques moyennes (mesures de largeurs et hauteurs réparties sur la station ; plus de 100 points répartis sur plus de 15 transects, mesures effectuées à deux débits).

1.3.4 La température, facteur structurant les écosystèmes aquatiques

Le régime thermique d'un cours d'eau est souvent vu comme un facteur clef, pouvant influencer les écosystèmes aquatiques (*Olden & Naiman 2010 ; Rolls et al. 2013*). Les poissons, qui sont des organismes ectothermes (leur température corporelle dépend de celle du milieu extérieur) y sont particulièrement sensibles. Il s'agit du facteur le plus communément cité, après le débit, dans la structuration des peuplements de salmonidés. Il délimite les zones dans lesquelles la croissance et la survie de l'espèce sont possibles (voir *Chezik et al. 2013* pour une synthèse des températures minimales pour la croissance de 32 espèces de salmonidés). Pour la truite, la croissance est possible entre 3 et 19°C et les 0+ ne peuvent survivre hors de la gamme [0-22]°C (*Elliott & Elliott 2010*). Une augmentation de la température de l'eau a été associée à des déplacements de truites vers des refuges thermiques (profonds associés à des températures de l'eau <25°C ; *Elliott 2000*) ou à un retardement de la ponte chez l'omble (augmentation d'1°C associée à un retard d'une semaine ; *Warren et al. 2012*).

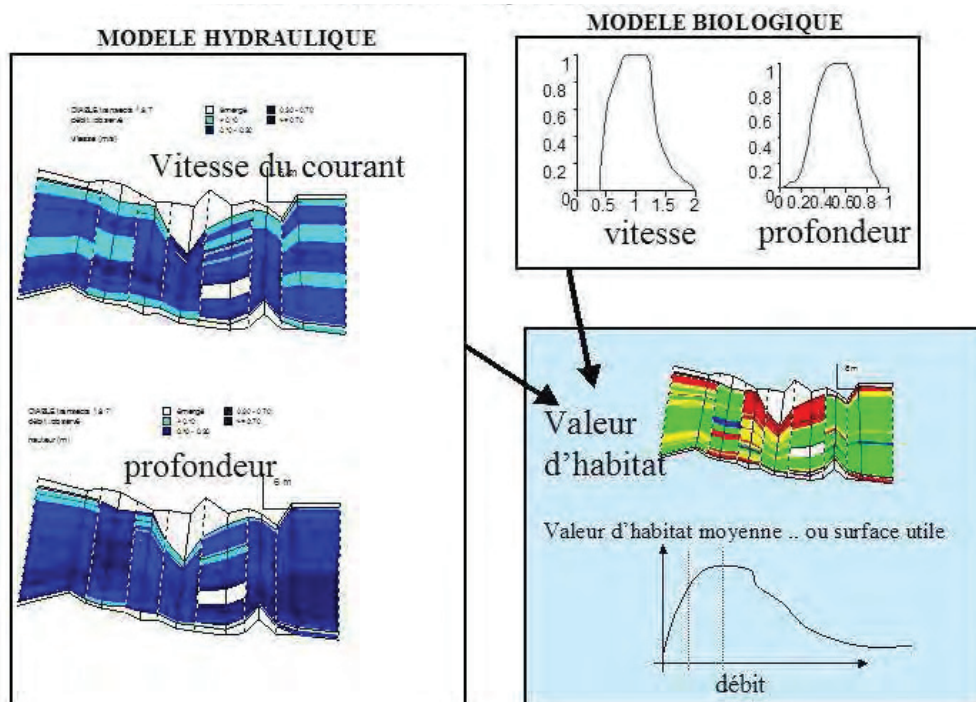


Figure 3. Modèles d'habitats hydrauliques (ex. PHABSIM, EVHA) : couplage entre modèle hydraulique du cours d'eau et modèles de préférences biologiques (d'après le guide Estimhab, disponible sur <http://www.irstea.fr/estimhab>).

1.3.5 Influences combinées des facteurs

Les influences des conditions biotiques et abiotiques sur la dynamique des espèces sont très souvent dissociées, alors qu'elles sont susceptibles d'avoir un effet combiné. *Bærum et al. (2013)* identifient par exemple une interaction complexe entre la densité et la température sur la croissance et *Vøllestad & Olsen (2008)* identifient un effet combiné des densités et des débits sur la croissance et la survie. L'influence relative de ces processus (ex. environnement ou densité-dépendance) varie selon le contexte. En effet, la population sera essentiellement structurée par l'environnement dans les milieux défavorables et les zones de faibles densités, alors que ce sont les processus biotiques qui ont le plus d'influence dans les milieux favorables. Ce concept est connu sous le nom de deuxième hypothèse d'*Haldane (1956)*.

Les études se concentrent le plus souvent sur un seul facteur environnemental : seuls 14% et 11% des 165 articles étudiés par *Poff & Zimmerman (2010)* mentionnent respectivement les sédiments ou la température en plus des régimes de débit. Pourtant, les réponses biologiques sont souvent dues à une combinaison de ces conditions. Des effets combinés du débit et de la température sont, par exemple, synthétisés par *Nislow & Armstrong (2012)* : les effets des températures estivales sont aggravés par de faibles hauteurs d'eau et l'augmentation des températures peut entraîner des émergences précoces, associées à une plus forte sensibilité des 0+ aux crues.

1.4 Considérer l'influence anthropique : enjeux opérationnels et réglementaires

1.4.1 Influence d'un ouvrage hydroélectrique

La construction d'ouvrages hydro-électriques a modifié le régime naturel d'une grande part des cours d'eau (estimée à 77% en moyenne pour les USA, le Canada, l'Europe et la Russie ; *Dynesius & Nilsson 1994*). Prêt de 4000 des 76800 obstacles à l'écoulement recensés en France en 2014 (Base de données « Référentiel des Obstacles à l'Écoulement » de l'ONEMA) sont utilisés pour la production d'électricité. L'essentiel des 436 centrales hydrauliques exploitées par EDF sont alimentées en eau en détournant une partie du débit naturel, ne laissant transiter qu'une fraction de l'eau sur un tronçon du cours d'eau. C'est après ce tronçon court-circuité (TCC) que la totalité de l'eau est restituée (**Figure 4**).

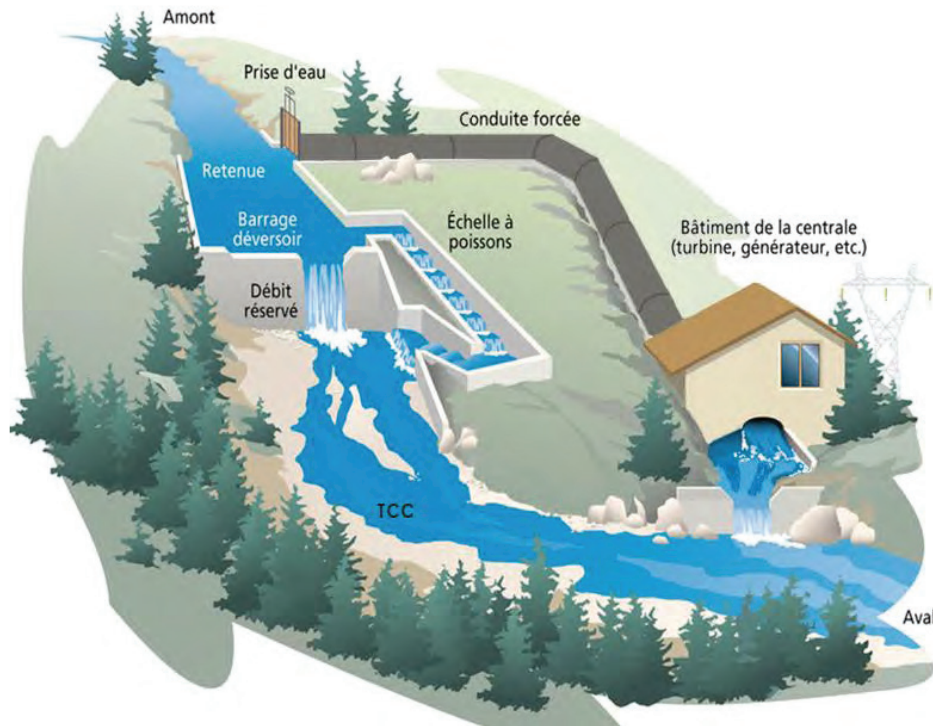


Figure 4. Schéma d'un aménagement hydroélectrique associé à un tronçon court-circuité (TCC).
(Adapté de : <http://www.tenergie.fr/>)

La présence d'un barrage de dérivation modifie, en fonction de sa hauteur et de son mode de gestion, les régimes hydro-sédimentaires et thermiques à l'aval (*Rolls et al. 2013*). La diversité des zones d'implantation des barrages rend difficile une généralisation de l'influence de leur implantation sur le milieu physique. Globalement, la présence d'un barrage se traduit par une homogénéisation du milieu (*Poff et al. 2007 ; Mims & Olden 2013*) en raison de la réduction de la variabilité saisonnière et interannuelle des débits. La régulation du débit limite également les étiages et tamponne l'effet de crues de faible intensité. Ces modifications hydrologiques modifient également les conditions hydrauliques du TCC (hauteur d'eau, largeur, vitesse de courant). Le régime thermique en aval peut également être influencé (ex. du barrage de Flaming Gorge aux Etats-Unis qui présente une différence entre l'amont et l'aval de -15°C en été et $+5^{\circ}\text{C}$ en hiver ; *Olden & Naiman 2010*). Des écarts si importants ne sont toutefois observés que lorsque l'ouvrage est suffisamment haut pour induire une stratification thermique dans la retenue, où lors d'un transfert d'eau entre bassins versants. La présence d'un ouvrage risque également de bloquer les mouvements entre l'amont et l'aval des organismes et nutriments (*Poff & Hart 2002*).

Ce sont donc les influences directes (ex. barrière physique) et indirectes (ex. modification des régimes hydro-sédimentaires) des ouvrages sur les populations qui doivent être évaluées pour répondre aux obligations réglementaires.

1.4.2 Enjeux réglementaires

Les gestionnaires d'ouvrage doivent répondre aux obligations réglementaires visant la gestion de l'eau et la protection des milieux aquatiques. Au niveau européen, le cadre de la politique dans le domaine de l'eau est défini par la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE), qui vise notamment à protéger l'environnement et à améliorer l'état des écosystèmes aquatiques. Pour cela, elle demande l'atteinte d'un « bon état des eaux et des bassins versants » au plus tard pour 2027. Cela implique donc de diagnostiquer les masses d'eau par comparaison à un état de référence (chimique et écologique), puis de restaurer celles qui n'afficheraient pas un bon état, en assurant notamment des conditions de débits satisfaisantes (« débit écologique » ; *EU 2015*). Cette Directive est complétée par d'autres réglementations au niveau national, comme la Loi sur l'Eau et les Milieux Aquatiques (2006) qui demande de « garantir la vie, la circulation et la reproduction des espèces vivant au voisinage de l'aménagement ». Enfin, des enjeux locaux (mises en concurrence des concessions, renouvellements des autorisations de rejets) demandent d'assurer le maintien des communautés biologiques au sein d'un tronçon particulier.

C'est dans ce cadre qu'EDF mène des travaux de recherche depuis les années 1980 en collaboration avec des instituts de recherche (ex. IRSTEA) et des organismes publics (ex. ONEMA³), pour étudier l'influence de ses ouvrages hydroélectriques sur l'environnement. Un groupe de travail (la « Cellule des débits réservés ») a notamment été créé pour étudier l'influence de l'augmentation des « débits réservés » (débits minimums réglementaires dans les TCC, établis par la Loi Pêche de 1984) entre 1997 et 2005. Sur 17 stations, l'influence des conditions du milieu (notamment les crues) sur les populations est apparue plus grande que le relèvement du débit réservé (*Sabatou et al. 2008*). Sur des peuplements plurispécifiques, on a toutefois noté des effets significatifs sur les populations en place (ex. abondance doublée d'espèces rhéophiles suite à la renaturation du Rhône ; *Lamouroux & Olivier 2015*) dans des cas où l'augmentation du débit réservé était plus marquée (jusqu'à un facteur 10). A l'échelle nationale, en 2014, les débits réservés ont été augmentés sur l'ensemble des ouvrages au 1/10^e du module⁴ (Loi sur l'Eau et les Milieux Aquatiques 2006). Cela s'est traduit par une perte de plusieurs millions de kWh d'énergie renouvelables. La réponse des populations de truites à cette amélioration des habitats n'est pas mesurable à cette échelle. Mais, d'après les travaux de la cellule débits réservés, on peut s'attendre à ce que les gains sur les populations soient globalement faibles, avec toutefois une variabilité selon les sites en fonction de leur contexte physique.

Au-delà de la question de l'influence du seul débit réservé, c'est l'incidence de l'ensemble de l'ouvrage (notamment modification régime hydro-sédimentaire et entrave à la continuité) qui doit maintenant être appréhendé en intégrant l'influence des déterminants naturels.

³ ONEMA : Office Nationale de l'Eau et des Milieux Aquatiques

⁴ Ce seuil est abaissé au 1/20^e du module dans le cas des cours d'eau au module supérieur à 80m³.s⁻¹ et des ouvrages « qui contribuent, par leur capacité de modulation, à la production d'électricité en période de pointe de consommation ». De plus, des modulations au cours de l'année autour de cette valeur sont possibles.

1.5 Comprendre les processus et leur échelle spatiale par des approches de modélisation

Mieux évaluer l'influence des ouvrages et identifier des leviers d'actions pour la réduire nécessite de connaître les clefs de la dynamique de populations de truites et les échelles spatiales auxquelles agissent les différents processus. Pour étudier les processus biotiques et abiotiques à l'œuvre, nous avons adopté ici une démarche de modélisation. La modélisation consiste à approcher au mieux un processus écologique par une description mathématique qui traduit la relation entre des observations de la population étudiée et des variables explicatives (conditions environnementales, population observée les années précédentes, etc.).

1.5.1 Modèles de dynamique de populations

De nombreux outils existent pour modéliser les systèmes écologiques (*Jørgensen 2008*). Pour comprendre la dynamique d'une population, différentes approches peuvent être adoptées, dont trois ont été illustrées dans le cadre de cette thèse : les modèles linéaire, matriciel et à états latents.

Pour modéliser une population entière, on peut la subdiviser en classes d'âge, de taille ou de développement. Le lien entre classes successives peut être appréhendé, en première approche, par des **modèles linéaires**, traduisant les taux démographiques (ex. survie, fécondité) moyens. Cette vision ne va probablement pas capturer la dynamique de manière très fine, mais elle permet d'intégrer globalement les processus démographiques moyens dans une étude focalisée sur d'autres aspects, comme les facteurs abiotiques.

Les taux démographiques entre classes peuvent également être formalisés sous la forme de **modèles matriciels** (ex. *Caswell 2001*). Ces modèles classiques de dynamique de populations font appel à une matrice dite de *Leslie (1945)*. Cette structure permet de tenir compte des variations dans les processus avec l'âge (période sensible, fécondité à partir d'un certain stade, etc.) et de séparer explicitement les différents processus, ce qui en fait une approche facilement traçable et pédagogique. Ce type de modèle nécessite toutefois des données détaillées et homogènes, plus faciles à rassembler à une échelle locale. Les modèles matriciels sont souvent développés dans un cadre déterministe (par opposition à un modèle statistique). Les valeurs des paramètres sont calibrées par l'opérateur en étudiant l'adéquation des prédictions aux observations. Le modèle matriciel est, de plus, basé sur une vision d'une population à l'équilibre (mortalités intégralement compensées par le recrutement), et intègre difficilement les variabilités spatiales et temporelles dans la dynamique des populations.

Pour gagner en flexibilité, il est possible de passer d'un modèle matriciel à un **modèle à états latents** (*Newman et al. 2014*). Ce type de modèle scinde la dynamique d'une population en une succession d'états non-observés (« latents »), reliés par des équations d'état. Ces équations peuvent traduire des processus non-linéaires ou variables dans le temps et l'espace. Les états latents, qui décrivent la population théorique (« réelle »), sont comparés aux observations à travers des équations d'observation. Ces équations permettent en particulier de modéliser le processus d'échantillonnage ou de traduire l'incertitude associée à la mesure. L'erreur due aux processus (qui découle d'une variabilité naturelle, impossible à prédire parfaitement) est ainsi différenciée de l'erreur d'échantillonnage. Pour tenir compte de ces incertitudes, ces modèles sont développés dans un cadre stochastique.

Les premiers modèles s'intéressant explicitement à la stochasticité de processus furent les modèles individus-centrés (ex. *Van Winkle et al. 1998 ; Railsback et al. 2009*). En intégrant les comportements individuels, ces approches peuvent représenter l'évolution de la population. Ces modèles sont rapidement complexes, puisque de nombreux processus individuels sont considérés et qu'ils demandent beaucoup de données pour être calibrés.

Depuis, l'importance de cette vision stochastique s'est largement répandue. *Newman et al. (2014)* considèrent que l'évaluation du risque et de l'incertitude des prédictions est nécessaire pour ne plus considérer seulement l'écologie théorique, et être ainsi capable d'apporter des réponses appliquées aux gestionnaires. Le **cadre Bayésien** est de plus en plus préconisé pour la compréhension de la dynamique des populations (*Parent & Rivot 2012 ; Newman et al. 2014*). Cette approche inférentielle considère les paramètres notés θ et les différents états du système notés Z (ex. abondances d'une classe d'âge) comme des variables aléatoires (**Figure 5**). L'état des connaissances permet de formaliser leur distribution *a priori* $p(\theta, Z)$. L'assimilation de l'ensemble des données y , comparées aux valeurs prédites par le modèle Y , permet de mettre à jour par inférence les distributions des variables aléatoires. On obtient alors en sortie des distributions *a posteriori* $p(\theta, Z|Y = y)$ (**Figure 5**). Cette approche est adaptée à l'intégration de connaissances antérieures (études, avis d'experts), puisque les paramètres peuvent être initialement représentés de façon plus ou moins informative. On peut alors utiliser les résultats issus d'autres études pour faire des hypothèses sur les stades ou les processus qui ne peuvent être évalués avec les données disponibles.

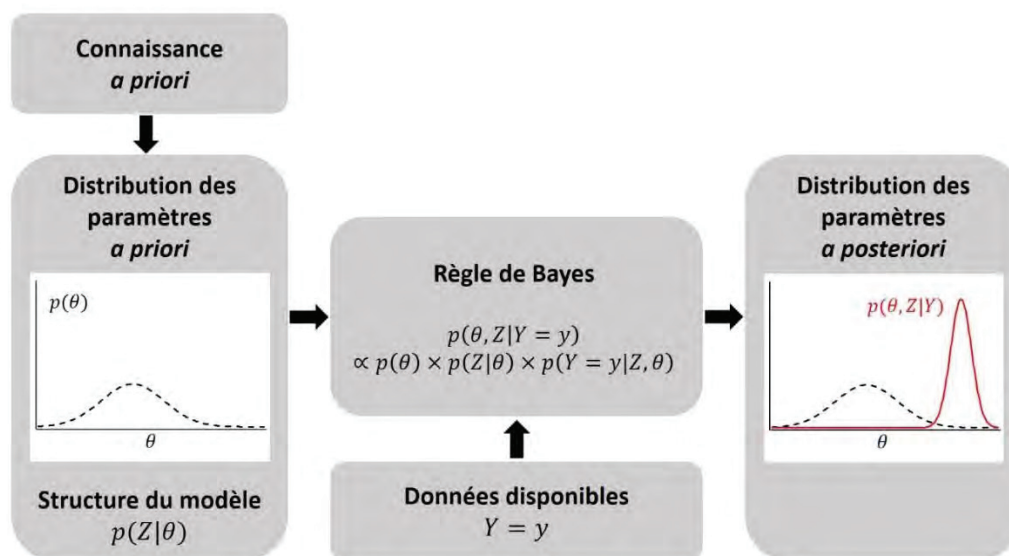


Figure 5. Représentation schématique de l'inférence Bayésienne, adaptée de *Parent & Rivot 2012*.

1.5.2 A quelle échelle se placer pour modéliser ces systèmes ?

Lorsque l'on modélise les processus globaux, communs à un très grand nombre de sites (**étude large-échelle**), il est difficile d'intégrer les spécificités locales qui apparaissent à une échelle plus fine, souvent par manque de données. Les résultats peuvent alors être associés à une forte incertitude résiduelle (**Figure 6.A**) puisqu'une large part du processus naturel n'est pas capturée. Les méthodes d'analyse à large échelle sont nombreuses. Il peut s'agir simplement d'agrèger toutes les données recueillies sur le territoire pour étudier les processus globaux, par exemple par des approches de régressions (ex. *Poulet et al. 2011 ; Alonso et al. 2011*) ou d'ACP (*Ayllón et al. 2012*). Des modèles de distribution d'espèces peuvent être développés pour évaluer les niches spatiales et leur évolution (*Logez et al. 2012*). Enfin, des analyses de corrélation ou de synchronisme peuvent être menées (*Cattanéo et al. 2003 ; Zorn & Nuhfer 2007*). Ces méthodes permettent d'identifier les facteurs environnementaux susceptibles de synchroniser ces populations et d'évaluer l'**échelle spatiale** à laquelle les populations sont synchrones. Ce type d'analyse permet par exemple de définir des unités de gestion efficaces, regroupant des populations aux dynamiques comparables (*Bergerot et al. in prep.*).

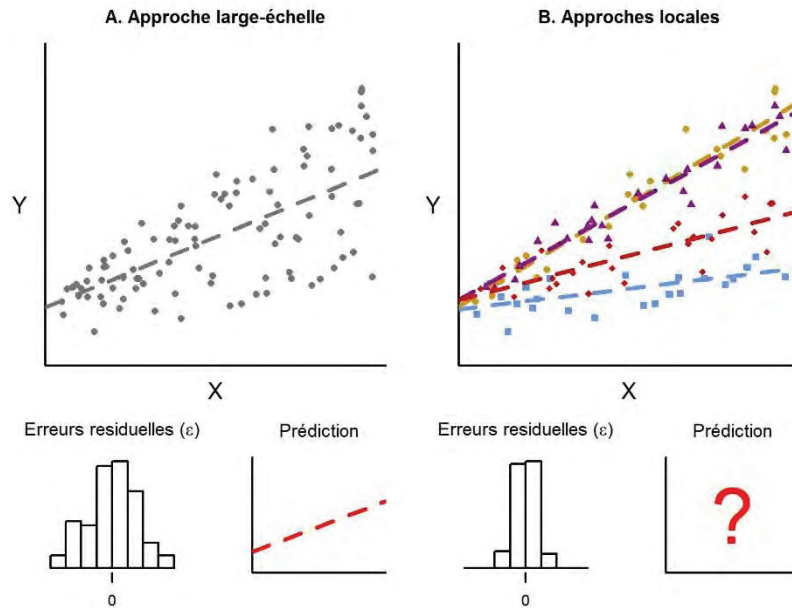


Figure 6. Schématisation des approches large-échelle (A) et locales (B) sur un jeu de données simulé. L'approche large-échelle considère tous les sites au même niveau et identifie une tendance globale. Les approches locales considèrent chaque site séparément.

A l'inverse, en étudiant des populations à une **échelle locale**, on est capable de mieux comprendre la dynamique de populations véritablement observée. Toutefois, il ne sera pas possible de distinguer les processus opérant à large-échelle de ceux opérant localement. Si la capacité explicative des approches locales est théoriquement meilleure (plus faible erreur résiduelle), la structure même des approches locales limitera fortement les extrapolations quantitatives à plus large échelle (**Figure 6.B**).

Pour distinguer le processus global attendu à large-échelle et les variations autour de ce processus (dues aux spécificités locales), on peut développer une approche spécifique, comme la **modélisation hiérarchique**. Cette approche permet d'intégrer des facteurs opérants à différents niveaux (*Gelman 2006 ; Parent & Rivot 2012*) en capturant le processus global (ex. espérance et variabilité d'un processus) et sa réalisation locale. Elle est également particulièrement adaptée à la prédiction (*Prévost 2003*). La modélisation hiérarchique a souvent été utilisée pour modéliser des populations (ex. dynamique de peuplements d'arbres ; *McMahon et al. 2009*), en particulier en milieu marin (ex. *Rivot et al. 2004 ; Rochette et al. 2013*) mais plus rarement en milieu lotique (mais voir par exemple *Borsuk et al. 2006* ou *Lecomte & Laplanche 2012*).

1.6 Organisation du manuscrit

1.6.1 Synthèse des questions à considérer

Identifier l'influence d'un ouvrage et les clefs de la dynamique de populations nécessite donc de répondre en premier lieu à des questions écologiques. Pour fournir aux gestionnaires des connaissances et des outils d'aide à la gestion des populations de truites en milieu naturel et en TCC, il faudra :

- Etudier l'importance de la relation entre le stock d'adultes et le **recrutement** et appréhender les autres processus expliquant la dynamique du recrutement, notamment l'environnement ;
- Tester si une **dynamique de populations globale** peut être identifiée ou si des **processus locaux** gouvernent. Dans ce cas, il faudra appréhender l'échelle spatiale à laquelle opèrent ces processus et l'origine des variations observables entre populations, en utilisant par exemple des structures **hiérarchiques** ;
- Garder à l'esprit que les **déplacements** sont susceptibles de structurer les populations étudiées. Même en absence de données dédiées aux déplacements, il convient d'étudier si ce processus ne peut pas jouer un rôle majeur dans la dynamique de populations ;
- Comprendre le rôle de la **densité-dépendance** dans la survie des populations françaises, qui n'a jamais été quantifié ;
- Etudier l'effet de facteurs environnementaux qui aient un sens écologique et qui soient transposables entre zones d'étude. Nous avons en particulier considéré les conditions hydrauliques moyennes de la station, ainsi que leur traduction en termes de surface d'habitat utile et de valeur d'habitat. Nous avons également testé l'influence de la température de l'eau plutôt que de celle de l'air ;
- Prendre en considération les processus biotiques et abiotiques, en envisageant les effets combinés de plusieurs facteurs

1.6.2 Organisation du manuscrit

Pour répondre à ces questions, nous nous sommes appuyés sur un jeu de données unique couplant des suivis biologiques et des données environnementales (contexte physique, hydrologique et thermique) sur 45 stations réparties sur les zones colonisées par la truite en France (chroniques temporelles sur des périodes de 4 à 20 ans). La moitié de ces stations (22) sont à l'aval d'un ouvrage et sont donc soumises à une régulation de débit. Nous avons alors pu étudier la dynamique de populations de la truite en milieu naturel et en milieu influencé, et nous demander par quels biais les ouvrages hydro-électriques pouvaient influencer les populations à l'aval. Les spécificités de ce jeu de donnée sont décrites dans la seconde partie de ce manuscrit.

Dans la troisième partie, nous avons étudié ces populations à large-échelle puis à échelle locale, chaque échelle spatiale apportant un regard complémentaire sur la dynamique de populations de truites. Dans un premier temps est présentée une analyse de synchronie entre populations (Article 1, publié dans le *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*). Cet article se concentre sur l'identification des facteurs abiotiques pouvant expliquer la synchronie entre populations à large-échelle, révélant ainsi des processus communs à toutes les populations. Nous y avons également identifié l'échelle spatiale à laquelle les populations apparaissent synchrones. L'approche locale est ensuite illustrée par un autre article dont je suis co-auteur (Article 2), en cours de révision pour publication dans *Ecology of Freshwater Fish*. Il synthétise les principales conclusions d'approches développées indépendamment à l'échelle d'une station (modèle MODYPOP). Cette étude a permis d'identifier les processus locaux qui structuraient chaque population et d'évaluer leurs échelles d'occurrence spatiale et temporelle.

Face au faible pouvoir explicatif de l'approche large-échelle et au manque de transférabilité des approches locales, il semblait ensuite capital de considérer l'aspect multi-échelle des processus du cycle de vie de la truite. Nous avons donc développé dans la quatrième partie un modèle hiérarchique, qui permet l'identification de processus spatialement variables, ainsi que l'origine de ces variations. Cette approche est, de plus, développée dans un cadre Bayésien, qui permet de modéliser explicitement l'incertitude d'échantillonnage et de processus. Les premières étapes de son développement sont détaillées dans un troisième papier (Article 3), en cours de préparation (pour une soumission à *Ecological Modelling*). Nous avons ensuite présenté les développements qui restent à intégrer pour tirer pleinement partie du potentiel de cette approche.

Finalement, j'ai réalisé une synthèse faisant le lien entre les résultats des études, détaillant leurs implications en termes de gestion et les perspectives de recherches associées.

Table 1. Récapitulatif des approches développées dans les trois articles présentés.

	Echelle	Approche	Objectif
Article 1	Large (France)	Modèle statistique global, tests de Mantel	Identifier les facteurs (abiotiques et biotiques) induisant des synchronies entre populations
Article 2	Locale (une station)	Modèle déterministe	Synthèse d'applications d'un modèle intégrant des facteurs locaux (échelle d'une station)
Article 3	Hiérarchique	Modèle hiérarchique Bayésien à états latents	Zoom sur les variabilités inter-stations des survies

2 Mobilisation et constitution d'un jeu de données complet

2.1 Description du jeu de données

J'ai mobilisé des données sur 45 stations réparties sur 23 rivières (**Figure 7**). Ces stations ont été délimitées selon leurs caractéristiques morphologiques (faciès d'écoulement), représentatives du tronçon de rivière dans lequel elles se trouvent.

Elles sont situées dans les Alpes (8 stations), le Massif Central (10), les Pyrénées (24) mais aussi en Bretagne (2) et Normandie (1). Ce jeu de données permet d'étudier un réseau de stations parmi les zones d'implantation principales de la truite en France continentale (**Figure 7**). C'est une condition nécessaire à une étude large-échelle. Il est toutefois évident qu'il ne s'agit que d'un échantillon pris au sein de la large zone spatiale colonisée. Le nord-ouest de la France (Bretagne-Normandie) est en particulier plus faiblement représenté (pas du tout représenté dans l'Article 2) et le Nord-Est n'est pas considéré.

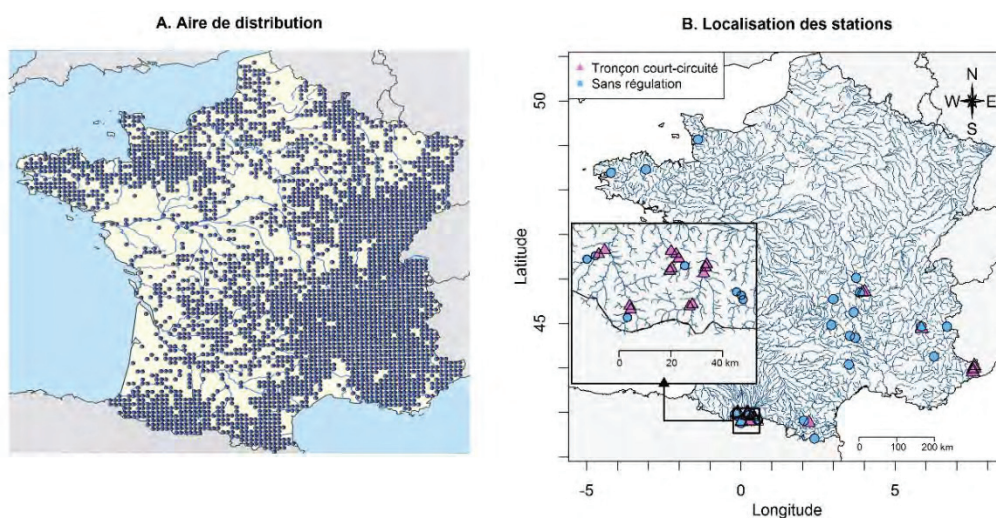


Figure 7. Carte de la distribution de la truite en France (A) : mailles de 10x10km, tiré de Keith et al. (2011) ; © SPN-DMPA/MNHN ; Localisation des stations utilisées (B).

Une moitié de ces stations se trouve en tronçon court-circuité par un barrage (TCC ; 22 stations) et l'autre moitié appartient à des zones témoins, considérées naturelles (23), c'est-à-dire sans dérivation d'une partie du débit naturel. Quatre de ces stations sont à l'aval d'autres barrages (AP1, GA1, GA4 et GG3), mais la totalité du débit naturel y transite. Ces **stations proches** présentent des **conditions hydrauliques différentes**, les autres conditions (thermiques notamment) étant similaires. Cela facilite l'étude des effets relatifs aux conditions hydrauliques. Ce réseau de stations éloignées et proches permet également la différenciation des échelles d'occurrence de certains phénomènes, notamment climatiques.

Les stations sélectionnées présentent un peuplement mono-spécifique (31 stations) ou une large dominance de la truite (densités relatives >80% tous les ans pour 11 stations et au moins 1 an sur 3 stations). Des suivis long terme des populations de truites (détaillés en partie 2.2.1) ont été couplés à des données décrivant le contexte physique et les conditions environnementales (ex. débits, conditions hydrauliques, températures de l'eau, surface de caches). Les données sur l'environnement ont été obtenues par une combinaison de mesures effectuées au cours de cette thèse, de campagnes antérieures ou de données fournies par d'autres organismes (détails en partie 2.2.2).

Une table synthétisant les principales caractéristiques de chaque station est proposée en **Annexe 1** et des fiches détaillées par station sont proposées en **Annexe 2**.

2.2 Suivis des populations et des conditions environnementales

2.2.1 Suivis des populations : combinaison de jeu de données et biais potentiels

Les populations de truites ont été échantillonnées tous les ans pendant une période moyenne de 10,5 années (entre 4 et 20 ans). Les suivis ont été financés par :

- EDF R&D (29 stations), en partenariat ou en prestation avec des fédérations de pêche (FP65, FP42), des bureaux d'études (ECOGEA, Aquarius), des universités (ENSAT), ou l'IRSTEA ;
- L'Office Nationale de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) dans le cadre du Réseau Hydrobiologique Piscicole (16 stations). Ces stations ont été sélectionnées sur la base de la longueur du suivi (>8 ans), la qualité des chroniques de débits associées (station de jaugeage sur la station) et la disponibilité de données d'habitat.

Les populations sont échantillonnées par pêche électrique à deux passages (**Figure 8**). Les échantillonnages ont été faits sans filets bloquant en amont et en aval de la station, en été ou début d'automne. Cette méthode de prélèvement s'associe à des incertitudes de mesure. Selon les conditions de pêche (ex. vitesse de courant, transparence de l'eau), certains individus risquent de ne pas être prélevés par les épuisettes. De plus, l'efficacité de pêche est connue comme pouvant varier entre individus (*Mäntyniemi et al. 2005*). Le nombre réel d'individus présents est ensuite extrapolé par la méthode de *Carle & Strub (1978)*. On peut considérer en première approche que les incertitudes (mesure et estimation) sont stables au cours du temps et pour les différents suivis et qu'elles ne sont pas particulièrement structurantes. Ces sources d'incertitude sont considérées en Partie 4.



Figure 8. Pêche électrique. A gauche : Anode et épuisette. A droite : Echantillonnage sur la Neste d'Oueil en juillet 2014 (ONEMA - Ecogea).

Les poissons sont mesurés et on distingue trois classes de tailles (**Figure 9**), associées à des classes d'âge (0+, 1+ et adulte). Des prélèvements d'écaillés menés sur 10 des 45 stations (*Sabaton et al. 2008*) ont permis de vérifier la pertinence de cette approche. Toutefois, la répartition entre classes par l'opérateur peut induire un biais. Pour le limiter, j'ai vérifié tous les histogrammes quand la donnée brute était disponible (427 échantillonnages, soit 90% des données).

2.2.2 Conditions environnementales : sources multiples et modèles prédictifs

Pour étudier les effets potentiels de facteurs abiotiques sur les populations de truites, nous avons choisi de synthétiser les conditions journalières vécues directement par l'individu. Les données de débit ont été traduites en données de conditions hydrauliques moyennes de la station et nous avons préféré la température de l'eau à celle de l'air. Lorsqu'elles sont connues, les conditions hydrauliques sont souvent exploitées une fois retranscrites en disponibilité d'habitat (SPU ou VHA), susceptible de limiter les effectifs (méthode appliquée dans les Articles 2 et 3). Nous avons également testé l'influence des conditions hydrauliques moyennes de la station sur les populations (Articles 1 et 3). Cette approche permet une transcription plus pertinente des conditions de débits et n'a, à ma connaissance, jamais été utilisés directement dans des études de dynamique de populations de truites.

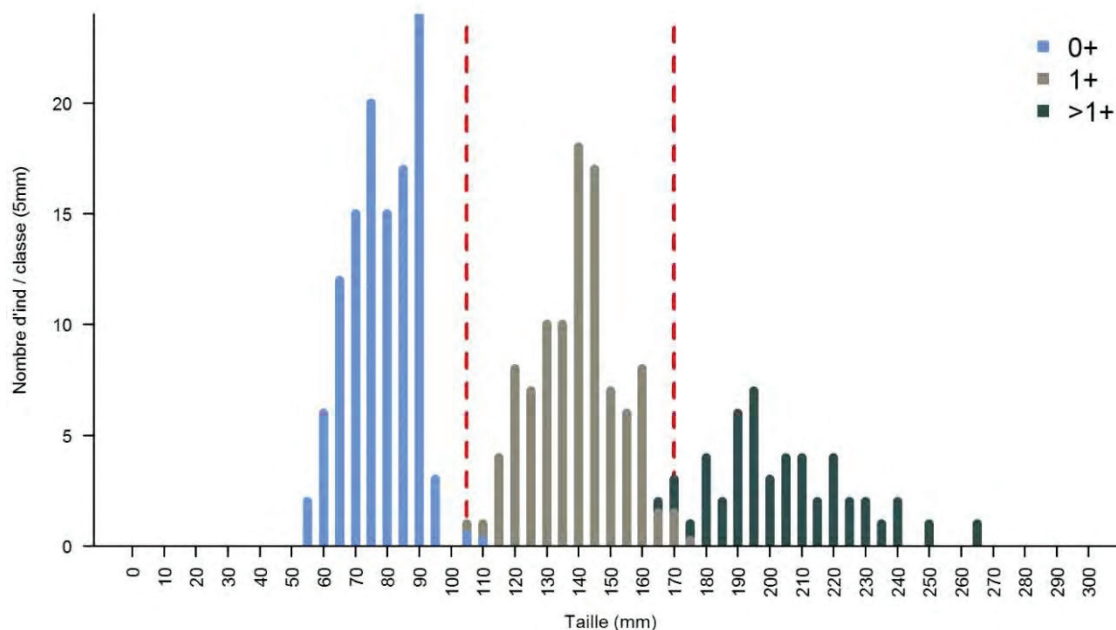


Figure 9. Distinction entre classes d'âge par histogramme de classes de tailles (exemple de la pêche de 2006 sur OUE1). L'identification de groupes de tailles permet de fixer les limites (traits rouges) qui séparent les trois classes d'âge étudiées (0+, 1+, Adultes). La transition entre classes d'âge se fait progressivement (50% des individus de la classe de taille limite attribué à chaque classe d'âge ; Répartition de 25%/75% sur les classes de tailles voisines).

Les températures de l'eau et les débits journaliers sont mesurés via des sondes installées dans l'eau, au niveau ou à proximité immédiate de la station (financement par l'ONEMA, EDF ou l'IRSTEA). Pour prédire l'évolution des conditions hydrauliques moyennes avec le débit, de nombreuses campagnes de terrain ont été mises en œuvre au cours de cette thèse (23 stations) ou précédemment (22 stations). Il s'agissait d'effectuer des mesures de conditions hydrauliques (notamment largeur mouillée et hauteur d'eau ; **Figure 10**) le long de la station pour traduire le débit en conditions hydrauliques. La méthode (Estimhab, <http://www.irstea.fr/estimhab>) a été conduite sur les 23 stations évaluée entre 2013 et 2015 et sur 5 stations en 2003. Une méthode très similaire a été utilisée sur 6 stations entre 1995 et 2002 (LAMMI ; Tissot *et al.* 2010), à la différence que les transects n'étaient pas espacés régulièrement, mais pondérés par la longueur de cours d'eau qu'ils représentaient. Finalement, des modèles hydrauliques numériques, calibrés sur la station entre 1995 et 2003 (EVHA ; Ginot *et al.* 1998) ont été réutilisés pour 11 stations.

Les données de débit et de température de l'eau n'étant pas toujours disponibles sur chaque station, il a fallu utiliser des relations prédictives (méthode détaillée dans l'annexe de l'Article 1) pour estimer les valeurs manquantes à partir de mesure au niveau de stations proches ou de la température de l'air (fournies par Météo France).

Sur 40 stations, des mesures complémentaires de contexte physique ont également été réalisées. L'Article 3 utilise notamment le pourcentage de surface mouillée utilisable en tant que caches.

Les stations présentent des contextes physiques très différents, indiquant la grande variété des rivières à truite. Ces informations sont synthétisées en Annexe 3, couplées à quelques analyses préliminaires (ACP) qui montrent que les caractéristiques des stations ne dépendent pas de leur zone d'implantation. Seules les stations de Bretagne et Normandie présentent des températures plus chaudes et des altitudes nettement inférieures. De plus, aucune station en TCC n'a été étudiée dans cette zone. Elles ont été conservées malgré ces particularités pour élargir la gamme de stations étudiées.



Figure 10. Mesures hydrauliques sur l'Adour de Payolle. A gauche : Mesure de largeur d'un transect sur la station AP3. A droite : Mesure de hauteur d'eau sur AP4.

Puisque les rivières sont des structures dynamiques, leurs caractéristiques physiques peuvent varier dans le temps. Les contextes physiques n'ont pu être mesurés qu'une ou deux fois au cours des périodes étudiées. On fait alors l'hypothèse que ces caractéristiques (morphologie du lit, composition granulométrique globale, etc.) sont stables à notre échelle de temps (environ 10 ans). Les stations sélectionnées correspondent à des zones qui n'ont pas été fortement modifiées au cours du suivi. Seule une station (ROIP2, TCC sur la Roizonne) a subi une crue morphogène (juillet 2008), mais les caractéristiques hydrauliques du tronçon ont été mesurées avant et après modification. Cela a permis de tenir compte des modifications géomorphologiques.

On peut également replacer les TCC sélectionnés dans le contexte général des zones salmonicoles influencées par des ouvrages hydro-électriques au niveau français. Si tous les contextes identifiés dans la typologie de *Fahrner (2010)* sont représentés dans nos stations, notre jeu de données ne reflète que très peu les zones régulées de haute altitude, à pente forte (>6%) et faible module naturel (< 8m³.s⁻¹). Seules deux stations pyrénéennes présentent ces caractéristiques (4% des stations étudiées), alors que 34% des 281 TCC étudiés par *Fahrner (2010)* étaient de ce type.

Avant d'entrer dans des analyses plus poussées de ces données, il est intéressant de réaliser quelques analyses exploratoires. Elles permettent, en association avec la littérature, de replacer notre jeu de données dans le contexte français (et européen) et d'identifier quelques premières tendances.

2.3 Caractérisation du jeu de données

2.3.1 Niveaux moyens des populations et tendances temporelles

Plusieurs auteurs ont étudié des populations de truites en France ou en Europe. Pour situer les stations étudiées par rapport aux autres populations de truites, nous pouvons les comparer à ces autres études. Les valeurs moyennes [min – max] des densités des 45 stations étudiées (détails par station en Annexe 1) sont pour les 0+, 1+ et adultes respectivement de 13.4 [3.8 – 31.6], 9.1 [3.0 – 25.4] et 7.3 [1.4 – 18.1] ind.100m⁻². Ces valeurs sont dans la gamme des valeurs observées précédemment sur des cours d'eau de taille comparable pour la truite en France (ex. *Cattaneo et al. 2002* ; 30 stations présentant des densités moyennes respectives de 0+, 1+ et adultes de 13.8, 13.4 et 5.7 ind.100m⁻²), en Espagne (*Alonso et al. 2011* ; en moyenne 30 ind.100m⁻² toutes classes d'âge confondues sur les 60 stations étudiées) ou en Norvège (*Olsen & Vollestad 2001* ; densités cumulées de 1+ et adultes d'environ 13 ind.100m⁻² sur les 4 stations étudiées où la truite est l'espèce dominante).

Poulet et al. (2011) ont récemment mis en évidence une tendance significative de diminution des densités de truites au niveau français (-7% estimé entre 1990 et 2009). Nous avons appliqué la même méthode (tests de Mann-Kendall) sur nos 45 stations et nous n'avons que rarement détecté de tendance temporelle dans les 45 chroniques (2 séries de 0+, 3 séries de 1+, 12 séries d'adultes et 7 séries de populations toutes classes d'âge agrégées). De plus, ces tendances n'étaient pas toujours négatives (respectivement 2/2, 1/3, 9/12 et 4/7 tendances négatives). Seule une station (Truyère) révèle un déclin fort de sa population toutes classes d'âge confondues (tendance : 90% de réduction de densités en 15 ans de suivi). L'identification de ces tendances ou leur sens n'étaient pas associées à l'influence d'un barrage ou non (57% des tendances identifiées en TCC ; 58% des tendances négatives en TCC).

Les stations étudiées présentent donc des niveaux moyens comparables aux populations étudiées par ailleurs en France ou en Europe. Toutefois, elles semblent globalement épargnées par les déclinés dernièrement observés sur un plus grand nombre de stations.

2.3.2 Dynamique de populations moyenne

La première étape de la construction d'un modèle de dynamique de populations est d'observer comment sont liées les densités des classes d'âge successives observées (**Figure 11**). On observe une grande variance dans les rapports entre densités de classes d'âge successives, variance qui n'est pas stable sur l'ensemble de l'échantillon. La répartition des densités est asymétrique (beaucoup de faibles densités et quelques densités fortes). Ces observations indiquent que la calibration d'un modèle statistique sur ces données ne sera possible qu'après une transformation en échelle logarithmique (**Figure 11**, 2^e ligne ; Article 1) ou en considérant une erreur log-normale (Article 3).

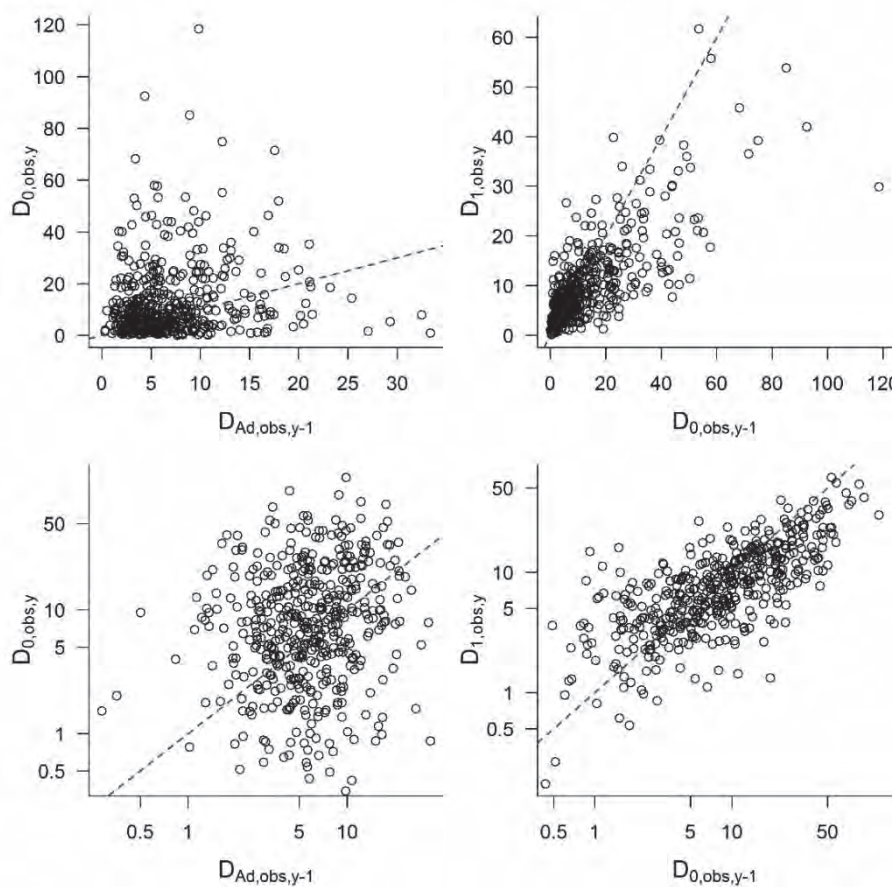


Figure 11. Observation du rapport entre densités de classes d'âge successives en échelle linéaire (1^e ligne) et en échelle logarithmique (2^e ligne). Les densités des 0+ (1^e colonne) et 1+ (2^e colonne) sont directement représentées en fonction des densités observées dans la classe d'âge précédente au cours de l'année précédente (472 échantillonnages). La droite pointillée identifie la relation $y=x$.

Deuxièmement, la survie entre 0+ et 1+ (2^e colonne) apparaît nettement comme étant une **survie apparente** : 41% des échantillonnages sont associés à des “survies” >100% (43% de ces échantillonnages étant concentrés sur 10 stations). Il m’apparaissait alors impossible d’ignorer ces échantillonnages, qui ont été considérés au même niveau que les autres. Cette survie apparente >100% devait être expliquée par l’incertitude d’échantillonnage (capturée dans l’erreur du modèle) ou par des déplacements (processus considérés différemment dans les trois approches développées).

2.3.3 Influence des barrages visible ?

La présence dans le jeu de données de stations en TCC et de station témoins permet la comparaison des processus de dynamique de populations en milieu naturel et en milieu influencé. Les densités d’une station peuvent être visualisées selon son contexte de régulation du débit sur cinq cours d’eau, où des stations ont été suivies dans le TCC et à l’amont du barrage (Figure 12). Pour tenter d’identifier des différences significatives, nous avons réalisé des tests de Wilcoxon appariés par années. Aucune tendance claire de diminution des densités par la présence d’un ouvrage en amont n’apparaît sur ce jeu de données (ni de diminution d’abondance, résultats non présentés ici). Les densités des populations en TCC apparaissent aussi bien plus faibles (Gave d’Azun, Lignon du Forez) que plus fortes (Adour, Gave de Gavarnie, Roizonne) qu’en zone témoin. Il est également notable qu’aucune différence significative n’a pu être observée dans de nombreux cas, et que des différences existent également entre stations témoin, où d’un même TCC.

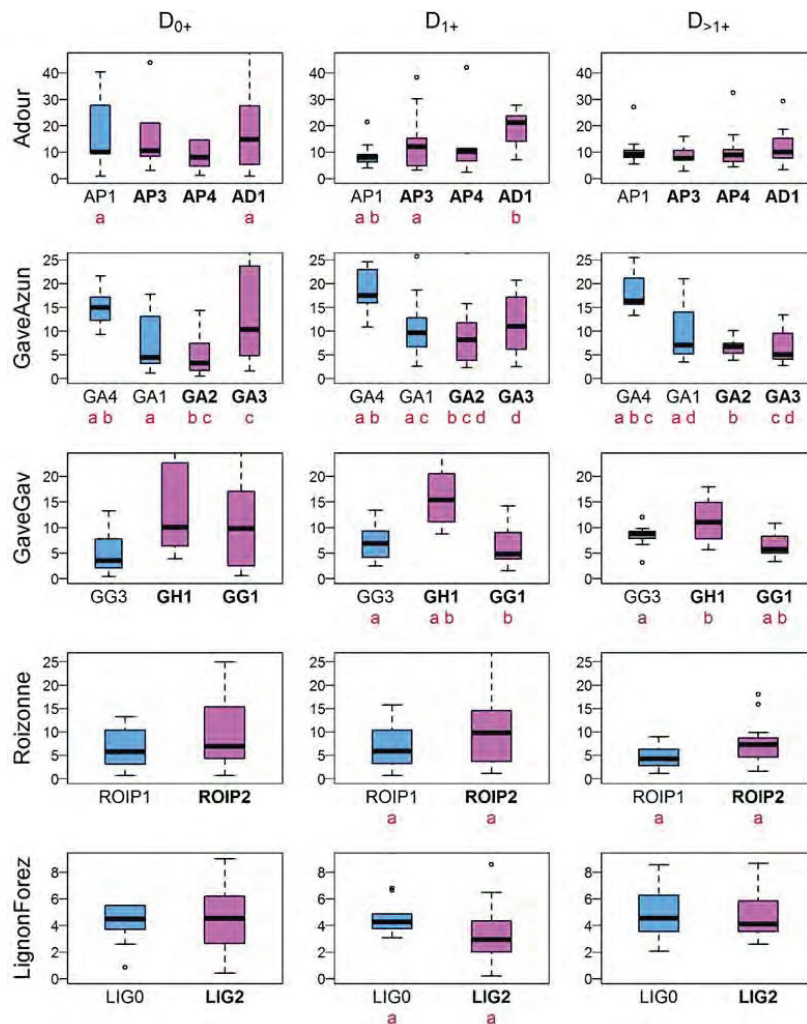


Figure 12. Distribution des densités de 0+ (1^{ère} colonne), 1+ (2^e colonne) et adultes (3^e colonne) pour cinq rivières où des échantillonnages ont eu lieu en zone non-influencée (boite à moustache bleue) et en TCC (boite à moustache rose, code station en gras). Les lettres indiquent les couples de stations dont les densités sont distribuées de manière significativement différente (tests de Wilcoxon ; p-value < 0.05).

Il semble donc difficile d'identifier dans ce jeu de données une influence directe de la présence d'un ouvrage sur le fonctionnement de la population en aval (confirmant les résultats de *Fahrner 2010*).

Dans le cadre de cette thèse, on ne se placera donc pas dans une démarche de différenciation de ces contextes. On cherchera à **comprendre le fonctionnement de la population quel que soit son milieu d'implantation** (TCC ou non). On pourra ainsi **anticiper des influences indirectes d'un barrage**, liées à la modification des régimes hydrologiques, hydrauliques et sédimentaires. Cette influence risquera d'être accentuée par le mode de gestion de l'ouvrage si les opérateurs n'ont pas connaissance des déterminants de la dynamique des populations en aval.

2.4 Utilisation des données dans les Articles

En fonction des données disponibles sur chaque station, elles ont pu être utilisées dans les trois études présentées ou seulement dans certaines d'entre elles (**Table 2** ; **Figure 13**) :

- L'analyse large-échelle développée dans le cadre de l'**Article 1** se concentre sur 36 stations, qui présentent (1) un nombre suffisant d'échantillonnages simultanés sur ces sites (retrait des stations associées à un recouvrement temporel <4 ans) et (2) des données sur les régimes hydrauliques et thermiques ;
- L'approche locale présentée dans l'**Article 2** se concentre sur 9 stations en TCC (6/9 stations utilisées dans au moins une autre étude, 4/9 dans les deux) dont les populations et le contexte environnemental ont été particulièrement suivis au cours du temps ;
- Le modèle hiérarchique Bayésien développé dans l'**Article 3** se base sur 40 stations dont l'habitat, les régimes hydraulique et thermique et le contexte physique (caches notamment) étaient décrits

Table 2. Conditions nécessaires à chaque type d'analyse ayant limité le nombre de stations utilisées.

	Contraintes sur les données						Nombre de stations (/45)
	Recouvrement temporel des suivis	Régime hydraulique	Habitat disponible	Régime thermique	Suivi local fin	Contexte physique	
Article 1	X	X		X			36
Article 2			X		X		9
Article 3		X	X	X		X	40

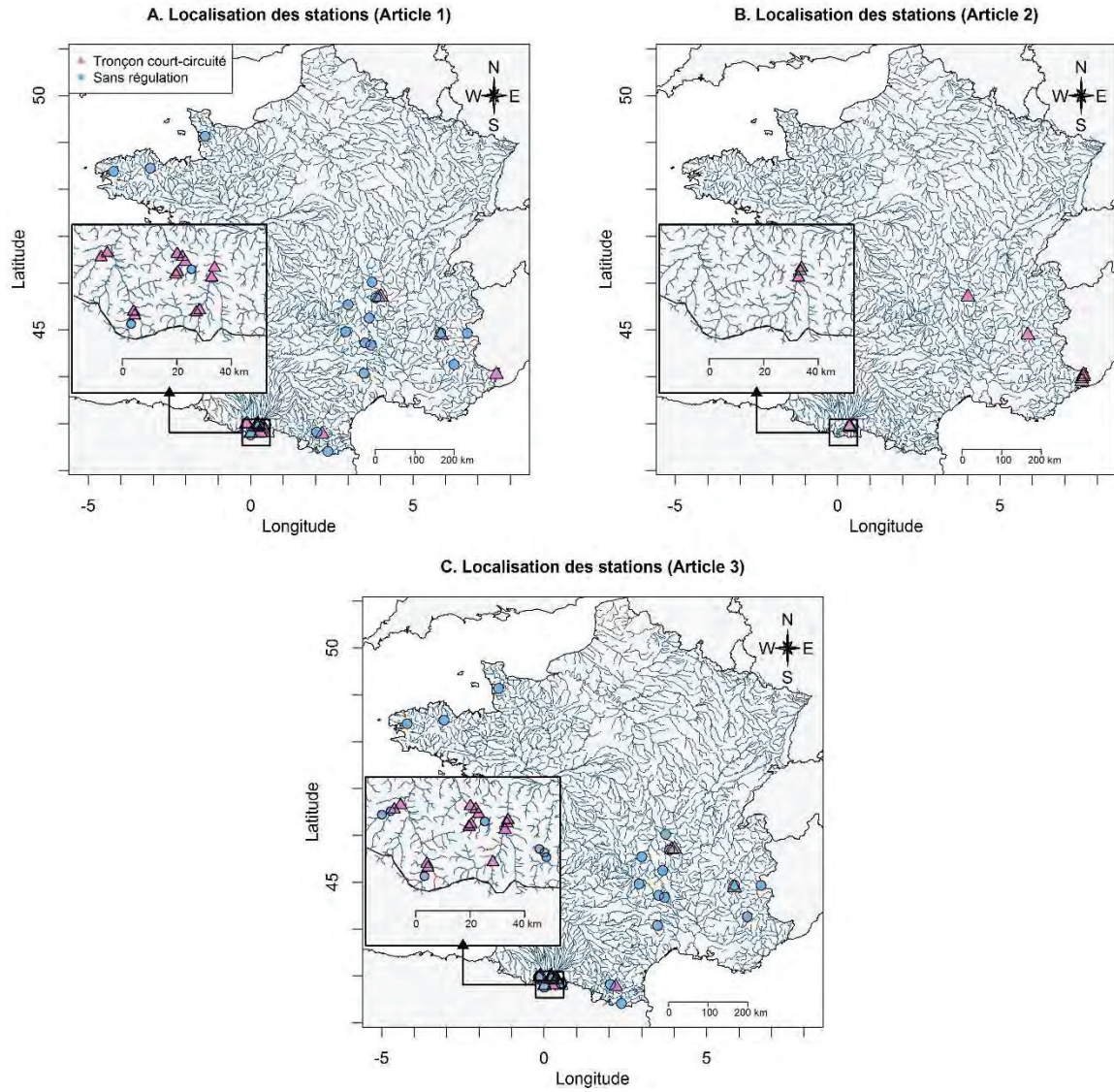


Figure 13. Localisation des stations utilisées dans le cadre du premier (A), deuxième (B) et troisième (C) article.

3 Apports des études à différentes échelles spatiales

Les deux études présentées dans cette partie s'intéressent à la dynamique des populations de truites à deux échelles spatiales complémentaires. Elles visent à identifier des processus communs à des populations implantées sur de multiples sites (large-échelle ; Article 1) et à comprendre la dynamique locale par un modèle étalonné à l'échelle de la station (locale ; Article 2). Ces deux visions permettent également d'évaluer la généralité des processus et d'appréhender l'échelle spatiale à laquelle des dynamiques semblables sont à attendre.

3.1 Analyse des populations à large-échelle

3.1.1 Contexte et démarche

En considérant toutes les populations au même niveau, on peut voir émerger des processus généraux et robustes, applicables à une métapopulation. Concernant la truite, on peut par exemple citer les études de *Filipe et al. (2013)*, qui prévoient une réduction de l'aire de répartition de la truite en Espagne (64% des sites étudiés ne présenteront plus un habitat favorable à l'espèce d'ici 2080) ou de *Poulet et al. (2011)* qui identifient un déclin significatif des densités de truites à l'échelle française. Toutefois, peu d'études s'intéressent à la dynamique spatio-temporelle de population de salmonidés de rivières à large-échelle, comme à l'échelle d'un bassin versant (ex. *Petty et al. 2005*) ou de plusieurs bassins versants (ex. *Cattanéo et al. 2003* ; *Zorn & Nuhfer 2007* ; *Alonso et al. 2011*).

Pour vérifier l'existence d'une **dynamique spatio-temporelle commune à large-échelle**, nous avons choisi d'étudier si des facteurs environnementaux pouvaient expliquer des **fluctuations synchrones dans les densités** de toutes les populations suivies. Ce phénomène, appelé « effet Moran » (*Moran 1953*) a pu expliquer des variations synchrones d'abondance entre populations d'insectes ou de mammifères distants de plus de 1000km (*Koenig 2002* ; *Liebold et al. 2004*). Une telle structuration par l'environnement doit absolument être identifiée, car elle peut menacer l'ensemble des populations en cas de changement général des conditions environnementales. Cette **analyse de synchronie** permet d'identifier des processus globaux tout en s'affranchissant des particularités locales (différences inter-stations). Elle se base en effet sur des taux de corrélations entre séries temporelles et non sur les valeurs absolues. Ces corrélations entre paires de sites sont utilisées dans un **test de Mantel** (*Mantel 1967*) qui vérifie l'association entre corrélations biologiques et environnementales (i.e. les densités de truites sont-elles d'autant plus corrélées que les conditions environnementales sont corrélées ?).

L'analyse des synchronies permet également d'identifier une association entre corrélations biologiques et distance (i.e. les densités de truites sont-elles d'autant plus corrélées que les stations sont proches ?) et d'observer l'**échelle spatiale** à laquelle les populations sont synchrones.

Les processus climatiques très larges sont les premiers filtres susceptibles de synchroniser les populations, et sont privilégiés dans les analyses large-échelles (*Bucklin et al. 2015*). On étudie par exemple, l'oscillation Nord-Atlantique (*Stenseth et al. 2002* ; *Alonso et al. 2011*), les précipitations (*Logez et al. 2012*) ou la température de l'air (*Cattanéo et al. 2003*). Ces conditions ne sont toutefois pas ressenties directement par les individus et sont spatialement corrélées entre elles. Nous avons alors choisi dans cette étude de considérer l'influence des **conditions hydrologiques, hydrauliques et thermiques** de chaque station. L'existence dans notre jeu de données de stations proches mais de régimes hydrologiques différents (régulation du débit) permettait d'étudier des facteurs environnementaux qui n'étaient pas spatialement corrélés.

L'étude de stations proches et séparées ou non par des ouvrages permettait d'envisager l'**influence des déplacements densité-dépendants**. La synchronie entre populations peut en effet être due à l'environnement ou à ces déplacements d'individus au sein du réseau hydrographique.

Cette étude à large-échelle avait pour objectifs (1) de discriminer les effets relatifs de la proximité géographique et de la synchronie entre variables environnementales sur la synchronie des densités de

truite, (2) d'identifier l'échelle spatiale à laquelle les populations apparaissent synchrones et (3) de vérifier que la dispersion densité-dépendante ne biaisait pas les processus identifiés.

Pour se limiter à l'étude des facteurs abiotiques pouvant synchroniser les populations, nous avons modélisé les processus démographiques à l'aide d'une régression linéaire en échelle logarithmique. Des modèles communs à toutes les populations expliquaient la relation entre adultes et recrutement ou les survies annuelles apparentes d'une cohorte. Nous évaluons les limites de cette approche en effectuant une régression linéaire mixte qui évalue la variabilité entre stations.

3.1.2 Résultats

Cette étude de synchronie a permis d'**identifier des facteurs environnementaux associés aux variations temporelles du recrutement de la truite** : les hauts débits pendant l'émergence et la mobilité du substrat pendant la période de ponte (**Figure 14** ; **Figure 16** ; 10 variables testées). Ces processus, identifiés à large-échelle, sont susceptibles d'opérer sur toutes les populations françaises. L'environnement peut donc avoir des effets généraux sur la dynamique des populations. Cela pourrait influencer la résilience de la métapopulation en cas de conditions défavorables plusieurs années consécutives, en limitant le recrutement de cohortes successives, même entre populations distantes.

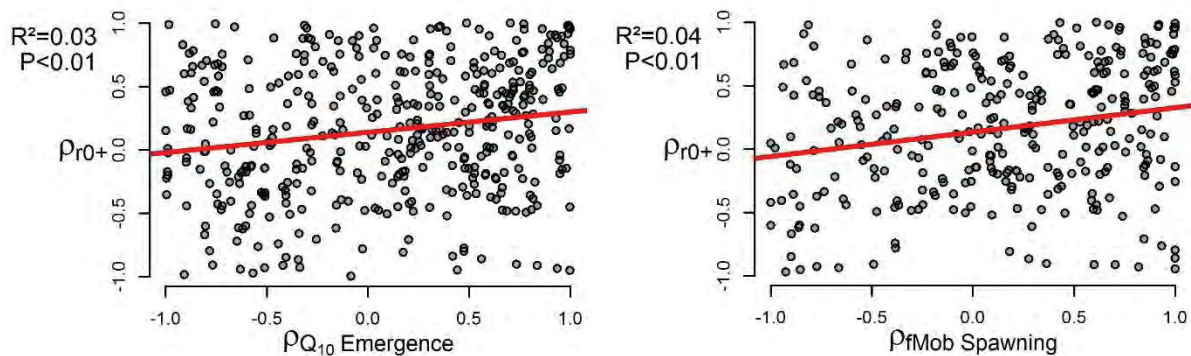


Figure 14. Principaux résultats des tests de Mantel. Relations entre la synchronie du recrutement entre paires de stations (ρ_{r0+}) et (à gauche) la corrélation entre intensité des hauts débits (90^e percentile des débits) à l'émergence ou (à droite) la corrélation entre fréquence de mobilité du substrat de reproduction pendant la ponte. Figure issue de l'Article 1.

Si la synchronie des recrutements est d'autant plus forte que les populations sont proches (**Figure 15**), une synchronie forte est observable jusqu'à 75km. Cela semble plutôt relié à une synchronie des conditions climatiques qui décroît avec la distance, qu'à des déplacements d'individus.

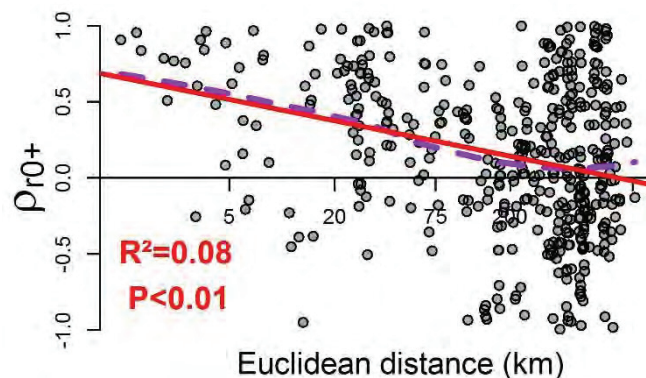


Figure 15. Synchronie du recrutement entre paires de stations (ρ_{r0+}) en fonction de la distance euclidienne séparant les stations. La relation linéaire (trait rouge) correspond à la relation identifiée par le test de Mantel. Un ajustement polynomial local (traits pointillés) présente l'évolution spatiale lissée des synchronies. Figure issue de l'Article 1.

La distribution originale de nos stations a permis de vérifier que **nos résultats n'étaient pas influencés par des déplacements densité-dépendants**. En effet, les motifs de synchronie liés à l'environnement restaient visibles lorsqu'on retirait du jeu de données les groupes de stations qui pouvaient être concernés par des échanges d'individus.

Un autre résultat de cette première étude est la **force des relations de survie apparente liant les densités de juvéniles et d'adultes à celles des classes d'âge précédentes**. Ces relations semblent partiellement associées à de la densité-dépendance, la survie tendant à diminuer avec les densités initiales. L'identification des processus de survie apparaît alors comme un point clef pour comprendre la dynamique de populations. Aucune structuration abiotique n'a pu être mise en évidence sur ces classes d'âge (1+ et adultes) et la relation liant les adultes et les 0+ est beaucoup moins forte. Il apparaît aussi que des différences existent entre stations dans les processus démographiques (survies apparentes et relation adultes – recrutement), le modèle linéaire mixte expliquant une plus grande part de variabilité que le modèle global (de 20 à 30% de plus).

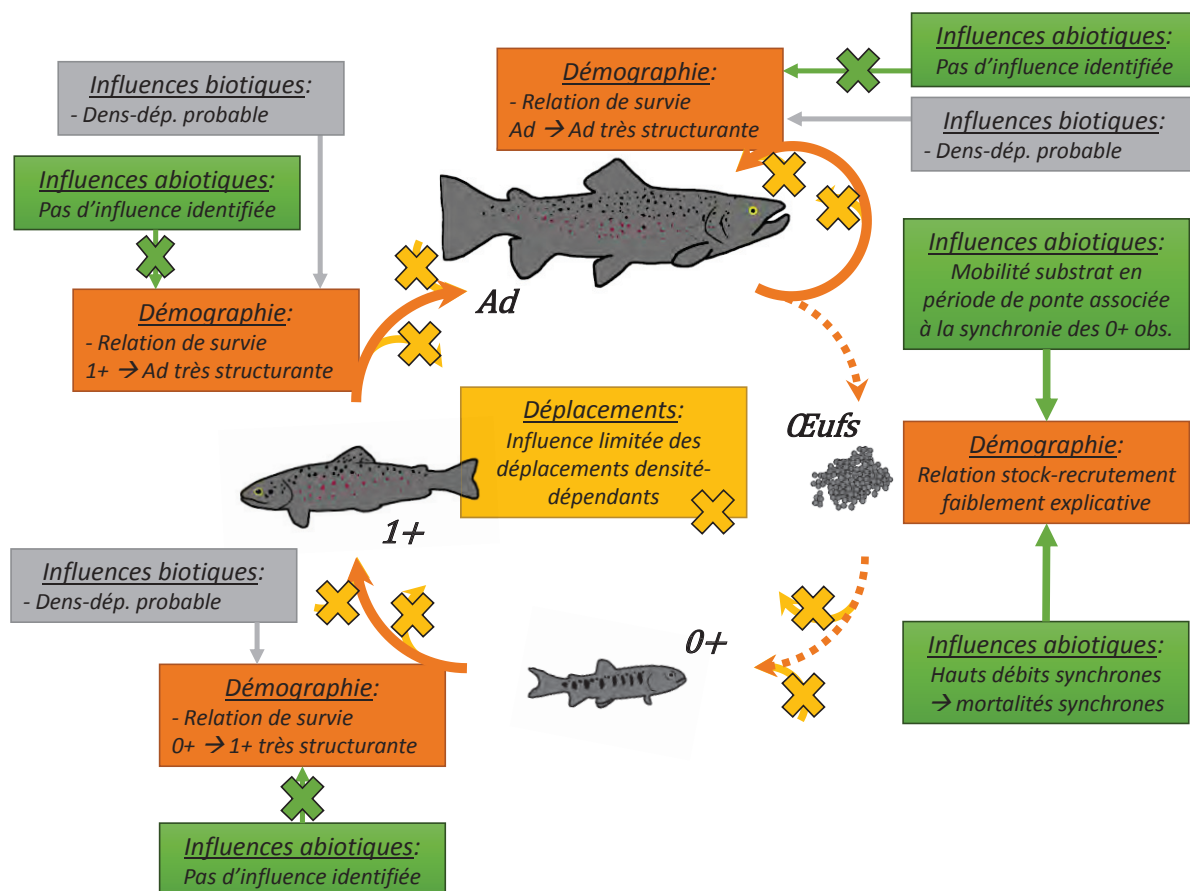


Figure 16. Principales conclusions de l'étude large-échelle (Article 1).

Toutefois, l'ensemble de ces résultats est associé à un **très faible pouvoir prédictif** puisque les tendances significatives identifiées n'expliquaient qu'une très faible part de variabilité. Cela traduit une forte influence des processus locaux qui viennent moduler les processus généraux.

Si cette étude a permis d'identifier des processus susceptibles d'opérer à large-échelle, elle montre également qu'un modèle de dynamique de populations applicable à large-échelle n'est pas envisageable sans considération des processus locaux.

3.2 Modélisation des dynamiques de populations locales

3.2.1 Modéliser les processus locaux

Cette deuxième partie étudie la dynamique d'une population à l'échelle d'une station en y intégrant des processus locaux. Cette étude se concentre sur **neuf stations, réparties dans cinq TCC**. Comprendre l'**évolution temporelle** de chacune de ces populations permet d'identifier les **processus clefs qui pourront être pris en compte pour la gestion de la population étudiée**. On vise également, en **synthétisant neuf approches locales conduites indépendamment**, à évaluer la **généralité de ces processus**. Un processus identifié sur toutes les populations, sera susceptible d'agir largement et d'être transférable. On pourra également détecter des effets ne structurant qu'une des populations étudiées. Ces processus locaux plus rares ne pourront être détectés que par ce type d'approche.

L'étude de ces populations a été réalisée à travers un modèle matriciel déterministe de la dynamique de populations de la truite, MODYPOP, développé depuis 1998. Cette approche a été précédemment étalonnée site par site pour 7 autres cours d'eau (*Sabatton et al. 1998; Gouraud et al. 2001; Gouraud et al. 2008*), pour évaluer les effets à long-terme de différents scénarios de gestion d'ouvrages hydro-électriques sur les structures de populations de truites. Le modèle (**Figure 17**) intègre les processus démographiques (survie, fécondité), biotiques (limitation des effectifs par une capacité d'accueil liée à la SPU de la station, augmentation des survies d'émergents à faibles densités) et abiotiques (mortalités liées aux crues, absence de zones de frayère suffisantes, etc.).

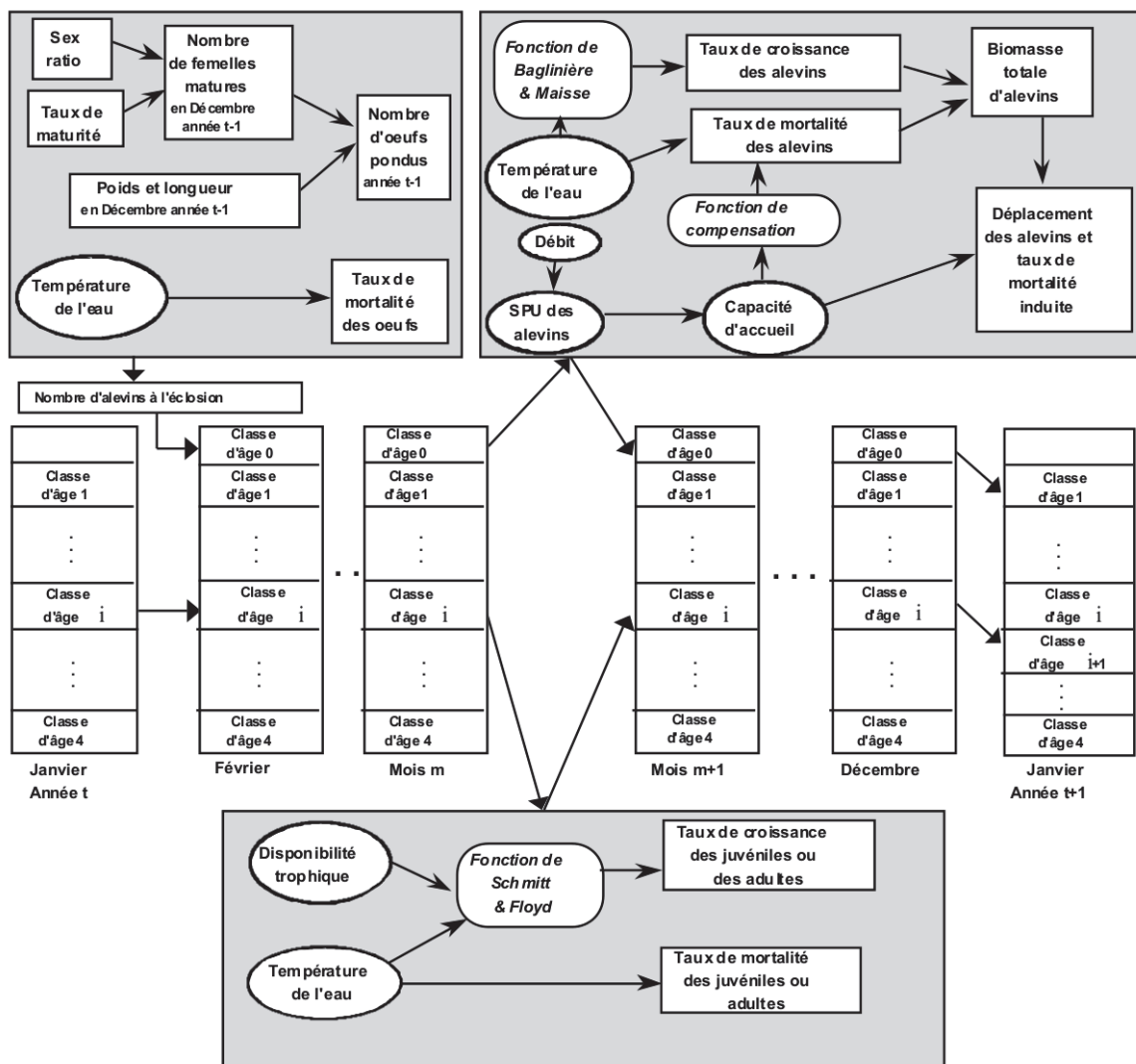


Figure 17. Description de MODYPOP: principaux phénomènes modélisés (tiré de Sabatton et al. 1998).

Les paramètres de ce modèle sont fixés par des observations de terrain (ex. SPU, sex-ratio, taux de maturité), des études antérieures (ex. fonction de croissance, limitation de la survie des œufs ou des alevins si la température de l'eau dépasse 15 ou 18.5°C) ou calibrés par l'opérateur pour approcher la dynamique observée localement (méthode détaillée dans l'Article 2). Il s'agit d'un modèle déterministe. La qualité de l'ajustement du modèle aux observations a été validée par des tests de permutations aléatoires comparant les sommes des carrés des écarts et les sens de variations des densités observées et prédites.

3.2.2 Résultats

Comme à large échelle, **la dynamique hydrologique apparaît, à l'échelle locale, comme un facteur clef** qui influence régulièrement (une année sur deux en moyenne) les populations (**Figure 18**). L'étude distincte de chaque station a permis une identification plus fine du processus que la précédente analyse de synchronie : quantification des taux de mortalité associés (de 20 à 90%) et identification d'une influence positive de crues induisant une surverse (arrivées de 1+ et d'adultes sur le Lignon du Forez). La diversité des taux de mortalité et des seuils limites associés (seuils pouvant varier d'un facteur 10) montre bien que cette influence sera très difficile à extrapoler d'un site à l'autre. L'étude de conditions hydrauliques plutôt qu'hydrologiques pourrait limiter ces écarts entre seuils en considérant un facteur transférable. L'hydraulique n'a pas pu être étudiée sur ces stations car les données nécessaires n'étaient pas disponibles pour trois d'entre elles. La traduction des seuils en vitesses de courant sur les six autres stations sera discutée ultérieurement (partie 4.2.1, en parallèle aux résultats de l'Article 3).

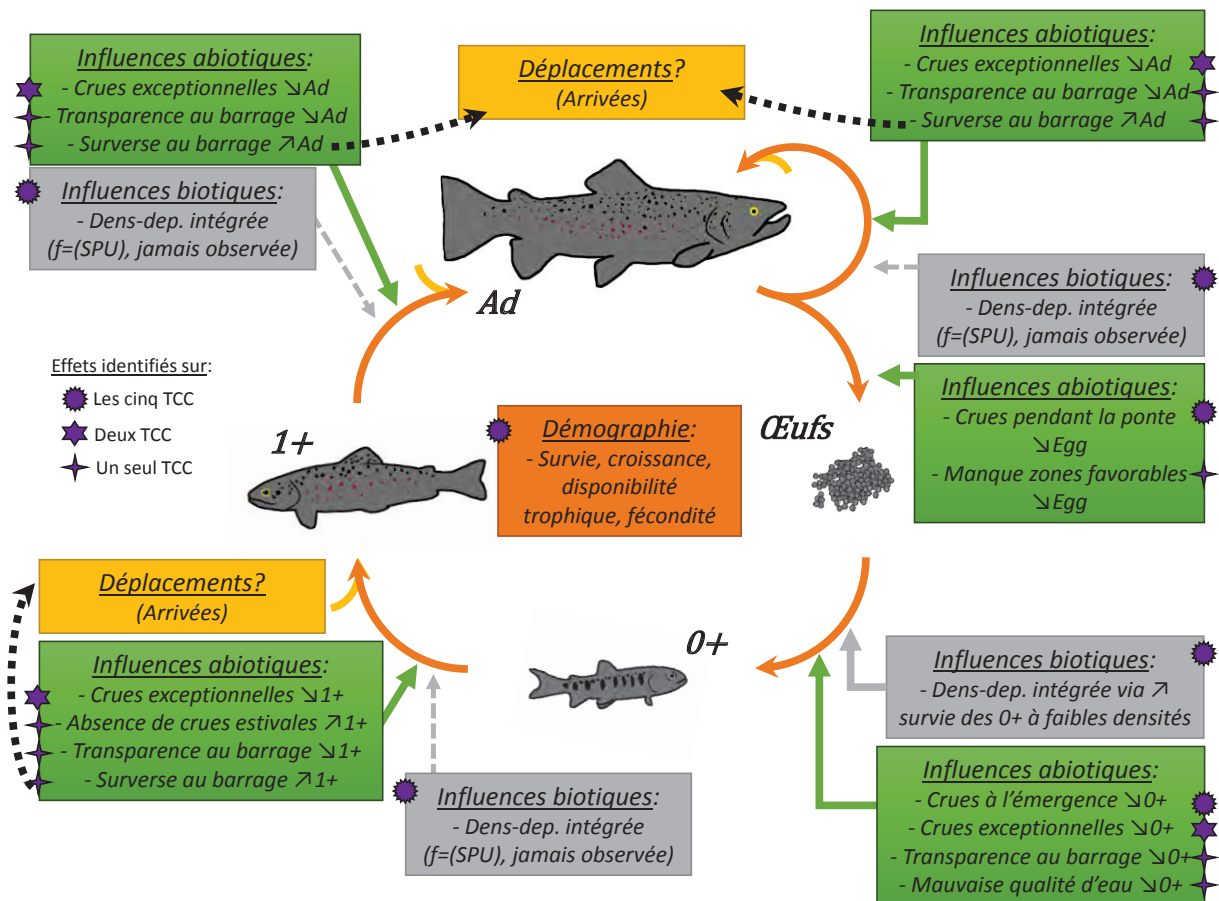


Figure 18. Principales conclusions de cette synthèse d'approches locales, réalisées sur neuf stations réparties dans cinq TCC (Article 2).

Cet article a permis l'**identification de mécanismes locaux**, difficiles à évaluer à large échelle, comme les problèmes de qualité d'eau sur le site de Breil. La suspicion de ces phénomènes nous a d'ailleurs conduits à retirer ce site de notre jeu de données dans les autres études de cette thèse, puisque nous ne pouvions le traiter autrement. L'intégration dans le modèle de mortalités induites par des transparences (rétablissement du transport solide au droit d'un barrage à l'occasion d'une crue) permet d'améliorer les prédictions des densités de 0+ et de 1+ pour une station de la Neste d'Aure (**Figure 19** ; Prédictions observables pour chaque station étudiée en Annexe 2). L'influence des migrations sur le site du Lignon (maintien de la population grâce à la dérive d'individus depuis l'amont) montre le rôle déterminant du déplacement dans la dynamique de certaines populations de truites. L'identification de ces processus apporte des informations précieuses aux gestionnaires des ouvrages à l'amont des TCC considérés, qui disposent ainsi d'un outil pour expliquer l'évolution temporelle observée.

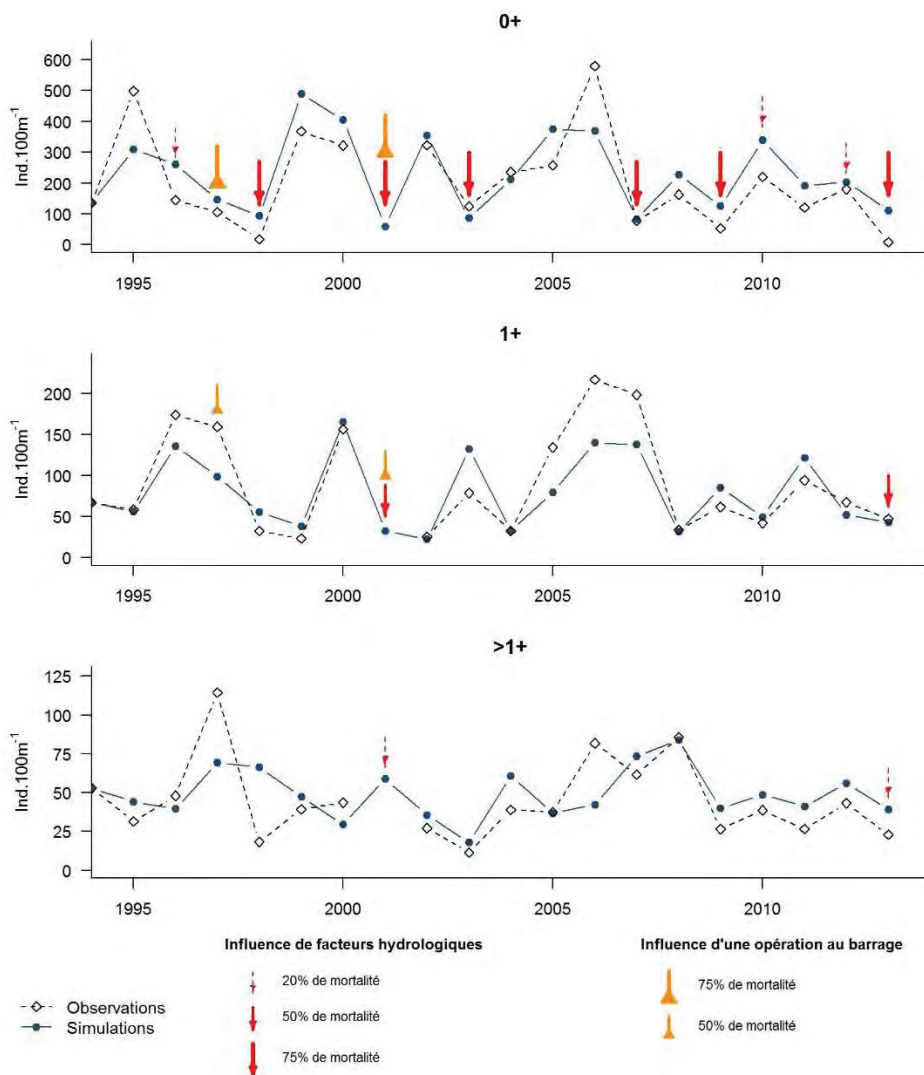


Figure 19. Evolution des densités observées (carrés blancs) et simulées (cercles bleus) des densités de 0+ (1^e ligne), 1+ (2^e ligne) et adultes (3^e ligne) sur la station BEY2 (Beyrède, Neste d'Aure).

Ces résultats indiquent que le **recrutement est essentiellement structuré par des facteurs abiotiques**, même si la survie des individus émergents est très régulièrement compensée par des phénomènes de densité-dépendance (augmentation de la survie à faibles densités). Les classes d'âges ultérieures sont moins fortement structurées par l'environnement et la **densité-dépendance** intégrée au modèle (limitation des effectifs par une capacité d'accueil liée à la SPU de la station) n'entre jamais en jeu.

Cette vision pourrait alors ne pas être la meilleure pour identifier une limitation de la population par l'habitat disponible.

Si la calibration des différents facteurs au niveau de chaque station a nécessité un **lourd investissement**, la **multiplication de ces études locales a permis de caractériser les différents processus observés**. L'accumulation de résultats et la comparaison de leurs occurrences spatiales et temporelles (**Figure 20**) permettent de **proposer des hypothèses sur leurs échelles d'occurrence**. L'influence des crues est susceptible de structurer le recrutement de la métapopulation, puisque toutes les stations étudiées à l'échelle locale sont influencées par ce processus. A l'inverse, une seule population est limitée par une faible disponibilité en surface de ponte. Ce processus n'en est pas moins important, mais il est susceptible d'être plus rarement structurant. Ce facteur peut en revanche opérer très fréquemment, puisque 89% des années étudiées sur le Lignon du Forez sont associées à un manque de surface favorable à la reproduction. Ces hypothèses doivent être considérées prudemment, puisque ce ne sont que des extrapolations de résultats obtenus sur neuf stations.

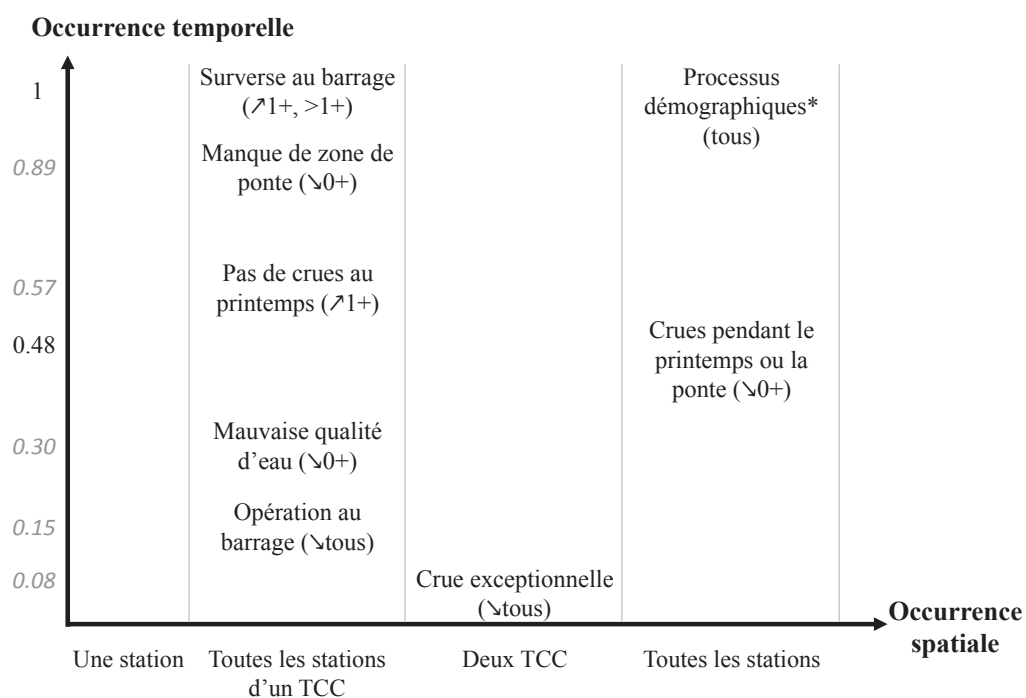


Figure 20. Occurrence spatiale et temporelle des facteurs structurant les populations de truites étudiées dans l'Article 2.

L'**approche déterministe** avait été choisie pour permettre de représenter les principaux processus démographiques identifiés dans la littérature et de les compléter en testant l'intégration d'autres processus abiotiques. Le grand nombre de paramètres du modèle (une quinzaine), et les limites des données disponibles au niveau de chaque site (une dizaine d'années de suivis en moyenne, pas de distinction possible des classes d'âge $>1+$) rendait une approche statistique impossible.

Les approches large-échelles et locales, même si elles présentent chacune des limites (notamment de précision et de représentativité), révèlent des aspects complémentaires, importants pour la structuration des populations piscicoles : la densité-dépendance semble probable et le rôle du régime hydrologique au moment de l'émergence a été confirmé.

Pour combiner ces approches et obtenir des réponses plus précises et plus faciles à extrapoler, nous proposons ensuite de développer un outil capable d'intégrer les deux échelles spatiales simultanément : le modèle hiérarchique.

4 Modélisation du cycle de vie : modèle hiérarchique Bayésien à états latents

Pour expliquer et analyser la dynamique spatio-temporelle des populations de truites, il me semblait important de développer un nouvel outil, s'appuyant sur les derniers développements méthodologiques et les résultats présentés dans les parties précédentes.

J'ai donc choisi de développer un modèle Bayésien à états latents. Ce modèle devait notamment permettre de trancher sur les principales questions qui se posaient à cette étape de l'étude de la dynamique des populations de truites :

1. Les processus démographiques sont-ils partagés par toutes les populations (hypothèse des articles précédents) ou des spécificités locales peuvent-elles moduler ces relations globales (comme le suggèrent les meilleurs résultats du modèle mixte de l'Article 1) ?
2. Est-il possible de quantifier l'influence de la densité-dépendance sur la structuration des populations ?
3. Est-il possible d'identifier des processus abiotiques structurant toutes les populations en intégrant des conditions environnementales relatives ou transposables dans un modèle de cycle de vie (manque de transférabilité des processus identifiés en Article 2) ?
4. Les déplacements des individus sont-ils susceptibles de structurer l'évolution spatio-temporelle des populations de truites (rôle apparus sur une station de l'Article 2) ?

Toutes ces questions étant difficile à traiter en parallèle, j'ai fait le choix de me concentrer en premier lieu sur la dynamique spatiale des processus démographiques (mortalité densité-indépendante) et biotiques (mortalité densité-dépendante), étudiant de ce fait les deux premières questions. Cette première étape (présentée dans la partie 4.1 et dans l'Article 3) permettait ensuite d'utiliser un modèle de cycle de vie plus abouti pour étudier les autres questions (abordées en partie 4.2).

4.1 Comprendre les variabilités inter-stations dans la dynamique de populations

4.1.1 Construction d'un modèle hiérarchique Bayésien à états latents

Pour étudier la variabilité spatiale dans la dynamique de populations de truites, nous avons étudié les différences inter-stations dans les processus de mortalité. Nous souhaitons mieux distinguer ceux qui étaient communs aux différentes populations (stables dans l'espace) et ceux qui pouvaient être variables entre populations.

Dans l'Article 3, nous détaillons la construction du modèle Bayésien à états latents. Nous résumons le cycle de vie de la truite en cinq stades, associés à des classes d'âge observées (0+, 1+ et adultes) ou non (œufs, individus émergents) et en huit processus (**Figure 21**). Nous modélisons la survie apparente au sein de chaque stade (processus pr2, pr4-pr8) par des processus densité-indépendants et densité-dépendants (taux de mortalité apparente mensuels), dont la variabilité est appréhendée grâce à une structure hiérarchique. L'estimation des taux de mortalité densité-dépendant permet de juger de l'importance de la compétition dans la structuration des populations (une valeur très faible suggérant un effet limité). Cette vision permet de modéliser l'influence de la densité-dépendance de manière plus réaliste (mortalité croissante avec la densité) qu'une limitation par un seuil (densités bornées par une valeur maximale).

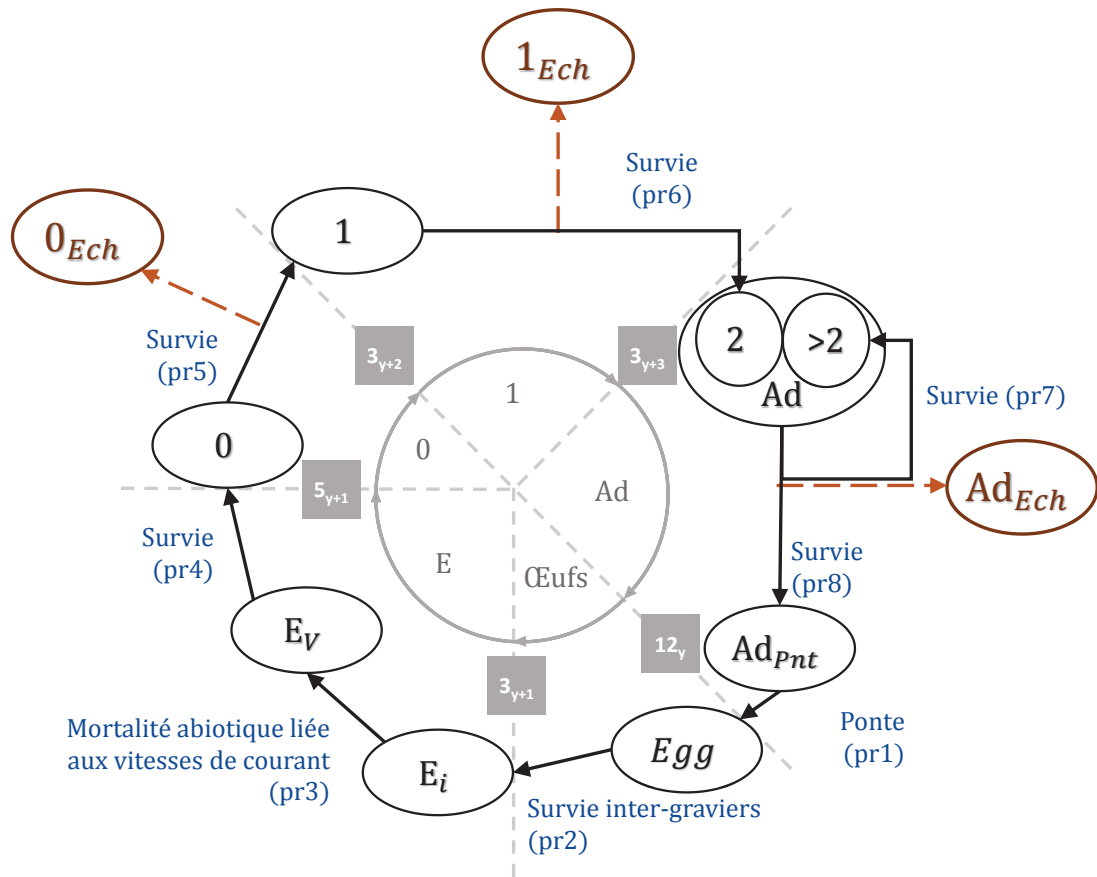


Figure 21. Modèle de cycle de vie de la truite résidente, scindé en cinq classes d'âge ($Eufs$; E : individus émergents ; $0+$; $1+$ et Ad : adultes) et huit processus (détails dans l'Article 3). Les rectangles gris donnent les dates de transitions entre classes, fixées au 15 de chaque mois (3 : Mars ; 5 : Mai ; 12 : Décembre), au cours de l'année indiquée en indice (y = année de ponte). Les autres indices sont associés à la ponte (Pnt), le stade initial d'une classe d'âge (i), l'intégration de mortalités abiotiques (V) ou l'échantillonnage (Ech). La population est observée au moment d'échantillonnages qui interviennent aux étapes $pr5$, $pr6$ et $pr7$. Ces observations sont utilisées pour estimer les paramètres du modèle et prédire les densités de l'année suivante. La classe d'âge des adultes combinait des poissons de plusieurs âges ($2+$: truite dans sa troisième année de vie et $>2+$: poissons de plus de 3 ans).

Pour comprendre l'origine des variations observées dans les taux de mortalité apparente, nous avons utilisé une méthode Bayésienne de sélection de covariables (Stochastic Search Variable Selection ; George & McCulloch 1993). Cette approche associe à chaque covariable testée une variable auxiliaire indiquant la présence ($I=1$) ou l'absence ($I=0$) de cette covariable dans le modèle. On évalue ainsi l'effet croisé de cinq covariables (disponibilité en caches, régime thermique moyen, largeur mouillée moyenne, VHA et hauteur du barrage en amont, fixée à 0 pour les stations en milieu naturel) sur les taux de mortalité.

Pour introduire un exemple de mortalité abiotique, nous intégrons au modèle l'influence d'une crue à l'émergence, dont le rôle a été identifié dans les deux articles précédents. Pour modéliser un effet transposable entre stations, nous utilisons non plus un seuil de débit mais un seuil de vitesse de courant. Cette vitesse de courant est décrite par un percentile des vitesses journalières enregistrées pendant l'émergence (vitesse de courant dépassée 10% du temps pendant l'émergence ; $V_{10,E}$). Nous nous limitons en premier lieu à ce seul facteur pour ne pas compliquer l'analyse en conduisant en parallèle deux démarches de sélection de variables (expliquant les variations des taux de mortalité ou responsables des processus abiotiques).

4.1.2 Résultats

La **Figure 22** synthétise les principaux résultats de notre modèle hiérarchique Bayésien à états latents.

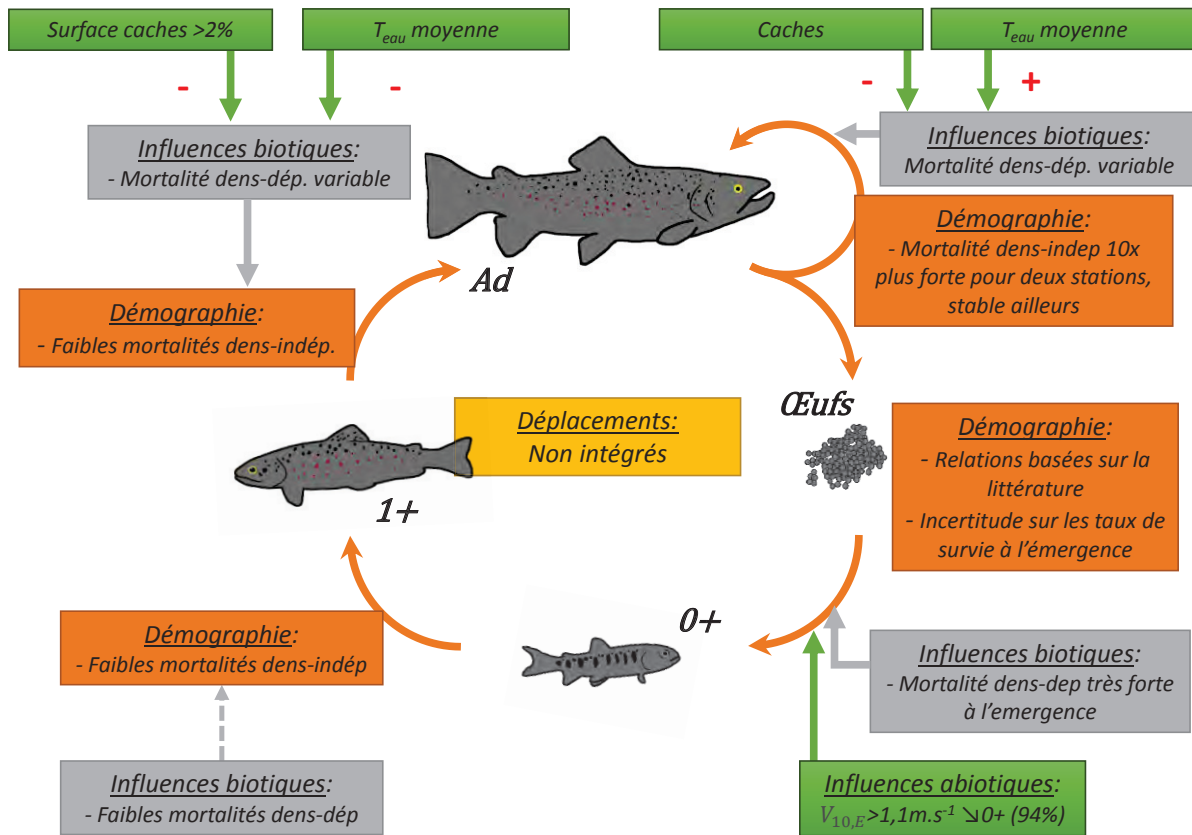


Figure 22. Principales conclusions de cette approche hiérarchique centrée sur les variabilités inter-stations des processus démographiques. Les signes + et - indiquent des effets positifs et négatifs de la covariable sur l'intensité des mortalités.

Nous avons **estimé les processus démographiques et biotiques** opérant entre chaque classe d'âge (**Figure 23** ; 1^e colonne). **L'intégration de la densité-dépendance dans le modèle était importante** : en absence de densité-dépendance, l'erreur de prédiction (en échelle logarithmique) des 0+, 1+ et adultes de notre modèle était augmentée de respectivement 14, 14 et 8%. La seule connaissance de ces processus a permis d'appréhender une partie de l'évolution temporelle des 1+ et des adultes (**Figure 23**, 2^e colonne). La moitié des erreurs entre prédiction et observation était dans la gamme [-50% ; +100%] pour les 0+, [-40% ; +50%] pour les 1+ et [-20% ; +30%] pour les adultes. Les prédictions de 0+ étaient structurées par une très forte densité-dépendance à l'émergence (respectivement 20, 7 et 2 fois plus forte qu'au cours des stades suivants : 0+, 1+ et adultes), qui tend à stabiliser toutes les prédictions autour d'un niveau moyen. Ce résultat n'est pas surprenant puisqu'un seul processus abiotique a été intégré pour toutes les populations. Ce processus estime ici une mortalité forte (94%) lorsque la vitesse est très élevée ($V_{10,E} > 1,15 m.s^{-1}$). Ce processus opère seulement au cours de 8% des échantillonnages étudiées (observées sur 12 stations), mais est suffisamment vraisemblable pour être mis en évidence par des paramètres communs. La mortalité apparaît ensuite quasi-nulle pour la fin de la première année de vie (**Figure 23** ; 1^e colonne, 2^e ligne). Les survies apparentes des autres classes d'âge (1+ et adultes) peuvent varier du simple au double entre stations étudiées (**Figure 23** ; 1^e colonne, 2^e et 3^e lignes).

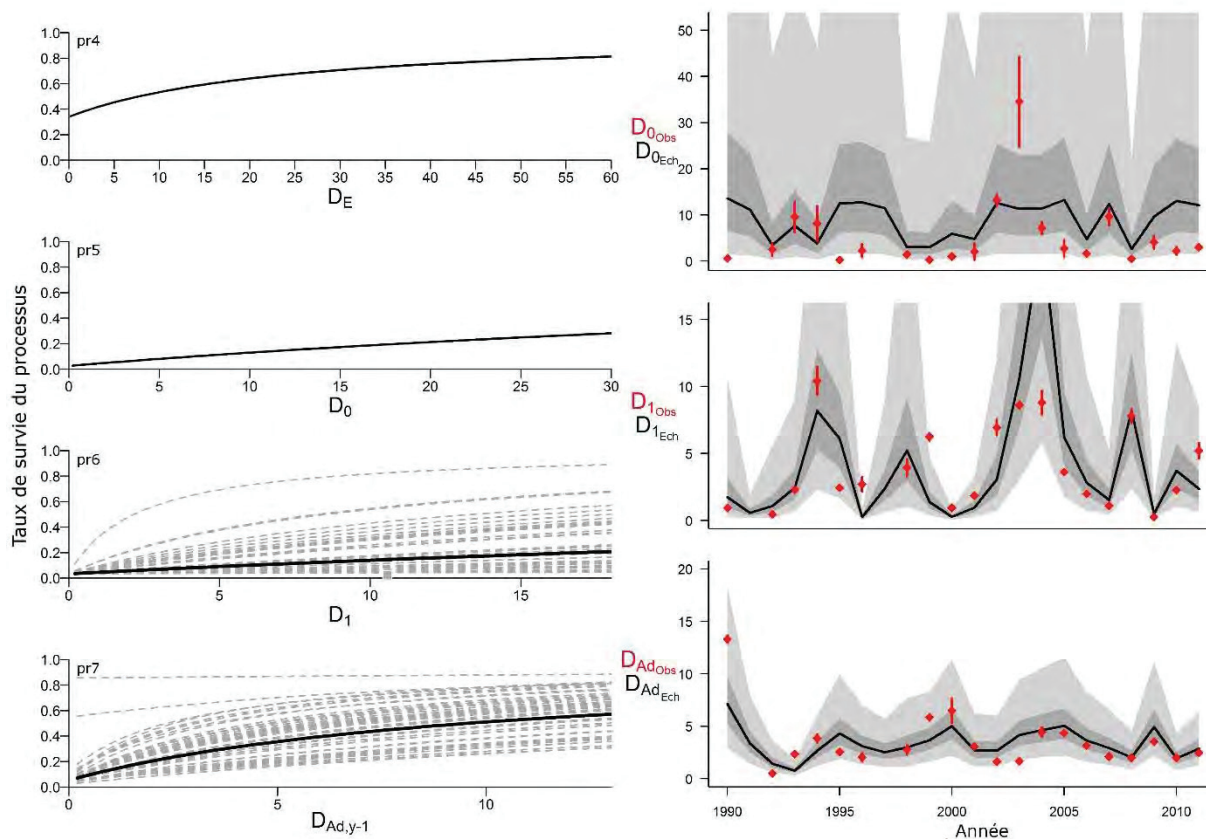


Figure 23. *Gauche* : Processus de survie apparente estimés entre classes d'âge successives (pr4, pr5, pr6 et pr7), représenté sur la durée totale du processus (voir Article 3). Les relations de survie apparente entre 1+ et adultes sont présentées pour les 40 stations, intégrant les variations inter-stations de taux de mortalité. *Droite* : Chroniques des densités observées (points rouges, associées à l'incertitude de mesure : lignes verticales) et des densités prédites (lignes noires : prédiction moyenne ; enveloppes grises : intervalles de confiance de 50 et 95%) pour une station (Bes). Pour rappel, les prédictions se basent sur les densités de la classe d'âge précédente observées l'année précédente.

Il a été possible d'identifier l'origine de ces variations (**Figure 24**). **Une mortalité densité-dépendante forte semble s'opérer entre juvéniles si l'habitat manque de zones d'abris (<2% de la surface totale).** Cette caractéristique d'habitat pourrait également influencer la compétition entre adultes, mais ce résultat est plus incertain. Nous suspectons également l'influence du régime thermique moyen de la station sur ces deux taux de mortalité densité-dépendant. La mortalité densité-dépendante apparaît en effet plus forte entre 1+ sur des stations froides (moyenne interannuelle des températures médianes $\leq 8^{\circ}\text{C}$), alors qu'elle semble d'autant plus forte entre adultes que la température de l'eau est élevée (semble deux fois plus forte à 11°C qu'à 8°C par exemple). Ces résultats peuvent être utilisés par des gestionnaires pour s'assurer que les conditions de l'habitat ne limitent pas la survie en augmentant l'intensité des mortalités densité-dépendantes. Il semble alors important de s'assurer qu'au moins 2% de la surface de l'habitat est utilisable en tant que caches pour limiter la compétition entre juvéniles de truites. L'influence des températures est également importante, surtout dans un contexte de réchauffement climatique. Nous avons également observé des variations dans le taux de mortalité densité-indépendant chez la truite adulte, liées à des mortalités plus fortes sur quelques stations (deux stations présentent des mortalités mensuelles 4 et 16 fois supérieures), sans toutefois parvenir à expliquer l'origine de ces variations.

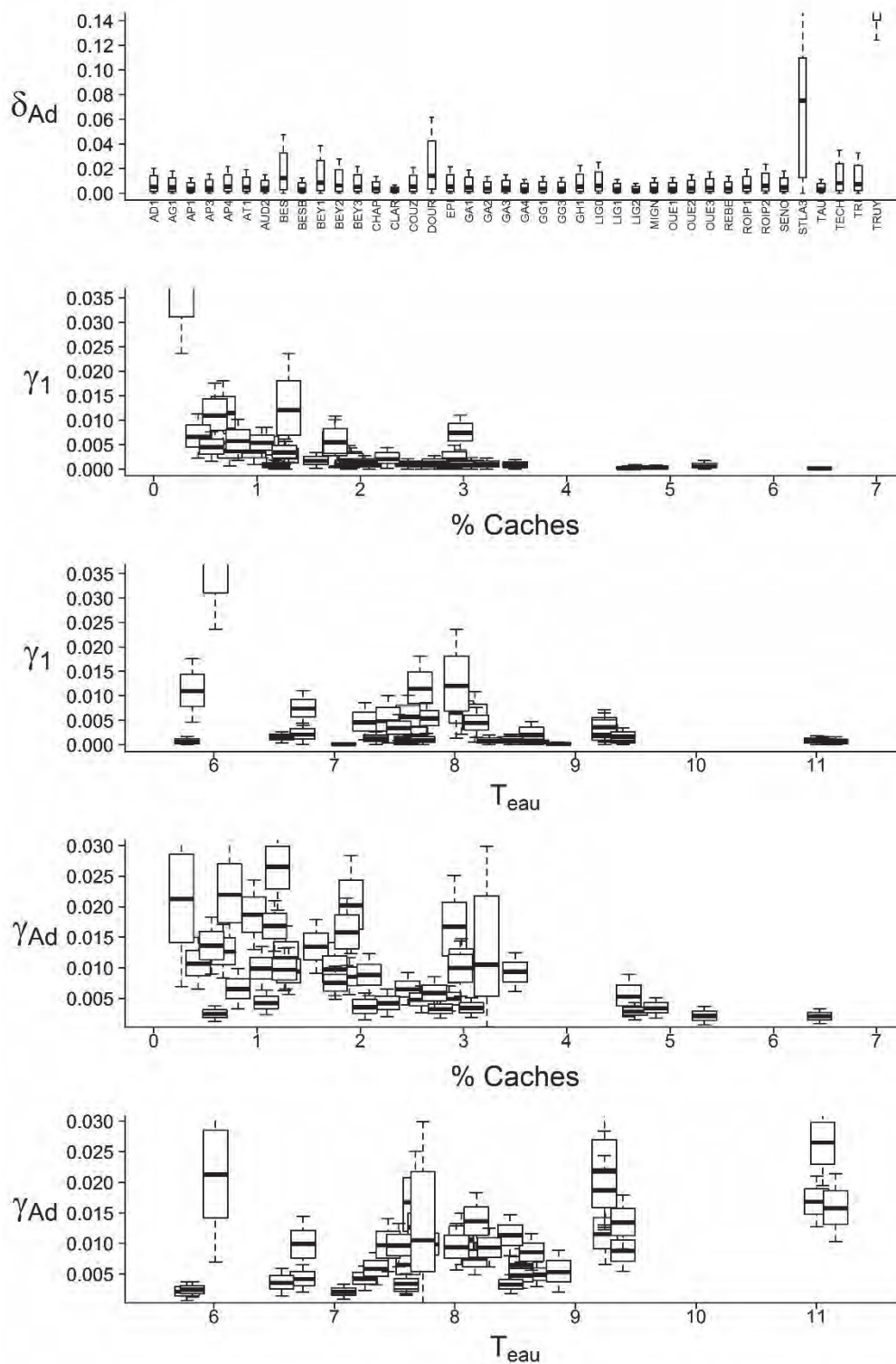


Figure 24. Distribution des taux de mortalité mensuels présentant des variations entre stations : le taux de mortalité densité-indépendante opérant sur les adultes (δ_{Ad}) et les taux de mortalité densité-dépendante opérant sur les 1+ (γ_1) et les adultes (γ_{Ad}). La distribution des δ_{Ad} ne pouvait être expliquée par une covariable. Les figures 2 à 5 présentent l'évolution des distributions de γ_1 et γ_{Ad} avec la disponibilité en caches (%Caches) et la moyenne interannuelle des températures médianes (T_{eau}).

Le modèle permet de prédire la survie apparente d'une population en connaissant les caractéristiques déterminantes de son habitat. Cela n'est pour l'instant possible que pour les 1+ et les adultes. Poursuivre le développement du modèle va permettre d'améliorer la prédiction du recrutement et d'évaluer le rôle des déplacements dans la dynamique de populations.

4.2 Poursuivre le développement du modèle

De nombreuses pistes permettraient d'améliorer la pertinence écologique ou la précision du modèle. Leur intégration risquerait de se faire au détriment de sa facilité d'utilisation et de sa transférabilité. Je propose dans cette section une sélection de développements. L'intégration de processus abiotiques supplémentaires (4.2.1) et la modélisation du déplacement (4.2.2) m'apparaissent prioritaires. On pourra également considérer d'autres processus comme la croissance (4.2.3), modéliser la dynamique des incertitudes (4.2.4) ou mieux intégrer les timings des processus (4.2.5). Ces pistes formalisent les manques du modèle actuel, sources d'erreurs potentielles.

4.2.1 Améliorer la dynamique temporelle en intégrant d'autres facteurs abiotiques

L'aspect du modèle le plus urgent à améliorer est sa capacité à prédire les densités de 0+. Il faudra donc intégrer d'autres processus abiotiques, qui apparaissent très structurants (Article 1 et 2). La température n'a pas semblé être reliée à la synchronie des densités (Article 1), mais son intégration dans un modèle de cycle de vie pourra peut-être permettre de mettre en évidence des mortalités liées aux conditions thermiques. La mise en mouvement du substrat mérite également d'être testée puisqu'elle a été mise en avant par l'Article 1. Des analyses exploratoires centrées sur l'influence du transport solide ont d'ailleurs été conduites par Marie Morvan au cours d'un stage de M2 que j'ai co-encadré (Morvan 2014). Les tendances identifiées soulignaient que l'intensité de la mise en mouvement du substrat de reproduction pendant la vie sous gravier et la post-émergence influençait négativement les jeunes stades (modèle linéaire multiple expliquant les densités observées de 0+ ; faible significativité : $R^2=6.5\%$). La mobilité du substrat en période de ponte semblait également importante, puisque le recrutement tendait à être inférieur les années où le substrat de reproduction était trop ou trop peu mobilisé. Ces analyses se basaient uniquement sur les processus abiotiques et les tendances doivent maintenant être confirmées en les intégrant dans un modèle plus complet. L'influence de la mobilité du substrat (destruction des frayères ou mortalité des alevins) sur la dynamique des populations n'a jamais été évaluée.

Les approches locales développées dans l'Article 2 suggèrent que, pour gagner en généralité, les seuils de débit devraient être transposés en seuils de vitesse moyenne, pour avoir le même sens sur toutes les stations. J'ai traduit les seuils de débit induisant des mortalités à l'émergence (Article 2) en termes de vitesse moyenne lorsque les données hydrauliques étaient disponibles (Figure 25 ; Annexe 4). Ces seuils sont inférieurs au $1.1\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ de l'Article 3 sur deux stations (FON2 et LIG2 ; seuil de $0.8\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) et supérieurs sur 5 stations. La comparaison directe est toutefois difficile puisque l'Article 2 considère une période plus étendue (4 mois, qui recouvrent l'émergence et la post-émergence, contre 3 mois dans l'Article 3) et des crues souvent moins longues (seuil dépassé au moins 9 jours dans l'Article 3 contre 1, 4 ou 9 jours dans l'Article 2). Le seuil de l'Article 3 apparaît toutefois fiable, l'incertitude autour de son estimation étant très faible (intervalle de confiance à 95% : [1.10-1.22]).

Cette approche hydraulique peut permettre de traduire d'autres phénomènes hydrologiques que les crues pour modéliser des processus plus facilement transférables entre stations. D'autres études ayant par exemple montré l'influence négative des étiages (ex. Alonso et al. 2011 ; Nicola et al. 2009), il est possible de tester l'influence sur les survies de faibles hauteurs et largeurs d'eau.

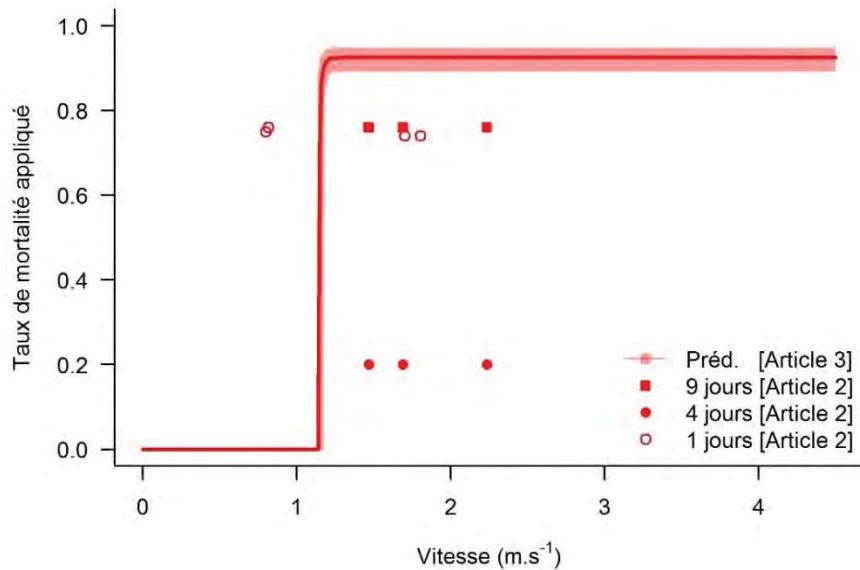


Figure 25. Taux de mortalité appliqué sur les alevins à l'émergence : (i) en fonction de $V_{10, \epsilon}$ (droite et enveloppe d'incertitude à 95% ; Article 3) ; (ii) si la vitesse dépasse un seuil pendant 1, 4 ou 9 jours de mars à juin (points ; Article 2 et Annexe 4).

Pour tester l'intégration de ces processus, on pourra adapter les méthodes de sélection de variables utilisées dans l'Article 3 et développer une approche multi-pression (température + conditions hydrauliques + mobilité du substrat).

4.2.2 Intégration des déplacements d'individus

Actuellement, l'absence d'intégration des déplacements d'individus est une lacune importante du modèle développé. Si l'étude des déplacements nécessite des données dédiées (ex. marquage-recapture, télémétrie), réussir à appréhender quelques tendances peut déjà donner des pistes sur le poids de ces phénomènes dans les survies apparentes. Je résume ici des développements visant à intégrer des déplacements d'individus au modèle de cycle de vie. Des détails sur cette méthode sont présentés en Annexe 5.

J'ai choisi trois périodes clefs du cycle de vie au cours desquelles les mouvements sont identifiés par de nombreux auteurs, le système étant fermé par ailleurs : au moment de la reproduction (déplacements d'adultes modulant les 0+ observés), au printemps (déplacements de 1+ modulant sur les 1+ observés) et à l'automne (déplacements de 1+ après les pêches, modulant les densités d'adultes observés). L'influence des déplacements a été étudiée en adaptant le modèle final obtenu à l'issue de l'Article 3. J'ai alors ajouté de nouvelles étapes dans le cycle de vie, modélisant les mouvements aux trois périodes identifiées. Deux structures simples, nécessairement associées à des hypothèses fortes, ont été envisagées : 1) des migrations constantes et 2) des migrations densité-dépendantes.

Les résultats sont similaires entre les deux approches de modélisation. Il n'a pas été possible d'estimer l'influence du mouvement des adultes au moment de la reproduction, la modélisation des 0+ étant trop peu précise en l'état actuel du modèle. Les déplacements de 1+ à l'automne ont pu être modélisés, mais ils n'amélioraient que très peu les prédictions des densités d'adultes (variations de l'erreur <5%). Seule la modélisation des mouvements printaniers, au début du stade 1+, permettait de diminuer l'erreur de prédiction des 1+ (-15% des moyennes des erreurs au carré) en expliquant en partie les survies apparentes >100%. Il apparaît difficile de modéliser des départs d'individus, qui sont fortement confondus aux mortalités densité-dépendantes. De plus, l'intensité des apports identifiés varie entre stations et l'origine de ces variations restent à déterminer. Enfin, les déplacements sont très probablement modulés par les conditions environnementales, qui n'ont pas été considérées ici.

4.2.3 Dynamique spatiale, croissance et échantillonnage

Ce modèle peut également être combiné à d'autres approches pour aller plus loin. Les modèles hiérarchiques Bayésiens sont, en effet, particulièrement flexibles et peuvent être complétés par des considérations spatiales (ex. *Rochette et al. 2013*). Pour les populations de truites, une meilleure connaissance des réseaux dans lesquels s'intègrent les stations et des suivis plus denses spatialement (échantillonnage de tous les affluents) pourraient permettre d'aller vers des modèles spatialement explicites, intégrant des dynamiques de migration (*Chaumot et al. 2006*).

Les ouvrages, la compétition ou les conditions environnementales peuvent également influencer les populations sans que cela se traduise par des mortalités, mais par une réduction de la croissance des individus (ex. *Bærum et al. 2013*). La compréhension de ce phénomène est capitale pour prédire précisément la dynamique des populations. La taille des salmonidés peut en effet être associée à d'autres traits d'histoire de vie, comme la fécondité, la taille des œufs ou la survie (*Vincenzi et al. 2012*), ainsi que l'âge à la maturité (*Hutchings & Jones 1998*). La modélisation combinée de la croissance et de la survie va pouvoir améliorer la pertinence du modèle (*Vincenzi et al. 2012*).

Puisque la truite est l'espèce majoritaire dans les stations étudiées, l'influence de la compétition avec d'autres espèces n'a pas été considérée. La compétition avec le chabot, qui colonise les mêmes milieux et modifie l'utilisation de l'habitat par la truite (*Holmen et al. 2003*), doit en particulier être étudiée pour utiliser plus largement ce modèle. De même, des interactions densité-dépendantes entre classes d'âge de truites ont été identifiées (la croissance des alevins étant notamment réduite par la présence de juvéniles et d'adultes ; *Kaspersson et al. 2012*), mais ne sont pas intégrées dans le modèle.

Enfin, les trois articles présentés ici se basent sur des estimations des densités de truites par la méthode de *Carle & Strub (1978)*. Il est possible de mieux évaluer les densités réellement présentes au moment de l'échantillonnage en modélisant explicitement l'échantillonnage comme un tirage aléatoire parmi la population prédite. Le livre de *Newman et al. (2014)* présente le principe de cette procédure, appliquée à différents types d'échantillonnage et les papiers de *Rivot et al. (2004)* ou *Ruiz & Laplanche (2010)* le mettent en pratique. Cela permettra d'encore mieux séparer l'incertitude liée à l'erreur d'échantillonnage de celle imputable à la stochasticité des processus. Toutefois, pour répondre aux enjeux écologiques et opérationnels, la modélisation précise de l'échantillonnage n'est pas la priorité tant qu'il demeure d'autres questions écologiques (*Newman et al. 2014*).

4.2.4 Modéliser la dynamique des incertitudes de processus

L'approche Bayésienne a permis de modéliser l'incertitude de processus. J'ai toutefois considéré pour l'instant que cette erreur était, pour chaque classe d'âge k , homogène dans le temps et l'espace (hypothèse d'homoscédasticité) : la gamme de l'erreur (σ_k) est donc stable entre années et entre stations. J'ai étudié les limites de ces deux hypothèses et je propose de nouveaux développements, détaillés en Annexe 6.

Une exploration visuelle des résidus du modèle de l'Article 3 nous indique que l'hypothèse d'une erreur stable dans le temps est crédible pour la prédiction des 0+ et des adultes. En revanche, l'erreur de prédiction des 1+ est supérieure si les densités initiales (0+ échantillonnés l'année précédente) sont faibles. Intégrer cette hétéroscédasticité dans des développements ultérieurs peut permettre d'améliorer leur pouvoir explicatif et prédictif.

En considérant une structure hiérarchique pour les erreurs de processus (même structure que pour les taux de mortalité de l'Article 3), on révèle une forte variabilité entre stations sur les estimations de σ_1 et σ_{Ad} . Il apparaît donc que certaines stations sont associées à des prédictions moins précises des 1+ et des adultes que d'autres. Intégrer ces différences spatiales dans le modèle permettrait d'améliorer sa précision (-9% et -2% sur la moyenne des erreurs au carré) et d'identifier les pistes prioritaires à développer ensuite (identification de processus clef sur les stations les moins bien prédites).

4.2.5 Affiner la modélisation des timings des processus

Finalement, le modèle peut être amélioré en affinant la prise en compte de certains processus temporels. Comme cela est fait classiquement (*Newman et al. 2014*), nous supposons que les processus opèrent de manière séquentielle, c'est-à-dire les uns après les autres et sans recouvrement temporel. Cela revient à formuler des hypothèses sur les périodes temporelles des phénomènes et leur ordre d'occurrence. Les étapes du cycle de vie de la truite ont été associées à des dates fixes issues de la littérature. Toutefois, leur timing peut varier dans le temps et dans l'espace selon les conditions environnementales. Les températures ont notamment une influence sur le déroulement de nombreux processus comme la maturation, la fécondité ou les dates de ponte et d'émergence (*Jonsson & Jonsson 2009*). Les dates d'émergence ont été associées aux températures vécues par les œufs, à travers le concept des degrés-jours, qui influencent également la croissance (*Chezik et al. 2013*). La modélisation de ces processus a été, par exemple, formalisée par *Lecomte & Laplanche (2012)*. Ces différences de timing peuvent ensuite être intégrées pour mieux capturer les périodes sensibles du cycle de vie. On pourrait, par exemple, modéliser un processus opérant à partir de la date d'émergence prédite, évaluée tous les ans.

5 Synthèse

Les résultats de ces travaux ont contribué à la connaissance de la dynamique spatio-temporelle des populations de truites. Il apparaît, en se plaçant à large échelle (**Article 1**), que l'environnement peut avoir des effets généraux sur la dynamique temporelle de populations séparées par des distances allant jusqu'à 75km. Cela est notamment lié à l'occurrence synchrone de fortes crues à l'émergence et de mouvements du substrat de ponte, capables de structurer le recrutement de ces populations. La synthèse d'approches locales (**Article 2**) montre la diversité de facteurs susceptibles d'intervenir, impossibles à détecter sans connaissance fine du milieu : mauvaise qualité d'eau, manque de substrat de reproduction, opération de transparence au barrage ou encore arrivées d'individus depuis l'amont. Enfin, la construction d'un modèle hiérarchique (**Article 3**) montre la variabilité spatiale dans les processus de mortalité. Une part de la dynamique spatiale peut notamment être expliquée par une mortalité densité-dépendante supérieure en absence d'abris (<2% de la surface) ou variant avec la température de l'eau.

Les résultats de ces trois études sont synthétisés **Table 3** et discutés plus longuement dans la suite de cette dernière partie.

5.1 Apports sur la connaissance des processus démographiques (Figure 26)

Il apparaît tout d'abord, à travers les trois études, que les liens entre les cohortes, décrits par les relations de survies apparentes expliquent une grande part de la dynamique temporelle des 1+ et des adultes. La densité-dépendance apparaît importante pour expliquer les densités observées. Elle n'apparaît dans l'approche déterministe (Article 2) que pour le recrutement (compensation à faible densité) et jamais pour les classes d'âges supérieurs (limitation par la SPU non observée). Toutefois, en modélisant cette densité-dépendance intra-cohorte sur un pas de temps mensuel et en autorisant des différences entre stations (Article 3), ce processus s'avère très structurant. Une forte densité-dépendance à l'émergence semble généralisée, mais ces résultats sont à confirmer en améliorant la modélisation du recrutement. L'intensité de ce processus sur les classes d'âges supérieurs dépend des caractéristiques physiques de la station, une compétition plus forte opérant dans des habitats moins favorables, notamment lorsque les abris sont rares.

Cette dynamique spatiale demande de développer un modèle général de l'évolution des populations de truites tenant compte des différences inter-stations observées (meilleurs résultats de modèle mixte de l'Article 1, Article 3). On parvient alors à expliquer la survie apparente des 1+ et des adultes de toutes les stations étudiées (Article 3). Si les populations observées peuvent appartenir à plusieurs souches génétiques, cela ne semblait pas se traduire par une dynamique différente (en marge de l'Article 3 notamment, non présentés). De même, les trois stations sélectionnées dans le Nord-Ouest de la France présentent une dynamique de survie explicable par leurs caractéristiques physiques. Il faut toutefois noter que les recrutements y sont systématiquement surestimés. Cela révèle une dynamique de fécondité différente dans cette région. Ces études démarrées dans l'Article 3 doivent donc être poursuivies pour expliquer (1) ces différences, (2) l'origine des variations de mortalité densité-indépendante au sein des adultes et (3) l'origine des arrivées d'individus sur certaines stations.

Si les déplacements densité-dépendants semblent avoir un faible rôle sur la synchronie des populations (Article 1), les mouvements expliquent la dynamique observée sur quelques stations (Article 2 et perspectives de l'Article 3). Ils permettent notamment d'expliquer les survies apparentes >100% entre 0+ et 1+, observées dans 41% des cas. Sans données décrivant ces déplacements, il faut les étudier de manière indirecte en étudiant des jeux de données avec ou sans possibilité de mouvements entre stations (Article 1), en considérant les évènements de surverse comme des périodes de dévalaison (Article 2), ou par des hypothèses fortes sur ces processus (perspectives de l'Article 3).

Table 3. Synthèse des principaux résultats des trois articles, mis en relation avec les principales questions de cette thèse.

Question	Article 1	Article 2	Article 3
Quels processus structurent la dynamique des populations ?	Démographie moyenne Suspicion de densité-dépendance Processus abiotiques généraux	Démographie commune Déplacements et densité-dépendance Processus abiotiques locaux	Démographie variable Densité-dépendance Conditions hydrauliques
A quelle échelle spatiale les résultats sont-ils utilisables ?	Processus généraux identifiés, difficile à utiliser localement	Station sur laquelle le modèle est calibré	Prévisions générales des taux de mortalité, affinées selon les caractéristiques de la station
Les ouvrages influencent-ils les populations ?	-	Influences indirectes (connectivité, manque de substrat de reproduction)	Pas d'influence directe sur la survie moyenne
Existe-t-il des variations spatiales dans les processus ?	Variations spatiales probables dans la démographie	Effets variables des événements hydrologiques (seuils, conséquences)	Mortalité densité-dépendante (1+ et adultes) variable entre populations
Peut-on identifier une relation entre adultes et recrutement ?	Relation simple peu explicative	Relation réaliste une fois combinée aux conditions abiotiques locales	Relation théorique et peu précise.
Quel est le rôle de la densité-dépendance ?	Densité-dépendance probable	Compensation des survies des émergents à faibles densités	Forte influence sur les survies d'émergents, de 1+ et d'adultes
Quelle est l'influence des déplacements ?	Synchronie des populations non reliée aux déplacements densité-dépendants	Arrivées associées à des surverses au barrage (1 population/9)	Arrivées de 1+ fortes sur quelques stations (Perspective majeure)
Quel est le rôle des conditions hydrologiques et hydrauliques ?	Hydrologie/hydraulique et mobilisation du substrat → Synchronisation des populations	Influence de l'hydrologie Seuils de débit → Extrapolation difficile	Influence de l'hydraulique Seuil de vitesse → Effet transférable
Observe-t-on une limitation par l'habitat disponible ?	-	Pas d'influence des SPU	Pas d'influence de la VHA Absence de caches → Densité-dépendance
Quel est le rôle de la température de l'eau ?	Pas d'influence de la température	Ne structure jamais les populations étudiées	Influence de la température sur les mortalités densité-dépendantes

Cette dernière approche a montré qu'il est difficile de dissocier mortalité densité-dépendante et départs densité-dépendants. Les arrivées semblent, en revanche, plus facilement identifiables. La comparaison des résultats des modèles déterministe et Bayésien sur LIG2, station en TCC sur le Lignon du Forez associée à des arrivées dans l'Article 2, fait apparaître un paradoxe. Dans l'Article 2, l'intégration d'apports importants (associés à une survie de 160% des 1+) permet de mieux expliquer les densités observées. En revanche, dans les perspectives de l'Article 3, cette station est associée à de très faibles apports de 1+. Cela s'explique par la différence de modélisation de la survie. Le modèle déterministe intègre en effet une survie densité-indépendante constante (50%) alors que le modèle Bayésien estime une densité-dépendance assez forte pour cette station (faible surface de caches : 1.3%) : la survie est donc plus forte à faible densité (proche de 100%) et comparable pour des densités supérieures (environ 60% de survie pour 4 ind.100m⁻²). L'effet compensatoire des apports est donc inutile pour expliquer les densités de 1+ observés. En revanche, les apports d'adultes de l'Article 2 sont bien confirmés par les perspectives de l'Article 3 : c'est pour cette station qu'ont été estimés les plus forts apports. Il faut enfin rappeler que les survies apparentes >100% peuvent être également expliquées par des erreurs d'échantillonnage ou des apports d'individus par rempoissonnement. L'implantation de truites de différents stades (œufs, 0+ ou adultes) peut être réalisés par des Associations Agréées de Pêche et de Protection du Milieu Aquatique (AAPPMA), mais aussi par des particuliers. Il est alors difficile de quantifier leur influence, surtout que les individus implantés apparaissent plus mobiles (déplacements jusqu'à 600m ; Richard 2014). S'ils peuvent influencer des populations assez éloignées, ils restent plus fragiles que les individus natifs et sont particulièrement sujet à la densité-dépendance (survie médiane de 20% ; Richard 2014). Les individus introduits sont donc faiblement présents dans les populations finales et on suppose qu'ils n'altèrent pas nos résultats.

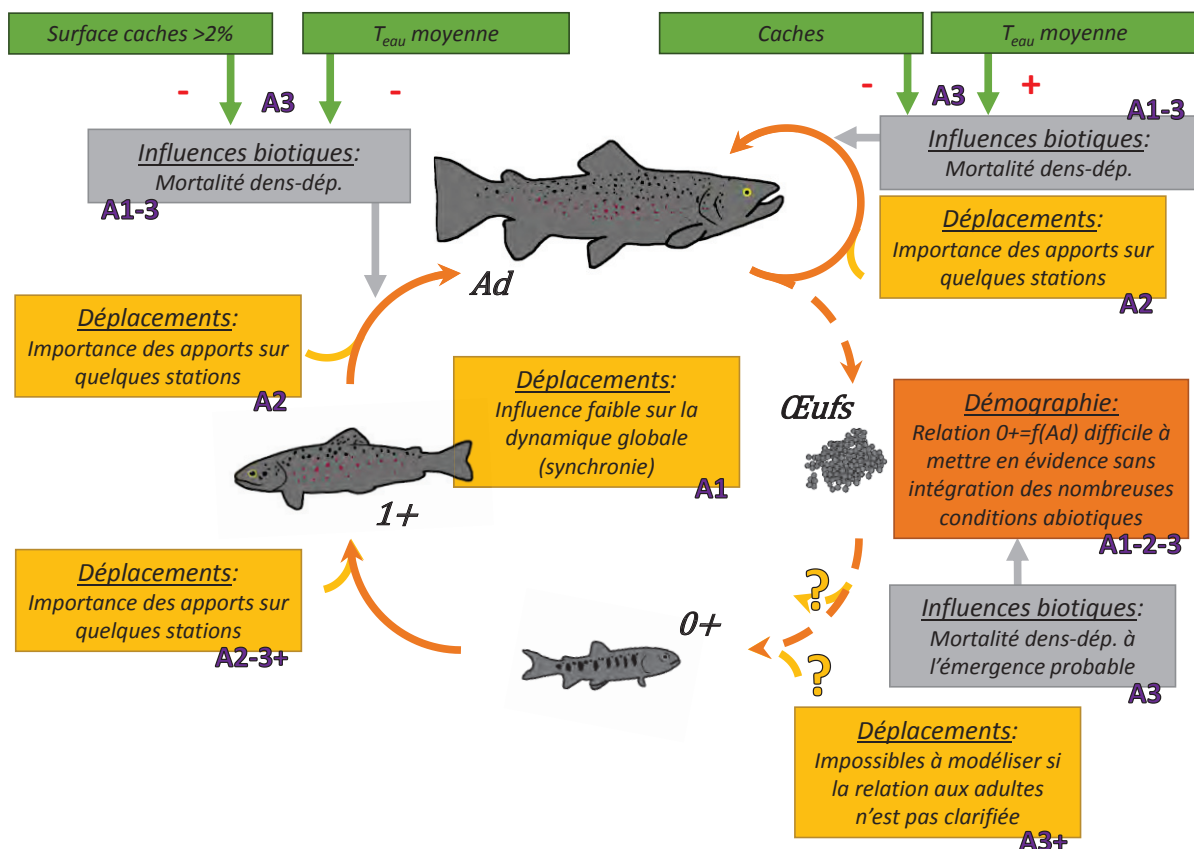


Figure 26. Principales réponses de cette thèse aux enjeux écologiques liés aux processus démographiques. Les signes + et - indiquent des effets positifs et négatifs de la covariable sur les taux de mortalité. L'article à l'origine de la conclusion est indiqué (A= Article, A3+= Perspectives de l'Article 3).

Le recrutement apparaît également comme un processus démographique difficile à modéliser. Les Articles 1 et 3 ont bien confirmé que la relation entre stock d'adultes et recrutement observé l'année suivante, vue par ailleurs (ex. *Lobón-Cervía 2013*), est faiblement explicative pour les populations étudiées. Ce processus résulte de nombreux facteurs qui opèrent en parallèle et qui sont difficiles à mesurer (ex. nombre d'œufs/ kg de femelle qui peut varier d'une station à l'autre, déplacements d'adultes vers des zones de ponte, dévalaison des individus émergents). Toutefois, nous avons choisi de travailler sous l'angle d'un cycle de vie, qui permet de retranscrire par le modèle cette réalité biologique. Il s'agissait ensuite d'expliquer les variabilités observées par les conditions abiotiques ou des déplacements d'individus. Cette hypothèse de travail semble réaliste puisque le modèle MODYPOP explique le recrutement de manière satisfaisante (7/9 stations). La clef pour la prédiction du recrutement semble donc être l'intégration de processus abiotiques.

5.2 Identification de facteurs environnementaux structurants (Figure 28)

Le recrutement est structuré par les crues, qui sont donc susceptibles d'influencer l'ensemble des populations. De fortes crues synchrones entraînent des mortalités de 0+ similaires sur des populations distantes (Article 1). L'Article 2 a également fait apparaître la dynamique hydrologique comme un élément clef, qui influence régulièrement (1 année sur 2 en moyenne) les populations, induisant des mortalités de 20 à 90%. La diversité des taux de mortalité et des seuils associés (pouvant varier d'un facteur 10) montre bien que cette influence est difficile à extrapoler d'un site à l'autre.

Il faut alors, dès que possible, privilégier l'étude de variables écologiquement pertinentes et transférables, comme les conditions hydrauliques moyennes de la station. L'intégration dans l'Article 3 d'une mortalité à l'émergence liée à la vitesse de courant illustre cette démarche. Le seuil identifié (1.15 m.s^{-1}) est élevé, et traduit donc des événements rares, mais permet de traduire l'influence de ce facteur de manière cohérente sur les 12 stations où ces vitesses sont observées. Les conditions hydrauliques, plus réalistes et plus facilement transférables, sont donc des pistes prometteuses. Des descripteurs des conditions géomorphologiques, comme la mobilité du substrat de reproduction au moment de la ponte (Article 1), doivent également être considérés. Dans le cas où seules des variables non comparables entre sites seraient disponibles, on peut favoriser des méthodes en échelle relative, comme les études de synchronie qui s'appuient sur des corrélations entre variables et non sur leurs valeurs.

Nos études n'identifient pas de rôle limitant de l'habitat lorsqu'il est synthétisé sur la forme d'une SPU ou d'une VHA. Alors que l'habitat est intégré directement dans les applications déterministes pour limiter la survie par la SPU disponible, cette limitation n'est jamais effective sur les stations présentées dans l'Article 2. Elle était utilisée sur les développements de MODYPOP sur la Neste d'Oueil (*Gouraud 1999 ; Gouraud et al. 2001*) pour expliquer les densités observées d'adultes, notamment sur deux stations utilisées dans cette thèse (OUE1 et OUE3). Les données de pêches utilisées (trois pêches par an de 1996 à 1998) n'étaient pas associées à des données environnementales et n'ont pas été utilisées ici. J'ai toutefois vérifié que la dynamique observée à l'époque pouvait être expliquée par notre nouveau modèle (illustré sur OUE3 en **Figure 27**). Les densités d'adultes sont bien prédites par un processus intégrant simplement de la densité-dépendance et non une limitation par la SPU. La VHA n'a pas non plus expliqué les variations spatiales des taux de survie étudiés dans l'Article 3.

La température n'a pas révélé d'effet dans l'Article 1 mais la température médiane semble influencer les taux de mortalité densité-dépendant (Article 3 ; **Figure 26**). L'effet de la température, intégré dans MODYPOP, n'opère pas sur les stations étudiées dans l'Article 2, mais a permis d'expliquer la dynamique d'autres populations de truites dans un cours d'eau normand (Oir ; *Gouraud et al. 2001*). Ce facteur abiotique semble donc bien capable d'influencer la survie, et pas seulement la croissance des individus.

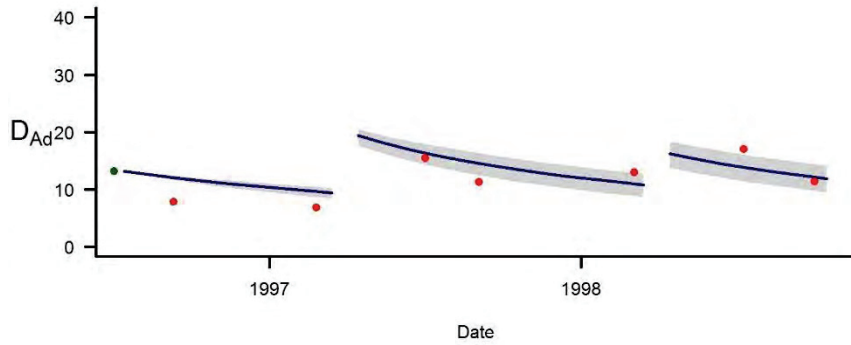


Figure 27. Prédiction des densités d'adultes sur OUE3 entre 1996 et 1998 à partir des taux de mortalités estimés pour cette station dans l'Article 3 (données tirées de Gouraud 1999 ; points rouges). Seul le premier échantillonnage est utilisé en données d'entrée. La droite présente la prédiction médiane des effectifs, l'enveloppe identifie la gamme dans laquelle se situe 50% de nos prédictions.

Les conditions abiotiques structurent surtout le recrutement, les classes d'âges ultérieures apparaissant beaucoup moins sensibles. Aucun facteur n'a expliqué la synchronie de ces classes d'âges ultérieures dans l'Article 1 et seul l'Article 2 a montré une structuration par des crues exceptionnelles (1+ et adultes, deux TCC) et des transparences (1+, un TCC). Les conditions de débit peuvent également connecter des zones séparées par un barrage, et ainsi provoquer des arrivées d'adultes et de 1+ sur un des TCC étudié (de 120 à 160% de survie).

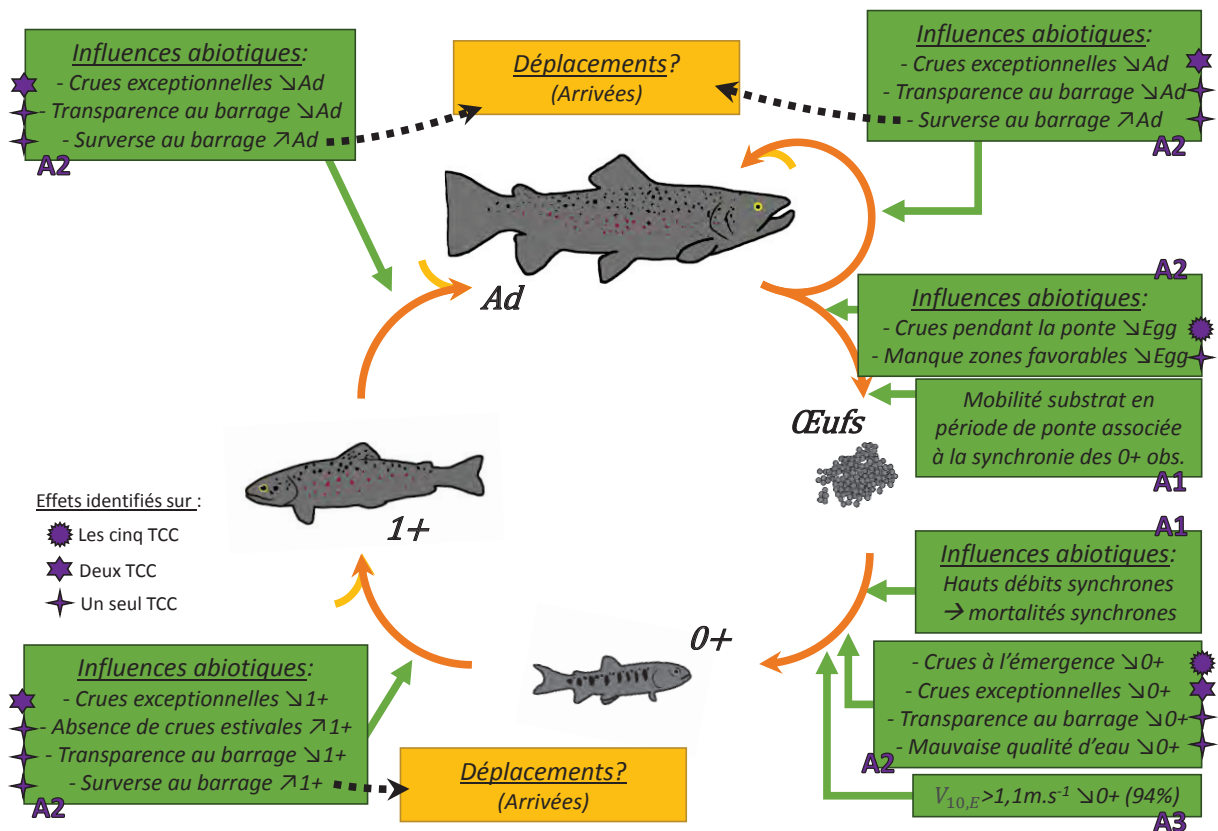


Figure 28. Principales réponses de cette thèse aux enjeux écologiques liés aux facteurs environnementaux. L'article à l'origine de la conclusion est indiqué (A= Article, A3+= Perspectives de l'Article 3).

5.3 Influence anthropique et perspectives pour la gestion (Figure 29)

Ces résultats peuvent être traduits en termes de perspectives pour la gestion et la conservation de populations naturelles, puisqu'ils identifient les processus clefs de la dynamique des populations de truites. Le modèle hiérarchique Bayésien présenté en Partie 4 pourra notamment prédire le fonctionnement d'une population dans l'espace en tenant compte des caractéristiques de la station. Cela pourrait permettre la mise en place d'un indicateur spécifique à cette espèce, basé sur une prédiction de la gamme de survie ou de densités à attendre. La prédiction de taux de mortalité pour les 1+ et les adultes est déjà possible, mais une amélioration du modèle est nécessaire avant de pouvoir prédire des densités (en particulier du recrutement). Un indicateur monospécifique pourrait permettre un diagnostic précis des zones amont, difficile à établir par des indicateurs plurispécifiques comme l'Indice Poisson Rivière (IPR ; *Oberdorff et al. 2002* ; ce problème est au cœur des améliorations proposées par l'IPR+ ; *Marzin et al. 2014*). Il se baserait alors sur des mesures *in situ* des caractéristiques physiques du tronçon considéré, comme la surface de caches disponible.

Nos résultats identifient également des phases sensibles où des mortalités très fortes opèrent, comme l'émergence (mars-avril). Ces phases sensibles doivent être particulièrement surveillées pour limiter les influences anthropiques supplémentaires sur ces individus fragiles. Dans cette optique, des arrêtés préfectoraux ou des décisions d'AAPPMA interdisent localement de parcourir le lit des cours d'eau pendant la période d'incubation et d'émergence (d'octobre à mai par exemple dans l'Isère ; Arrêté DDT/SEEF n°2011-938). L'intérêt d'une telle démarche est également appuyé par l'influence synchrone sur le recrutement de la mobilité du substrat de reproduction au moment de la ponte (Article 1).

En connaissant des facteurs susceptibles de fragiliser les populations en place, les gestionnaires sont capables de protéger la potentialité du milieu. Le modèle hiérarchique a notamment montré que la disponibilité en caches influence la compétition, réduisant ainsi la survie des 1+ (et probablement des adultes). Ces résultats sont cohérents avec ceux de *Baran (1995)* sur la truite ou *Finstad et al. (2007)* sur le saumon Atlantique. L'habitat peut alors être modifié au bénéfice de l'espèce, comme préconisé par *Newman et al. (2014)*. Il conviendra donc de s'assurer qu'au moins 2% de la surface mouillée est utilisable en tant que caches. Dans le cas contraire, les gestionnaires pourront, par exemple, étudier le gain potentiel d'ajout dans le milieu de blocs offrant des abris pour limiter la compétition entre juvéniles de truites.

Dans un contexte d'influences anthropiques multiples, le risque principal est d'attribuer une mortalité à un facteur, alors que d'autres processus (non-évalués) sont en réalité en jeu. Les applications de MODYPOP ont révélé que la qualité d'eau, ou encore la disponibilité en substrat favorable à la reproduction sont parfois des facteurs importants. Le manque de substrat de reproduction, non modélisé dans l'Article 3, conduit notamment à une surestimation forte des densités de 0+ sur le Lignon du Forez. Il revient donc aux gestionnaires de surveiller ces paramètres localement, en particulier si des mortalités surprenantes sont observées. La difficulté est que ces conditions évoluent rapidement dans le temps. Une anoxie peut survenir au cours de l'été, ce qui nécessiterait idéalement un suivi quotidien tous les étés (ou en continu), difficile à mettre en place. La composition du lit est également dynamique, les sédiments étant déplacés lors de crues. Des mesures de surfaces de ponte ont été effectuées au cours des campagnes de terrain, révélant une forte variabilité interannuelle (variation d'un facteur 2). Disposer de mesures annuelles (comme pour les stations de l'Article 2), semble alors nécessaire pour intégrer l'influence de la disponibilité en substrat de ponte sur la dynamique de populations. En revanche, une évaluation ponctuelle peut déjà permettre d'identifier un déficit en substrat favorable, comme cela fut le cas sur le TCC de Haute-fage sur la Maronne (Massif Central). EDF a alors mandaté ECOGEA pour conduire des apports de sédiments grossiers de 2013 à 2016. En 2015, 159 frayères (saumons ou truites) ont été recensées dans les 3km du TCC, contre 15 en moyenne avant injection (*ECOGEA 2016*).

Les gestionnaires doivent aussi prévoir les changements à venir. Le réchauffement climatique est notamment susceptible de réduire les habitats favorables pour la truite adulte (*Muñoz-Mas et al.*

2016). Connaître l'influence de la température sur la compétition peut donc permettre de prédire comment la dynamique des populations de truites françaises va varier. Les résultats de l'Article 3 suggèrent une augmentation de la compétition densité-dépendante entre adultes avec le réchauffement du cours d'eau. Par exemple, à un niveau moyen de densité d'adultes, l'augmentation de la température moyenne de 8 à 10°C se traduit par une augmentation de la mortalité apparente mensuelle prédite de 5.5% à 8.8% (mortalité intégrant à la fois les processus densité-indépendant et densité-dépendant).

Si ces aspects sont susceptibles d'intéresser tous les gestionnaires, la présence dans notre jeu de données de plusieurs zones influencées permet de tirer des conclusions spécifiques à la gestion d'ouvrages hydro-électriques. Tout d'abord, aucune influence directe d'un barrage n'a pu être identifiée. Les densités et le fonctionnement de la population (taux de mortalité notamment) sont similaires en TCC et en zone non-régulée. Rappelons toutefois que ces populations sont soumises à l'influence de l'ouvrage depuis plusieurs dizaines d'années et que le cadre physique est stabilisé. Les populations ont donc eu le temps de se rétablir après sa construction.

Un ouvrage pourra, en revanche, avoir une influence indirecte sur les populations en aval, à travers une modification des conditions environnementales. La gestion du débit jouera par exemple un grand rôle, l'effet d'une transparence au barrage ayant été démontré (Article 2). Puisque l'augmentation du débit de base peut réduire l'influence des éclusées (Liebig et al. 1998), on peut imaginer que l'augmentation du débit réservé en période de crues (par exemple à l'approche de l'émergence) pourrait réduire les mortalités induites. La gestion de la continuité sédimentaire est également capitale, puisqu'un manque de substrat de reproduction est limitant pour les populations (LIG2 ; Article 2). La dynamique du transport solide apparaît même en lien avec la synchronie du recrutement à large-échelle (Article 1). En altérant la connectivité, un ouvrage peut également menacer une population fragilisée. Sur le Lignon du Forez, par exemple, où le manque de caches et de substrat de reproduction induit de fortes mortalités (Article 2 et 3), des arrivées d'adultes (Article 2 et perspectives de l'Article 3) et de juvéniles (Article 2) depuis l'amont permettent d'expliquer les densités observées. Il convient donc d'assurer la connectivité amont-aval, en particulier sur les stations fragilisées par ailleurs (ex. absence de substrat de reproduction ou de caches). Comprendre l'origine des différences inter-stations dans la dynamique des déplacements (perspectives de l'Article 3) permettra de prioriser les stations où de forts apports sont attendus, mais où ils ne sont pas observés.

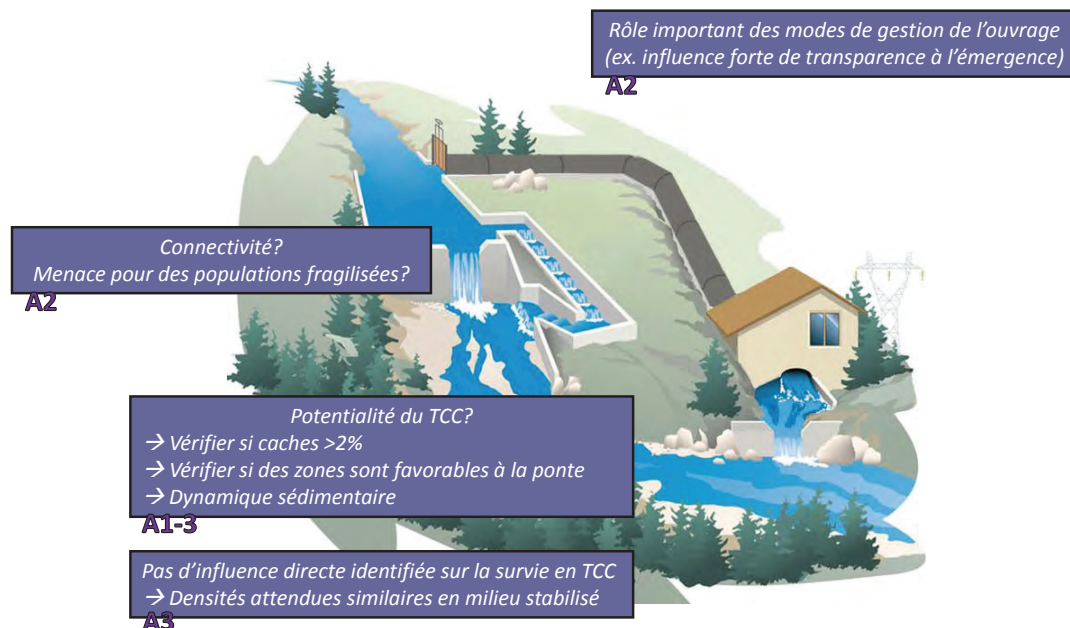


Figure 29. Principales implications opérationnelles de cette thèse : influence de la présence d'un ouvrage. L'article à l'origine de la conclusion est indiqué (A= Article).

5.4 Une stratégie d'échantillonnage à améliorer ?

Il est finalement important de discuter des limites à l'utilisation d'échantillonnages effectués au niveau d'une station. De plus en plus d'approches visent aujourd'hui à sortir de cette échelle contraignante. Des études de marquages recaptures (ex. *Vøllestad et al. 2012*), des échantillonnages en plongée sur de plus grandes distances (ex. *Macnaughton et al. 2015*) ou la lecture d'éléments traçables (ex. *Olley et al. 2011*) permettent d'envisager des études à des échelles supérieures. D'autre part, les stations restent des systèmes ouverts et les mouvements d'individus compliquent l'étude des échantillonnages qui y sont réalisés. Enfin, les rivières sont des structures dynamiques. Un suivi de population pérenne peut se heurter à des modifications de la morphologie du cours d'eau. Cela force les équipes de pêche à s'adapter et à redéfinir les limites de la station, ce qui peut biaiser les études de dynamique de populations.

Les résultats acquis dans la thèse montrent toutefois que l'étude des populations à l'échelle d'une station de pêche permet de comprendre la dynamique des populations alentour. La cohérence des processus abiotiques identifiés entre populations proches (Article 2) et la très forte synchronie du recrutement à faible distance (Article 1 ; <5 km) montrent qu'il est possible d'étudier les processus environnementaux à partir d'une station de pêche. L'échantillonnage de populations très proches (<5km) peut même être inutile. Les spécificités de la station risquent toutefois d'induire des biais dans l'étude des processus biotiques, qui sont modulés par le cadre physique (Article 3). La compréhension de cette dynamique spatiale permet en revanche d'expliquer l'hétérogénéité des densités observées le long du cours d'eau et d'en tenir compte. Cela nécessite toutefois d'être très attentif à la stabilité du milieu et de réévaluer les nouvelles conditions en cas de changement. J'ai notamment choisi de retirer du jeu de données initial 11 stations qui avaient été trop fortement modifiées par une crue morphogène avant que les mesures d'habitat hydraulique n'aient pu être faites. La station choisie ne doit également pas être trop différente de la zone que l'on cherche à représenter (ex. diversité des faciès, pas de pression anthropique locale).

Cela nécessite en revanche d'appréhender le rôle des déplacements pour s'assurer qu'ils n'ont qu'une influence limitée ou qu'on comprend leur poids dans la dynamique apparente. Ces déplacements semblent opérer localement (Article 2 et 3) et il faut maintenant comprendre leur origine et leur importance. Cela permettra, par exemple, d'évaluer le gain potentiel de l'installation d'un ouvrage de franchissement. Coupler ces approches stationnelles à des études plus larges des alentours (marquage-recapture dans les affluents par exemple) pourra très certainement expliquer comment les déplacements influencent l'évolution spatio-temporelle des populations. Ces suivis demandent toutefois un lourd investissement et ne sont pas compatibles avec un suivi pérenne des populations à l'échelle nationale.

Toutes ces études pourraient être poursuivies sur un jeu de données plus large, représentatif d'autres zones de l'aire de répartition de la truite, en modélisant par exemple des populations à l'échelle européenne. On pourrait alors étudier des contextes physiques et thermiques plus contrastés et peut-être identifier de nouvelles conditions limitantes. Leur prise en compte permettra d'anticiper certains scénarios dans lesquels interviennent de telles conditions. La plupart des questions évoquées sont, de plus, communes à d'autres espèces. La méthodologie développée peut ainsi être facilement transposée à d'autres salmonidés ou d'autres questions environnementales ou opérationnelles.

Références bibliographiques

- Alonso-González, C., Gortázar, J., Baeza Sanz, D., & García de Jalón, D. 2008. Dam function rules based on brown trout flow requirements: design of environmental flow regimes in regulated streams. *Hydrobiologia* **609**(1): 253-262.
- Alonso, C., García de Jalón, D., Álvarez, J., & Gortázar, J. 2011. A large-scale approach can help detect general processes driving the dynamics of brown trout populations in extensive areas. *Ecol. Freshw. Fish* **20**(3): 449-460.
- 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. *Fish. Res.* **62**(2): 143-170.
- Ayllón, D., Almodóvar, A., Nicola, G.G., Parra, I., & Elvira, B. 2012. A new biological indicator to assess the ecological status of Mediterranean trout type streams. *Ecological Indicators* **20**(0): 295-303.
- Bachman, R.A. 1984. Foraging behavior of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *American Fisheries society Symposium* **113**(1): 1-32.
- Bærum, K.M., Haugen, T.O., Kiffney, P., Moland Olsen, E., & Vøllestad, L.A. 2013. Interacting effects of temperature and density on individual growth performance in a wild population of brown trout. *Freshw. Biol.* **58**(7): 1329-1339.
- Baglinière, J.L., & Maisse, G. 2002. La biologie de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans la rivière Scorff, Bretagne : une synthèse des études de 1972 à 1997. *INRA Prod. Anim.* **15**: 319-331.
- Baglinière, J.L., Maisse, G., Lebail, P.Y., & Nihouarn, A. 1989. Population dynamics of brown trout, *Salmo trutta* L., in a tributary in Brittany (France) : spawning and juveniles. *J. Fish Biol.* **34**(1): 97-110
- Baran, P. 1995. Analyse de la variabilité des abondances de truites communes (*Salmo trutta* L.) dans les Pyrénées centrales françaises.
- Bergerot, B., Bret, V., & Cattaneo, F. *in prep.* Could we use existent nationwide classifications as management unit for stream living brown trout populations in France?
- Beverton, R.J.H., & Holt, S.J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Chapman & Hall, London, UK.
- Borsuk, M.E., Reichert, P., Peter, A., Schager, E., & Burkhardt-Holm, P. 2006. Assessing the decline of brown trout (*Salmo trutta*) in Swiss rivers using a Bayesian probability network. *Ecological Modelling* **192**(1-2): 224-244.
- Bovee, K.D., Fish, U.S., Wildlife, Fish, U.S., Wildlife, S., & National Ecology, C. 1986. Development and evaluation of habitat suitability criteria for use in the instream flow incremental methodology. National Ecology Center, Division of Wildlife and Contaminant Research, Fish and Wildlife Service, U.S. Dept. of the Interior, Washington, DC.
- Brickhill, D., Evans, P.G.H., & Reid, J.M. 2015. Spatio-temporal variation in European starling reproductive success at multiple small spatial scales. *Ecology and Evolution* **5**(16): 3364-3377.
- Bucklin, D.N., Basille, M., Benschoter, A.M., Brandt, L.A., Mazzotti, F.J., Romañach, S.S., Speroterra, C., & Watling, J.I. 2015. Comparing species distribution models constructed with different subsets of environmental predictors. *Diversity and Distributions* **21**(1): 23-35.
- Buenau, K.E., Hiller, T.L., & Tyre, A.J. 2014. Modelling the effects of river flow on population dynamics of piping plovers (*Charadrius melodu*) and least terns (*Sternula antillarum*) nesting on the Missouri river. *River. Res. Applic.* **30**(8): 964-975.
- Carle, R.T., & Strub, M.R. 1978. A new method for estimating population size from removal data. *Biometrics* **34**(4): 621-630.

- Caswell, H. 2001. Matrix Population Models. Sinauer Associates, Inc. p. 722.
- Cattanéo, F., Hugueny, B., & Lamouroux, N. 2003. Synchrony in brown trout, *Salmo trutta*, population dynamics: a 'Moran effect' on early-life stages. *Oikos* **100**(1): 43-54.
- Cattanéo, F., Lamouroux, N., Breil, P., & Capra, H. 2002. The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**: 12-22.
- Chaumot, A., Milioni, N., Abdoli, A., Pont, D., & Charles, S. 2006. First step of a modeling approach to evaluate spatial heterogeneity in a fish (*Cottus gobio*) population dynamics. *Ecological Modelling*(197): 263-273.
- Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemüller, R., Roy, D.B., & Thomas, C.D. 2011. Rapid Range Shifts of Species Associated with High Levels of Climate Warming. *Science* **333**(6045): 1024-1026.
- Chezik, K.A., Lester, N.P., & Venturelli, P.A. 2013. Fish growth and degree-days I: selecting a base temperature for a within-population study. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **71**(1): 47-55.
- Coulson, T., Albon, S., Pilkington, J., & Clutton-Brock, T. 1999. Small-scale spatial dynamics in a fluctuating ungulate population. *J. Anim. Ecol.* **68**(4): 658-671.
- Cuinat, R., & Héland, M. 1979. Observation sur la dévalaison d'alevins de truite commune (*Salmo trutta* F.) dans le Lissugara. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **274**: 1-17.
- Daufresne, M., Capra, H., & Gaudin, P. 2005. Downstream displacement of post-emergent brown trout: effects of development stage and water velocity. *J. Fish Biol.* **67**(3): 599-614.
- Dieterman, D.J., & Hoxmeier, R.J.H. 2011. Demography of Juvenile and Adult Brown Trout in Streams of Southeastern Minnesota. *Trans. Am. Fish. Soc.* **140**(6): 1642-1656.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J., & Sullivan, C.A. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* **81**(2): 163-182.
- Dynesius, M., & Nilsson, C. 1994. Fragmentation and flow regulation of river systems in the Northern third of the world. *science* **266**(5186): 753-762.
- ECOGEA. 2016. Aménagement de zones favorables à la fraie des salmonidés dans le tronçon court-circuité d'Hautefage sur la Maronne : Travaux 2015, suivi de la reproduction des salmonidés et bilan 2013-2015.
- Elliott, J.A., & Hurley, M.A. 1998. Population regulation in adult, but not juvenile, resident trout (*Salmo trutta*) in a Lake District stream. *J. Anim. Ecol.* **67**(2): 280-286.
- Elliott, J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press, Oxford GBR.
- Elliott, J.M. 2000. Pools as refugia for brown trout during two summer droughts: trout responses to thermal and oxygen stress. *J. Fish Biol.* **56**(4): 938-948.
- Elliott, J.M., & Elliott, J.A. 2010. Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *J. Fish Biol.* **77**(8): 1793-1817.
- EU. 2015. CIS Ecological Flow Guidance 2015-086.
- Fahrner, G. 2010. Typologie des impacts potentiels des ouvrages hydroélectriques sur les populations de truite situées en aval, EDF R&D LNHE, AgroParisTech, Chatou.
- Filipe, A.F., Markovic, D., Pletterbauer, F., Tisseuil, C., De Wever, A., Schmutz, S., Bonada, N., & Freyhof, J. 2013. Forecasting fish distribution along stream networks: brown trout (*Salmo trutta*) in Europe. *Diversity and Distributions* **19**(8): 1059-1071.
- Finstad, A.G., Einum, S., Forseth, T., & Ugedal, O. 2007. Shelter availability affects behaviour, size-dependent and mean growth of juvenile Atlantic salmon. *Freshw. Biol.* **52**(9): 1710-1718.

- Flesch, A.D. 2014. Spatiotemporal trends and drivers of population dynamics in a declining Sonoran Desert predator. *Biological Conservation* **175**: 110-118.
- Freyhof, J., & Brooks, E. 2011. European Red List of Freshwater Fishes. Luxembourg: Publications Office of the European Union. Available on line <https://portals.iucn.org/library/efiles/documents/RL-4-015.pdf>.
- Friedl, C. 1999. Fish catch reduction in Swiss rivers, Bern, Switzerland.
- Frissell, C.A., Liss, W.J., Warren, C.E., & Hurley, M.D. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *environmental Management* **10**(2): 199-214.
- Gelman, A. 2006. Multilevel (Hierarchical) Modeling: What It Can and Cannot Do. *Technometrics* **48**(3): 432-435.
- George, E.I., & McCulloch, R.E. 1993. Variable Selection via Gibbs Sampling. *Journal of the American Statistical Association* **88**(423): 881-889.
- Ginot, V., Souchon, Y., Capra, H., Breil, P., & Valentin, S. 1998. Logiciel EVHA 2.0. Evaluation de l'habitat physique des poissons en rivière. Cemagref BEA/LHQ et Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement.
- Gouraud, V. 1999. Etude de la dynamique de populations de truites communes (*Salmo trutta* L.) à l'aide d'un modèle déterministe, ENGREF.
- Gouraud, V., Baglinière, J.L., Baran, P., Sabaton, C., Lim, P., & Ombredane, D. 2001. Factors regulating brown trout populations in two french rivers: Application of a dynamic population model. *Regul. River.* **17**: 557-569.
- Gouraud, V., Baran, P., Bardonnnet, A., Beaufrère, C., Capra, H., Caudron, A., Delacoste, M., Lescaux, J.M., Naura, M., Ovidio, M., Poulet, N., Tissot, L., Sebaston, C., & Baglinière, J.-L. 2014. Sur quelles connaissances se baser pour évaluer l'état de santé des populations de truite commune (*Salmo trutta*)? *Hydroécologie Appliquée*: 1-28.
- Gouraud, V., Capra, H., Sabaton, C., Tissot, L., Lim, P., Vandewalle, F., Fahrner, G., & Souchon, Y. 2008. Long-term simulations of the dynamics of trout populations on river reaches bypassed by hydroelectric installations—analysis of the impact of different hydrological scenarios. *River. Res. Applic.* **24**(9): 1185-1205.
- Gouraud, V., Sabaton, C., & Capra, H. 2004. Role of habitat variability in trout population dynamics: Application of a dynamic population model to three French rivers. *Hydroécologie appliquée* **14**(1): 221-244
- Gowan, C., Young, M.K., Fausch, K.D., & Riley, S.C. 1994. Restricted Movement in Resident Stream Salmonids: A Paradigm Lost? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **51**(11): 2626-2637.
- Guimarães, M., Munguía-Steyer, R., Doherty, P.F., Jr., Martins, M., & Sawaya, R.J. 2014. Population Dynamics of the Critically Endangered Golden Lancehead Pitviper, *Bothrops insularis* : Stability or Decline? *PloS one* **9**(4): e95203.
- Haldane, J.B.S. 1956. The Relation between Density Regulation and Natural Selection. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **145**(920): 306-308.
- Hall, L.S., Krausman, P.R., & Morrison, M.L. 1997. The Habitat Concept and a Plea for Standard Terminology. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* **25**(1): 173-182.
- Hayes, J.W. 1995. Spatial and temporal variation in the relative density and size of juvenile brown trout in the Kakanui River, North Otago, New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Fresh.* **29**(3): 393-407.

- Hayes, J.W., Olsen, D.A., & Hay, J. 2010. The influence of natural variation in discharge on juvenile brown trout population dynamics in a nursery tributary of the Motueka River, New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Fresh.* **44**(4): 247-269.
- Holmen, J., Olsen, E.M., & Vøllestad, L.A. 2003. Interspecific competition between stream-dwelling brown trout and Alpine bullhead. *J. Fish Biol.* **62**(6): 1312-1325.
- Hutchings, J.A., & Jones, M.E.B. 1998. Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**(S1): 22-47.
- Jensen, A.J., & Johnsen, B.O. 1999. The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*) and Brown Trout (*Salmo trutta*). *Funct. Ecol.* **13**(6): 778-785.
- Jones, N.E., & Petreman, I.C. 2012. The capacity to detect change stream fish communities characteristics at the site-level in the Lake Ontario basin. *Environ Manage* **50**(1): 77-88.
- Jonsson, B., & Jonsson, N. 2009. A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *J. Fish Biol.* **75**(10): 2381-2447.
- Jørgensen, S.E. 2008. Overview of the model types available for development of ecological models. *Ecological Modelling* **215**(1–3): 3-9.
- Jowett, I.G., Richardson, J., & Bonnett, M.L. 2005. Relationship between flow regime and fish abundances in a gravel bed river, New Zealand. *J. Fish Biol.* **66**(5): 1419-1436.
- Kaspersson, R., Hojesjo, J., & Bohlin, T. 2012. Habitat exclusion and reduced growth: a field experiment on the effects of inter-cohort competition in young-of-the-year brown trout. *Oecologia* **169**(3): 733-742.
- Keith, P., Persat, H., Feunteun, E., & Allardi, J. 2011. Les Poissons d'eau douce de France.
- 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. *Ecol. Freshw. Fish* **12**: 1-59.
- Koenig, W.D. 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography* **25**(3): 283-288.
- Kondolf, G.M., & Wolman, M.G. 1993. The sizes of salmonid spawning gravels. *Water Resour. Res.* **29**(7): 2275-2285.
- Kristensen, K., Thygesen, U.H., Andersen, K.H., & Beyer, J.E. 2013. Estimating spatio-temporal dynamics of size-structured populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **71**(2): 326-336.
- Labonne, J., Vignon, M., Prevost, E., Lecomte, F., Dodson, J.J., Kaeuffer, R., Aymes, J.C., Jarry, M., Gaudin, P., Davaine, P., & Beall, E. 2013. Invasion dynamics of a fish-free landscape by brown trout (*Salmo trutta*). *PloS one* **8**(8): e71052.
- Lamouroux, N., & Capra, H. 2002. Simple predictions of instream habitat model outputs for target fish populations. *Freshw. Biol.* **47**: 1543–1556.
- Lamouroux, N., & Olivier, J.-M. 2015. Testing predictions of changes in fish abundance and community structure after flow restoration in four reaches of a large river (French Rhône). *Freshw. Biol.* **60**(6): 1118-1130.
- Lapointe, M., Eaton, B., Driscoll, S., & Latulippe, C. 2000. Modelling the probability of salmonid egg pocket scour due to floods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**(6): 1120-1130.
- Lecomte, J.-B., & Laplanche, C. 2012. A length-based hierarchical model of brown trout (*Salmo trutta fario*) growth and production. *Biometrical Journal* **54**(1): 108-126.

- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. **XXXIII , Part III**: 185-211.
- Liebold, A., Koenig, W.D., & Bjørnstad, O.N. 2004. Spatial synchrony in population dynamics. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* **35**(1): 467-490.
- Liebig, H., Lim, P., & Belaud, A. 1998. Influence du débit de base et de la durée des éclusées sur la dérive d'alevins de truite commune : expérimentations en canal semi-naturel. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*(350-351): 337-347.
- Lobón-Cerviá, J. 2009. Why, when and how do fish populations decline, collapse and recover? The example of brown trout (*Salmo trutta*) in Rio Chaballos (northwestern Spain). *Freshw. Biol.* **54**(6): 1149-1162.
- Lobón-Cerviá, J. 2012. Density-dependent mortality in adults, but not juveniles, of stream-resident brown trout (*Salmo trutta*). *Freshw. Biol.* **57**(10): 2181-2189.
- Lobón-Cerviá, J. 2013. Recruitment and survival rate variability in fish populations: density-dependent regulation or further evidence of environmental determinants? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **71**(2): 290-300.
- Lobón-Cerviá, J., González, G., & Budy, P. 2011. Factors driving spatial and temporal variation in production and production / biomass ratio of stream-resident brown trout (*Salmo trutta*) in Cantabrian streams. *Freshw. Biol.* **56**(11): 2272-2287.
- Logez, M., Bady, P., & Pont, D. 2012. Modelling the habitat requirement of riverine fish species at the European scale: sensitivity to temperature and precipitation and associated uncertainty. *Ecol. Freshw. Fish* **21**(2): 266-282.
- Lund, E., Olsen, E.M., & Vollestad, L.A. 2003. First-year survival of brown trout in three Norwegian streams. *J. Fish Biol.* **62**(2): 323-340.
- Macnaughton, C.J., Harvey-Lavoie, S., Senay, C., Lanthier, G., Bourque, G., Legendre, P., & Boisclair, D. 2015. A Comparison of Electrofishing and Visual Surveying Methods for Estimating Fish Community Structure in Temperate Rivers. *River. Res. Applic.* **31**(8): 1040-1051.
- Malthus, T. 1798. An essay on the principle of population. J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard, London.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* **27**: 209-220.
- Mäntyniemi, S., Romakkaniemi, A., & Arjas, E. 2005. Bayesian removal estimation of a population size under unequal catchability. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **62**(2): 291-300.
- Marzin, A., Delaigue, O., Logez, M., Belliard, J., & Pont, D. 2014. Uncertainty associated with river health assessment in a varying environment: The case of a predictive fish-based index in France. *Ecological Indicators* **43**: 195-204.
- McKee, G.J., Goodhue, R.E., Zalom, F.G., Carter, C.A., & Chalfant, J.A. 2009. Population dynamics and the economics of invasive species management: The greenhouse whitefly in California-grown strawberries. *Journal of Environmental Management* **90**(1): 561-570.
- McMahon, S.M., Dietze, M.C., Hersh, M.H., Moran, E.V., & Clark, J.S. 2009. A Predictive Framework to Understand Forest Responses to Global Change. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1162**(1): 221-236.
- Melles, S.J., Jones, N.E., & Schmidt, B. 2012. Review of theoretical developments in stream ecology and their influence on stream classification and conservation planning. *Freshw. Biol.* **57**: 415-434.
- Mims, M.C., & Olden, J.D. 2013. Fish assemblages respond to altered flow regimes via ecological filtering of life history strategies. *Freshw. Biol.* **58**(1): 50-62.

- Moran, P.A.P. 1953. The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. *Australian Journal of Zoology* **1**(3): 291.
- Morvan, M. 2014. Besoins des espèces piscicoles rhéophiles en terme de substrat alluvial et impact du transport sédimentaire sur ces populations : l'exemple de la truite (*Salmo trutta L.*). Mémoire de fin d'Études. Ecole Polytechnique de l'Université François Rablais (Tours).
- Muñoz-Mas, R., Lopez-Nicolas, A., Martínez-Capel, F., & Pulido-Velazquez, M. 2016. Shifts in the suitable habitat available for brown trout (*Salmo trutta L.*) under short-term climate change scenarios. *Science of The Total Environment* **544**: 686-700.
- Newman, K., Buckland, S.T., Morgan, B., King, R., Borchers, D.L., Cole, D., Besbeas, P., Gimenez, O., & Thomas, L. 2014. *Modelling Population Dynamics*. Springer-Verlag New York.
- Nicola, G.G., Almodóvar, A., & Elvira, B. 2009. Influence of hydrologic attributes on brown trout recruitment in low-latitude range margins. *Oecologia* **160**(3): 515-524.
- Nicola, G.G., Almodóvar, A., Jonsson, B., & Elvira, B. 2008. Recruitment variability of resident brown trout in peripheral populations from southern Europe. *Freshw. Biol.* **53**(12): 2364-2374.
- Nislow, K.H., & Armstrong, J.D. 2012. Towards a life-history-based management framework for the effects of flow on juvenile salmonids in streams and rivers. *Fisheries Management and Ecology* **19**(6): 451-463.
- Oberdorff, T., Pont, D., Hugueny, B., & Porcher, J.-P. 2002. Development and validation of a fish-based index for the assessment of 'river health' in France. *Freshw. Biol.* **47**(9): 1720-1734.
- Olden, J.D., & Naiman, R.J. 2010. Incorporating thermal regimes into environmental flows assessments: modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity. *Freshw. Biol.* **55**: 86-107.
- Olley, R., Young, R.G., Closs, G.P., Kristensen, E.A., Bickel, T.O., Deans, N.A., Davey, L.N., & Eggins, S.M. 2011. Recruitment sources of brown trout identified by otolith trace element signatures. *New Zeal. J. Mar. Fresh.* **45**(3): 395-411.
- Olsen, E.M., & Vollestad, L.A. 2001. Estimates of survival of stream-dwelling brown trout using mark-recapture. *J. Fish Biol.* **59**(6): 1622-1637.
- Ovidio, M., Baras, E., Goffaux, D., Birtles, C., & Philippart, J.C. 1998. Environmental unpredictability rules the autumn migration of brown trout (*Salmo trutta L.*) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia* **371-372**(0): 263-274.
- Parent, E., & Rivot, E. 2012. *Introduction to Hierarchical Bayesian Modeling for Ecological Data*. Chapman and Hall/CRC
- Petty, J.T., Lamothe, P.J., & Mazik, P.M. 2005. Spatial and Seasonal Dynamics of Brook Trout Populations Inhabiting a Central Appalachian Watershed. *Trans. Am. Fish. Soc.* **134**(3): 572-587.
- Poff, L.N., & Hart, D.D. 2002. How dams vary and why it matters for the emerging science of dam removal. *bioscience* **52**: 659-738.
- Poff, L.N., Olden, J.D., Merritt, D.M., & Pepin, D.M. 2007. Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proc Natl Acad Sci U S A* **104**(14): 5732-5737.
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E., & Stromberg, J.C. 1997. The natural flow regime : a paradigm for river conservation and restoration. *Bioscience* **47**(11): 769-784
- Poff, N.L., & Zimmerman, J.K.H. 2010. Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows. *Freshw. Biol.* **55**(1): 194-205.
- Poulet, N., Beaulaton, L., & Dembski, S. 2011. Time trends in fish populations in metropolitan France: insights from national monitoring data. *J Fish Biol* **79**(6): 1436-1452.

- Prévost, E. 2003. Setting biological reference points for Atlantic salmon stocks: transfer of information from data-rich to sparse-data situations by Bayesian hierarchical modelling. *ICES Journal of Marine Science* **60**(6): 1177-1193.
- Railsback, S.F., Harvey, B.C., Jackson, S.K., & Lamberson, R.H. 2009. InSTREAM: the individual-based stream trout research and environmental assessment model. Gen. Tech. Rep., Albany, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station.
- Resh, V.H., Brown, A.V., Covich, A.P., Gurtz, M.E., Li, H.W., Minshall, G.W., Reice, S.R., Sheldon, A.L., Wallace, J.B., & Wissmar, R.C. 1988. The role of disturbance in stream ecology. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **7**(4): 433-455.
- Richard, A. 2014. Regulation densite-dependante des juveniles de truites *Salmo trutta* sous l'effet du rempoissonnement : implications pour la gestion., Ecology, environment, Université de Grenoble, France, <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01064492>.
- Richard, A., Cattaneo, F., & Rubin, J.-F. 2013a. Biotic and abiotic regulation of a low-density stream-dwelling brown trout (*Salmo trutta*) population: effects on juvenile survival and growth. *Ecol. Freshw. Fish*: n/a-n/a.
- Richard, A., O'Rourke, J., & Rubin, J.F. 2013b. External fluorescence retention of calcein-marked juvenile brown trout *Salmo trutta* raised in natural and artificial environments. *J. Fish Biol.* **84**(1): 73-84.
- Richard, A., O'Rourke, J., Caudron, A., & Cattaneo, F. 2013c. Effects of passive integrated transponder tagging methods on survival, tag retention and growth of age-0 brown trout. *Fish. Res.* **145**(0): 37-42.
- Ricker, W.E. 1954. Stock and Recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **11**(5): 559-623.
- Riley, S.C., & Fausch, K.D. 1995. Trout population response to habitat enhancement in six northern Colorado streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**(1): 34-53.
- Rivot, E., Prévost, E., Parent, E., & Baglinière, J.L. 2004. A Bayesian state-space modelling framework for fitting a salmon stage-structured population dynamic model to multiple time series of field data. *Ecological Modelling* **179**(4): 463-485.
- Rochette, S., Le Pape, O., Vigneau, J., & Rivot, E. 2013. A hierarchical Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. *Ecol. Appl.* **23**(7): 1659-1676.
- Rodriguez, M.A. 2002. Restricted movement in stream fish: The paradigm is incomplete, not lost. *Ecology* **83**(1): 1-13.
- Rolls, R.J., Growns, I.O., Khan, T.A., Wilson, G.G., Ellison, T.L., Prior, A., & Waring, C.C. 2013. Fish recruitment in rivers with modified discharge depends on the interacting effects of flow and thermal regimes. *Freshw. Biol.* **58**(9): 1804-1819.
- Rolls, R.J., Leigh, C., & Sheldon, F. 2012. Mechanistic effects of low-flow hydrology on riverine ecosystems: ecological principles and consequences of alteration. *Freshw. Sci.* **31**(4): 1163-1186.
- Ruiz, P., & Laplanche, C. 2010. A hierarchical model to estimate the abundance and biomass of salmonids by using removal sampling and biometric data from multiple locations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **67**(12): 2032-2044.
- Sabaton, C., Siegler, L., Gouraud, V., Manne, S., & Bagliniere, J.L. 1998. Presentation and first applications of a dynamic population model for brown trout (*Salmo Trutta*) : aid to river management. *Fisheries Management & Ecology* **4**(6): 425-438.
- Sabaton, C., Souchon, Y., Capra, H., Gouraud, V., Lascaux, J.M., & Tissot, L. 2008. Long-term brown trout populations responses to flow manipulation. *River. Res. Applic.* **24**(5): 476-505.

- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.* **46**(16): 337-365.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.-S., & Lima, M. 2002. Ecological Effects of Climate Fluctuations. *Science* **297**(5585): 1292-1296.
- Tissot, L., Sabaton, C., & Gouraud, V. 2010. Logiciel d'Application de la Méthode des Microhabitats (LAMMI) - Guide méthodologique.
- Townsend, C.R., Dolédec, S., Norris, R., Peacock, K., & Arbuttle, C. 2003. The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: description and prediction. *Freshw. Biol.* **48**(5): 768-785.
- UICN-France, MNHM, SFI, & ONEMA. 2010. La liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre Poissons d'eau douce de France métropolitaine. Paris, France. Available on line <http://www.uicn.fr/Liste-rouge-poissons-d-eau-douce.html>.
- Unfer, G., Hauer, C., & Lautsch, E. 2011. The influence of hydrology on the recruitment of brown trout in an Alpine river, the Ybbs River, Austria. *Ecol. Freshw. Fish* **20**(3): 438-448.
- Van Winkle, W., Jager, Y., & Holcomb, B. 1998. An individual-based model for sympatric populations of brown and rainbow trout. Oak ridge national laboratory, Oak ridge.
- Vatland, S., & Caudron, A. 2015. Movement and early survival of age-0 brown trout. *Freshw. Biol.:* n/a-n/a.
- Verhulst, P.-F. 1845. Recherches mathématiques sur la loi d'accroissement de la population. *Nouveaux mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles* **18**: 14-54.
- Vincenzi, S., Satterthwaite, W.H., & Mangel, M. 2012. Spatial and temporal scale of density-dependent body growth and its implications for recruitment, population dynamics and management of stream-dwelling salmonid populations. *Rev Fish Biol Fisheries* **22**(3): 813-825.
- Vøllestad, L.A., & Olsen, E.M. 2008. Non-additive effects of density-dependent and density-independent factors on brown trout vital rates. *Oikos* **117**(11): 1752-1760.
- Vøllestad, L.A., Serbezov, D., Bass, A., Bernatchez, L., Olsen, E.M., & Taugbøl, A. 2012. Small-scale dispersal and population structure in stream-living brown trout (*Salmo trutta*) inferred by mark-recapture, pedigree reconstruction, and population genetics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **69**(9): 1513-1524.
- Warren, D.R., Robinson, J.M., Josephson, D.C., Sheldon, D.R., & Kraft, C.E. 2012. Elevated summer temperatures delay spawning and reduce redd construction for resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Global Change Biology* **18**(6): 1804-1811.
- Young, R.G., Hayes, J.W., Wilkinson, J., & Hay, J. 2010. Movement and mortality of adult brown trout in the Motupiko River, New Zealand: effects of water temperature, flow, and flooding. *Trans. Am. Fish. Soc.* **139**(1): 137-146.
- Zorn, T.G., & Nuhfer, A.J. 2007. Regional Synchrony of Brown Trout and Brook Trout Population Dynamics among Michigan Rivers. *Trans. Am. Fish. Soc.* **136**(3): 706-717.

Articles

Article 1

Bret V., Bergerot B., Capra H., Gouraud V., Lamouroux N. (2015). Influence of discharge, hydraulics, water temperature, and dispersal on density synchrony in brown trout populations (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.

Influence of discharge, hydraulics, water temperature, and dispersal on density synchrony in brown trout populations (*Salmo trutta*)

Victor Bret, Benjamin Bergerot, Hervé Capra, Véronique Gouraud, and Nicolas Lamouroux

Abstract: Environmental factors may cause synchronous density variations between populations. A better understanding of the processes underlying synchrony is fundamental to predicting resilience loss in metapopulations subject to environmental change. The present study investigated the determinants of synchrony in density time series of three age groups of resident brown trout (*Salmo trutta*) (0+, 1+, and adults) in 36 stream reaches. A series of Mantel tests were implemented to disentangle the relative effects on trout synchrony of geographical proximity, environmental synchrony in key environmental variables affecting trout dynamics (discharge, water temperature, hydraulics, and spawning substrate mobility), and density-dependent dispersal. Results indicated that environmental synchrony strongly explained trout synchrony over distances less than 75 km. This effect was partly due to a negative influence on 0+ trout of strong discharges during the emergence period and a more complex influence of substrate mobility during the spawning period. Dispersal between reaches had a weak influence on results. Juvenile and adult densities were strongly driven by survival processes and were not influenced by environmental synchrony. The results suggest that the environment can have general effects on population dynamics that may influence the resilience of metapopulations.

Résumé : Les facteurs environnementaux peuvent causer des fluctuations synchrones de densités entre populations. Une meilleure compréhension des processus expliquant la synchronie est fondamentale pour prédire des pertes de résilience des métapopulations sujettes à des changements environnementaux. Nous étudions la synchronie des chroniques de densités de trois classes d'âge de la truite brune (*Salmo trutta*) (0+, 1+ et adultes) entre 36 tronçons de cours d'eau. Nous utilisons des tests de Mantel pour discriminer les effets relatifs de la proximité géographique, de la synchronie de variables environnementales clés (débit, température de l'eau, conditions hydrauliques et mobilité du substrat) et de la dispersion densité-dépendante. La synchronie environnementale expliquait fortement la synchronie de la truite jusqu'à des distances de 75 km. Cet effet était dû en partie à l'influence négative sur les 0+ des hauts débits pendant l'émergence et une influence de la mobilité du substrat pendant la période de ponte. La dispersion entre tronçon influençait faiblement nos résultats. Les densités de juvéniles et d'adultes étaient fortement structurées par des processus de survie, mais n'étaient pas influencées par la synchronie des conditions environnementales. Les résultats suggèrent que l'environnement peut avoir des effets généraux sur la dynamique de population qui peuvent influencer la résilience des métapopulations.

Introduction

Temporal variations in population density depend on both abiotic (e.g., environmental) and biotic processes (e.g., density-dependent dispersal) operating at various spatial scales (Alonso et al. 2011; Richard et al. 2015). Environmental factors may cause synchronous fluctuations in density in populations with similar density-dependent structures (Moran 1953). These "Moran effects" may explain the synchronous variation in abundance of herbivorous insects and mammals in sites located as much as 1000 km apart (Koenig 2002; Liebhold et al. 2004). Density-dependent regulation (through dispersal of individuals) can also induce synchrony between connected populations, but these effects are generally weaker (Ripa 2000) and occur over shorter distances (Ranta et al. 1998). In many previous synchrony analyses, the influence of environmental variables (e.g., Holyoak and Lawler 1996) or density-dependent regulation (e.g., Tedesco et al. 2004) could be neglected. However, their relative influence on population synchrony needs to be analyzed to identify the general drivers of population dynamics

and to better quantify the resilience of metapopulations subject to environmental change. When the main drivers of synchrony are environmental factors, metapopulations can be threatened by synchronous environmental disturbances. In contrast, populations in which synchrony is driven by density-dependent dispersal may be highly resilient to environmental disturbance. Analyzing datasets combining close and distant sites can contribute to better understanding the relative influence of the environment and of density-dependent regulation on population synchrony.

Spatial synchrony has been frequently studied and observed in riverine fish populations. Chevalier et al. (2014) studied 27 freshwater fish species commonly found throughout France. They found low but significant levels of synchrony (mean correlation between pairs of reaches generally <0.1) that were related to the life-history strategies and the upper thermal tolerance limits of species. Of these species, stream-resident brown trout (*Salmo trutta*) has been especially well-documented, making it useful for the study of synchrony. This species has a wide native range and is known to be

Received 21 April 2015. Accepted 21 August 2015.

Paper handled by Associate Editor Keith Tierney.

V. Bret and V. Gouraud. EDF R&D, LNHE Department, HYNES (Iretea – EDF R&D), 6 Quai Watier, Chatou Cedex 78401, France.

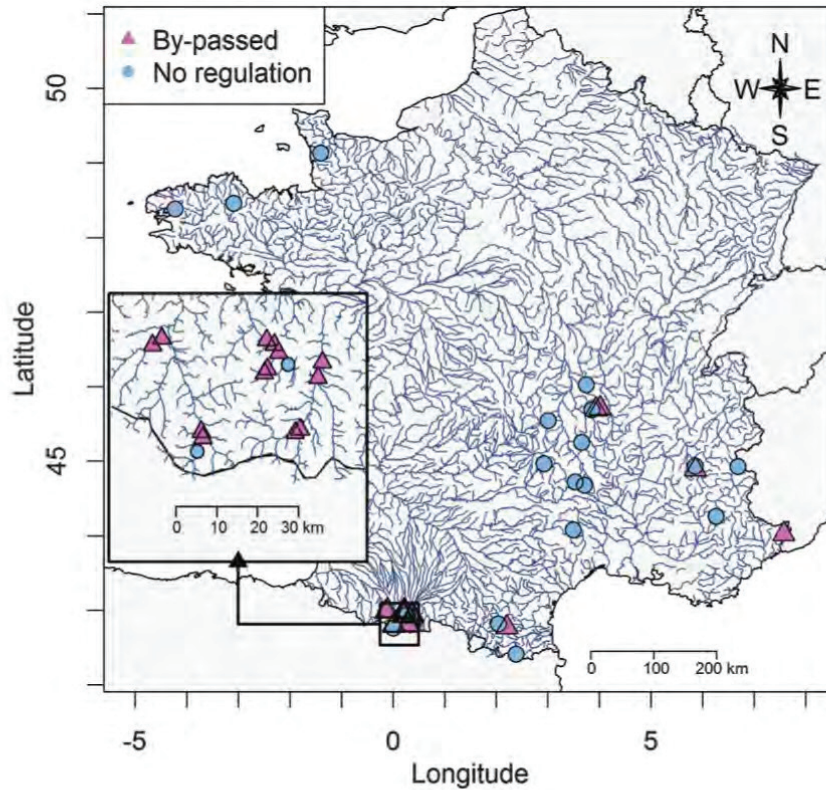
B. Bergerot.* Hepia Geneva, University of Applied Sciences Western Switzerland, Technology, Architecture and Landscape, Centre de Lullier, route de Presinge 150, CH-1254 Jussy, Switzerland.

H. Capra and N. Lamouroux. IRSTEA Lyon, UR MALY, HYNES (Iretea – EDF R&D), centre de Lyon-Villeurbanne, F-69626 Villeurbanne, France.

Corresponding author: Victor Bret (email: victor.bret@edf.fr).

*Present address: UMR CNRS 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, Rennes Cedex 35042, France.

Fig. 1. Locations of the 36 reaches (18 in bypassed sections).



sensitive to environmental conditions (e.g., high flow rates, extreme water temperatures). Synchrony in such environmental conditions may lead to synchrony in trout density. Cattaneo et al. (2003) showed the influence of hydrologic synchrony (high discharge levels during the emergence period) on the density synchrony of young-of-the-year trout in 37 stream reaches. One limitation of existing analyses of trout synchrony (e.g., Cattaneo et al. 2003; Zorn and Nuhfer 2007) is that they did not involve key habitat factors for trout population dynamics (e.g., hydraulics and water temperature; Armstrong et al. 2003). They generally used proxies (e.g., air temperature, discharge rate, geographic proximity) that are spatially correlated, which makes it difficult to distinguish their relative influences. Studying pairs of geographically close reaches with contrasting environmental characteristics (e.g., contrasting levels of discharge regulation) would be particularly useful to better disentangle the relative influence of environmental factors and density-dependent dispersal on synchrony. Another difficulty in interpreting synchrony in fish populations is that synchrony in a given age group may be inherited from the previous age groups (Grenouillet et al. 2001; Lobón-Cerviá 2009). Ideally, age group successions should be taken into account in analyzing synchrony.

The present study provides an analysis of spatial synchrony in density time series of three age groups of brown trout. The originality of the analysis lies in addressing certain important limitations of previous synchrony studies. In particular, the present analyses involved geographically close sites with differing environmental characteristics (disconnected by dams or not, bypassed by hydroelectric plants or not) to refine analysis of the relative influence of environmental factors and density-dependent dispersal on synchrony. In addition, key quantitative environmental variables influencing population dynamics (hydraulics, water temper-

ature) were taken into account, as were relationships between successive age groups.

Materials and methods

In brief, the dataset covered 36 stream reaches in which trout abundance was assessed annually (320 surveys: i.e., reach \times year combinations) and discharge, hydraulics, and water temperature were described. These data were transformed into distance matrices describing geographic distance, trout synchrony and environmental synchrony between pairs of reaches. Series of Mantel tests were then implemented to characterize the spatial scales of trout synchrony and environmental synchrony (step 1) and to focus on the influence on trout synchrony of environmental synchrony on the one hand (step 2) and density-dependent dispersal on the other (step 3).

Study reaches and geographic distances

The 36 reaches belonged to 22 French rivers distributed across continental France (Fig. 1) and had a wide range of environmental characteristics (e.g., width ranging from 2.9 to 15.5 m, median streambed particle diameter from 0.1 to 64 cm; Table 1). They were selected based on the availability of hydraulic and water temperature data. In each reach, fish were sampled for at least four pairs of consecutive years (consecutive years being needed to take account of age group successions). We checked that brown trout was the dominant species (relative density >80% on at least one survey) in the eight reaches where other species were sampled. Each reach included one or several sequences of pools, runs, and (or) riffles. Owing to changes in sampling teams (consulting firms) or harsh hydraulic conditions during some surveys, sampled length was slightly modified in half of the reaches during the study period, affecting 18% of surveys (maximum length change: 25%; median

Table 1. Physical characteristics of the 36 stream reaches.

Physical characteristic	Min.	Mean	Max.
Width at median discharge (m)	2.9	8.2	15.5
Reach slope (%)	0.3	3.4	13.2
Elevation (m)	15.0	787.7	1370.0
Distance from source (km)	3.0	17.9	49.0
Basin area (km ²)	9.0	135.1	605.0
Median daily discharge Q_{50} (m ³ ·s ⁻¹)	0.1	1.0	2.7
Median diameter of streambed particle (cm)	0.1	16.6	64.0
Reach flow velocity (m·s ⁻¹) at Q_{50}	0.1	0.4	0.7
Median daily water temperature (°C)	6.6	8.3	11.5

change: 13%). One reach had its length divided by two at the middle of the time series, but was kept as a single reach for analysis, as its hydraulic characteristics remained unchanged. Groups of close reaches selected in the same river (Fig. 1) might or might not be disconnected by dams or bypassed by hydroelectric plants. A total of 18 reaches were bypassed and therefore showed decreased low flow and flood frequency. Consequently, the dataset included pairs of very close reaches characterized by different hydraulic conditions. No chemical pollution was reported in these reaches.

Two kinds of geographic distance were computed between pairs of reaches: Euclidean and river network distances. Network distance is potentially more relevant to describe density-dependent dispersal and was computed for the 93 out of 630 pairs of reaches that were not separated by the sea, using a theoretical hydrographic network developed for France (Pella et al. 2012). All distances were log-transformed to approximate normality.

Trout data and synchrony in trout time series

Between 4 and 19 surveys (mean: 8.9) were conducted per reach between 1991 and 2012. Reaches were sampled by wading, using two-pass removal electrofishing sampling meeting European Committee for Standardization guidelines (CEN 2003). Fish densities were estimated on the Carle and Strub (1978) method. Sampling was performed without blocking nets, in summer or early autumn (median date: 13 September). Sampled area (between 175 and 2295 m²) was computed as sampled length × reach width at median flow. All fish were measured (to the nearest 1 mm), and length–frequency histograms were used to distinguish three age groups: 0+ (young-of-the-year), 1+ (older than 1 year, generally juveniles), and adult (all fish older than 2 years). Scales were available for 10 reaches only, but confirmed the suitability of using length–frequency distributions (see Sabaton et al. 2008). Adults were considered as the potential reproductive pool. Age group densities (number of individuals per 100 m²) were log-transformed to normalize their distributions.

Owing to the strength of the relationship between densities of successive age groups for brown trout (Zorn and Nuhfer 2007; Lobón-Cerviá 2009), a global model of age group succession (averaged across reaches) was determined. All synchrony analyses were performed on residuals of this global model to reduce serial correlation and better identify the causes of synchrony (e.g., Buonaccorsi et al. 2001; Santin-Janin et al. 2014). Specifically, linear regressions were fitted for all age groups (0+, 1+, Ad) relating log-transformed density at year y ($D_{0+,y}$; $D_{1+,y}$; $D_{Ad,y}$) to the density of previous age group at year $y - 1$ (respectively: $D_{Ad,y-1}$; $D_{0+,y-1}$; $D_{1+,y-1}$ and $D_{Ad,y-1}$). Adults at year y depended on both adults and 1+ fish at year $y - 1$, as the adult group combined fish of several age groups. Slopes significantly lower than 1 were taken to indicate global density dependence in population dynamics (for $D_{0+,y}$ and $D_{1+,y}$).

To quantify the potential limits of this approach, mixed-effect linear models with a reach-level random effect (i.e., with regression coefficients that could vary across reaches) were also fitted to the data and compared with the global model to appreciate the generality of our global models across reaches. Importantly, residuals of the mixed models were not analyzed, even when they

fitted better than the global models, because they could not be interpreted together, not being calculated from the same regression model in all reaches. In addition, data for a given individual reach were often insufficient to provide a robust model of age group succession. In other words, analyzing the residuals of the global models was a means of removing average serial correlation while calculating density descriptors similarly in all reaches.

All further synchrony analyses were made on residual densities of the global succession models, hereinafter noted as $r0+$, $r1+$, and rAd . For each of the three age groups, synchrony between pairs of reaches was described by 36×36 distance matrices. The elements of these distance matrices were dissimilarity measures, calculated as $1 - \rho$, where ρ was the Pearson correlation between age group residual density of the corresponding pair of reaches (varying between 0 and 2). Synchrony values were transformed into distance values using $1 - \rho$, as distance values are conventionally used with Mantel tests ($1 - \rho$ decreases with synchrony). Pairs of reaches with less than 3 years of simultaneous density and environmental information (33% of cases) were excluded from all analyses. Finally, the mean number of years per reach used to calculate ρ values was 5.8.

Environmental data and synchrony in environmental time series

According to the literature, trout population dynamics may be influenced by discharge, hydraulic, and thermal conditions during key periods of the trout life cycle. Therefore, for each year preceding fish sampling, environmental conditions were described for four key periods, using five environmental variables (Table 2). Only the 10 environmental descriptors (period × variable combinations) for which a causal relationship with some age group densities was expected were considered (Table 2).

These four key periods were (i) adult spawning migration (1 September to 31 January); (ii) egg development (1 November to 29 February); (iii) fry emergence (1 March to 30 April); and (iv) the summer growth period (1 July to 13 September, the median date of the 320 trout surveys). The dates for the first three periods (hereinafter “spawning”, “egg”, and “emergence”, respectively) were estimated for France by a group of 14 experts from several organizations on the basis of numerous trout monitoring campaigns (Gouraud et al. 2014). The summer period was defined to describe low-flow conditions preceding sampling.

Two of the five environmental variables (Table 2) were daily discharge percentiles, two were hydraulic variables (flow velocity and substrate mobility), and the fifth was the frequency of low temperature. The field data and models used to calculate these environmental variables are detailed in Appendix A. In brief, field data involved daily discharge and daily water temperature measured in most reaches. Missing values were estimated using extrapolation models. For water temperature, extrapolation model tests generally indicated errors of the order of 1 °C. Hydraulic conditions were derived from numerical hydraulic models or detailed hydraulic measurements ($n > 100$) made throughout each reach.

The two daily discharge percentiles described low- and high-flow magnitude. Low-flow magnitude (Q_{90} , defined as daily discharge (m³·s⁻¹) exceeded 90% of the time during the period) was used to test the effect of summer low flows on all age groups (see Nislow and Armstrong 2012). High-flow magnitude (Q_{10} , defined as daily discharge (m³·s⁻¹) exceeded 10% of the time during the period) was used to test the effect of spates on rAd during spawning (spawners may be more sensitive to spates during their migration) on $r0+$ during egg development (e.g., Unfer et al. 2011) or on residual density in all age groups during emergence. All age groups were considered as potentially influenced by high spring floods occurring during this period because spates have a major impact on 0+ fish (Jensen and Johnsen 1999; Cattaneo et al. 2003; Unfer et al. 2011) and may be strong enough to influence the survival and dispersal of older cohorts (Young et al. 2010).

Table 2. Environmental variables used in Mantel tests relating trout synchrony to environmental synchrony (discharge, hydraulics, or temperature regime).

Variable	Definition	Period			
		Spawning	Egg	Emergence	Summer
Discharge					
Q_{90}	Daily discharge exceeded 90% of the time				$r0+$; $r1+$; rAd
Q_{10}	Daily discharge exceeded 10% of the time	rAd	$r0+$	$r0+$; $r1+$; rAd	
Hydraulics					
$fV0.5$	Frequency of current velocity $>0.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$			$r0+$	
$fMob$	Mobility frequency of the spawning substrate	$r0+$	$r0+$	$r0+$	
Temperature					
$fTlow$	Frequency of $T_{\text{water},d}$ below threshold		$r0+$ ($<4.3 \text{ }^\circ\text{C}$)	$r0+$ ($<7.3 \text{ }^\circ\text{C}$)	

Note: Univariate Mantel tests relating synchrony in residual density of each age group ($r0+$, $r1+$, rAd) and environmental synchrony were made for a subset of environmental descriptors (variables \times periods). Bold values correspond to significant associations (P value < 0.05), and the most significant association for a given variable group is underlined.

The other three variables, describing hydraulics and thermal conditions, were not percentiles but indicated the frequency above or below quantitative thresholds of events that could influence trout life cycle. Frequency of high daily velocities ($fV0.5$) was defined by a threshold of $0.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, corresponding to the upper end of the preferred range of current velocity for 0+ (Heggenes 1996; Roussel and Bardonnet 2002). The influence of $fV0.5$ on $r0+$ was tested during emergence, because of the reduced swimming ability of recently hatched juveniles (Armstrong et al. 2003). The influence of frequency of spawning substrate mobility ($fMob$, frequency of daily discharge $>$ critical discharge; see Appendix A) during spawning, egg development, and emergence was tested on $r0+$, because of a potential direct influence of bed mobility on mortality in early life stages (Unfer et al. 2011). Regarding the thermal threshold, sublethal temperatures for brown trout ($<0 \text{ }^\circ\text{C}$ for all age stages, $>13 \text{ }^\circ\text{C}$ during egg development, and $>22 \text{ }^\circ\text{C}$ for older stages; Elliott and Elliott 2010) were exceptional in the study reaches (only 0.7% of daily water temperatures were $<1 \text{ }^\circ\text{C}$ and none were $>19.6 \text{ }^\circ\text{C}$); cold periods were therefore defined by temperature thresholds that occurred more frequently, corresponding to the first third of the thermal preference range reported by Elliott and Elliott (2010): $<4.3 \text{ }^\circ\text{C}$ for egg development and $<7.3 \text{ }^\circ\text{C}$ for older age stages. The influence of suboptimal temperature ($fTlow$, the frequency of days with $T_{\text{water},d}$ below threshold) on $r0+$ was tested during egg development ($T_{\text{water},d} < 4.3 \text{ }^\circ\text{C}$) and emergence ($T_{\text{water},d} < 7.3 \text{ }^\circ\text{C}$). Influence on older age groups was not tested as these fish can actively seek thermal refuge (Cunjak et al. 2013).

Regarding biological synchrony, environmental synchrony between pairs of reaches was assessed for each environmental variable on 36×36 distance matrices with dissimilarity measures equal to $1 - \rho$, where ρ was the Pearson correlation of the environmental variable between the corresponding pair of reaches.

Data analyses

Several Mantel tests (Mantel 1967) were used to analyze the relative influence of environmental synchrony and density-dependent dispersal on trout synchrony. All these Mantel tests analyzed the probability of the observed relationship (Mantel R) between dissimilarity values of two or three distance matrices (geographic distance, trout synchrony, and environmental synchrony) occurring randomly (significance threshold: 0.05; 4000 random permutations; "vegan" R package; Oksanen et al. 2013).

Step 1: spatial scales of synchrony

The spatial scales of synchrony were first analyzed by correlating trout synchrony and environmental synchrony to Euclidean distance. A strong relationship between trout synchrony and geographic distance could be due to the combined influence of density-dependent dispersal and environmental synchrony. How-

ever, density-dependent dispersal could be expected to generate synchronous trout responses over smaller geographic distances than environmental synchrony. The tests relating trout synchrony to Euclidean distance were repeated using network distance; a stronger link between trout synchrony and network distance rather than Euclidean distance would suggest an effect of dispersal.

Step 2: influence of environmental synchrony on trout synchrony

To better analyze the influence of environmental synchrony on trout synchrony, trout synchrony was first correlated to environmental synchrony (Mantel tests for all relationship hypotheses in Table 2), and results were compared with those between geographic distance and trout synchrony (at step 1).

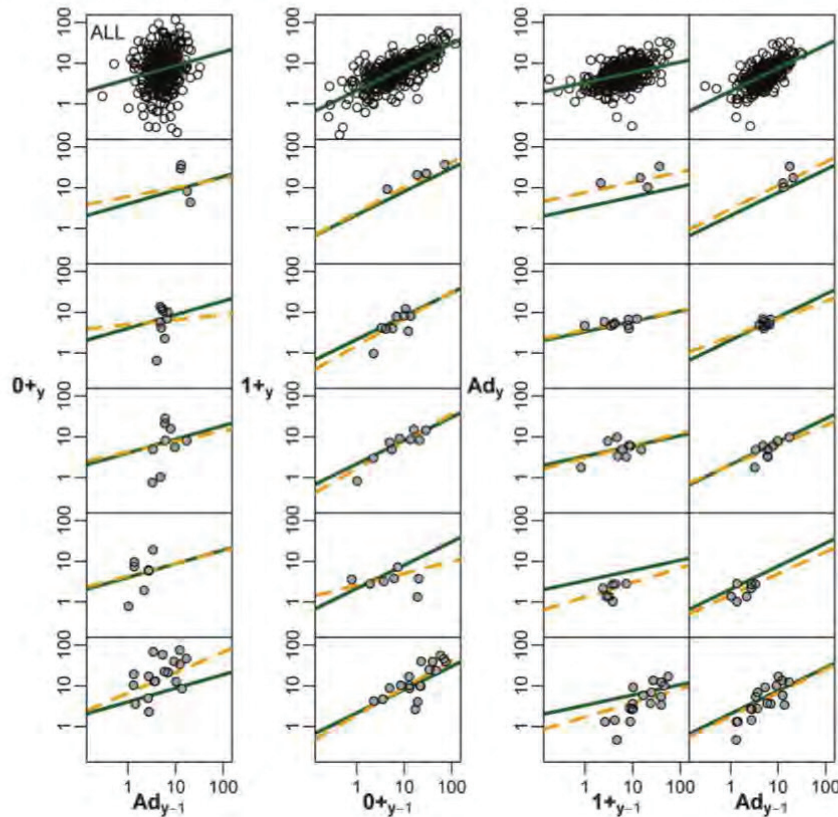
When univariate Mantel tests were significant with both an environmental variable and geographic distance for a given age group, partial (multivariate) Mantel tests were performed to better distinguish their relative effects (Smouse et al. 1986). To avoid having to perform numerous tests, partial Mantel tests were performed for only one environmental variable within each type of environmental group (discharge, hydraulics, temperature). The variable selected was the most significant one found on univariate Mantel testing.

Finally, to help interpret the synchronous influence of the environment on trout density, time series of trout residual density were co-plotted against environmental variables. These time series (trout and environment) were standardized by reach and averaged between groups of reaches with synchronous trout series. The groups were obtained by hierarchical cluster analysis based on the distance matrices of trout residual density (Ward algorithm; as in Cattaneo et al. 2003).

Step 3: influence of density-dependent dispersal on trout synchrony

To better analyze the influence of density-dependent dispersal between reaches on observed synchrony, tests that were significant at steps 1 and 2 were repeated on two subsets of data characterized by reduced possibilities of dispersal. In the first subset, 30 reaches in which dispersal was limited were selected: reaches more than 50 km apart or separated by a dam preventing upstream passage; the 50 km threshold was, to the best of our knowledge, greater than the maximum distance reported for brown trout displacement (Young et al. 2010). Dispersal between these reaches was possible only during spates (e.g., drift through the dam). The second data subset comprised only 22 reaches between which dispersal was impossible (more than 50 km apart or separated by impassable dams in both directions). As there were various ways of removing reaches, tests on the two subsets were repeated 100 times with differing random selection of reaches to be removed. Thus, for each significant result of steps 1 and 2, the percentage of cases (in the 100 repetitions) in which the Mantel test remained valid on the data subsets was quantified.

Fig. 2. Relationships between raw densities of successive age groups. Recruitment is linked to the adult density of the previous year (first column), and 1+ are linked to previous density of 0+ (second column). Adult densities are linked to previous density of 1+ and adults (third and fourth columns, respectively); they are represented here after setting one of the two explanatory variables at its mean value across reaches. These relations are shown for all reaches pooled (first row) and five randomly selected reaches (second to sixth rows). The solid lines correspond to a global linear regression and the dashed lines to linear mixed-effects models with a reach-level random effect.



Results

Trout data and synchrony in trout time series

Median trout density per reach across surveys varied between 10.3 and 51.3 individuals per 100 m². On average, 38% of sampled individuals were 0+, 34% were 1+, and 28% were adult. Linear regressions indicated a significant relationship between the densities of successive age groups ($P < 0.001$; Fig. 2, solid lines). Model coefficients [\pm standard deviation] were

- (1) $\log(0_{+y}) = 1.37 [\pm 0.17] + 0.34 [\pm 0.10] \cdot \log(Ad_{y-1})$ ($R^2 = 0.04$)
- (2) $\log(1_{+y}) = 0.80 [\pm 0.06] + 0.55 [\pm 0.03] \cdot \log(0_{+y-1})$ ($R^2 = 0.54$)
- (3) $\log(Ad_y) = 0.27 [\pm 0.08] + 0.25 [\pm 0.04] \cdot \log(1_{+y-1})$
 $+ 0.57 [\pm 0.03] \cdot \log(Ad_{y-1})$ ($R^2 = 0.54$)

The global model R^2 for 1+ and adults indicated that the global linear model appropriately reflected an average age group succession across reaches (>50% of variability explained). For the 0+ age group, the model showed low explained variance. The slopes of eqs. 1 and 2 and the sum of slopes in eq. 3 were significantly less than 1, suggesting some degree of apparent density dependence regulation in age group successions.

Mixed models (Fig. 2, dashed lines) significantly improved fit, with R^2 values of 0.30, 0.70, and 0.71 for 0+, 1+, and adults, respectively. Δ AIC between models with random effects (mixed model)

and fixed effect (global model) were respectively 14, 23, and 9 for 0+, 1+, and adults.

Median Pearson ρ between all pairs of reaches was close to 0 ($\rho_{r0+} = 0.16$, $\rho_{r1+} = -0.01$, $\rho_{rad} = 0.11$), indicating that there was no obvious global synchrony at the spatial scale of the whole dataset.

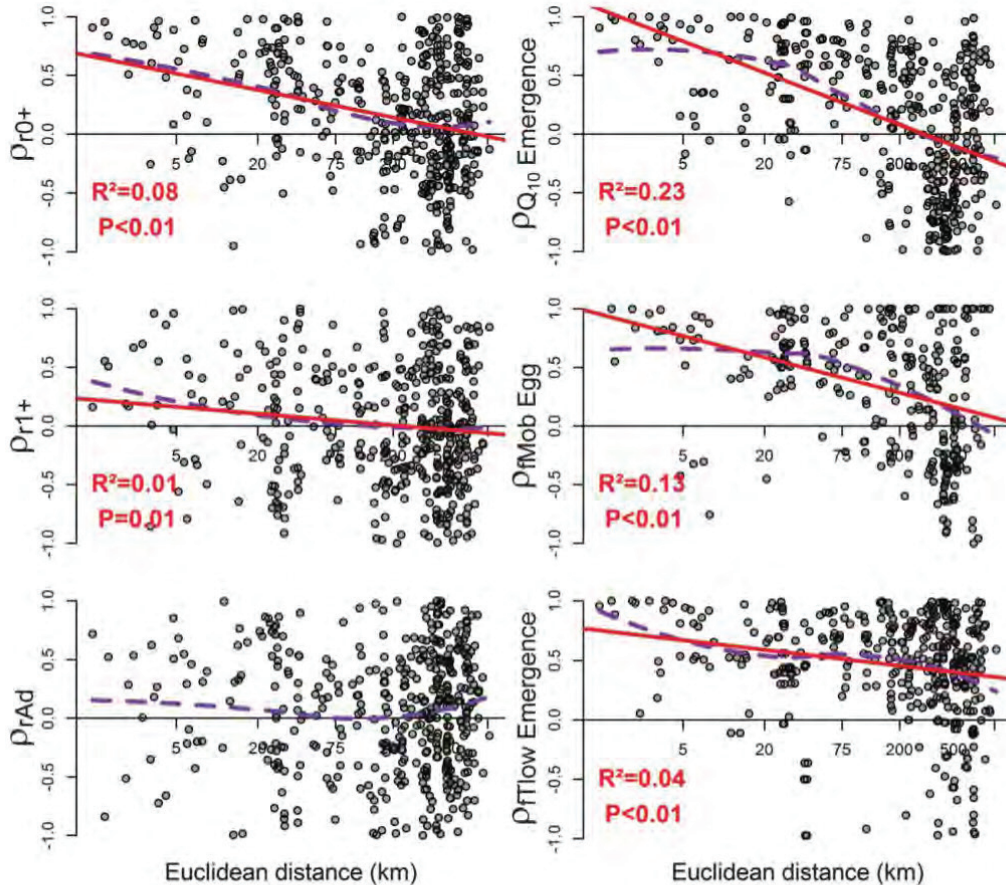
Step 1: spatial scales of synchrony

Euclidean distance between pairs of reaches varied between 1.2 and 1029.0 km, with 39 pairs of reaches less than 15 km apart. For the 93 out of 630 pairs of reaches that were not separated by the sea, distance via the river network ranged from 1.2 to 640.0 km (mean: 262.0 km), with 25 pairs of reaches less than 15 km apart.

Mantel tests showed that trout synchrony of r0+ and r1+ was significantly related to Euclidean distance (Fig. 3). Although significant, these tests revealed low Mantel R ($R^2 < 0.08$). For r0+, however, the degree of synchrony was strong (half of correlations >0.5) for reaches less than ~75 km apart and even stronger (75% of correlations >0.5) for reaches less than 5 km apart. This effect was weaker for r1+ (Fig. 3). Focusing on reaches for which network distance could be computed, Mantel R between r0+ and geographic distance was lower for network distance than for Euclidean distance ($R^2 = 0.08$ versus 0.16; Fig. 4). Correlations between r1+ and geographic distance were no longer significant when analysis focused on these reaches.

Environmental synchrony was also significantly related to Euclidean distance for most descriptors (7 out of 10; R^2 between 0.04 and 0.24), with particularly strong relationships for variables and periods related to high flow (see one example for each environmental group

Fig. 3. Trout synchrony (first column) or environmental synchrony (second column) related to geographic distance. Linear relationships (solid lines) correspond to the Mantel tests. Local polynomial fittings (dashed lines) present the smoothed spatial evolution of synchronies. For significant Mantel tests, Mantel R^2 and P values are given. The environmental variables showing the strongest relation to geographic distance (with highest R^2) are shown for each environmental group (Table 2).



in Fig. 3; relations for all environmental descriptors are presented in the online supplementary material, Fig. S1¹). No spatial synchrony was found for only three environmental descriptors: fTlow during the egg period, fMob during the emergence period, and Q_{90} during the summer. Other environmental synchronies were strong (generally >0.5) up to distances ~75 km, except for fTlow during emergence (Fig. 3), which showed strong synchronies over longer distances (>200 km).

Step 2: influence of environmental synchrony on trout synchrony

Mantel tests relating trout synchrony to the environment were significant in 4 out of 14 tests (Table 2; Fig. 5), all concerning r_{0+} residual density. Synchrony in r_{0+} was related to Q_{10} (mainly during emergence and secondarily during the egg period) and fMob (mainly during spawning and secondarily during the egg period). Overall Mantel R was lower ($R^2 \leq 0.05$) than for Euclidean distance. Mantel test results partly depended on a substantial number of pairs of reaches in which both physical and biological synchrony were strong (Fig. 5).

Partial Mantel tests (Table 3) were made for combinations of Euclidean distance and each of the two main environmental descriptors that influenced r_{0+} . The effect of Euclidean distance on

r_{0+} synchrony was significant when the environmental effect was removed, whereas the reverse was not significant ($P \geq 0.06$).

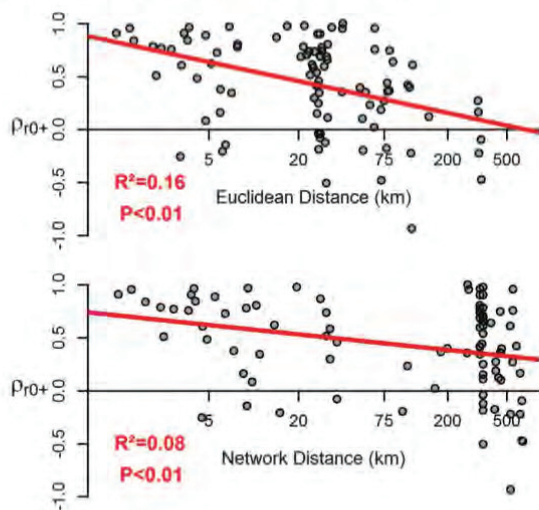
Co-plots of time series for trout residual density and the two main significant environmental descriptors in the four groups of synchronous reaches (Fig. 6) showed that Q_{10} during the emergence period was negatively associated with r_{0+} (at least in the three most synchronous groups), whereas there was no clear positive or negative direction of an annual effect of fMob. The four groups identified by cluster analysis did not necessarily involve geographically close reaches.

Step 3: influence of density-dependent dispersal on trout synchrony

Four of the six significant Mantel tests relating trout density to Euclidean distance or the environment remained significant (in more than 75% of trials) when tested on the first data subset, in which dispersal was limited. These concerned the relationships with Euclidean distance and the two main environmental descriptors mentioned above (Q_{10} during emergence and fMob during spawning). By contrast, only one of the six tests remained significant (in 95% of trials) when tested on the second subset, in which dispersal was impossible. This test concerned the relationship between r_{0+} and Euclidean distance. Dispersal between reaches

¹Supplementary data are available with the article through the journal Web site at <http://nrcresearchpress.com/doi/suppl/10.1139/cjfas-2015-0209>.

Fig. 4. Synchrony of r_{0+} related to geographic distance (Euclidean or network distance), as in Fig. 3 but restricted to 93 pairs of reaches for which a network distance could be computed.



may have influenced other results, which remained significant in <35% of tests on the second data subset.

The results of partial Mantel tests were similar whether performed on all reaches or on the limited dispersal subset, but were seldom significant when performed on the subset in which dispersal was impossible (Table 3).

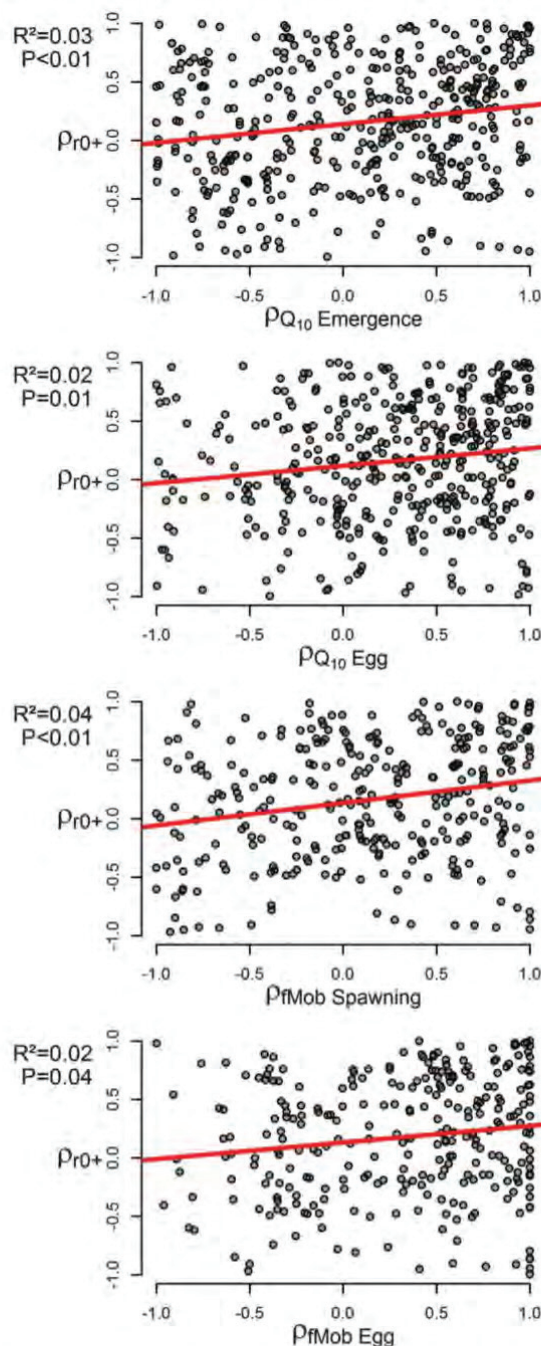
Discussion

A Moran effect on 0+ trout

The present study supports the notion that salmonid populations are frequently synchronous (Copeland and Meyer 2011) and contributes to disentangling the relative influence of environmental factors and density-dependent dispersal on trout synchrony. The results principally suggest that a Moran effect is responsible for 0+ synchronies between geographically close reaches. Synchronies in older age groups (1+ and adults) were weaker and not linked to environmental synchronies. Four elements supported the notion that 0+ synchrony is due to a Moran effect. Firstly, synchrony in r_{0+} was particularly strong over a distance of ~ 75 km, a distance consistent with the spatial scale of environmental synchrony. This distance of ~ 75 km is greater than the 50 km reported for freshwater populations in the meta-analysis by Myers et al. (1997). We were also considering a larger geographic scale in the present study, compared with reaches <70 km apart in Hayes 1995 or <25 km apart in Lobón-Cervía 2004. Secondly, synchrony was related less to network distance than to Euclidean distance, suggesting a weak influence of dispersal. Thirdly, several significant Mantel tests related 0+ synchrony to environmental synchrony (high flow during emergence and substrate mobility during spawning). And fourthly, many tests on r_{0+} synchrony remained significant on the data subset where density-dependent dispersal between reaches was unlikely.

The Mantel tests showed low Mantel R values, but this statistic alone does not reflect the strength of synchrony. Mantel R is expected to be low in datasets collected over large spatial areas and with relatively short time series (see also Cattaneo et al. 2003; Chevalier et al. 2014). Pairs of reaches more than 75 km apart (Fig. 3) may not be synchronized because of a variety of environmental characteristics not considered here. This inevitably generates noise in the relation between geographic distance and trout synchrony. In the present study, plots relating 0+ synchrony to Euclidean distance or environmental synchrony indicated that 0+ synchrony between geographically close reaches was frequently

Fig. 5. Significant relationships (on Mantel tests) between the synchrony of r_{0+} and the synchrony of environmental descriptors.



very strong (e.g., trout synchrony ρ was >0.5 in 75% of pairs of reaches less than 5 km apart; Fig. 3). More than the Mantel R value itself, these plots and the P value of the Mantel tests indicated a strong, biologically significant level of synchrony between geographically close reaches.

Accounting for a global age group succession model

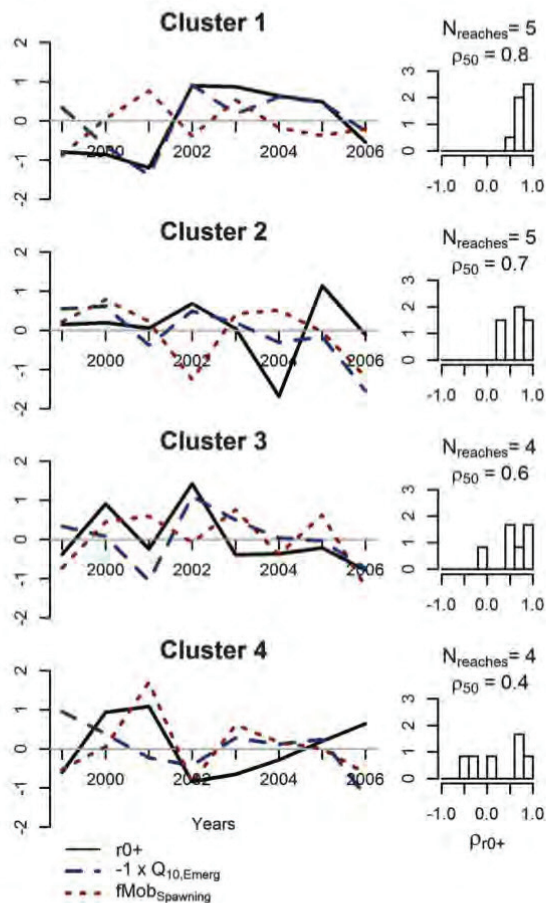
A first strength of the present approach was to consider age groups individually rather than pooled. This can increase the observed degree of synchrony (Grenouillet et al. 2001), as suggested by the

Table 3. Results of partial Mantel tests analyzing the association of r0+ synchrony, geographic distance, and synchrony of one environmental descriptor.

Effect tested	Effect removed	Partial P value	Partial r ²	% tests still significant on first subset	% tests still significant on second subset
Log(Euclid distance)	Q ₁₀ Emergence	<0.01	0.06	100	35
Q ₁₀ Emergence	Log(Euclid distance)	0.20			
Log(Euclid distance)	fMob _{Spawning}	<0.01	0.07	100	11
fMob _{Spawning}	Log(Euclid distance)	0.06			

Note: For significant partial tests, partial R² was computed and we indicate the percentage of significant tests when the Mantel test was repeated on two subsets of reaches (first subset: limited dispersal between reaches; second subset: no dispersal).

Fig. 6. Time series of r0+ trout residual densities and environmental descriptors illustrating the most significant Mantel tests. Series were standardized by reach and grouped according to the results of a cluster analysis on trout synchrony. The cluster analysis was performed on the 18 (out of 36) reaches with more than five sampling years between 1999 and 2006. Q₁₀ time series were multiplied by -1 to facilitate interpretation. The histograms in the right column represent the frequency distributions of ρ_{r0+} between all pairs of reaches within the groups.



present median synchrony levels ($\rho_{r0+} = 0.16$, $\rho_{r1+} = -0.01$, $\rho_{rAd} = 0.11$), which were generally higher than those obtained by Chevalier et al. (2014) after pooling age groups ($\rho = 0.038$).

A second strength of the present approach was to reduce serial dependence between successive age groups by using global models of age group succession. Serial dependence is one of the two main statistical issues in synchrony analysis (Liebhold et al. 2004),

together with the influence of temporal trends (not found in the present dataset). Global succession models for 1+ and adults explained more than 50% of density variability, confirming the strength of serial dependence and the importance of taking it into account in analyzing synchrony with the environment. The global model relating 0+ to adults explained a smaller part of variability. Nevertheless, analyses were performed on r0+ rather than directly on 0+ density, to be consistent with the analyses for other age groups. The weak serial dependence of 0+ on adults was consistent with other findings (e.g., Lobón-Cerviá 2013). Overwhelming environmental drivers may tend to make 0+ dependence on adults difficult to detect (Daufresne and Renault 2006). This relationship can also be affected by the lower catchability of small fish (e.g., Ruiz and Laplanche 2010) or by confusion between sampled adults and the actual parental stock. Actual spawning stock can depend on variability in maturity age (Olsen and Vøllestad 2005), on potential stocking issues of which the details are not well established, or on migration of adults between sampled reaches and spawning areas (Young et al. 2010).

The present global model of age group succession for all reaches was the strongest assumption involved in accounting for serial dependence. This hypothesis was rarely tested explicitly in synchrony studies but is essential to investigating Moran effects. Liebhold et al. (2004) pointed out that the hypothesis probably does not hold in many systems, as spatial variation in population dynamics is frequent. In the present study, comparing the global models with reach-dependent mixed models suggested that a large part of population dynamics was taken into account by the global models. However, the mixed models indicated that variations in population dynamics did occur across reaches (higher explanatory power of mixed models). This may partly lower the level of synchrony (ρ values and Mantel R) observed, because spatial variation in density-dependent dynamics reduces the synchrony caused by environmental stochasticity (Liebhold et al. 2006). Sampling error may also have lowered the observed levels of synchrony (Santin-Janin et al. 2014). However, sampling errors were unlikely to have influenced the main results, because the magnitude of sampling error was probably much lower than the magnitude of annual density variation, which can be as great as 10-fold between certain years.

The slopes of the global models for 1+ and adults were significantly less than 1, indicating an apparent global density-dependent survival for these age groups, which was rarely previously documented (but see Richard et al. 2015). The present results also suggested a density-dependent regulation on 0+, but we remain cautious about this finding as the global 0+ model showed very low explanatory power ($R^2 = 4\%$). Density-dependent mechanisms on 0+ have often been discussed in the literature, being difficult to identify (e.g., Elliott 1984; Nicola et al. 2008; Lobón-Cerviá 2013), mainly because of their high annual variability influenced by environmental conditions.

Environmental drivers of 0+ synchrony

The correlation between r_{0+} and Euclidean distance was stronger than that between r_{0+} and environmental synchrony, although the dataset included geographically close reaches with differing characteristics due to dams. Thus, close reaches are likely to be synchronous, even if they are separated by dams and have different flow regimes. Moreover, partial tests revealed that environmental variables did not explain r_{0+} synchrony when the effect of Euclidean distance was removed. Therefore, Euclidean proximity probably accounted for a combined effect of several environmental variables including those studied here (e.g., high flow during emergence or substrate mobility during spawning) and others not included in analysis.

Nevertheless, r_{0+} synchrony correlated significantly with Q_{10} during emergence and with f_{Mob} during spawning. These results are consistent with the observation of a negative influence of high flow on small individuals during emergence (e.g., Hayes 1995; Cattaneo et al. 2003; Nicola et al. 2009), due to higher mortality and (or) drift. Effects of spawning substrate mobility on 0+ were more rarely mentioned in the literature (but see Jensen and Johnsen 1999). Unfer et al. (2011) suggested that these effects could be positive (reshaping spawning grounds due to substrate turnover) or negative (scouring redds and destroying eggs) according to their timing. This could explain why the positive or negative direction of the annual effect of f_{Mob} was harder to identify.

The other environmental descriptors implemented in analysis, including the frequency of high current velocity, did not explain trout synchrony. However, using velocity percentiles instead of discharge (Q_{10}) percentiles would have led to comparable results, because of the monotonic relationship between discharge and velocity in reaches. Therefore, an influence of hydraulics on trout synchrony cannot be ruled out. The nonsignificant effect of temperature may be due to local adaptation to the thermal regime (Filipe et al. 2013). It is also possible that the present dataset covered a larger range of hydraulic than thermal conditions (e.g., median flow velocity ranged from 0.1 to 0.7 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, while median water temperature ranged from 6.6 to 11.5 °C; Table 1).

Including additional environmental descriptors could have increased understanding of trout synchrony. For example, food availability and oxygen concentration were not monitored in the study reaches, but may contribute to synchrony. Other descriptors of the available environmental regimes could also have been used (relating to magnitude, frequency, duration, timing, or rate of change; Poff et al. 1997). For example, other thresholds, such as 2-year high seasonal discharge as used by Cattaneo et al. (2002), could have been tested. Finally, averaged physical conditions within a given reach could have been translated into hydraulic habitat values that account for the heterogeneity of microhabitat conditions within the reach (Lamouroux and Capra 2002). However, to ensure statistical power, we only considered the variables that were most likely to explain density synchrony.

Influence of density-dependent dispersal on 0+ synchrony

In previous papers, density-dependent dispersal between study populations was often ruled out a priori because pairs of populations were totally disconnected (Tedesco et al. 2004) or too distant (network distance >50 km for 95% of the pairs of reaches in Cattaneo et al. 2003). In contrast, the present results on r_{0+} synchrony remained significant when density-dependent dispersal between reaches was unlikely (tests on the first subset, where reaches could be connected by downstream drift only). Thus, r_{0+} synchrony was linked to environmental synchrony and not to density-dependent dispersal. The limited density-dependent dispersal of 0+ reported in the literature also supports this conclusion. For example, Vøllestad et al. (2012) mentioned a scale of dispersal of 200 m, while Dieterman and Hoxmeier (2011) and Vatland and Caudron (2015) estimated that only a small propor-

tion of the 0+ population was involved in emigration from reaches owing to density dependence ($\leq 10\%$).

By contrast, except for the test linking r_{0+} and Euclidean distance, the present tests were no longer significant when dispersal between reaches was totally impossible, even by drift (tests on the second subset). This may partly be due to reduced statistical power (i.e., fewer reaches involved). However, this suggests that the possibility of drifting from one reach to another can explain synchronous emigrations from reaches that are not explained by high flow variables. Drift between reaches would potentially explain synchronous immigration, but cannot reasonably explain synchronous emigration of 0+. Therefore, this result again suggests that synchrony between geographically close reaches is not perfectly explained by the present high flow variables.

Synchrony in 1+ and adults

For older age groups, except for a weak relation linking r_{1+} synchrony and geographic distance, the present results were not able to explain trout synchrony. Authors often failed to identify constraining abiotic conditions for juveniles and adults (e.g., Cattaneo et al. 2002) except after exceptional events (e.g., a 50-year flood in Young et al. 2010). As they grow, stream-resident salmonids show increased swimming ability and may move more easily to avoid stressful conditions, reducing the influence of the environment (Unfer et al. 2011; Nislow and Armstrong 2012). Accordingly, movements of juveniles and adults toward sheltered areas during high flows (Bunt et al. 1999) or toward cold waters during droughts (Elliott 2000) have been reported. Moreover, movements of older individuals can occur at distances much larger than the reach (Ovidio et al. 1998), partially masking the links between trout density and the environment through sink-source recolonization processes (Zorn and Nuhfer 2007). The synchrony of r_{1+} was related to Euclidean distance only, suggesting that environmental variables other than those studied here are likely involved.

In summary, the present study confirmed a Moran effect on 0+ trout density, operating mainly over distances <75 km. A negative influence of high discharge was identified during emergence and a more complex relationship with spawning substrate mobility during the spawning period. Nevertheless, other environmental variables than those tested are likely involved. By contrast, dispersal between reaches had a weak influence on 0+ synchrony. The synchrony analyses provide useful information for building models of brown trout population dynamics integrating both biotic aspects (e.g., density-dependent and density-independent survival, dispersal) and abiotic mechanisms (e.g., the effects of high flow and spawning substrate movement). The results also suggest that brown trout populations may show low resilience in case of more frequent high flows over a given area (e.g., watershed). In a context of global environmental change, further synchrony analyses are needed to better quantify the risk of extinction and potential resilience of freshwater fish metapopulations.

Acknowledgements

We thank the numerous people (working at ONEMA, Electricité de France, IRSTEA, ECOGEA, angling associations, and other consulting firms) who contributed to electrofishing and habitat measurements. We also thank the organizations that provided environmental data (ONEMA, Météo France, and angling associations), Hervé Pella (IRSTEA Lyon), who provided the network distances, and two anonymous reviewers who provided helpful suggestions.

References

- Alonso, C., García de Jalón, D., Álvarez, J., and Gortázar, J. 2011. A large-scale approach can help detect general processes driving the dynamics of brown trout populations in extensive areas. *Ecol. Freshw. Fish.* 20(3): 449–460. doi: 10.1111/j.1600-0633.2011.00484.x.
- Armstrong, J.D., Kemp, P.S., Kennedy, G.J.A., Ladle, M., and Milner, N.J. 2003. Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fish. Res.* 62(2): 143–170. doi:10.1016/S0165-7836(02)00160-1.

- Bunt, C.M., Cooke, S.J., Katopodis, C., and McKinley, R.S. 1999. Movement and summer habitat of brown trout (*Salmo trutta*) below a pulsed discharge hydroelectric generating station. *Regul. Rivers*. **15**(5): 395–403. doi:10.1002/(SICI)1099-1646(199909/10)15:5<395::AID-RRR556>3.0.CO;2-1.
- Buonaccorsi, J.P., Elkinton, J.S., Evans, S.R., and Liebhold, A.M. 2001. Measuring and testing for spatial synchrony. *Ecology*, **82**(6): 1668–1679. doi:10.1890/0012-9658(2001)082[1668:MATFSS]2.0.CO;2.
- Carle, F.L., and Strub, M.R. 1978. A new method for estimating population size from removal data. *Biometrics*, **34**(4): 621–630. doi:10.2307/2530381.
- Cattaneo, F., Lamouroux, N., Breil, P., and Capra, H. 2002. The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **59**(1): 12–22. doi:10.1139/f01-186.
- Cattaneo, F., Hugué, B., and Lamouroux, N. 2003. Synchrony in brown trout, *Salmo trutta*, population dynamics: a 'Moran effect' on early-life stages. *Oikos*, **100**(1): 43–54. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.11912.x.
- CEN. 2003. Water quality – sampling of fish with electricity. European Standard. Chevalier, M., Laffaille, P., and Grenouillet, G. 2014. Spatial synchrony in stream fish populations: influence of species traits. *Ecography*, **37**(10): 960–968. doi:10.1111/ecog.00662.
- Copeland, T., and Meyer, K.A. 2011. Interspecies synchrony in salmonid densities associated with large-scale bioclimatic conditions in central Idaho. *Trans. Am. Fish. Soc.* **140**(4): 928–942. doi:10.1080/00028487.2011.599261.
- Cunjak, R.A., Linnansaari, T., and Caissie, D. 2013. The complex interaction of ecology and hydrology in a small catchment: a salmon's perspective. *Hydrol. Process.* **27**(5): 741–749. doi:10.1002/hyp.9640.
- Daufresne, M., and Renault, O. 2006. Population fluctuations, regulation and limitation in stream-living brown trout. *Oikos*, **113**(3): 459–468. doi:10.1111/j.2006.0030-1299.14295.x.
- Dieterman, D.J., and Hoxmeier, R.J.H. 2011. Demography of juvenile and adult brown trout in streams of southeastern Minnesota. *Trans. Am. Fish. Soc.* **140**(6): 1642–1656. doi:10.1080/00028487.2011.641883.
- Elliott, J.M. 1984. Growth, size, biomass and production of young migratory trout *Salmo trutta* in a lake district stream, 1966–83. *J. Anim. Ecol.* **53**: 979–994. doi:10.2307/4672.
- Elliott, J.M. 2000. Pools as refugia for brown trout during two summer droughts: trout responses to thermal and oxygen stress. *J. Fish Biol.* **56**(4): 938–948. doi:10.1111/j.1095-8649.2000.tb00883.x.
- Elliott, J.M., and Elliott, J.A. 2010. Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *J. Fish Biol.* **77**(8): 1793–1817. doi:10.1111/j.1095-8649.2010.02762.x.
- Filipe, A.F., Markovic, D., Pletterbauer, F., Tisseuil, C., De Wever, A., Schmutz, S., Bonada, N., and Freyhof, J. 2013. Forecasting fish distribution along stream networks: brown trout (*Salmo trutta*) in Europe. *Divers. Distrib.* **19**(8): 1059–1071. doi:10.1111/ddi.12086.
- Gouraud, V., Baran, P., Bardonnnet, A., Beaufrière, C., Capra, H., Caudron, A., Delacoste, M., Lascaux, J.M., Naura, M., Ovidio, M., Poulet, N., Tissot, L., Sebaston, C., and Baglinière, J.-L. 2014. Sur quelles connaissances se baser pour évaluer l'état de santé des populations de truite commune (*Salmo trutta*)? *Hydroecol. Appl.* **18**: 111–138. doi:10.1051/hydro/2014001.
- Grenouillet, G., Hugué, B., Carrel, G.A., Olivier, J.M., and Pont, D. 2001. Large-scale synchrony and inter-annual variability in roach recruitment in the Rhône River: the relative role of climatic factors and density-dependent processes. *Freshw. Biol.* **46**(1): 11–26. doi:10.1046/j.1365-2427.2001.00637.x.
- Hayes, J.W. 1995. Spatial and temporal variation in the relative density and size of juvenile brown trout in the Kakanui River, North Otago, New Zealand. *N.Z. J. Mar. Freshw.* **29**(3): 393–407. doi:10.1080/00288330.1995.9516674.
- Heggernes, J.A.N. 1996. Habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) and young Atlantic salmon (*S. salar*) in streams: static and dynamic hydraulic modelling. *Regul. Rivers Res. Manage.* **12**(2–3): 155–169. doi:10.1002/(SICI)1099-1646(199603)12:2<155::AID-RRR387>3.0.CO;2-D.
- Holyoak, M., and Lawler, S.P. 1996. Persistence of an extinction-prone predator-prey interaction through metapopulation dynamics. *Ecology*, **77**(6): 1867. doi:10.2307/2265790.
- Jensen, A.J., and Johnsen, B.O. 1999. The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*) and Brown Trout (*Salmo trutta*). *Funct. Ecol.* **13**(6): 778–785. doi:10.1046/j.1365-2435.1999.00358.x.
- Koenig, W.D. 2002. Global patterns of environmental synchrony and the Moran effect. *Ecography*, **25**(3): 283–288. doi:10.1034/j.1600-0587.2002.250304.x.
- Lamouroux, N., and Capra, H. 2002. Simple predictions of instream habitat model outputs for target fish populations. *Freshw. Biol.* **47**: 1543–1556. doi:10.1046/j.1365-2427.2002.00879.x.
- Liebhold, A., Koenig, W.D., and Bjornstad, O.N. 2004. Spatial synchrony in population dynamics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **35**(1): 467–490. doi:10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132516.
- Liebhold, A.M., Johnson, D.M., and Bjornstad, O.N. 2006. Geographic variation in density-dependent dynamics impacts the synchronizing effect of dispersal and regional stochasticity. *Popul. Ecol.* **48**(2): 131–138. doi:10.1007/s10144-005-0248-6.
- Lobón-Cerviá, J. 2004. Discharge-dependent covariation patterns in the population dynamics of brown trout (*Salmo trutta*) within a Cantabrian river drainage. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **61**(10): 1929–1939. doi:10.1139/f04-118.
- Lobón-Cerviá, J. 2009. Why, when and how do fish populations decline, collapse and recover? The example of brown trout (*Salmo trutta*) in Rio Chaballos (northwestern Spain). *Freshw. Biol.* **54**(6): 1149–1162. doi:10.1111/j.1365-2427.2008.02159.x.
- Lobón-Cerviá, J. 2013. Recruitment and survival rate variability in fish populations: density-dependent regulation or further evidence of environmental determinants? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **71**(2): 290–300. doi:10.1139/cjfas-2013-0320.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* **27**: 209–220.
- Moran, P.A.P. 1953. The statistical analysis of the Canadian Lynx cycle. *Aust. J. Zool.* **1**(3): 291. doi:10.1071/ZO9530291.
- Myers, R.A., Mertz, G., and Bridson, J. 1997. Spatial scales of interannual recruitment variations of marine, anadromous, and freshwater fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**(6): 1400–1407. doi:10.1139/f97-045.
- Nicola, G.G., Almodóvar, A., Jonsson, B., and Elvira, B. 2008. Recruitment variability of resident brown trout in peripheral populations from southern Europe. *Freshw. Biol.* **53**(12): 2364–2374. doi:10.1111/j.1365-2427.2008.02056.x.
- Nicola, G.G., Almodóvar, A., and Elvira, B. 2009. Influence of hydrologic attributes on brown trout recruitment in low-latitude range margins. *Oecologia*, **160**(3): 515–524. doi:10.1007/s00442-009-1317-x.
- Nislow, K.H., and Armstrong, J.D. 2012. Towards a life-history-based management framework for the effects of flow on juvenile salmonids in streams and rivers. *Fish. Manage. Ecol.* **19**(6): 451–463. doi:10.1111/j.1365-2400.2011.00810.x.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., and Wagner, H. 2013. *vegan*: community ecology package. R package version 2.0-10.
- Olsen, E.M., and Vøllestad, L.A. 2005. Small-scale spatial variation in age and size at maturity of stream-dwelling brown trout, *Salmo trutta*. *Ecol. Freshw. Fish.* **14**(2): 202–208. doi:10.1111/j.1600-0633.2005.00094.x.
- Ovidio, M., Baras, E., Goffaux, D., Birtles, C., and Philippart, J.C. 1998. Environmental unpredictability rules the autumn migration of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia*, **371**–**372**(0): 263–274. doi:10.1023/A:1017068115183.
- Pella, H., Lejot, J., Lamouroux, N., and Snelder, T.H. 2012. Le réseau hydrographique théorique (RHT) français et ses attributs environnementaux. *Geomorphologie*, **3**(2012): 317–336. doi:10.4000/geomorphologie.9933.
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E., and Stromberg, J.C. 1997. The natural flow regime: a paradigm for river conservation and restoration. *Bioscience*, **47**(11): 769–784. doi:10.2307/1313099.
- Ranta, E., Kaitala, V., and Lundberg, P. 1998. Population variability in space and time: the dynamics of synchronous population fluctuations. *Oikos*, **83**: 376–382. doi:10.2307/3546852.
- Richard, A., Cattaneo, F., and Rubin, J.-F. 2015. Biotic and abiotic regulation of a low-density stream-dwelling brown trout (*Salmo trutta*) population: effects on juvenile survival and growth. *Ecol. Freshw. Fish.* **24**(1): 1–14. doi:10.1111/eff.12116.
- Ripa, J. 2000. Analysing the Moran effect and dispersal: their significance and interaction in synchronous population dynamics. *Oikos*, **89**(1): 175–187. doi:10.1034/j.1600-0706.2000.890119.x.
- Roussel, J.M., and Bardonnnet, A. 2002. Habitat de la truite commune (*Salmo trutta* L.) pendant la période juvénile en ruisseau : préférences, mouvements, variations journalières et saisonnières. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **365/366**: 435–454. doi:10.1051/kmae:2002044.
- Ruiz, P., and Laplanche, C. 2010. A hierarchical model to estimate the abundance and biomass of salmonids by using removal sampling and biometric data from multiple locations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **67**(12): 2032–2044. doi:10.1139/F10-123.
- Sabatón, C., Souchon, Y., Capra, H., Gouraud, V., Lascaux, J.M., and Tissot, L. 2008. Long-term brown trout populations responses to flow manipulation. *River. Res. Appl.* **24**(5): 476–505. doi:10.1002/rra.1130.
- Santin-Janin, H., Hugué, B., Aubry, P., Fouchet, D., Gimenez, O., and Pontier, D. 2014. Accounting for sampling error when inferring population synchrony from time-series data: a Bayesian state-space modelling approach with applications. *PLoS ONE*, **9**(1): e87084. doi:10.1371/journal.pone.0087084.
- Smouse, P.E., Long, J.C., and Sokal, R.R. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst. Zool.* **35**(4): 627–632. doi:10.2307/2413122.
- Tedesco, P.A., Hugué, B., Paugy, D., and Fermon, Y. 2004. Spatial synchrony in population dynamics of West African fishes: a demonstration of an intraspecific and interspecific Moran effect. *J. Anim. Ecol.* **73**(4): 693–705. doi:10.1111/j.0021-8790.2004.00843.x.
- Unfer, G., Hauer, C., and Lautsch, E. 2011. The influence of hydrology on the recruitment of brown trout in an Alpine river, the Ybbs River, Austria. *Ecol. Freshw. Fish.* **20**(3): 438–448. doi:10.1111/j.1600-0633.2010.00456.x.
- Vatland, S., and Caudron, A. 2015. Movement and early survival of age-0 brown trout. *Freshw. Biol.* **60**(7): 1252–1262. doi:10.1111/fwb.12551.
- Vøllestad, L.A., Serbezov, B., Bass, A., Bernatchez, L., Olsen, E.M., and Taugbøl, A. 2012. Small-scale dispersal and population structure in stream-living brown trout (*Salmo trutta*) inferred by mark-recapture, pedigree reconstruction, and population genetics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **69**(9): 1513–1524. doi:10.1139/f2012-073.

Young, R.G., Hayes, J.W., Wilkinson, J., and Hay, J. 2010. Movement and mortality of adult brown trout in the Motupiko River, New Zealand: effects of water temperature, flow, and flooding. *Trans. Am. Fish. Soc.* **139**(1): 137–146. doi:10.1577/T08-148.1.

Zorn, T.G., and Nuhfer, A.J. 2007. Regional synchrony of brown trout and brook trout population dynamics among Michigan rivers. *Trans. Am. Fish. Soc.* **136**(3): 706–717. doi:10.1577/T06-275.1.

Appendix A. Daily data series

Discharge

Daily discharge ($\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$) was continuously gauged in 23 reaches (SP2T pressure probes). For seven reaches close to a gauging station (<40 km via the stream network), daily discharge was spatially extrapolated after correcting for drainage area. In the remaining six reaches, which were all below dams, daily discharge was calculated from the upstream discharge and the operating schedule of the dam. Less than 5% of the selected surveys had missing daily discharge values within the preceding year (with <33% of missing values for key periods used in analysis).

Hydraulic conditions: flow velocity and substrate mobility

Reach daily current velocities ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) were estimated as the ratio between daily discharge and the corresponding cross-section area (mean depth \times mean width). This required estimating depth–discharge and width–discharge relationships for the reach (i.e., reach-specific hydraulic geometry relationships; Stewardson 2005). For this purpose and for 24 reaches, hydraulic geometry relationships were fitted to conventional power laws (Leopold and Maddock 1953) using estimates of depth and width made at two distinct discharges (median ratio between the two discharges: 5.1). For each measured discharge, the wetted widths of regularly spaced cross-sections ($n > 15$) and the water depth at regularly spaced points along cross-sections ($n > 100$ across the reach) were measured. For five reaches, the same method was used, except that cross-sections were not regularly spaced but weighted by the length of streams they represented. In the seven remaining reaches, the mean velocity was obtained from a numerical hydraulic model calibrated in the reach for habitat modeling purposes (Ginot et al. 1998).

Spawning substrate mobility was defined as the number of days with discharge above the critical discharge theoretically moving particles of diameter 0.02 m (typical size for spawning; Kondolf and Wolman 1993). This critical discharge was estimated using the classical Shields' criterion (Shields 1936).

Water temperature time series

Depending on the availability of water temperature data for a given reach, three procedures were used to estimate missing water temperature values.

Twenty-two reaches with available water temperature measurements

These reaches had at least 1 year of daily water temperature data measured in the reach (on average, 5.4 years of data per reach). To predict missing values in these reaches (29% of time series), daily water temperature on day d ($T_{\text{water},d}$) was modeled from air temperature during the 3 previous days ($T_{\text{air},d-2}$ to $T_{\text{air},d}$), partly accounting for inertia and hysteresis effects. A logistic model (used on a weekly time step in Mohseni et al. 1998) was implemented:

$$(A1) \quad T_{\text{water},d} = \mu + \frac{(A - \mu)}{(1 + \exp(\Gamma \cdot [B - (0.5 \cdot T_{\text{air},d} + 0.3 \cdot T_{\text{air},d-1} + 0.2 \cdot T_{\text{air},d-2}])))}$$

T_{air} was recorded at meteorological stations close to our reaches (median Euclidean distance: 6.8 km, maximum: 31.1 km). Parameters corresponded to minimal (μ) and maximal (A) water temperature and air temperature at inflection point (B) or were linked to the slope at inflection point (Γ). Each reach model was fitted using least-squares criteria ("nls" function of R 3.1.1 software; R Core Team 2014).

Following Mohseni et al. (1998), root mean squared error (RMSE) and Nash–Sutcliffe coefficients (NSC; Nash and Sutcliffe 1970) were computed for each reach to estimate accuracy and goodness of fit. Water temperature models calibrated on these 22 reaches with calibration data had a low RMSE (min.: 0.7 °C; mean: 1.0 °C; max.: 1.5 °C) and explained a large part of variability (min. NSC: 0.82; mean: 0.90; max.: 0.95). Fitting the parameter μ (minimal water temperature) or setting it at 0 hardly changed the results (maximal variation: +2.8% in RMSE and –0.54% in NSC); it was therefore set at 0 in all reaches. Using lagged air temperature over 3 days instead of daily air temperature reduced the RMSE of the model by 14.6% on average.

Five reaches close to another reach with water temperature data

Five additional reaches were close to another reach (<5 km; mean: 2.6 km, with no tributary between reaches) with similar physical properties (<15% difference in flow or width; <10% difference in median grain size); the two were then considered to have similar water temperatures.

Nine reaches without water temperature data

For the nine remaining reaches, water temperature was predicted from air temperature using a global logistic model, fitted simultaneously on the 22 reaches with water temperature data. The global logistic model used had the same formulation as in eq. A1 but parameters μ , A , B , and Γ depended linearly on parameters that could explain differences between water and air temperatures (longitude, latitude, distance from the source, and difference in altitude between the reach and the air temperature recorder).

The RMSE of this global model was calculated when fitted on all available data. The global water temperature model had an RMSE of 1.3 and an NSC of 0.87. Cross-validation was then used (leaving one reach out in turn) to estimate the mean residual absolute error on water temperature using the global model. Cross-validations indicated a mean absolute error of less than 1 °C in 59% of cross-validations (maximum: 2.3 °C for one reach).

References

- Ginot, V., Souchon, Y., Capra, H., Breil, P., and Valentin, S. 1998. Logiciel EVHA 2.0. Evaluation de l'habitat physique des poissons en rivière. Cemagref/BEA/LHQ et Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement. 130.
- Kondolf, G.M., and Wolman, M.G. 1993. The sizes of salmonid spawning gravels. *Water Resour. Res.* **29**(7): 2275–2285. doi:10.1029/93WR00402.
- Leopold, L.B., and Maddock, T., Jr. 1953. The hydraulic geometry of stream channels and some physiographic implications. USGS, Series 252.
- Mohseni, O., Stefan, H.G., and Erickson, T.R. 1998. A nonlinear regression model for weekly stream temperatures. *Water Resour. Res.* **34**(10): 2685–2692. doi: 10.1029/98WR01877.
- Nash, J.E., and Sutcliffe, J.V. 1970. River flow forecasting through conceptual models part I — a discussion of principles. *J. Hydrol.* **10**(3): 282–290. doi:10.1016/0022-1694(70)90255-6.
- R Core Team. 2014. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Shields, A. 1936. Anwendung der Aehnlichkeitsmechanik und der Turbulenzforschung auf die Geschiebebewegung. Technical University Berlin.
- Stewardson, M. 2005. Hydraulic geometry of stream reaches. *J. Hydrol.* **306**(1–4): 97–111. doi:10.1016/j.jhydrol.2004.09.004.

Article 2

Tissot L., **Bret V.**, Capra H., Baran P., Gouraud V. Main potential drivers of trout population dynamics in bypassed stream sections. Accepté pour publication dans *Ecology of Freshwater Fish* (en cours de révision)

Main potential drivers of trout population dynamics in bypassed stream sections

Laurence Tissot¹, Victor Bret¹, Hervé Capra², Philippe Baran³, Véronique Gouraud¹

(1) EDF Research and Development, LNHE Department, HYNES (Irstea-EDF R&D), 6 Quai Watier, 78401 CHATOU Cedex, France. E-mail: laurence.tissot@edf.fr, phone number: +3313087934

(2) IRSTEA, UR MALY, Laboratory Dynam, HYNES (Irstea-EDF R&D), 5 rue de la Doua, BP 32108, 69616 VILLEURBANNE, France Cedex.

(3) Onema, Pôle Ecohydraulique, Avenue du Professeur Camille Soula, 31400 TOULOUSE, France.

ABSTRACT

The key role of hydrological variability in structuring brown trout populations is well-established. However, the influence of additional drivers is more difficult to identify. The implementation of long-term monitoring and the development of reliable tools can help to reveal fine local drivers structuring fish populations in contrasted flow regimes. The present study used data series for nine reaches monitored for nine to nineteen years in four French salmonid streams. Study reaches were within five bypassed sections influenced by instream flow. A deterministic trout population dynamics model was applied on each reach, with calibration and validation procedures. Results revealed that biological drivers structured all reaches similarly. In addition, seven other drivers were identified. Among these additional drivers, hydrology mainly explained temporal fluctuations in trout density, regardless of reach. Three drivers independent of hydrology were also revealed: poor water quality, limited spawning area, and the effect of power plant operations (overtopping, flushing or plant shutdown). All drivers influenced the whole bypassed section and were never limited to the scale of the reach (sampling area). Further analyses of each driver are now needed, to regionalize and quantify their respective impact precisely. Thus, assessment of trout population status would be simplified, enabling implementation of efficient management rules.

KEY-WORDS: Trout, population dynamics, structuring drivers, bypassed section

INTRODUCTION

Freshwater ecosystems provide vital natural resources (e.g., clean water and food) and services (e.g., energy, irrigation, waste assimilation, recreation) that contribute to human well-being (Vörösmarty et al. 2010). However, such human use of freshwater ecosystems has resulted in declining biodiversity worldwide (Dudgeon et al. 2006). Balmfort et al. (2002) estimated that freshwater vertebrates declined at an annual rate of 2.4% over the period 1970–1999. In the last few decades, 20% of described freshwater fish species worldwide have been listed as threatened, endangered or extinct (Magurran et al. 2010). Among fish species, brown trout (*Salmo trutta* L.) is subject to specific human impact because of its economic and cultural importance. In France, in addition to these pressures, a large majority of hydroelectric schemes (80%) are located on salmonid streams, where brown trout is the dominant fish species. Moreover, studies of reference streams revealed a significant decrease in brown trout distribution area and abundance in recent years (Poulet et al. 2011). Multiple causes were mentioned: habitat degradation, proliferative kidney disease, angling catch, and water temperature. Predicted trends for salmonid distribution area under global warming suggest that trout range will decrease in the future (Comte et al. 2013).

In this context, scientists need to develop knowledge and tools to facilitate operational decisions for ecological and sustainable water management. Above all, precise knowledge of the driving factors influencing fish population dynamics is required. It is clear that multiple drivers operating on different space and time scales structure fish population dynamics (Durance et al. 2006; Jackson et al. 2001; Vincenzi et al. 2012). Trout biology and ecology have been studied for many years and are now relatively well-documented compared to other fish species (Baglinière & Maisse 1991; Elliott 1994; Jonsson & Jonsson 2011; Jonsson et al. 2001; Klemetsen et al. 2003). However, few studies have qualified the effects of the various drivers involved in trout population dynamics. It is well-established that hydrological events during fry, intra-gravel and post-emergence periods are major drivers of trout recruitment (Cattanéo et al. 2002; Gouraud et al. 2008; Jensen & Johnsen 1999; Lobón-Cerviá 2004). In addition, recruitment has often been shown to be the main driver of population size (Lobón-Cerviá 2009; Milner et al. 2003). Thus, by limiting recruitment, discharge is often one of the main drivers of trout population dynamics in mountain streams. Beyond hydrology, however, multiple drivers, abiotic or biotic, can structure trout populations (Milner et al. 2003). The most commonly cited abiotic factors are temperature (Armstrong et al. 2010; Armstrong et al. 2013; Warren et al. 2012) and water chemistry (Eklöv et al. 1999), while competition for resources seems to be the major biotic determinant of trout population. Competition is linked to several biotic (such as food availability, Grant et al. 1998) or abiotic drivers (such as carrying capacity, Lobón-Cerviá 2008) and can induce density-dependent effects on growth or survival (Elliott 1994). The various drivers structuring trout populations operate on different space and time scales. Small-scale studies have highlighted the effects of precise biotic drivers (Einum et al. 2011; Jenkins et al. 1999; Lobón-Cerviá 2008), and abiotic factors such as flow regime (Lobón-Cerviá 2004; Vøllestad & Olsen 2008) and temperature (Borgstrøm & Museth 2005). However, most studies focused on the details of a single site, making large-scale extrapolation hazardous (Jackson et al. 2001). The present study therefore adopted a local scale analysis of trout population dynamics in different reaches, and summarized the spatial and temporal incidence of drivers identified at local level so as to assess the generalizability of the local results.

The study focused on nine reaches, located in five bypassed sections (BPS) of hydroelectric dams in four geographically remote trout-bearing mountain streams. All the BPS were under minimum flow, and had been previously studied to assess minimum flow value effects on trout population dynamics compared with reference sites (Gouraud et al. 2001; Gouraud et al. 2008). Local trout population dynamics models, calibrated on five of the nine reaches (in the Beyrède, Pont-Haut and Rory BPS), were previously published (Gouraud et al. 2001; Gouraud et al. 2008). Long-term monitoring (between nine and nineteen years) then allowed accurate analysis of the temporal dynamics of the nine trout populations (Waters 1999). The study objective was to provide an update on these trout population dynamics analyses so as to identify the spatial and temporal incidence of each population driver. A deterministic population dynamics model was calibrated for each reach, with local trout population features. We chose to use a population dynamics model rather than a statistical approach as the final objective of these development was to provide a tool to managers to simulate the changes in local populations according to different scenarii (e.g. climate change, minimal flow).

MATERIAL AND METHOD

Trout population dynamics model

General model

The study used the MODYPOP deterministic trout population dynamics model described by Gouraud et al. (2001). This model, based on the Leslie matrix, simulates changes in a trout population structure (i.e., density and biomass of different development stages: 0+, 1+ and >1+) over time by 1-month time steps. Two mechanisms of population regulation as a function of habitat are integrated: (1) density-dependent mortality, which tends to push the population toward a size compatible with local carrying capacity of each development stage, and (2) regulation due to habitat conditions, which adjusts adult biomass to local carrying capacity. A summary of the model is given in Supplementary Material. Details are given in previous publication (Sabaton et al. 1998, Gouraud et al. 2001; Gouraud et al. 2008).

Trout population dynamics drivers

Several inputs were required for MODYPOP calibration: (1) biological parameters (survival, fecundity, growth rates, female fertility, sex ratio, number of development stages and initial density and biomass for each stage) and (2) environmental drivers (carrying capacity for each development stage; $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ of habitat unit), food availability (invertebrates density/trout density), and time series of daily discharge ($\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$) and daily temperature ($^{\circ}\text{C}$). Environmental drivers contribute to model growth rate and density-dependent effects. These required MODYPOP inputs were calibrated for each reach, either by monitoring or by knowledge taken from the literature (detailed in Gouraud et al. 2001).

Four non-required drivers (abiotic drivers which may occasionally influence trout population and which were tested in the study) were also calibrated for each reach as reach-specific drivers. The four reach-specific drivers were: flooding (Cattanéo 2005), limited available spawning area, power plant operations (overtopping, flushing or plant shutdown; Gouraud et al. 2008), and water quality. These drivers were calibrated using the same approach.

Model calibration for reach-specific drivers

MODYPOP was calibrated for each reach and each development stage, adding reach-specific drivers one by one, using the same iterative qualitative approach:

- (1) Identification of one reach-specific driver: model simulations were compared with observations to identify whether a reach-specific driver could explain the residual error for a development stage. We focused at first on the development stage associated with the highest residual error. We then qualitatively chose the reach-specific driver that should best explained deviations in terms of magnitude, direction and frequency.
- (2) Calibration: the effect of identified reach-specific drivers was calibrated by tuning mortality rates (testing several rates, by 5% steps, consistent with the accuracy of our data and deterministic approach), while other parameters of the population dynamics model remained constant. For hydrological drivers, minimum duration and flood threshold were also tuned: the population was influenced when daily flow exceeded threshold for a sufficient number of days. Values associated with the minimum deviation between observation and simulation for the reach (all development stages and all years; evaluated by root mean squared errors) were retained for analysis.
- (3) Returning to step 1, another driver was identified, with the same approach. The process stopped when remaining drivers no longer explained any residual deviation.

Evaluation of model predictions

We tested the accuracy of MODYPOP predictions for each development stage. The Monte-Carlo randomization test was used with 10,000 permutations of observed density (Crowley 1992). The aim was to test whether random assignment of data would be as closely associated with the model's predictions as the original data. The ability of the model to capture temporal variations was validated for a given reach if less than 5% of random permutations were associated with (1) a lower sum of squared deviations and (2) a better prediction of the direction of density fluctuations from one year to another.

Data set

Bypassed sections and reaches

The study focused on five BPS where brown trout (*Salmo trutta* L.) was the dominant fish species. They were located in four mountain watersheds, geographically remote from one another except for Fontan and Breil which were at about 10 kilometers' distance (respectively, upstream and downstream BPS) in the same Mediterranean stream (Fig. 1). The physical (Table 1) and hydrological (Table 2) characteristics of the BPS differed greatly, with annual mean flow ranging between 2.7 and 20 m³.s⁻¹, altitude between 280 and 740 m and slope between 0.7% and 3.7%. All constituted little reservoirs upstream of a dam without retention capacity, with high natural flow rates occurring by overtopping.

One to three reaches were selected within each BPS as being representative of the mesohabitat assemblage of the whole section (Table 2). When more than one reach was chosen in a given BPS, these reaches showed significantly different mesohabitat assemblage. We chose to study the population dynamics at the reach scale so as to be able to detect whether driver effects depended on the mesohabitat assemblage.

Conducting local modeling in nine reaches, some of which being located within the same BPS, provided an opportunity to investigate the generalizability of the local approaches: local results were summarized by characterizing the spatial and temporal incidence of the identified drivers.

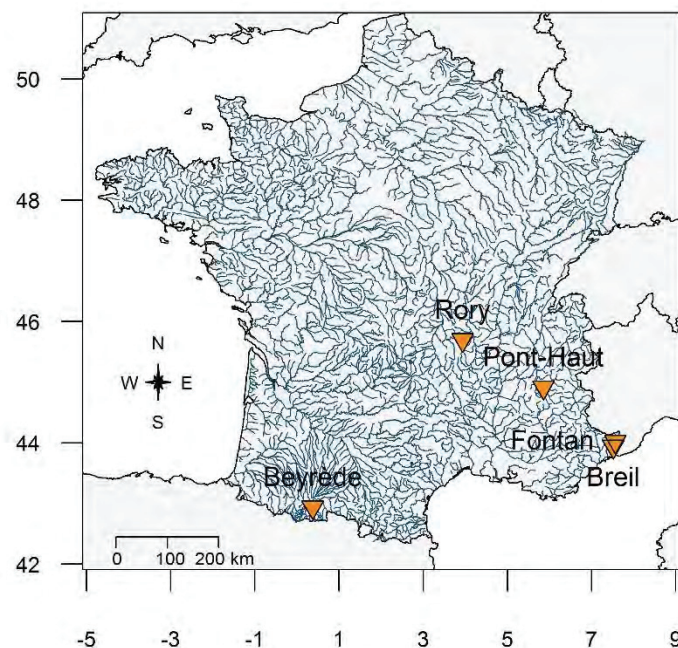


Fig. 1. Location of the five bypassed sections.

Table 1. Physical characteristics of the nine reaches, distributed in five BPS. N = number of samplings. Altitudes are predicted by a numerical model.

River	Bypassed section	Reach	N	Dist. water intake (m)	Length (m)	Mean width (m)	Dominant mesohabitat	Altitude (m)	Slope (%)
Neste d'Aure	Beyrède	BEY1	14	500	158	12.6	Riffle (51%) Run (43%) Riffle (57%)	715	0.7
		BEY2	19	2500	149	14.8		688	0.7
		BEY3	15	3800	195	11.1		688	2.4
Roya	Fontan	FON2	13	1250	106	12.1	Rapid (54%) Run (62%)	493	3.1
		FON3	9	1700	61	10.3		483	3.2
Roya	Breil	BREIL1	9	500	124	11.2	Run (65%) Pool (65%)	287	1.5
		BREIL2	9	2800	78	11.8		251	1.4
Roizonne	Pont Haut	ROIP2	16	700	101	7.0	Rapid (70%)	740	4.0
Lignon du Forez	Rory	LIG2	15	1200	148	8.8	Riffle (45%)	460	2.2

Table 2. Hydrological characteristics of monitored reaches and BPS. The annual mean flows (AMF) are those of the natural part of the river upstream of the dam in the bypassed section. The instream flow was increased during the study period for all BPS. The instream flow mentioned is the current one. AMF and instream flow are considered for the whole BPS. Low flow magnitude (Q_{90}) and high flow magnitude (Q_{10}) were respectively defined as daily discharge exceeded 90% and 10% of the time during the study period. All discharge values are given in $m^3 \cdot s^{-1}$.

River	Bypassed section	Reach	AMF	Instream flow	Q_{90}	Q_{50}	Q_{10}
Neste d'Aure	Beyrède	BEY1	20.0	1.50	1.1	1.7	10.7
		BEY2			1.3	1.9	11.2
		BEY3			1.6	2.1	11.8
Roya	Fontan	FON2	6.2	0.62	0.3	0.9	3.0
		FON3			0.3	0.9	3.1
Roya	Breil	BREIL1	11.4	1.20	0.6	2.2	10.1
		BREIL2			0.6	2.2	10.3
Roizonne	Pont Haut	ROIP2	2.7	0.28	0.1	0.3	2.9
Lignon du Forez	Rory	LIG2	2.9	0.35	0.1	0.3	2.5

Monitoring and estimation of model drivers

The study period was from 1990 to 2013 (each time series lasted for nine to nineteen years). During this period, each reach was monitored in terms of trout population, habitat, water quality and inter-annual variables (discharge, temperature and streambed substrate favorable to spawning).

Each reach was sampled annually by wading, using two-pass removal electrofishing sampling, following the recommendations of the European Committee for Standardization (CEN 2003). Sampling was performed without blocking nets, in summer or early autumn. All fish caught

were identified, measured (total length) and weighed. Histogram analysis determined size according to development stage (0+, 1+, >1+). Trout abundance for each development stage and for each sample were estimated with the Carle and Strub (1978) method. Densities (estimated abundance per sampled reach length) and biomasses (total weight per sampled reach length) were obtained for each development stage and each sample. Mean density and standard deviation were calculated for each development stage and each reach, based on all samples taken during the study period.

Habitat simulations were obtained for each reach in accordance with the PHABSIM protocol adapted to French streams (Ginot et al. 1998; Sabaton et al. 1995). Weighted usable area (WUA, in m²) was used to represent habitat availability for the three development stages (Souchon et al. 1989). The ratio between the maximum adult biomass sampled during the study period and the WUA for adults at instream flow value (minimum available habitat) was used to represent the local carrying capacity of the reach (g.m⁻²). In addition, spawning habitat availability was calculated almost every year for reaches located in the Fontan, Breil and Rory BPS; this corresponds to the ratio between the area of streambed displaying grain sizes between 0.2 and 5 cm in diameter, considered to be favorable to trout spawning (Baglinière & Maise 1991; Kondolf & Wolman 1993), and the entire wetted area of the reach.

Daily discharge and temperature time series were determined from recorders deployed within each monitored BPS. When discharge was temporarily unavailable, it was extrapolated using natural daily discharge time series and/or operative data provided by power plants. Missing water temperature values were estimated using extrapolation models from air temperature (Bret et al. 2015).

Habitat simulations associated to daily discharge time series determined daily WUA time series for the three development stages for each reach. This dynamic approach is considered the most appropriate for studying habitat limitation in population dynamics (Capra et al. 1995). It was used in MODYPOP to evaluate local carrying capacity by monthly steps for each development stage.

The date and magnitude of each power plant operation event (overtopping, flushing or plant shutdown) that occurred during the study period were determined. Water quality was measured on each reach at the beginning of the study, and then regularly recorded only in reaches at risk of poor water quality according to the first analysis.

RESULTS

Population structure and carrying capacity

Strong temporal fluctuations in trout density were observed in all study reaches (Table 3). Mean densities and standard deviations were higher for 0+ than for 1+ or >1+. Mean coefficients of variation for each development-stage densities were 0.98 for 0+, 0.78 for 1+ and 0.58 for >1+.

The population structures were quite similar to each other, except for the Breil reaches. Comparison of the two trout populations in the Roya River (separated by ~10 km) revealed differences in biological characteristics. Growth was higher downstream in Breil (26-32 cm in the third year) than upstream in Fontan (21-24 cm at the third year); trout survived longer downstream (5 years) than upstream (4 years); and age at first maturity in females was greater downstream (3 years old) than upstream (2 years old).

The carrying capacity of each development stage fluctuated between reaches within a given BPS. Limitation due to carrying capacity was never observed in any reaches at any time during the study period.

Additional reach-specific drivers

The seven additional drivers identified are presented in Table 4. For the three BPS represented by two or three reaches, the same drivers were involved for all reaches, and tuned parameters (mortality rates, and flood thresholds and durations) showed the same values. Thus, we will refer hereafter to the BPS rather than the reaches.

Four drivers concerned hydrology. Two types of hydrological event induced mortality: (1) floods during spawning (for the Beyrède BPS) or in spring (for all BPS) induced mortality in 0+ trout, and (2) exceptional floods induced mortality in all development stages (for two BPS: Beyrède and Fontan). Flood thresholds and minimum durations inducing 0+ mortality are presented in Table 5. Mortality rates could differ greatly depending on the intensity of the event (between 20% and 90%).

In contrast, two other hydrological events induced positive effects on mortality: (3) overtopping was associated with better 1+ survival (when flooding exceeded $10 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ during spring) and >1+ survival (whatever the flood value or time of year) in the Lignon du Forez BPS, and (4) no floods during spring was associated with better 1+ survival in the Roizonne BPS.

In addition to hydrology, three other abiotic drivers were identified. Limited available spawning area induced mortality during intra-gravel life in the Lignon du Forez BPS. This occurred almost every year, except in 2000 and 2001 when high floods increased spawning ground. In the Breil BPS, three short-term poor water-quality events were observed during warm summers, due to under-sizing of the upstream wastewater treatment plant, and induced mortality in 0+ trout. Finally, power plant operations induced 0+ and 1+ mortality in the Beyrède BPS (three times during the twenty years of monitoring). The intensities of these drivers differed: power plant operation seemed to induce less mortality (50% to 75%) in the Beyrède BPS than poor water-quality in the Breil BPS (75%) or limited spawning area in the Rory BPS (80%).

Final complete models

Model calibration results for each reach underscored the influence of local phenomena on trout population structure. Observed and simulated density fluctuations for all development stages in the BEY2 reach (Beyrède BPS) are presented Fig. 2 to illustrate these results. Results for all reaches are proposed as supplementary materials. A synthesis of the temporal and spatial incidence of each identified driver is shown in Fig. 3 **Erreur ! Source du renvoi introuvable.** For the three BPS represented by more than one reach, all identified drivers operated at all reaches of the section. Most of the drivers were observed in any given BPS. Temporal occurrence was somewhat dependent on study period duration, and was more variable than spatial occurrence: between $0.08 \text{ times} \cdot \text{year}^{-1}$ for exceptional flooding and every year for overtopping in the Rory BPS, and for biotic processes (those included in the initial model: survival, fecundity and growth rate, potential carrying capacity and food availability).

Table 3. Global statistics on density (mean and standard deviation) and results of validation tests of reach models.

Reach	Stage	Observations (ind.100m ⁻¹)		Simulations (ind.100m ⁻¹)		Validation tests without abiotic drivers		Validation tests of complete models	
		Mean	SD	Mean	SD	p-value direction	p-value density	p-value direction	p-value density
BEY1	0+	123	74	196	104	0.40	0.62	0.02	0.00
	1+	88	59	67	39	0.61	0.71	0.10	0.00
	>1+	50	24	42	14	0.08	0.50	0.00	0.00
BEY2	0+	211	158	229	126	0.25	0.75	0.00	0.00
	1+	91	65	79	45	0.05	0.30	0.00	0.00
	>1+	44	26	49	16	0.43	0.59	0.03	0.01
BEY3	0+	196	160	303	173	0.00	0.21	0.03	0.00
	1+	97	65	104	62	0.00	0.03	0.00	0.00
	>1+	54	25	65	22	0.59	0.73	0.01	0.04
FON2	0+	113	93	147	136	0.39	0.14	0.01	0.00
	1+	63	51	53	48	0.62	0.17	0.07	0.01
	>1+	29	20	25	20	0.06	0.02	0.00	0.05
FON3	0+	181	168	138	117	0.14	0.05	0.02	0.01
	1+	84	45	49	41	0.14	0.24	0.02	0.05
	>1+	24	11	24	15	0.14	0.10	0.00	0.11
BREIL1	0+	91	118	252	177	0.09	0.57	0.09	0.42
	1+	36	22	81	55	0.51	0.94	0.50	0.85
	>1+	16	10	54	62	0.50	0.65	0.19	0.38
BREIL2	0+	161	133	252	177	0.11	0.17	0.02	0.03
	1+	124	87	81	55	0.20	0.40	0.04	0.01
	>1+	48	25	54	62	0.73	0.82	0.27	0.39
ROIP2	0+	124	182	118	92	0.01	0.07	0.06	0.00
	1+	79	68	61	60	0.29	0.00	0.04	0.00
	>1+	55	28	36	22	0.04	0.01	0.12	0.00
LIG2	0+	50	26	44	39	0.50	0.41	0.00	0.00
	1+	37	17	37	36	0.16	0.16	0.06	0.00
	>1+	44	12	51	25	0.49	0.72	0.52	0.30
Nb of validated reach models						4	4	17	19
% of validated reach models						15	15	63	70

Bold italic: non-significant test

Table 4. Seven additional drivers identified in the study reaches. Negative values of mortality rates correspond to better survivals. Temporal occurrence (Nb obs/Nb years) of each driver was calculated on the study period on the reach or BPS where it was involved.

Driver	Mortality rate	Stage	BPS	Nb obs/ Nb years
Flood during spring/spawning	0.20-0.75	0+	All	43/90=0.48
Exceptional flood	0.75-0.90	All	Beyrède, Fontan	3/39=0.08
Overtopping	-0.60 -0.20	1+ >1+	Rory Rory	14/18=0.78 18/18=1.00
No flood during spring	-0.30	1+	Pont Haut	13/23=0.57
Limited spawning area	0.80	0+	Rory	16/18=0.89
Poor water quality	0.75	0+	Breil	3/10=0.30
Power plant operation	0.50-0.75	0+, 1+	Beyrède	2/20=0.10

Table 5. Flood-threshold and number of days for which flow had to exceed threshold to induce mortality in 0+ trout for each BPS.

Bypassed section	Period	Q threshold (m ³ .s ⁻¹)	Q Threshold /Q10	Nb days	Mortality rate
Beyrède	March-June	35	3.3	9	75%
	March-June	35	3.3	4 to 8	20%
	Nov-Dec	60	5.7	1	75%
	Whenever	94	8.9	1	75%
Fontan	March-June	8	1.6	1	75%
	Whenever	71	13.6	2	90%
Breil	March-June	60	4.9	1	75%
Pont-Haut	March-June	9	3.5	1	75%
Rory	March-June	5.5	2.5	1	75%

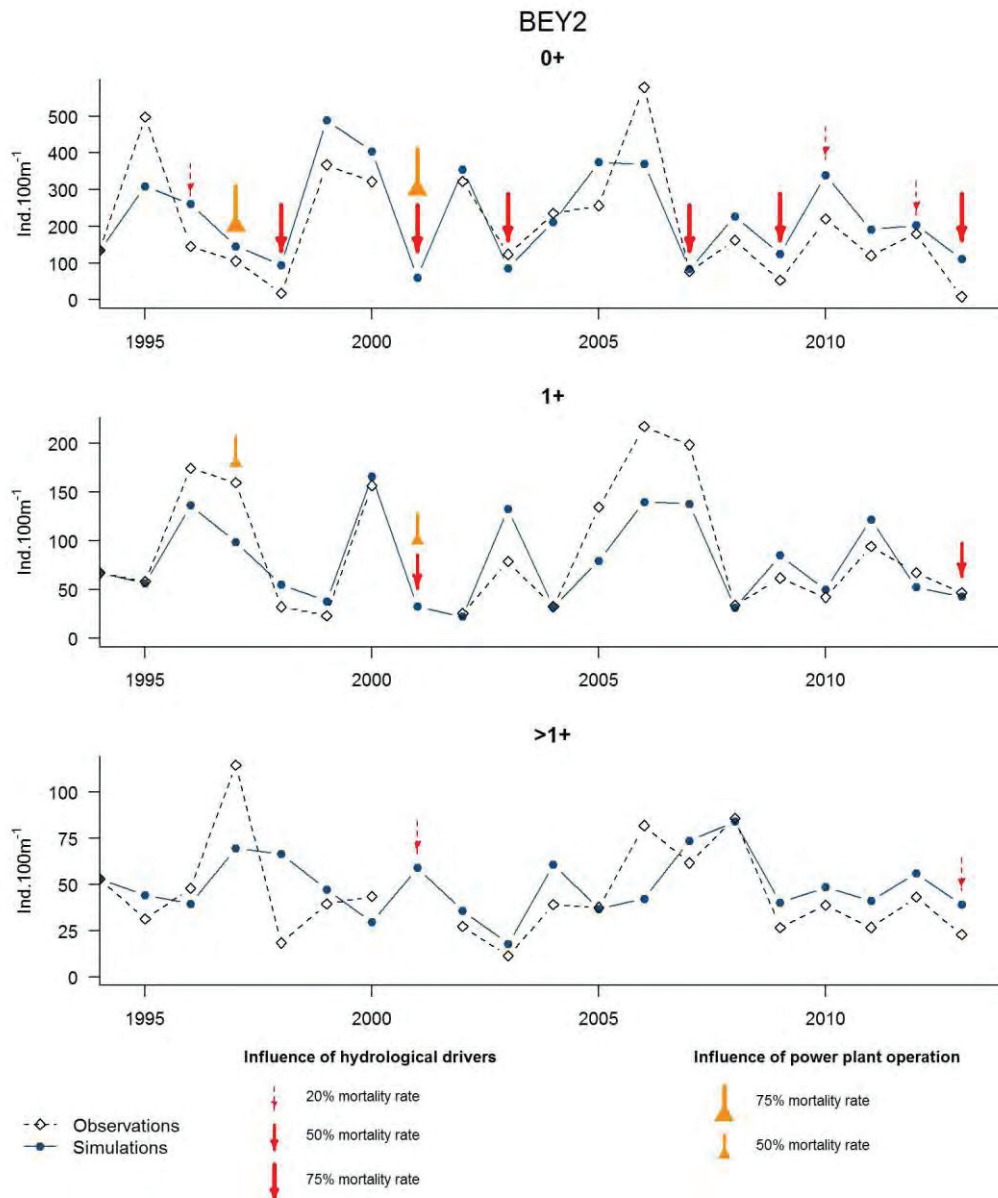


Fig. 230. Observed (white squares) and simulated (blue circles) density fluctuations for (a) 0+, (b) 1+ and (c) >1+ trout in the BEY2 reach. Results for all reaches are proposed as supplementary materials.

Evaluation of the model predictions

Results of the test are presented in Table 3. First, tests were performed on reach models with only biotic drivers (without the seven additional abiotic ones). Results revealed that only 15% of reach models were validated for the direction of the density fluctuations between years and for the density value.

Second, tests were performed on final models, integrating all drivers (biotic and additional abiotic ones). Additional drivers greatly improved the number of validated reach models: 63% for density fluctuation direction and 70% for density value. All models for the BREIL1 reach showed poor results. Models for 0+ were validated for all other reaches, except for direction in the ROIP2 reach (p-value=0.06). Predictions for this development stage were then successful in seven of the nine reaches. Predictions for other development stages were less satisfactory (5/9 for 1+ and 6/9 for >1+). The first development stage was better simulated than the older ones.

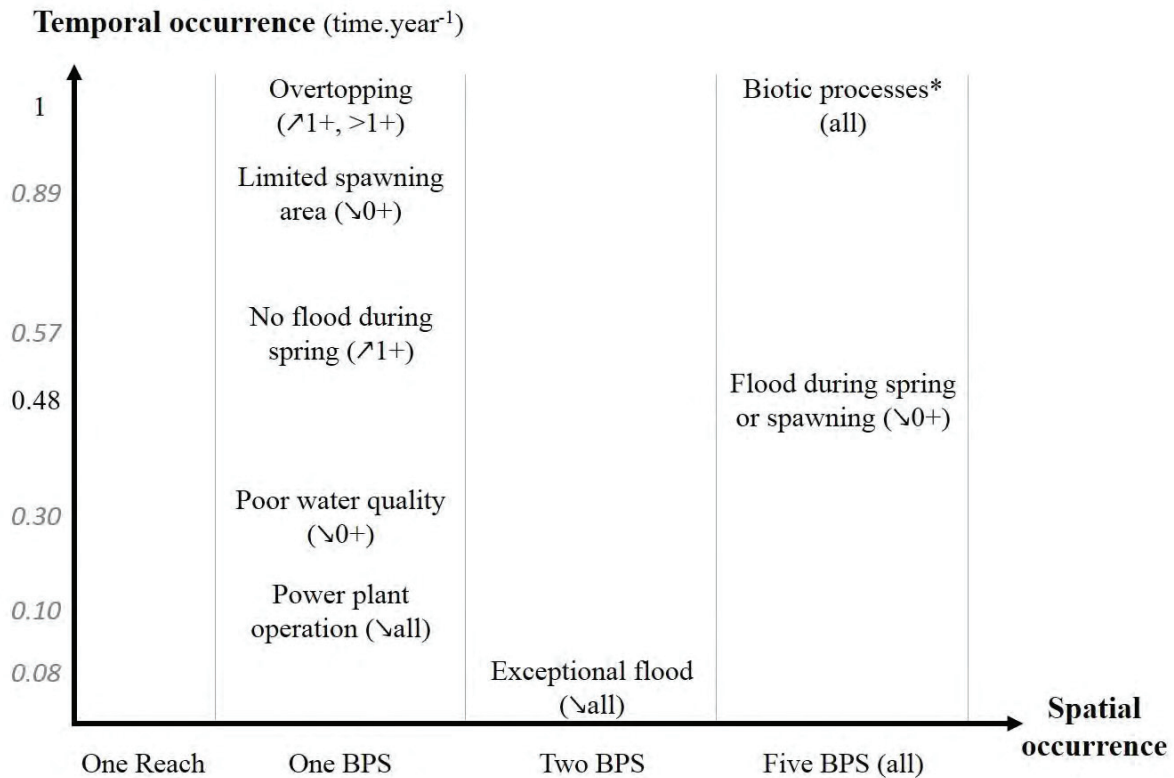


Fig. 331. Characterization of temporal and spatial occurrences of each driver structuring trout population dynamics. Temporal occurrence was the time frequency of the driver during the study period on the reach or bypassed section (BPS) where it was involved, or the mean time frequency when several BPS were involved. The direction of the fluctuation and the affected development stage are indicated in brackets. *Biotic processes were those included in the initial model: survival, fecundity and growth rates, carrying capacity and food availability.

DISCUSSION

The present study revealed that biotic drivers structured all reaches. In addition, seven other drivers were identified, four of which concerned hydrology. All drivers operated at BPS rather than reach scale.

Biotic processes

The biotic processes originally included in the model (survival, fecundity and growth rates, carrying capacity) structured all reaches. They were necessary but not sufficient to validate reach models in most cases. Gouraud (1999) also demonstrated their importance in population dynamics modeling. Carrying capacity (Ayllón et al. 2012) and density-dependent mortality (Nicola et al. 2008; Ojanguren et al. 2001) are two drivers widely documented as structuring trout populations. In the present study, these processes contributed to achieving validated models, thus confirming that they need to be integrated in population dynamics models. However, no limitation was seen reacted to carrying capacity for adults, in terms of habitat availability as measured by WUA, during the study period. Other habitat components, such as shelter availability, may, however, influence trout dynamics (Dieterman & Hoxmeier 2011).

Additional drivers

Firstly, all drivers appeared to act at BPS scale as no driver depended of reach mesohabitat assemblage. This result is consistent with the spatial scale of influence of the identified drivers (Jackson et al. 2001).

Among additional drivers, hydrology mainly explained temporal fluctuations in trout density, regardless of reach. They allowed to integrate other hydrology-related processes than habitat change (seen through WUA time series), such as downstream drift. It operated throughout the trout life-cycle, depending on flood intensity. An effect of flooding during spring (for all BPS) or spawning (for Beyrède BPS only) on recruitment was observed regularly during the study period ($0.48 \text{ times} \cdot \text{year}^{-1}$ on average). Hydrological events during spawning show positive or no effect (Hayes 1995; Lobón-Cerviá 1996; Unfer et al. 2011) more often than negative impact (Nelson 1986) on trout density. These differences may be explained by the timing between the hydrological event and trout spawning in the study river: a reasonable flood event just before spawning may improve the potential spawning ground (Poff et al. 1997; Unfer et al. 2011), while high flooding after eggs have been laid could induce redd scouring and egg mortality (Montgomery 1996). In contrast, the negative effect of high flow during intra-gravel and post-emergence life on recruitment has been widely reported in mountain streams (Cattanéo et al. 2002; Jensen & Johnsen 1999; Lobón-Cerviá 2004). However, comparison of four different geographical contexts revealed that the threshold value as of which mortality occurred in the first development stage differed between BPS. The Breil population in the Roya River seemed to have the highest threshold compared to its low flow magnitude (threshold= $4.9 \cdot Q_{10}$). This river is subject to a strong hydrological regime, with regular occurrence of intense floods. Such differences might be linked to (1) reach's morphology, inducing harsher hydraulics conditions (e.g. flow velocity) at similar flow threshold, (2) differences in shelter availability, (3) adaptation of trout to flow regime (Ayllón et al. 2014) or (4) growth variations. The Breil trout population, which had faster growth, may indeed be less sensitive to floods than other studied populations (Klemetsen et al. 2003). Furthermore, the present large dataset (in terms of study period and number of monitored reaches) allowed observation of mortality induced by exceptional floods on two BPS (Fontan and Beyrède) whenever the event occurred. This driver was also observed in some other studies (Jowett & Richardson 1989; Young et al. 2010).

Usually, hydrology induced negative effects on mortality, but in the present study it was also associated with a positive impact in the Rory and Pont-Haut BPS, playing a determining role in maintaining population viability. For the Rory BPS, better 1+ and >1+ survival was likely induced by downstream migration when overtopping occurred (Gouraud et al. 2008). Adult densities were not correctly simulated for this BPS (non-significant validation tests: 57% of simulated densities higher than observed values). This driver may be less structuring for adults than for 1+ trout, and dedicated monitoring will be required to study adult migration on this reach. For the Pont-Haut BPS, better 1+ survival was regularly observed (every 0.57 years), due to absence of flooding during spring. Some authors reported different effects of hydrology on 0+ trout depending on the timing of the event (Hayes et al. 2010; Unfer et al. 2011). However, the influence of this driver on 1+ is not clearly known. Drivers structuring older development stages than 0+ are more difficult to detect (Cattanéo et al. 2002).

Furthermore, three other local drivers, independent of hydrology, were revealed: (1) poor water quality in the two BPS during warm summers, (2) limited spawning area in one BPS due to reduced sediment transport, and (3) an impact of power plant operations in one BPS. These drivers all acted at least on recruitment, with different levels of influence and frequencies. Limited spawning area by reduced sediment transport in one BPS appeared to be a major structuring driver, occurring every 0.89 years. In contrast, poor water quality and power plant

operations were rarer, and will require long-term local monitoring. Drivers limiting trout biology (water quality or spawning area availability) were only observed in one specific BPS, but it could reasonably be supposed that the effect might occur in any BPS affected by the same limitation.

Synthesis

We propose to synthesize these results by characterizing the drivers identified in the study:

- (1) general drivers, observed on more than two BPS: biotic processes (survival, fecundity and growth rates, potential carrying capacity, food availability), flooding during spring or spawning and exceptional floods;
- (2) specific drivers: downstream migration allowed by overtopping, limited spawning area, no flooding during spring, poor water quality, and power plant operation.

Complete models accurately simulated density and temporal fluctuations of each development stage in most reaches. The MODYPOP model thus appeared well suited to simulate trout populations in different geographical contexts. However, 0+ simulations showed better significance than older stages. Recruitment density was much more variable than 1+ or >1+ density. This low range of variation explained the lower results of the Monte-Carlo validation tests for older stages. It was difficult to identify specific drivers structuring 1+ or >1+ trout in these conditions. Most drivers affected recruitment. Monitoring will need to be maintained to detect drivers for older stages, as the chances of detecting environmental influences on the population increase with the length of the time series (Vörösmarty et al. 2010). Moreover, the studied trout populations were located in BPS. We also monitored reference reaches and applied this approach to several of them (Gouraud et al. 2004). Results on these reaches were consistent with the drivers presented in this paper, but it was decided not to include them because they were few in comparison with reaches located in BPS. Further studies need to be conducted on streams with unregulated flow, to confirm main the drivers of trout population in various hydrological contexts.

Conclusion

The present study used long-term extensive biological and physical monitoring to build population dynamics models with reach-specific calibration. This required long and heavy investment, preventing wider analysis. Thus, this reach-based approach is probably not suited to drawing general conclusions (Armstrong & Nislow 2012). Our comparative approach revealed drivers operating at different temporal and spatial levels. Additional analyses need to be conducted for each driver on larger data-sets, to regionalize and quantify their effects. Fitting the model through a statistical method would remove the time-consuming calibration procedures and also allow the combined influence of drivers to be investigated. However, this would need more data, or else fewer parameters. Identified drivers are however interesting leads for population management, especially in the current global change context, associated with hydrological change (Kovach et al. 2015).

Research perspectives comprise developing a more global tool that can integrate temporal variability and controlling drivers for each population. Such a tool is essential to implement efficient large-scale management measures (Collares-Pereira & Cowx 2004; Jackson et al. 2001). Thus, although long-term monitoring and local analyses will remain crucial, assessment of trout population status would be simplified.

References

- Armstrong, J.B., Schindler, D.E., Omori, K.L., Ruff, C.P. & Quinn, T.P. 2010. Thermal heterogeneity mediates the effects of pulsed subsidies across a landscape. *Ecology* 91: 1445-1454.
- Armstrong, J.B., Schindler, D.E., Ruff, C.P., Brooks, G.T., Bentley, K.E. & Torgersen, C.E. 2013. Diel horizontal migration in streams: Juvenile fish exploit spatial heterogeneity in thermal and trophic resources. *Ecology* 94: 2066-2075.
- Armstrong, J.D. & Nislow, K.H. 2012. Modelling approaches for relating effects of change in river flow to populations of Atlantic salmon and brown trout. *Fisheries Management and Ecology* 19: 527-536.
- Ayllón, D., Almodóvar, A., Nicola, G.G., Parra, I. & Elvira, B. 2012. Modelling carrying capacity dynamics for the conservation and management of territorial salmonids. *Fisheries Research* 134–136: 95-103.
- Ayllón, D., Nicola, G.G., Parra, I., Elvira, B. & Almodóvar, A. 2014. Spatio-temporal habitat selection shifts in brown trout populations under contrasting natural flow regimes. *Ecology* 7: 569-579.
- Baglinière, J.L. & Maisse, G. 1991. *La truite - Biologie et écologie*: INRA Editions. 303 pp.
- Balmford, A., Bruner, A., Cooper, P., Costanza, R., Farber, S., Green, R.E., Jenkins, M., Jefferiss, P., Jessamy, V., Madden, J., Munro, K., Myers, N., Naeem, S., Paavola, J., Rayment, M., Rosendo, S., Roughgarden, J., Trumper, K. & Turner, R.K. 2002. Economic Reasons for Conserving Wild Nature. *Science* 297: 950-953.
- Borgström, R. & Museth, J. 2005. Accumulated snow and summer temperature – critical factors for recruitment to high mountain populations of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Ecology of Freshwater Fish* 14: 375-384.
- Bret, V., Bergerot, B., Capra, H., Gouraud, V. & Lamouroux, N. 2015. Influence of discharge, hydraulics, water temperature and dispersal on density synchrony in brown trout populations (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 0.
- Capra, H., Breil, P. & Souchon, Y. 1995. A new tool to interpret magnitude and duration of fish habitat variations. *Regulated Rivers: Research & Management* 10: 281-289.
- Carle, R.T. & Strub, M.R. 1978. A new method for estimating population size from removal data. *Biometrics* 34: 621-630.
- Cattanéo, F. 2005. Does hydrology constrain the structure of fish assemblages in French streams? Regional scale analysis. *Archiv für Hydrobiologie* 164: 367-385.
- Cattanéo, F., Lamouroux, N., Breil, P. & Capra, H. 2002. The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 12-22.
- CEN. 2003. Water quality - Sampling of fish with electricity. European Standard.
- Collares-Pereira, M.J. & Cowx, I.G. 2004. The role of catchment scale environmental management in freshwater fish conservation. *Fisheries Management and Ecology* 11: 303-312.
- Comte, L., Buisson, L., Daufresne, M. & Grenouillet, G. 2013. Climate-induced changes in the distribution of freshwater fish: observed and predicted trends. *Freshwater Biology* 58: 625-639.
- Crowley, P.H. 1992. Resampling Methods for Computation-Intensive Data Analysis in Ecology and Evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 405-447.
- Dieterman, D.J. & Hoxmeier, R.J.H. 2011. Demography of Juvenile and Adult Brown Trout in Streams of Southeastern Minnesota. *Transactions of the American Fisheries Society* 140: 1642-1656.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J. & Sullivan, C.A. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182.
- Durance, I., Lepichon, C. & Ormerod, S.J. 2006. Recognizing the importance of scale in the ecology and management of riverine fish. *River Research and Applications* 22: 1143-1152.
- Einum, S., Robertsen, G., Nislow, K., McKelvey, S. & Armstrong, J. 2011. The spatial scale of density-dependent growth and implications for dispersal from nests in juvenile Atlantic salmon. *Oecologia* 165: 959-969.
- Eklöv, A.G., Greenberg, H.M., Brönmark, C., Larsson, P. & Berglund, O. 1999. Influence of water quality, habitat and species richness on brown trout populations. *Journal of fish biology* 54: 33–43.
- Elliott, J.M. 1994. *Quantitative ecology and the brown trout*. Oxford GBR: Oxford University Press. 286 pp.
- Ginot, V., Souchon, Y., Capra, H., Breil, P. & Valentin, S. 1998. Logiciel EVHA 2.0. Evaluation de l'habitat physique des poissons en rivière. Cemagref BEA/LHQ et Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, 130 pp.

- Gouraud, V. 1999. Etude de la dynamique de populations de truites communes (*Salmo trutta* L.) à l'aide d'un modèle déterministe: ENGREF. 302 pp.
- Gouraud, V., Baglinière, J.L., Baran, P., Sabaton, C., Lim, P. & Ombredane, D. 2001. Factors regulating brown trout populations in two french rivers: Application of a dynamic population model. *Regulated Rivers : Research & Management* 17: 557-569.
- Gouraud, V., Capra, H., Sabaton, C., Tissot, L., Lim, P., Vandewalle, F., Fahrner, G. & Souchon, Y. 2008. Long-term simulations of the dynamics of trout populations on river reaches bypassed by hydroelectric installations - Analysis of the impact of different hydrological scenarios. *River Research and Applications* 24: 1185-1205.
- Gouraud, V., Sabaton, C. & Capra, H. 2004. Role of habitat variability in trout population dynamics: Application of a dynamic population model to three French rivers. *Hydroécologie appliquée* 14: 221-244
- Grant, J., Steingrímsson, S.Ó., Keeley, E.R. & Cunjak, R.A. 1998. Implications of territory size for the measurement and prediction of salmonid abundance in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 181-190.
- Hayes, J.W. 1995. Spatial and temporal variation in the relative density and size of juvenile brown trout in the Kakanui River, North Otago, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 29: 93-407.
- Hayes, J.W., Olsen, D.A. & Hay, J. 2010. The influence of natural variation in discharge on juvenile brown trout population dynamics in a nursery tributary of the Motueka River, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 44: 247-269.
- Jackson, D.A., Peres-Neto, P.R. & Olden, J.D. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 157-170.
- Jenkins, T.M., Diehl, S., Kratz, K.W. & Cooper, S.D. 1999. Effects of population density on individual growth of brown trout in streams. *Ecology* 80: 941-956.
- Jensen, A.J. & Johnsen, B.O. 1999. The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Functional Ecology* 13: 778-785.
- Jonsson, B. & Jonsson, N. 2011. *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout*: Springer Netherlands.
- Jonsson, B., Jonsson, N., Brodtkorb, E. & Ingebrigtsen, P.J. 2001. Life-history traits of Brown Trout vary with the size of small streams. *Functional Ecology* 15: 310-317.
- Jowett, I.G. & Richardson, J. 1989. Effects of a severe flood on instream habitat and trout populations in seven New Zealand rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research abstracts* 23: 11-17.
- 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.
- Kondolf, G.M. & Wolman, M.G. 1993. The sizes of salmonid spawning gravels. *Water Resources Research* 29: Pages: 2275-2285.
- Kovach, R., Muhlfeld, C., Al-Chokhachy, R., Dunham, J., Letcher, B. & Kershner, J. 2015. Impacts of climatic variation on trout: a global synthesis and path forward. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*: 1-17.
- Lobón-Cerviá, J. 1996. Response of a Stream Fish Assemblage to a Severe Spate in Northern Spain. *Transactions of the American Fisheries Society* 125: 913-919.
- Lobón-Cerviá, J. 2004. Discharge-dependent covariation patterns in the population dynamics of brown trout (*Salmo trutta*) within a Cantabrian river drainage. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 1929-1939.
- Lobón-Cerviá, J. 2008. Habitat quality enhances spatial variation in self-thinning patterns of stream-resident brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 2006-2015.
- Lobón-Cerviá, J. 2009. Recruitment as a driver of production dynamics in stream-resident brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Biology*: 1-13.
- Magurran, A.E., Baillie, S.R., Buckland, S.T., Dick, J.M., Elston, D.A., Scott, E.M., Smith, R.I., Somerfield, P.J. & Watt, A.D. 2010. Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology and Evolution*: 574-582.

- Milner, N.J., Elliott, J.M., Armstrong, J.D., Gardiner, R., Welton, J.S. & Ladle, M. 2003. The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fisheries Research* 62: 111-125.
- Montgomery, D. 1996. Stream-bed scour, egg burial depths, and the influence of salmonid spawning on bed surface mobility and embryo survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 1061-1070.
- Nelson, F.A. 1986. Effect of Flow Fluctuations on Brown Trout in the Beaverhead River, Montana. *North American Journal of Fisheries Management* 6: 551-559.
- Nicola, G.G., Almodovar, A.N.A., Jonsson, B. & Elvira, B. 2008. Recruitment variability of resident brown trout in peripheral populations from southern Europe. *Freshwater Biology* 53: 2364-2374.
- Ojanguren, A.F., Reyes-Gavilán, F.G. & Braña, F. 2001. Thermal sensitivity of growth, food intake and activity of juvenile brown trout. *Journal of Thermal Biology* 26: 165-170.
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E. & Stromberg, J.C. 1997. The natural flow regime : a paradigm for river conservation and restoration. *BioScience* 47: 769-784
- Poulet, N., Beaulaton, L. & Dembski, S. 2011. Time trends in fish populations in metropolitan France: insights from national monitoring data. *Journal of fish biology*: 1-17.
- Sabaton, C., Valentin, S. & Souchon, Y. 1995. La méthode des microhabitats. *Protocoles d'application*. EDF Direction des Etudes et Recherches and Cemagref BEA/LHQ, 33 pp.
- Souchon, Y., Trocherie, F., Fragnoud, E. & Lacombe, C. 1989. Les modèles numériques des microhabitats des poissons : application et nouveaux développements. *Revue des Sciences de l'Eau* 2: 807-830.
- Unfer, G., Hauer, C. & Lautsch, E. 2011. The influence of hydrology on the recruitment of brown trout in an Alpine river, the Ybbs River, Austria. *Ecology of Freshwater Fish* 20: 438-448.
- Vincenzi, S., Satterthwaite, W.H. & Mangel, M. 2012. Spatial and temporal scale of density-dependent body growth and its implications for recruitment, population dynamics and management of stream-dwelling salmonid populations. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22: 813-825.
- Vøllestad, L.A. & Olsen, M.E. 2008. Non-additive effects of density-dependent and density-independent factors on brown trout vital rates. *Oikos* 117: 1752-1760.
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Glidden, S., Bunn, S.E., Sullivan, C.A., Liermann, C.R. & Davies, P.M. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467: 555-561.
- Warren, D.R., Robinson, J.M., Josephson, D.C., Sheldon, D.R. & Kraft, C.E. 2012. Elevated summer temperatures delay spawning and reduce redd construction for resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Global Change Biology* 18: 1804-1811.
- Waters, T.F. 1999. Long term trout production dynamics in valley creek, Minnesota. *Transactions of the American Fisheries Society* 128: 1151-1162.
- Young, R.G., Hayes, J.W., Wilkinson, J. & Hay, J. 2010. Movement and Mortality of Adult Brown Trout in the Motupiko River, New Zealand: Effects of Water Temperature, Flow, and Flooding. *Transactions of the American Fisheries Society* 139: 137-146.

Article 3

Bret V., Capra H., Gouraud V., Lamouroux N., Piffady J., Tissot L. , Rivot E. Understanding between-reaches variations in brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics using a Hierarchical Bayesian state-space model. Soumis au *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.

Understanding inter-reach variation in brown trout (*Salmo trutta*) mortality rates using a hierarchical Bayesian state-space model

Victor Bret¹, Hervé Capra², Véronique Gouraud^{1,*}, Nicolas Lamouroux², Jérémy Piffady², Laurence Tissot¹, Etienne Rivot³

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

(2) IRSTEA Lyon, UR MALY, HYNES (Irstea – EDF R&D), 5 Rue de la Doua, BP 32108, 69626 Villeurbanne Cedex, France

(3) Agrocampus Ouest, UMR 0985 ESE Ecologie et Santé des Ecosystèmes, 65, Route de Saint-Brieuc, 35042 Rennes, France

* Corresponding author

Abstract

Successful management and protection of wild animal populations rely on good understanding of life-cycles. Depending on the spatial scale considered, population dynamics models capture general patterns or local processes. Therefore, new approaches are needed in population dynamics modeling, taking account of variability in demographic processes in a hierarchy of spatial scales. To understand the local and global determinants of mortality, we built a hierarchical Bayesian model of resident brown trout life cycle. The model was fitted on an extensive data set collected in 40 river reaches, combining abundance and environmental data (hydraulics, water temperature). Results quantified the role of shelter availability in reducing density-dependence in juveniles and adults. Results also highlighted the influence of water temperature on density-dependence. The model could serve to predict monthly juvenile and adult mortality progression under scenarios of global warming and changes in shelter availability due to habitat degradation or restoration.

Keywords

Brown trout, population dynamics, mortality, density-dependence, spatial variation

Introduction

Population Dynamics Models (PDM) can capture the intricate demographic and ecological mechanisms that control the course of a population's life cycle. They contribute to decision-making on various topics such as the management of fisheries (e.g., Rochette et al. 2013), of invasive species (e.g., Dauer et al. 2012) or the prediction of climate change impacts (e.g., Petitgas et al. 2013). PDMs built on large scales, using data from multiple distant sites, are attractive for estimating the impact of large-scale processes such as climate patterns (e.g., Joly et al. 2011). However, local variations in population dynamics (e.g., in mortality or reproductive success; Coulson et al. 1999; Brickhill et al. 2015) can reduce the explanatory and predictive power of large-scale models, which often assume homogeneous processes between populations. Local variations in population dynamics also threaten the transferability of PDMs calibrated locally: i.e., using extensive knowledge from monitoring one or few sites (e.g., Buenau et al. 2014). Therefore, there is a need to develop new approaches in population dynamics modeling, taking account of variability in demographic processes in a hierarchy of spatial scales to capture

both patterns of variation shared by all populations and local variations, and to investigate the influence of environmental factors and anthropic pressure in a hierarchy of scales.

Hierarchical Bayesian Models (HBM) of population dynamics can take account of variability between populations (e.g., Li and Jiao 2015) due to processes operating at various scales (e.g., Ebersole et al. 2009). Moreover, the Bayesian framework is well suited for decision and risk analysis because it can take account of multiple sources of stochasticity in processes and observations, and can provide inferences on all unknowns in a full probabilistic framework (Harwood and Stokes 2003; Lek 2007; Buckland et al. 2004; Parent and Rivot 2013; Newman et al. 2014). Thus, HBMs have been widely used to model a wide range of populations (e.g., tree dynamics; McMahan et al. 2009) with a frequent focus on age-structured (e.g., Simmonds et al. 2010; Rochette et al. 2013) or stage-structured (Swain et al. 2009) marine fish populations. However, fewer studies have used HBMs to model freshwater population dynamics (e.g., Rivot et al. 2004; Borsuk et al. 2006).

Brown trout (*Salmo trutta*) is one of the most widely studied freshwater fish species (Klemetsen et al. 2003) and its life-cycle has been well described (Elliott 1994; Klemetsen et al. 2003; Gouraud et al. 2014). Brown trout are typically found in headwaters, many of which have been regulated for uses such as drinking water supply and hydropower generation. Therefore, efficient management decisions require data from extensive (and expensive) long-term monitoring within a variety of headwater streams and models to predict the impact of regulations on trout population.

Studies explicitly comparing trout population dynamics between several sites are rare, but reveal considerable spatial variation. For instance, Lobón-Cerviá et al. (2012) identified differences in mortality patterns between a Spanish and a Danish population. Spatial variations were also identified among close populations (e.g., variations in competition strength and survival within a watershed; Fernandez-Chacon et al. 2015). A major source of inconsistency between studies of trout population dynamics lies in the identification of density-dependent mortality. This process was described theoretically a long time ago (Malthus 1798; Ricker 1954; Beverton and Holt 1957) and has been identified for all age-stages of the brown trout life cycle (e.g., Elliott 1994; Elliott and Hurley 1998; Nicola et al. 2008). However, many studies failed to detect density-dependent mortality, especially for young age-stages (Elliott and Hurley 1998; Lobón-Cerviá 2013). Such differences between studies suggest considerable spatial variation in mortality. A second source of inconsistency is due to the methods used to model environmental effects on fry mortality. Strong flow during the first months of life has frequently been related to high mortality (e.g., Hayes 1995; Cattaneo et al. 2002; Gouraud et al. 2008; Lobón-Cerviá 2013; Tissot et al. 2016), but the environmental variables used to model the process varied between studies. For instance, discharge thresholds (e.g., maximum mean daily flood) have often been used, although they correspond to very different hydraulic constraints in different rivers. Describing high flow based on standardized quantitative variables for the hydraulic habitat of trout (e.g., depth, velocity) might reduce these inconsistencies.

The present study consisted in an HBM constructed for resident brown trout population dynamics, based on a complete representation of their life cycle, to analyze inter-reach variation in mortality and better understand the role of density-dependence. Five age-stages were distinguished, and both density-independent and density-dependent mortality was included in the model. The model was fitted on an extensive data set collected in 40 river reaches, combining trout data with detailed physical habitat characteristics (e.g., hydraulics, water temperature). The reaches had a wide range of physical characteristics; half of them were bypassed by hydroelectric plants. Degree of variation in mortality between reaches was quantified, and its relation with the physical characteristics of reaches was tested.

Materials & methods

The model was built to capture the population dynamic of brown trout in 40 reaches of 23 rivers distributed across continental France (**Fig. 1**). Each reach included one or several sequences of pools, runs and/or riffles. Reaches had a wide range of physical characteristics (**Table 1**). They mainly comprised upstream sections of mountain streams with cold water, although 3 were in coastal plain streams (in Brittany and Normandy). A total of 19 reaches were bypassed by hydroelectric plants (**Fig. 1**) and subject to flow regulation (minimal instream flow) with decreased low-flow and flood frequency.

The model was constructed in a state-space form that included both process errors in dynamics and observation errors in data (Rivot et al. 2004; Buckland et al. 2004; Newman et al. 2014). We describe below the life-cycle model (section 2.1), the dataset used to fit the HBM and the associated observation (likelihood) equations (2.2), leave-one-out deletion tests and comparison of model fits with and without density-dependence (2.3).

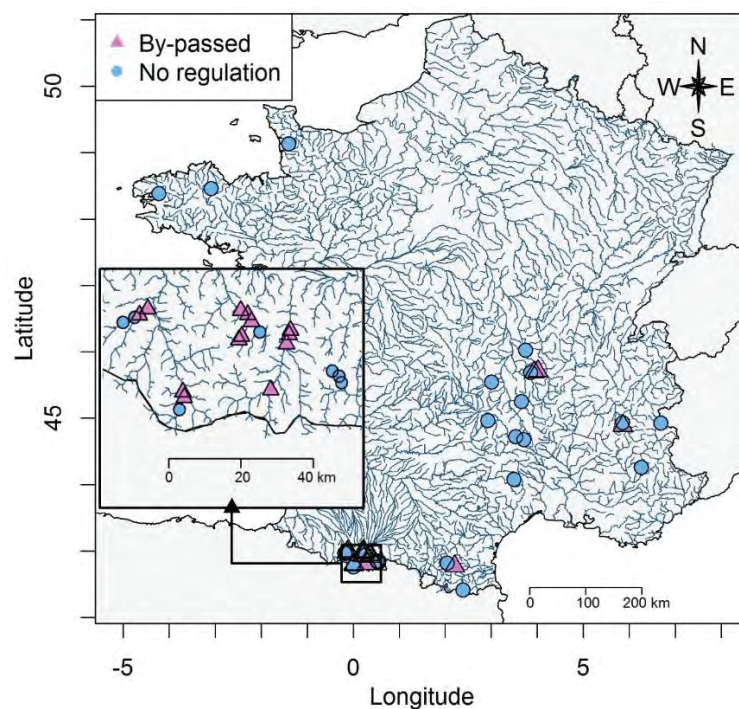


Fig. 1. Locations of the 40 reaches (19 in bypassed section).

The life-cycle model

The life-cycle model was based on 8 processes, summarized below (2.1.1) and further detailed in **Appendix A** (e.g., stage duration, equations). The next subsection (2.1.2) focuses on parameter settings. The last subsection (2.1.3) describes the method used to assess whether reach characteristics could explain inter-reach variation in mortality.

Demographic transitions

The stage-structure PDM distinguished 5 age-stages (**Fig. 2**): under-gravel development (Egg), emergence (E), end of first year (0), second year (1) and adult stage (Ad). Trout density evolution for a given age-stage k (ind/100m²), D_k , was modeled using 1-month time steps. The model took account of 8 processes: (p1) spawning, (p2) under-gravel egg mortality, (p3) flow-velocity related abiotic mortality during emergence, (p4) biotic mortality during emergence, (p5) end of first year (after emergence), (p6) second year of life (juvenile), and (p7) the following years (see Directed Acyclic Graph; **Fig. 3**). Adult biotic mortality until spawning (p8) was also included, to predict adult density at spawning, $D_{Ad,Spw}$.

Table 1. Physical characteristics of the 40 stream reaches.

Physical characteristics	Min	Mean	Max
Width at median discharge L_{50} (m)	2.9	8.1	15.5
Reach slope (%)	0.3	3.3	13.2
Elevation (m)	15.0	814.1	1370.0
Distance from source (km)	3.0	17.6	49.0
Basin area (km ²)	9.0	131.5	605.0
Median daily discharge Q_{50} (m ³ .s ⁻¹)	0.1	1.0	2.8
Reach flow velocity (m.s ⁻¹) at Q_{50}	0.1	0.4	0.8
Median daily water temperature T_{50} (°C)	5.8	8.1	11.3
Shelter availability (% of the total wetted area)	0.27	2.21	6.45
Habitat Suitability Index (0+ and 1+ brown trout) at Q_{50}	0.2	0.4	0.7
Habitat Suitability Index (adult brown trout) at Q_{50}	0.0	0.2	0.4

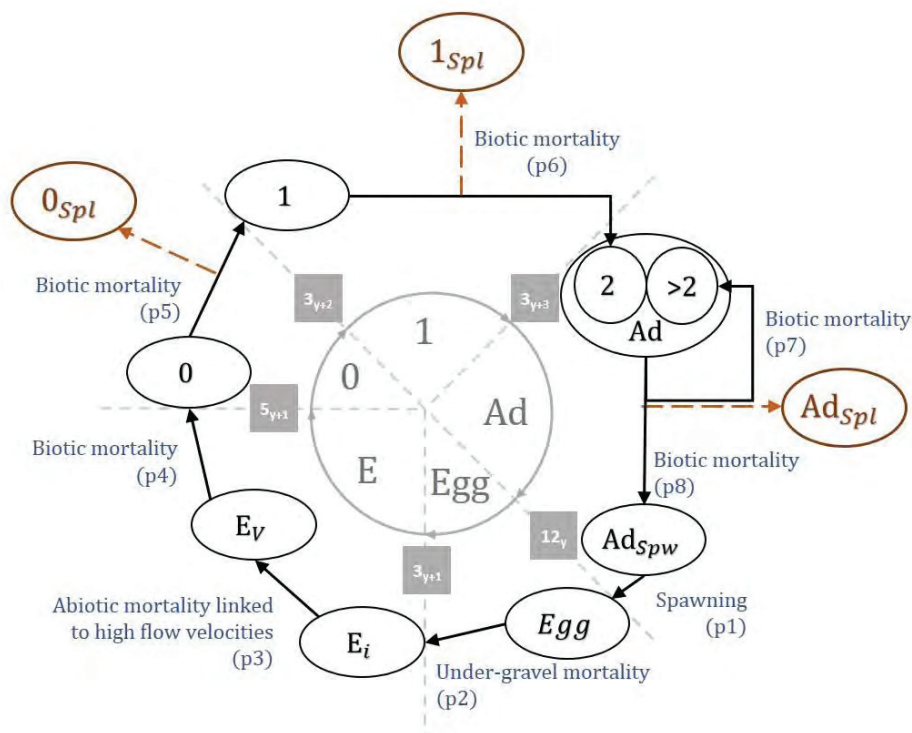


Fig. 2. Life-cycle model for resident brown trout (*S. trutta*), split into 5 stages (Egg: eggs; E: emergent fry; 0: juvenile during the end of the first year; 1: 1+; Ad: adults) and 8 processes (black arrows) related to model equations (Appendix A). Gray boxes show the dates of transition between stages, set at the 15th day of the month (3: March, 5: May, 12: December) of the year indicated in subscript (starting year y = spawning year). Other subscripts denote spawning (Spw), initial state of an age-stage (i), and integrated mortality due to flow velocity (V) or sampling (Spl). The population was observed at sampling (during p5, p6 and p7). Adults (Ad) age-stage combined fish of several ages (2: fish in their 3rd year of life, >2: fish older than 3 years).

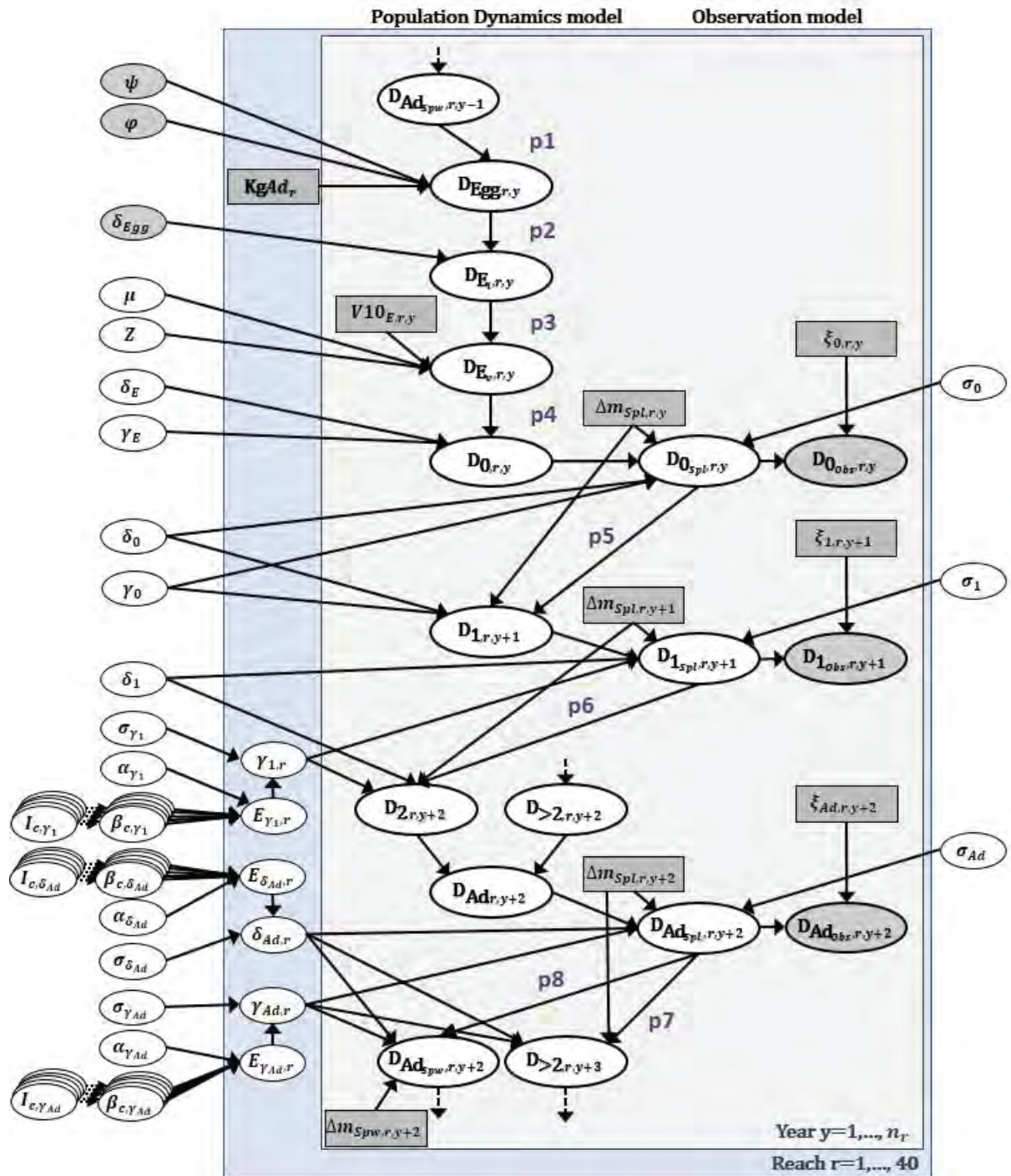


Fig. 3. Directed acyclic graph for the brown trout PDM presented in Fig. 1. Variables represented in ellipses were defined by a probability distribution. White ellipses are non-observed variables; shaded ellipses are data. Shaded boxes represent fixed constant or calculated covariates. Solid-line arrows represent stochastic transitions; dotted-line arrows represent deterministic links (including age-stage transitions, structuring the life-cycle). The number of each process (p1 – p8; detailed in Appendix A) is added.

The spawning process (p1) was described assuming that the initial egg density D_{Egg} could be related to $D_{Ad,Spw}$, sex-ratio φ , number of eggs per kg of females ψ and weight (in kg) of adult brown trout Kg_{Ad} .

Abiotic fry mortality during emergence (p3) was reported when flow velocity was too high (e.g., Heggenes and Traaen 1988; Armstrong et al. 2003). The influence of flow velocity was therefore modeled as an excess-mortality rate μ , operating when $V_{10,E}$ (flow velocity for more than 10% of the time during emergence) was higher than a threshold Z (in $m.s^{-1}$).

The 6 biotic mortality processes (p2; p4-p8) were modeled using 1-month time steps following a Beverton-Holt (1957) relationship (Quinn and Deriso 1999). This model considers both density-independent and density-dependent instantaneous mortality (δ_k and γ_k respectively), assumed to be constant during the whole age-stage k . The strength of both processes could therefore be studied separately. A γ_k value close to 0 indicates low density-dependence for mortality. As the model assumes a closed system and therefore fails to distinguish mortality from emigration, δ_k and γ_k were apparent mortality rates, including both mortality as such and emigration. Instantaneous mortality rates are integrated over the duration of age-stage k , Δm_k to provide the classical Beverton-Holt density-dependent relationship between density at stage k and stage $k + 1$:

$$(Eq.1) \quad D_{k+1,m_0+\Delta m_k} = \frac{D_{k,m_0}}{e^{\delta_k \Delta m_k + \frac{\gamma_k}{\delta_k} (e^{\delta_k \Delta m_k} - 1)} \cdot D_{k,m_0}}$$

Eq. 1 can also be used to express intermediate densities within an age-stage if $\Delta m < \Delta m_k$. This was used to model density at month of sampling (D_{kSpl}) or month of spawning.

Process errors took account of unpredictable between-year variations around the expected process (Eq. 1). They were described as log-normal error, defined by its standard deviation in log-scale σ_k (estimated but considered constant between reaches and years).

Hierarchical structure and fixed parameters

Parameters fixed from the literature

As we did not have local data on spawning processes and egg mortality in our reaches, parameters related to these processes (p1 and p2) could not be estimated and were fixed from the literature. We used previous studies on French trout populations to obtain estimates for sex-ratio φ , number of eggs per kg of females ψ , and instantaneous mortality rates during the under-gravel development stage δ_{Egg} and γ_{Egg} (**Table 2**). These 4 parameters were considered constant over reaches and years. In particular, it was assumed that no density-dependent mortality occurred during egg incubation (thus fixing $\gamma_{Egg}=0$).

Table 2. Fixed values and tight informative priors for some parameters (LogN= Log-Normal distribution)

Parameter	Definition	Source	Prior distribution
φ	Sex-ratio	Lobon-Cervia and Rincon 2004; Gouraud et al. 2014	Beta(200,200)
ψ	Fecundity (eggs.kg ⁻¹)	Keith et al. 2011; Gouraud et al. 2008; Gouraud et al. 2014	Log-N(7.6, 0.005)
δ_{Egg}	Density-independent mortality rate during egg incubation	Bardonnnet and Prévost 1994	Beta(15,370)
γ_{Egg}	Density-dependent mortality rate during egg incubation	Gouraud et al. 2014; Bardonnnet and Prévost 1994	Fixed to 0

Parameters estimated and considered constant among reaches and years

All other parameters were estimated by the model from our data and were given weakly informative prior distributions (**Table 3**).

It was assumed that abiotic mortality (p3) could be modeled similarly in the various reaches, as a function of flow velocity. Thus, μ and Z (excess-mortality rate and velocity threshold, respectively) were assumed to be constant over sites and years. Inter-year variation in emergence mortality (p4) is known to be high and mostly related to abiotic conditions (Hayes et al. 2010; Lobón-Cerviá et al. 2012). Thus, inter-reach variation was assumed to be relatively negligible, and the parameters δ_E and γ_E were considered constant between reaches.

As the remaining age-stages (0 , 1 and Ad) were sampled, data were available to study inter-reach variation in their mortality rates. An initial version of the model (**Appendix B**) considered inter-reach variation in all mortality rates: it revealed limited inter-reach variation in mortality at the end of the first year (δ_0 and γ_0) and in density-independent mortality during the second year of life (δ_1). Thus, to keep the model more parsimonious, these 3 parameters were modeled as constant over reaches and years.

Table 3. Definitions, related equations and prior distributions of all parameters for which updating was expected from the data. Indices k denote age-stages, c denote reach characteristics ($c = T_{50}, L_{50}, Shelt, HSI, hBarr$) and θ denotes parameters dependent on hyper-parameters (N =Normal distribution; $LogN$ =Log-Normal distribution).

Parameter	Definition	Related process / equation	Prior distribution
Global parameters			
μ	Excess-mortality rate induced by flow velocity $>Z$ during emergence ($m.s^{-1}$)	p3	Beta(1,1)
Z	Threshold for flow-velocity mortality during emergence ($m.s^{-1}$)	p3	Gamma(1,1)
δ_k	Global instantaneous density-independent mortality rate	p2 ($k=Egg$) p4 ($k=E$) p5 ($k=0$) p6 ($k=1$)	LogN(0,1)
γ_k	Global instantaneous density-dependent mortality rate	p4 ($k=E$) p5 ($k=0$)	LogN(0,1)
σ_k	Process stochasticity	($k=0, 1, Ad$)	Gamma(1,1)
Hyper-parameters			
$\beta_{\theta,c}$	Slope of the link between E_θ (expected mean of parameter θ) and reach characteristic c	Eq. 3 ($\theta=\gamma_1, \delta_{Ad}, \gamma_{Ad}$)	See Eq. 4
$I_{c,\theta}$	Auxiliary variable indicating whether covariate c has an influence ($I_{c,\theta}=1$) or not ($I_{c,\theta}=0$) on parameter θ	Eq. 4 ($\theta=\gamma_1, \delta_{Ad}, \gamma_{Ad}$)	Bernoulli(0.5)
$B0_{c,\theta}$	'Spike' of the mixture distribution of $\beta_{\theta,c}$ (used when $I_{c,\theta}=0$)	Eq. 4 ($\theta=\gamma_1, \delta_{Ad}, \gamma_{Ad}$)	N(0, τ)
$B1_{c,\theta}$	'Slab' of the mixture distribution of $\beta_{\theta,c}$ (used when $I_{c,\theta}=1$)	Eq. 4 ($\theta=\gamma_1, \delta_{Ad}, \gamma_{Ad}$)	N(0, $g\tau$)
α_θ	Intercept for E_θ	Eq. 3 ($\theta=\gamma_1, \delta_{Ad}, \gamma_{Ad}$)	N(-1,2)
σ_θ	Standard deviation for parameter θ	Eq. 2 ($\theta=\gamma_1, \delta_{Ad}, \gamma_{Ad}$)	Gamma(1,1)
Parameters θ dependent on hyper-parameters			
δ_k	Hierarchical instantaneous density-independent mortality rate	p7 & p8 ($k=Ad$)	LogN($E_{\delta_k}, \sigma_{\delta_k}$)
γ_k	Hierarchical instantaneous density-dependent mortality rate	p6 ($k=1$) p7 & p8 ($k=Ad$)	LogN($E_{\gamma_k}, \sigma_{\gamma_k}$)

Estimated parameters considered as varying between reaches

The initial version of the model indicated large inter-reach variation in mortality during the adult age-stage (δ_{Ad} and γ_{Ad}) and in density-dependent mortality during the second year of life (γ_1) (**Appendix B**). These 3 parameters were therefore modeled using a hierarchical setting:

$$(Eq.2) \quad \theta_r \sim \text{LogN}(E_\theta, \sigma_\theta) \quad (\text{with } \theta = \delta_{Ad}, \gamma_1 \text{ or } \gamma_{Ad})$$

enabling shared processes to be identified (expected value E_θ for parameter θ for all reaches r) while integrating reach specificities (represented by the dispersion parameter σ_θ).

Explaining inter-reach variation by reach characteristics

Integration of covariates in the hierarchical setting

The hypothesis that inter-reach variation in δ_{Ad} , γ_{Ad} and γ_1 could be explained by reach characteristics was further explored, focusing on 5 reach characteristics that might influence mortality: shelter availability, water temperature, reach width, hydraulic suitability of habitat, and intensity of natural regime alteration (**Table 4**; data detailed in section 2.2.2). The fully exchangeable model in Eq. 2 was then extended to a partially exchangeable model (Rivot and Prévost 2002) in which the expected mean $E_{\theta,r}$ of a mortality rate θ in reach r was modeled as a linear combination of the above 5 reach characteristics:

$$(Eq.3) \quad E_{\theta,r} = \sum_{c=1}^5 \beta_{c,\theta} * X_{c,r} + \alpha_\theta$$

With $X_{c,r}$ the characteristic c of reach r (measured data), α_θ the intercept, and $\beta_{c,\theta}$ the slope related to characteristic c .

Identification of influential covariates

The Stochastic Search Variable Selection (SSVS) method (George and McCulloch 1993) was used to identify the most influential environmental covariates in Eq. 3. SSVS is one of several methods developed for variable selection in Bayesian frameworks (O'Hara and Sillanpaa 2009) and has proved effective in linking fish ecology to environmental covariates (Piffady et al. 2013). The principle is to introduce latent covariates in Eq. 3, enabling variable selection to be embedded in a Markov Chain Monte Carlo (MCMC) sampling process. Eq. 3 is then extended by using auxiliary variables $I_{c,\theta}$ that indicate the presence ($I_{c,\theta}=1$) or absence ($I_{c,\theta}=0$) of covariate c for parameter θ within the model. All coefficients $\beta_{c,\theta}$ in Eq. 3 were then given a mixture prior distribution known as ‘spike and slab’ (George and McCulloch 1993):

$$(Eq.4) \quad P(\beta_{c,\theta} | I_{c,\theta}) = (1 - I_{c,\theta})B0_{c,\theta} + I_{c,\theta}B1_{c,\theta}$$

The idea is to give $\beta_{c,\theta}$ a very informative prior distribution centered on 0 when $I_{c,\theta}=0$ (through $B0_{c,\theta}$), thus “turning off” the influence of this covariate. When $I_{c,\theta}=1$, then $\beta_{c,\theta}$ is given a less informative prior distribution (through $B1_{c,\theta}$), likely to be updated if this covariate has an influence. Parameters $B1_{c,\theta}$ and $B0_{c,\theta}$ are drawn in Normal prior distributions with 0 mean and standard deviations τ and $g\tau$ respectively (g having a high positive value) (**Table 3**). As parameters τ and g needed to be tuned, we used $\tau=0.05$ and $g=500$, but conducted sensitivity analyzes (combinations of τ from 0.01 to 0.1 and g from 100 to 1,000) that gave similar results and will not be detailed further. Values taken by $I_{c,\theta}$ were drawn in a Bernoulli distribution with prior probability of 50% (a-priori equiprobability of presence or absence). The posterior frequency of inclusion (i.e., number of iterations in the model with $I_{c,\theta}=1$) indicated whether characteristic c was likely to explain variations in the expected mean of mortality rate θ . When only low posterior frequencies of inclusion (<50%) were estimated for a given mortality rate, this indicated that the investigated reach characteristics did not explain inter-reach variation.

Table 4. Reach characteristics used for the SSVS. The influence of the chosen proxies on inter-reach differences in mortality rates were tested.

Characteristics (Notation)	Rationale	Details
Shelter availability ($Shelt_r$)	Brown trout are known to seek shelter (Heggnes 1996; Klemetsen et al. 2003). Positive influence of shelter has been identified on salmonid growth and mortality (Finstad et al. 2007; Dieterman and Hoxmeier 2011).	Ratio of sheltered area to total wetted area (in %). Sheltered area = recorded area (to the nearest 15 cm ²) of all areas greater than 200 cm ² , located under the river bank or streambed rock.
Water temperature ($T_{50,r}$)	Thermal regime might indirectly influence mortality through changes in dissolved oxygen concentration or growth (Caissie 2006).	Mean of annual median values (in °C).
Reach width ($L_{50,r}$)	Brown trout are known to live in small mountain (or coastal) streams (Keith et al. 2011). Thus, information on reach width might help easily predict the reach's suitability for brown trout (seen here as apparent mortality rates)	Mean of annual median wetted width. $L_{50,r}$ was correlated with distance from source ($\rho = 0.72$) and drainage basin area ($\rho = 0.69$).
Habitat suitability ($HSI_{50,r}$)	Potential available habitat within the reach might also influence apparent mortality. The Habitat Suitability Index (HSI) considers 3 habitat components (depth, velocity and substrate size) and predicts the evolution of the potential habitat with discharge (e.g., Tharme 2003; Dunbar et al. 2012).	HSI at median discharge ($HSI_{50,r}$) for both younger age-stages (0+ and 1+) and adult brown trout in every reach, following Lamouroux and Capra 2002.
Natural regime alteration ($hDam_r$)	The presence of a dam induces changes downstream (e.g., reduced food drift from upstream, reduced sediment transport; Poff et al. 2007). These changes, increasing with the size of the dam, might induce differences in mortality in bypassed sections.	Height of the nearest upstream dam (in m): if no dam upstream, set at 0.

Data and observation equations

The PDM was fitted to annual density estimates for the various life-stages (determined by electrofishing) and to environmental variables available for the 40 reaches in the 23 rivers (Fig.1).

Trout density estimates

Electrofishing data

Between 4 and 20 surveys (i.e., reach x year combinations; mean: 10.7) were conducted per reach between 1990 and 2013. Reaches were sampled by wading, using two-pass removal electrofishing sampling, meeting European Committee for Standardization guidelines (CEN 2003). At every reach r and every year y , observed trout densities ($D_{0Obs,r,y}$, $D_{1Obs,r,y}$ and $D_{AdObs,r,y}$) were estimated with the Carle and Strub (1978) method.

Trout sampling was performed without upstream or downstream blocking nets, in summer or early fall (median date: September 10). The total sampled area (between 175 and 2,902 m²) was computed as sampled length \times reach width at median flow. Due to changes in sampling teams or harsh hydraulic conditions during some surveys, sampled length was slightly modified (variation $>5\%$ in measured sampled length) in 13 reaches during the study period. Such changes concerned 9% of the surveys (maximum length change: 25%; median change: 9%). The length of one reach was halved in the middle of the time series, but still considered a single reach for analysis as its hydraulic characteristics remained unchanged.

All fish were measured (total length, to the nearest 1mm), and length-frequency histograms distinguished 3 age-groups: 0+ (young-of-the-year), 1+ (between 1 and 2 years old) and adult (all fish older than two years). To confirm the suitability of using length-frequency distributions, scales were analyzed (see Sabaton et al. 2008) for 10 reaches. Adults were considered as the potential reproductive pool. Adult fishes were also weighed to measure $Kg_{50,r}$, the inter-annual median of observed weights in reach r .

Observation equations

Sampling data ($D_{0Obs,r,y}$, $D_{1Obs,r,y}$ and $D_{AdObs,r,y}$) were observations of intermediate states of the life-cycle, occurring during processes p5, p6 and p7 respectively (Fig. 2; Fig. 3). The model predicted density at time of sampling ($D_{0Spl,r,y}$, $D_{1Spl,r,y}$ and $D_{AdSpl,r,y}$), as the 1-month time-step allowed between-year variation in sampling date to be integrated. Process errors took account of unpredictable between-year variation around the expected process (Eq. 1). Observation errors took account of uncertainty around the Carle-Strub procedure. Raw capture data were first used to calculate the relative standard deviation around the estimated density, noted as $RSD_{k,y}$ (Zippin formula; Gerdeaux 1987). Density estimates and associated uncertainty were then used as pseudo-observations, on the pseudo-likelihood method (Michielsens et al. 2008). To avoid negative values, a log-normal distribution was assumed for observed densities $D_{kObs,r,y}$ around $D_{kSpl,r,y}$ with a standard deviation in log-scale expressed by $RSD_{k,y}$.

When raw capture data could not be determined (11% of samplings), measurement error was estimated using the 75th percentile of all $RSDs$. Presuming that a minimal measurement error had to be expected, the 25th percentile of all $RSDs$ was used as minimum value.

Environmental data

Daily hydraulic conditions and water temperature were determined for all reaches and each year preceding fish sampling, using methods detailed by Bret et al. (2015). Briefly, daily water temperature was measured in 21 reaches (43% of the sampling period covered on average) and predictive models were used to predict missing values. Hydraulic conditions (e.g., flow velocity or wetted width) were derived from daily discharge data and from numerical hydraulic models or detailed hydraulic measurements made throughout each reach at several discharge rates. Annual values of $V_{10E,r,y}$, the flow velocity for more than 10% of the time during emergence in reach r used in process p3, were calculated based on these data.

To explore the hypothesis that inter-reach variation in mortality could be explained by reach characteristics, 5 characteristics (**Table 4**), obtained by field measurement in each reach r , were selected and standardized before being introduced in the model. Shelter availability was described as the ratio of sheltered area to total wetted area ($Shelt_r$). The mean of annual median water temperatures ($T_{50,r}$) was used to summarize the thermal regime of the stream. The mean of annual median wetted widths ($L_{50,r}$) was used to describe stream size. Habitat suitability was described by the Habitat Suitability Index at median discharge ($HSI_{50,r}$), calculated using the instream models of Lamouroux and Capra (2002) (28 reaches), Sabaton and Miquel (1993) (5 reaches) or Ginot et al. (1998) (7 reaches) depending on available data. The strength of natural regime alteration was represented by the height of the nearest upstream dam ($hDam_r$).

Computational process

Posterior distributions were inferred via MCMC sampling using JAGS software (information at <http://mcmc-jags.sourceforge.net>) and the R package R2jags (Plummer et al. 2015). Three independent MCMC chains were run, starting at different random initial values. After a “burn-in” period of 80,000 iterations, 3 x 40,000 iterations were sampled, 1 in 10 being recorded to reduce sampling autocorrelation. The Gelman-Rubin diagnostic (Brooks and Gelman 1998) was used to test for chain convergence (Gelman-Rubin statistics <1.1).

Model stability and comparison with a model without density-dependence

Leave-one-out deletion tests were used to estimate the reliability of the SSVS and parameter estimate sensitivity to small changes in data. The model was fitted on 40 subsets of 39 reaches (leaving out 1 reach in turn per subset). Posterior frequencies for inclusion of reach characteristics were compared to assess SSVS stability. Posterior means of all parameters' PDFs (Probability Distribution Functions) were also compared to evaluate parameter estimate stability.

Finally, to assess the consequences of integrating density-dependence, the model including the environmental variables selected by the SSVS procedure was compared to a model with all density-dependent mortality rates set to 0. The explanatory power of the two models was compared, based on their log-scaled Root Mean Square Error (RMSE) computed as

$\sqrt{\sum_{i=1}^n (\log(D_{Spl,k,i}) - \log(D_{Obs,k,i}))^2} / n$ for each of the three sampled age-stages k , where $D_{Spl,k,i}$ is the fitted density and $D_{Obs,k,i}$ is the pseudo-observation.

Results

Explaining mortality variation by reach characteristics

Inter-reach variation was found for δ_{Ad} , γ_1 and γ_{Ad} (**Appendix B**). The SSVS revealed that, of the 5 reach-specific characteristics, only shelter availability and water temperature explained these inter-reach variations (**Fig. 4A**). There was a clear influence of reach shelter availability ($Shelt_r$) on density-dependent mortality for the 1+ age-stage (γ_1) (posterior frequency of inclusion = 96%; **Fig. 4A**), describing decreasing density-dependence with shelter availability (mean value of posterior PDF of $\beta_{Shelt,\gamma_1} = -1.4$; **Table 5**; **Fig. 5**, second row). The influence of $Shelt_r$ on adult density-dependent mortality (γ_{Ad}) and of reach thermal regime (T_{50}) on γ_{Ad} and γ_1 was more uncertain (posterior frequency of inclusion between 51% and 63%; **Fig. 4A**). γ_{Ad} decreased with shelter availability (as did γ_1) and increased with median water temperature, while γ_1 decreased with reach temperature (**Fig. 5**, third to fifth rows). No reach characteristics significantly explained the variations in adult density-independent mortality (δ_{Ad} ; **Fig. 5**, first row). These results were confirmed by the leave-one-out deletion tests (**Fig. 4B**): the probability of inclusion of shelter availability on γ_1 was always higher than 93%. Other variables that were already clearly removed from the model (influence of reach width, habitat suitability or natural regime alteration on δ_{Ad} , γ_1 , γ_{Ad} and of thermal regime and shelter availability on δ_{Ad}) always showed the lowest probability of inclusion (<46%). The posterior frequency of inclusion of $Shelt_r$ on γ_{Ad} , T_{50} on γ_1 or T_{50} on γ_{Ad} showed the greatest variation between leave-one-out deletion tests (**Fig. 4B**), but remained >50% in respectively 93%, 92.5% and 87.5% of the procedures.

	A.			B.		
	δ_{Ad}	γ_1	γ_{Ad}	δ_{Ad}	γ_1	γ_{Ad}
$Shelt_r$	18	96	63	18 [16-23]	97 [93-100]	60 [42-80]
$T_{50,r}$	30	51	53	30 [25-38]	49 [29-59]	52 [35-68]
$L_{50,r}$	35	9	10	36 [30-46]	8 [7-11]	10 [6-19]
$HSI_{50,r}$	18	9	4	18 [15-21]	9 [8-16]	4 [3-9]
$hDam_r$	27	8	3	29 [22-35]	9 [7-12]	3 [3-4]

Fig. 4. Posterior frequency of inclusion (in %) of the effect of the 5 studied reach characteristics (rows) on the 3 mortality rates (columns). Table A shows the results of the model for the 40 reaches. Table B summarizes the results of the leave-one-out deletion test, giving median [range] values for posterior frequency of inclusion.

Variations in mortality according to age-stage

Monthly mortality differed widely between age-stages (**Table 5**). The lowest were δ_0 , δ_1 , γ_0 (posterior means always <0.001) and $\gamma_{1,r}$ (posterior means <0.002 for 24 reaches; max: 0.038) (**Fig. 6**). Other monthly mortality rates were much higher. The posterior means of the 40 fitted $\delta_{Ad,r}$ s ranged between 0.003 and 0.160 (mean: 0.014) and posterior means of the $\gamma_{Ad,r}$ s ranged between 0.002 and 0.026 (mean: 0.010). The highest mortality occurred during emergence (posterior mean of $\delta_E=0.24$, $\gamma_E=0.02$). Estimation of δ_E revealed wide variability (50% of the posterior PDF within [0.12; 0.33]).

Table 5. Main statistics of the marginal posterior PDFs for the parameters estimated across all reaches and years.

Process	Parameter	Mean	2.5%	25%	Median	75%	97.5%
p1	ψ	1,993	1,734	1,900	1,989	2,086	2,278
	φ	0.50	0.45	0.48	0.50	0.52	0.55
p2	δ_{Egg}	0.04	0.02	0.03	0.04	0.05	0.06
p3	μ	0.94	0.85	0.93	0.95	0.96	0.98
	Z	1.15	1.10	1.14	1.15	1.17	1.21
p4	δ_E	0.24	0.04	0.12	0.21	0.33	0.62
	γ_E	0.02	0.01	0.02	0.02	0.03	0.03
p5	δ_0	2.67E-03	1.00E-03	1.86E-03	2.50E-03	3.30E-03	5.24E-03
	γ_0	1.22E-03	5.73E-04	9.54E-04	1.19E-03	1.45E-03	2.02E-03
p6	δ_1	2.95E-03	1.09E-03	2.07E-03	2.77E-03	3.64E-03	5.78E-03
	α_{γ_1}	-6.94	-8.15	-7.23	-6.88	-6.58	-6.10
	$\beta_{\gamma_1,Shelt}$	-1.36	-2.40	-1.62	-1.30	-1.04	-0.61
	$\beta_{\gamma_1,T50}$	-0.73	-1.48	-0.93	-0.70	-0.50	-0.12
	σ_{γ_1}	0.98	0.36	0.75	0.95	1.17	1.74
p7, p8	$\alpha_{\delta_{Ad}}$	-5.47	-7.32	-5.97	-5.37	-4.88	-4.16
	$\sigma_{\delta_{Ad}}$	1.62	0.87	1.26	1.54	1.89	2.78
	$\alpha_{\gamma_{Ad}}$	-4.84	-5.12	-4.93	-4.84	-4.75	-4.59
	$\beta_{\gamma_{Ad},Shelt}$	-0.36	-0.63	-0.45	-0.36	-0.27	-0.11
	$\beta_{\gamma_{Ad},T50}$	0.32	0.08	0.24	0.32	0.40	0.56
	$\sigma_{\gamma_{Ad}}$	0.59	0.37	0.51	0.59	0.67	0.85
Process Stochasticity	σ_0	1.05	0.98	1.02	1.05	1.07	1.12
	σ_1	0.63	0.58	0.61	0.63	0.64	0.67
	σ_{Ad}	0.41	0.38	0.39	0.40	0.42	0.44

The posterior distributions of parameters showing high flow influence on recruitment (μ and Z ; **Table 5**) revealed very high mortality in emerging fry (94%; posterior mean of μ) for flow velocity ($V_{10E,r,y}$) $>1.15\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ (posterior mean of Z). Extreme mortality was therefore modeled for only 8% of studied years. Combined with the high density-dependent mortality during emergence γ_E , this rare abiotic factor predicted very stable 0+ density for most reaches (see **Fig. 7**, right panel), associated with high process error.

Comparing observed and predicted density

The model was indeed able to predict temporal density variation in 1+ and adult (see **Fig. 7** for an example of 2 reaches), but often overlooked 0+ temporal density variation. This was quantified by the posterior mean of the RMSE for these age groups (1.23.1, 0.72 and 0.50 for 0+, 1+ and adults respectively). The high values of posterior PDF for σ_0 , σ_1 , σ_{Ad} revealed a considerable influence of process error: real density in 50% of samplings was within a range of $[0.5*D_{0Spl} - 2.0*D_{0Spl}]$ for 0+, $[0.6*D_{1Spl} - 1.5*D_{1Spl}]$ for 1+ and $[0.8*D_{AdSpl} - 1.3*D_{AdSpl}]$ for adults.

Stability of the model and comparison with a model without density-dependence

Results of the leave-one-out deletion test showed that inferences were fairly robust with respect to moderate changes within data sets. The relative standard deviations on the study parameters were always $<10\%$. RMSE was also very stable ($<2.5\%$ variation) for all age-stages, showing that the quality of fit of the model to the data was not dependent on any data in particular.

By contrast, fitting only density-independent mortality decreased the explanatory power of the model, as log-scale RMSE values were higher (1.40, 0.82 and 0.54 for 0+, 1+ and adults, corresponding to respective increases of 14%, 14% and 8%), showing that density-dependence was important in explaining the data.

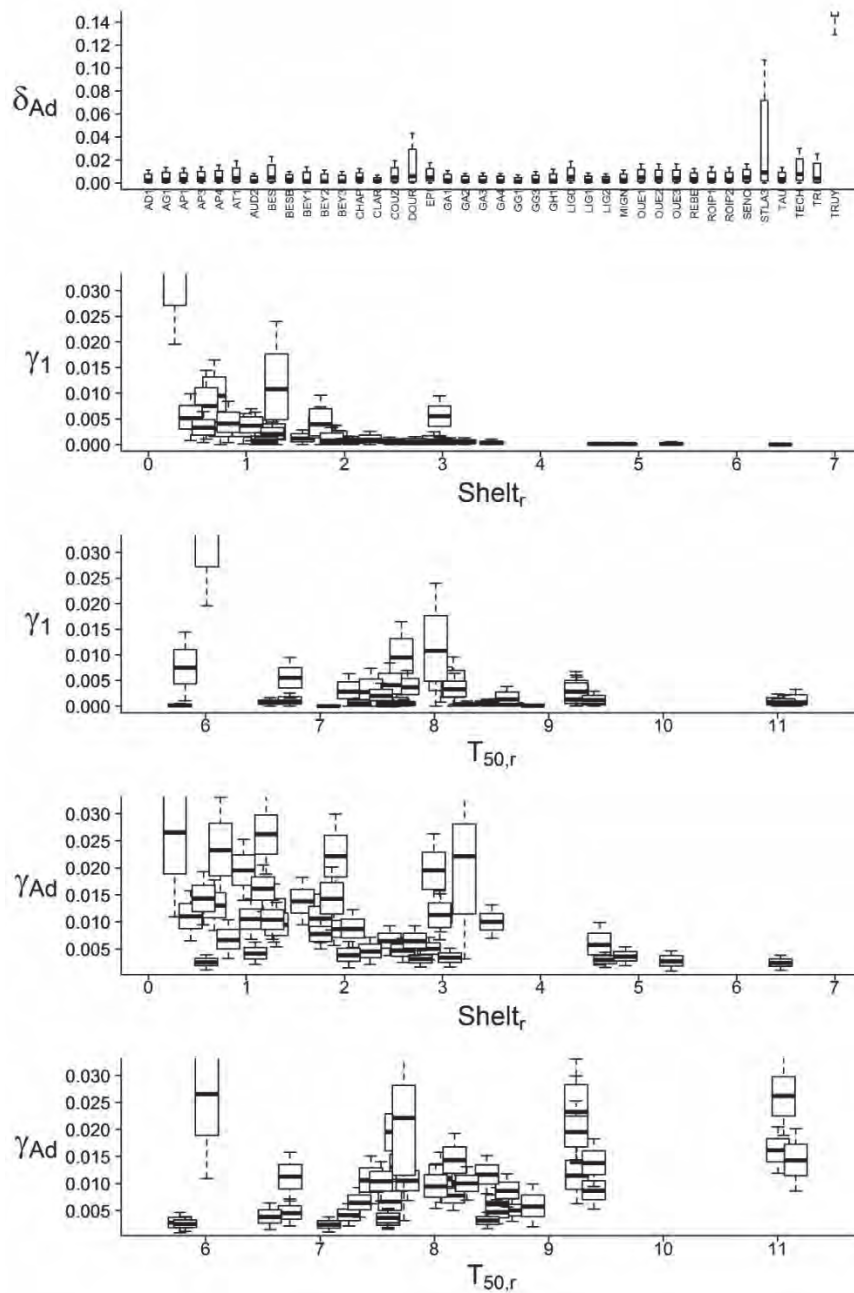


Fig. 5. Marginal posterior distributions of density-independent (δ_{Ad}) and density-dependent (γ_1 and γ_{Ad}) mortality rates modeled by a hierarchical structure for the 40 reaches. The 1st row shows the distribution of δ_{Ad} , which could not be explained by reach characteristics. The 2nd to 5th rows show change in density-dependent mortality distribution (γ_1 and γ_{Ad}) with shelter availability and inter-annual mean of median water temperatures as covariates.

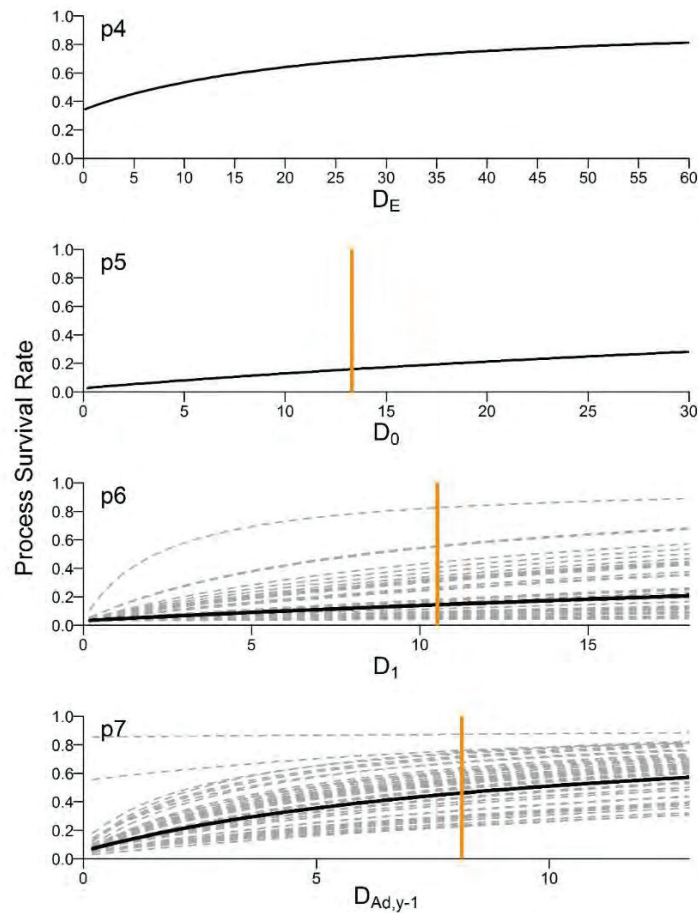


Fig. 6. Overall mortality for the processes describing natural mortality between successive age-stages (p4, p5, p6 and p7) for total process duration (respectively, 2, 10, 12 and 12 months). When inter-reach variation in at least one mortality rate (δ_k or γ_k) was detected for age-stage k , fitted relations for the 40 reaches are presented (dashed gray lines) along with the mean expected relation (solid line). A vertical line is drawn at mean observed densities for 0+, 1+ and adults (densities were never observed at emergence); upper limits of x-axes correspond to the 90th percentile of observed densities. Mortality from egg to emergent fry is not represented here, as mortality rates were not fitted but taken from the literature.

Discussion

Fitting the brown trout life-cycle

The present extensive dataset enabled a hierarchical Bayesian state-space model to be constructed for the life-cycle of resident brown trout. While previous attempts to model brown trout life-cycle used no or few data (e.g., Van Winkle et al. 1998; Daufresne and Renault 2006) or adopted a deterministic approach with literature-based parameters (e.g., Railsback et al. 2009; Tissot et al. 2016), the present population dynamics model was fully embedded within a statistical approach in which state variables and parameters were estimated from the data, taking account of both process and observation errors (Rivot et al. 2004; Buckland et al. 2007; Parent and Rivot 2013).

Posterior distributions of mortality were consistent with values reported in the literature. High mortality during emergence (p4) has long been reported (e.g., between 85% and 98% of mortality occurred during emergence for the 4 years studied by Elliott 1994). The present pattern of low mortality during age-stages 0 and 1 (p5 and p6) was also identified by samplings made every 2 months on two Spanish reaches for 11 and 14 years by Lobón-Cerviá (2012). Mean annual adult mortality at mean adult density (53%; **Fig. 6** p7) was consistent with previous reports (50%; Baglinière and Maisse 1991), but ranged between 20% at low density and 80% at high density.

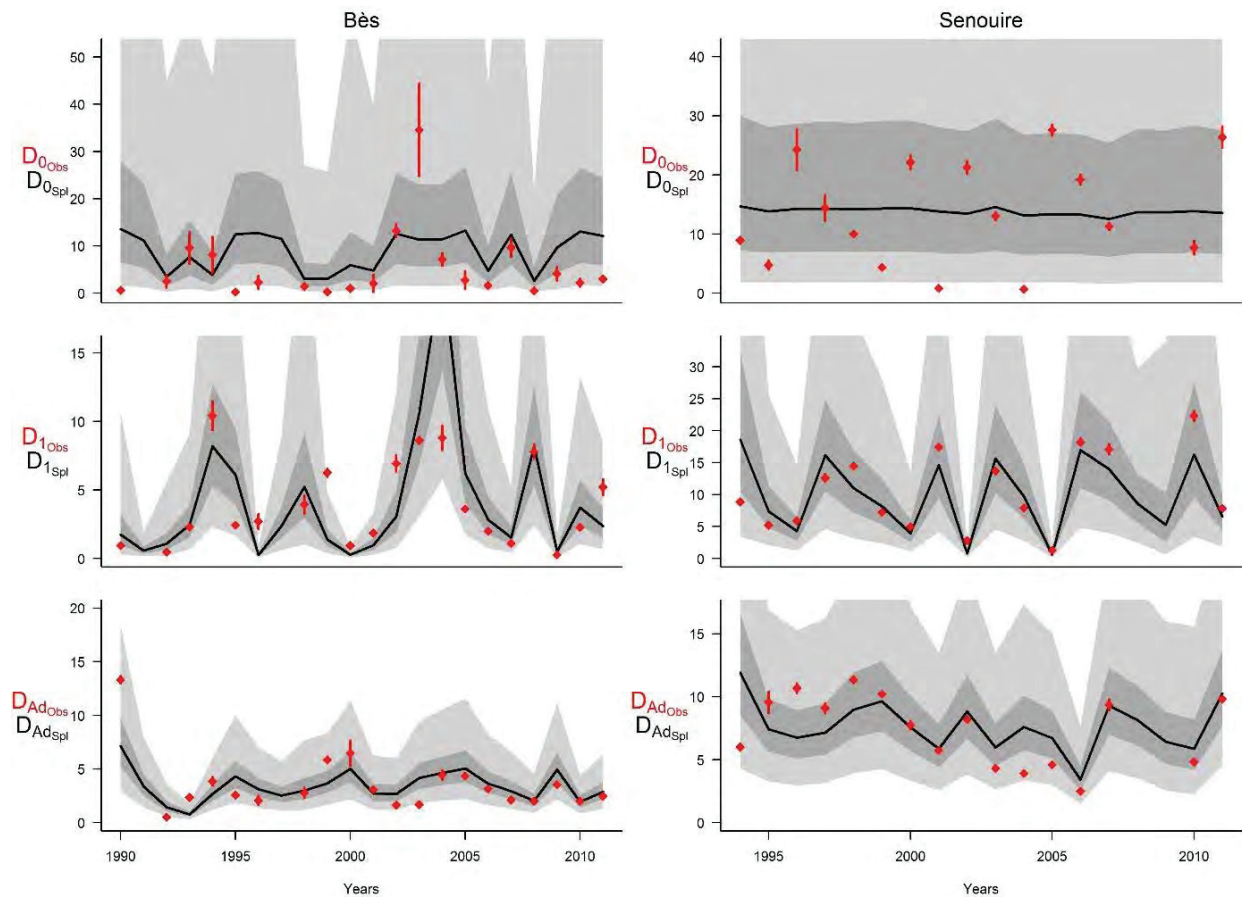


Fig. 7. Time series of observed and predicted densities of 0+, 1+ and adult brown trout in 2 reaches (Bes and Senouire; columns). Points represent observed densities, associated with measurement uncertainty (vertical lines). The black line shows the mean estimate of each year's predicted density (shaded areas show 50% and 95% confidence intervals).

Integrating density-dependent mortality (γ) into natural mortality processes (p2; p4-p8) improved the explanatory power of the model. Results, based on long term monitoring of 40 reaches, confirmed that this process is a major feature of trout population dynamics. Wide variations were identified in the strength of density-dependence between reaches (**Fig. 6**): annual mortality of juveniles (p6) and adults (p7) could vary 2-fold for a given initial density of 1+ or adults, due only to variations in γ .

Inter-reach variation in mortality

The study included contrasting reaches distributed across France, showing a wide range of physical characteristics (**Table 2**). While some mortality rates were very stable across all reaches (δ_0 , γ_0 and δ_1), inter-reach variations were identified, even among geographically close populations, for γ_1 , δ_{Ad} and γ_{Ad} . Two reach characteristic explained spatial variation in density-dependent mortality: shelter availability and inter-annual median water temperature. In line with studies by Myrvoid and Kennedy (2015) on steelhead self-thinning, the present results tend to prove that the strength of density-dependence is predictable from habitat characteristics.

Shelter availability reduces the strength of density-dependence

The clearest explanation of variation in density-dependence was increasing density-dependent mortality with decreasing shelter availability. Most γ_1 values were low but increased when the reach had less than 2% of its area available as shelter, with maximal values when nearly no sheltered area was available (**Fig. 5**). A similar (but fuzzier) trend seemed to drive γ_{Ad} . The impact of shelter availability on mortality was previously reported in many papers, for brown trout (Armstrong et al. 2003; Dieterman and Hoxmeier 2011) or other salmonids (Finstad et al.

2007), and was used in the individual-based model developed by Van Winkle et al. (1998). The present results were also consistent with those reported by Baran (1995), who identified a decrease in maximal juvenile and adult brown trout density with decreasing shelter availability (especially below 2% availability).

Thermal regime influences the strength of density-dependence

Density-dependent mortality for 1+ trout also increased in some reaches with low median water temperature ($<8^{\circ}\text{C}$), while γ_{Ad} seemed to increase with median water temperature (**Fig. 5**). This might explain why 1+ density-dependent mortality was more often found in northern (e.g., Vøllestad and Olsen 2008) than in southern streams (e.g., Lobón-Cerviá 2012). Studies conducted in southern streams clearly identified density-dependence in adults (Lobón-Cerviá 2012). The higher fitted values for γ_{Ad} compared to γ_1 also explained why this process was easier to observe in previous studies. It is possible that the influence of temperature on 1+ density-dependence was due to lower growth and foraging capacity in colder streams. The results reported by Watz and Piccolo (2011) are particularly consistent with this assumption: juvenile brown trout showed reduced prey capture when water temperature was below 8°C (dropping from $>85\%$ to 53% at 5.7°C). In the present study, the reaches with the highest posterior values of γ_1 were among the coldest ($T_{50,r} < 8^{\circ}\text{C}$). Thus, when temperature is low enough to reduce foraging capacity, density-dependent mortality may increase in reaches with limited prey availability. Data on prey availability would be useful to confirm this hypothesis. A literature search found no studies linking increased adult density-dependent mortality to water temperature.

Trends for temperature-related density-dependent mortality were fuzzy, with wide variation in γ_1 and γ_{Ad} at a given $T_{50,r}$ (**Fig. 5**). Moreover, these patterns were associated with lower inclusion probability. Therefore, further studies are needed to determine the robustness of a temperature effect on mortality. Investigating mortality patterns in reaches with even more contrasting thermal regimes or gathering data on prey availability would be promising leads.

Understanding inter-reach variation in δ_{Ad}

We were not able to explain the observed inter-reach variation in adult density-independent mortality (δ_{Ad}). However, variation in this parameter (**Fig. 5**, first row) was largely driven by 2 reaches with exceptionally high posterior estimates (posterior means of $\delta_{Ad} > 0.05$), while most reaches presented lower posterior distributions (33 reaches showed posterior means < 0.015). The two outlying reaches were distant from each other and had different physical characteristics (a wide natural reach draining 250 km^2 and an upstream bypassed reach, draining only 9 km^2). Inter-reach variation in δ_{Ad} might then be linked to reach characteristics not considered here, such as angling pressure; variation in mortality between populations due to removal of individuals was mentioned for other species such as the golden lancehead pitviper (Guimarães et al. 2014).

Reach characteristics unrelated to change in mortality

The weak effect of habitat sustainability index (*HSI*) was to be expected, as *HSI* was designed to predict aggregate indicators of fish population status (biomass, or carrying capacity) rather than specific demographic processes (Hayes et al. 2009). While position in the stream network was previously used as an indicator of the suitability of a reach for a specific species or age-stage (e.g., Chaumot et al. 2003), median width was unrelated to mortality in the present data. Finally, the height (and thus presence) of an upstream dam did not affect mean mortality processes downstream. It is likely that populations in bypassed reaches had time to adapt to the conditions induced by the dam, which had existed for decades. Moreover, many features of population dynamics other than mortality were not studied here, and might be influenced by the

presence of an upstream dam (e.g., access to suitable spawning areas, sensitivity to environmental conditions).

Limitations of our modeling approach and possible extension

The present model focused on density-dependence and inter-reach variation in mortality. However, more processes could easily be added to the model. Hierarchical Bayesian modeling is especially suited to combining varied sources of information and sub-models (e.g., following Lecomte and Laplanche 2012 or Rochette et al. 2013). Therefore, it is important to identify which key processes could be integrated in the present model to enhance its ecological realism.

Adding abiotic processes

The present model included abiotic 0+ mortality linked to flow velocity during emergence (p3), which captured rare extreme mortality events. However, environmental conditions have been identified as the most structuring factors in explaining monitored 0+ density (e.g., Unfer et al. 2011; Lobón-Cerviá 2013). The present model was weakly predictive of 0+ density (high process stochasticity in 0+, seen through σ_0). Analysis of temporal variation in 0+ density would likely be improved by modeling additional abiotic processes of direct mortality. For example, including frequency or duration of high or low flows (Lobón-Cerviá 2009) or streambed mobility (Unfer et al. 2011; Bret et al. 2015) could improve modeling of 0+ density. Abiotic processes used in other modeling approaches, such as inSTREAM (Railsback et al. 2009; e.g., direct influence of high temperature or reduced habitat availability) or MODYPOP (Gouraud et al. 2008; e.g., direct influence of flushing or high-flow in periods other than emergence), could also be considered.

Modeling growth and movement

Beside these additional abiotic influences, processes such as growth or movement could be integrated in further developments. Adding growth dynamics would be interesting, as growth and survival are linked: studying both aspects often improves the comprehension of fish population dynamics (e.g., Ebersole et al. 2009; Nislow and Armstrong 2012).

The present model considered all reaches as closed systems, although downstream drift of young individuals (Daufresne et al. 2005) and upstream migration of spawners (Young et al. 2010; Vøllestad et al. 2012) have been reported for brown trout. Consequently, the present mortality estimates covered both actual mortality and displacement. For instance, low mortality during the first year of life might be linked to partial replacement of dead individuals by migrants from upstream or tributaries, and may hide a complex source-sink dynamics between reaches. Modeling movement is challenging. One approach could be to integrate individual mark-recapture data in the population dynamics model through an integrated population model (Schaub et al. 2007; Schaub and Abadi 2011). However, movement can be complicated by reach characteristics such as degree of longitudinal connectivity (presence of a dam or natural barrier, configuration of tributaries).

Improving the representation of mortality during emergence

Lack of data forced us to use a common structure for mortality during emergence. More information on spawning and emergence processes (e.g., local observations of fecundity according to spawner mass) would allow inter-reach variation in these processes to be estimated, further exploring the limits of the present life-cycle approach.

Modeling variation in stage duration between populations

We also assumed that the number and duration of the processes underlying the life-cycle were similar in all studied populations. However, Lobón-Cerviá et al. (2012) suggested that the number and duration of age-stages might differ between populations. It is possible that the 3

reaches located in Brittany and Normandy should have been modeled by different processes than the others, as they presented very different physical characteristics (e.g., smaller streambed particles, lower elevation and higher water temperature). Accordingly, previous comparisons between trout populations from Brittany and the Pyrenees mountains (Gouraud et al. 2001) revealed that trout tended to be larger and shorter-lived in Brittany. However, these populations did not appear as outliers in the present data, and were well integrated in the hierarchical model: the differences in juvenile and adult mortality were explained by their reach characteristics. However, 0+ densities were over-estimated for these 3 reaches, confirming differences in spawning and early-life processes.

The present study was based on an extensive data set, so that the results likely reflect general processes in brown trout population dynamics. Mean monthly mortality was fitted for all age-stages. It appeared that integration of density-dependence is crucial to explaining juvenile and adult mortality, especially where little shelter is available in a reach. The results also highlighted the influence of water temperature on density-dependence strength. The model could be used to predict change in monthly mortality in juveniles and adults under scenarios of global warming and changes in shelter availability due to habitat degradation or restoration (example for mean initial densities: **Fig. 8**). For instance, an increase in density (stocking) might not result in a long-term increase in population level in unfavorable reaches (low shelter availability), due to strong density-dependent mortality (**Fig. 8**). Increasing available shelter area is, on the other hand, likely to reduce competition and increase population levels.

With further developments, the present model might become an interesting tool to help management decision-making, to test scenarios in natural and regulated reaches. It will, however, be necessary to enhance the model's ability to capture temporal variations before considering predictions.

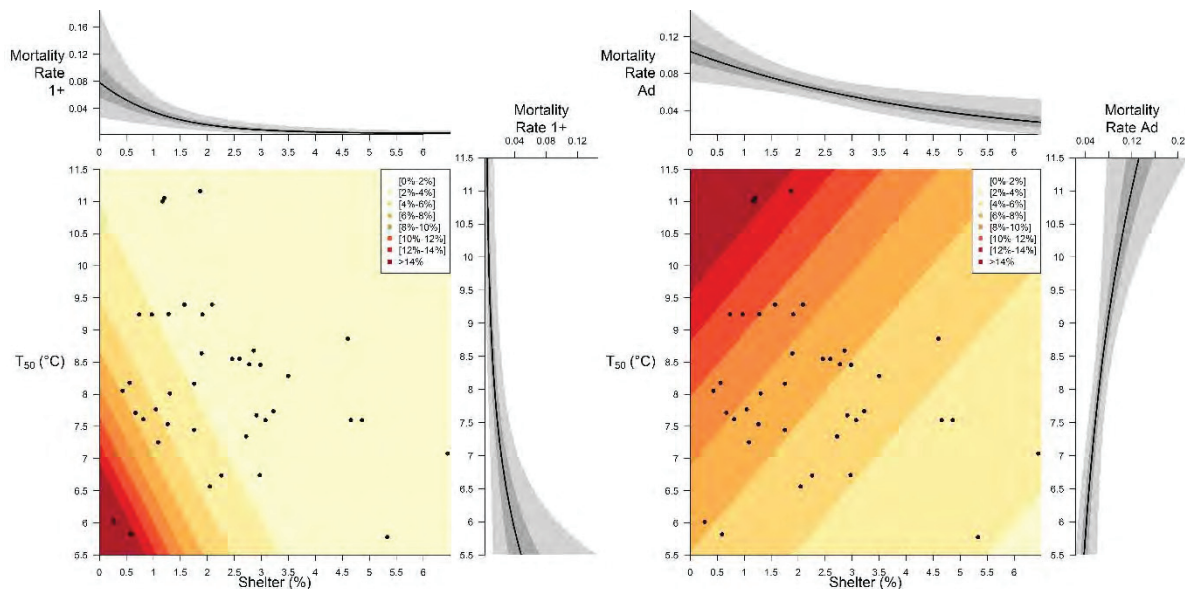


Fig. 8. Prediction of monthly mortality in 1+ (left panel) and adults (right panel) depending on shelter availability (x-axis) and mean water temperature (y-axis). Black dots show the characteristics of reaches considered in this paper. Marginal relations are shown in upper and right sub-panels (shaded areas show 50% and 95% confidence intervals). Monthly mortality was computed by considering both density-independent and density-dependent mortality and for mean initial densities (10.5 ind.100m⁻² for 1+ and 8.1 ind.100m⁻² for adults).

Acknowledgement

We thank the numerous people (working at ONEMA, Electricité de France, IRSTEA, ECOGEA, angling associations and other consulting firms) who contributed to electrofishing and habitat measurements. We also thank the organizations which provided environmental data (ONEMA, Météo France, and angling associations).

References

- Armstrong, J. D., Kemp, P. S., Kennedy, G. J. A., Ladle, M., and Milner, N. J. 2003. Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fish. Res.* 62(2): 143-170. doi:doi:10.1016/S0165-7836(02)00160-1.
- Baglinière, J. L., and Maisse, G. 1991. *La truite - Biologie et écologie*, INRA Editions.
- Baran, P. 1995. Analyse de la variabilité des abondances de truites communes (*Salmo trutta* L.) dans les Pyrénées centrales françaises.
- Bardonnet, A., and Prévost, E. 1994. Survie sous gravier de la truite (*Salmo trutta*) dans un affluent du Scorff.
- Beverton, R. J. H., and Holt, S. J. 1957. *On the dynamics of exploited fish populations*. London, UK, Chapman & Hall.
- Borsuk, M. E., Reichert, P., Peter, A., Schager, E., and Burkhardt-Holm, P. 2006. Assessing the decline of brown trout (*Salmo trutta*) in Swiss rivers using a Bayesian probability network. *Ecological Modelling* 192(1-2): 224-244.
- Bret, V., Bergerot, B., Capra, H., Gouraud, V., and Lamouroux, N. 2015. Influence of discharge, hydraulics, water temperature and dispersal on density synchrony in brown trout populations (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 73(3): 319-329. doi:10.1139/cjfas-2015-0209.
- Brickhill, D., Evans, P. G. H., and Reid, J. M. 2015. Spatio-temporal variation in European starling reproductive success at multiple small spatial scales. *Ecology and Evolution* 5(16): 3364-3377. doi:10.1002/ece3.1615.
- Brooks, S. P., and Gelman, A. 1998. General Methods for Monitoring Convergence of Iterative Simulations. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 7(4): 434-455. doi:10.1080/10618600.1998.10474787.
- Buckland, S. T., Newman, K. B., Thomas, L., and Koesters, N. B. 2004. State-space models for the dynamics of wild animal populations. *Ecological Modelling* 171(1-2): 157-175. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2003.08.002.
- Buckland, S. T., Newman, K. B., Fernandez, C., Thomas, L., and Harwood, J. 2007. Embedding Population Dynamics Models in Inference. 44-58. doi:10.1214/088342306000000673.
- Buenau, K. E., Hiller, T. L., and Tyre, A. J. 2014. Modelling the effects of river flow on population dynamics of piping plovers (*Charadrius melodu*) and least terns (*Sternula antillarum*) nesting on the Missouri river. *River. Res. Applic.* 30(8): 964-975. doi:10.1002/rra.2694.
- Caissie, D. 2006. The thermal regime of rivers: a review. *Freshw. Biol.* 51(8): 1389-1406. doi:doi:10.1111/j.1365-2427.2006.01597.x.
- Carle, R. T., and Strub, M. R. 1978. A new method for estimating population size from removal data. *Biometrics* 34(4): 621-630.
- Cattanéo, F., Lamouroux, N., Breil, P., and Capra, H. 2002. The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 12-22. doi:10.1139/f01-186.
- CEN 2003. *Water quality – sampling of fish with electricity*. European Standard.
- Chaumot, A., Charles, S., Flammarion, P., and Auger, P. 2003. Ecotoxicology and spatial modeling in population dynamics: An illustration with brown trout. *Environmental Toxicology and Chemistry* 22(5): 958-969. doi:10.1002/etc.5620220502.
- Coulson, T., Albon, S., Pilkington, J., and Clutton-Brock, T. 1999. Small-scale spatial dynamics in a fluctuating ungulate population. *J. Anim. Ecol.* 68(4): 658-671. doi:10.1046/j.1365-2656.1999.00298.x.
- Dauer, J. T., McEvoy, P. B., and Van Sickle, J. 2012. Controlling a plant invader by targeted disruption of its life cycle. *Journal of Applied Ecology* 49(2): 322-330. doi:10.1111/j.1365-2664.2012.02117.x.
- Daufresne, M., Capra, H., and Gaudin, P. 2005. Downstream displacement of post-emergent brown trout: effects of development stage and water velocity. *J. Fish Biol.* 67(3): 599-614. doi:10.1111/j.0022-1112.2005.00759.x.

- Daufresne, M., and Renault, O. 2006. Population fluctuations, regulation and limitation in stream-living brown trout. *Oikos* 113(3): 459-468. doi:10.1111/j.2006.0030-1299.14295.x.
- Dieterman, D. J., and Hoxmeier, R. J. H. 2011. Demography of Juvenile and Adult Brown Trout in Streams of Southeastern Minnesota. *Trans. Am. Fish. Soc.* 140(6): 1642-1656. doi:10.1080/00028487.2011.641883.
- Dunbar, M. J., Alfredsen, K., and Harby, A. 2012. Hydraulic-habitat modelling for setting environmental river flow needs for salmonids. *Fisheries Management and Ecology* 19(6): 500-517. doi:10.1111/j.1365-2400.2011.00825.x.
- Ebersole, J. L., Colvin, M. E., Wigington, P. J., Leibowitz, S. G., Baker, J. P., Church, M. R., Compton, J. E., and Cairns, M. A. 2009. Hierarchical Modeling of Late-Summer Weight and Summer Abundance of Juvenile Coho Salmon across a Stream Network. *Trans. Am. Fish. Soc.* 138(5): 1138-1156. doi:10.1577/T07-245.1.
- Elliott, J. A., and Hurley, M. A. 1998. Population regulation in adult, but not juvenile, resident trout (*Salmo trutta*) in a Lake District stream. *J. Anim. Ecol.* 67(2): 280-286. doi:10.1046/j.1365-2656.1998.00185.x.
- Elliott, J. M. 1994. *Quantitative ecology and the brown trout*. Oxford GBR, Oxford University Press.
- Fernandez-Chacon, A., Genovart, M., Alvarez, D., Cano, J. M., Ojanguren, A. F., Rodriguez-Munoz, R., and Nicieza, A. G. 2015. Neighbouring populations, opposite dynamics: influence of body size and environmental variation on the demography of stream-resident brown trout (*Salmo trutta*). *Oecologia* 178(2): 379-389. doi:10.1007/s00442-015-3222-9.
- Finstad, A. G., Einum, S., Forseth, T., and Ugedal, O. 2007. Shelter availability affects behaviour, size-dependent and mean growth of juvenile Atlantic salmon. *Freshw. Biol.* 52(9): 1710-1718. doi:10.1111/j.1365-2427.2007.01799.x.
- George, E. I., and McCulloch, R. E. 1993. Variable Selection via Gibbs Sampling. *Journal of the American Statistical Association* 88(423): 881-889. doi:10.1080/01621459.1993.10476353.
- Ginot, V., Souchon, Y., Capra, H., Breil, P., and Valentin, S. 1998. Logiciel EVHA 2.0. Evaluation de l'habitat physique des poissons en rivière.
- Gouraud, V., Baglinière, J. L., Baran, P., Sabaton, C., Lim, P., and Ombredane, D. 2001. Factors regulating brown trout populations in two french rivers: Application of a dynamic population model. *Regul. River.* 17: 557-569.
- Gouraud, V., Capra, H., Sabaton, C., Tissot, L., Lim, P., Vandewalle, F., Fahrner, G., and Souchon, Y. 2008. Long-term simulations of the dynamics of trout populations on river reaches bypassed by hydroelectric installations—analysis of the impact of different hydrological scenarios. *River. Res. Applic.* 24(9): 1185-1205.
- Gouraud, V., Baran, P., Bardonnet, A., Beaufrère, C., Capra, H., Caudron, A., Delacoste, M., Lescaux, J. M., Naura, M., Ovidio, M., Poulet, N., Tissot, L., Sebaston, C., and Baglinière, J.-L. 2014. Sur quelles connaissances se baser pour évaluer l'état de santé des populations de truite commune (*Salmo trutta*)? *Hydroécologie Appliquée*: 1-28. doi:10.1051/hydro/2014001.
- Guimarães, M., Munguía-Steyer, R., Doherty, P. F., Jr., Martins, M., and Sawaya, R. J. 2014. Population Dynamics of the Critically Endangered Golden Lancehead Pitviper, *Bothrops insularis*: Stability or Decline? *PloS one* 9(4): e95203. doi:10.1371/journal.pone.0095203.
- Harwood, J., and Stokes, K. 2003. Coping with uncertainty in ecological advice: lessons from fisheries. *Trends in Ecology & Evolution* 18(12): 617-622. doi:10.1016/j.tree.2003.08.001.
- Hayes, D., Jones, M., Lester, N., Chu, C., Doka, S., Netto, J., Stockwell, J., Thompson, B., Minns, C., Shuter, B., and Collins, N. 2009. Linking fish population dynamics to habitat conditions: insights from the application of a process-oriented approach to several Great Lakes species. *Rev Fish Biol Fisheries* 19(3): 295-312. doi:10.1007/s11160-009-9103-8.
- Hayes, J. W. 1995. Spatial and temporal variation in the relative density and size of juvenile brown trout in the Kakanui River, North Otago, New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Fresh.* 29(3): 393-407. doi:10.1080/00288330.1995.9516674.
- Hayes, J. W., Olsen, D. A., and Hay, J. 2010. The influence of natural variation in discharge on juvenile brown trout population dynamics in a nursery tributary of the Motueka River, New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Fresh.* 44(4): 247-269. doi:10.1080/00288330.2010.509905.
- Heggenes, J., and Traaen, T. 1988. Downstream migration and critical water velocities in stream channels for fry of four salmonid species. *J. Fish Biol.* 32(5): 717-727. doi:10.1111/j.1095-8649.1988.tb05412.x.

- Heggenes, J. 1996. Habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) and young atlantic salmon (*S. salar*) in streams : Static and dynamic hydraulic modelling. *Regul. River.* 12(2-3): 155-169. doi:10.1002/(SICI)1099-1646(199603)12:2/3<155::AID-RRR387>3.0.CO;2-D.
- Joly, K., Klein, D. R., Verbyla, D. L., Rupp, T. S., and Chapin, F. S. 2011. Linkages between large-scale climate patterns and the dynamics of Arctic caribou populations. *Ecography* 34(2): 345-352. doi:10.1111/j.1600-0587.2010.06377.x.
- Keith, P., Persat, H., Feunteun, E., and Allardi, J. 2011. Les Poissons d'eau douce de France.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F., and 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. *Ecol. Freshw. Fish* 12: 1-59.
- Lamouroux, N., and Capra, H. 2002. Simple predictions of instream habitat model outputs for target fish populations. *Freshw. Biol.* 47: 1543–1556. doi:10.1046/j.1365-2427.2002.00879.x.
- Lecomte, J.-B., and Laplanche, C. 2012. A length-based hierarchical model of brown trout (*Salmo trutta fario*) growth and production. *Biometrical Journal* 54(1): 108-126. doi:10.1002/bimj.201100083.
- Lek, S. 2007. Uncertainty in ecological models. *Ecological Modelling* 207(1): 1-2. doi:10.1016/j.ecolmodel.2007.03.015.
- Li, Y., and Jiao, Y. 2015. Evaluation of stocking strategies for endangered white abalone using a hierarchical demographic model. *Ecological Modelling* 299: 14-22. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2014.11.031.
- Lobon-Cervia, J., and Rincon, P. A. 2004. Environmental determinants of recruitment and their influence on the population dynamics of stream-living brown trout *Salmo trutta*. *Oikos* 105(3): 641-646. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.12989.x.
- Lobón-Cervía, J. 2009. Why, when and how do fish populations decline, collapse and recover? The example of brown trout (*Salmo trutta*) in Rio Chaballos (northwestern Spain). *Freshw. Biol.* 54(6): 1149-1162. doi:10.1111/j.1365-2427.2008.02159.x.
- Lobón-Cervía, J. 2012. Density-dependent mortality in adults, but not juveniles, of stream-resident brown trout (*Salmo trutta*). *Freshw. Biol.* 57(10): 2181-2189. doi:10.1111/j.1365-2427.2012.02863.x.
- Lobón-Cervía, J., Budy, P., and Mortensen, E. 2012. Patterns of natural mortality in stream-living brown trout (*Salmo trutta*). *Freshw. Biol.* 57(3): 575-588. doi:10.1111/j.1365-2427.2011.02726.x.
- Lobón-Cervía, J. 2013. Recruitment and survival rate variability in fish populations: density-dependent regulation or further evidence of environmental determinants? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 71(2): 290-300. doi:10.1139/cjfas-2013-0320.
- Malthus, T. 1798. An essay on the principle of population. London, J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard.
- McMahon, S. M., Dietze, M. C., Hersh, M. H., Moran, E. V., and Clark, J. S. 2009. A Predictive Framework to Understand Forest Responses to Global Change. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1162(1): 221-236. doi:10.1111/j.1749-6632.2009.04495.x.
- Michielsens, C. G. J., McAllister, M. K., Kuikka, S., Mäntyniemi, S., Romakkaniemi, A., Pakarinen, T., Karlsson, L., and Uusitalo, L. 2008. Combining multiple Bayesian data analyses in a sequential framework for quantitative fisheries stock assessment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65(5): 962-974. doi:10.1139/f08-015.
- Myrvold, K. M., and Kennedy, B. P. 2015. Local habitat conditions explain the variation in the strength of self-thinning in a stream salmonid. *Ecology and Evolution* 5(16): 3231-3242. doi:10.1002/ece3.1591.
- Newman, K., Buckland, S. T., Morgan, B., King, R., Borchers, D. L., Cole, D., Besbeas, P., Gimenez, O., and Thomas, L. 2014. *Modelling Population Dynamics*, Springer-Verlag New York.
- Nicola, G. G., Almodóvar, A., Jonsson, B., and Elvira, B. 2008. Recruitment variability of resident brown trout in peripheral populations from southern Europe. *Freshw. Biol.* 53(12): 2364-2374. doi:10.1111/j.1365-2427.2008.02056.x.
- Nislow, K. H., and Armstrong, J. D. 2012. Towards a life-history-based management framework for the effects of flow on juvenile salmonids in streams and rivers. *Fisheries Management and Ecology* 19(6): 451-463. doi:10.1111/j.1365-2400.2011.00810.x.
- O'Hara, R. B., and Sillanpaa, M. J. 2009. A review of Bayesian variable selection methods: what, how and which. 85-117. doi:10.1214/09-BA403.
- Parent, E., and Rivot, E. 2013. *Introduction to Hierarchical Bayesian Modeling for Ecological Data*, Chapman and Hall/CRC
- Petitgas, P., Rijnsdorp, A. D., Dickey-Collas, M., Engelhard, G. H., Peck, M. A., Pinnegar, J. K., Drinkwater, K., Huret, M., and Nash, R. D. M. 2013. Impacts of climate change on the complex life cycles of fish. *Fisheries Oceanography* 22(2): 121-139. doi:10.1111/fog.12010.

- Piffady, J., Parent, É., and Souchon, Y. 2013. A hierarchical generalized linear model with variable selection: studying the response of a representative fish assemblage for large European rivers in a multi-pressure context. *Stoch Environ Res Risk Assess* 27(7): 1719-1734. doi:10.1007/s00477-013-0709-y.
- Plummer, M., Stukalov, A., and Denwood, M. (2015). *rjags* 3-15.
- Poff, L. N., Olden, J. D., Merritt, D. M., and Pepin, D. M. 2007. Homogenization of regional river dynamics by dams and global biodiversity implications. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104(14): 5732-5737.
- Quinn, T. J., and Deriso, R. B. 1999. *Quantitative fish dynamics*, Oxford University Press, New York.
- Railsback, S. F., Harvey, B. C., Jackson, S. K., and Lamberson, R. H. 2009. InSTREAM: the individual-based stream trout research and environmental assessment model. Gen. Tech. Rep. Albany, CA: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station
- Ricker, W. E. 1954. Stock and Recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 11(5): 559-623. doi:10.1139/f54-039.
- Rivot, E., and Prévost, E. 2002. Hierarchical Bayesian analysis of capture-mark-recapture data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59(11): 1768-1784. doi:10.1139/f02-145.
- Rivot, E., Prévost, E., Parent, E., and Baglinière, J. L. 2004. A Bayesian state-space modelling framework for fitting a salmon stage-structured population dynamic model to multiple time series of field data. *Ecological Modelling* 179(4): 463-485. doi:http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.05.011.
- Rochette, S., Le Pape, O., Vigneau, J., and Rivot, E. 2013. A hierarchical Bayesian model for embedding larval drift and habitat models in integrated life cycles for exploited fish. *Ecol. Appl.* 23(7): 1659-1676. doi:10.1890/12-0336.1.
- Sabaton, C., and Miquel, J. 1993. La méthode des micro-habitats : un outil d'aide au choix d'un débit réservé à l'aval des ouvrages hydroélectriques. *Expérience d'Electricité de France. Hydroécologie appliquée* 5(1): 127-163
- Sabaton, C., Souchon, Y., Capra, H., Gouraud, V., Lascaux, J. M., and Tissot, L. 2008. Long-term brown trout populations responses to flow manipulation. *River. Res. Applic.* 24(5): 476-505. doi:10.1002/rra.1130.
- Schaub, M., Gimenez, O., Sierro, A., and Arlettaz, R. 2007. Use of Integrated Modeling to Enhance Estimates of Population Dynamics Obtained from Limited Data. *Conservation Biology* 21(4): 945-955. doi:10.1111/j.1523-1739.2007.00743.x.
- Schaub, M., and Abadi, F. 2011. Integrated population models: a novel analysis framework for deeper insights into population dynamics. *Journal of Ornithology* 152(S1): 227-237. doi:10.1007/s10336-010-0632-7.
- Simmonds, E. J., Portilla, E., Skagen, D., Beare, D., and Reid, D. G. 2010. Investigating agreement between different data sources using Bayesian state-space models: an application to estimating NE Atlantic mackerel catch and stock abundance. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 67(6): 1138-1153. doi:10.1093/icesjms/fsq013.
- Swain, D. P., Jonsen, I. D., Simon, J. E., and Myers, R. A. 2009. Assessing threats to species at risk using stage-structured state-space models: mortality trends in skate populations. *Ecol. Appl.* 19(5): 1347-1364. doi:10.1890/08-1699.1.
- Tharme, R. E. 2003. A global perspective on environmental flow assessment : emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers. *River. Res. Applic.* 19: 397-441.
- Tissot, L., Bret, V., Capra, H., Baran, P., and Gouraud, V. 2016. Main potential drivers of trout population dynamics in bypassed stream sections. *Ecol. Freshw. Fish.*
- Unfer, G., Hauer, C., and Lautsch, E. 2011. The influence of hydrology on the recruitment of brown trout in an Alpine river, the Ybbs River, Austria. *Ecol. Freshw. Fish* 20(3): 438-448. doi:10.1111/j.1600-0633.2010.00456.x.
- Van Winkle, W., Jager, Y., and Holcomb, B. 1998. An individual-based model for sympatric populations of brown and rainbow trout. Oak ridge
- Vøllestad, L. A., and Olsen, E. M. 2008. Non-additive effects of density-dependent and density-independent factors on brown trout vital rates. *Oikos* 117(11): 1752-1760. doi:10.1111/j.1600-0706.2008.16872.x.
- Vøllestad, L. A., Serbezov, D., Bass, A., Bernatchez, L., Olsen, E. M., and Taugbøl, A. 2012. Small-scale dispersal and population structure in stream-living brown trout (*Salmo trutta*) inferred by mark-

- recapture, pedigree reconstruction, and population genetics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 69(9): 1513-1524. doi:doi:10.1139/f2012-073.
- Watz, J., and Piccolo, J. J. 2011. The role of temperature in the prey capture probability of drift-feeding juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Ecol. Freshw. Fish* 20(3): 393-399. doi:10.1111/j.1600-0633.2010.00470.x.
- Young, R. G., Hayes, J. W., Wilkinson, J., and Hay, J. 2010. Movement and mortality of adult brown trout in the Motupiko River, New Zealand: effects of water temperature, flow, and flooding. *Trans. Am. Fish. Soc.* 139(1): 137-146. doi:10.1577/T08-148.1.

Appendix A: Detailed modeling of the life-cycle

A1. Calculation of the BH equation

Change in D_k (density of age-stage k) was modeled by 1-month time steps. Mortality processes were described by the alternative formulation of the Beverton and Holt (1957) relationship.

Monthly per capita mortality rate (PCMR) was considered for density-independent mortality δ_m , density-dependent mortality γ_m and population density D_m ($D_m = N_m/S$, S being the total studied area).

$$(A1.1) \quad \frac{1}{N_m} \cdot \frac{dN_m}{dm} = -\delta_m - \gamma_m \cdot D_m = -\delta_m - \frac{\gamma_m}{S} \cdot N_m$$

Simple algebra on eq. (A1.1) leads to:

$$(A1.2) \quad \begin{aligned} &\leftrightarrow \frac{dN_m}{N_m + \frac{\gamma_m}{S} \cdot N_m^2} = -\delta_m \cdot dm \\ &\leftrightarrow \frac{dN_m}{N_m} - \frac{dN_m}{\frac{\delta_m \cdot S}{\gamma_m} + N_m} = -\delta_m \cdot dm \quad (\text{by the method of partial fractions}) \end{aligned}$$

Assuming δ_m and γ_m to be constant during the considered period, (A1.2) can be integrated from m_0 to m_1 ($m_1 = m_0 + \Delta m$):

$$(A1.3) \quad \begin{aligned} &\int_{N=N_{m_0}}^{N=N_{m_1}} \frac{dN_m}{N_m} - \int_{N=N_{m_0}}^{N=N_{m_1}} \frac{dN_m}{\frac{\delta_m \cdot S}{\gamma_m} + N_m} = - \int_{m=m_0}^{m=m_1} \delta_m \cdot dm \\ &\leftrightarrow \ln(N_{m_1}) - \ln(N_{m_0}) - \left[\ln\left(\frac{\delta_m \cdot S}{\gamma_m} + N_{m_1}\right) - \ln\left(\frac{\delta_m \cdot S}{\gamma_m} + N_{m_0}\right) \right] = -\delta_m \cdot \Delta m \quad (\text{as } \frac{\delta_m \cdot S}{\gamma_m} > 0) \\ &\leftrightarrow \frac{N_{m_1}}{\frac{\delta_m \cdot S}{\gamma_m} + N_{m_1}} = \frac{N_{m_0}}{\frac{\delta_m \cdot S}{\gamma_m} + N_{m_0}} \cdot e^{-\delta_m \cdot \Delta m} \\ &\leftrightarrow \frac{1}{N_{m_1}} = \frac{\gamma_m}{\delta_m \cdot S} \left[\frac{\frac{\delta_m \cdot S}{\gamma_m} + N_{m_0} \cdot (1 - e^{-\delta_m \cdot \Delta m})}{N_{m_0} \cdot e^{-\delta_m \cdot \Delta m}} \right] \\ &\leftrightarrow N_{m_1} = \frac{N_{m_0}}{e^{\delta_m \cdot \Delta m} + \frac{\gamma_m}{\delta_m \cdot S} \cdot (e^{\delta_m \cdot \Delta m} - 1) \cdot D_{m_0}} \\ &\leftrightarrow D_{m_1} = \frac{D_{m_0}}{e^{\delta_m \cdot \Delta m} + \frac{\gamma_m}{\delta_m \cdot S} \cdot (e^{\delta_m \cdot \Delta m} - 1) \cdot D_{m_0}} \end{aligned}$$

This relation (A1.3) hereafter denoted $D_{m_1} = BH(D_{m_0}, \delta, \gamma, \Delta m)$ is an alternative formulation of the Beverton-Holt stock recruitment relation with slope at the origin α and maximum asymptotic recruitment (or carrying capacity of the river) β :

$$(A1.4) \quad \begin{cases} N_{\Delta m} = \frac{\alpha \cdot N_{m_0}}{1 + \alpha \cdot \beta \cdot N_{m_0}} \\ \alpha = e^{-\delta \cdot \Delta m} \\ \beta = \frac{1}{\frac{\gamma}{\delta} (e^{\delta \cdot \Delta m} - 1)} \end{cases}$$

The model assumed constant mortality throughout a given age-stage k . Equation (A1.3) can relate densities of successive age-stages by considering the duration of the whole age-stage Δm_k :

$$D_{k+1} = BH(D_k, \delta_k, \gamma_k, \Delta m_k)$$

It could also be used to express intermediate densities within a given age-stage k (from m_0 to $m_0 + \Delta m$):

$$D_{k, m_0 + \Delta m} = BH(D_{k, m_0}, \delta_k, \gamma_k, \Delta m)$$

A2. Detailed life-cycle

We detail here the equations describing all steps of the brown trout life-cycle presented in (Fig.). These processes are associated with process errors taking account of unpredictable between-year variations around the expected process, as presented in the Methods section. For the sake of clarity, we did not index densities with the year y and the reach r considered (D_k being a simplification of $D_{k,y,r}$). Full indexing appears on Fig..

Spawning (p1)

Density of spawning adults $D_{Ad_{Spw}}$ in December (Elliott 1994) was multiplied by the brown trout sex-ratio φ , number of eggs per kg of females ψ and the weight (in kg) of adult brown trout $Kg_{Ad,r}$ to express the density of produced eggs D_{Egg} .

$$(Eq. A2.1) \quad D_{Egg} = D_{Ad_{Spw}} \cdot \varphi \cdot \psi \cdot Kg_{Ad,r}$$

As we did not have local information on spawning processes for all reaches, previous studies on French trout populations were used to obtain global estimates for φ and ψ . Their prior distributions were informative and centered on estimates found in the literature for the 3 parameters (Table). $Kg_{Ad,r}$ was given in all reaches r by field measurements (inter-annual median of measured weights).

Under-gravel egg mortality (p2)

We then assumed that no density-dependent mortality occurred during incubation and that emergence started in March (Gouraud et al. 2014). Initial densities of emergent fry D_{Ei} were then modeled assuming only density-independent mortality δ_{Egg} operating on D_{Egg} for 3 months.

$$(Eq. A2.2) \quad D_{Ei} = BH(D_{Egg}, \delta_{Egg}, \gamma_{Egg} = 0, \Delta m_{Egg} = 3)$$

Again, we did not have local information on monthly under-gravel mortality for all reaches, and we used a global informative prior for δ_{Egg} (Table), consistent with the observed survival rate of 90% for the whole period (Bardonnnet and Prévost 1994).

Abiotic mortality during emergence: flow velocity (p3)

Emergence lasts up to 2 months (Elliott 1994), grouping together emergence in itself and early post-emergence, which are both sensitive. During emergence, fry mortality occurs when flow velocity becomes too high (Heggenes and Traaen 1988; Armstrong et al. 2003). The influence of flow velocity was then modeled as an excess-mortality rate μ , operating when $V_{10,E}$ (flow velocity for more than 10% of the time during emergence) was higher than a threshold Z (in $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$):

$$\text{(Eq. A2.3)} \quad \begin{cases} D_{E_v} = D_{E_i} & \text{if } V_{10,r,E} < Z \\ D_{E_v} = D_{E_i} \cdot (1 - \mu) & \text{if } V_{10,r,E} \geq Z \end{cases}$$

As flow velocity has the same implications everywhere, we assumed the process was operating similarly in all reaches: parameters μ and Z were therefore estimated globally.

Prior distributions for these parameters and all the following were weakly informative (Table).

Mortality process during emergence (p4)

Emergence is also characterized by high mortality while the young trout establish feeding territories (Elliott 1994). We modeled natural fry mortality on specific mortality rates for these 2 months:

$$\text{(Eq. A2.4)} \quad D_0 = BH(D_{E_v}, \delta_E, \gamma_E, \Delta m_E = 2)$$

Available data (summer samplings) did not allow precise estimation of inter-reach variability in mortality during emergence. To ensure the convergence of the model, we had to estimate δ_E and γ_E globally. Inter-year variations in emergence mortality (mostly linked to abiotic conditions) are known to be high (e.g., Hayes et al. 2010; Lobón-Cerviá et al. 2012). We therefore assumed, for this first step of modeling, that inter-reach variations were comparatively negligible.

Mortality process during the end of the first year (Age-stage 0; p5)

After this critical period, we assumed constant monthly mortality (δ_0 and γ_0) during the last 10 months of the first year of life, (age-stage 0 in Fig.). We modeled density for an intermediate state of age-stage 0, $D_{0_{spl}}$, at the month of sampling (Δm_{spl} months after the beginning of the age-stage). This intermediate state was used to compute the likelihood of the model.

$$\text{(Eq. A2.5)} \quad \begin{cases} D_{0_{spl}} = BH(D_0, \delta_0, \gamma_0, \Delta m = \Delta m_{spl}) \\ D_1 = BH(D_{0_{spl}}, \delta_0, \gamma_0, \Delta m = 12 - \Delta m_{spl}) \end{cases}$$

Inter-reach variation in mortality during age-stage 0 were not identified by our preliminary analyses (Appendix B). Those parameters were therefore estimated globally.

Mortality process during the second year of life (Age-stage 1; p6)

Trout from age-stage 1 surviving the 2nd year of life become 2+ trout (age-stage 2 being a subset of the adult age-stage):

$$(Eq. A2.6) \quad \begin{cases} D_{1_{Spl}} = BH(D_1, \delta_1, \gamma_{1,r}, \Delta m = \Delta m_{Spl}) \\ D_2 = BH(D_{1_{Spl}}, \delta_1, \gamma_{1,r}, \Delta m = 12 - \Delta m_{Spl}) \end{cases}$$

Preliminary analyses (Appendix B) revealed inter-reach variations in density-dependent mortality γ_1 but not density-independent mortality δ_1 . Thus, a hierarchical setting was used for γ_1 while δ_1 was estimated globally.

Adult mortality (p7)

The adult age-stage combined fish of several ages (2+ and older).

$$(Eq. A2.7) \quad \begin{cases} D_{Ad} = D_2 + D_{>2} \\ D_{Ad_{Spl}} = BH(D_{Ad}, \delta_{Ad,r}, \gamma_{Ad,r}, \Delta m = \Delta m_{Spl}) \\ D_{>2} = BH(D_{Ad_{Spl}}, \delta_{Ad,r}, \gamma_{Ad,r}, \Delta m = 12 - \Delta m_{Spl}) \end{cases}$$

Preliminary analyses (Appendix B) revealed inter-reach variations in both density-dependent mortality γ_{Ad} and density-independent mortality δ_{Ad} . Thus, a hierarchical setting was used for these parameters.

Spawning adults (p8)

Finally, the density of spawning adults in December was related to the mortality of adults from sampling to spawning (Δm_{Spw} months after sampling):

$$(Eq. A2.8) \quad DAd_{Spw} = BH(D_{Ad_{Spl}}, \delta_{Ad}, \gamma_{Ad}, \Delta m = \Delta m_{Spw})$$

A3. Appendix A: References

- Armstrong, J. D., Kemp, P. S., Kennedy, G. J. A., Ladle, M., and Milner, N. J. 2003. Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fish. Res.* 62(2): 143-170. doi:10.1016/S0165-7836(02)00160-1.
- Bardonnet, A., and Prévost, E. 1994. Survie sous gravier de la truite (*Salmo trutta*) dans un affluent du Scorff.
- Beverton, R. J. H., and Holt, S. J. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. London, UK, Chapman & Hall.
- Elliott, J. M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford GBR, Oxford University Press.
- Gouraud, V., Baran, P., Bardonnet, A., Beaufrère, C., Capra, H., Caudron, A., Delacoste, M., Lescaux, J. M., Naura, M., Ovidio, M., Poulet, N., Tissot, L., Sebaston, C., and Baglinière, J.-L. 2014. Sur quelles connaissances se baser pour évaluer l'état de santé des populations de truite commune (*Salmo trutta*)? *Hydroécologie Appliquée*: 1-28. doi:10.1051/hydro/2014001.
- Hayes, J. W., Olsen, D. A., and Hay, J. 2010. The influence of natural variation in discharge on juvenile brown trout population dynamics in a nursery tributary of the Motueka River, New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Fresh.* 44(4): 247-269. doi:10.1080/00288330.2010.509905.
- Heggenes, J., and Traaen, T. 1988. Downstream migration and critical water velocities in stream channels for fry of four salmonid species. *J. Fish Biol.* 32(5): 717-727. doi:10.1111/j.1095-8649.1988.tb05412.x.
- Lobán-Cervía, J., Budy, P., and Mortensen, E. 2012. Patterns of natural mortality in stream-living brown trout (*Salmo trutta*). *Freshw. Biol.* 57(3): 575-588. doi:10.1111/j.1365-2427.2011.02726.x.

Appendix B: Identifying inter-reach variations in mortality

We constructed a first model with a fully exchangeable setting on mortality rates of age-stages 0 , 1 and Ad . The aim of this first model was to help identify mortality rates that were stable across reaches, using the inter-reach scatter of the posterior mean of PDF. We observed low variability (<10% of relative standard deviation (RSD) in the posterior mean of the PDF) in half of the mortality rates (δ_0 , γ_0 and δ_1), indicating that taking into account inter-reach variability for these parameters would unnecessarily complicate the model. We then chose a global setting for them, to enhance statistical power. In contrast, high variations between reaches (>50% of RSD) were observed for the others (γ_1 , δ_{Ad} and γ_{Ad}), suggesting significant local differences that needed to be explained.

Table B.1. Relative standard deviation in the mean of the posterior PDF of mortality rates.

Mortality rate	RSD (%)
δ_0	2.18
γ_0	9.58
δ_1	3.21
γ_1	211.23
δ_{Ad}	111.70
γ_{Ad}	60.20

Annexes

Annexe 1 : Caractéristiques des stations

Table A1.1. Caractéristiques physiques des 45 stations étudiées

Nom station	Code station	Cours d'Eau	Inf.	X (WGS84)	Y (WGS84)	Pente (%)	Altitude (m)	Distance à la source (m)	Taille BV (km ²)
Pont d'Arteil	AD1	Adour	TCC	0,2088	42,9971	1,13	735	17,6	145
Gripp	AG1	Adour	TCC	0,2114	42,9351	4,45	1089	8,3	47
Pont Biau	AP1	Adour	NAT	0,2734	42,9455	1,76	1075	8,8	53
Le Taillat	AP3	Adour	TCC	0,2449	42,9703	2,62	920	13,2	71
Trassouet	AP4	Adour	TCC	0,2321	42,9868	3,29	815	15,5	76
Tourmalet	AT1	Adour	TCC	0,2022	42,9267	8,13	1210	6,2	27
Le Clat	AUD2	Aude	TCC	2,2012	42,7731	2	470	48,97	334
Bes	BES	Bes	NAT	6,2605	44,2620	1	980	15	135
Besbre	BESB	Besbre	NAT	3,7392	46,0242	1,5	535	14	60
Aval Arreau	BEY1	Neste d'Aure	TCC	0,3632	42,9172	0,72	715	35,26	555
Ardengost	BEY2	Neste d'Aure	TCC	0,3717	42,9383	0,72	688	37,82	573
Escalere	BEY3	Neste d'Aure	TCC	0,3763	42,9491	2,4	688	39,26	605
TCC Breil Amont	BREIL1	Roya	TCC	7,5160	43,9361	1,46	286,6	37	455
TCC Breil Aval	BREIL2	Roya	TCC	7,5204	43,9241	1,43	251,1	40	467
Chateauneuf-de-Randon	CHAP	Chapeauroux	NAT	3,7050	44,6760	0,8	1095	23	124
Claree	CLAR	Clarée	NAT	6,6794	44,9297	7,4	1370	28	188
Couze Pavin	COUZ	Couze Pavin	NAT	3,0016	45,5422	2	645	18	71
Dourbie	DOUR	Dourbie	NAT	3,4915	44,0753	0,3	1040	10	35
Cussac Moulin Lavalette	EPI	Epie	NAT	2,9273	44,9625	1,8	910	18	62
Amont Scarassoui	FON2	Roya	TCC	7,5706	44,0229	3,1	493	21	273
Aval Scarassoui	FON3	Roya	TCC	7,5652	44,0203	3,2	483	22	278
Confluence Estaing	GA1	Gave d'Azun	NAT	-0,1496	42,9801	2,95	660	21,5	113
Aval Nouaux	GA2	Gave d'Azun	TCC	-0,1331	42,9853	2,03	600	23,2	198
Arrieulat	GA3	Gave d'Azun	TCC	-0,1048	42,9998	2,48	460	27,2	207
Confl. Boularic	GA4	Gave d'Azun	NAT	-0,1882	42,9682	1,08	841	18	101
Relais d'Espagne	GG1	G. de Gavarnie	TCC	0,0132	42,8021	2,16	950	21,3	199
Pain de Sucre	GG3	G. de Gavarnie	NAT	0,0015	42,7600	2,4	1215	16	86
Gave d'Heas	GH1	G. de Gavarnie	TCC	0,0177	42,7884	3,6	995	12,9	84
Pont Neuf	LIG0	Lignon Forez	NAT	3,8956	45,6858	2,9	690	11,11	70
Pont du Diable	LIG1	Lignon Forez	TCC	3,9347	45,6951	3,5	560	15,61	117
Vaux	LIG2	Lignon Forez	TCC	3,9715	45,7097	2,2	460	21,49	128
Irvillac	MIGN	Mignonne	NAT	-4,2189	48,3850	5,9	15	18	68
Cires	OUE1	Neste d'Oueil	NAT	0,5180	42,8513	2	1237	4,4	13
Mayregne	OUE2	Neste d'Oueil	NAT	0,5405	42,8398	3,8	1165	6,7	24
St Paul d'Oueil	OUE3	Neste d'Oueil	NAT	0,5483	42,8244	4,4	1051	9	31
Rebenty	REBE	Rebenty	NAT	2,0386	42,8180	6	716	12	28
Basse Valette	ROIP1	Roizonne	NAT	5,8566	44,9362	2,5	870	15,44	76
Maison Durand	ROIP2	Roizonne	TCC	5,8567	44,9144	4	740	18,27	86
Senouire	SENO	Senouire	NAT	3,6545	45,2533	1,5	820	22	84
Confl. Rioumajou	STLA2	Neste d'Aure	TCC	0,2944	42,7990	3	942	18,94	186
Carriere Mir	STLA3	Neste d'Aure	TCC	0,3095	42,8064	3,03	872	21,17	250
St-Sauveur-Lendelin	TAU	Taute	NAT	-1,4006	49,1358	5,1	34	9	23
Tech	TECH	Tech	NAT	2,3845	42,4114	10	1200	3	12
Moulin de Kerloc'h	TRI	Trieux	NAT	-3,0881	48,4569	13,2	114	15	91
Truyere	TRUY	Truyère	NAT	3,5252	44,7206	3,5	1320	4	9

Table A1.2. Caractéristiques hydrauliques, thermiques et biologiques des 45 stations étudiées

Code station	Q50 (m ³ .s ⁻¹)	Longueur (m)	Largeur au Q50 (m)	Diamètre médian substrat (cm)	Vitesse de courant au Q50 (m.s ⁻¹)	Température de l'eau médiane (°C)	0+		1+		Adultes		Utilisation		
							Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type	Article 1	Article 2	Article 3
AD1	1,35	82	9,15	1,5	0,44	8,68	20,31	16,51	20,71	12,48	11,57	6,31			
AG1	0,3	76	4,91	2,4	0,3	7,08	20	16,44	17,54	9,15	16,18	5,69			
AP1	1,01	85	7,25	0,4	0,61	7,25	15,55	13,75	9,17	5,15	10,76	6,56			
AP3	0,27	53	4,85	1,1	0,2	8,55	18,4	16,48	14,61	12,09	8,93	3,83			
AP4	0,29	64	6,48	1,1	0,17	8,55	25,13	36,3	16,87	18,02	11,45	8,63			
AT1	0,16	42	3,57	1,4	0,22	5,78	13,94	14,01	9,26	6,62	12,7	4,17			
AUD2	0,67	125	11,45	1,5	0,25	9,25	7,78	4,2	5,23	2,98	4,55	1,46			
BES	1,19	146	8,13	4,6	0,52	7,67	5,33	7,82	3,97	3,14	3,52	2,72			
BESB	1,78	108	6,63	4,6	0,67	8,69	7,74	5,5	6,96	3,34	7,29	1,5			
BEY1	1,69	165	12,98	1,5	0,34	9,24	9,41	5,78	7,71	5,07	3,8	2,01			
BEY2	1,94	158	14,44	0,6	0,59	9,24	18,03	12,06	7,27	5,22	2,72	1,3			
BEY3	2,15	174	12,97	1,5	0,46	9,24	19,16	14,62	8,73	6,28	3,88	1,97			
BREIL1	2,21	124					5,33	6,6	2,95	2,18	1,4	0,83			
BREIL2	2,27	78					12,7	13,67	10,54	8,92	3,46	2,3			
CHAP	1,09	162	7,81	0,2	0,33	7,71	5,78	3,32	3,65	1,48	3,72	0,97			
CLAR	2,8	132	13,09	0,8	0,51	5,79	9,91	8,66	5,84	3,65	12,94	4,25			
COUZ	0,91	136	8,74	1,2	0,25	8,11	10,16	8,49	8,63	5,12	6,64	3,85			
DOUR	1,13	135	13,72	1,3	0,21	6,06	8,1	6,62	4,1	2,21	2,33	0,82			
EPI	0,95	135	7,49	2	0,33	7,76	20,24	10,55	9,76	3,38	6,47	2,02			
FON2	0,43	106	6	4	0,25	9,22	20,13	16,35	9,78	8,1	4,65	3,23			
FON3	1,13	61					19,78	18,63	10,87	6,35	3,27	1,68			
GA1	0,7	62	8,46	1,7	0,27	8,86	9,92	10,59	10,64	6,03	9,61	5,76			
GA2	0,96	82	10	1,1	0,3	9,39	6,11	7,06	8,98	6,43	6,69	1,69			
GA3	1	62	10,94	1,2	0,28	9,39	18,03	17,38	11,28	6,32	6,85	3,45			
GA4	1,22	95	10,78	0,5	0,34	8,47	14,94	4,03	18,52	4,69	18,1	4,18			
GG1	1,96	88	15,5	0,3	0,49	7,61	12,48	13,16	6,47	3,78	6,5	2,31			
GG3	2,5	66	10,71	1,3	0,57	6,74	5,23	4,25	7,08	3,94	8,27	2,42			
GH1	0,9	65	9,27	1,2	0,29	7,34	16,74	16,03	16,02	6,03	11,37	4,36			
LIG0	1,05	124	7,26	1,2	0,44	7,44	5,34	3,08	4,82	1,74	5,05	1,99			
LIG1	0,38	148	6,84	1,6	0,17	8,16	7,07	4,01	5,41	2,63	6,1	1,75			
LIG2	0,27	127	5,74	6,4	0,16	8,01	4,42	2,68	3,46	2,3	4,87	1,94			
MIGN	0,82	105	7,11	0,3	0,29	11	4,05	2,16	5,47	2,32	4,1	0,89			
OUE1	0,2	171	3,75	0,2	0,26	7,6	24,85	17,71	15,75	9,41	14,85	3,27			
OUE2	0,31	147	4,6	0,4	0,27	7,6	31,62	19,66	25,37	12,03	17,08	6,47			
OUE3	0,48	144	4,95	1	0,36	7,6	21,13	14,45	18,93	10,13	14,68	4,64			
REBE	0,45	116	5,03	1,5	0,45	8,53	8,79	7,46	9,69	5,62	6,53	2,38			
ROIP1	2,17	150	9,3	1,6	0,85	8,18	9,63	11,28	6,63	4,64	4,68	2,33			
ROIP2	0,33	100	7,39	1,6	0,25	8,28	16,48	27,77	10,72	8,18	7,3	4,23			
SENO	0,49	166	7,09	0,6	0,26	7,56	13,55	8,97	10,49	6,17	7,37	2,8			
STLA2	1,29	155	9,02	1,5	0,47	7,73	7,23	5,75	5,59	3,28	4,15	1,85			
STLA3	1,42	111	8,21	1,5	0,37	7,73	8,68	5,87	8,14	4,83	3	1,87			
TAU	0,12	125	3,86	0	0,1	11,26	7,61	5,56	4,43	2,22	4,45	2,68			
TECH	0,69	95	5,02	1,3	0,45	6,77	27,71	14,45	9,08	3,82	5,9	2,31			
TRI	0,77	84	6,95	1,3	0,36	11,15	3,78	2,26	9,12	4,17	3,73	1,67			
TRUY	0,2	179	2,86	0,1	0,26	6,56	25,87	21,88	20,29	16,43	6,1	4,88			

Annexe 2 : Fiches descriptives des stations

AD1
 Pont d'Arteil
 Riv : Adour
 Bassin : Adour
 TCC

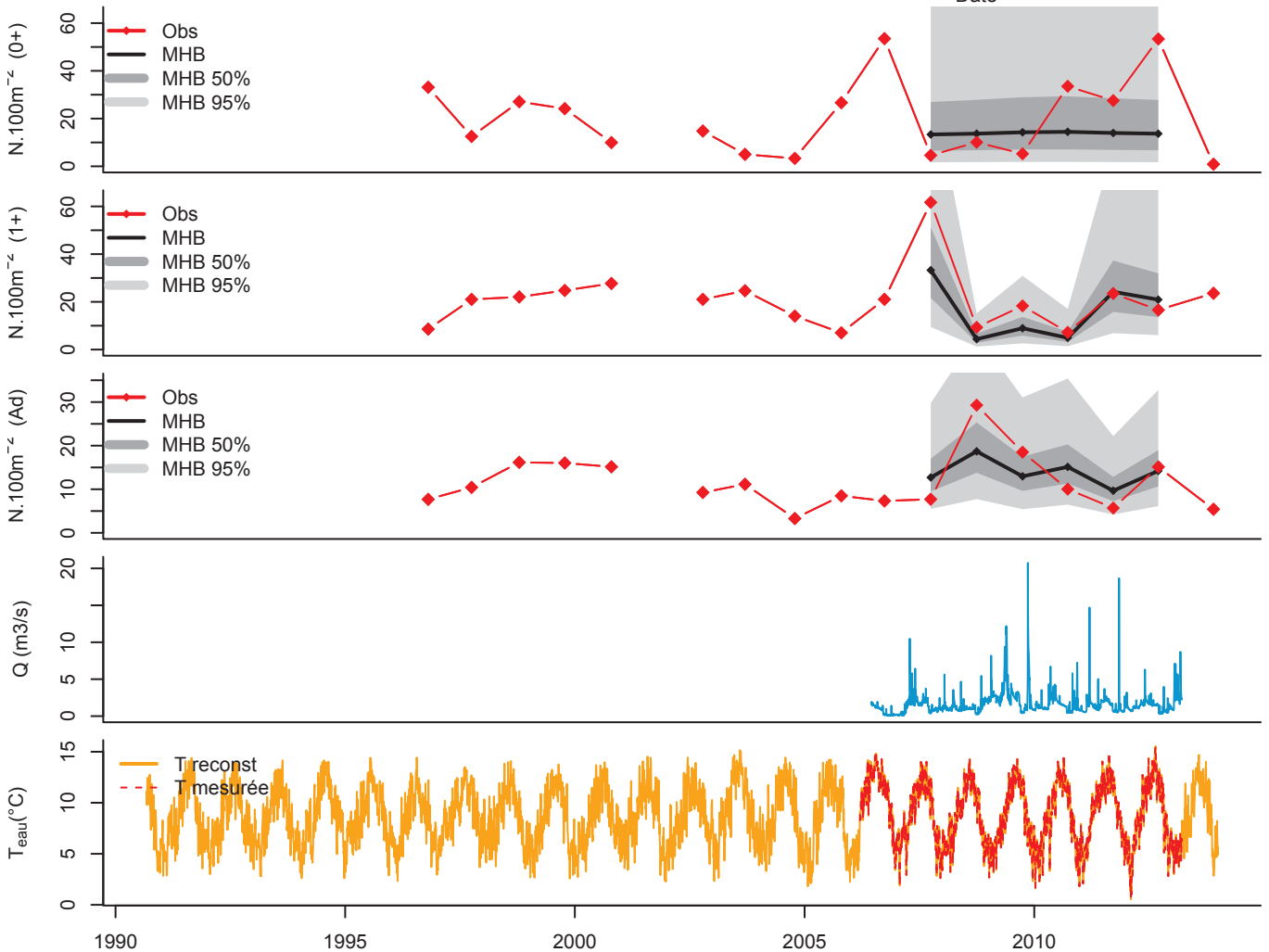
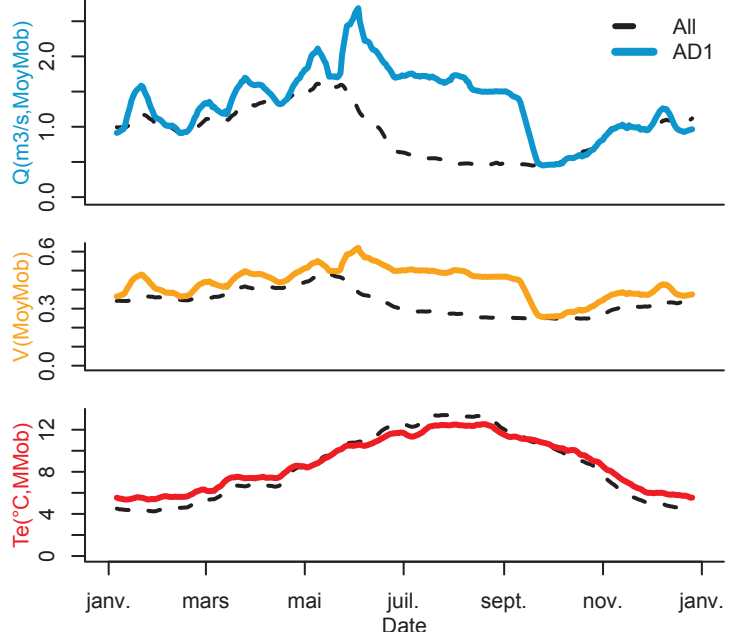
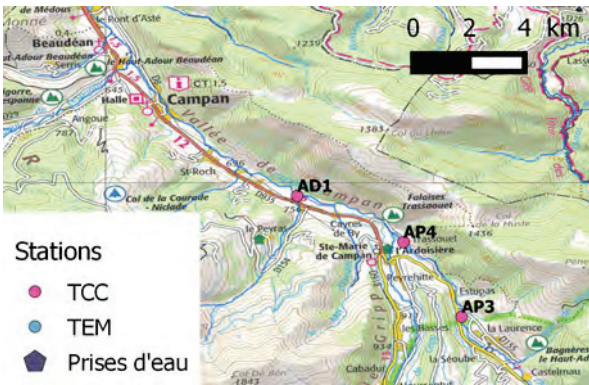


	AD1	1e quart.	Med.	3e quart.
Alt (m)	735	560	815	1040
Pente	1.1	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	145	60	86	198
D source (m)	17.6	12.0	18.0	22.0
%S Caches	2.9	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	1.4	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.4	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	9.2	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	82.2	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	8.7	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	15.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	20.3	7.6	12.5	19.2
sd D0	16.5	5.7	10.5	16.0
moy D1	20.7	5.8	9.1	10.9
sd D1	12.5	3.3	5.1	6.6
moy DAd	11.6	4.1	6.5	9.6
sd DAd	6.3	1.9	2.4	4.2

Article 1 | Article 2 | Article 3



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 0.20878
 Y : 42.99706



AG1

Gripp Fontaine Bagnet

Riv : Adour
Bassin : Adour
TCC

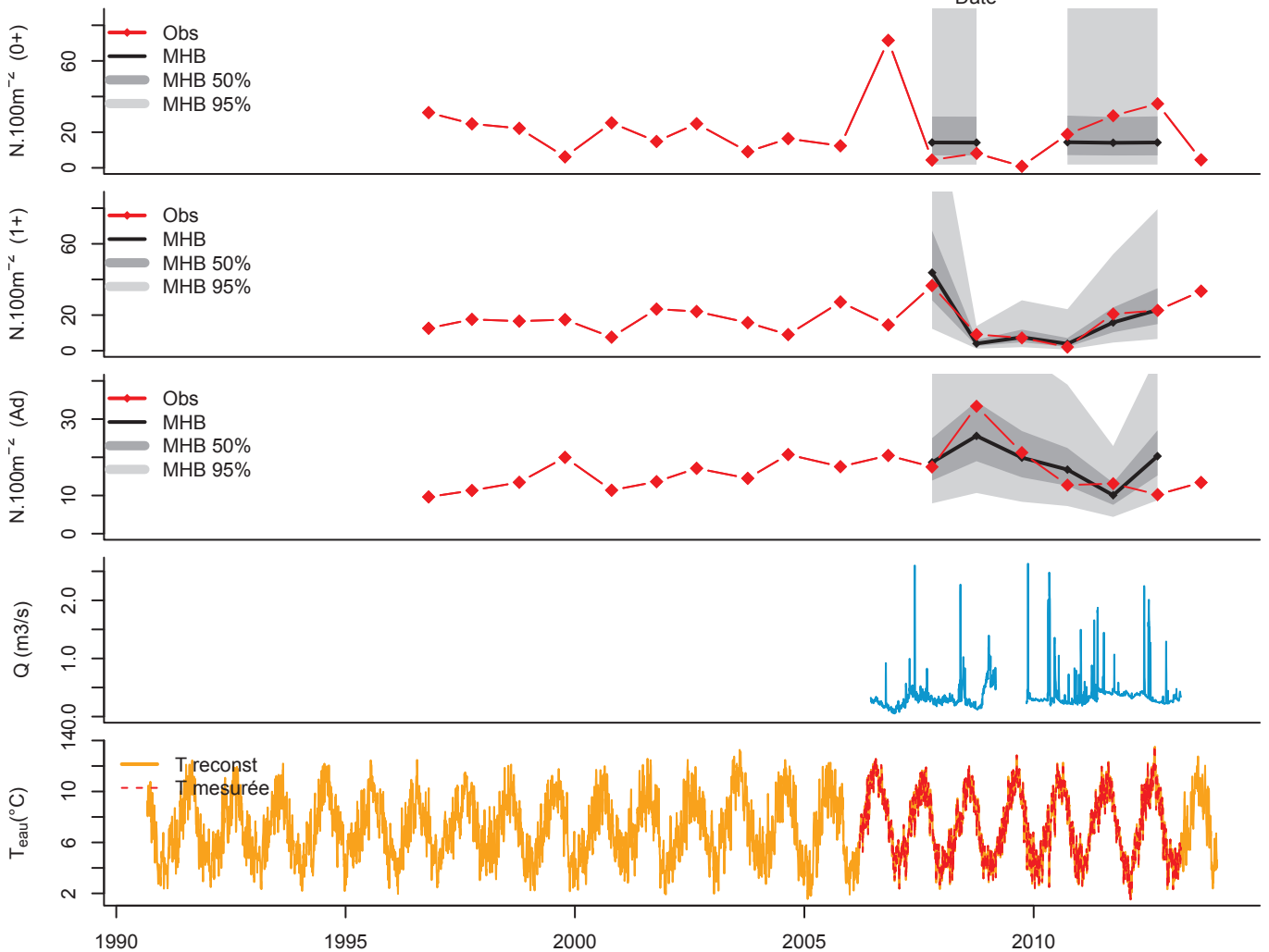
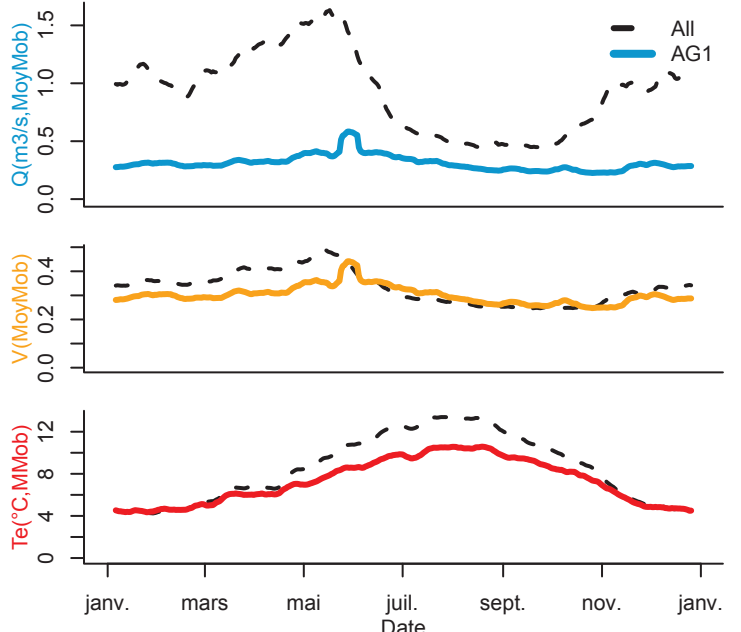
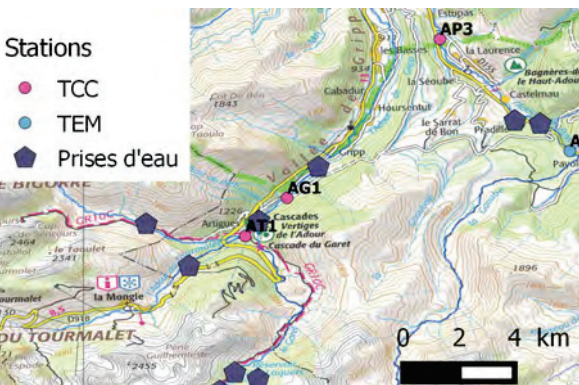


	AG1 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	1089	560	815	1040
Pente	4.5	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	47	60	86	198
D source (m)	8.3	12.0	18.0	22.0
%S Caches	6.4	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.3	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	4.9	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	75.7	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	7.1	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	24.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	20.0	7.6	12.5	19.2
sd D0	16.4	5.7	10.5	16.0
moy D1	17.5	5.8	9.1	10.9
sd D1	9.2	3.3	5.1	6.6
moy DAd	16.2	4.1	6.5	9.6
sd DAd	5.7	1.9	2.4	4.2

Article 1 | Article 2 | Article 3



Coordonnées
(WGS 84)
X : 0.21138
Y : 42.93511



AP1
 Pont Biau
 Riv : Adour
 Bassin : Adour
 TEM

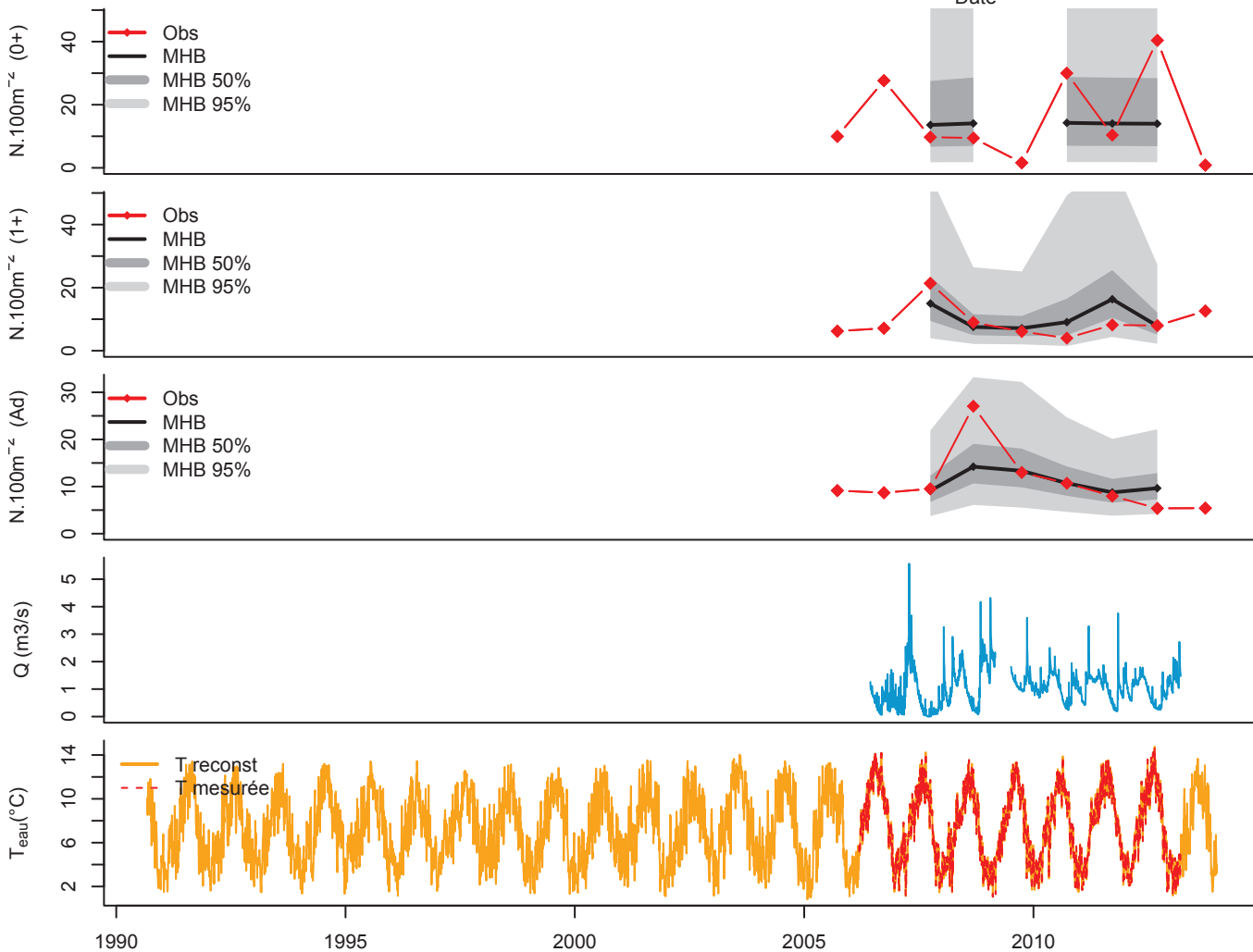
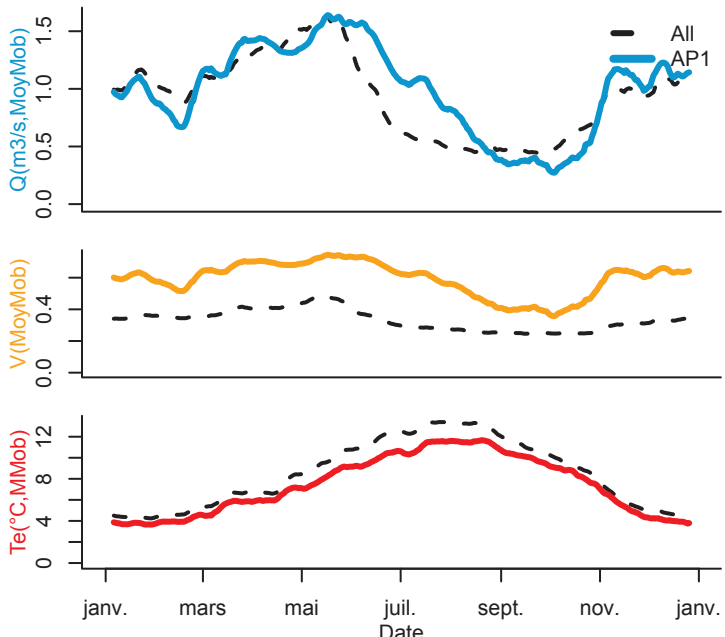
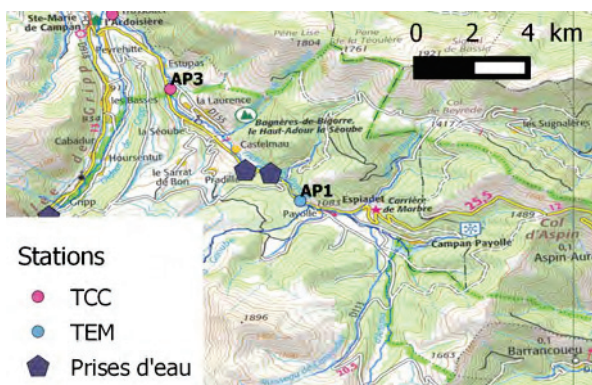


	AP1 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	1075	560	815	1040
Pente	1.8	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	53	60	86	198
D source (m)	8.8	12.0	18.0	22.0
%S Caches	1.1	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	1.0	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.6	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	7.3	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	85.2	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	7.3	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	4.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	15.6	7.6	12.5	19.2
sd D0	13.7	5.7	10.5	16.0
moy D1	9.2	5.8	9.1	10.9
sd D1	5.1	3.3	5.1	6.6
moy DAd	10.8	4.1	6.5	9.6
sd DAd	6.6	1.9	2.4	4.2

Article 1 | Article 2 | Article 3



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 0.27338
 Y : 42.9455



AP3
Le Taillat
Riv : Adour
Bassin : Adour
TCC

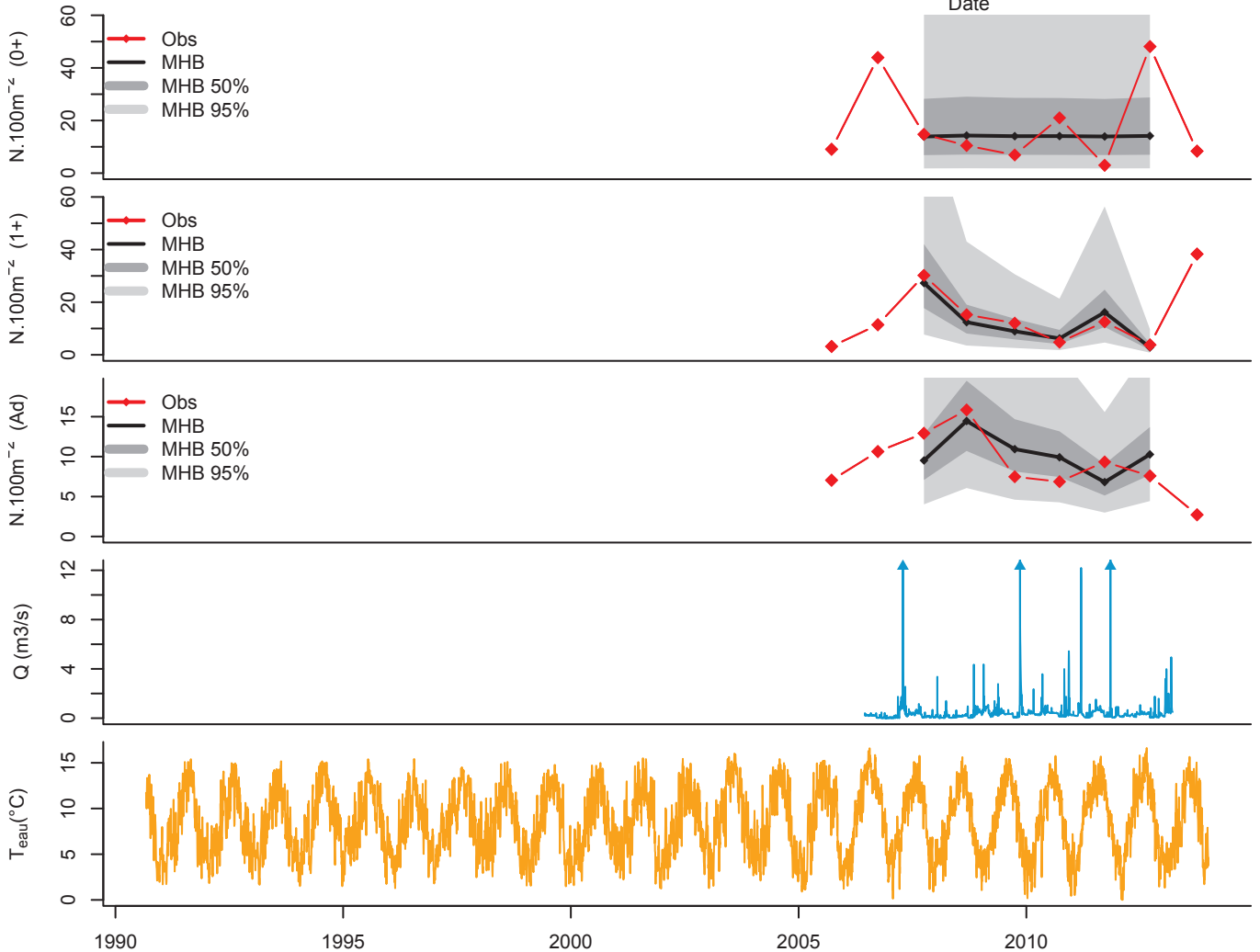
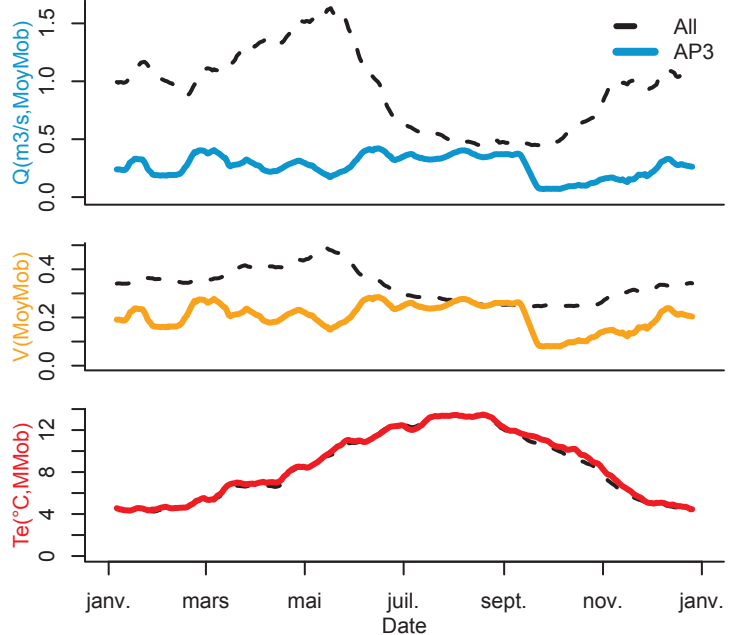
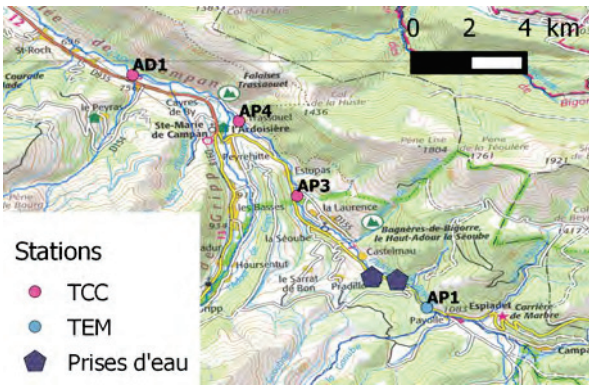


	AP3	1e quart.	Med.	3e quart.
Alt (m)	920	560	815	1040
Pente	2.6	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	71	60	86	198
D source (m)	13.2	12.0	18.0	22.0
%S Caches	2.5	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	0.3	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.2	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	4.9	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	53.2	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	8.5	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	11.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	18.4	7.6	12.5	19.2
sd D0	16.5	5.7	10.5	16.0
moy D1	14.6	5.8	9.1	10.9
sd D1	12.1	3.3	5.1	6.6
moy DAd	8.9	4.1	6.5	9.6
sd DAd	3.8	1.9	2.4	4.2

Article 1 | Article 2 | Article 3



Coordonnées
(WGS 84)
X : 0.24491
Y : 42.97026



AP4
Trassouet
Riv : Adour
Bassin : Adour
TCC

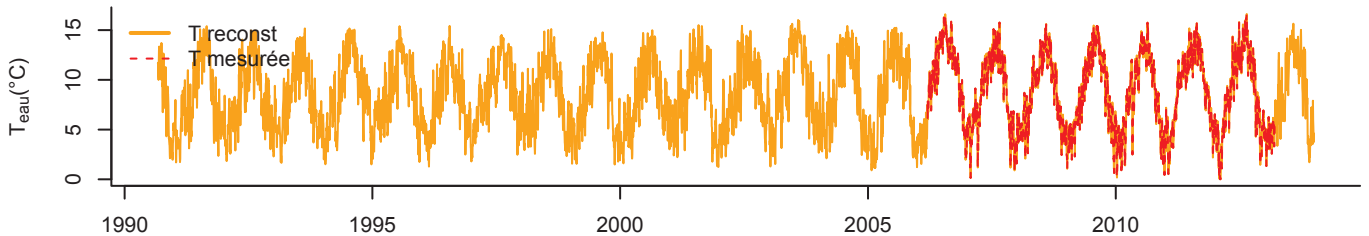
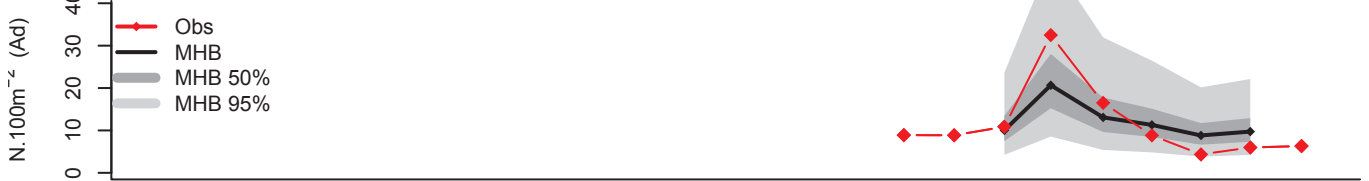
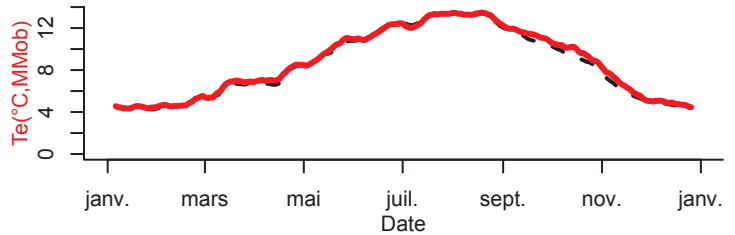
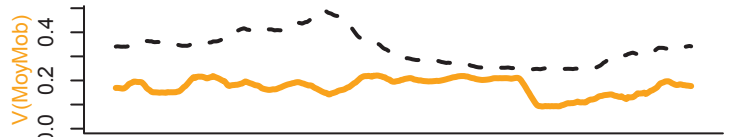
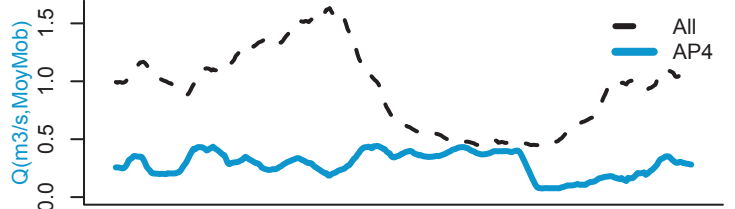
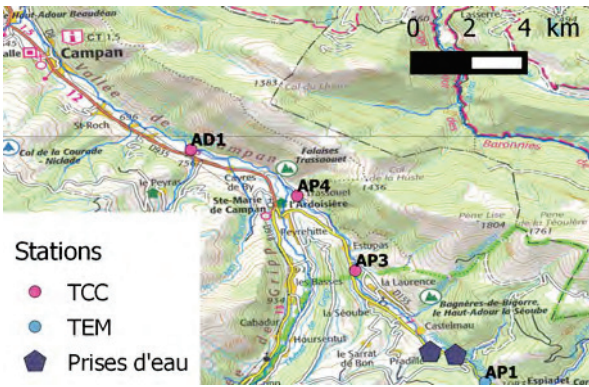


	AP4 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	815	560	815	1040
Pente	3.3	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	76	60	86	198
D source (m)	15.5	12.0	18.0	22.0
%S Caches	2.6	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.3	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.2	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	6.5	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	63.9	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	8.5	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	10.8	6.6	12.8	15.3
moy D0	25.1	7.6	12.5	19.2
sd D0	36.3	5.7	10.5	16.0
moy D1	16.9	5.8	9.1	10.9
sd D1	18.0	3.3	5.1	6.6
moy DAd	11.5	4.1	6.5	9.6
sd DAd	8.6	1.9	2.4	4.2

Article 1	Article 2	Article 3
-----------	-----------	-----------



Coordonnées
(WGS 84)
X : 0.23212
Y : 42.98683



AT1

Adour du Tourmalet

Riv : Adour
Bassin : Adour
TCC

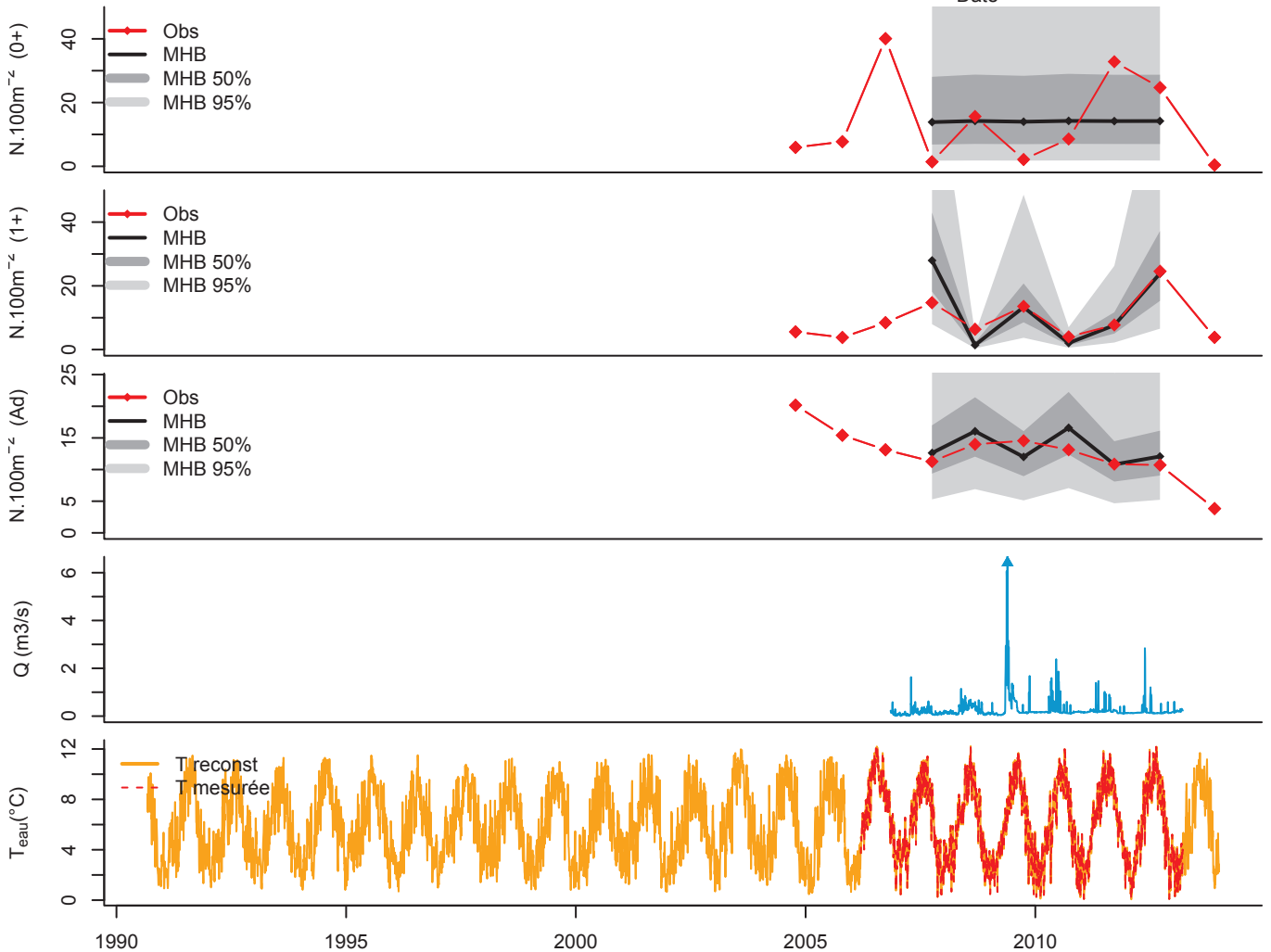
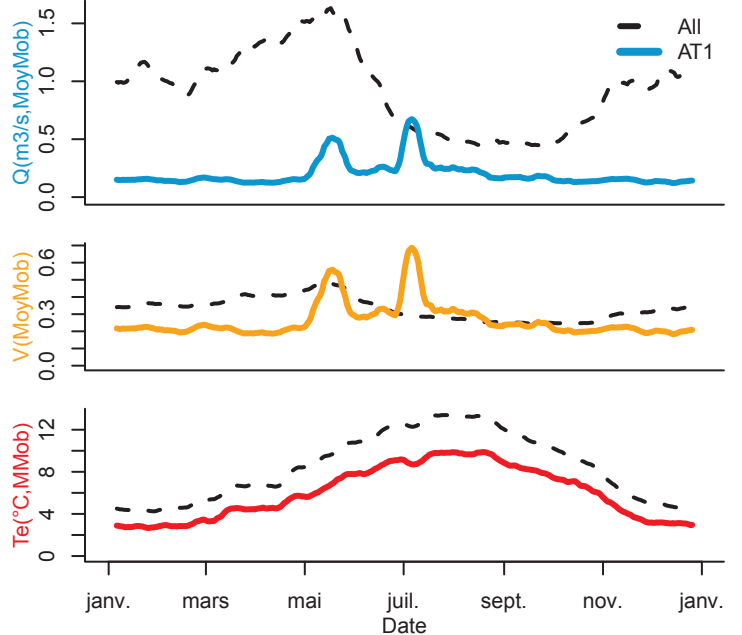
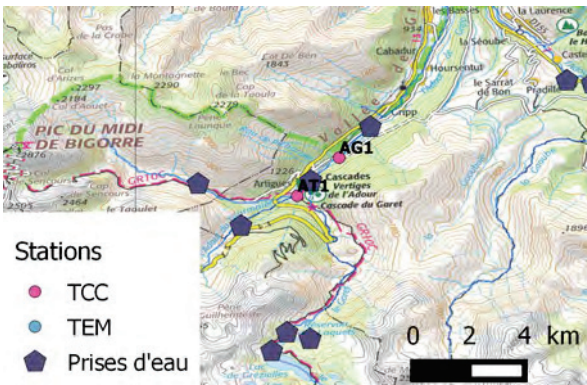
Article 1 | Article 2 | Article 3



	AT1 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	1210	560	815	1040
Pente	8.1	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	27	60	86	198
D source (m)	6.2	12.0	18.0	22.0
%S Caches	5.3	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.2	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.2	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	3.6	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	42.4	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	5.8	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	13.5	6.6	12.8	15.3
moy D0	13.9	7.6	12.5	19.2
sd D0	14.0	5.7	10.5	16.0
moy D1	9.3	5.8	9.1	10.9
sd D1	6.6	3.3	5.1	6.6
moy DAd	12.7	4.1	6.5	9.6
sd DAd	4.2	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 0.20217
Y : 42.92666



AUD2
Le Clat
Riv : Aude
Bassin : Mediterranee
TCC

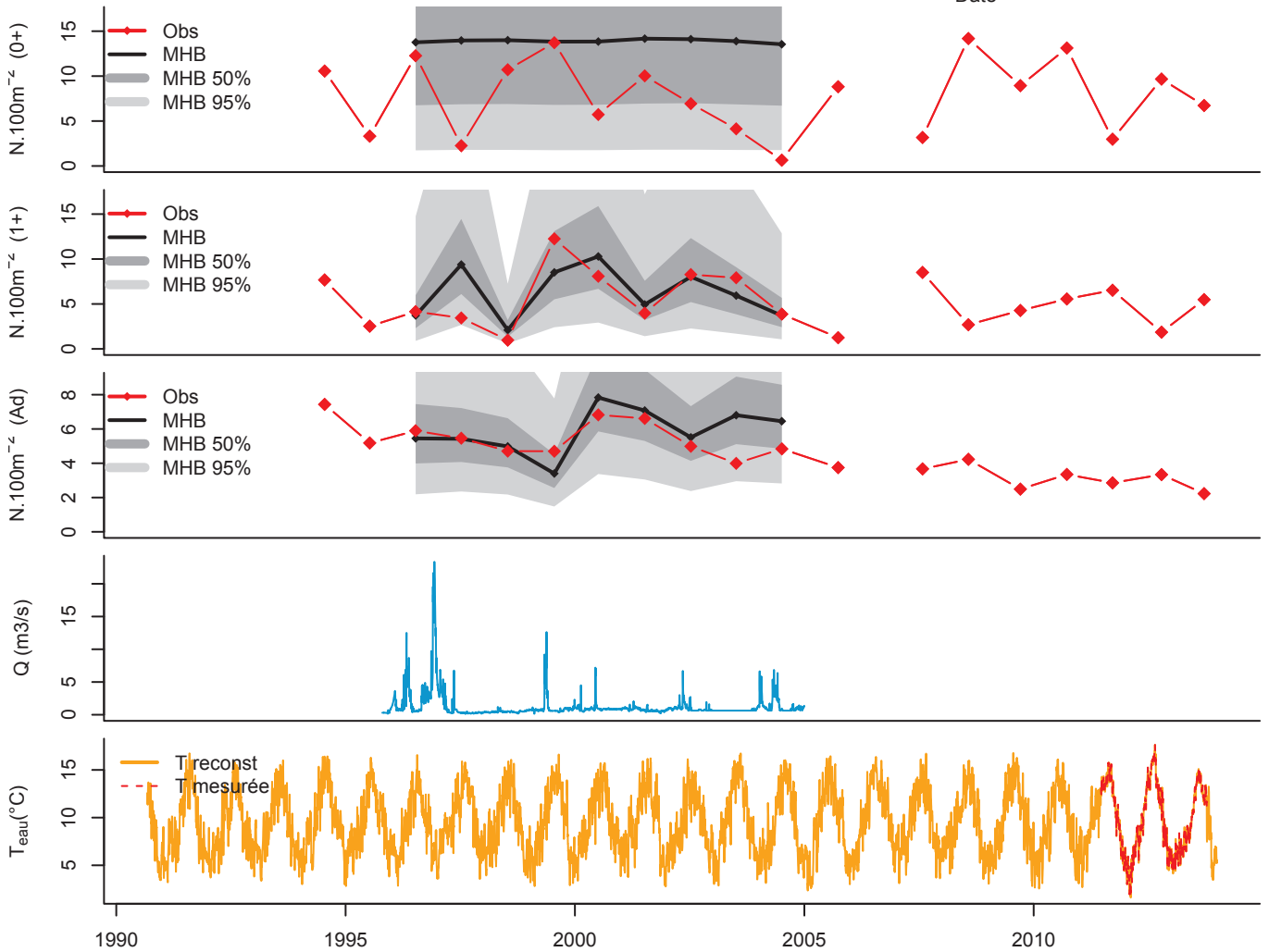
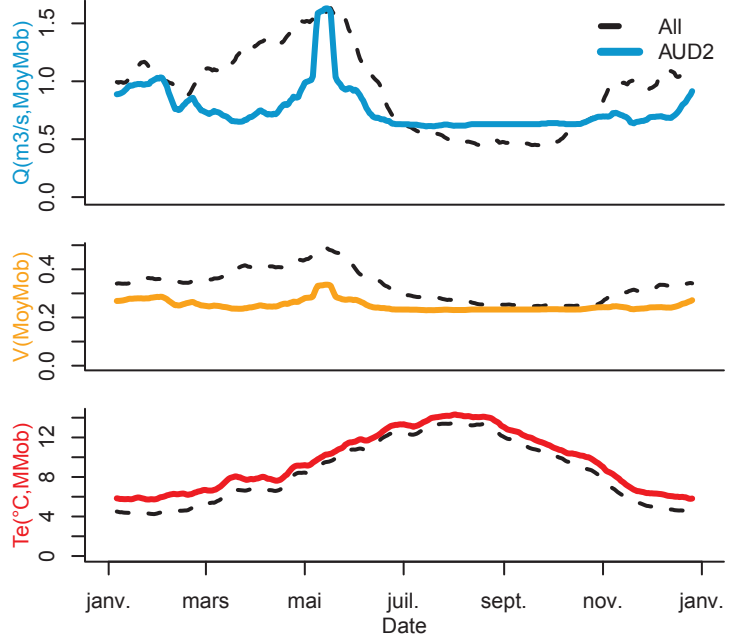
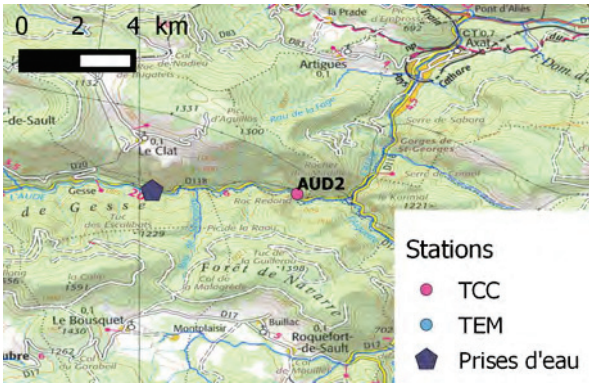
Article 1 | Article 2 | Article 3



	AUD2 1e quart.	Med.	3e quart.	
Alt (m)	470	560	815	1040
Pente	2.0	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	334	60	86	198
D source (m)	49	12	18	22
%S Caches	1.3	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.7	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.2	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	11.4	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	125	82	116	146
T50 (°C)	9.2	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	15.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	7.8	7.6	12.5	19.2
sd D0	4.2	5.7	10.5	16.0
moy D1	5.2	5.8	9.1	10.9
sd D1	3.0	3.3	5.1	6.6
moy DAd	4.6	4.1	6.5	9.6
sd DAd	1.5	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 2.20121
Y : 42.77314



BES
 Bes
 Riv : Bes
 Bassin : Rhone
 TEM

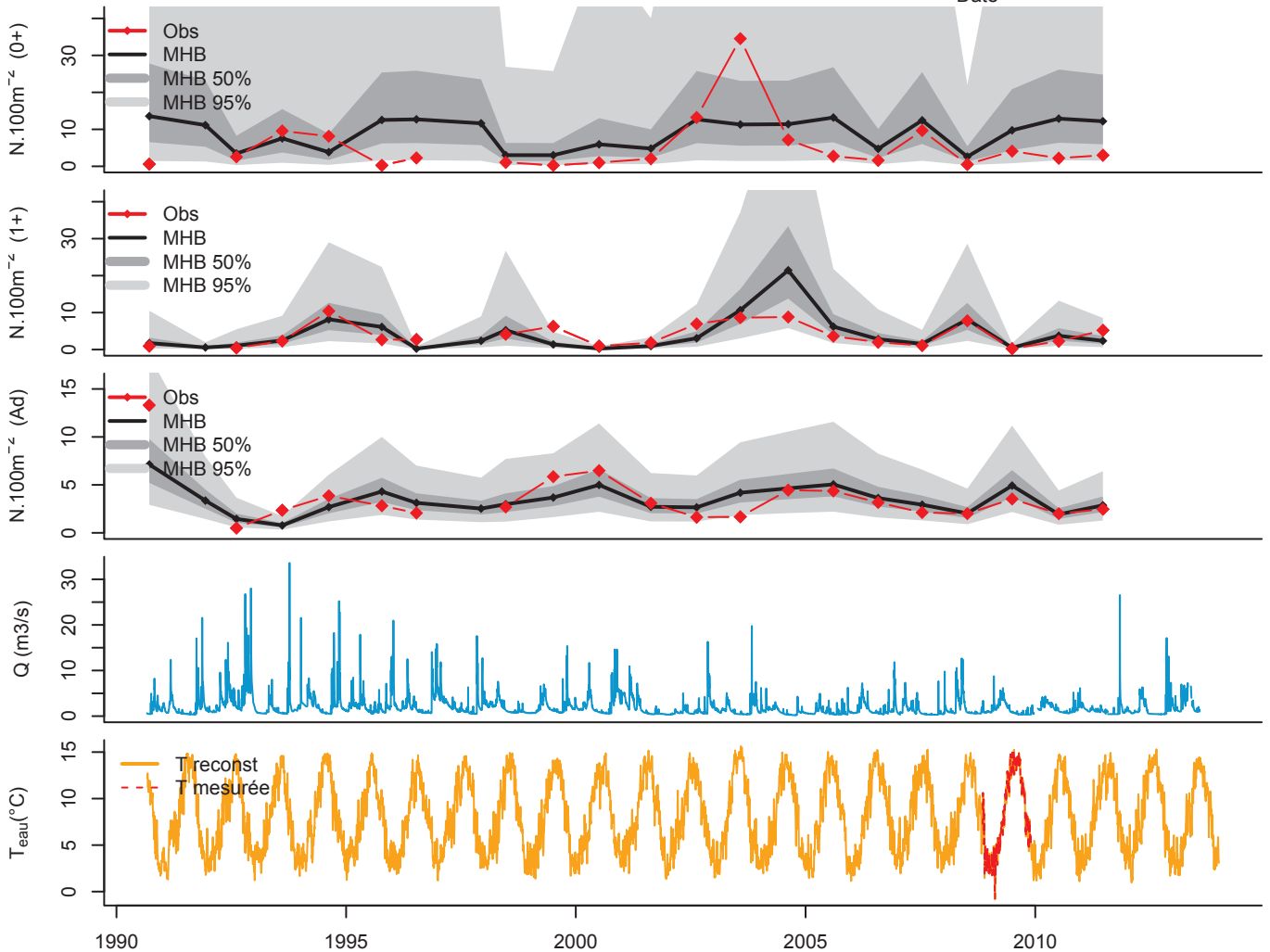
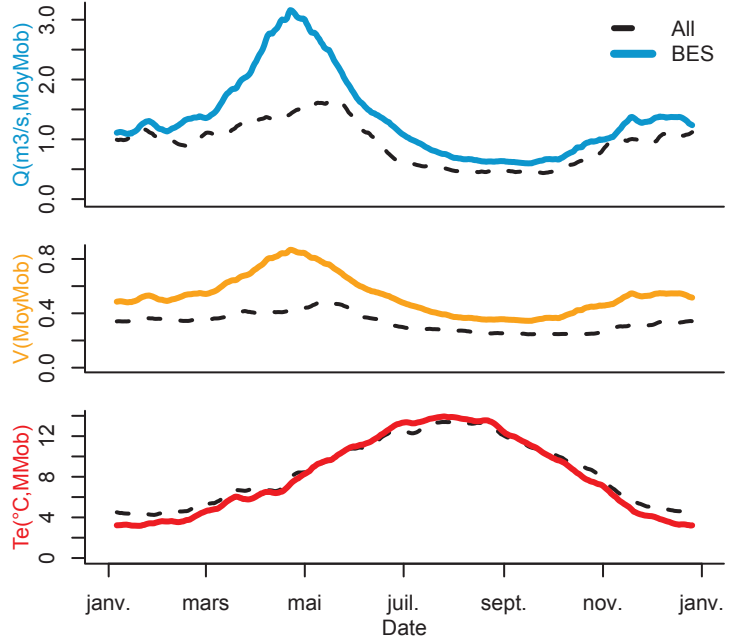
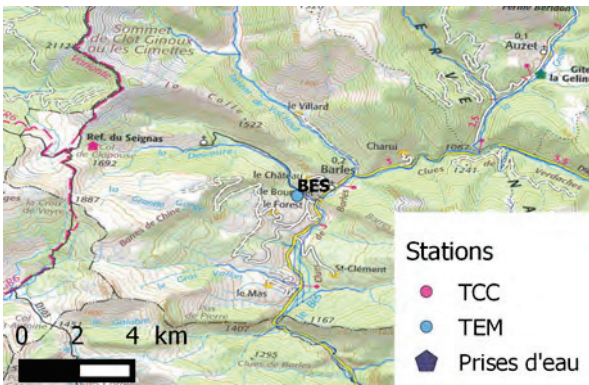
Article 1 | Article 2 | Article 3



	BES 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	980	560	815	1040
Pente	1.0	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	135	60	86	198
D source (m)	15	12	18	22
%S Caches	2.9	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	1.2	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.5	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	8.1	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	146	82	116	146
T50 (°C)	7.7	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	46.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	5.3	7.6	12.5	19.2
sd D0	7.8	5.7	10.5	16.0
moy D1	4.0	5.8	9.1	10.9
sd D1	3.1	3.3	5.1	6.6
moy DAd	3.5	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.7	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 6.26048
 Y : 44.26198

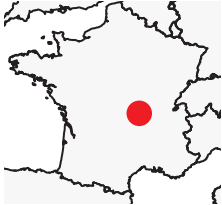


BESB
Besbre
Riv : Besbre
Bassin : Loire
TEM

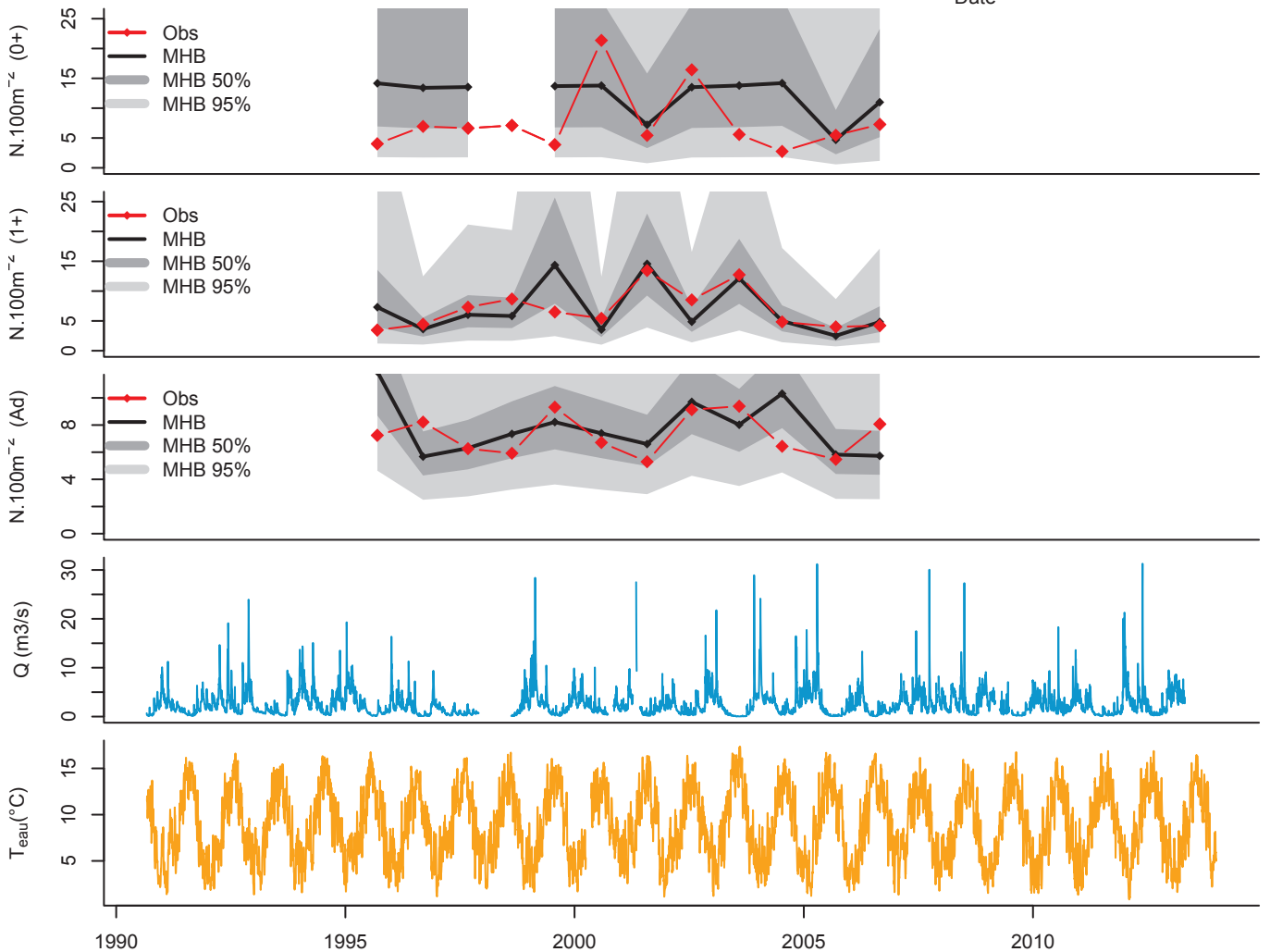
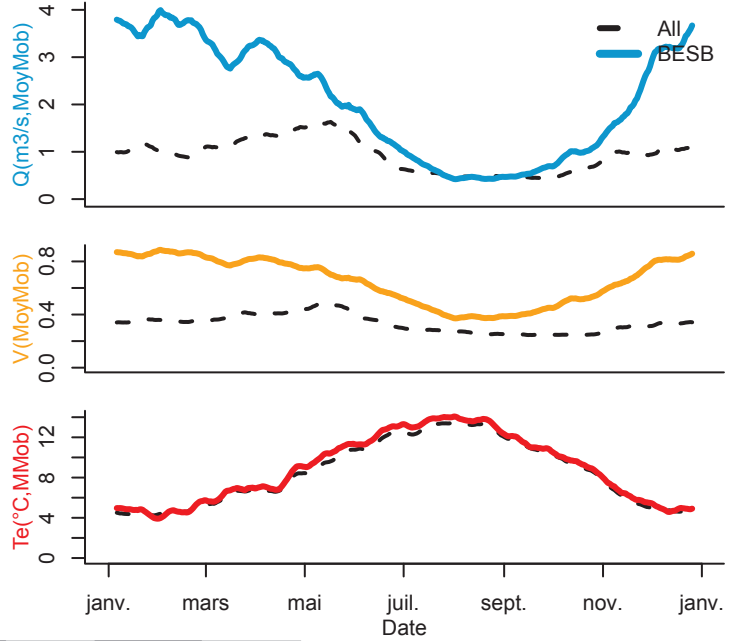
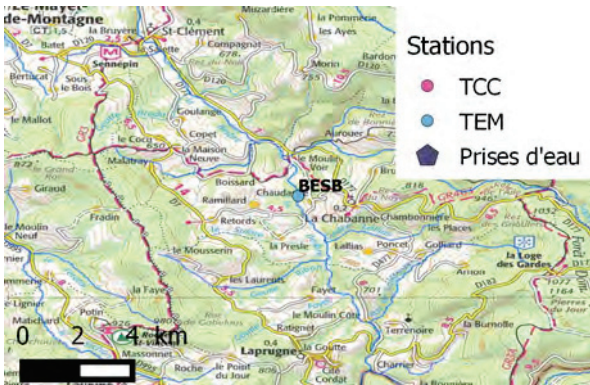
Article 1 | Article 2 | Article 3



	BESB 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	535	560	815	1040
Pente	1.5	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	60	60	86	198
D source (m)	14	12	18	22
%S Caches	1.9	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	1.8	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.7	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	6.6	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	108	82	116	146
T50 (°C)	8.6	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	46.1	6.6	12.8	15.3
moy D0	7.7	7.6	12.5	19.2
sd D0	5.5	5.7	10.5	16.0
moy D1	7.0	5.8	9.1	10.9
sd D1	3.3	3.3	5.1	6.6
moy DAd	7.3	4.1	6.5	9.6
sd DAd	1.5	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 3.73922
Y : 46.02417



BEY1

Aval Arreau

Riv : Neste Aure
Bassin : Garonne
TCC

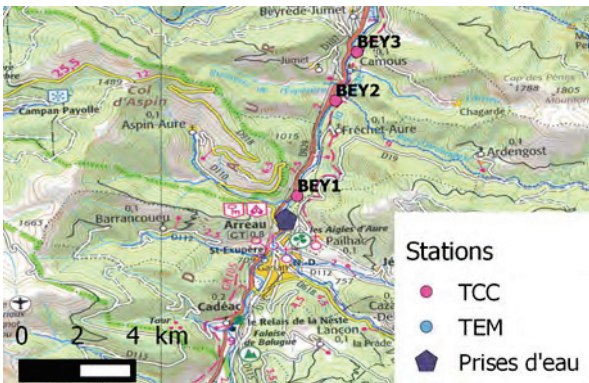
Article 1 | Article 2 | Article 3



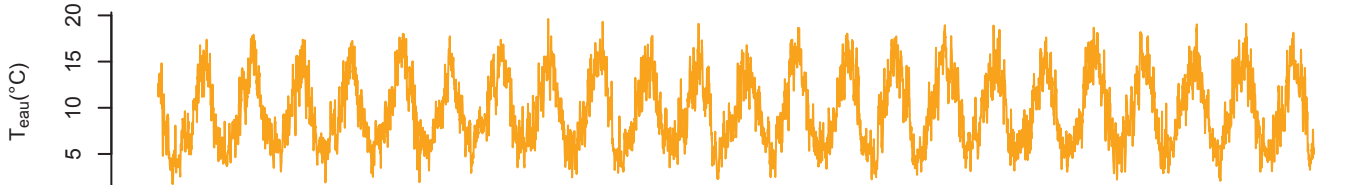
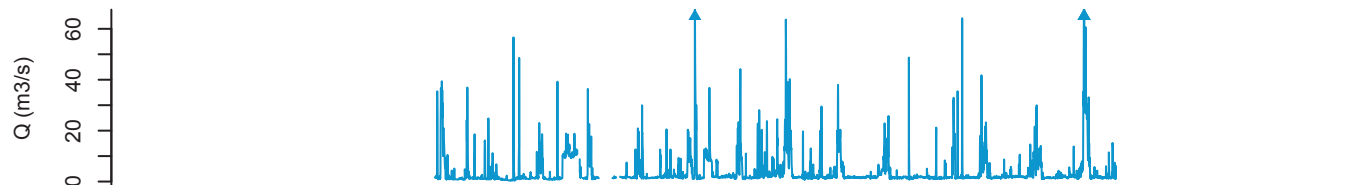
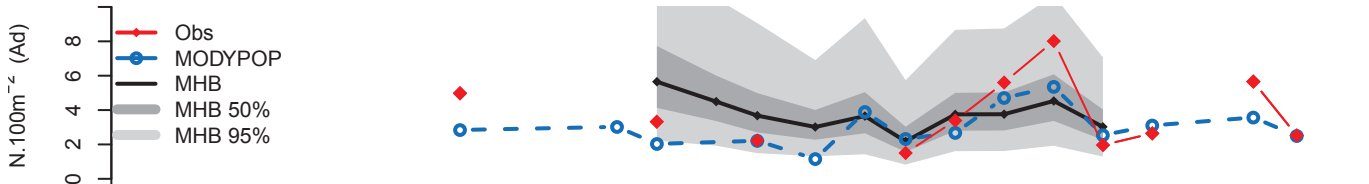
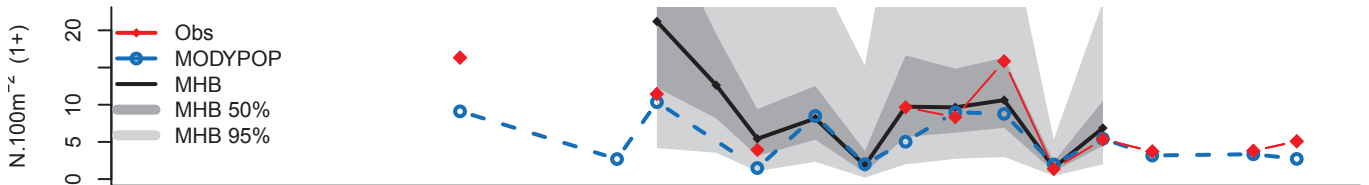
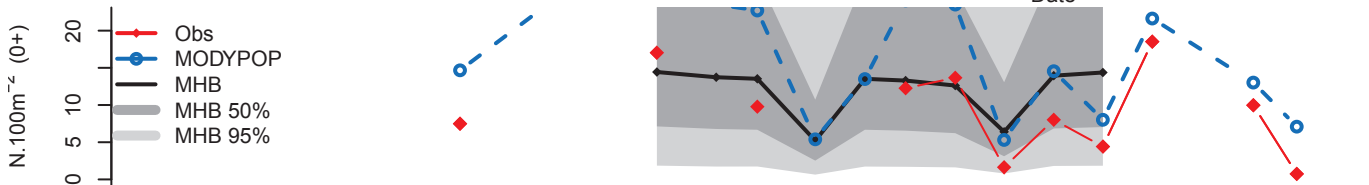
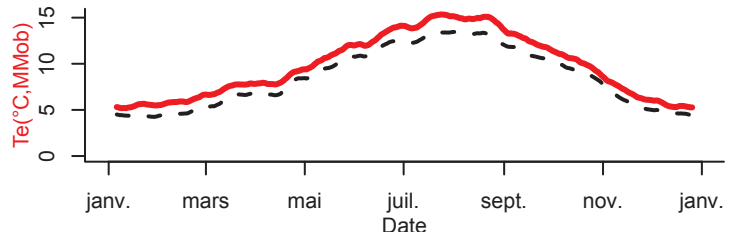
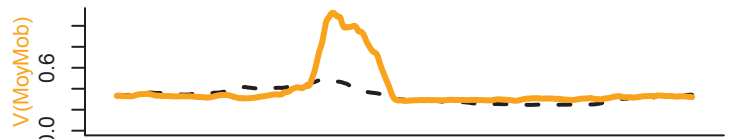
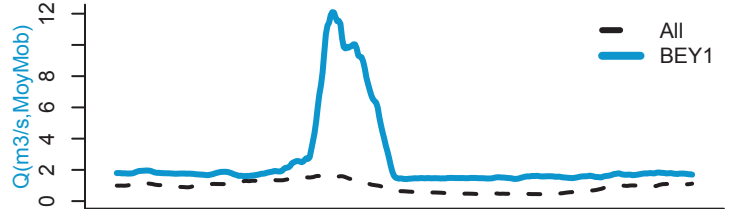
	BEY1 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	715	560	815	1040
Pente	0.7	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	555	60	86	198
D source (m)	35.3	12.0	18.0	22.0
%S Caches	1.9	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	1.7	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	13.0	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	164.8	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	9.2	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	15.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	9.4	7.6	12.5	19.2
sd D0	5.8	5.7	10.5	16.0
moy D1	7.7	5.8	9.1	10.9
sd D1	5.1	3.3	5.1	6.6
moy DAd	3.8	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.0	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 0.36323
Y : 42.91722



Stations
● TCC
● TEM
■ Prises d'eau



1990 1995 2000 2005 2010

BEY2

Ardengost

Riv : Neste Aure
Bassin : Garonne
TCC

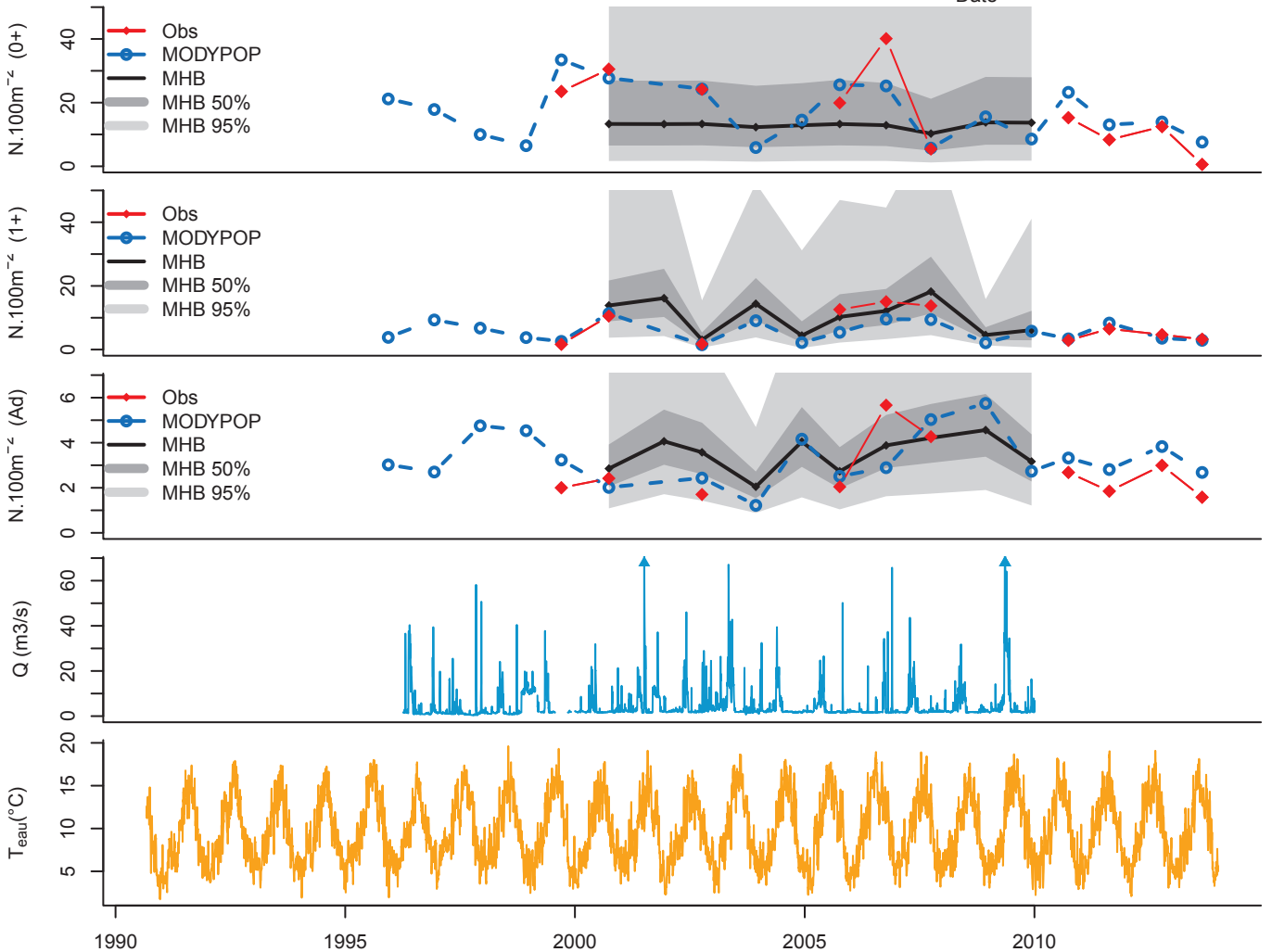
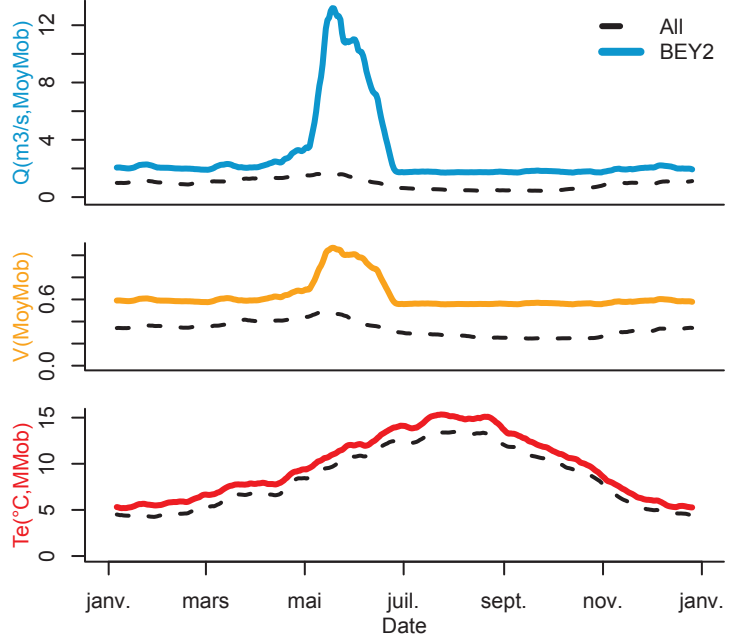
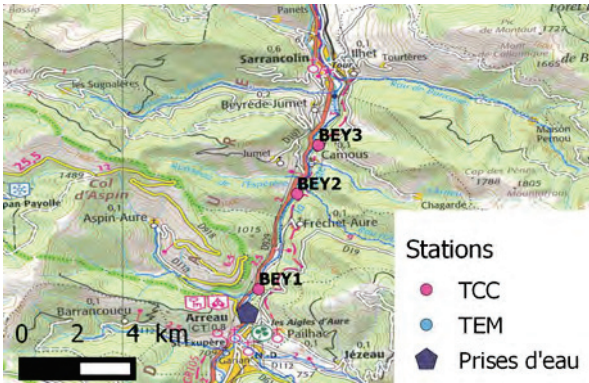
Article 1 | Article 2 | Article 3



	BEY2 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	688	560	815	1040
Pente	0.7	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	573	60	86	198
D source (m)	37.8	12.0	18.0	22.0
%S Caches	0.7	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	1.9	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.6	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	14.4	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	157.6	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	9.2	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	6.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	18.0	7.6	12.5	19.2
sd D0	12.1	5.7	10.5	16.0
moy D1	7.3	5.8	9.1	10.9
sd D1	5.2	3.3	5.1	6.6
moy DAd	2.7	4.1	6.5	9.6
sd DAd	1.3	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 0.37168
Y : 42.93831



BEY3

Escalere

Riv : Neste Aure

Bassin : Garonne

TCC

Article 1 | Article 2 | Article 3



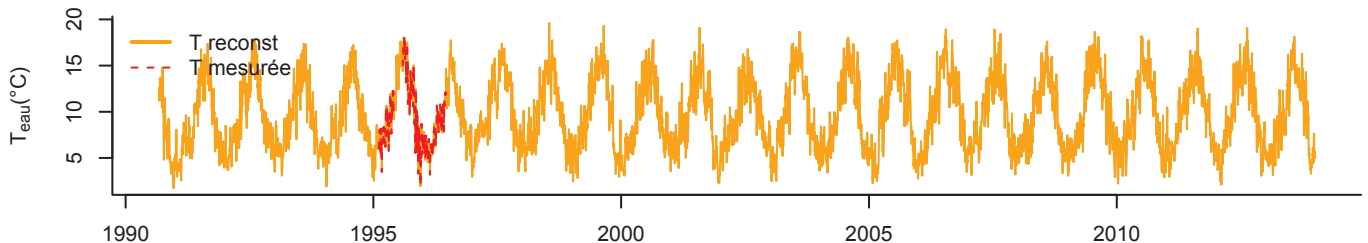
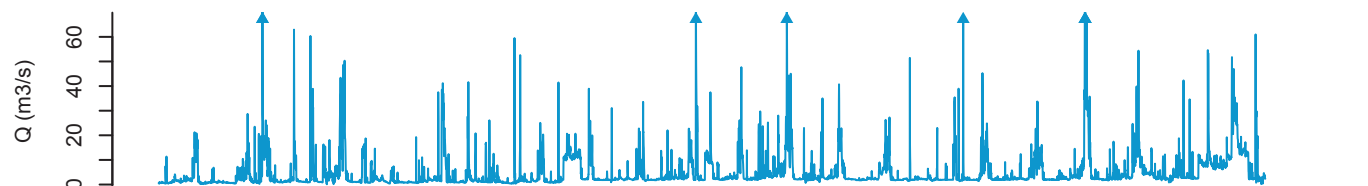
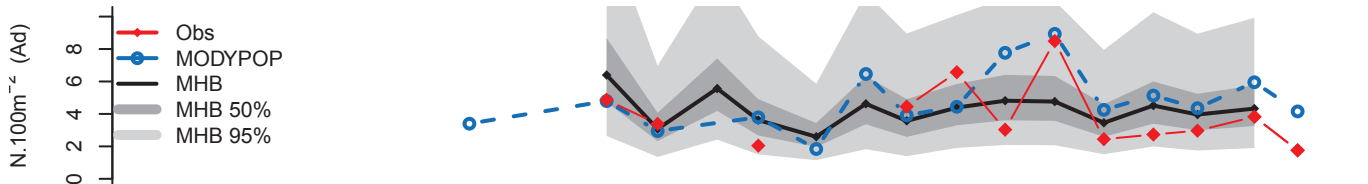
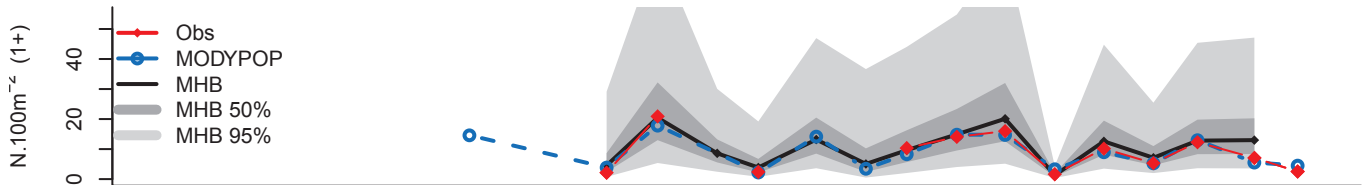
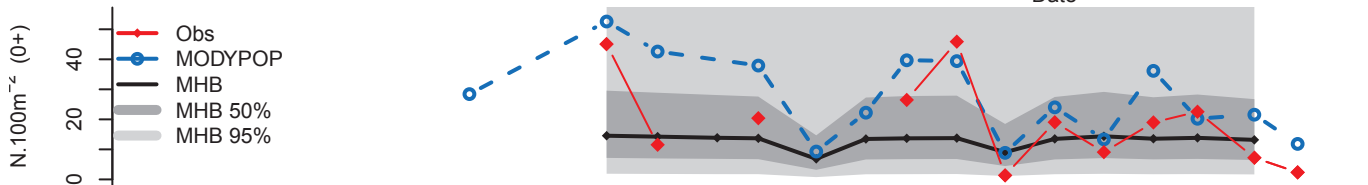
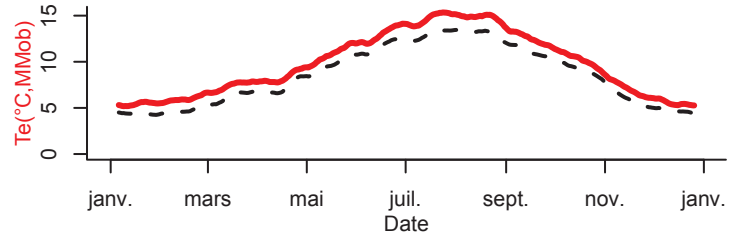
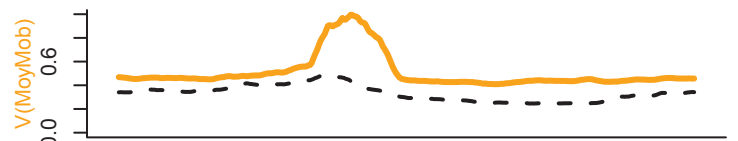
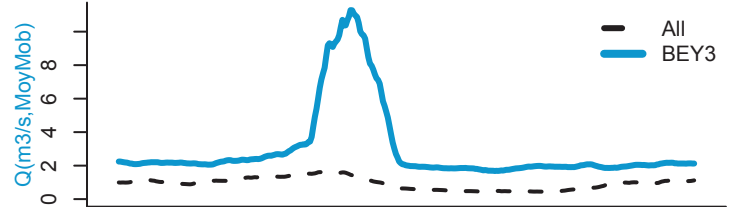
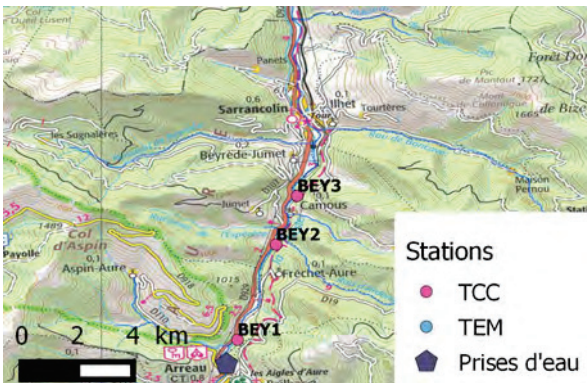
	BEY3 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	688	560	815	1040
Pente	2.4	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	605	60	86	198
D source (m)	39.3	12.0	18.0	22.0
%S Caches	1.0	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	2.1	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.5	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	13.0	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	173.8	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	9.2	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	15.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	19.2	7.6	12.5	19.2
sd D0	14.6	5.7	10.5	16.0
moy D1	8.7	5.8	9.1	10.9
sd D1	6.3	3.3	5.1	6.6
moy DAd	3.9	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.0	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)

X : 0.37633

Y : 42.94909



BREIL1

TCC Breil Amont
Riv : Roya
Bassin : Roya
TCC

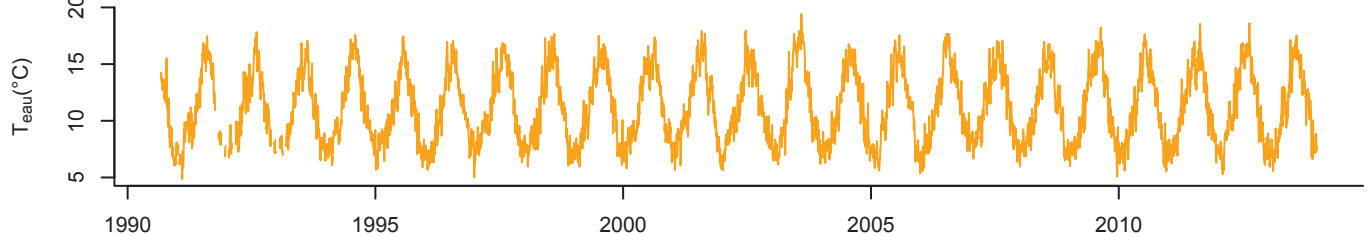
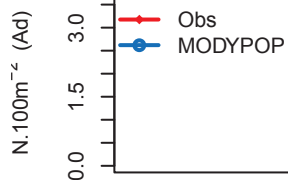
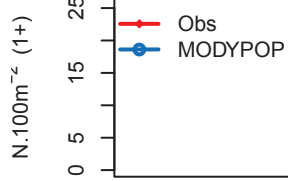
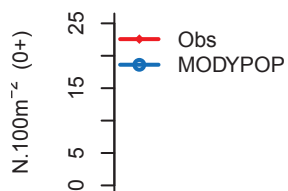
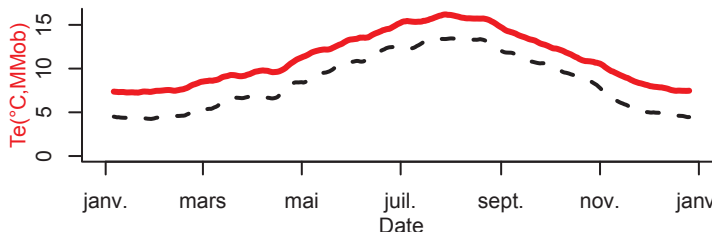
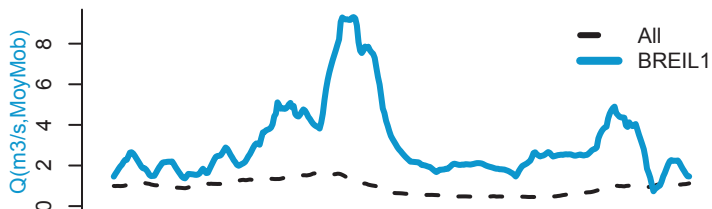
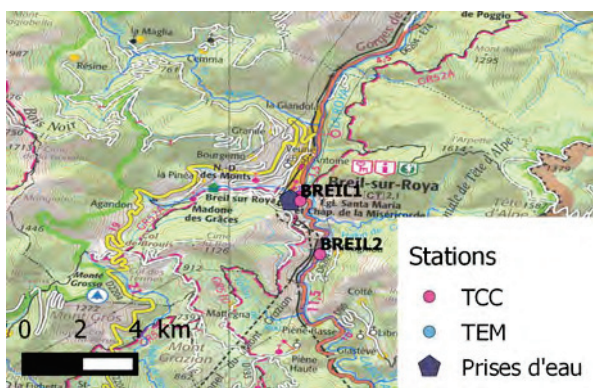


	BREIL1	1e quart.	Med.	3e quart.
Alt (m)	286.6	560.0	815.0	1040.0
Pente	1.5	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	455	60	86	198
D source (m)	37	12	18	22
%S Caches		1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	2.2	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)		0.3	0.3	0.5
Largeur (m)		5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	124	82	116	146
T50 (°C)		7.5	8.1	8.9
D50 (cm)		6.6	12.8	15.3
moy D0	5.3	7.6	12.5	19.2
sd D0	6.6	5.7	10.5	16.0
moy D1	3.0	5.8	9.1	10.9
sd D1	2.2	3.3	5.1	6.6
moy DAd	1.4	4.1	6.5	9.6
sd DAd	0.8	1.9	2.4	4.2

Article 1	Article 2	Article 3
-----------	-----------	-----------



Coordonnées
(WGS 84)
X : 7.51596
Y : 43.93613



BREIL2

TCC Breil Aval

Riv : Roya

Bassin : Roya

TCC

Article 1	Article 2	Article 3
-----------	-----------	-----------



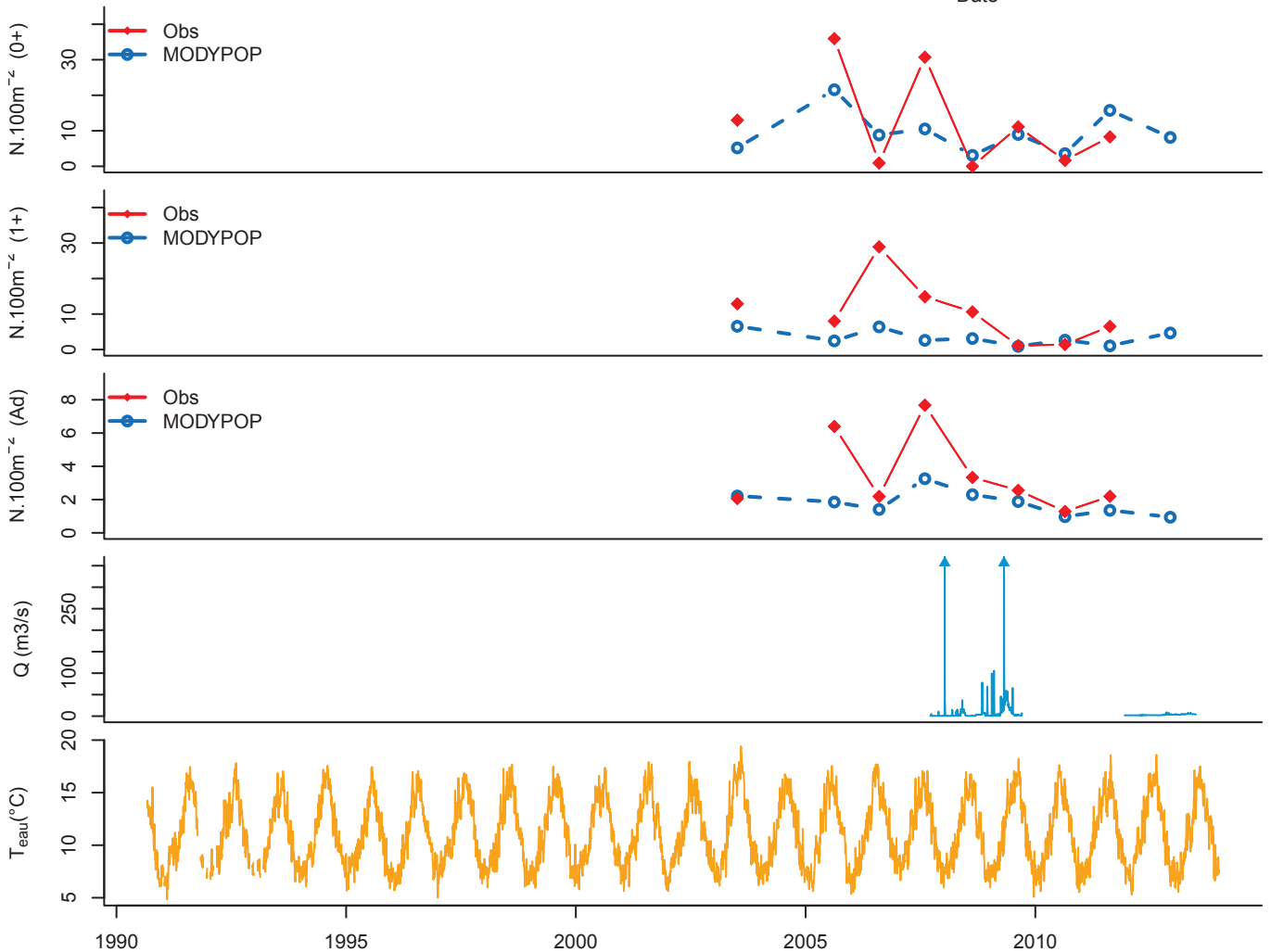
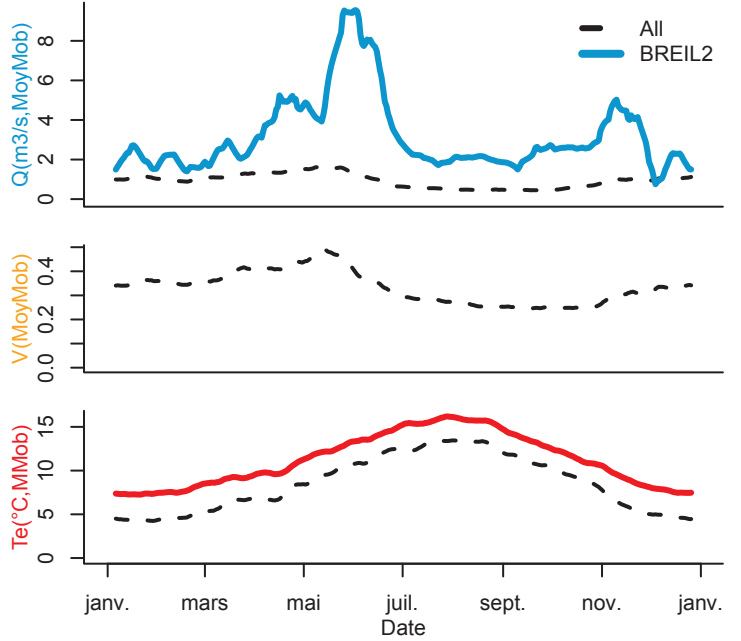
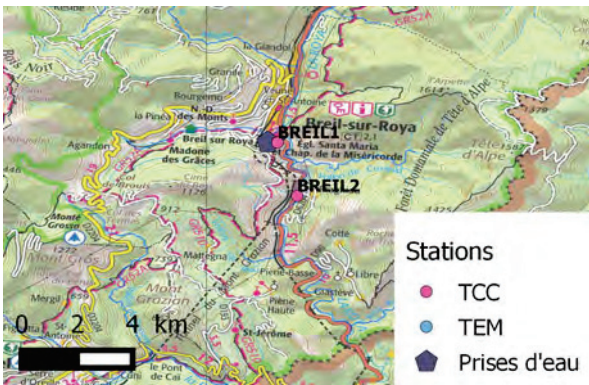
	BREIL2	1e quart.	Med.	3e quart.
Alt (m)	251.1	560.0	815.0	1040.0
Pente	1.4	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	467	60	86	198
D source (m)	40	12	18	22
%S Caches		1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	2.3	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)		0.3	0.3	0.5
Largeur (m)		5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	78	82	116	146
T50 (°C)		7.5	8.1	8.9
D50 (cm)		6.6	12.8	15.3
moy D0	12.7	7.6	12.5	19.2
sd D0	13.7	5.7	10.5	16.0
moy D1	10.5	5.8	9.1	10.9
sd D1	8.9	3.3	5.1	6.6
moy DAd	3.5	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.3	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)

X : 7.52038

Y : 43.92407



CHAP

Chtnf-de-Randon

Riv : Chapeauroux

Bassin : Loire

TEM

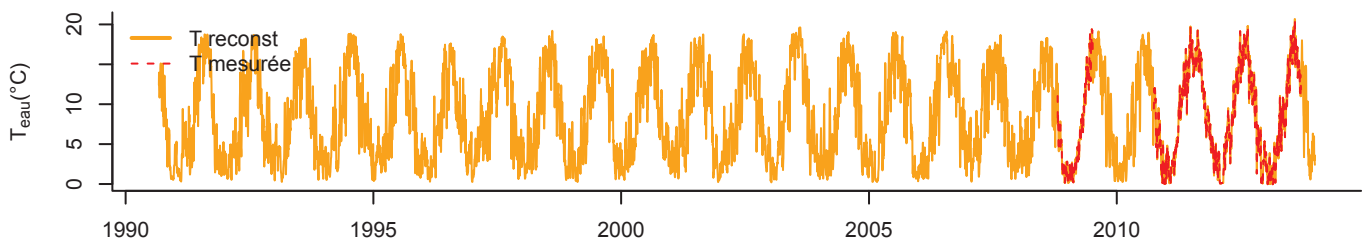
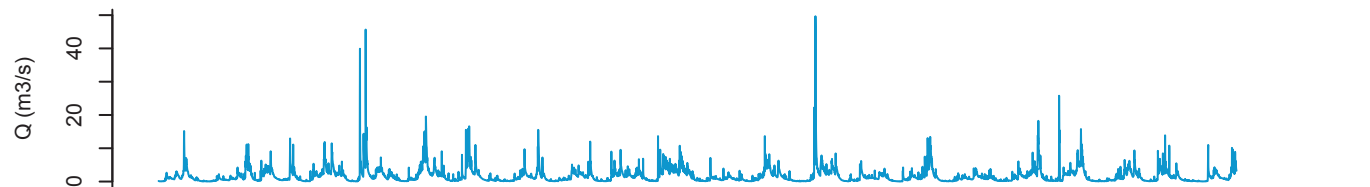
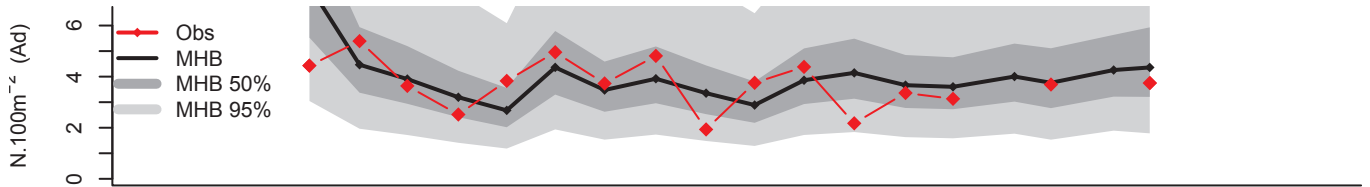
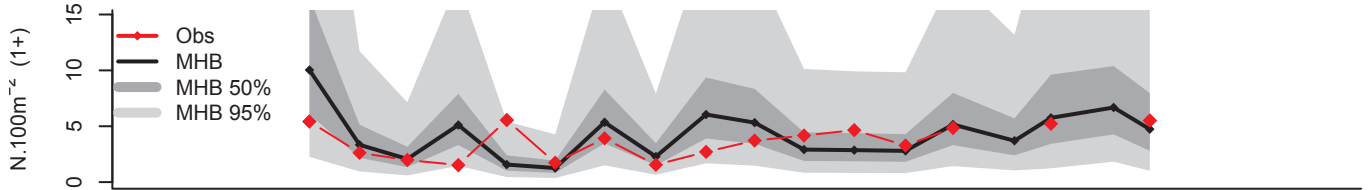
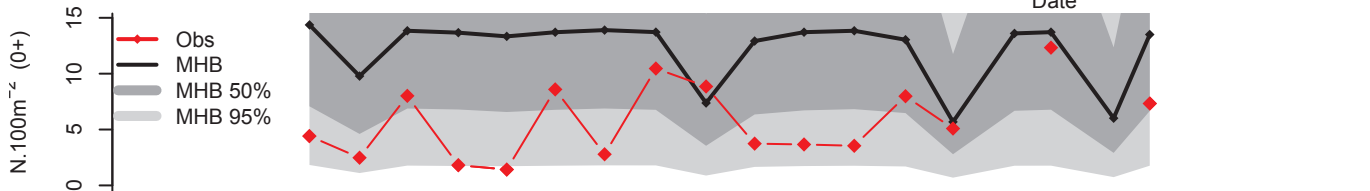
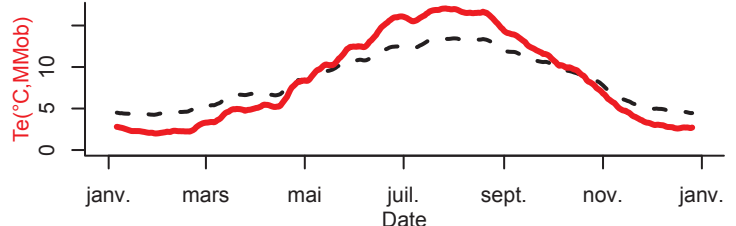
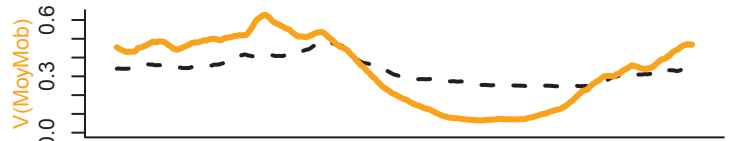
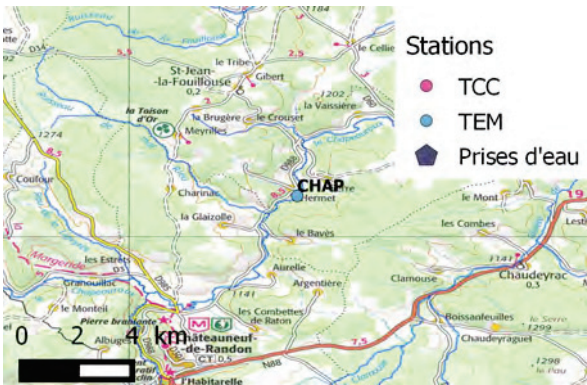
Article 1 | Article 2 | Article 3



	CHAP 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	1095	560	815	1040
Pente	0.8	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	124	60	86	198
D source (m)	23	12	18	22
%S Caches	0.7	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	1.1	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	7.8	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	162	82	116	146
T50 (°C)	7.7	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	2.5	6.6	12.8	15.3
moy D0	5.8	7.6	12.5	19.2
sd D0	3.3	5.7	10.5	16.0
moy D1	3.6	5.8	9.1	10.9
sd D1	1.5	3.3	5.1	6.6
moy DAd	3.7	4.1	6.5	9.6
sd DAd	1.0	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 3.70499
Y : 44.67603

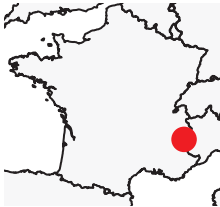


CLAR
 Claree
 Riv : Claree
 Bassin : Rhone
 TEM

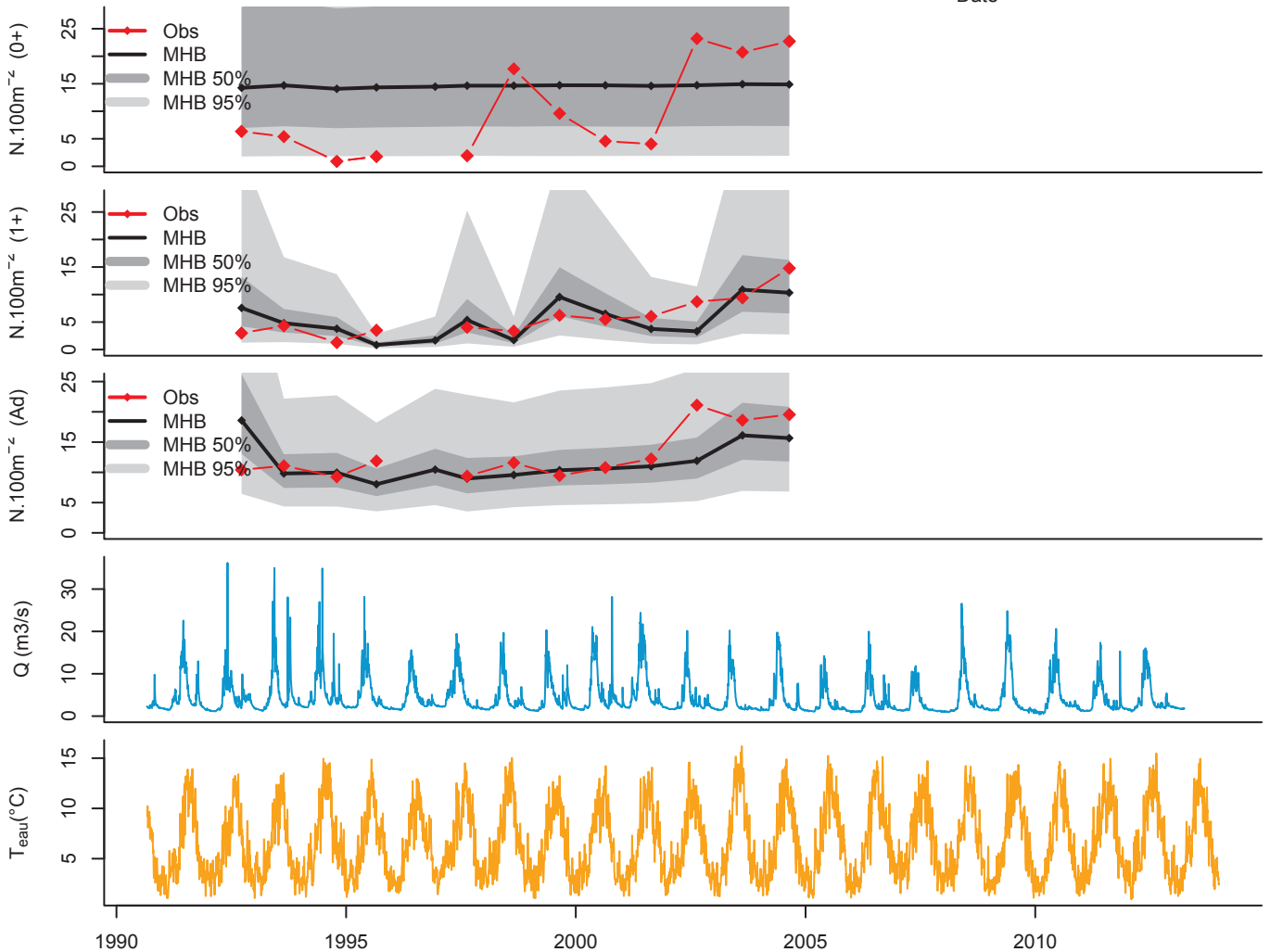
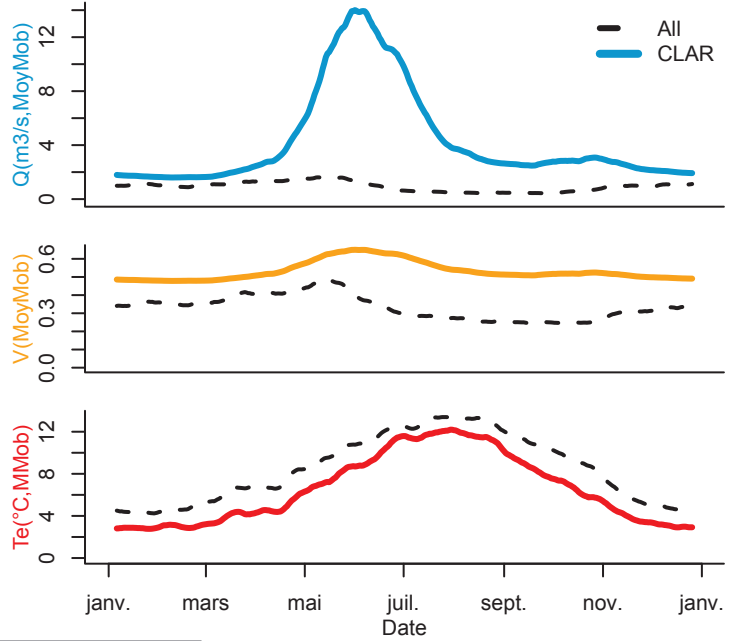
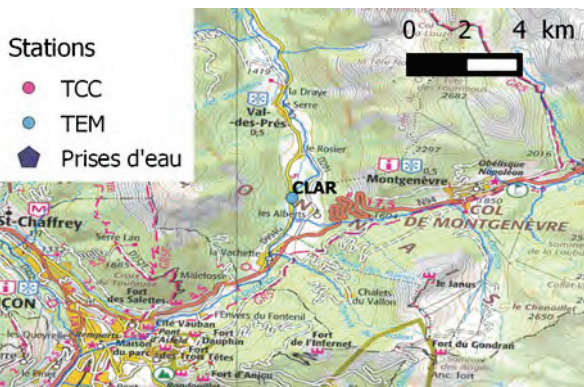
Article 1 | Article 2 | Article 3



	CLAR 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	1370	560	815	1040
Pente	7.4	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	188	60	86	198
D source (m)	28	12	18	22
%S Caches	0.6	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	2.8	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.5	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	13.1	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	132.1	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	5.8	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	7.7	6.6	12.8	15.3
moy D0	9.9	7.6	12.5	19.2
sd D0	8.7	5.7	10.5	16.0
moy D1	5.8	5.8	9.1	10.9
sd D1	3.7	3.3	5.1	6.6
moy DAd	12.9	4.1	6.5	9.6
sd DAd	4.3	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 6.67941
 Y : 44.92974



COUZ
Couze Pavin
Riv : Couze Pavin
Bassin : Loire
TEM

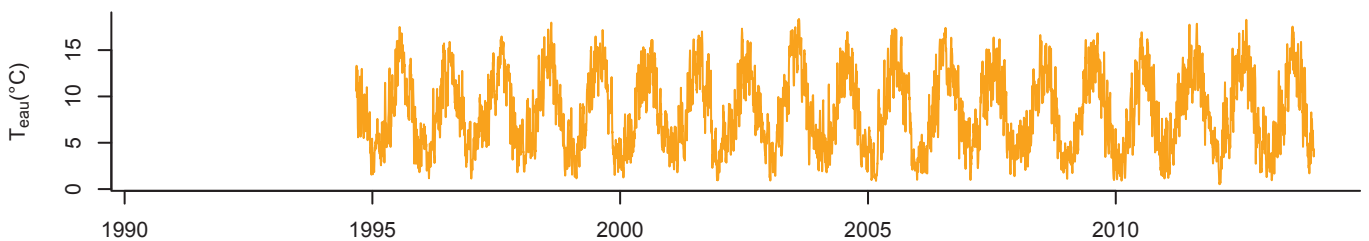
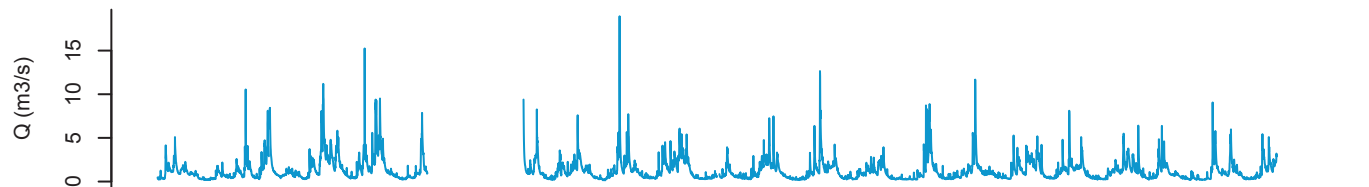
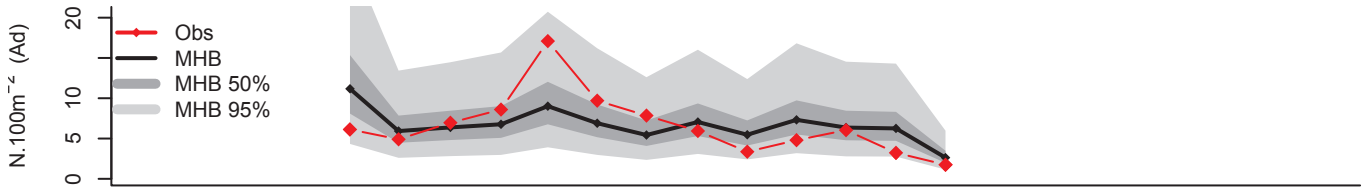
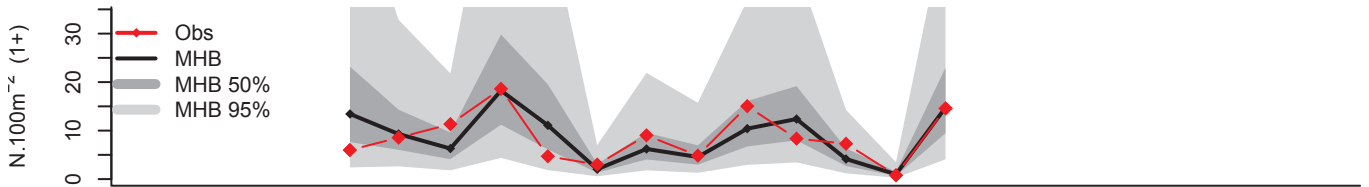
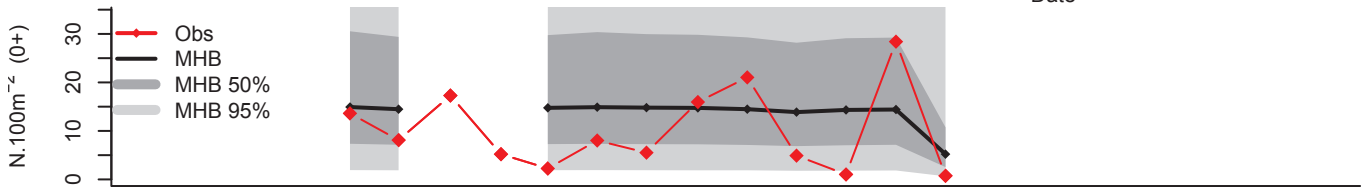
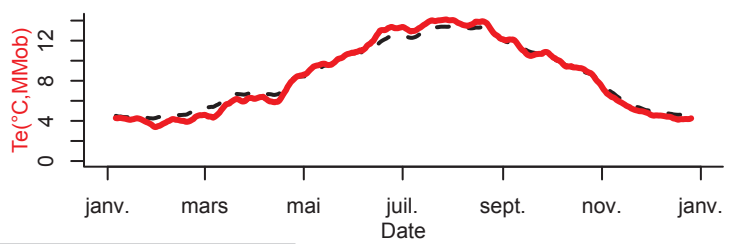
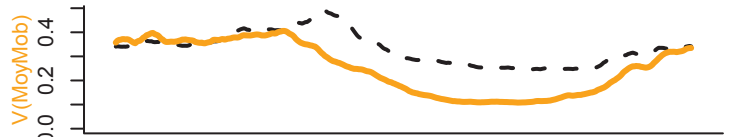
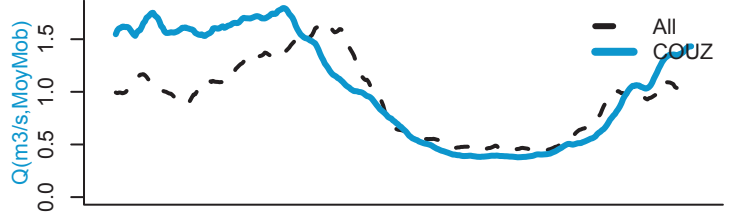
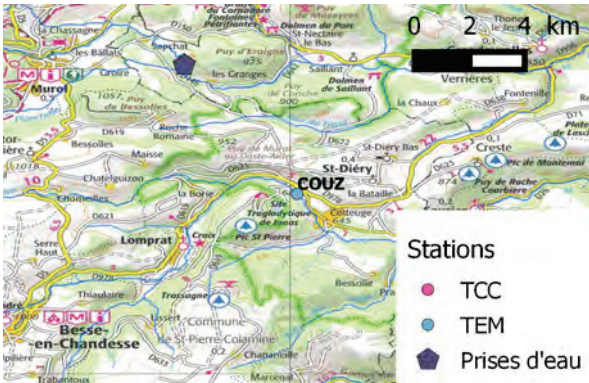
Article 1 | Article 2 | Article 3



	COUZ 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	645	560	815	1040
Pente	2.0	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	71	60	86	198
D source (m)	18	12	18	22
%S Caches	0.4	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.9	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.2	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	8.7	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	135.6	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	8.1	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	11.8	6.6	12.8	15.3
moy D0	10.2	7.6	12.5	19.2
sd D0	8.5	5.7	10.5	16.0
moy D1	8.6	5.8	9.1	10.9
sd D1	5.1	3.3	5.1	6.6
moy DAd	6.6	4.1	6.5	9.6
sd DAd	3.8	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 3.00159
Y : 45.5422



DOUR
 Dourbie
 Riv : Dourbie
 Bassin : Garonne
 TEM

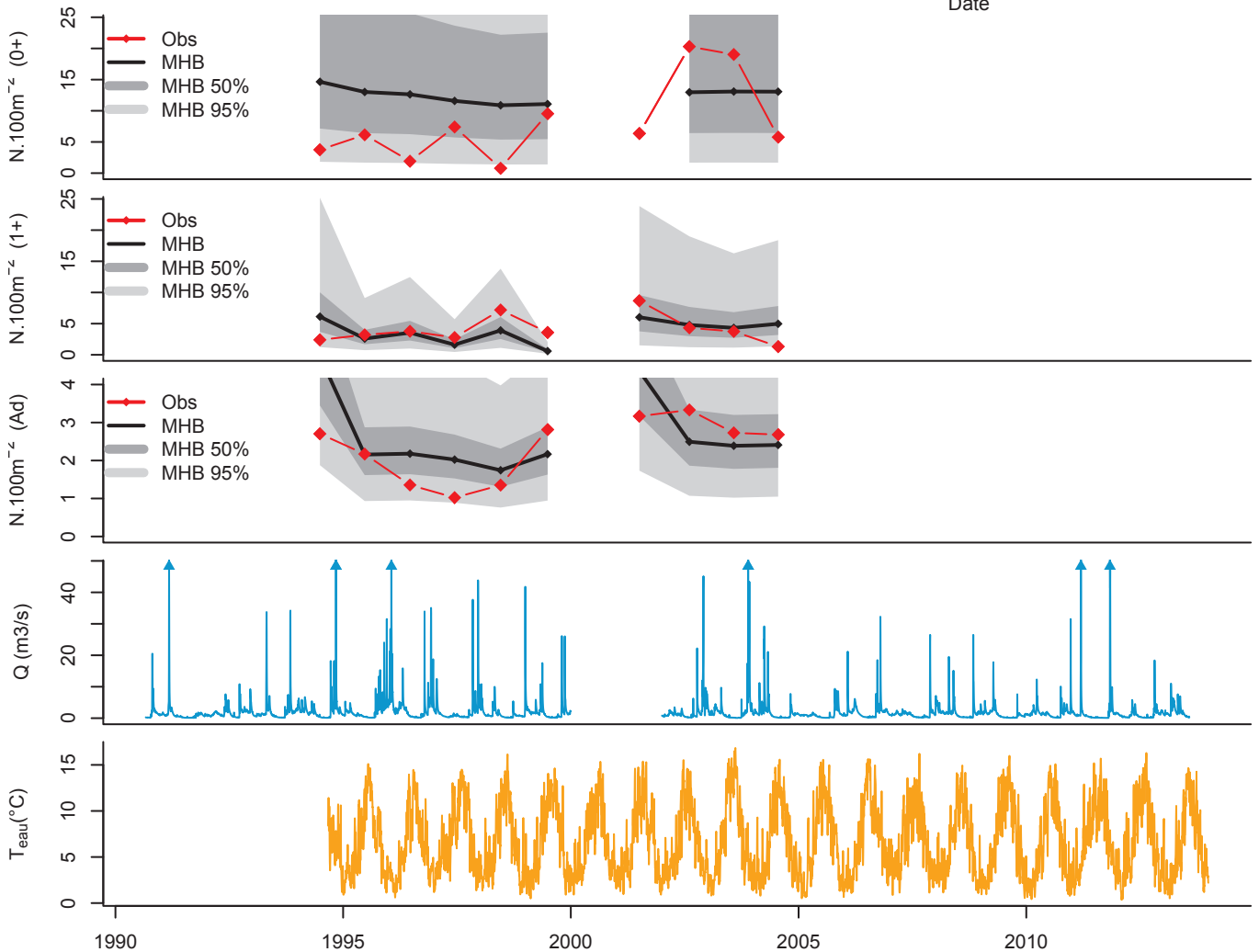
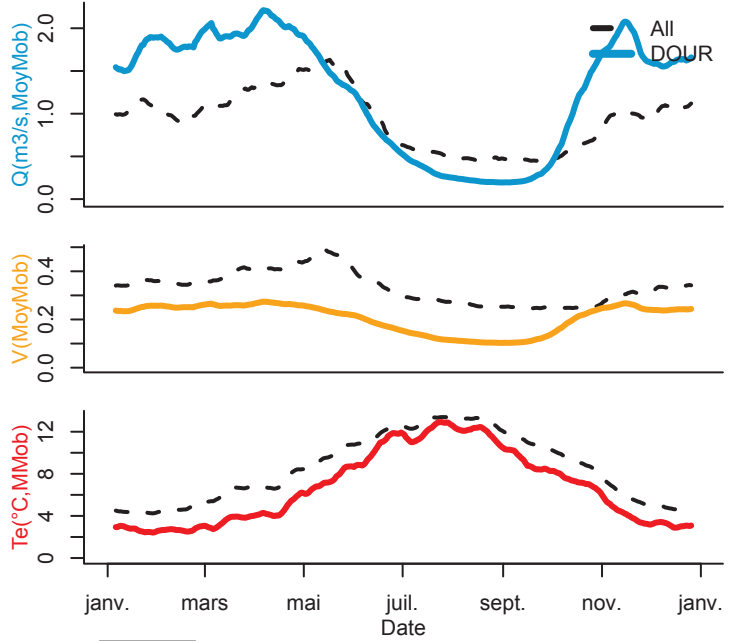
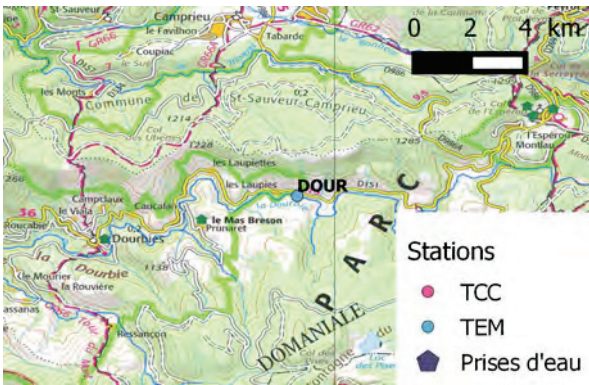
Pas de photo
 disponible

	DOUR 1e quart.	Med.	3e quart.	
Alt (m)	1040	560	815	1040
Pente	0.3	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	35	60	86	198
D source (m)	10	12	18	22
%S Caches	0.3	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	1.1	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.2	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	13.7	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	135.2	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	6.0	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	12.8	6.6	12.8	15.3
moy D0	8.1	7.6	12.5	19.2
sd D0	6.6	5.7	10.5	16.0
moy D1	4.1	5.8	9.1	10.9
sd D1	2.2	3.3	5.1	6.6
moy DAd	2.3	4.1	6.5	9.6
sd DAd	0.8	1.9	2.4	4.2

Article 1 | Article 2 | Article 3



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 3.49155
 Y : 44.07531

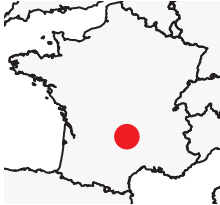


EPI
 Moulin Lavalette
 Riv : Epie
 Bassin : Garonne
 TEM

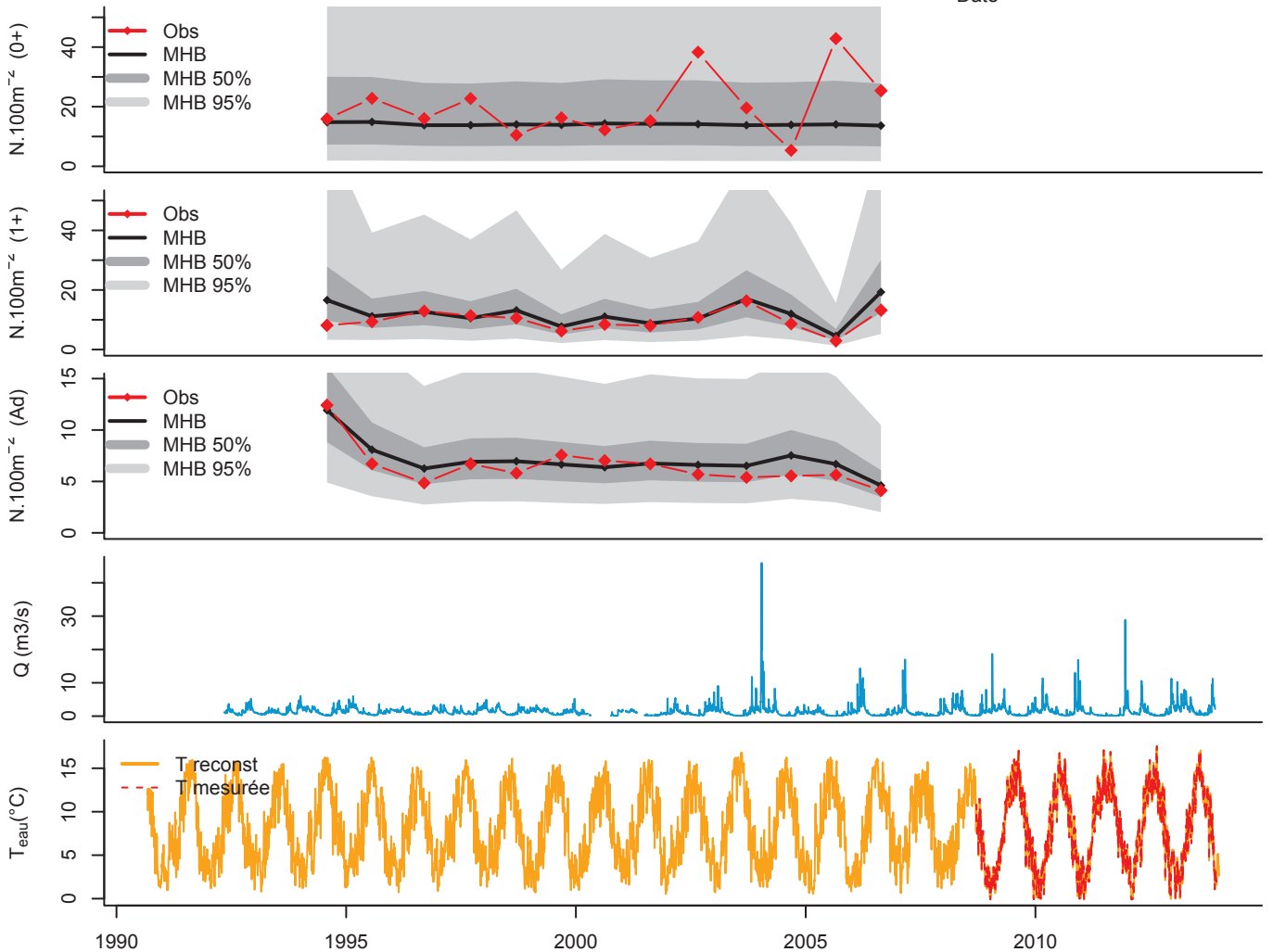
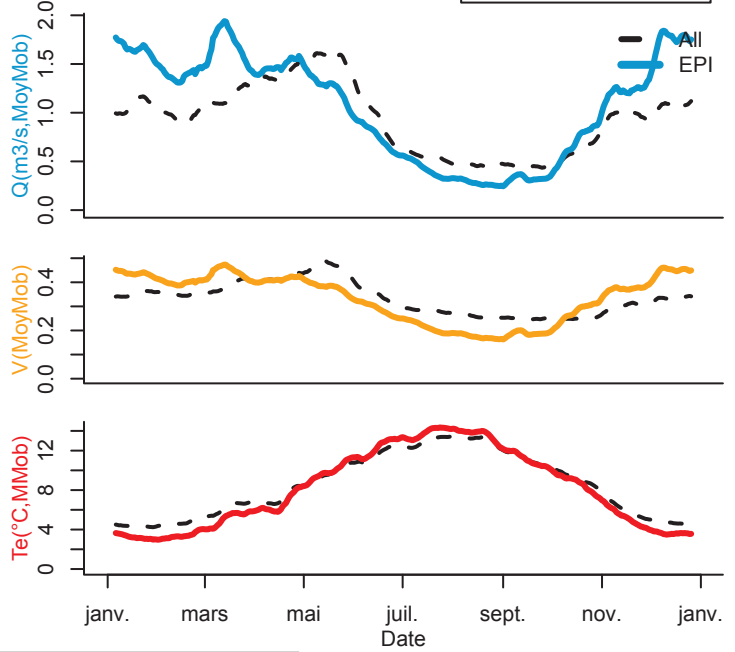
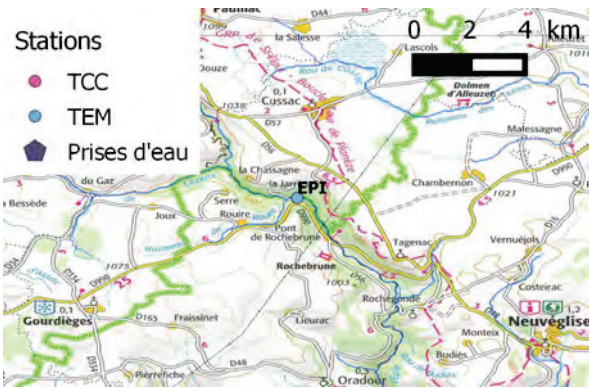
Article 1 | Article 2 | Article 3



	EPI 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	910	560	815	1040
Pente	1.8	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	62	60	86	198
D source (m)	18	12	18	22
%S Caches	1.0	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.9	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	7.5	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	135	82	116	146
T50 (°C)	7.8	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	20.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	20.2	7.6	12.5	19.2
sd D0	10.5	5.7	10.5	16.0
moy D1	9.8	5.8	9.1	10.9
sd D1	3.4	3.3	5.1	6.6
moy DAd	6.5	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.0	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 2.92732
 Y : 44.96248



FON2

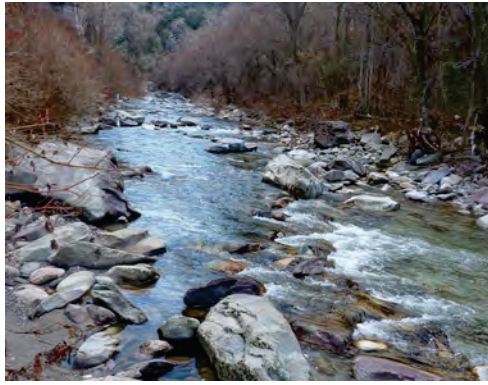
Amont Scarassoui

Riv : Roya

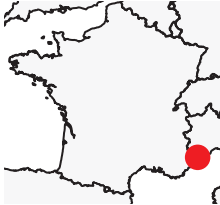
Bassin : Roya

TCC

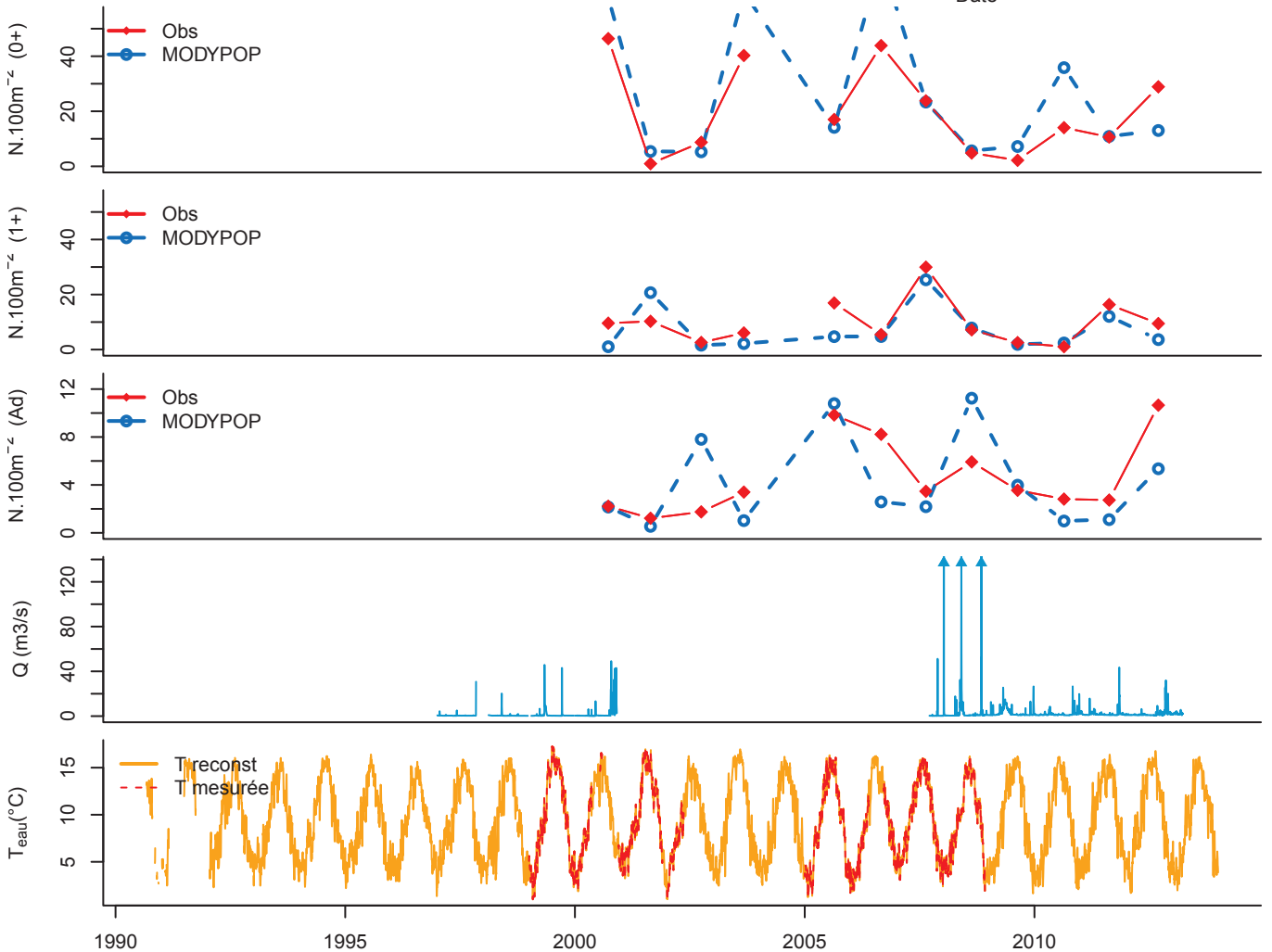
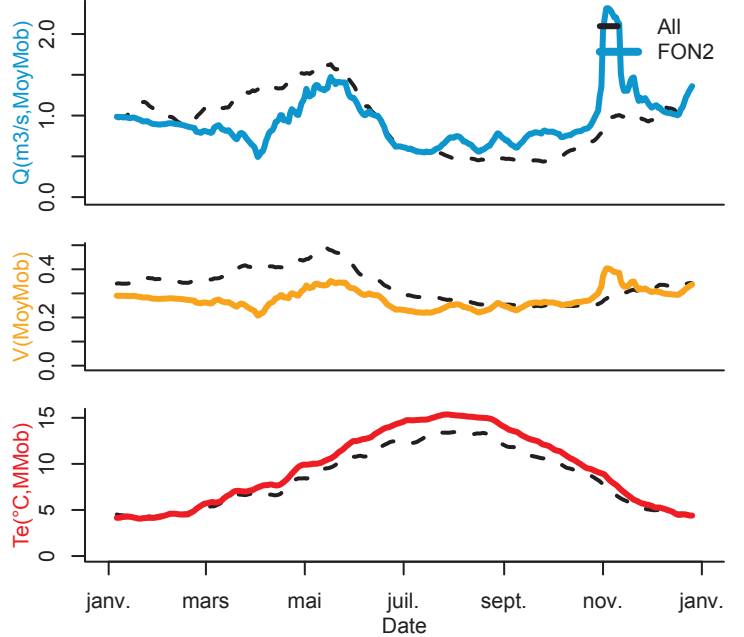
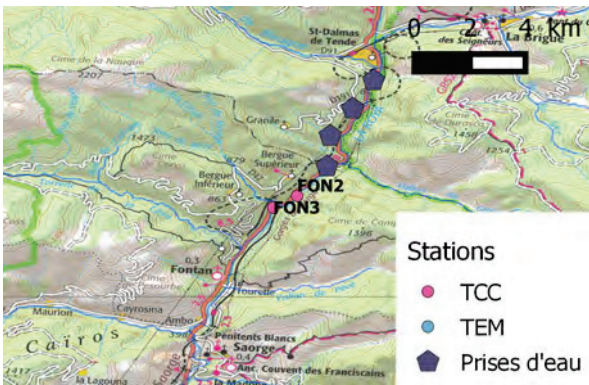
Article 1	Article 2	Article 3



	FON2	1e quart.	Med.	3e quart.
Alt (m)	493	560	815	1040
Pente	3.1	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	273	60	86	198
D source (m)	21	12	18	22
%S Caches		1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	0.4	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.2	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	6.0	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	106.5	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	9.2	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	40.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	20.1	7.6	12.5	19.2
sd D0	16.3	5.7	10.5	16.0
moy D1	9.8	5.8	9.1	10.9
sd D1	8.1	3.3	5.1	6.6
moy DAd	4.7	4.1	6.5	9.6
sd DAd	3.2	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 7.57056
Y : 44.02294



FON3

Aval Scarassoui

Riv : Roya

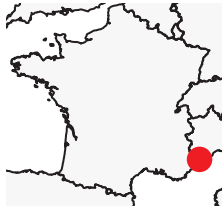
Bassin : Roya

TCC

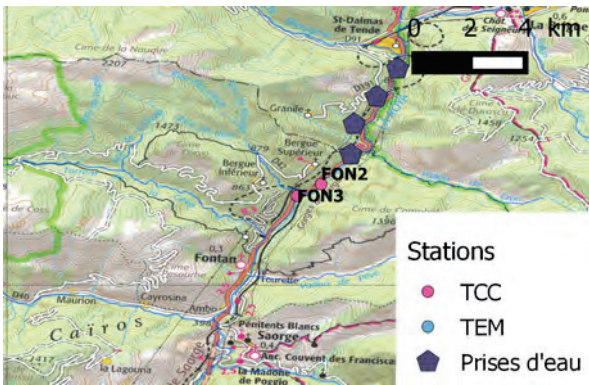
Article 1	Article 2	Article 3
-----------	-----------	-----------



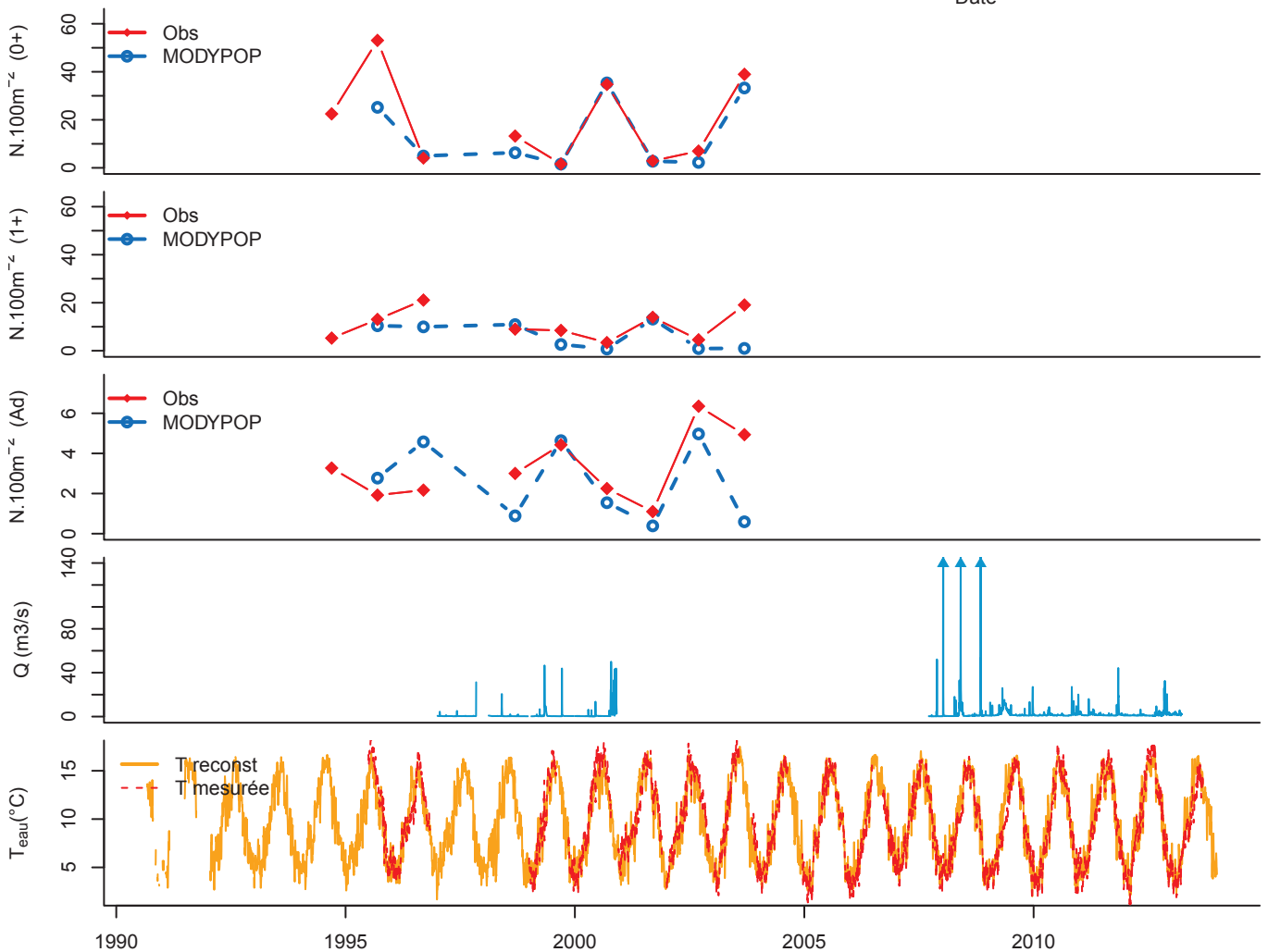
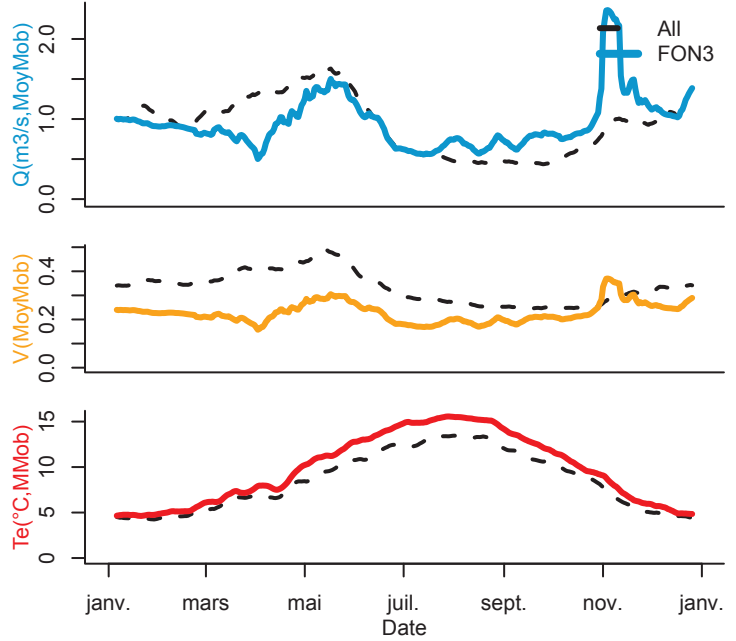
	FON3	1e quart.	Med.	3e quart.
Alt (m)	483	560	815	1040
Pente	3.2	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	278	60	86	198
D source (m)	22	12	18	22
%S Caches		1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	1.1	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)		0.3	0.3	0.5
Largeur (m)		5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	60.8	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)		7.5	8.1	8.9
D50 (cm)		6.6	12.8	15.3
moy D0	19.8	7.6	12.5	19.2
sd D0	18.6	5.7	10.5	16.0
moy D1	10.9	5.8	9.1	10.9
sd D1	6.3	3.3	5.1	6.6
moy DAd	3.3	4.1	6.5	9.6
sd DAd	1.7	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 7.56519
Y : 44.02029



Stations
● TCC
● TEM
■ Prises d'eau



GA1

Confluence Estaing

Riv : Gave Azun
Bassin : Adour
TEM

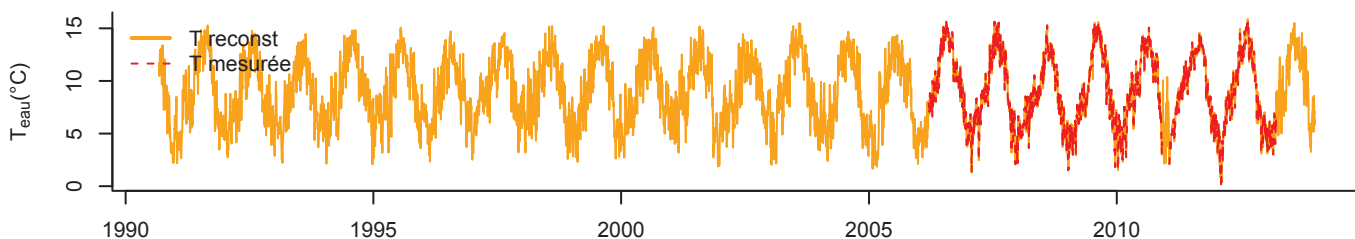
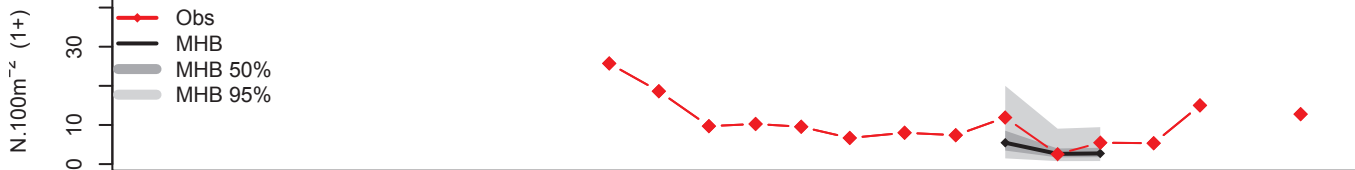
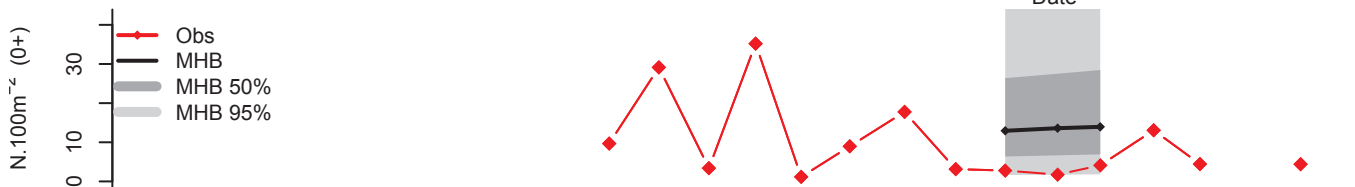
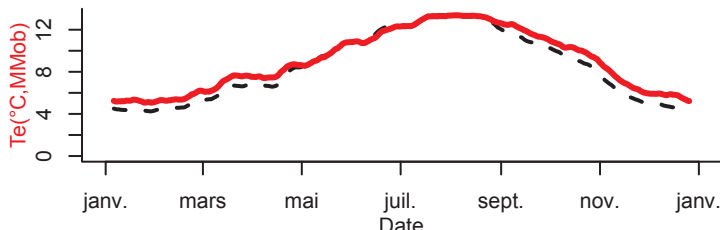
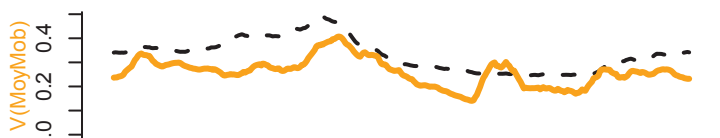
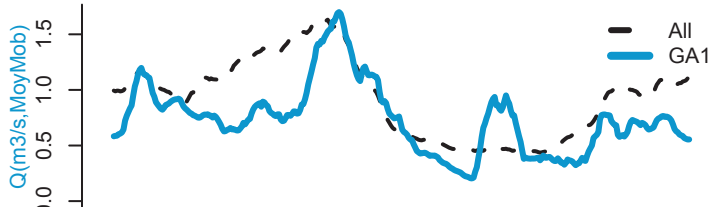
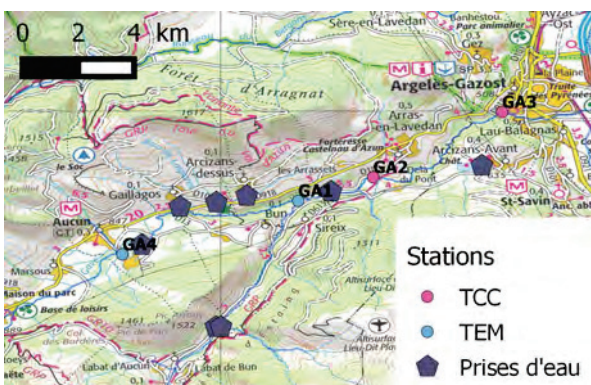
Article 1	Article 2	Article 3



	GA1 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	660	560	815	1040
Pente	2.9	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	113	60	86	198
D source (m)	21.5	12.0	18.0	22.0
%S Caches	4.6	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.7	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	8.5	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	62	82	116	146
T50 (°C)	8.9	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	17.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	9.9	7.6	12.5	19.2
sd D0	10.6	5.7	10.5	16.0
moy D1	10.6	5.8	9.1	10.9
sd D1	6.0	3.3	5.1	6.6
moy DAd	9.6	4.1	6.5	9.6
sd DAd	5.8	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : -0.14959
Y : 42.98008

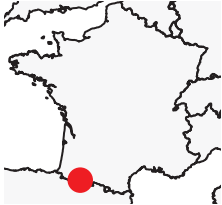


GA2
Aval Nouveaux
Riv : Gave Azun
Bassin : Adour
TCC

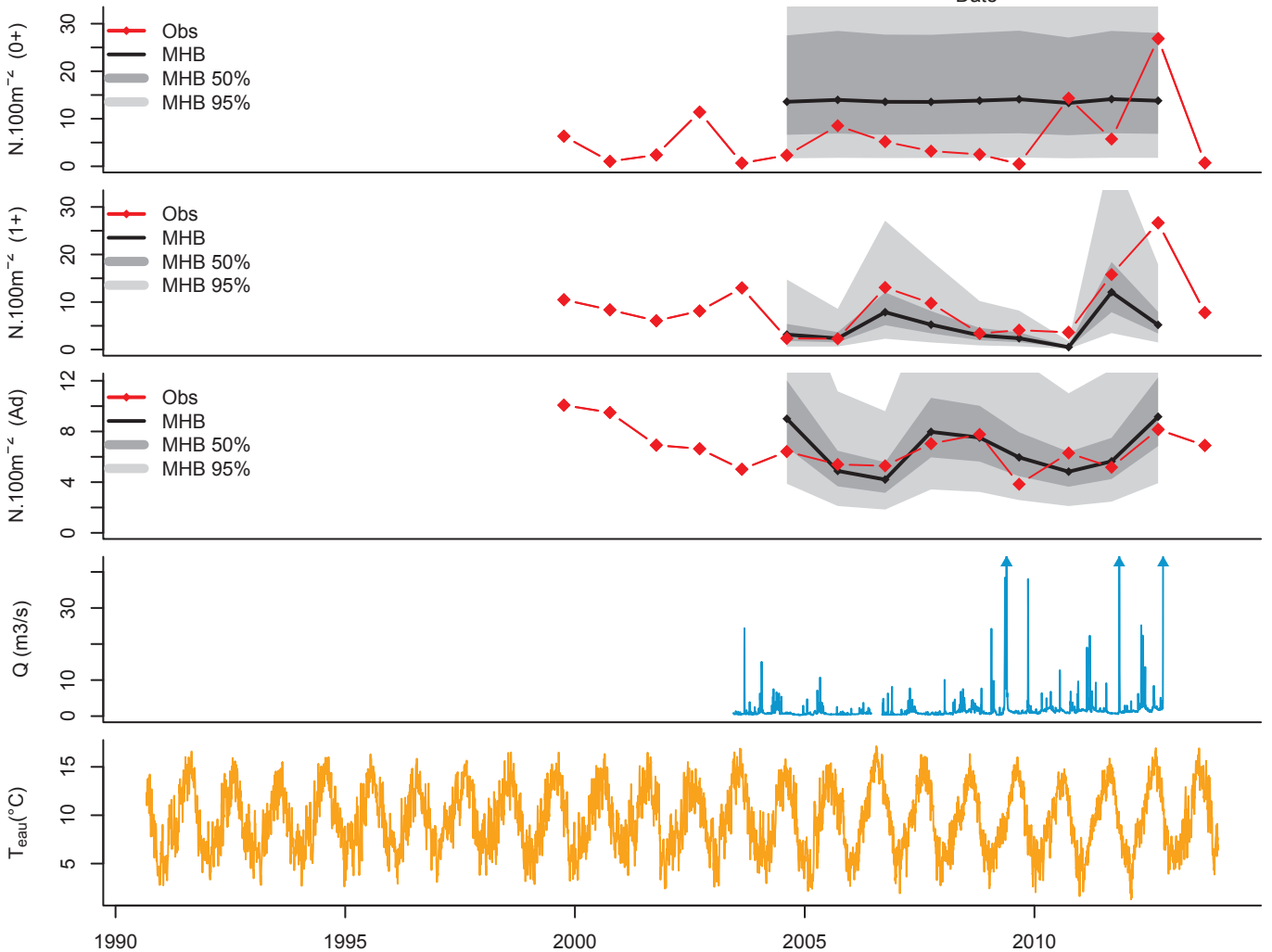
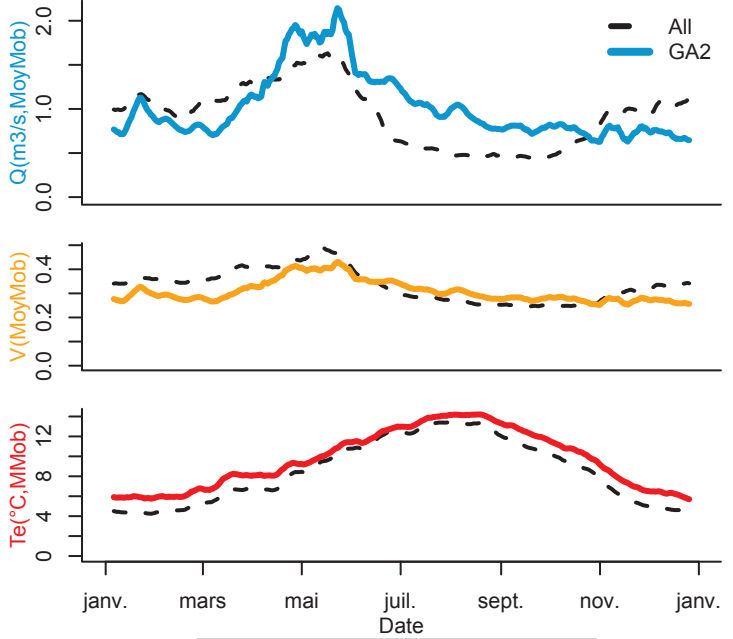
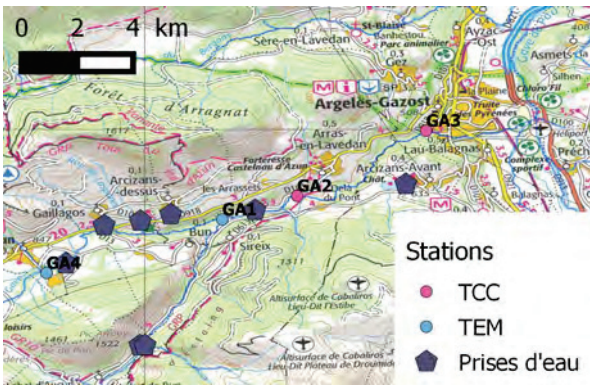
Article 1 | Article 2 | Article 3



	GA2 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	600	560	815	1040
Pente	2.0	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	198	60	86	198
D source (m)	23.2	12.0	18.0	22.0
%S Caches	2.1	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	1.0	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	10.0	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	82	82	116	146
T50 (°C)	9.4	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	11.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	6.1	7.6	12.5	19.2
sd D0	7.1	5.7	10.5	16.0
moy D1	9.0	5.8	9.1	10.9
sd D1	6.4	3.3	5.1	6.6
moy DAd	6.7	4.1	6.5	9.6
sd DAd	1.7	1.9	2.4	4.2

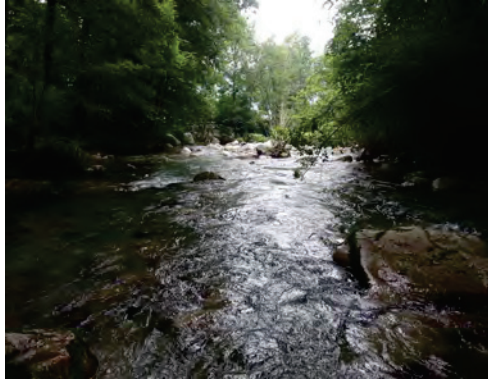


Coordonnées
(WGS 84)
X : -0.13313
Y : 42.98531

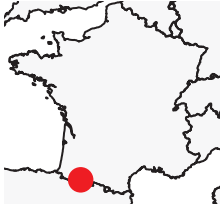


GA3
 Arrieulat
 Riv : Gave Azun
 Bassin : Adour
 TCC

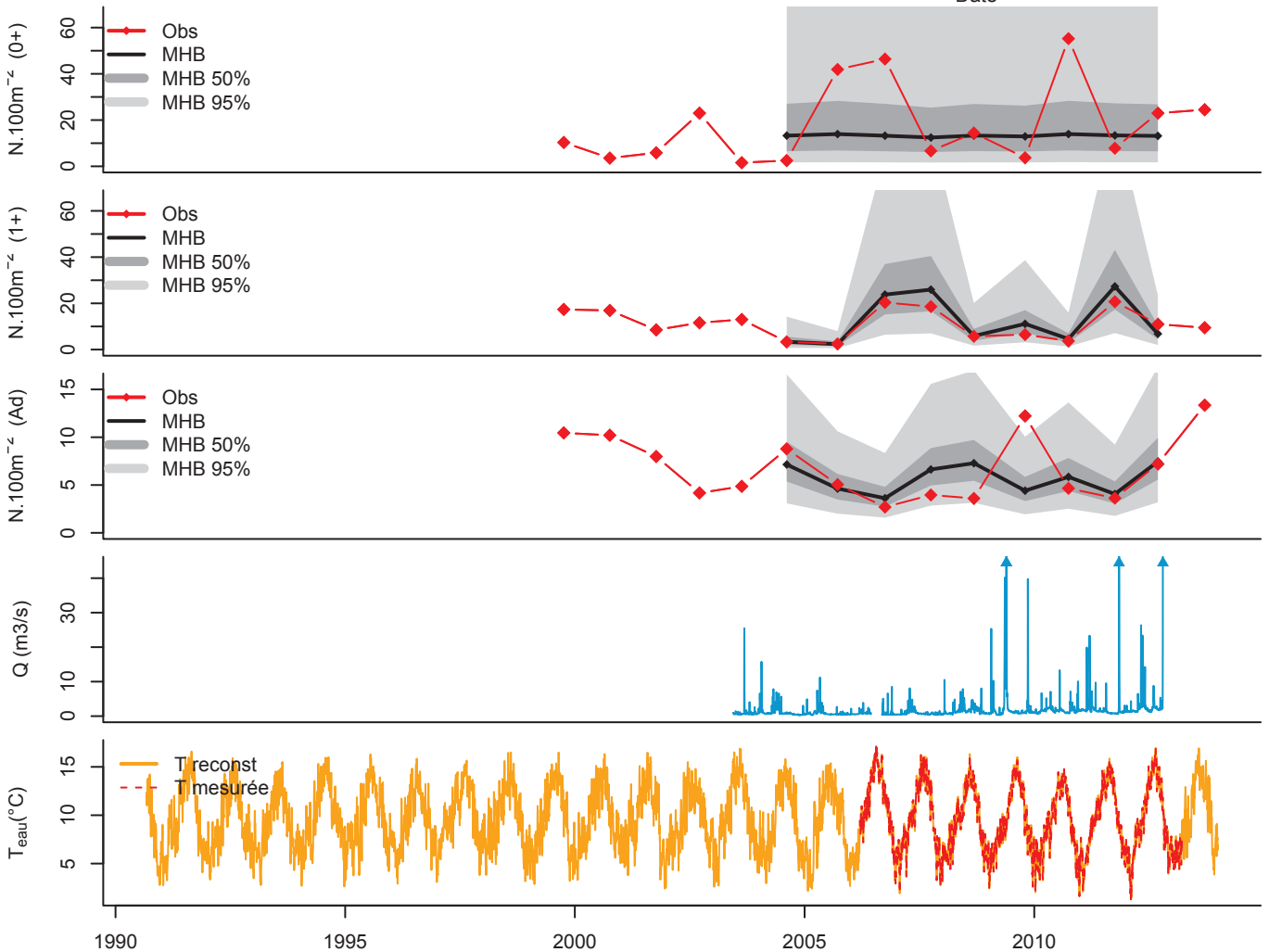
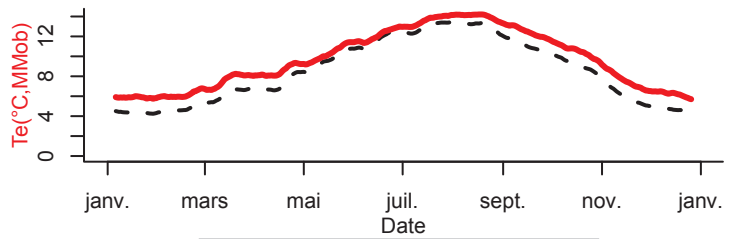
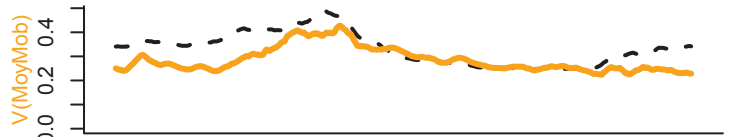
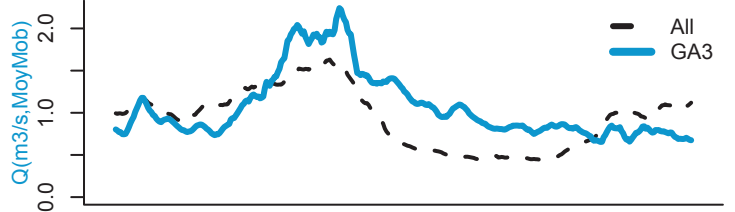
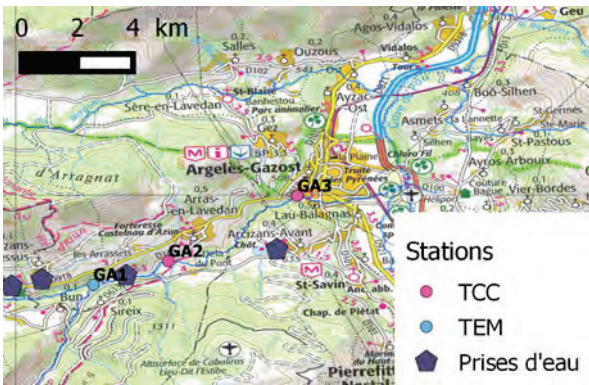
Article 1 | Article 2 | Article 3



	GA3	1e quart.	Med.	3e quart.
Alt (m)	460	560	815	1040
Pente	2.5	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	207	60	86	198
D source (m)	27.2	12.0	18.0	22.0
%S Caches	1.6	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	1.0	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	10.9	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	62.1	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	9.4	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	12.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	18.0	7.6	12.5	19.2
sd D0	17.4	5.7	10.5	16.0
moy D1	11.3	5.8	9.1	10.9
sd D1	6.3	3.3	5.1	6.6
moy DAd	6.9	4.1	6.5	9.6
sd DAd	3.4	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : -0.10481
 Y : 42.99977



GA4

Confluence Boularic Riv : Gave Azun

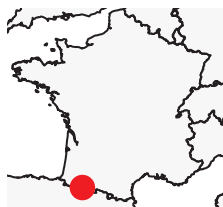
Bassin : Adour

TEM

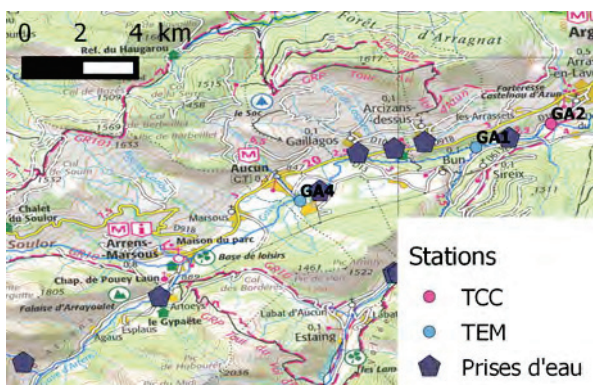
Article 1	Article 2	Article 3



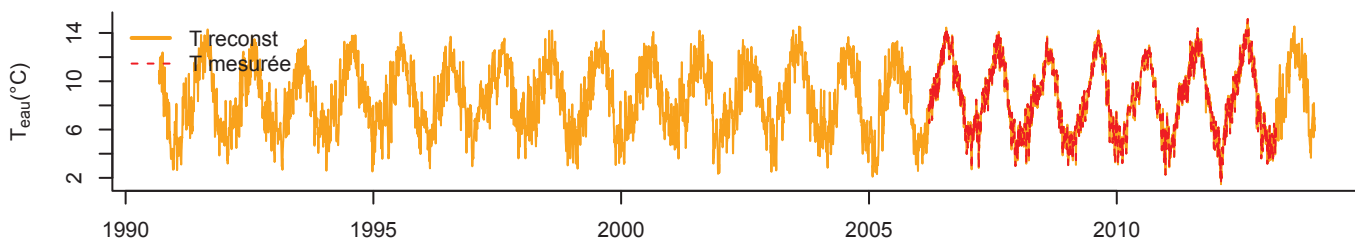
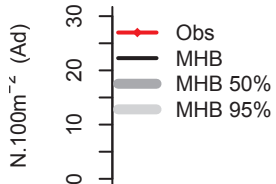
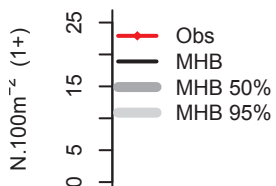
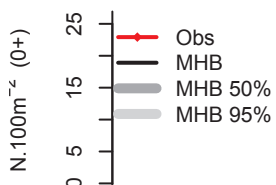
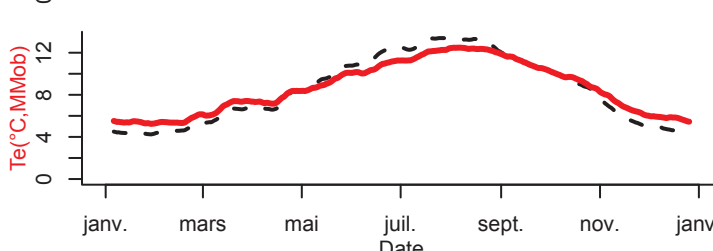
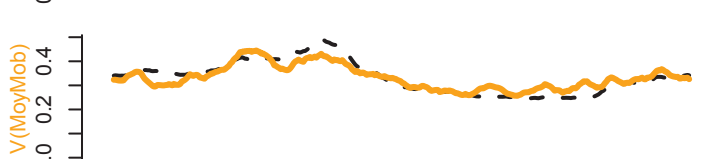
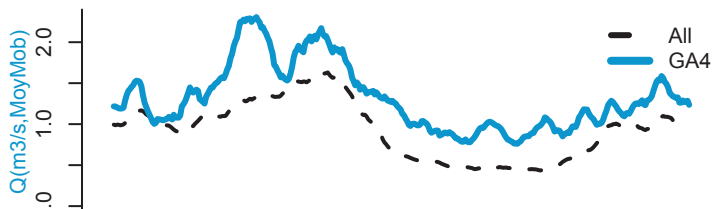
	GA4 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	841	560	815	1040
Pente	1.1	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	101	60	86	198
D source (m)	18	12	18	22
%S Caches	2.8	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	1.2	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	10.8	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	95	82	116	146
T50 (°C)	8.5	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	5.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	14.9	7.6	12.5	19.2
sd D0	4.0	5.7	10.5	16.0
moy D1	18.5	5.8	9.1	10.9
sd D1	4.7	3.3	5.1	6.6
moy DAd	18.1	4.1	6.5	9.6
sd DAd	4.2	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : -0.18819
Y : 42.96821



Stations
● TCC
● TEM
● Prises d'eau



GG1

Relais d'Espagne

Riv : Gave Gavarnie

Bassin : Adour

TCC

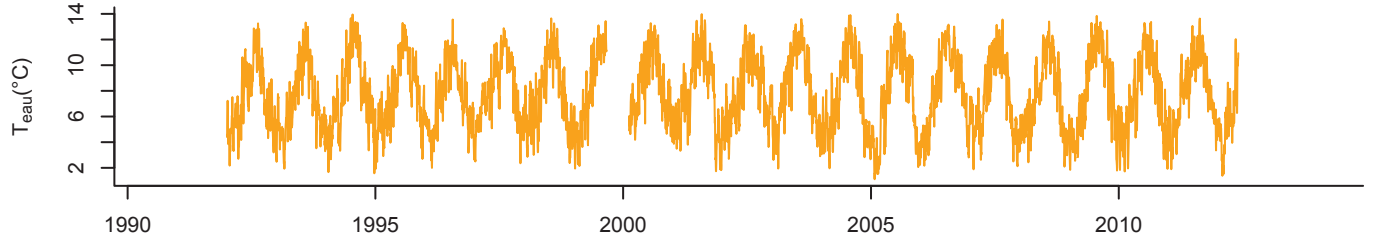
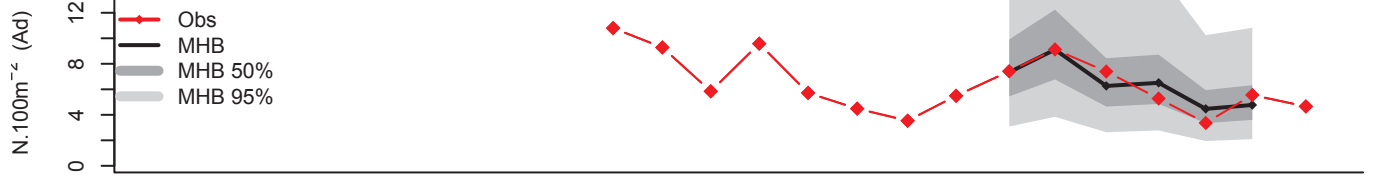
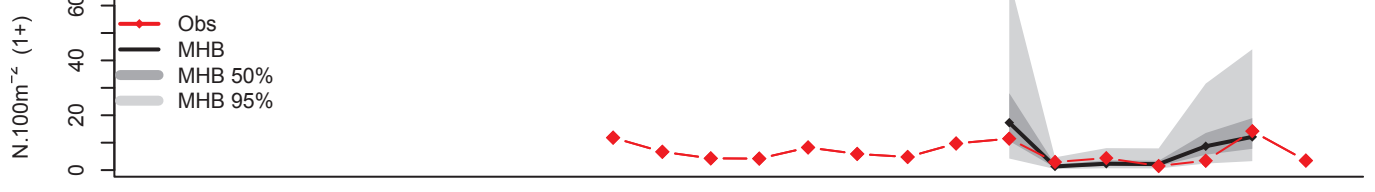
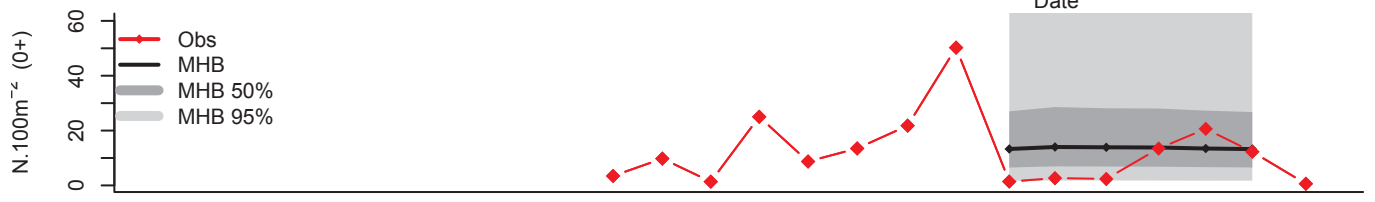
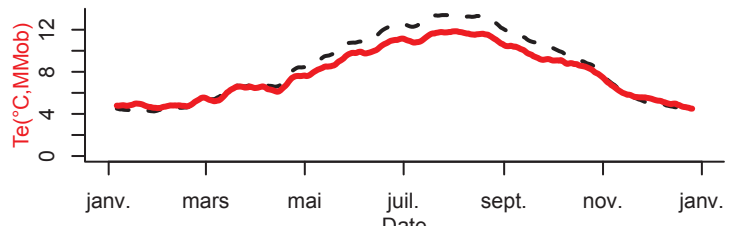
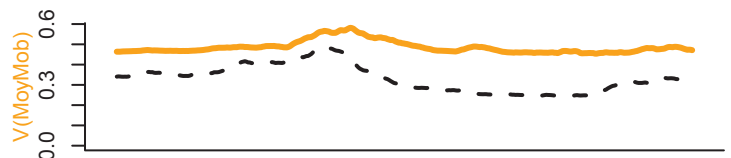
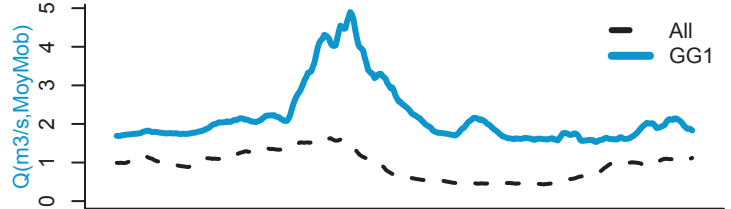
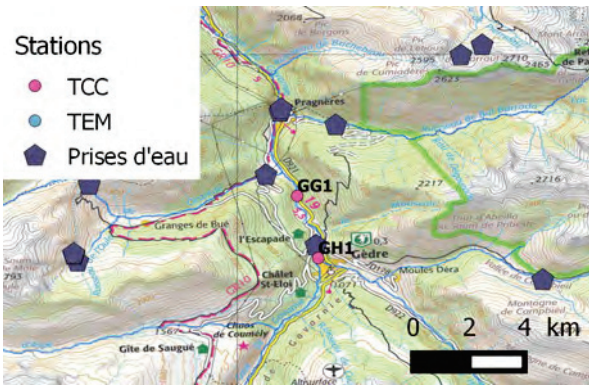
Article 1 | Article 2 | Article 3



	GG1 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	950	560	815	1040
Pente	2.2	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	199	60	86	198
D source (m)	21.3	12.0	18.0	22.0
%S Caches	0.8	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	2.0	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.5	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	15.5	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	88	82	116	146
T50 (°C)	7.6	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	3.0	6.6	12.8	15.3
<hr/>				
moy D0	12.5	7.6	12.5	19.2
sd D0	13.2	5.7	10.5	16.0
moy D1	6.5	5.8	9.1	10.9
sd D1	3.8	3.3	5.1	6.6
moy DAd	6.5	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.3	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 0.01315
Y : 42.80212

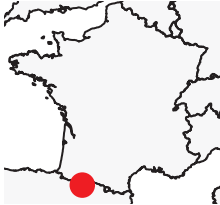


GG3
 Pain de Sucre
 Riv : Gave Gavarnie
 Bassin : Adour
 TEM

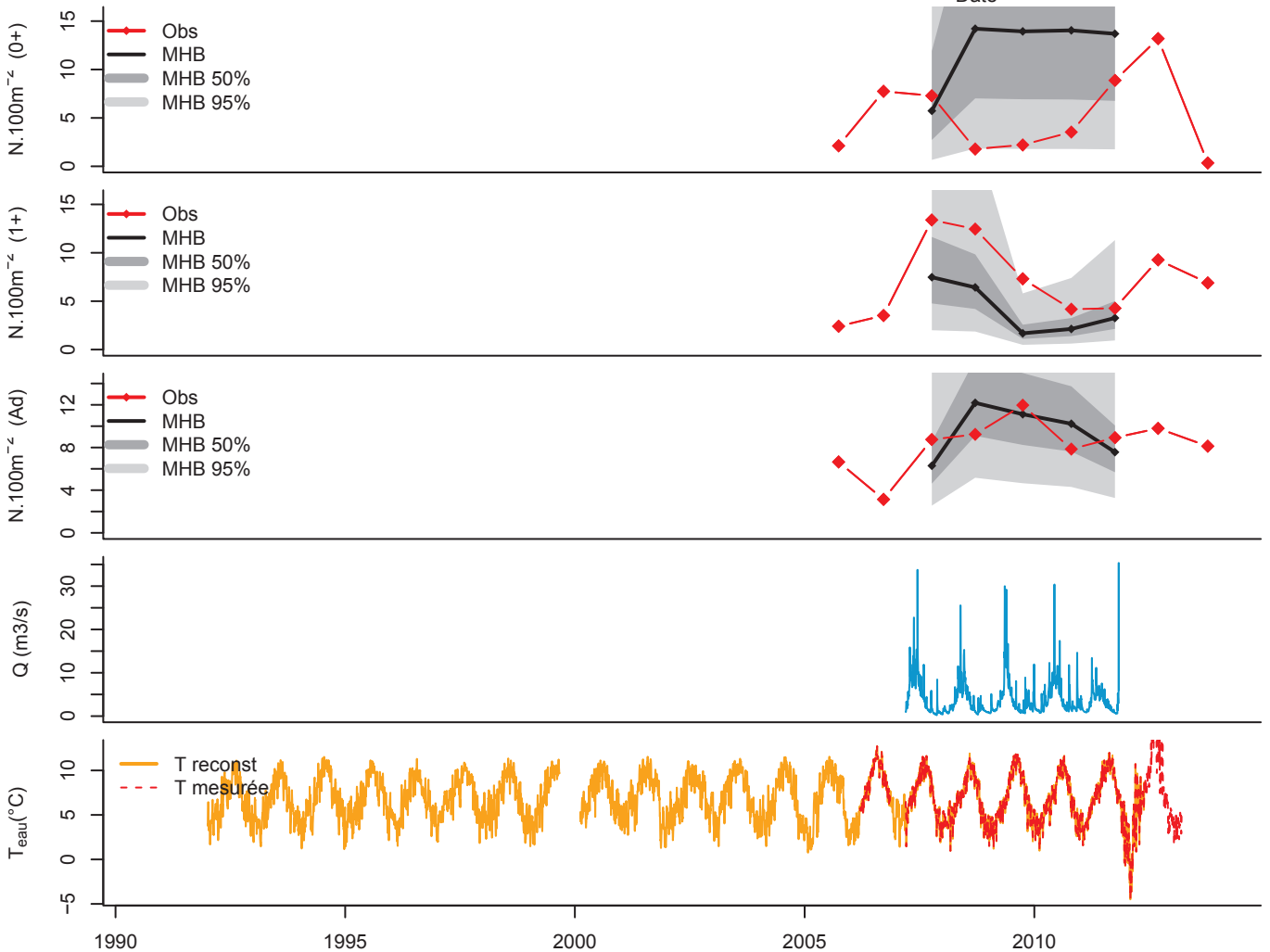
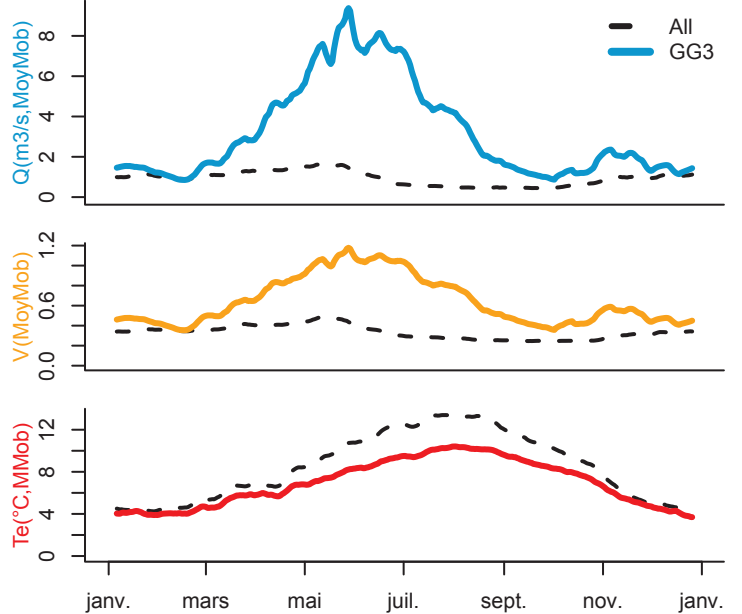
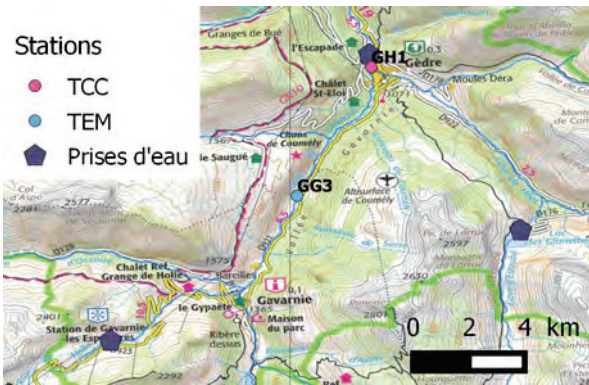


	GG3	1e quart.	Med.	3e quart.
Alt (m)	1215	560	815	1040
Pente	2.4	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	86	60	86	198
D source (m)	16	12	18	22
%S Caches	2.3	1.2	1.9	2.9
Q50 (m³/s)	2.5	0.4	0.9	1.4
V50 (m³/s)	0.6	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	10.7	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	66	82	116	146
T50 (°C)	6.7	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	13.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	5.2	7.6	12.5	19.2
sd D0	4.3	5.7	10.5	16.0
moy D1	7.1	5.8	9.1	10.9
sd D1	3.9	3.3	5.1	6.6
moy DAd	8.3	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.4	1.9	2.4	4.2

Article 1 | Article 2 | Article 3



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 0.0015
 Y : 42.76001



GH1

Gave d'Heas

Riv : Gave Gavarnie

Bassin : Adour

TCC

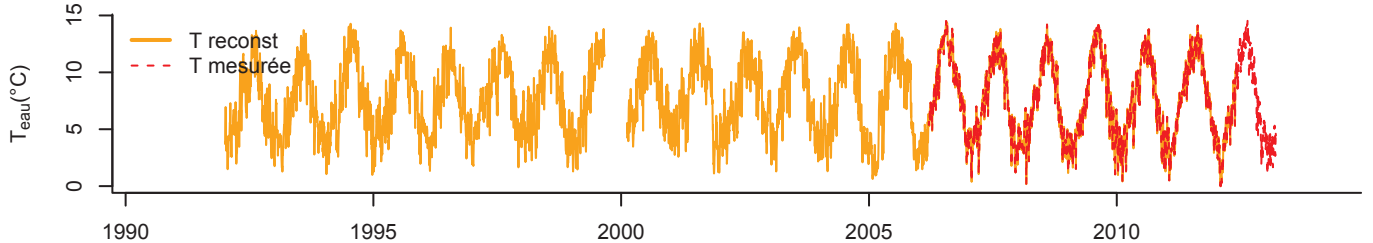
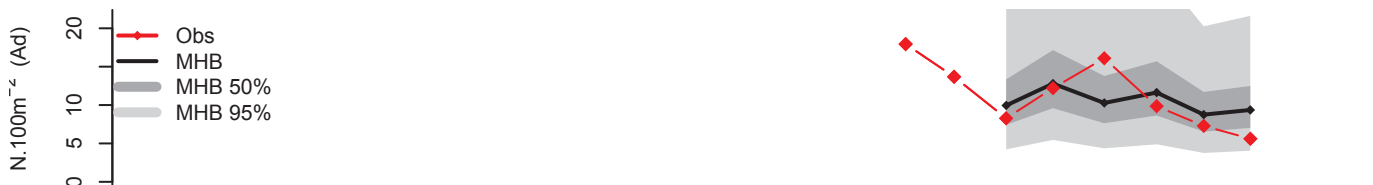
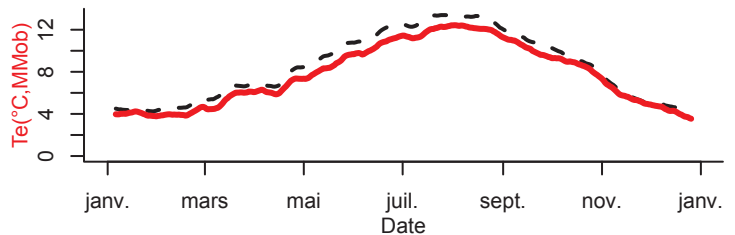
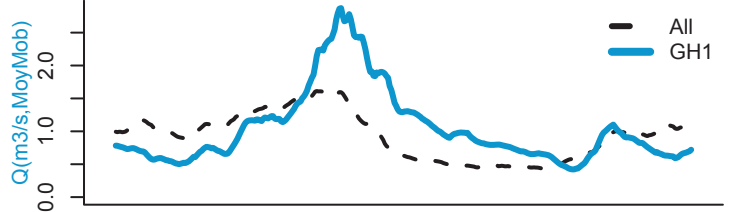
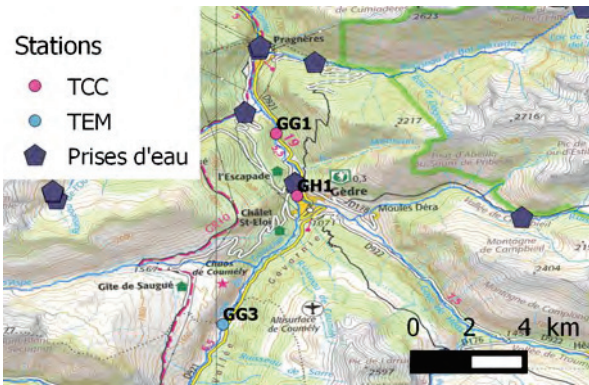


	GH1 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	995	560	815	1040
Pente	3.6	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	84	60	86	198
D source (m)	12.9	12.0	18.0	22.0
%S Caches	2.7	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.9	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	9.3	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	65	82	116	146
T50 (°C)	7.3	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	12.5	6.6	12.8	15.3
moy D0	16.7	7.6	12.5	19.2
sd D0	16.0	5.7	10.5	16.0
moy D1	16.0	5.8	9.1	10.9
sd D1	6.0	3.3	5.1	6.6
moy DAd	11.4	4.1	6.5	9.6
sd DAd	4.4	1.9	2.4	4.2

Article 1 | Article 2 | Article 3



Coordonnées
(WGS 84)
X : 0.01774
Y : 42.78839

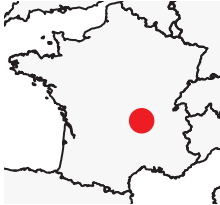


LIGO
 Pont Neuf
 Riv : Lignon Forez
 Bassin : Loire
 TEM

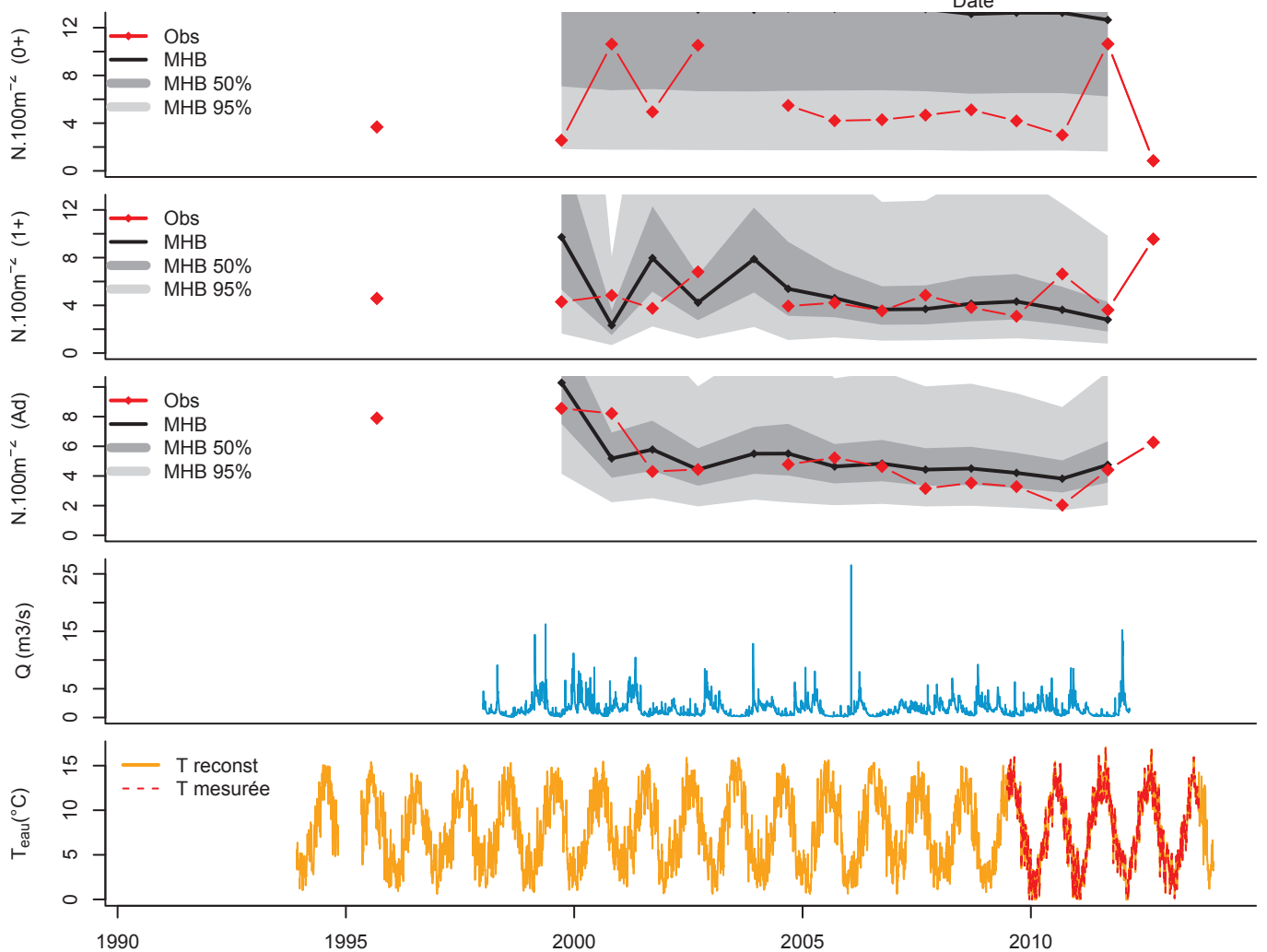
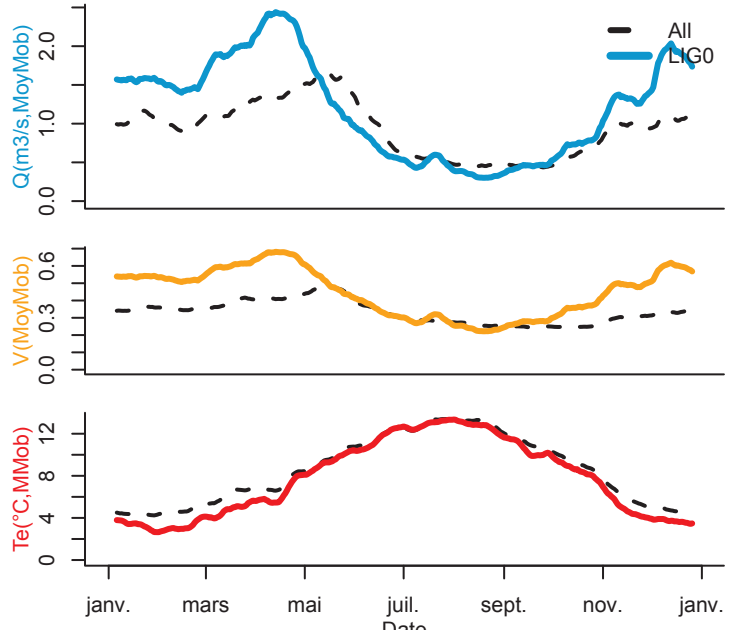
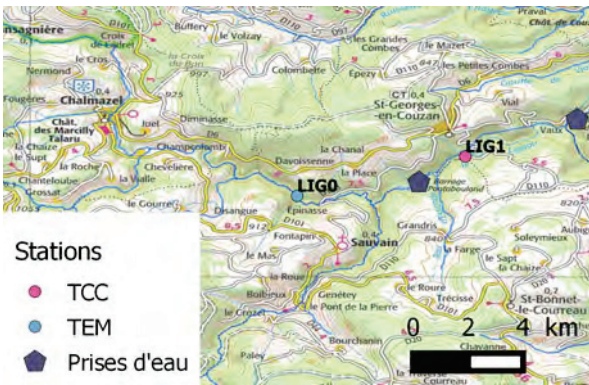


	LIGO 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	690	560	815	1040
Pente	2.9	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	70	60	86	198
D source (m)	11.1	12.0	18.0	22.0
%S Caches	1.8	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	1.0	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.4	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	7.3	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	124	82	116	146
T50 (°C)	7.4	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	12.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	5.3	7.6	12.5	19.2
sd D0	3.1	5.7	10.5	16.0
moy D1	4.8	5.8	9.1	10.9
sd D1	1.7	3.3	5.1	6.6
moy DAd	5.1	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.0	1.9	2.4	4.2

Article 1 | Article 2 | Article 3



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 3.89558
 Y : 45.68584



LIG1

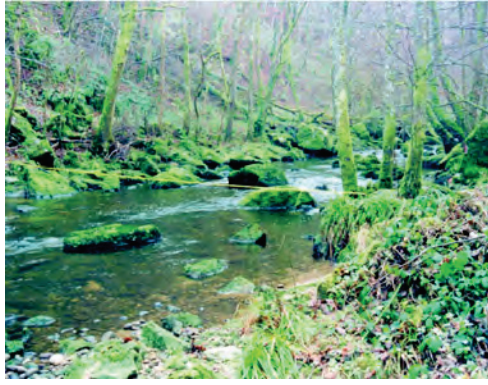
Pont du Diable

Riv : Lignon Forez

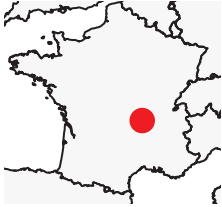
Bassin : Loire

TCC

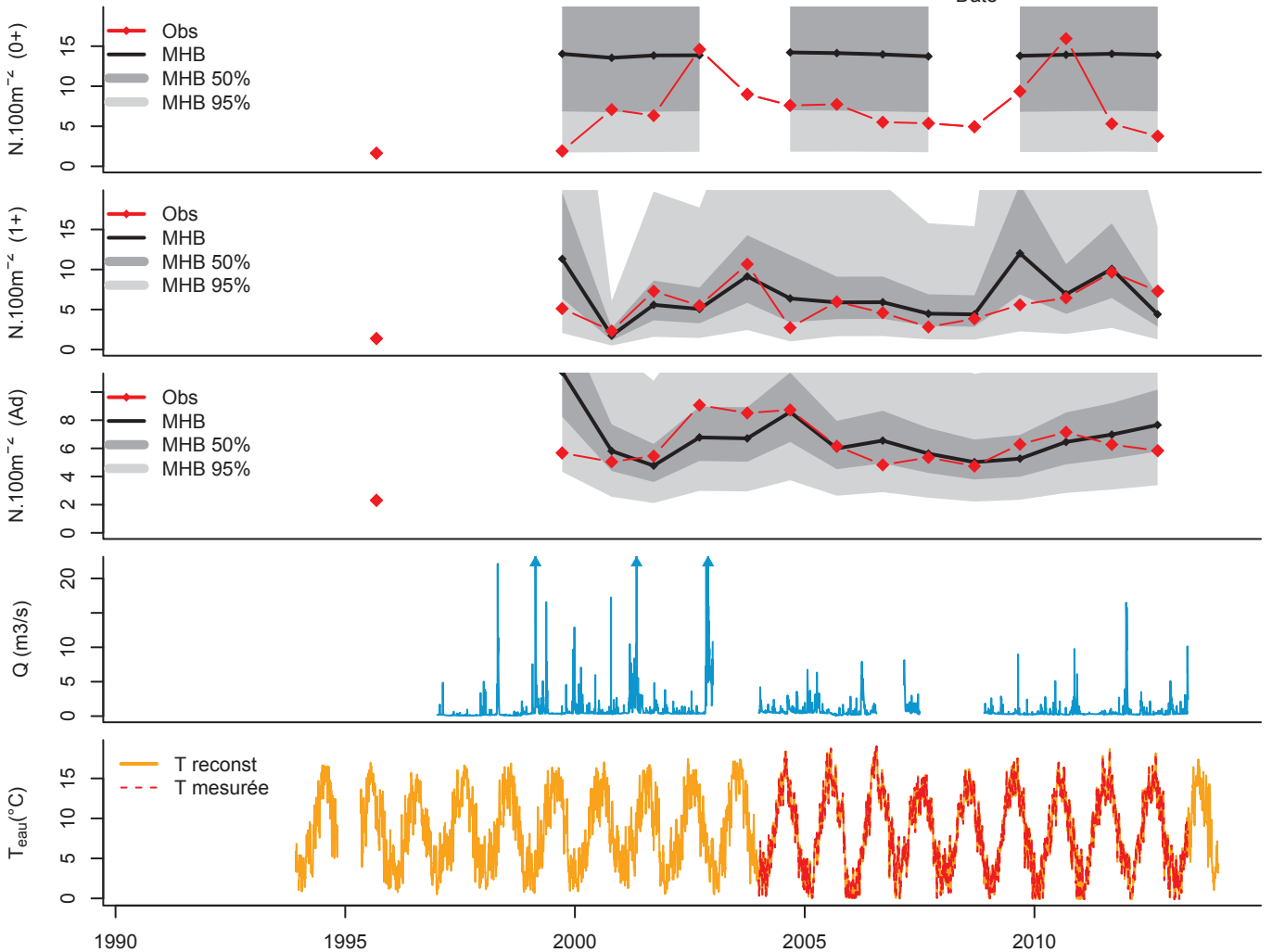
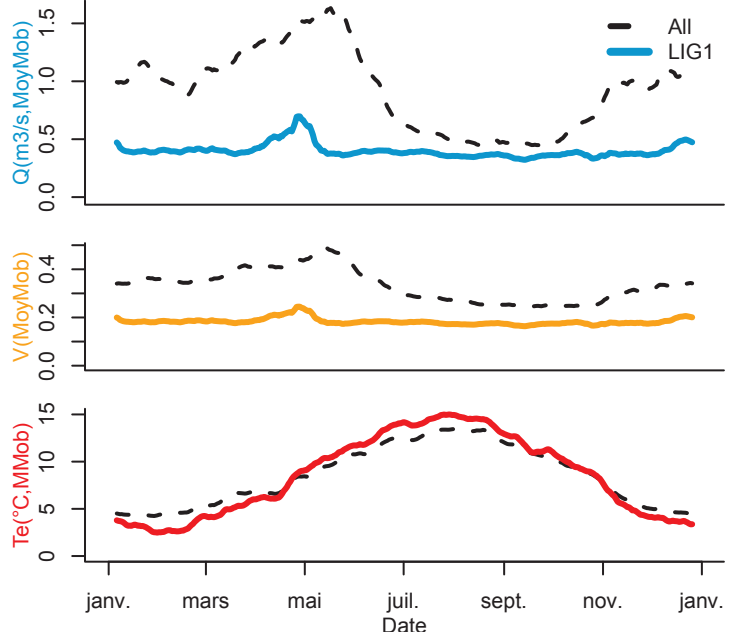
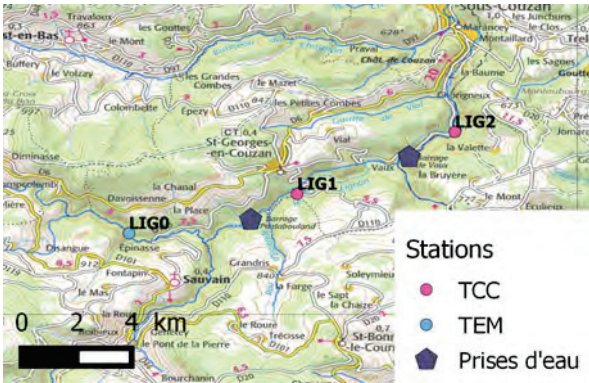
Article 1 | Article 2 | Article 3



	LIG1 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	560	560	815	1040
Pente	3.5	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	117	60	86	198
D source (m)	15.6	12.0	18.0	22.0
%S Caches	1.8	1.2	1.9	2.9
Q50 (m³/s)	0.4	0.4	0.9	1.4
V50 (m³/s)	0.2	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	6.8	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	148.1	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	8.2	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	16.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	7.1	7.6	12.5	19.2
sd D0	4.0	5.7	10.5	16.0
moy D1	5.4	5.8	9.1	10.9
sd D1	2.6	3.3	5.1	6.6
moy DAd	6.1	4.1	6.5	9.6
sd DAd	1.8	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 3.93475
Y : 45.6951

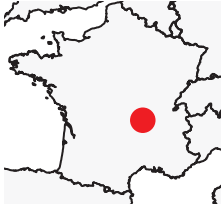


LIG2
 Vaux
 Riv : Lignon Forez
 Bassin : Loire
 TCC

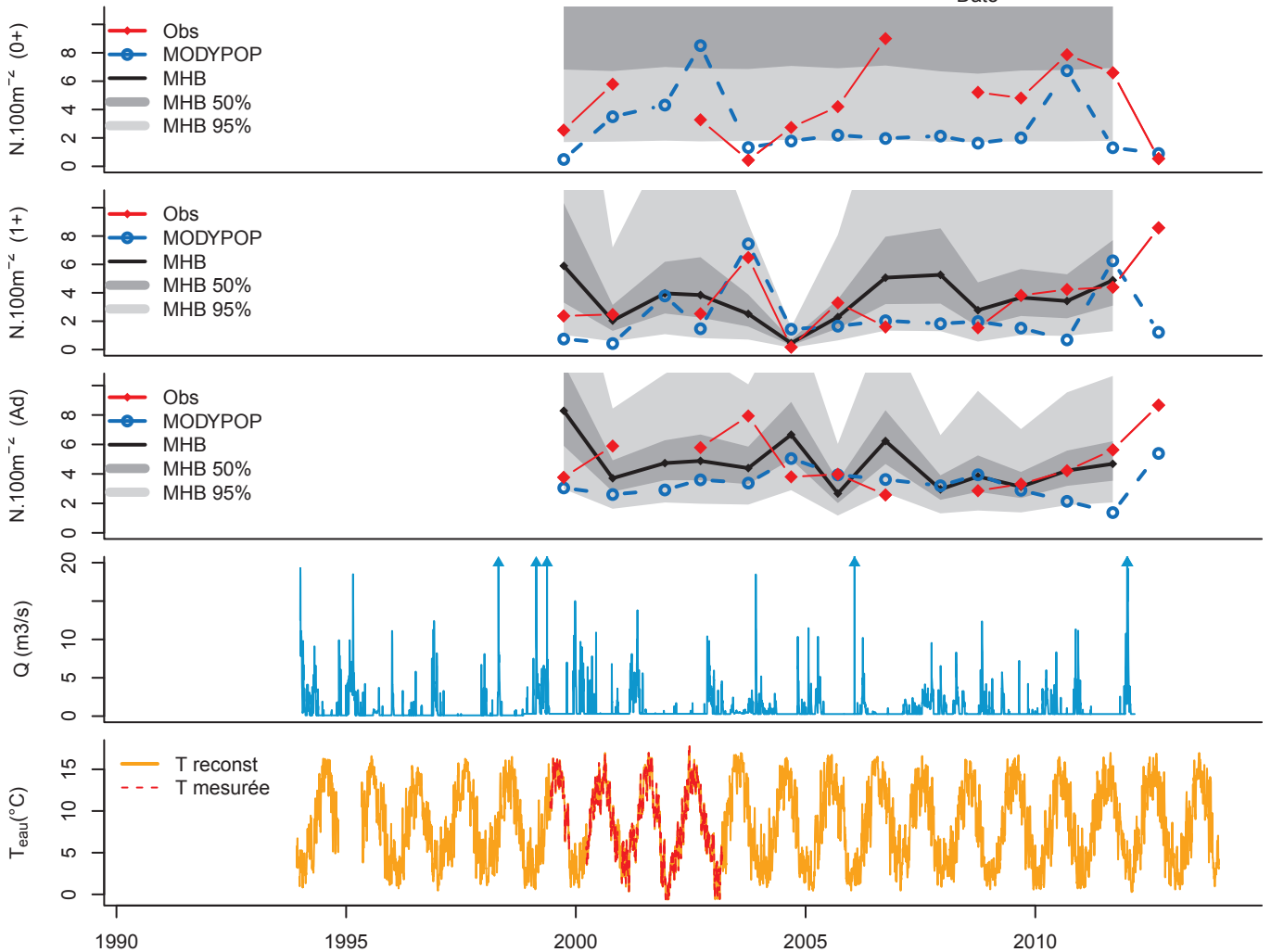
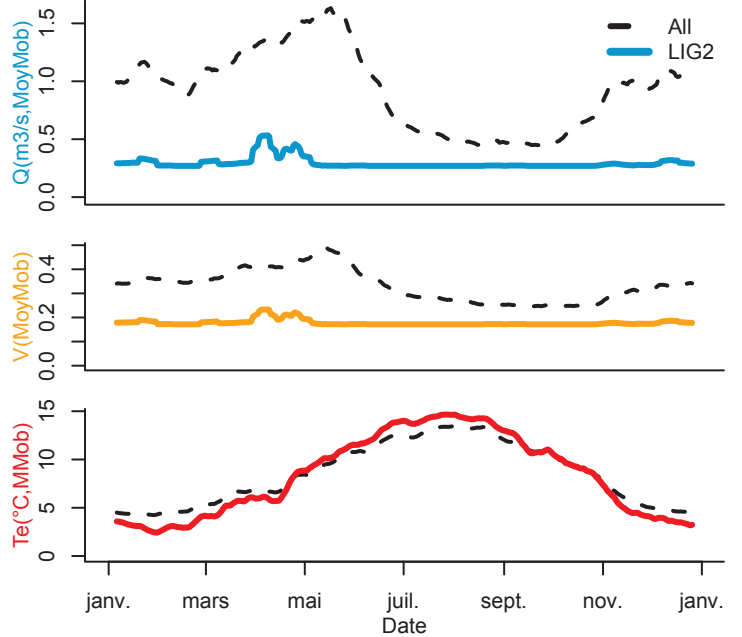
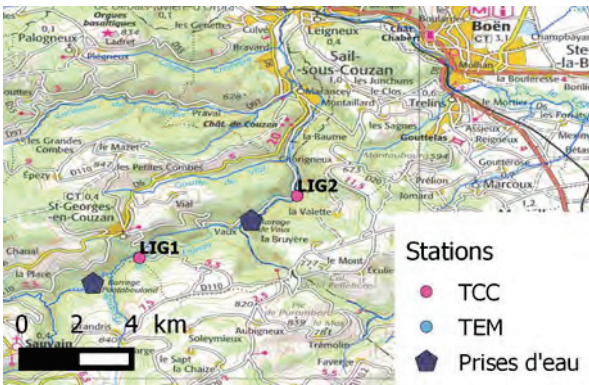
Article 1 | Article 2 | Article 3



	LIG2 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	460	560	815	1040
Pente	2.2	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	128	60	86	198
D source (m)	21.5	12.0	18.0	22.0
%S Caches	1.3	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.3	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.2	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	5.7	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	127	82	116	146
T50 (°C)	8.0	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	64.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	4.4	7.6	12.5	19.2
sd D0	2.7	5.7	10.5	16.0
moy D1	3.5	5.8	9.1	10.9
sd D1	2.3	3.3	5.1	6.6
moy DAd	4.9	4.1	6.5	9.6
sd DAd	1.9	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 3.97152
 Y : 45.70968

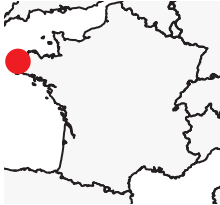


MIGN
Irvillac
Riv : Mignonne
Bassin : Bretagne
TEM

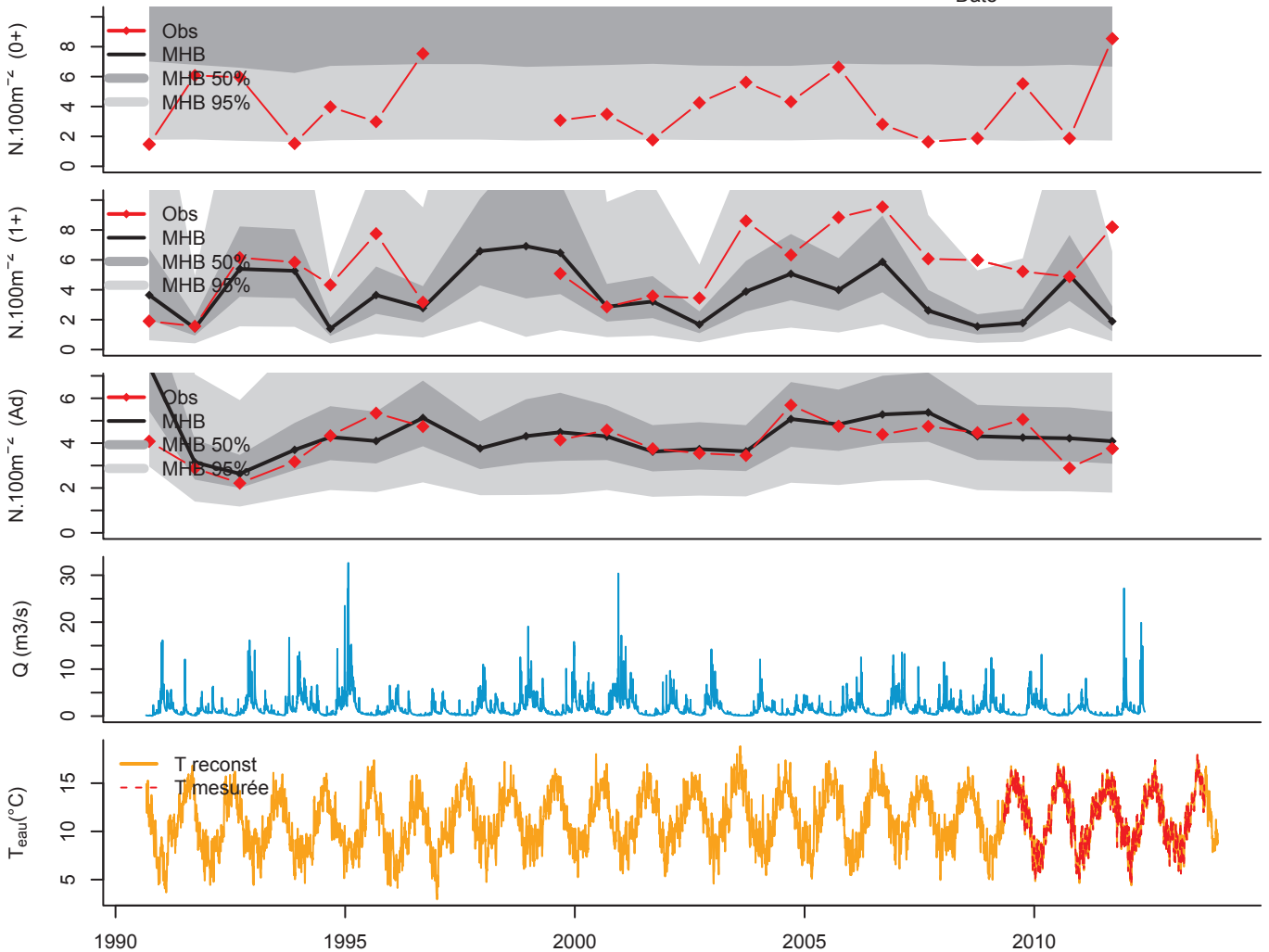
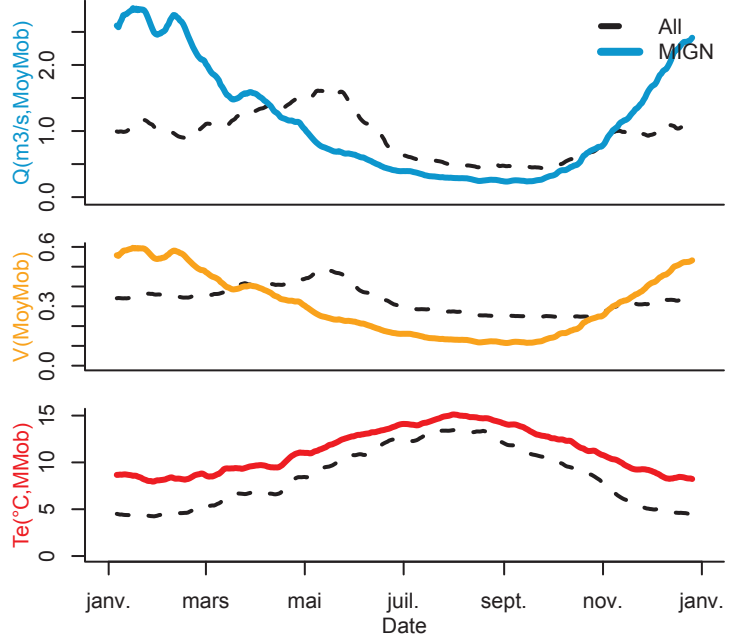
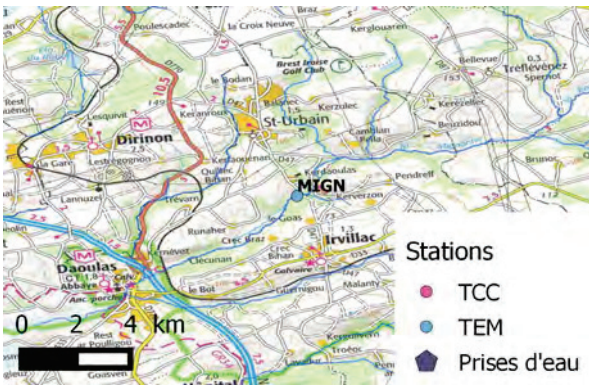
Article 1 | Article 2 | Article 3



	MIGN 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	15	560	815	1040
Pente	5.9	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	68	60	86	198
D source (m)	18	12	18	22
%S Caches	1.2	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	0.8	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	7.1	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	105	82	116	146
T50 (°C)	11.0	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	3.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	4.0	7.6	12.5	19.2
sd D0	2.2	5.7	10.5	16.0
moy D1	5.5	5.8	9.1	10.9
sd D1	2.3	3.3	5.1	6.6
moy DAd	4.1	4.1	6.5	9.6
sd DAd	0.9	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : -4.21886
Y : 48.38498



OUE1
Cires
Riv : Neste Oueil
Bassin : Garonne
TEM

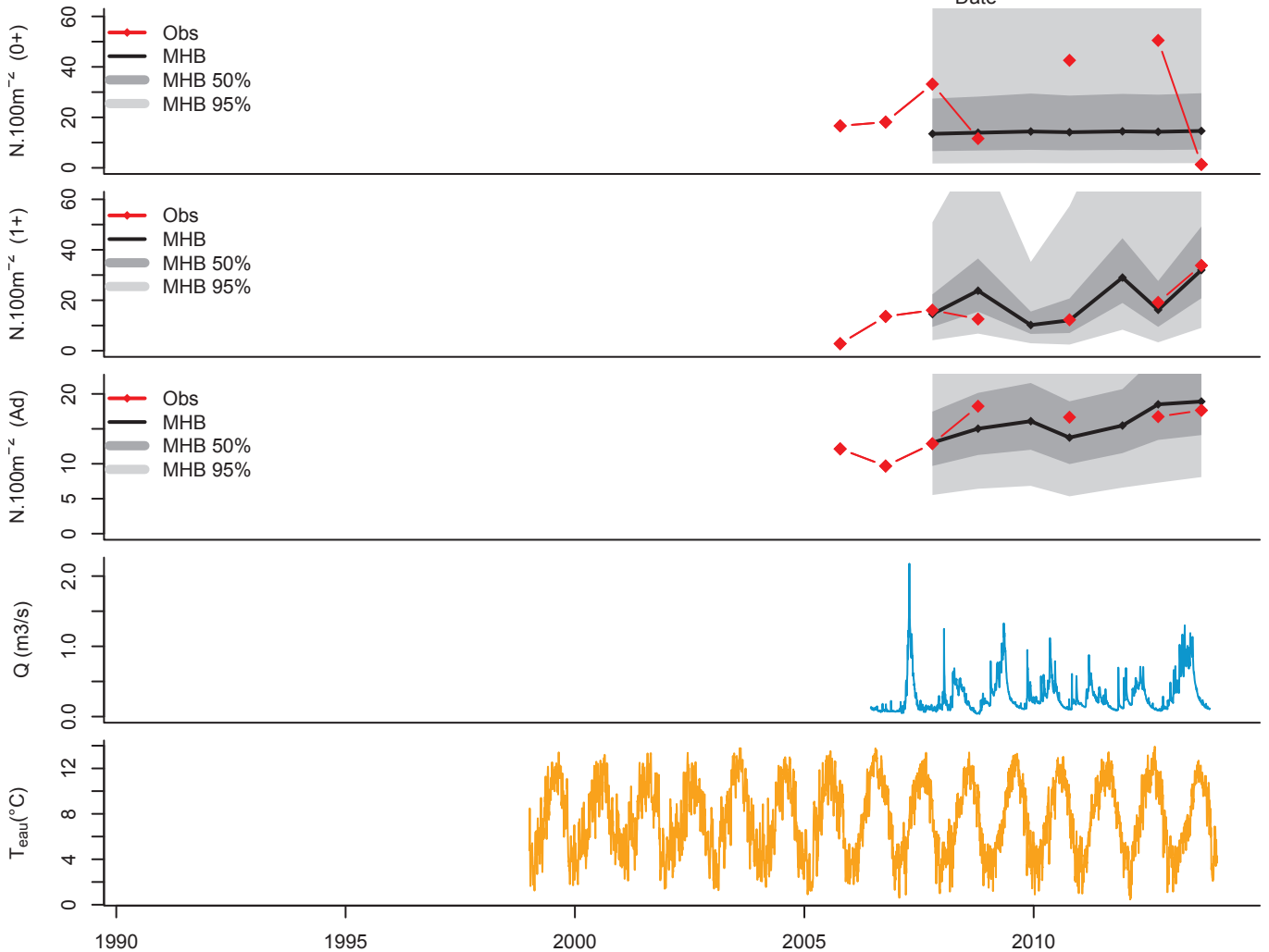
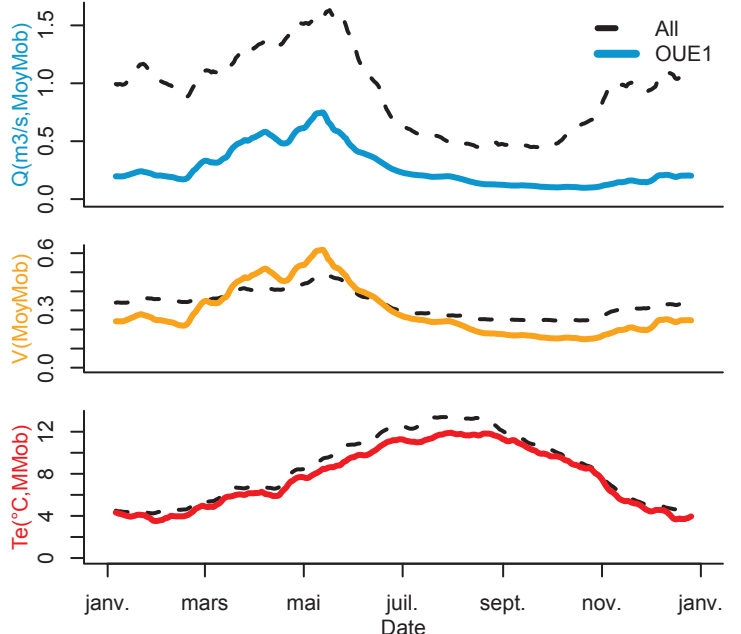
Article 1	Article 2	Article 3



	OUE1	1e quart.	Med.	3e quart.
Alt (m)	1237	560	815	1040
Pente	2.0	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	13	60	86	198
D source (m)	4.4	12.0	18.0	22.0
%S Caches	3.1	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	0.2	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	3.8	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	171	82	116	146
T50 (°C)	7.6	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	2.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	24.9	7.6	12.5	19.2
sd D0	17.7	5.7	10.5	16.0
moy D1	15.7	5.8	9.1	10.9
sd D1	9.4	3.3	5.1	6.6
moy DAd	14.9	4.1	6.5	9.6
sd DAd	3.3	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 0.518
Y : 42.85133



OUE2
 Mayregne aval
 Riv : Neste Oueil
 Bassin : Garonne
 TEM

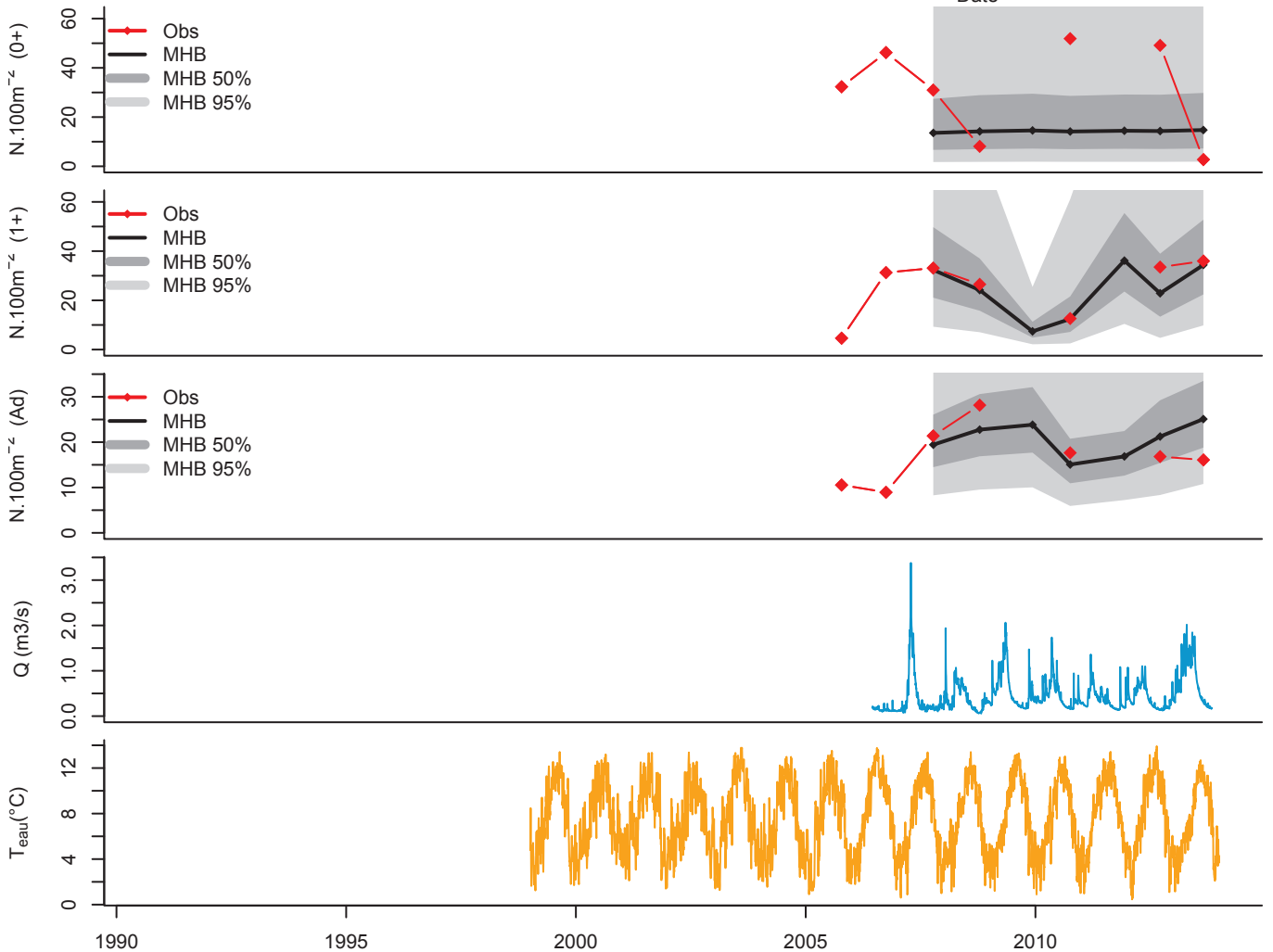
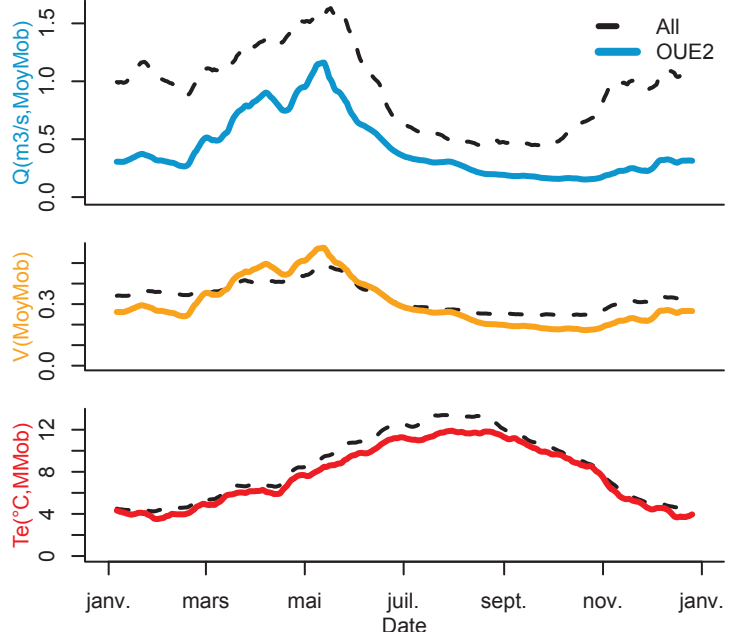
Article 1	Article 2	Article 3



	OUE2 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	1165	560	815	1040
Pente	3.8	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	24	60	86	198
D source (m)	6.7	12.0	18.0	22.0
%S Caches	4.7	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.3	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	4.6	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	147	82	116	146
T50 (°C)	7.6	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	4.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	31.6	7.6	12.5	19.2
sd D0	19.7	5.7	10.5	16.0
moy D1	25.4	5.8	9.1	10.9
sd D1	12.0	3.3	5.1	6.6
moy DAd	17.1	4.1	6.5	9.6
sd DAd	6.5	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 0.54045
 Y : 42.83982



OUE3

St Paul d'Oueil

Riv : Neste Oueil

Bassin : Garonne

TEM



	OUE3 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	1051	560	815	1040
Pente	4.4	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	31	60	86	198
D source (m)	9	12	18	22
%S Caches	4.9	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	0.5	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.4	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	4.9	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	144	82	116	146
T50 (°C)	7.6	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	10.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	21.1	7.6	12.5	19.2
sd D0	14.4	5.7	10.5	16.0
moy D1	18.9	5.8	9.1	10.9
sd D1	10.1	3.3	5.1	6.6
moy DAd	14.7	4.1	6.5	9.6
sd DAd	4.6	1.9	2.4	4.2

Article 1	Article 2	Article 3



Coordonnées
(WGS 84)

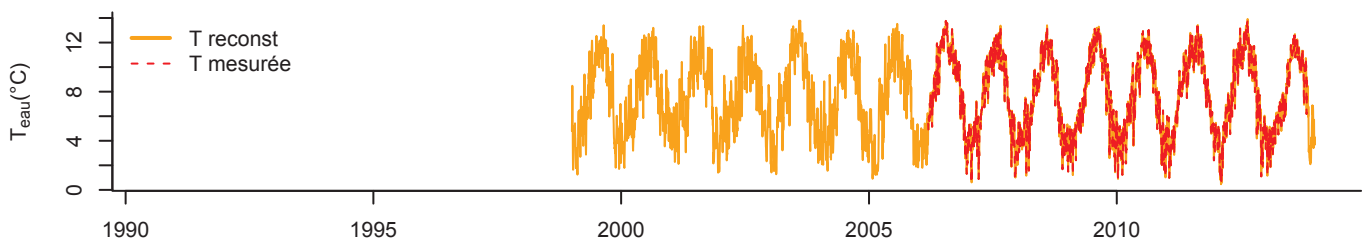
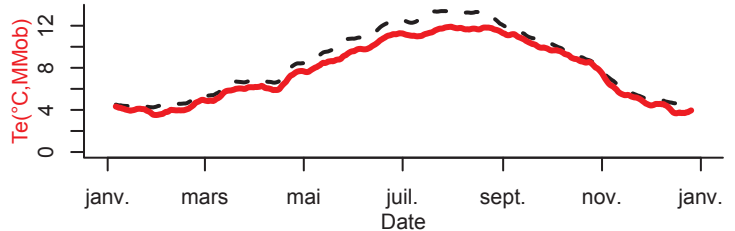
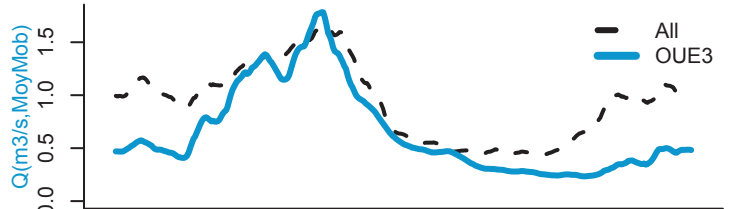
X : 0.54826

Y : 42.82442



Stations

- TCC
- TEM
- Prises d'eau



REBE
 Rebenty
 Riv : Rebenty
 Bassin : Mediterranee
 TEM

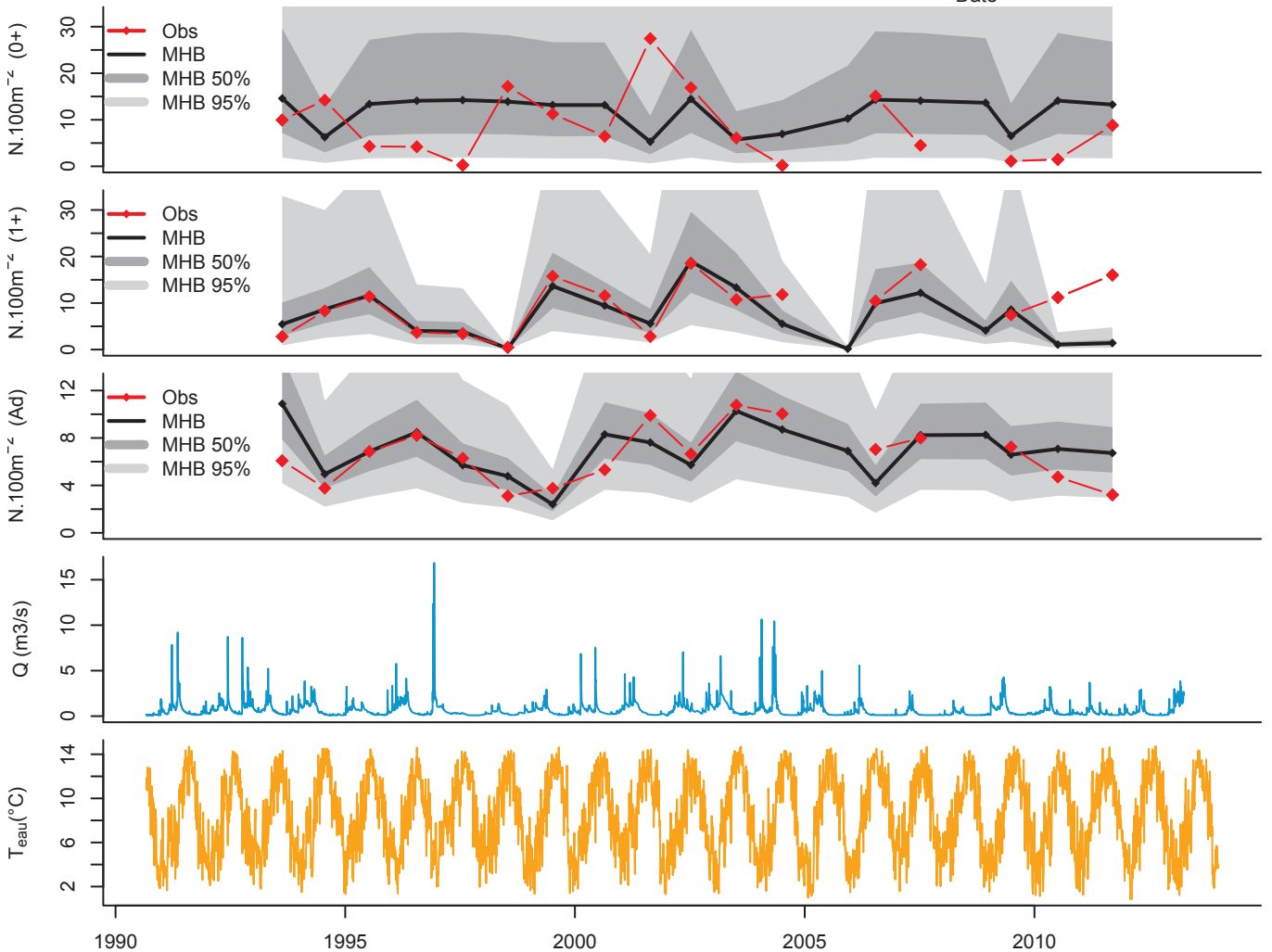
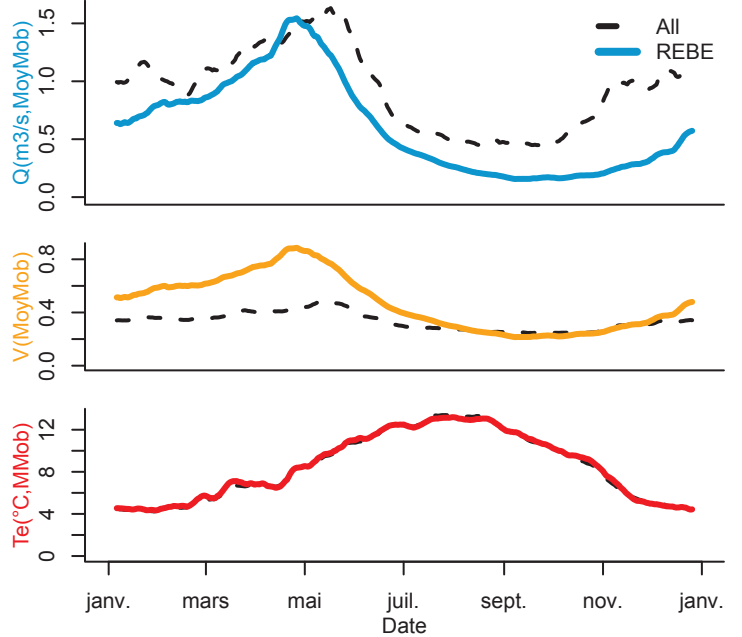
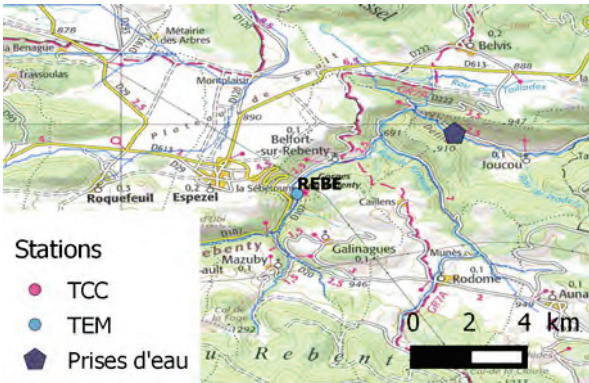
Article 1 | Article 2 | Article 3



	REBE	1e quart.	Med.	3e quart.
Alt (m)	716	560	815	1040
Pente	6.0	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	28	60	86	198
D source (m)	12	12	18	22
%S Caches	3.0	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	0.5	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.4	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	5.0	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	116	82	116	146
T50 (°C)	8.5	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	15.4	6.6	12.8	15.3
moy D0	8.8	7.6	12.5	19.2
sd D0	7.5	5.7	10.5	16.0
moy D1	9.7	5.8	9.1	10.9
sd D1	5.6	3.3	5.1	6.6
moy DAd	6.5	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.4	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 2.03857
 Y : 42.81805



ROIP1
 Basse Valette
 Riv : Roizonne
 Bassin : Rhone
 TEM

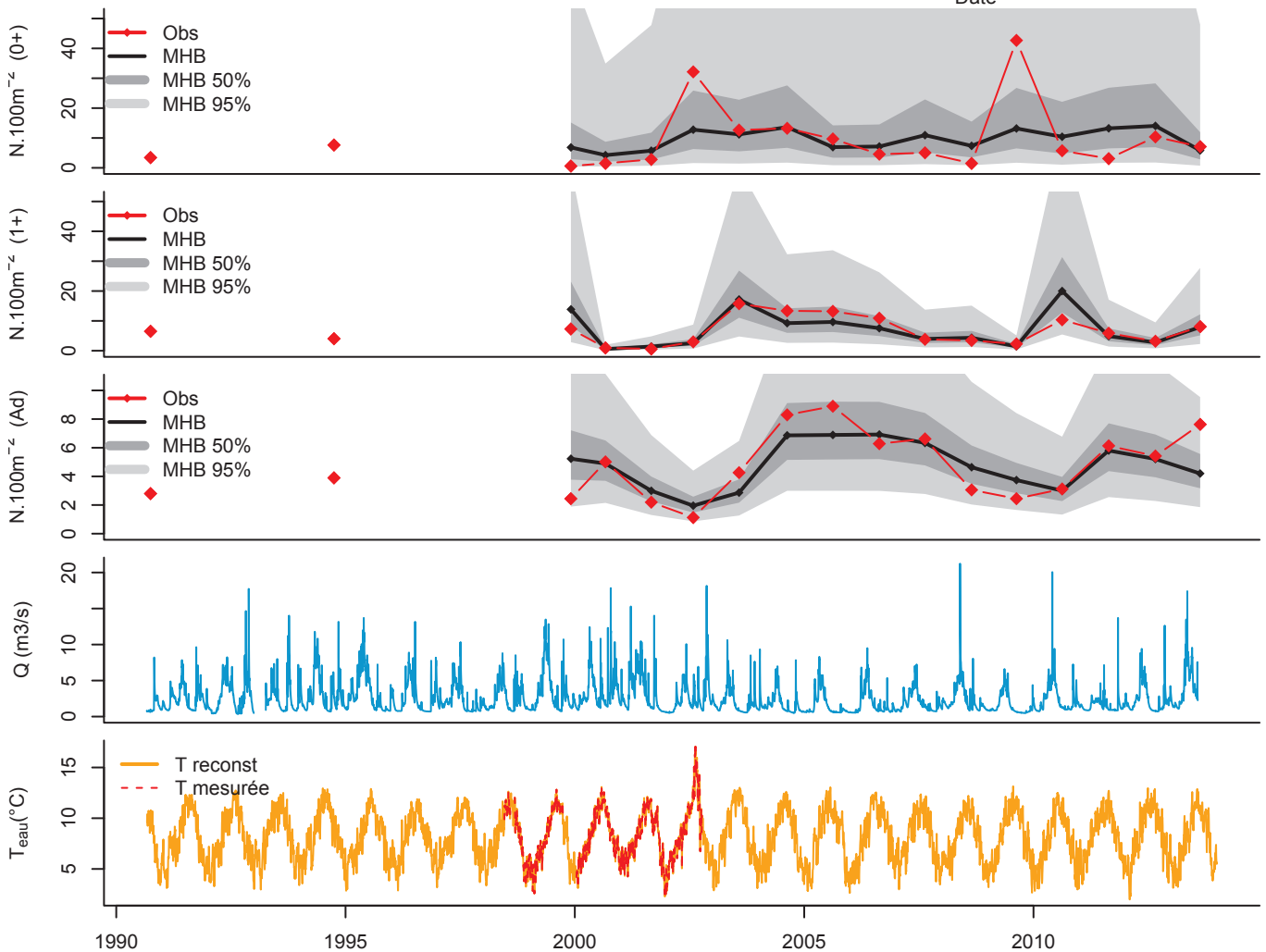
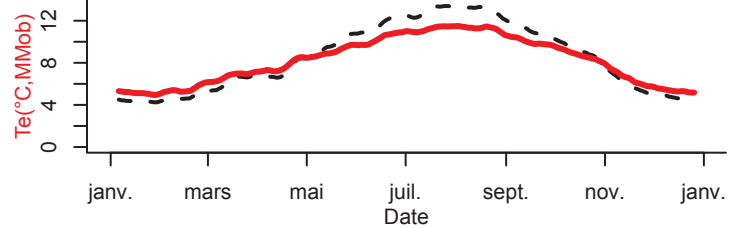
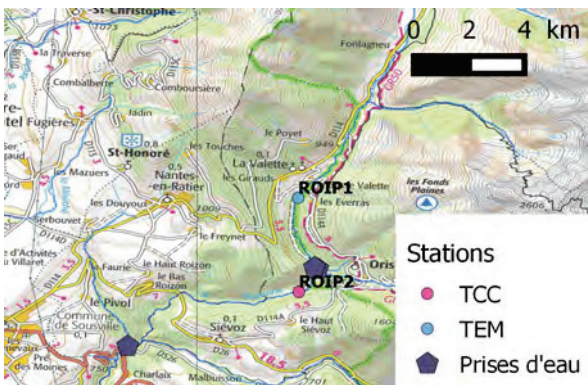
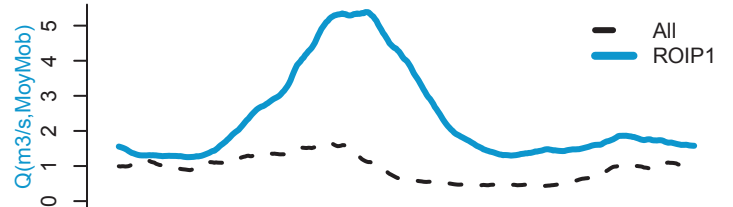


	ROIP1	1e quart.	Med.	3e quart.
Alt (m)	870	560	815	1040
Pente	2.5	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	76	60	86	198
D source (m)	15.4	12.0	18.0	22.0
%S Caches	0.6	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	2.2	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.8	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	9.3	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	149.5	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	8.2	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	16.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	9.6	7.6	12.5	19.2
sd D0	11.3	5.7	10.5	16.0
moy D1	6.6	5.8	9.1	10.9
sd D1	4.6	3.3	5.1	6.6
moy DAd	4.7	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.3	1.9	2.4	4.2

Article 1 | Article 2 | Article 3



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 5.85657
 Y : 44.93615



ROIP2
 Maison Durand
 Riv : Roizonne
 Bassin : Rhone
 TCC

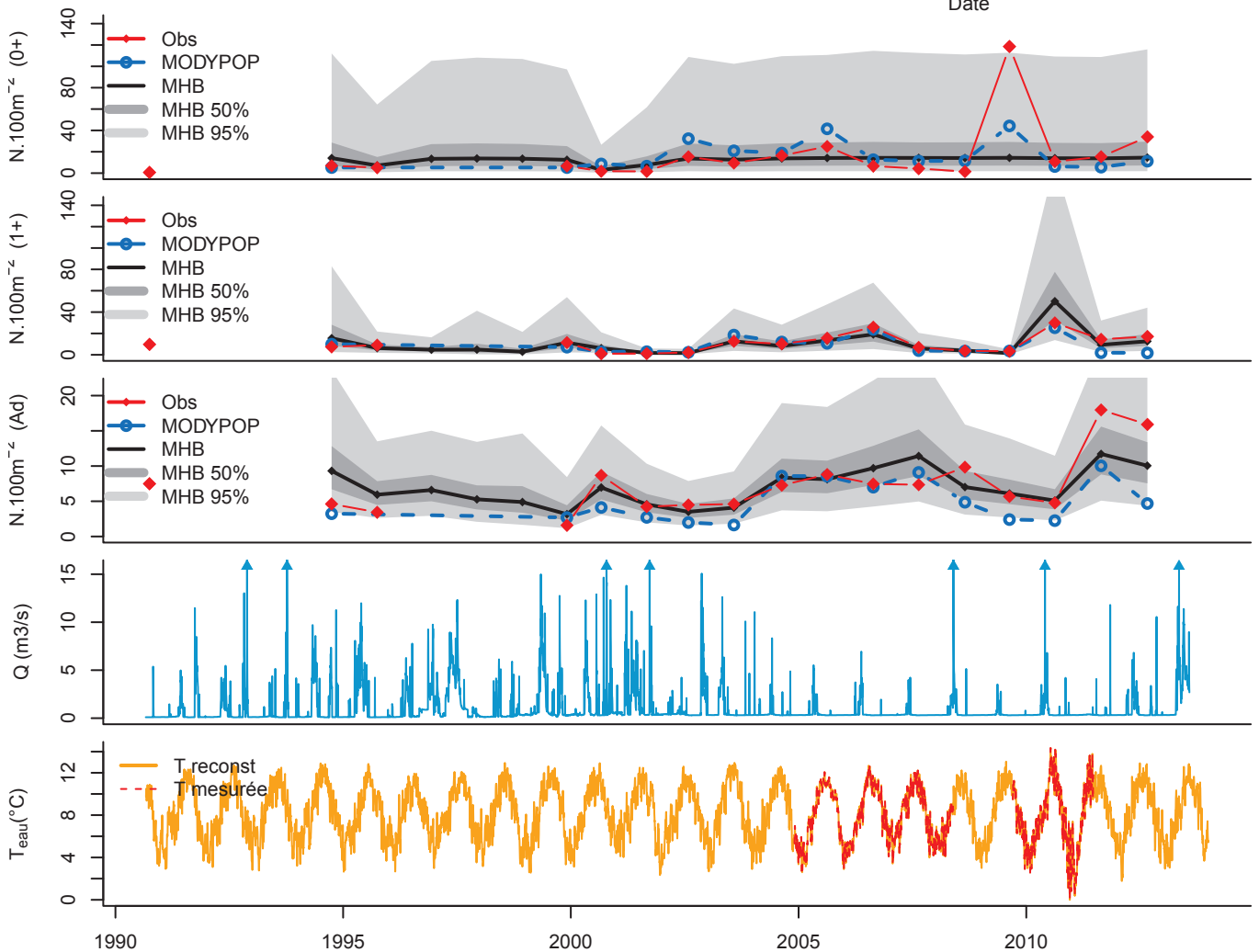
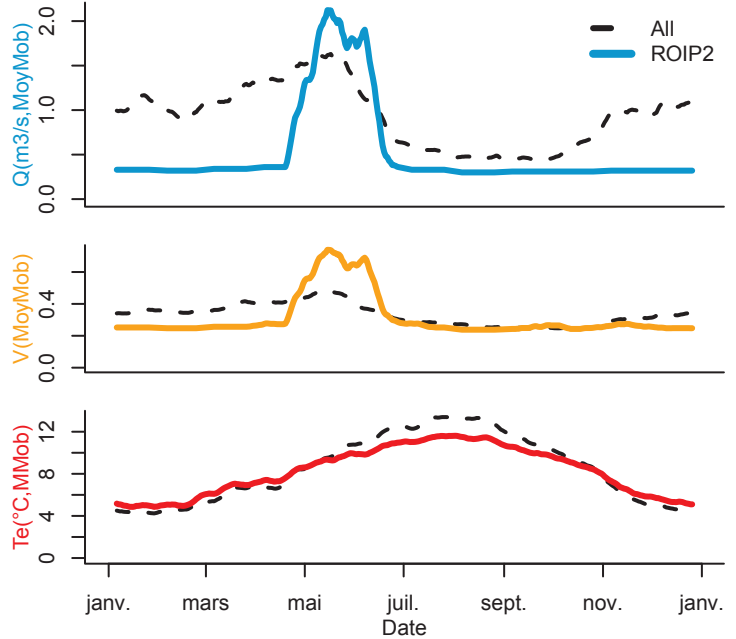
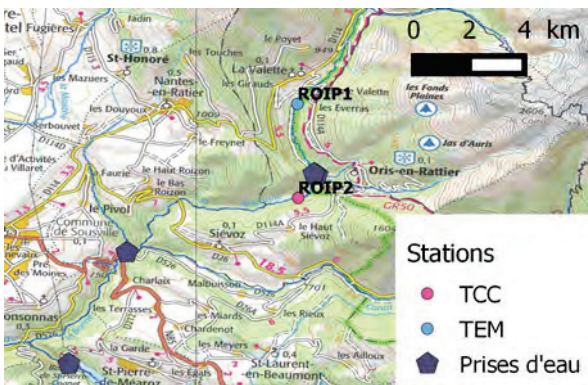
Article 1 | Article 2 | Article 3



	ROIP2 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	740	560	815	1040
Pente	4.0	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	86	60	86	198
D source (m)	18.3	12.0	18.0	22.0
%S Caches	3.5	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.3	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	7.4	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	100	82	116	146
T50 (°C)	8.3	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	16.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	16.5	7.6	12.5	19.2
sd D0	27.8	5.7	10.5	16.0
moy D1	10.7	5.8	9.1	10.9
sd D1	8.2	3.3	5.1	6.6
moy DAd	7.3	4.1	6.5	9.6
sd DAd	4.2	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 5.85672
 Y : 44.91445

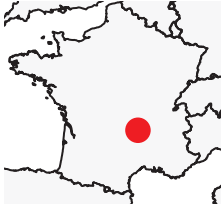


SENO
Senouire
Riv : Senouire
Bassin : Loire
TEM

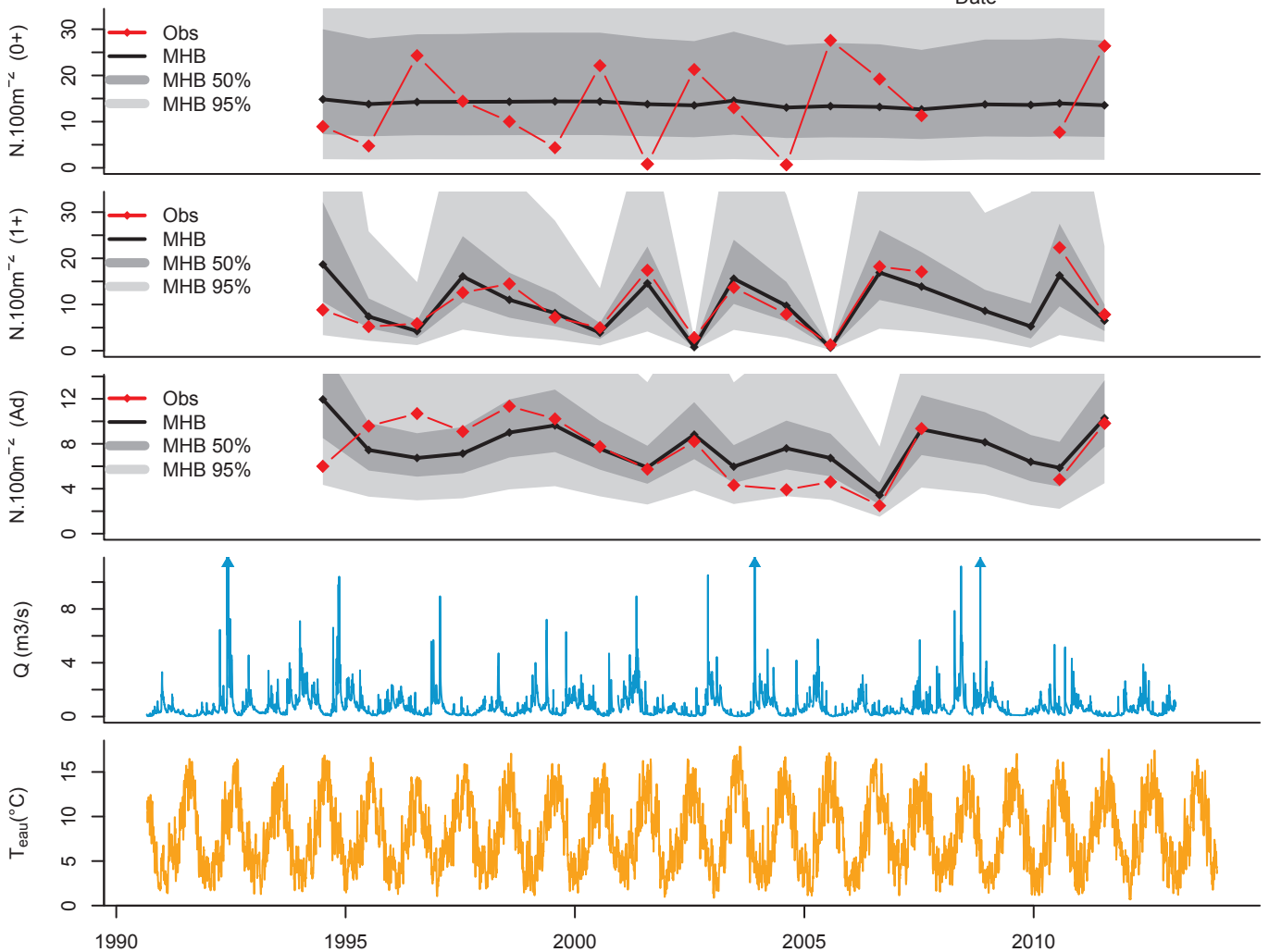
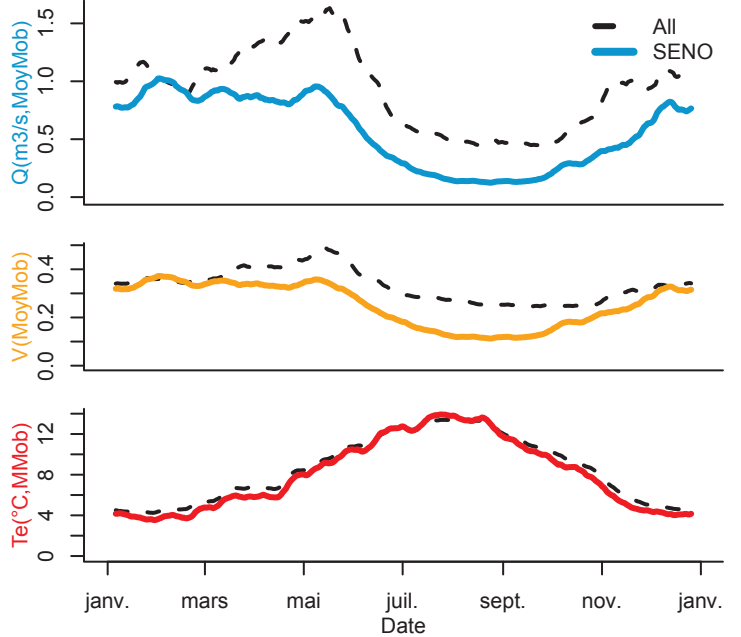
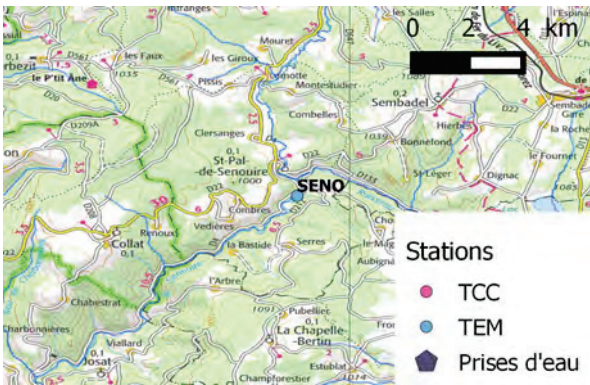
Article 1 | Article 2 | Article 3



	SENO 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	820	560	815	1040
Pente	1.5	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	84	60	86	198
D source (m)	22	12	18	22
%S Caches	1.3	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	0.5	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	7.1	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	165.9	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	7.5	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	6.2	6.6	12.8	15.3
moy D0	13.6	7.6	12.5	19.2
sd D0	9.0	5.7	10.5	16.0
moy D1	10.5	5.8	9.1	10.9
sd D1	6.2	3.3	5.1	6.6
moy DAd	7.4	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.8	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 3.65453
Y : 45.25327



STLA2

Conflu Rioumajou
Riv : Neste Aure
Bassin : Garonne
TCC

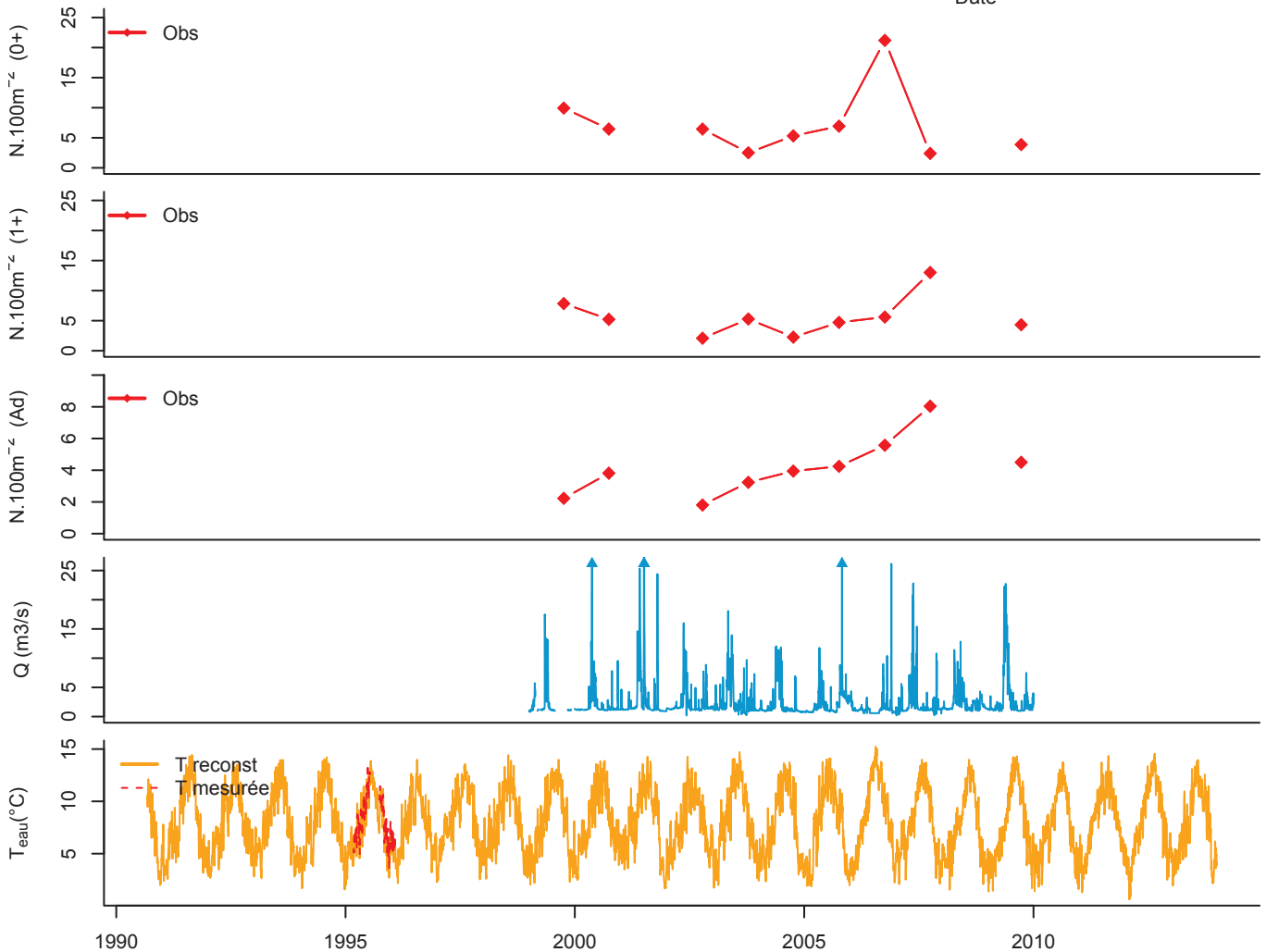
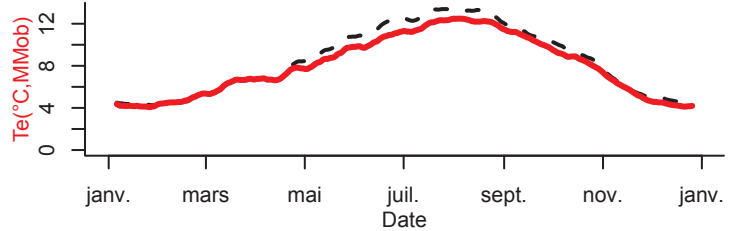
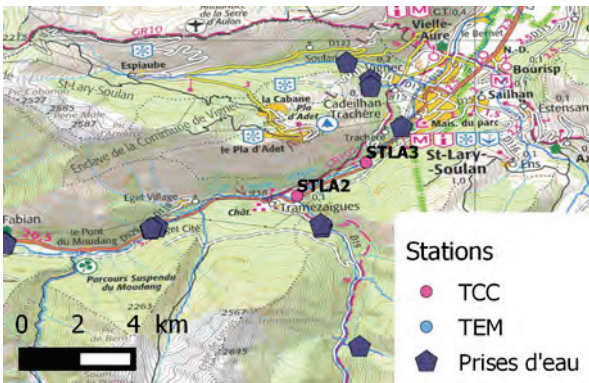
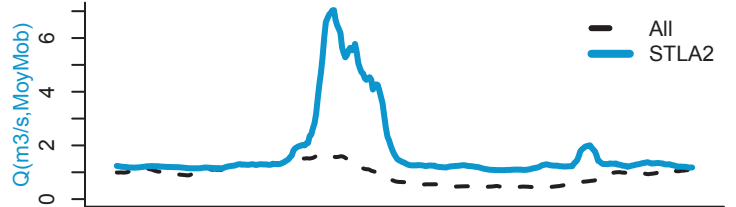
Article 1	Article 2	Article 3



	STLA2 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	942	560	815	1040
Pente	3.0	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	186	60	86	198
D source (m)	18.9	12.0	18.0	22.0
%S Caches		1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	1.3	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.5	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	9.0	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	155	82	116	146
T50 (°C)	7.7	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	15.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	7.2	7.6	12.5	19.2
sd D0	5.7	5.7	10.5	16.0
moy D1	5.6	5.8	9.1	10.9
sd D1	3.3	3.3	5.1	6.6
moy DAd	4.2	4.1	6.5	9.6
sd DAd	1.9	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
(WGS 84)
X : 0.29442
Y : 42.79903



STLA3

Carriere Mir

Riv : Neste Aure

Bassin : Garonne

TCC



	STLA3 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	872	560	815	1040
Pente	3.0	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km ²)	250	60	86	198
D source (m)	21.2	12.0	18.0	22.0
%S Caches	3.2	1.2	1.9	2.9
Q50 (m ³ /s)	1.4	0.4	0.9	1.4
V50 (m ³ /s)	0.4	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	8.2	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	111	82	116	146
T50 (°C)	7.7	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	15.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	8.7	7.6	12.5	19.2
sd D0	5.9	5.7	10.5	16.0
moy D1	8.1	5.8	9.1	10.9
sd D1	4.8	3.3	5.1	6.6
moy DAd	3.0	4.1	6.5	9.6
sd DAd	1.9	1.9	2.4	4.2

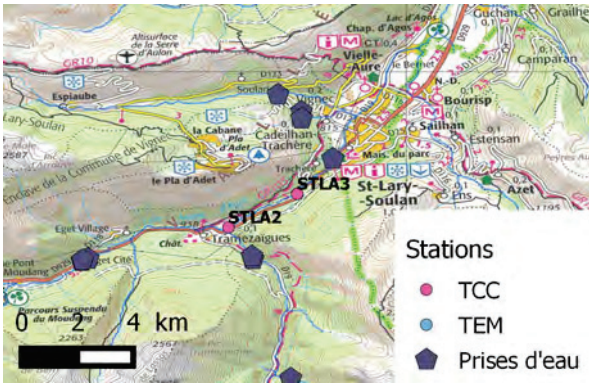
Article 1 | Article 2 | Article 3



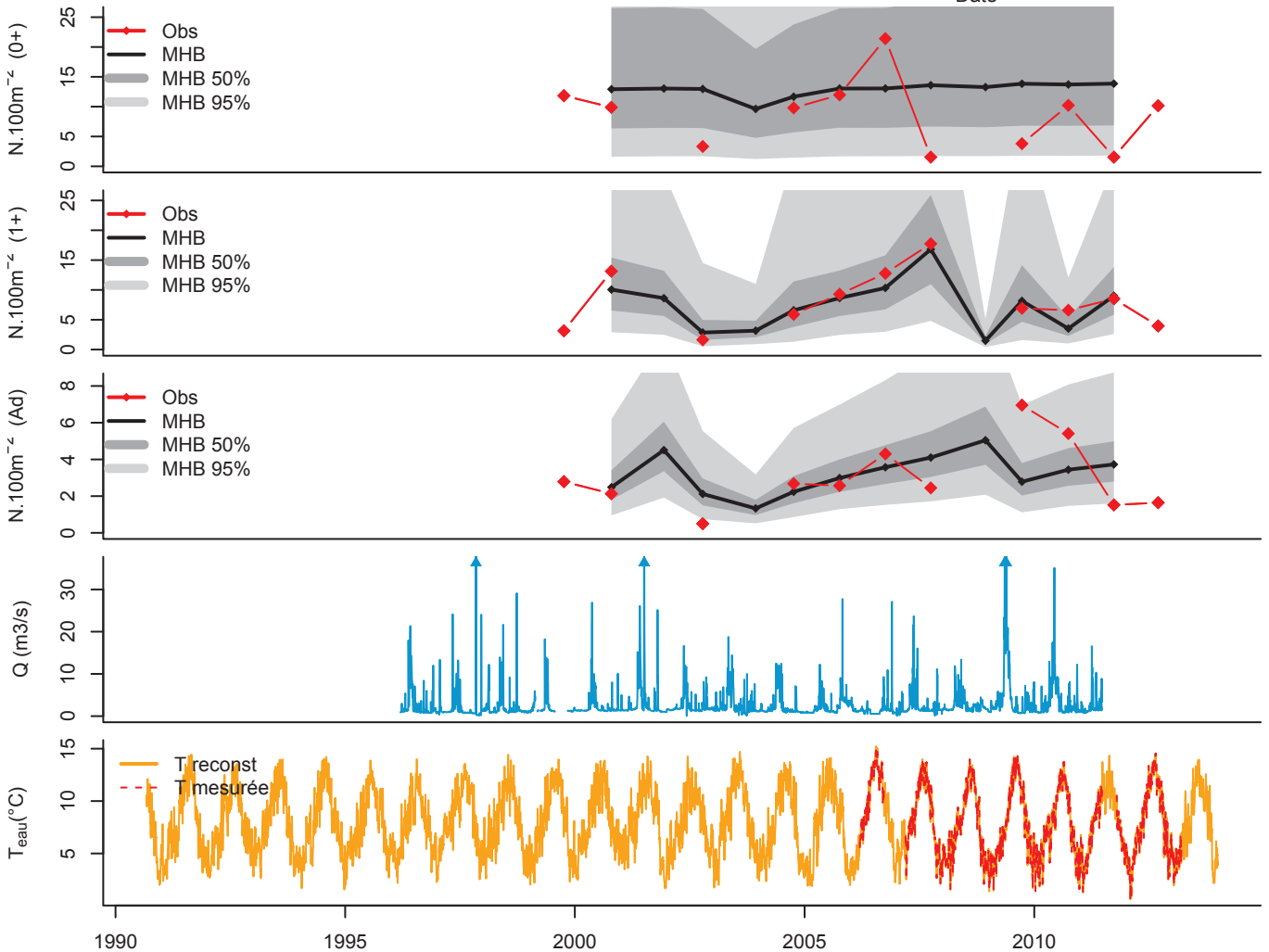
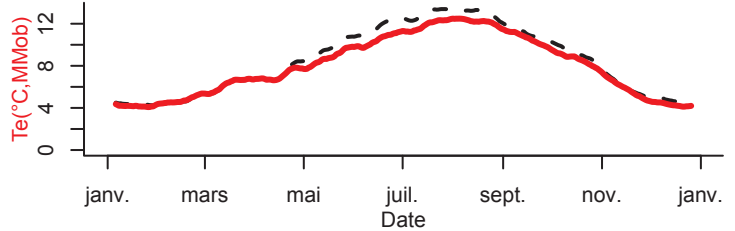
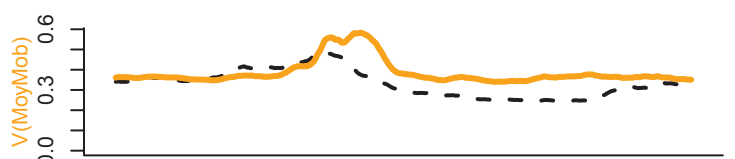
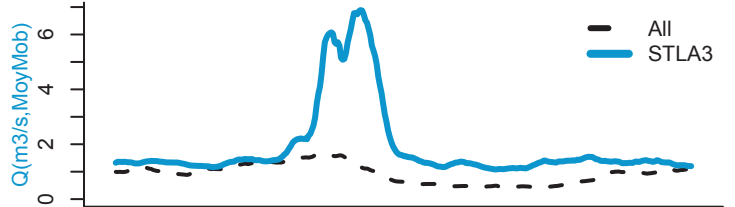
Coordonnées
(WGS 84)

X : 0.30947

Y : 42.80642



Stations
 ● TCC
 ● TEM
 ● Prises d'eau

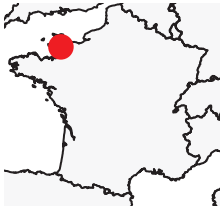


TAU
St-Sauveur-Lendelin
Riv : Taute
Bassin : Normandie
TEM

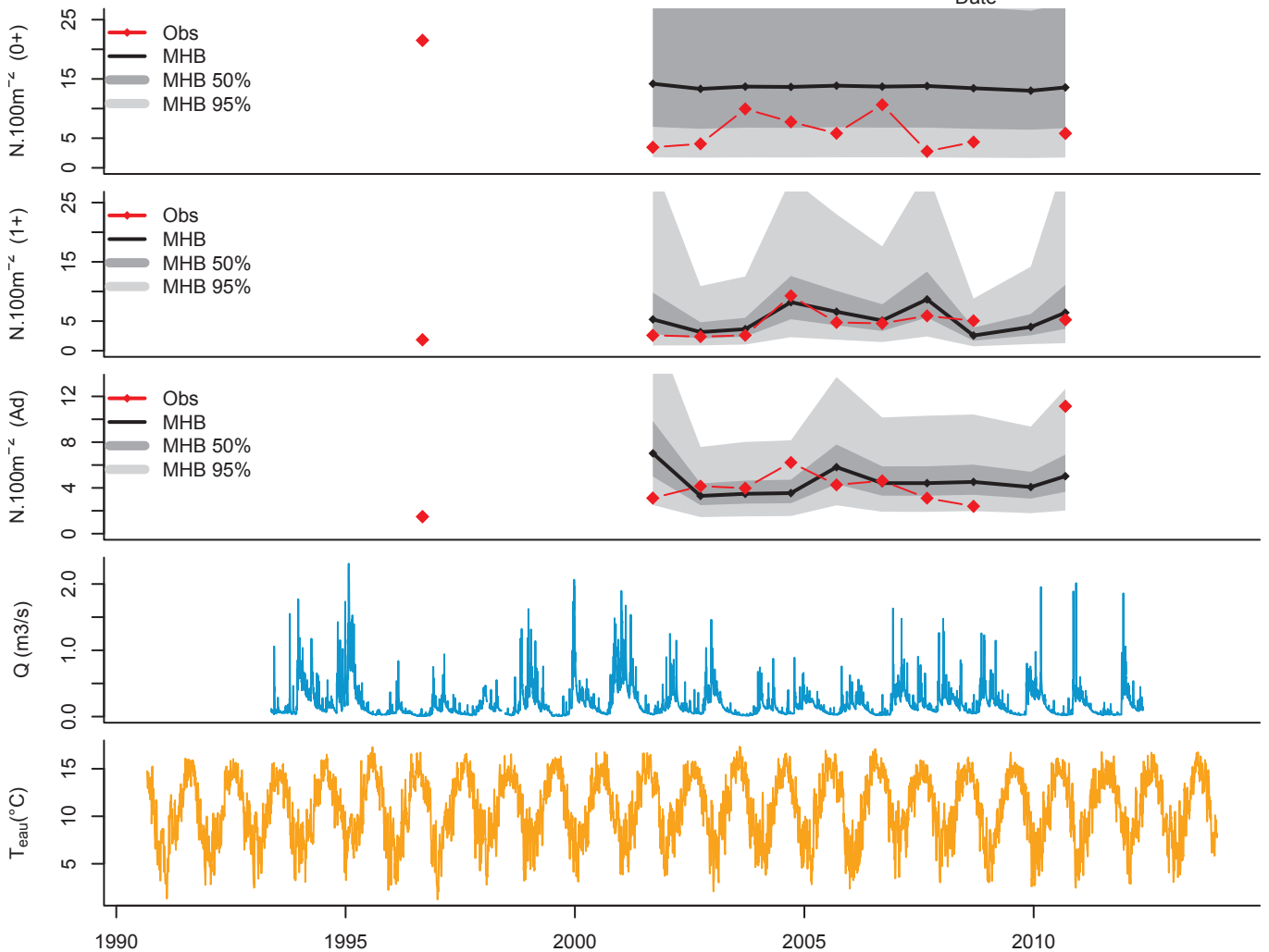
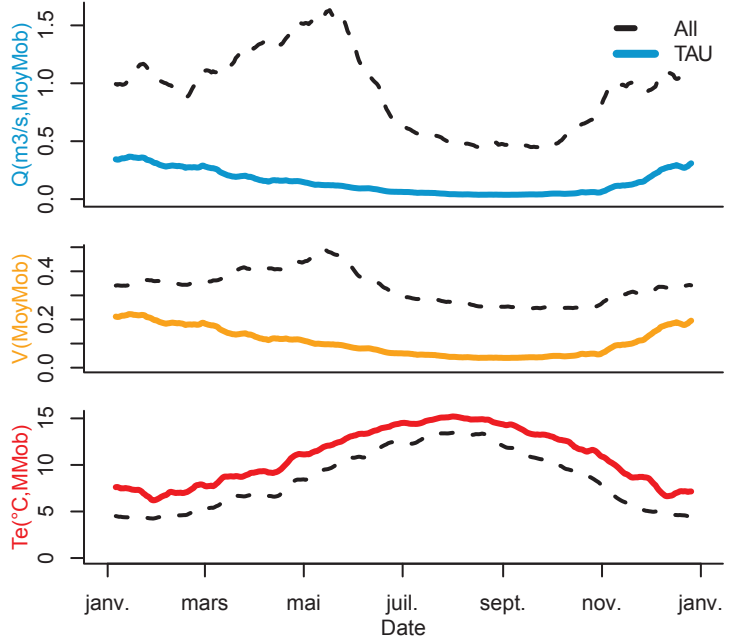
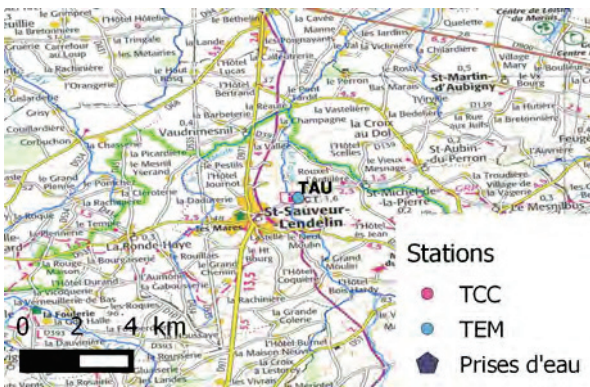


	TAU	1e quart.	Med.	3e quart.
Alt (m)	34	560	815	1040
Pente	5.1	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	23	60	86	198
D source (m)	9	12	18	22
%S Caches	1.9	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.1	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.1	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	3.9	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	125	82	116	146
T50 (°C)	11.2	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	0.1	6.6	12.8	15.3
moy D0	7.6	7.6	12.5	19.2
sd D0	5.6	5.7	10.5	16.0
moy D1	4.4	5.8	9.1	10.9
sd D1	2.2	3.3	5.1	6.6
moy DAd	4.4	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.7	1.9	2.4	4.2

Article 1 | Article 2 | Article 3



Coordonnées
(WGS 84)
X : -1.40058
Y : 49.13576



TECH
 Tech
 Riv : Tech
 Bassin : Mediterranee
 TEM

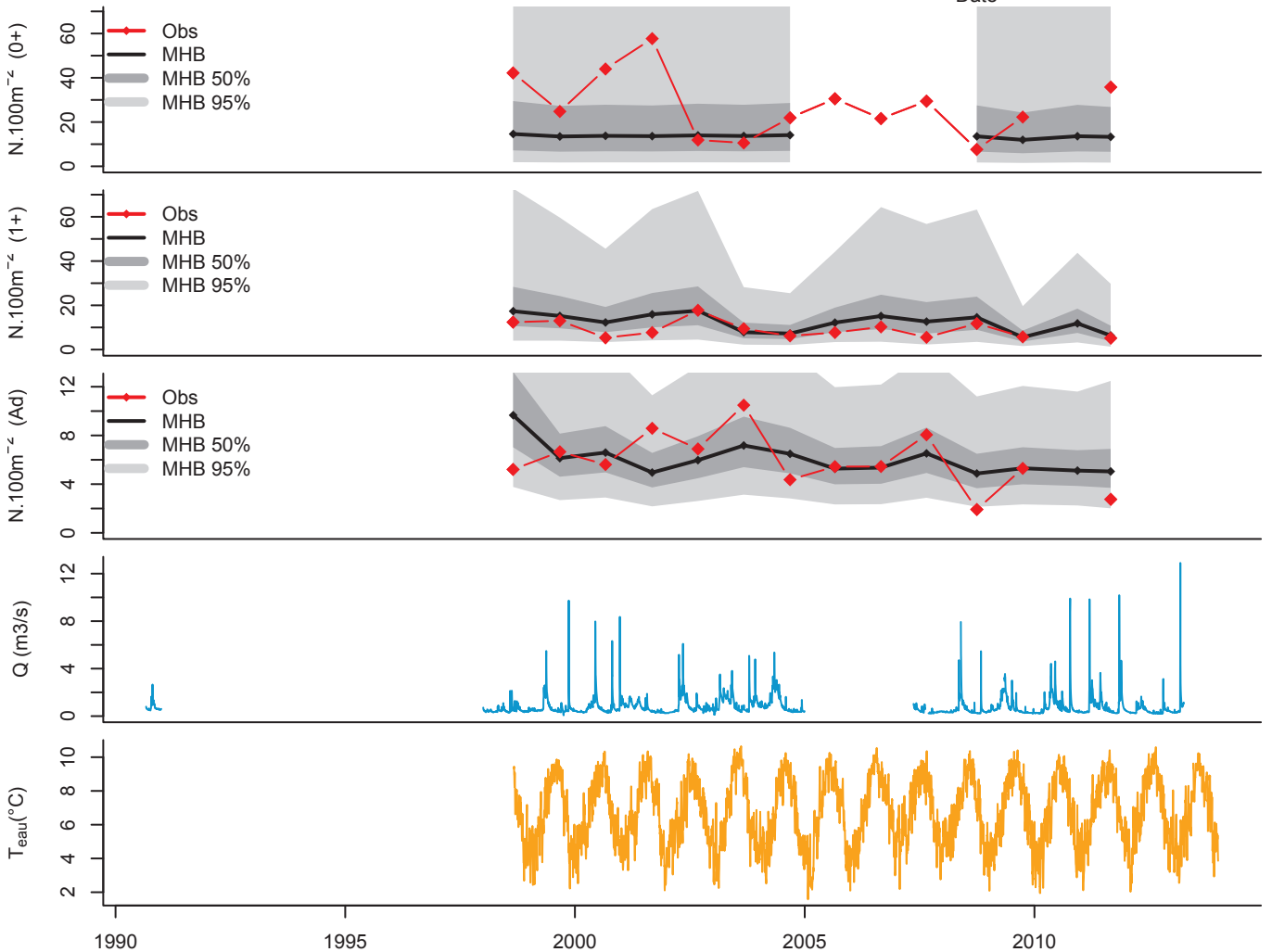
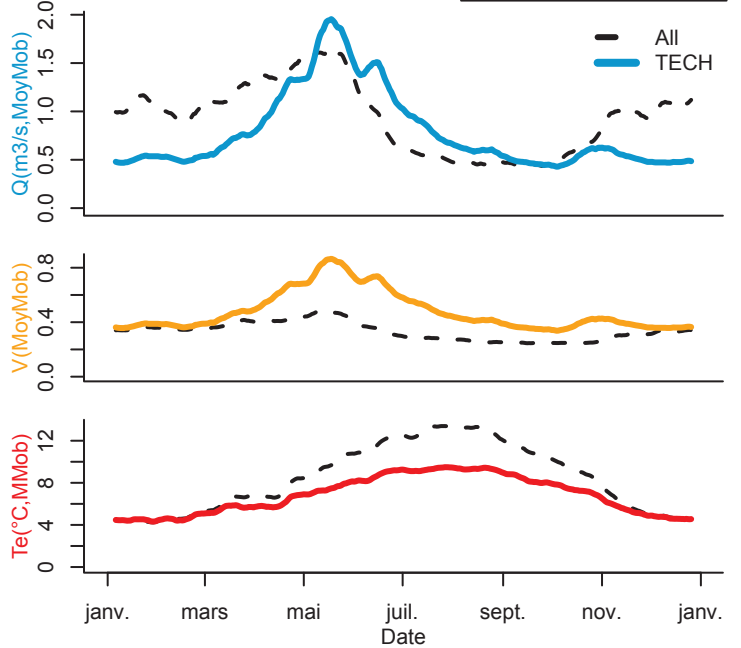
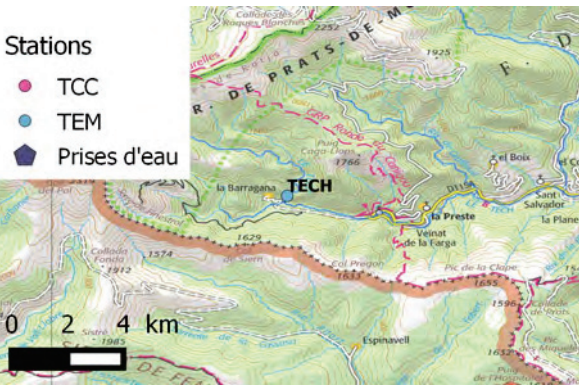


	TECH 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	1200	560	815	1040
Pente	10.0	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	12	60	86	198
D source (m)	3	12	18	22
%S Caches	3.0	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.7	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.5	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	5.0	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	95	82	116	146
T50 (°C)	6.7	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	12.8	6.6	12.8	15.3
moy D0	27.7	7.6	12.5	19.2
sd D0	14.5	5.7	10.5	16.0
moy D1	9.1	5.8	9.1	10.9
sd D1	3.8	3.3	5.1	6.6
moy DAd	5.9	4.1	6.5	9.6
sd DAd	2.3	1.9	2.4	4.2

Article 1 | Article 2 | Article 3



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 2.38448
 Y : 42.41143



TRI
Moulin de Kerloc'h
Riv : Trieux
Bassin : Bretagne
TEM



	TRI 1e quart.	Med.	3e quart.	
Alt (m)	114	560	815	1040
Pente	13.2	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	91	60	86	198
D source (m)	15	12	18	22
%S Caches	1.2	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.8	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.4	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	7.0	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	84	82	116	146
T50 (°C)	11.1	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	13.0	6.6	12.8	15.3
moy D0	3.8	7.6	12.5	19.2
sd D0	2.3	5.7	10.5	16.0
moy D1	9.1	5.8	9.1	10.9
sd D1	4.2	3.3	5.1	6.6
moy DAd	3.7	4.1	6.5	9.6
sd DAd	1.7	1.9	2.4	4.2

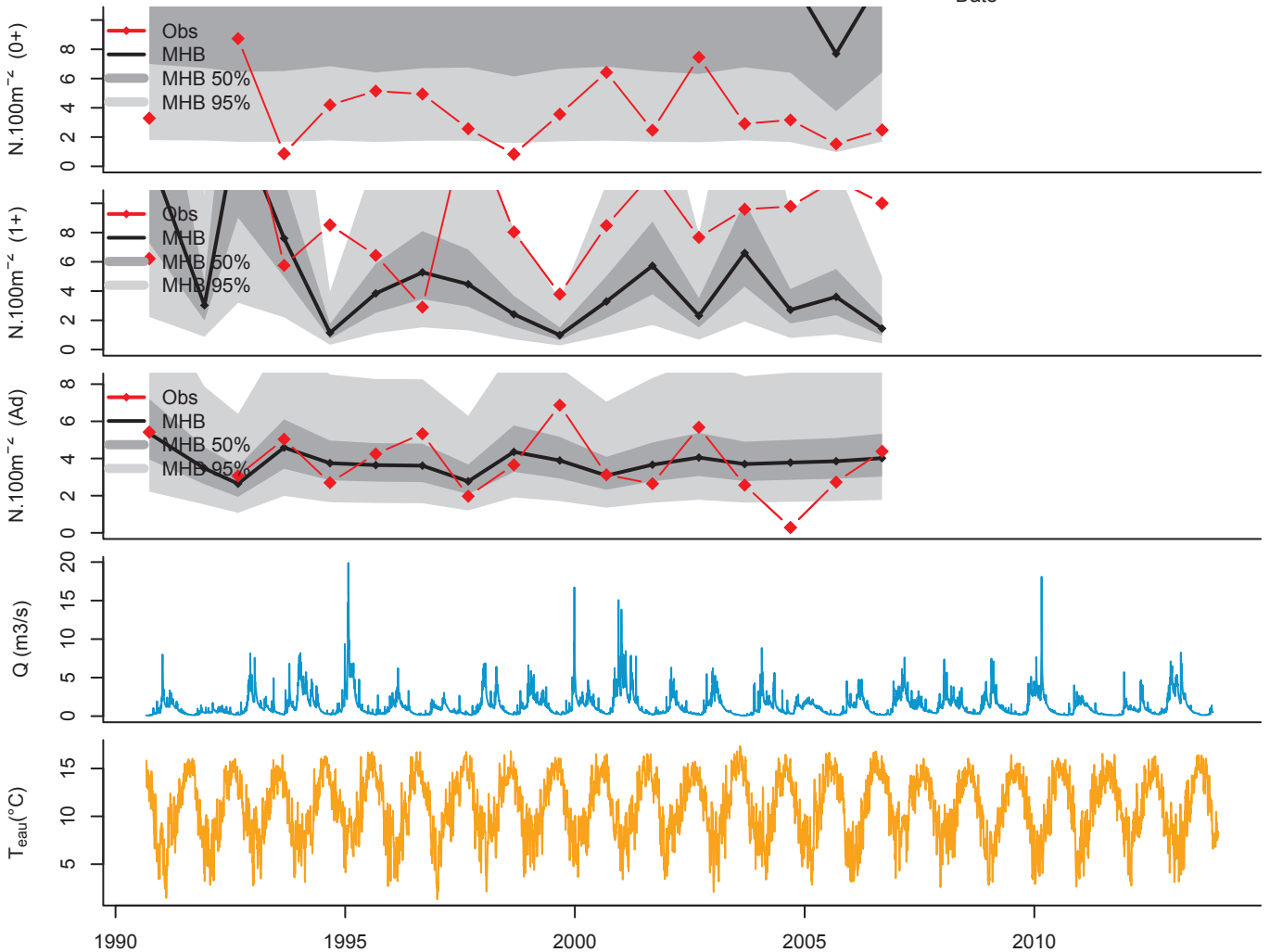
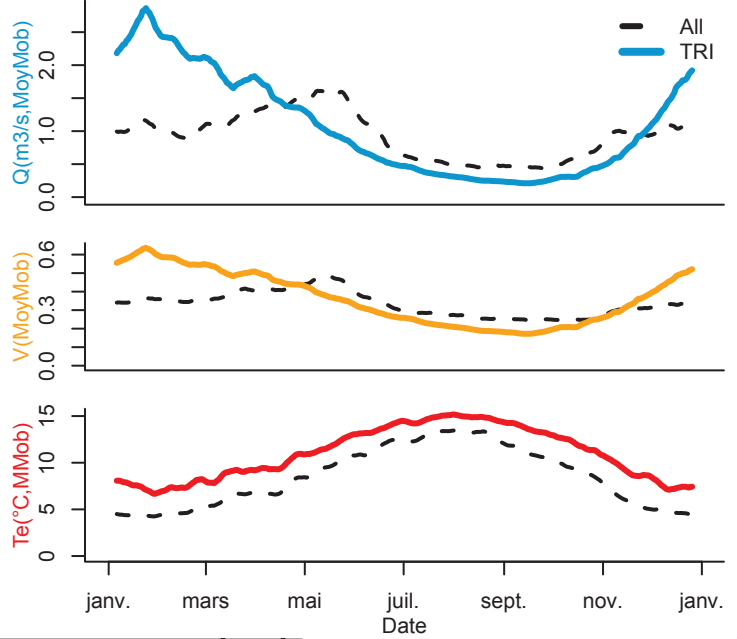
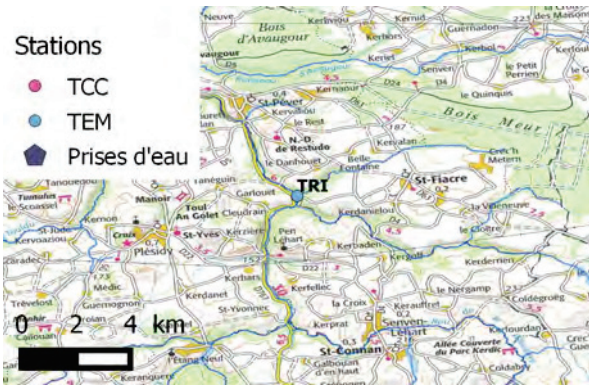
Article 1 | Article 2 | Article 3



Coordonnées
(WGS 84)
X : -3.08807
Y : 48.4569

Stations

- TCC
- TEM
- Prises d'eau



TRUY
 Truyere
 Riv : Truyere
 Bassin : Garonne
 TEM

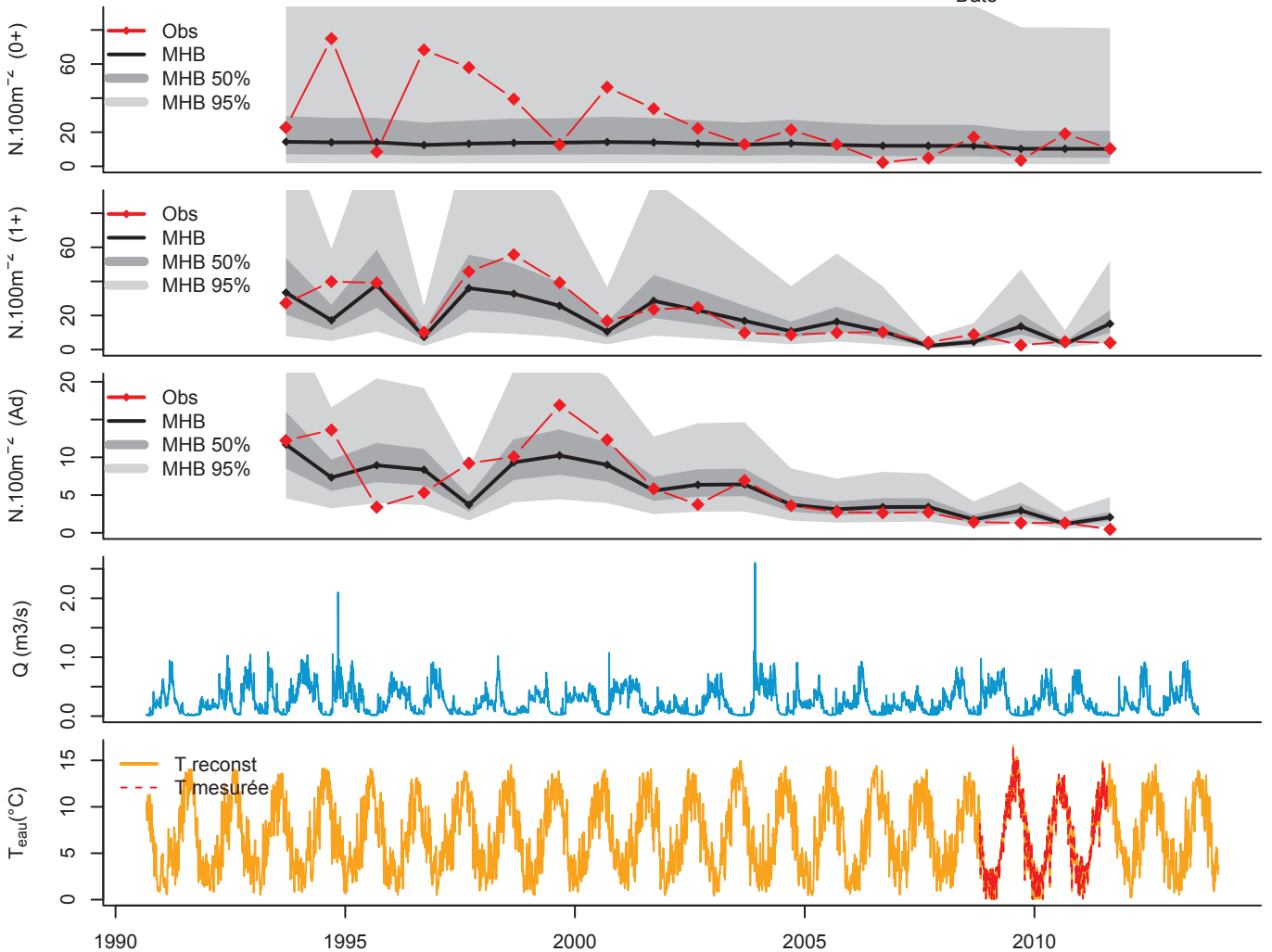
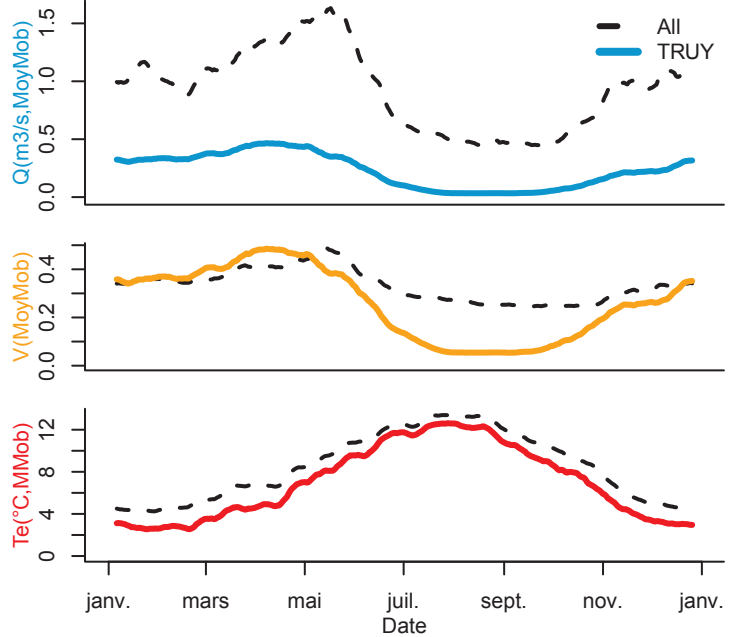
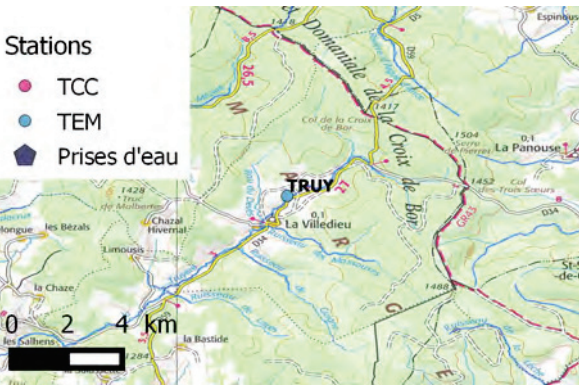
Article 1 | Article 2 | Article 3



	TRUY 1e quart. Med. 3e quart.			
Alt (m)	1320	560	815	1040
Pente	3.5	1.8	2.5	3.6
Taille BV (km²)	9	60	86	198
D source (m)	4	12	18	22
%S Caches	2.0	1.2	1.9	2.9
Q50 (m3/s)	0.2	0.4	0.9	1.4
V50 (m3/s)	0.3	0.3	0.3	0.5
Largeur (m)	2.9	5.8	7.5	9.8
Longueur (m)	179.1	82.0	116.0	146.0
T50 (°C)	6.6	7.5	8.1	8.9
D50 (cm)	0.6	6.6	12.8	15.3
moy D0	25.9	7.6	12.5	19.2
sd D0	21.9	5.7	10.5	16.0
moy D1	20.3	5.8	9.1	10.9
sd D1	16.4	3.3	5.1	6.6
moy DAd	6.1	4.1	6.5	9.6
sd DAd	4.9	1.9	2.4	4.2



Coordonnées
 (WGS 84)
 X : 3.52521
 Y : 44.72057



Annexe 3 : Caractéristiques physiques des stations

1. Caractéristiques physiques moyennes des stations utilisées

Table A3.1. *Caractéristiques physique des stations utilisées. Les minimums et maximums sont donnés pour toutes les stations disponibles et les moyennes sont données pour le jeu de données mobilisé pour chaque article. Certaines caractéristiques (hydrauliques notamment) n'étaient disponibles que pour 6 des 9 sites utilisés dans l'Article 2 : elles sont caractérisées par des moyennes partielles, identifiées par un astérisque.*

	Min	Moyenne			Max
		Article 1	Article 2	Article 3	
Pente moyenne du tronçon (%)	0.3	3.4	2.7	3.3	13.2
Altitude (m)	15.0	787.7	554.2	814.1	1370.0
Distance à la source (km)	3.0	17.9	29.4	17.6	49.0
Surface de bassin versant (km ²)	9.0	135.1	354.4	131.5	605.0
Débit journalier médian Q ₅₀ (m ³ .s ⁻¹)	0.1	1.0	1.2	1.0	2.8
Diamètre médian du substrat du lit (cm)	0.1	16.6	24*	13.8	64.0
Largeur (m) au Q ₅₀	2.9	8.2	9.3*	8.1	15.5
Vitesse de courant (m.s ⁻¹) au Q ₅₀	0.1	0.4	0.3*	0.4	0.8
Température de l'eau médiane (°C)	5.8	8.3	8.8*	8.1	11.3

2. Caractéristiques physiques des stations : répartition spatiale

Nous avons également réalisé quelques analyses préliminaires pour vérifier si des biais en termes de caractéristiques physiques existaient au sein de nos stations, notamment par rapport à leur distribution spatiale, ou l'influence ou non de barrage. Ces analyses sont illustrées Figure A3.1 pour les 40 stations utilisées dans l'Article 3. Les résultats étaient identiques pour l'ensemble du jeu de données, mais il était possible sur ces sites d'intégrer les caractéristiques hydrauliques moyennes. La projection sur les deux axes du premier plan factoriel de l'ACP permet de visualiser 62.6% de la variabilité de ces caractéristiques physiques. Les corrélations visibles entre variables étaient attendues (relation négative entre altitude et température médiane, relation positive entre largeur médiane, débit et taille de bassin versant, etc.). On remarque que des différences de situation géographique (pouvant pourtant induire des différences climatiques ou géologiques), ne semble pas avoir induit de différences notables de caractéristiques physiques entre stations des trois massifs principalement étudiés. En revanche, on voit bien que les stations de Bretagne et Normandie présentent des températures plus chaudes et des altitudes nettement inférieures. Enfin, les stations en TCC similaires aux stations naturelles. Seules quatre stations en TCC (sur des cours d'eau de plus grandes tailles ; trois stations de Beyrède et une de l'Aude) présentent des caractéristiques physiques différentes.

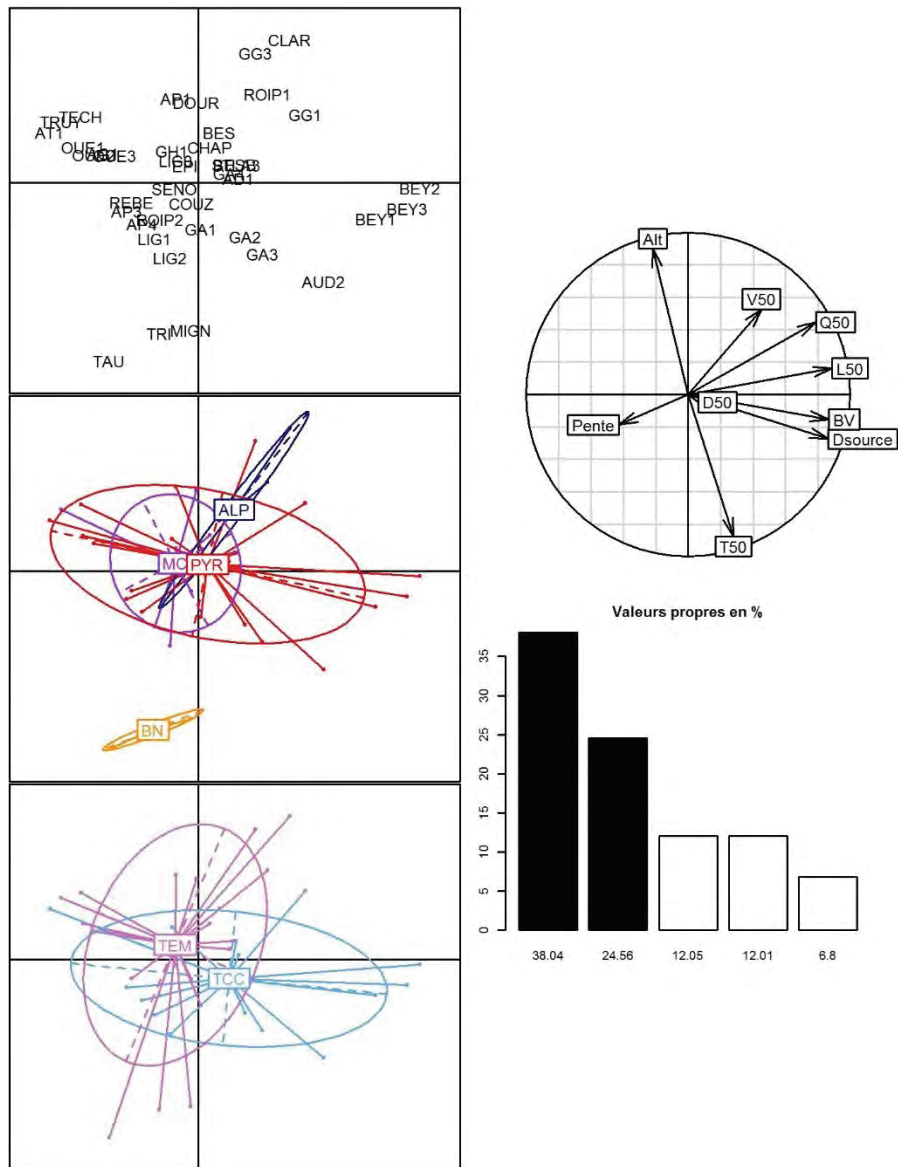


Figure A3.1. ACP des caractéristiques physiques (Table A3.1) des 40 stations utilisées dans l'article 3. Sur les deux axes principaux sont représentés (1^{er} colonne) les 40 stations, leur répartition selon leur zone géographique d'appartenance (ALP : Alpes, MC : Massif Central, PYR : Pyrénées, BN : Bretagne-Normandie), ou leur contexte d'influence (en TCC ou non). Sur la deuxième colonne sont représentées la projection des caractéristiques physiques des stations sur les deux axes principaux et la part de variabilité intégrée par chaque axe.

Annexe 4 : Traduction des seuils de débits de l'Article 2 en seuils de vitesses

Table A3.1. *Seuils de débit et vitesses moyennes correspondantes, associés au nombre de jours minimums pour que les crues induisent une mortalité des 0+ pour chaque stations étudiées dans l'Article 2. Les vitesses moyennes sont estimées pour chaque station des TCC étudiés. La traduction du débit en conditions hydrauliques n'était pas possible pour Breil.*

TCC (stations)	Période	Seuil de débit (m ³ .s ⁻¹)	Seuil vitesse moyenne (m.s ⁻¹)	Nb jours	Taux de mortalité
Beyrède (BEY1, BEY2, BEY3)	March-June	35	2.2, 1.5, 1.7	9	75%
	March-June	35	2.2, 1.5, 1.7	4 to 8	20%
	Nov-Dec	60	3.2, 1.7, 2.2	1	75%
	Whenever	94	4.2, 2.0, 2.7	1	75%
Fontan (FON2)	March-June	8	0.8	1	75%
	Whenever	71	2.3	2	90%
Breil (BREIL1, BREIL2)	March-June	60	NA	1	75%
Pont-Haut (ROIP1, ROIP2)	March-June	9	1.7, 1.8	1	75%
Rory (LIG2)	March-June	5.5	0.8	1	75%

Annexe 5 : Intégration des déplacements dans le modèle hiérarchique Bayésien

Nous avons alors choisi trois périodes clefs du cycle de vie au cours desquelles les mouvements sont considérés possibles, le système étant fermé par ailleurs. En premier lieu, les adultes se déplacent avant de pondre. Ils peuvent donc déposer leurs œufs hors de la zone qu'ils habitaient au moment des pêches, ce qui va pouvoir dissocier le stock de reproducteur et le stock de 0+ observés. Ces déplacements d'adultes seront de plus confondus à des déplacements d'individus à l'émergence, comme identifié par *Daufresne et al. (2005)* ou *Vøllestad et al. (2012)*. Ces deux sources de déplacements ne peuvent être dissociées via les données disponibles. Les deux autres périodes clefs des déplacements choisis correspondent à des dévalaisons de 1+, qui ont été rapportées au printemps et à l'automne (*Baglinière et al. 1989 ; Baglinière et al. 1994 ; Ovidio et al. 1998*).

L'influence des déplacements a été étudiée en adaptant le modèle final obtenu à l'issue de l'Article 3. Nous avons alors ajouté une nouvelle étape dans le cycle de vie, modélisant les mouvements aux trois périodes identifiées. Deux structures simples, nécessairement associées à des hypothèses fortes, ont été envisagées : 1) des migrations constantes et 2) des taux de migration densité-dépendant.

1. Migrations constantes

La première hypothèse est la plus simple : on suppose que, tous les ans, un nombre constant d'individus va intégrer (ou quitter) chaque station au moment de la période de déplacement J ($J = \text{Repro}, 1s$ ou $1a$ respectivement pour les migrations de reproduction, les dévalaisons des 1+ au printemps et les dévalaisons des 1+ à l'automne). La densité à l'issue du mouvement $D_{postJ,r,y}$ pour la station r et l'année y est alors exprimée :

$$D_{postJ,r,y} = D_{preJ,r,y} + \Omega_{J,r}$$

avec $D_{preJ,r,y}$ la densité avant le mouvement et $\Omega_{J,r}$ la constante traduisant le bilan net des imports et des exports. Cette structure suppose donc que des sites vont se comporter comme des puits ($\Omega_{J,r} > 0$) ou comme des sources ($\Omega_{J,r} < 0$). Les mouvements sont alors totalement densité-indépendants et constants dans le temps. Il a également fallu borner les valeurs de $D_{postJ,r,y}$, qui ne peuvent être négatives.

2. Déplacements densité-dépendants

On peut également estimer que les déplacements sont densité-dépendants. On propose de modéliser la densité à l'issue des mouvements densité-dépendants $D_{postJ,r,y}$ pour la station r et l'année y de la façon suivante :

$$D_{postJ,r,y} = D_{preJ,r,y} + \lambda_{J,r} \cdot (K_{J,r} - D_{preJ,r,y})$$

Cela revient à comparer les densités initiales $D_{preJ,r,y}$ avec la capacité d'accueil $K_{J,r}$, estimée pour chaque station r . Si les densités sont inférieures à $K_{J,r}$, on suppose que des individus mobiles, transitant par la station, vont s'y établir. A l'inverse, si les densités sont trop fortes, les individus vont avoir tendance à quitter la station. Le paramètre $\lambda_{J,r}$, ou taux de compensation, définit la fraction de l'écart entre densités en place et capacité d'accueil qui sera compensée par les déplacements densité-dépendant. On fait ainsi l'hypothèse qu'une station r qui présentera un $\lambda_{J,r}$ proche de 1 (station bien connectée au réseau amont et aval par exemple) présentera des densités très stables, proches de la capacité d'accueil. A l'inverse, les densités d'une station présentant un $\lambda_{J,r}$ proche de 0 ne seront pas ou peu compensées par des mouvements.

Pour construire un modèle utilisable (convergence, pas de confusion d'effets entre paramètres et influence limitée des distributions *a priori*), il a fallu fixer les valeurs d'un de ces paramètres. Nous avons alors supposé que les départs et les mortalités densité-dépendantes sont impossibles à dissocier. La capacité d'accueil d'une station, $K_{J,r}$, n'est alors pas un paramètre estimé : c'est une fonction des taux de mortalités estimés par le modèle. En pratique, nous avons simulé la survie d'une population très dense ($N=150 \text{ ind.}100\text{m}^{-2}$, valeur arbitraire supérieure aux plus fortes densités jamais observées) jusqu'au moment du déplacement. Nous avons alors fixé $K_{J,r}$ comme étant égal à cette densité simulée au moment du mouvement, qui prédit l'état d'une population saturée, dans laquelle les arrivées pouvaient être considérées négligeables. Le paramètre $K_{J,r}$ sera toutefois toujours supérieur aux densités observées in situ, et aucun départ-densité dépendant ne sera modélisé. On ne cherche donc ici qu'à identifier l'influence des arrivées, expliquant les survies apparentes >100% sur certaines stations.

3. Premiers résultats de ces approches

Les principales caractéristiques de l'intégration de ces processus sont résumées Table A5.1.

Table A5.1. Formulation, structure et distributions *a priori* des deux structures testées pour modéliser des déplacements au cours de la dévalaison des 1+ au le printemps et l'automne.

Modèle	Formulation du modèle	Structure des paramètres	Distribution <i>a priori</i>
A	$D_{postJ,r,y} = D_{preJ,r,y} + \Omega_{J,r}$	$\Omega_r \sim N(E_\Omega, \sigma_\Omega)$	$E_\Omega \sim N(0,5)$ $\sigma_\Omega \sim \text{Gamma}(1,1)$
B	$D_{postJ,r,y} = D_{preJ,r,y} + \lambda_{J,r} \cdot (K_{J,r} - D_{preJ,r,y})$	$\text{logit}(\lambda_r) \sim N(E_\lambda, \sigma_\lambda)$	$E_\lambda \sim N(0,5)$ $\sigma_\lambda \sim \text{Gamma}(1,1)$

Dans les deux modèles proposés, il était très difficile d'estimer les paramètres liés aux mouvements au moment de la reproduction ($\Omega_{Repro,r}$ et $\lambda_{Repro,r}$) : les distributions des hyper-paramètres et paramètres associés n'étaient pas mises à jour. Les données disponibles ne permettaient pas d'estimer précisément ces paramètres et la modélisation d'un mouvement à cette période ne s'est pas traduite par une amélioration de la vraisemblance du modèle. Cela n'est pas surprenant si on considère qu'une part importante de la variabilité annuelle, imputable aux conditions abiotiques, n'a pas encore été intégrée au modèle. Il pourrait être intéressant de refaire cette démarche une fois la prédiction du recrutement améliorée. Nous avons pour l'instant choisi de retirer ce processus du modèle, en ne considérant que deux périodes de déplacements : la dévalaison des 1+ à l'automne et au printemps.

Les premières analyses montrent que des départs sont rares dans le modèle A (la valeur moyenne des distributions *a posteriori* de $\Omega_{1s,r}$ ne sont jamais <0 et seulement 2 $\Omega_{1a,r}<0$). Cela peut s'expliquer par le fait que le taux de mortalité densité-dépendantes opérant au pas de temps mensuel sur le modèle capte déjà ces processus d'exports. L'hypothèse faite dans le modèle B semble alors réaliste : on ne pourra jamais dissocier mortalité densité-dépendante et départs, probablement car ces départs sont essentiellement dus à des processus densité-dépendant.

L'intégration de ces processus au modèle a essentiellement permis d'améliorer la prédiction des 1+ grâce à la modélisation d'apports au cours des dévalaisons printanières. Cela a permis de mieux capter les survies apparentes >100% notamment pour les faibles densités initiales (exemple du Trieux illustré Figure A5.1; 1^e et 2^e ligne, 3^e colonne, enveloppe rouge). Cela s'est traduit par une diminution du RMSE (Root-mean-square error) des 1+ de 15%, pour les modèles A et B. La prédiction des adultes est similaire au modèle précédent (variation de RMSE <5%). On peut alors se demander si la modélisation des déplacements de 1+ à l'automne (qui se répercutent sur les adultes observés l'année suivante), n'était pas une complexification inutile du modèle, puisqu'elle n'a pas permis de réduire l'incertitude. L'estimation de ces nouveaux processus a modifié les valeurs estimées des taux de mortalité. Les taux

de mortalités densité-indépendants étaient supérieurs (δ_0 et δ_1 multipliés par 3 et 2 respectivement, et $\delta_{Ad,r}$ multipliés par 2 en moyenne) alors que les taux de mortalités densité-dépendantes restaient stables (variation moyenne < 40%). Les moyennes des distributions a posteriori des autres paramètres sont données pour information en Table A5.2.

Les résultats sont similaires entre les deux approches de modélisation. Les stations associées à de fortes arrivées constantes (Ω du modèle A) sont également associées à un fort taux de compensation (λ du modèle B). Cela est mesurable par les taux de corrélation de Spearman entre $\Omega_{1s,r}$ et $\lambda_{1s,r}$ ($\rho=0.88$) et entre $\Omega_{1a,r}$ et $\lambda_{1a,r}$ ($\rho=0.93$), calculés sur les moyennes des distributions *a posteriori*. Il ne semble en revanche pas y avoir de relation entre les mouvements des deux périodes : une station peut aussi bien accueillir des individus à deux reprises, où uniquement au cours d'une des périodes (taux de corrélation de Spearman entre $\Omega_{1s,r}$ et $\Omega_{1a,r}$ de -0.05 et entre $\lambda_{1s,r}$ et $\lambda_{1a,r}$ de 0.15). Cela suggère qu'une station n'est pas nécessairement un « puits » systématique pour les 1+ au printemps et à l'hiver, mais aussi que des apports importants au printemps n'empêchent pas d'autres apports à l'automne. Le fonctionnement d'une station doit alors dépendre du contexte, qui reste à étudier (via des méthodes similaires à celles développées dans l'Article 3 par exemple) pour tenter de relier intensité des arrivées et caractéristiques de la station. Des premières pistes pouvant expliquer l'intensité de ces arrivées peuvent être trouvées dans le rapport de stage de Juliette ALEMANY que j'ai pu co-encadrer (Alemany 2014 ; rapport de stage disponible en ligne : <http://halieutique.agrocampus-ouest.fr/memoires/201401.pdf>). Elle a réalisé des analyses exploratoires, qui ont toutefois été menées hors du cadre d'un modèle de cycle de vie. Des hypothèses très fortes ont donc été nécessaires : la survie annuelle des 1+ et des adultes a été fixée à 50% et aucune influence abiotique n'a été intégrée. Les résultats suggèrent notamment que les apports peuvent être plus importants en tronçons naturels qu'en tronçon court-circuités et que de forts débits printaniers et des températures plus élevées pourraient stimuler les déplacements.

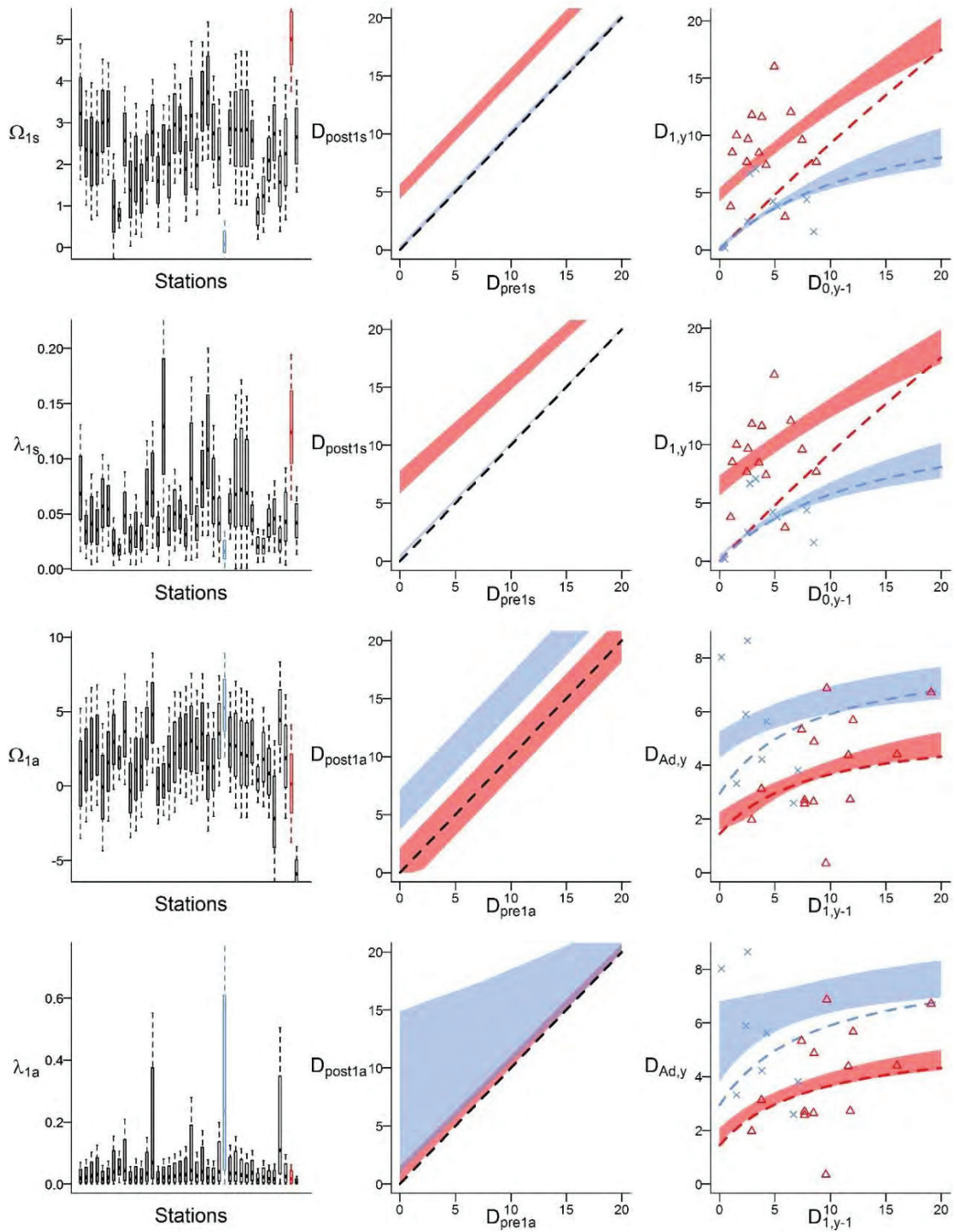


Figure A5.1. Résultats de la modélisation des déplacements des 1+ au printemps (1^e et 2^e lignes) et à l'automne (3^e et 4^e lignes), pour les deux structures testées (Modèle A : 1^e et 3^e lignes ; Modèle B : 2^e et 4^e lignes). La 1^e colonne représente les distributions a posteriori du paramètre de mobilité, estimé pour chaque station. Deux stations (LIG2 en bleu ; TRI en rouge) sont sélectionnées arbitrairement pour illustrer les répercussions de la modélisation du déplacement sur la dynamique de populations. La 2^e colonne représente l'influence des mouvements sur les densités (ind.100m⁻²) prédites juste après le mouvement. Les enveloppes représentent les intervalles dans lesquelles 50% des valeurs de $D_{postJ,r}$ se distribuent et la relation $y=x$ (ligne pointillée) illustre l'absence de mouvement. La 3^e colonne présente, pour ces deux stations, la relation prédictive entre observations successives ($D_{k-1,y-1}$ et $D_{k,y}$), associant survies et mouvement. Les enveloppes représentent les intervalles dans lesquelles 50% des valeurs de $D_{k,y}$ se distribuent et la ligne pointillée correspond à la relation issue du modèle de l'article 3 (médiane de la prédiction, sans mouvements). Les prédictions pour les effectifs d'adultes (3^e colonnes, 3^e et 4^e lignes) sont des prédictions marginales : les densités initiales de 1+ varient, mais les densités initiales d'adultes sont fixées (moyenne des densités observées sur la station). Les données disponibles pour chaque station sont également présentées.

Table A5.2. Comparaison des moyennes des distributions a posteriori des paramètres estimés globalement par le modèle initial (modèle issu de l'Article 3) et les deux modèles intégrant du déplacement (détaillés en 4.2.2). Pour mieux visualiser les écarts, les taux de variations sont également donnés

Processus	Paramètre	Modèle initial	Modèle A		Modèle B	
		Moyenne	Moyenne	Taux var. (%)	Moyenne	Taux var. (%)
pr1	ψ	1993	1994	0	1992	0
	φ	0,5	0,50	0	0,50	0
pr2	δ_{Egg}	0,04	0,04	-2	0,04	-2
pr3	μ	0,94	0,93	-1	0,93	-1
	Z	1,15	1,15	0	1,15	0
pr4	δ_E	0,24	0,26	10	0,24	1
	γ_E	0,02	0,02	11	0,02	16
pr5	δ_0	2,67E-03	1,23E-02	363	1,12E-02	320
	γ_0	1,22E-03	1,79E-03	47	1,67E-03	37
pr6	δ_1	2,95E-03	1,03E-02	247	9,96E-03	238
	α_{γ_1}	-6,94	-6,77	-2	-6,81	-2
	$\beta_{\gamma_1,Shelt}$	-1,36	-1,51	11	-1,37	1
	$\beta_{\gamma_1,T50}$	-0,73	-0,10	-86	-0,08	-89
	σ_{γ_1}	0,98	1,23	25	1,02	4
pr7, pr8	$\alpha_{\delta_{Ad}}$	-5,47	-4,59	-16	-4,33	-21
	$\sigma_{\delta_{Ad}}$	1,62	0,94	-42	1,27	-21
	$\alpha_{\gamma_{Ad}}$	-4,84	-4,92	2	-5,05	4
	$\beta_{\gamma_{Ad},Shelt}$	-0,36	-0,31	-15	-0,24	-32
	$\beta_{\gamma_{Ad},T50}$	0,32	0,14	-55	0,31	-4
	$\sigma_{\gamma_{Ad}}$	0,59	0,62	5	0,54	-9
Process Stochasticity	σ_0	1,05	1,06	1	1,06	1
	σ_1	0,63	0,50	-20	0,50	-20
	σ_{Ad}	0,41	0,39	-6	0,40	-3

Annexe 6 : Modéliser la dynamique des incertitudes de processus

L'approche Bayésienne a permis de modéliser l'incertitude de processus. Pour rappel, au sein d'une station r et pour l'année y , l'écart entre densités réels ($D_{k_{Real},r,y}$) et densités échantillonnées ($D_{k_{Spl},r,y}$) d'une classe d'âge k est défini dans le modèle par :

$$\begin{cases} D_{k_{Real},r,y} = D_{k_{Spl},r,y} \cdot e^{\varepsilon_{k,r,y}} \\ \varepsilon_{k,r,y} \sim N(0, \sigma_k) \end{cases}$$

La structure utilisée pour la modéliser est donc pour le moment la plus simple possible : les erreurs log-normales d'une classe d'âge sont définies par leur écart type (σ_0 , σ_1 et σ_{Ad}), commune à toutes les stations et à toutes les années. On peut imaginer deux pistes d'amélioration.

1. Variations temporelles ?

Nous avons supposé que l'erreur de processus était constante (hypothèse d'homoscédasticité), quelles que soit les densités initiales notamment. Pour vérifier la pertinence de cette hypothèse, on peut visualiser les résidus du modèle final issu de l'Article 3 en fonction des densités observées l'année précédente (année $y - 1$ et classe d'âge $k - 1$; A6.1). Les résidus d'estimation des densités de 1+ (ε_1) semblent plus dispersés pour un nombre réduit de 0+ l'année précédente. Il conviendrait de tenir compte d'une plus grande chance de se tromper si on prédit la survie d'un effectif faible (*Minto et al. 2008*). Cela peut s'expliquer par des plus grandes erreurs d'échantillonnage à faible densité, des déplacements d'individus plus importants (non modélisé dans le modèle et donc augmentant les erreurs résiduelles). Intégrer ce processus dans le modèle pourrait permettre de gagner en précision et en capacité prédictive dans les cas de suivi de population après un recrutement très faible.

L'hypothèse d'homoscédasticité semble en revanche plus crédible pour les autres classes d'âge, dont les résidus sont répartis de façon plus homogène.

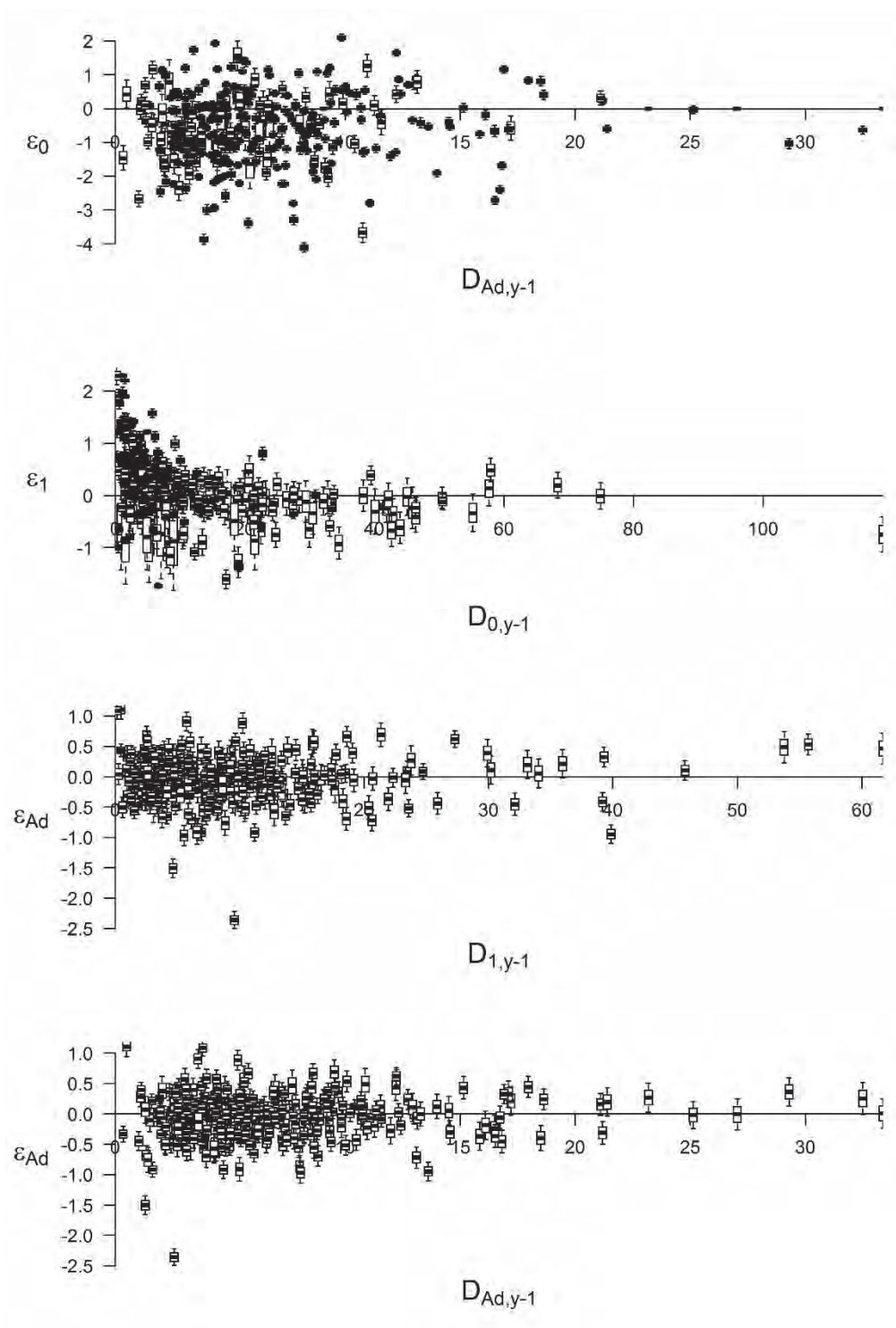


Figure A6.1. Observation de la distribution des résidus en fonction des densités observées au cours des échantillonnages précédents (classe d'âge $k-1$).

2. Variations spatiales ?

A la manière de ce qui a été fait pour les taux de mortalité dans l’**Article 3**, on peut proposer une structure hiérarchique pour ces erreurs de processus. On considère dès lors que :

$$\begin{cases} D_{k_{Real},r,y} = D_{k_{Spl},r,y} \cdot e^{\varepsilon_{k,r,y}} \\ \varepsilon_{k,r,y} \sim N(0, \sigma_{k,r}) \\ \sigma_{k,r} \sim N(E_{\sigma_k}, \sigma_{\sigma_k}) \end{cases}$$

Les distributions *a priori* des hyper-paramètres (loi Gamma(1,1) pour tous) sont mis à jour (Table A6.1) et le modèle converge. Les distributions *a posteriori* des autres paramètres sont très stables par rapport au modèle initial (variation des valeurs moyennes <20%) et les RMSE du modèle sont similaires (variations de +0.6, -9.0 et -1.9% par rapport au RMSE du modèle initial).

La Figure A6.2 correspond aux sorties du modèle. On voit que cette structure hiérarchique se traduit par de faibles différences entre stations dans la distribution des résidus pour les 0+. Pour les autres classes d’âge, on observe en revanche des écarts plus importants, des stations pouvant présenter des erreurs résiduelles sensiblement plus élevées que d’autres. Ainsi, intégrer cette structure hiérarchique sur l’estimation de l’écart-type des erreurs pour les 0+ (σ_0) est probablement une complexification inutile du modèle alors que cela peut affiner notre compréhension des autres classes d’âge.

Intégrer ce processus pourrait là encore permettre d’améliorer les performances du modèle. Etre capable d’identifier les stations pour lesquelles le plus d’incertitude demeure permet également de guider la réflexion en identifiant des zones à étudier en priorité. Il faudrait maintenant comprendre l’origine de ces variations à travers des méthodes de sélection de variables comme celles mobilisées dans l’**Article 3**. Les premières analyses exploratoires réalisées n’ont pas permis d’identifier des tendances évidentes.

Table A6.1. Statistiques principales des distributions *a posteriori* : hyper-paramètres liés à la structure hiérarchique de la variance.

Parameter	Mean	2.5%	25%	Median	75%	97.5%
E_{σ_0}	1,04	0,95	1,01	1,04	1,06	1,12
σ_{σ_0}	0,55	0,47	0,52	0,54	0,57	0,64
E_{σ_1}	0,39	0,33	0,37	0,39	0,41	0,47
σ_{σ_1}	-5,69	-7,83	-6,24	-5,55	-5,02	-4,23
$E_{\sigma_{Ad}}$	0,12	0,02	0,09	0,12	0,15	0,22
$\sigma_{\sigma_{Ad}}$	0,39	0,27	0,34	0,38	0,43	0,54

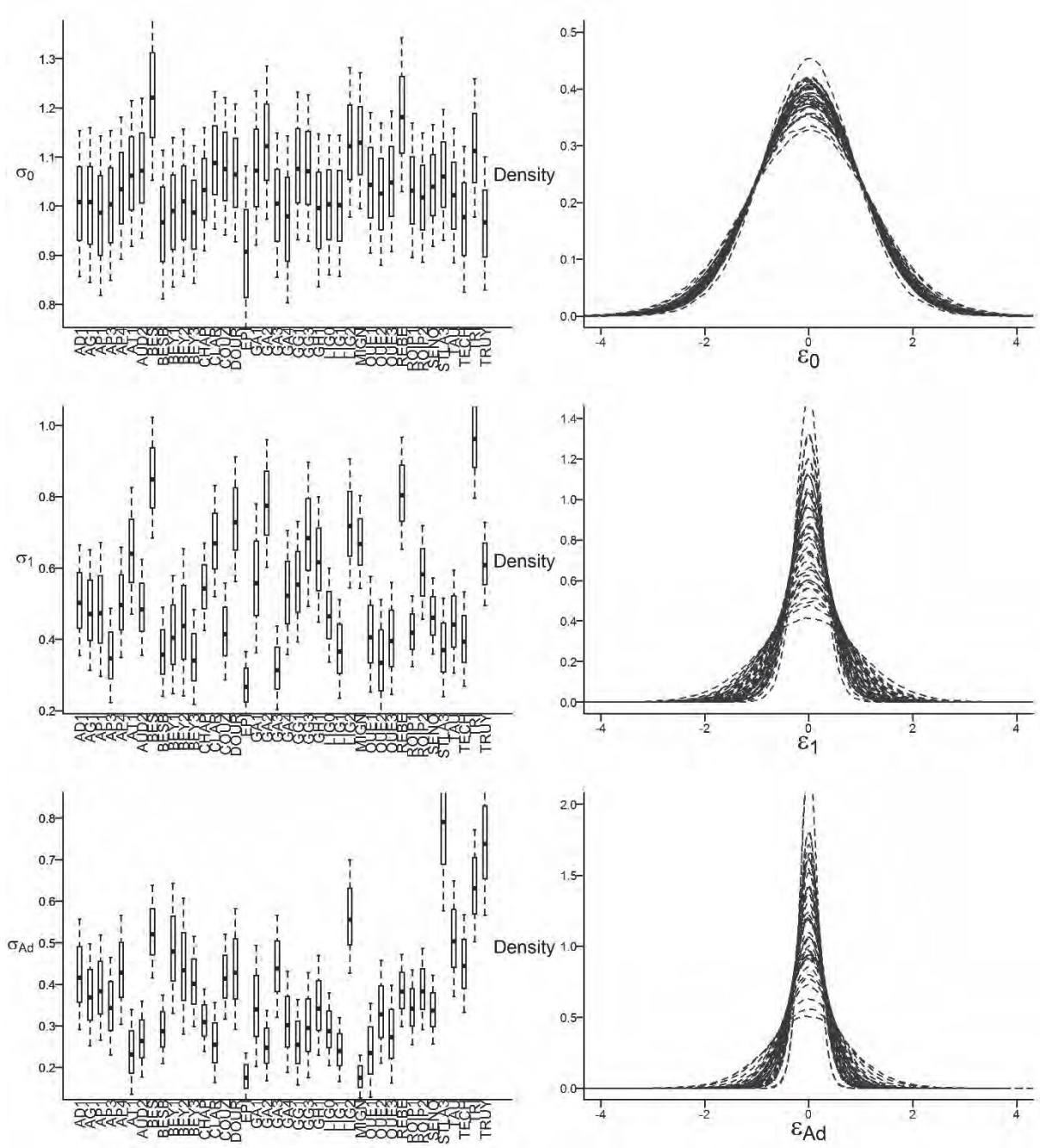


Figure A6.2. Sorties d'un modèle représentant les écarts-type des résidus de façon hiérarchique. La première colonne montre les valeurs de σ_{k_r} , estimés pour chaque station r . La deuxième colonne traduit cet écart-type en distribution théorique des résidus pour chaque station. Les lignes correspondent aux trois classes d'âge observées (0+, 1+ et adultes).

Références bibliographiques des Annexes

- Aleman, J. 2014. Analyse de l'influence des ouvrages hydroélectriques et des facteurs biotiques et abiotiques sur les déplacements de la forme résidente de la truite commune aux stades précoces. Mémoire de fin d'Études. Agrocampus Ouest.
- Baglinière, J.L., Maisse, G., Lebail, P.Y., & Nihouarn, A. 1989. Population dynamics of brown trout, *Salmo trutta* L., in a tributary in Brittany (France) : spawning and juveniles. *J. Fish Biol.* 34(1): 97-110
- Baglinière, J.L., Prevost, E., & Malsse, G. 1994. Comparison of population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a small tributary of the River Scorff (Brittany, France). *Ecol. Freshw. Fish* 3(1): 25-34.
- Daufresne, M., Capra, H., & Gaudin, P. 2005. Downstream displacement of post-emergent brown trout: effects of development stage and water velocity. *J. Fish Biol.* 67(3): 599-614.
- Minto, C., Myers, R.A., & Blanchard, W. 2008. Survival variability and population density in fish populations. *Nature* 452(7185): 344-347.
- Ovidio, M., Baras, E., Goffaux, D., Birtles, C., & Philippart, J.C. 1998. Environmental unpredictability rules the autumn migration of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia* 371-372(0): 263-274.
- Vøllestad, L.A., Serbezov, D., Bass, A., Bernatchez, L., Olsen, E.M., & Taugbøl, A. 2012. Small-scale dispersal and population structure in stream-living brown trout (*Salmo trutta*) inferred by mark-recapture, pedigree reconstruction, and population genetics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 69(9): 1513-1524.