



HAL
open science

Modélisation multi-échelles de la sélection de l'habitat hydraulique des poissons de rivière

Laura Plichard

► **To cite this version:**

Laura Plichard. Modélisation multi-échelles de la sélection de l'habitat hydraulique des poissons de rivière. Ecosystèmes. Université de Lyon, 2018. Français. NNT : 2018LYSE1284 . tel-02463834

HAL Id: tel-02463834

<https://theses.hal.science/tel-02463834v1>

Submitted on 2 Feb 2020

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

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



N°d'ordre NNT : 2018LYSE1284

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LYON

opérée au sein de
l'Université Claude Bernard Lyon 1

Ecole Doctorale N° 341
Évolution, Écosystème, Microbiologie, Modélisation (E2M2)

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

Soutenue publiquement le 10/12/2018, par :

Laura PLICHARD

Modélisation multi-échelles de la sélection de l'habitat hydraulique des poissons de rivière

Devant le jury composé de :

DOLÉDEC Sylvain, Professeur des Universités, Université Claude Bernard Lyon 1 Président

BARDONNET Agnès, Directrice de Recherche, INRA St Pée-sur-Nivelle Rapporteuse
TORGERSEN Christian, Chercheur, United States Geological Survey Seattle Rapporteur

VAUDOR Lise, Ingénieure de Recherche, CNRS Lyon Examinatrice
TORRE Franck, Maître de Conférences, Université de Marseille Examineur
CAPRA Hervé, Directeur de Recherche, IRSTEA Villeurbanne Co-Directeur de thèse

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

Président de l'Université	M. le Professeur Frédéric FLEURY
Président du Conseil Académique	M. le Professeur Hamda BEN HADID
Vice-président du Conseil d'Administration	M. le Professeur Didier REVEL
Vice-président du Conseil Formation et Vie Universitaire	M. le Professeur Philippe CHEVALIER
Vice-président de la Commission Recherche	M. Fabrice VALLÉE
Directeur Général des Services	M. Alain HELLEU

COMPOSANTES SANTE

Faculté de Médecine Lyon Est – Claude Bernard	Directeur : M. le Professeur J. ETIENNE
Faculté de Médecine et de Maïeutique Lyon Sud – Charles Mérieux	Directeur : Mme la Professeure C. BURILLON
Faculté d'Odontologie	Directeur : M. le Professeur D. BOURGEOIS
Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques	Directeur : Mme la Professeure C. VINCIGUERRA
Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation	Directeur : M. le Professeur Y. MATILLON
Département de formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine	Directeur : Mme la Professeure A-M. SCHOTT

COMPOSANTES ET DEPARTEMENTS DE SCIENCES ET TECHNOLOGIE

Faculté des Sciences et Technologies	Directeur : M. F. DE MARCHI
Département Biologie	Directeur : M. le Professeur F. THEVENARD
Département Chimie Biochimie	Directeur : Mme C. FELIX
Département GEP	Directeur : M. Hassan HAMMOURI
Département Informatique	Directeur : M. le Professeur S. AKKOUCHE
Département Mathématiques	Directeur : M. le Professeur G. TOMANOV
Département Mécanique	Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID
Département Physique	Directeur : M. le Professeur J-C PLENET
UFR Sciences et Techniques des Activités Physiques et Sportives	Directeur : M. Y. VANPOULLE
Observatoire des Sciences de l'Univers de Lyon	Directeur : M. B. GUIDERDONI
Polytech Lyon	Directeur : M. le Professeur E. PERRIN
Ecole Supérieure de Chimie Physique Electronique	Directeur : M. G. PIGNAULT
Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1	Directeur : M. le Professeur C. VITON
Ecole Supérieure du Professorat et de l'Education	Directeur : M. le Professeur A. MOUGNIOTTE
Institut de Science Financière et d'Assurances	Directeur : M. N. LEBOISNE

Sous la direction de :

CAPRA Hervé, Directeur de Recherche, IRSTEA Villeurbanne
LAMOUREUX Nicolas, Directeur de Recherche,
Irstea Villeurbanne

Co-Directeur de thèse
Co-Directeur de thèse

LE COARER Yann, Ingénieur des Ponts, des Eaux et des Forêts,
Irstea Aix-en-Provence

Encadrant

Cette thèse a été réalisée dans le cadre de l'action n°25 AFB-Irstea, programme 2016/2018.



**AGENCE FRANÇAISE
POUR LA BIODIVERSITÉ**
MINISTÈRE DE L'ENVIRONNEMENT

À mon Papy et ma Mamy,

Remerciements

Le parcours d'une doctorante pour préparer son doctorat est semé d'embûches, de hauts et de bas, de crises de fous rires et de crises de larmes, d'excitation et de découragement, de passion et de ras-le-bol. Une chose est sûre, le parcours d'une doctorante pour préparer son doctorat est surtout semé de gens extraordinaires, qui par leurs « bonjour », leurs sourires, leurs rires, leurs conseils, ou leurs coups de gueule font d'un doctorat une expérience humainement extraordinaire.

Alors, tout simplement merci !

Merci pour tout ce que vous avez pu m'apporter, souvent sans le savoir.

Merci de m'avoir accompagnée.

Merci.

Parce que mon parcours de doctorante n'aurait jamais pu voir le jour sans vous deux, je tiens à vous remercier très chaleureusement mes directeurs de thèse **Hervé Capra** et **Nicolas Lamouroux** qui m'ont permis de découvrir le monde merveilleux des poissons, des habitats, des plongées, des pêches électriques, des énièmes versions d'articles, et bien d'autres choses encore. Vous m'avez fait confiance dès le début, et m'avez encouragée à croire en moi et en mes capacités, très bien enfouies, d'oratrice. Travailler avec vous fut un réel plaisir, et même dans les moments de désaccord, vous avez toujours su trouver les mots justes... pour me montrer que vous aviez raison. Vous resterez, sans aucun doute, les Roc et Gravillon de ma thèse !

Parce que mon parcours de doctorante n'aurait pu voir le jour non plus sans toi, je tiens à te remercier aussi chaleureusement mon encadrant **Yann Le Coarer**. Merci d'avoir mis en forme et révisé, tel un moine trappiste, cette incroyable base de données microhabitat. Mais surtout, merci de m'avoir fait découvrir le monde fantastique des dingbats, des réunions fléchettes, des réunions pétanques et autre terrain avec baignade incluse. Même si je suis loin d'être experte en hydraulique, j'ai toujours apprécié ces heures au téléphone à parler de maillages avec toi !

Je souhaite remercier les membres de mon jury de thèse pour avoir accepté d'évaluer et de commenter mon travail lors de ma soutenance: **Agnès Bardonnet** et **Christian Torgersen** pour les rapporteurs, **Lise Vaudor** et **Franck Torre** pour les examinateurs, et **Sylvain Dolédec** pour avoir présidé ce jury. Je tiens plus particulièrement à remercier **Christian**, qui depuis Seattle, s'est levé à 4 h du matin pour participer à ma soutenance en visio-conférence !

Je tiens également à remercier parmi les premiers **Maxence Forcellini** pour avoir été à la fois un directeur de thèse et un stagiaire, mais surtout un compagnon de fortune en Allemagne, au Japon, en statistiques ou dans les recoins les plus sombres des codes R. Merci pour tes encouragements, ta patience et tes questions quotidiennes ! Je n'aurais jamais pu progresser autant sans toi. À ton tour maintenant de prendre le relais des modèles ...

Je souhaite remercier l'ensemble des membres de mon comité de thèse, **Pierre Sagnes**, **René Ecochard**, **Jean-Michel Olivier**, **Laurence Tissot**, **Marc Pouilly** et **Sébastien Brosse**. Vos conseils durant nos échanges ont guidé mon travail jusqu'à la fin de ma thèse.

Je suis plus que reconnaissante à toutes **les personnes** qui ont travaillé sur les campagnes d'échantillonnage. Vous avez fait un travail remarquable ! Et, sans vous, je n'aurais rien pu faire.

Je tiens à remercier ensuite toute l'équipe **Dynam** pour m'avoir tant apporté depuis toutes ces années ! Vous êtes une bien belle bande de fous hétéroclites qui va, je dois l'avouer, beaucoup me manquer. Travailler dans une telle ambiance a été une vraie bouffée d'air frais.

Merci à la troupe des Chouquettes pour leur soutien, leurs rires, les courses de chaises roulantes dans les couloirs, les soirées au Bieristan, les relectures tardives et très tardives de mon manuscrit, et tous ces bons souvenirs mémorables : **Julie** avec qui j'ai partagé un bureau et bien plus encore (non, je n'ai jamais trouvé que tu parlais fort), **Mailys** et son excellente tarte au potiron si réconfortante, **Maxime** l'hydraulicien perdu au milieu d'écologues et **Clarisse** venue tout droit de la grisaille parisienne pour la grisaille lyonnaise. Vous êtes vraiment au top !

Merci à toute la troupe Babynam, qui a joué à merveille le rôle de grandes sœurs et de grand frère de doctorant.e.s., **So', Dom', Clara** et **Dani**.

Merci à l'équipe technique qui a bien voulu me sortir de mon bureau pour me montrer la vraie vie des poissons et des macroinvertébrés : **Raph, Marie-Claude, Guillaume** et **Bertrand**. Eh oui, quand on est devant un écran toute la journée, faire des manips de terrain sonne un peu comme des vacances ...

Merci au gang des post-it qui a su coloré les portes de Dynam : **Clara, Soizic, Franck, Colin 1^{er}, Benjamin, Pedro, Mélanie** et **Cristel**.

Merci également à toute cette joyeuse bande avec qui j'ai partagé tant de bons moments **Maria, Mehdi, Véronique, Nurià, Jacques, Ross, Coralie, Colin 2nd, Calou**, et finalement **Hervé P** (ton linge sale abandonné dans les escaliers restera une légende).

Et enfin, merci à **Thibault** d'avoir accepté de reprendre l'animation de cette **Dynamite** !!!

Je tiens à remercier ensuite toute l'équipe **LHQ** pour leurs discussions animées au coin café et en particulier à **Jérémy, André, Martial, Yves, Laurent, Bertrand** et **Matthieu**. Vous êtes de supers voisins de couloir !

Je remercie le service d'appui pour son aide et en particulier à **Edwige, Sandrine, Valérie, Vanessa, Adeline**, et **Véronique**. Ma thèse n'aurait pas pu se faire sans vous non plus. Je tiens plus spécialement à remercier **Edwige**, qui a été d'une aide plus que précieuse pour éditer cette thèse.

Je remercie **Anne-Laure, Marie-Pascale** et **Aline** pour m'avoir m'accueillie à la doc' pendant mes phases de rédaction. Votre thé a toujours été parfait !

Je remercie également **Caroline** de Bliss Yoga pour ses cours de yoga qui font du bien au corps et à l'âme !

Je remercie également toute l'équipe **RECOVER** d'Irstea Aix-en-Provence pour m'avoir fait découvrir la Durance et toutes ses spécificités. En particulier, je remercie **Georges Carrel** d'avoir échangé avec moi sur la biologie des poissons et la granulométrie.

Un très grand merci à l'**Université de Lyon 1** et au **planétarium de Vaulx-en-Velin** pour le projet du congrès scientifique des enfants, en particulier à **Béatrice Dias, Pierre Henriquet** et **Simon Meyer**. Merci également aux autres doctorants qui ont participé à cette formidable aventure **Alexandra, Ali Mohamed, Antoine, Emilie, Isaline, Maryline, Stéphanie**, et mon binôme **Alexis**. Surtout, un grand merci **aux élèves de la classe de Caroline Maillet** de l'école primaire Jean Vilar à Vaulx-en-Velin. Vous avez été de parfaits chercheurs en sciences de l'espace ! Bravo.

Je remercie tout particulièrement **Eliane**, pour toutes ces années passées à se croiser et se recroiser, pour ces pique-niques improvisés, pour ces sorties en France et en Italie, mais surtout merci pour ton écoute et ton épaule réconfortante. Un très grand merci également à **Maxence** que je n'oublie certainement pas !

Finalement, je tiens à remercier toute ma famille pour leur soutien inconditionnel que ce soit dans les moments de joie ou de peine, vous avez toujours été présents pour moi. Merci pour tout !

Plus particulièrement, merci à **mon Papa** et **ma Maman**, tantôt routiers, tantôt touristes, tantôt déménageurs quasi-professionnels, et il faut bien le reconnaître mécènes aux heures perdues. Merci de m'avoir laissé la liberté de choisir ma voie et de m'avoir toujours encouragée à poursuivre mes rêves.

Je remercie également mes trois grandes sœurs, **Céline**, **Virginie** et **Lucie** pour ces longues heures passées au téléphone, ces mails à rallonges et cette logistique pour préparer les fêtes d'anniversaires, les fêtes des parents, les fêtes pré ou post naissance et autres évènements familiaux. Surtout, merci de ne pas m'avoir laissée croupir derrière mon ordinateur et de m'avoir rappelée qu'il y a bien plus important qu'une thèse dans la vie: mes «Ooooooh les rosses » de grandes sœurs !

Je remercie également mes trois beaux-frères, **Mathieu**, **Julien** et **Clément**, pour avoir supporté ces longues heures au téléphone et pour m'avoir accueillie avec mon balluchon et mon chat quand j'en avais besoin.

Je tiens spécialement à remercier les maintenant trois p'tits bouts de cul en couches culottes, **Juliette**, **Baptiste** et **Arthur**, qui ont pointé leur nez pendant cette thèse (ou juste après...). Vos éclats de rire et « *tata* » m'ont permis de rester motivée jusqu'à la fin. Surtout ne changez pas et restez ces p'tits clowns si adorables !

Mon pénultième paragraphe sera pour un être qui, depuis presque 10 ans maintenant, a toujours su me rappeler qu'il fallait profiter des moments présents... pour lui donner des croquettes ! **Phoebe**, merci d'être cette boîte à ronrons qui m'a si souvent permis de relâcher la pression.

En fin, je remercie tous **les poissons** échantillonnés sans qui je n'aurais pas pu faire cette thèse. Lorsque j'ai commencé à travailler sur la problématique des poissons de rivière, je savais que je n'y connaissais pas grand-chose. Aujourd'hui, je peux affirmer que je ne connais vraiment pas grand-chose de ces espèces fascinantes, tant par leurs diversités, que par leurs capacités à s'acclimater à des milieux changeant. Alors merci et continuez de m'émerveiller !

Je vous l'avais bien dit qu'il y avait du monde !

Résumé

Le concept d'habitat, qui définit le lieu de vie des organismes par des conditions abiotiques et biotiques, est déterminant pour étudier les relations entre les organismes et leurs environnements. La sélection d'habitat est le processus à travers lequel l'organisme va choisir l'habitat où il se trouve en fonction des différents habitats disponibles autour de lui. Cette sélection va dépendre d'un choix individuel, qui est propre à l'organisme (ex. son comportement), et d'un choix commun, qui est observable chez des organismes qui partagent des traits communs (ex. les individus d'une même espèce). Les modèles spécifiques de sélection d'habitat cherchent à expliquer et prédire ce choix commun, et sont notamment utilisés pour les cours d'eau dans les outils d'aide à la définition de débits écologiques.

Pour les poissons de rivière, la plupart des modèles spécifiques développés à l'échelle du microhabitat sont peu transférables à d'autres rivières. En effet, ils sont construits à partir de données d'abondance échantillonnées dans un même site pendant quelques campagnes, représentant ainsi les mêmes populations. Afin d'améliorer la capacité prédictive de ces modèles, j'ai développé une approche prometteuse de modélisation multi-sites et multi-campagnes permettant à la fois de considérer la réponse non linéaire de la sélection d'habitat et la surdispersion des données d'abondance. Appliqués à un jeu de données de plus de 3528 microhabitats échantillonnés dans 9 rivières, les modèles montrent que plus de 70 % des espèces, réparties en plusieurs classes de taille, présentent une sélection pour au moins une variable d'habitat (hauteur d'eau, vitesse du courant ou caractéristiques du substrat). Les modèles considérant une forme de sélection identique entre populations expliquent jusqu'à 75 % de la variabilité expliquée par un modèle considérant une forme ajustée de la sélection par campagne. Puis, à partir de suivis individuels par télémétrie (5 barbeaux, 6 silures et 7 chevaines), j'ai montré la pertinence du

développement des modèles spécifiques de sélection (variabilité expliquée de 21 %), malgré la forte variabilité individuelle observée (variabilité expliquée de 28 %). Finalement, la sélection d'habitat étant dépendante de processus structurant les communautés et agissant à l'échelle du paysage, telle que la dispersion des individus, j'ai mis en évidence l'intérêt d'utiliser des techniques légères d'échantillonnage comme les observations par plongée pour caractériser les structures des communautés et leurs répartitions spatiales. En général, les plongées sous estiment la richesse des espèces cryptiques par rapport aux techniques conventionnelles par pêche électrique, mais permettent néanmoins d'étudier l'influence des processus du paysage sur les modèles de sélection d'habitat.

Mots-clefs : Modèles linéaires généralisés, modèles à effets mixtes, télémétrie hydroacoustique, préférence d'habitat, pêche électrique, microhabitat, assemblage de poissons, approche du paysage

Abstract

The habitat concept, which defines the place where organisms live, is composed by abiotic and biotic conditions that individuals select differently among species, life stages or activities. Habitat selection is the process by which organisms choose their habitat depending on all habitats available around them. This habitat selection depends on individual choices related to the organism (e.g., behavior) and a common choice related to traits that groups of individual share (e.g., a species or a functional guild). Specific habitat selection models are developed to understand and represent this common choice, and are frequently used for the definition of environmental flows.

Most habitat selection models developed so far for freshwater fish have low transferability between reaches and rivers. Indeed, they are often built from abundance data collected in a single study reach during few surveys. In order to improve the predictive power of habitat selection models, I developed an attractive modelling approach, adapted to multi-reach and multi-survey data, accounting for the non-linear patterns frequently observed for habitat selection, and accounting for the usually strong overdispersion of abundance data. Applying this approach to a large dataset of 3528 microhabitats collected in 9 rivers, I found that more than 70 % of specific size classes showed a significant selection for at least one habitat variable (water depth, current velocity or substrate patterns). "Average" selection models across populations (= across surveys) explained up to 75 % of variability explained by more flexible models that varied across surveys. Using another data set based on individual telemetry, I showed the relevance of developing specific habitat selection models (explained deviance = 21 %) despite the strong individual variability in habitat selection (explained deviance = 28 %). Finally, because habitat selection is also depending on processes which influence community structures at the landscape

scale (e.g. dispersal), I demonstrate the benefits of sampling methods such as snorkeling to characterize community structures and their longitudinal distributions at a large spatial scale. Snorkeling generally underestimated species richness compared to conventional electrofishing, but allows studying the influence of landscape processes on habitat selection models.

Key words: generalized linear models, mixed effect models, hydro-acoustic telemetry, habitat preferences, landscape approach, electrofishing, microhabitat, fish assemblages

Papiers et communications

Liste des publications

1. **Plichard, L.**, Capra, H., Mons, R., Pella, H., and Lamouroux, N. 2017. Comparing electrofishing and snorkelling for characterizing fish assemblages over time and space. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **74**(1): 75–86. doi:10.1139/cjfas-2015-0578.

Contribution: Rédaction, analyses

2. Capra, H., **Plichard, L.**, Bergé, J., Pella, H., Ovidio, M., McNeil, E., and Lamouroux, N. 2017. Fish habitat selection in a large hydropeaking river: Strong individual and temporal variations revealed by telemetry. *Sci. Total Environ.* **578**: 109–120. doi:10.1016/j.scitotenv.2016.10.155.

Contribution: Analyses

3. **Plichard L.**, Forcellini M., Le Coarer Y., Capra H., Carrel G., Ecochard R. and Lamouroux N. Predictive models of fish microhabitat selection in multiple sites accounting for abundance overdispersion. (*In prep*)

Contribution: Rédaction, analyses

4. Forcellini M., **Plichard L.**, Méricoux S., Olivier J.M., and Lamouroux N. Macroinvertebrate habitat selection models at the microhabitat scale. (*In prep*)

Contribution: Conseils d'analyses, développement de scripts

ORCID: [0000-0002-3871-2471](https://orcid.org/0000-0002-3871-2471)

Révisions d'articles

Revue **Environmental Biology of Fishes**: un article en 2016, un article en 2017

Liste des conférences

1. **Symposium for European Freshwater Sciences.** 2015 Geneve, Switzerland:
Comparing electrofishing and snorkelling for characterizing fish assemblages over time and space.

Contribution: Poster

2. **Symposium for European Freshwater Sciences.** 2017 Olomouč, Czech Republic: Fish habitat selection in a large hydropeaking river: Strong individual and temporal variations revealed by telemetry.

Contribution: Présentation

3. **International Symposium on Ecohydraulics** 2018, Tokyo, Japan: A novel approach of fish and macroinvertebrates micro-habitat selection models.

Contribution: Présentation

4. **Société Française d'Ecologie et d'Evolution** 22-25.10.2018 Rennes :
Comparison of species and individual fish habitat selection models in rivers.

Contribution: Poster

Médiation scientifique

Premier congrès national des enfants : initiation d'élèves de 10 à 12 ans à la recherche scientifique et à la diffusion de la recherche. Décembre 2016 – Avril 2017. En collaboration avec l'agence spatiale européenne (ESA), la Cité de l'Espace (Toulouse, France), le Planétarium (Vaulx-en-Velin - France), la Cité des Sciences (Paris - France), le Jardin des sciences (Strasbourg - France).
Invités (astronautes français) : Thomas Pesquet, Philippe Perrin, Michel Tognini, Jean-Jacques Favier, Claudie Haigneré

Table des matières

INTRODUCTION : LES MODELES DE SELECTION D'HABITAT	2
1. LE CONCEPT D'HABITAT EN ECOLOGIE	2
2. GENERALITES SUR LES MODELES DE SELECTION D'HABITAT	4
3. LA SELECTION D'HABITAT : UN PROCESSUS MULTI-EHELLES.....	8
4. LES SPECIFICITES DES HABITATS DISPONIBLES EN RIVIERE.....	11
5. LES MODELES DE SELECTION D'HABITAT DES POISSONS DE RIVIERE.....	12
6. OBJECTIFS DE LA THESE	16
CHAPITRE 1 : LES MODELES PREDICTIFS DE SELECTION DU MICROHABITAT HYDRAULIQUE.....	22
1. SYNTHESE.....	22
2. ARTICLE	38
CHAPITRE 2 : LES MODELES INDIVIDUELS DE SELECTION DU MICROHABITAT HYDRAULIQUE	78
1. SYNTHESE.....	78
2. ARTICLE	86
CHAPITRE 3 : VERS L'EXTENSION DE L'EHELLE SPATIALE DES MODELES DE SELECTION	101
1. SYNTHESE.....	101
2. ARTICLE	107
SYNTHESE ET PERSPECTIVES	122
1. LA TRANSFERABILITE DES MODELES DE SELECTION D'HABITAT	122
2. PERSPECTIVES	127
<i>Utilisation opérationnelle des modèles de sélection d'habitat</i>	<i>127</i>
<i>De la dynamique dans les modèles de sélection d'habitat</i>	<i>130</i>
<i>Des interactions biotiques dans les modèles de sélection d'habitat</i>	<i>132</i>
<i>Les communautés : une troisième composante de la sélection d'habitat ?.....</i>	<i>133</i>
REFERENCES.....	135

Introduction

Les modèles de sélection d'habitat



©Hayao Miyazaki

*Illustration extraite du film d'animation « Le château ambulante » de Hayao Miyazaki sorti en France en 2005. Cette image du château ambulante illustre selon moi l'**habitat** de par sa construction élaborée, assimilable à la structure complexe de l'habitat, mais également de par sa capacité à être en constant mouvement, reflétant la capacité des habitats à varier dans le temps et dans l'espace.*

*For me, this picture from "Howl's moving castle" (Hayao Miyazaki) illustrates the **habitat** because of the complex structure of an habitat and its capacity to vary across space and time.*

Introduction : Les modèles de sélection d'habitat

1. Le concept d'habitat en écologie

En écologie, l'habitat est défini comme le lieu où vivent les organismes (Odum, 1953). Ce lieu est caractérisé par des conditions abiotiques et biotiques particulières, respectivement liées au physique et au vivant. Durant son cycle de vie, un organisme va explorer les habitats qui l'entourent et exploiter leurs ressources afin d'optimiser sa survie, sa croissance et sa reproduction (Fretwell & Lucas, 1969). Alors que l'habitat peut représenter le lieu de vie des organismes appartenant à plusieurs espèces, il est souvent confondu avec la niche écologique (Hall, Krausman & Morrison, 1997), qui caractérise la fonction des organismes d'une seule espèce dans leurs réseaux d'interactions (Elton, 1927 ; Fig. I.1.1.a). En d'autres termes, l'habitat peut être imaginé comme l'*adresse* d'un organisme, tandis que la niche écologique (Fig. I.1.1.b) comme sa *profession* (Odum, 1953; Udvardy, 1959). Cette définition de l'habitat donnée par Odum en 1953 a fait émerger deux interprétations possibles. La première interprétation considère l'habitat uniquement comme un ensemble de conditions abiotiques, défini par exemple par les conditions géologiques, l'altitude, ou la pluviométrie (Udvardy, 1959; Looijen, 1995). Cette interprétation est limitée par le fait qu'elle ne considère pas les conditions biotiques et suppose que les organismes vivent seuls, sans interactions avec d'autres organismes comme des végétaux, des animaux, des champignons ou des bactéries.

La seconde interprétation de la définition de l'habitat considère à la fois les conditions abiotiques, comme dans la première interprétation, mais également les conditions biotiques, caractérisées par des interactions entre organismes. Ces interactions peuvent être positives et permettre aux organismes d'en obtenir des

bénéfiques (ex. mutualisme), neutres et ne pas influencer les organismes (ex. commensalisme) ou négatives et être néfastes aux organismes (ex. prédation ; Wisz *et al.*, 2013). Bien que cette interprétation soit plus proche de ce que perçoivent les organismes, elle reste plus délicate à représenter en raison de la complexité de ces multiples interactions (Hall, Krausman & Morrison, 1997; Mitchell, 2005; Miller & Hobbs, 2007; Beyer *et al.*, 2010; Northrup *et al.*, 2013).

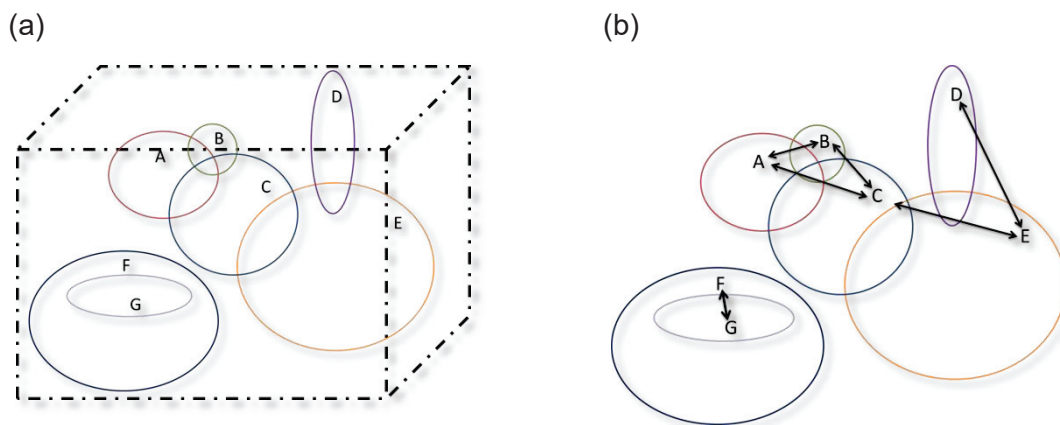


Figure 1.1.1. Comparaison entre le concept d'habitat (a) et le concept de niche écologique (b). L'habitat (a) est le lieu (lignes pointillées) caractérisé par des conditions abiotiques et biotiques où les espèces (A, B, C, D, E, F, G) vivent. La niche écologique (b) est la fonction occupée par une espèce dans son réseau d'interactions (flèches continues).

Figure 1.1.1. Comparison between the habitat concept (a) and ecological niche concept (b). The habitat (a) is the place (dashed lines) characterized by abiotic and biotic conditions where species (A, B, C, D, E, F, G) live. The ecological niche (b) is the function of a species within its network (bold arrows).

L'occupation de l'habitat par un organisme est un processus dynamique qui peut varier selon de nombreux paramètres comme l'espèce à laquelle appartient l'organisme (Fisher, Anholt & Volpe, 2011; Bunce *et al.*, 2013), la période de son cycle de vie (ex. phase de croissance, de reproduction ; Harvey & Weatherhead, 2006; Martelo *et al.*, 2014), son activité (ex. repos, recherche de ressources, parade nuptiale; Baker, 2006; Conallin *et al.*, 2014) ou son état de santé (ex. niveau de parasitisme ; Goodman & Johnson, 2011). La sélection d'habitat est simplement le processus à travers lequel un organisme va choisir l'habitat le plus favorable à un

instant t en fonction des habitats disponibles autour de lui à ce même instant t (Fig. I.1.2. ; Johnson, 1980). Ce processus résulte d'un choix individuel, qui est propre à l'organisme, et d'un choix commun, qui est observable chez des organismes partageant des traits communs (ex. organismes d'une même espèce ; Wagner *et al.*, 2011). C'est ce choix commun qui est le plus souvent étudié. En effet, il représente un patron commun de la sélection d'habitat entre des organismes et est pour cela généralisable.

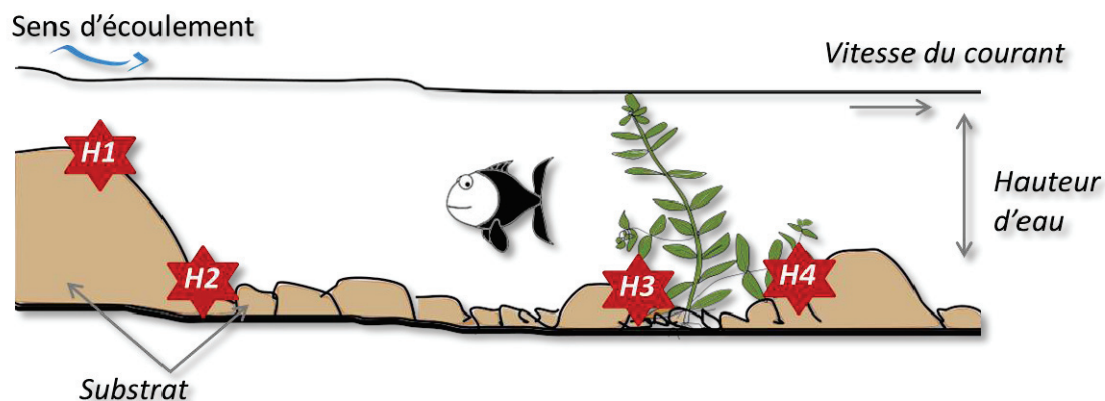


Fig. I.1.2. La sélection d'habitat est le processus à travers lequel le poisson choisit l'habitat le plus favorable où vivre en fonction des habitats H1, H2, H3 et H4 disponibles autour de lui. En écohydraulique, les habitats sont caractérisés par la vitesse du courant, la profondeur d'eau et des caractéristiques du substrat.

Fig. I.1.2. Habitat selection is the process where an organism or an individual, here a fish, select the place to live in function of all habitats H1, H2, H3 and H4 available around it. In ecohydraulic, these habitats are defined by flow velocity water depth and substrate variables.

2. Généralités sur les modèles de sélection d'habitat

Depuis longtemps, les naturalistes et écologues se sont questionnés sur la manière dont les espèces et les organismes se distribuent, ou se répartissent, sur la planète et dans les habitats qu'ils occupent (Elton, 1927; Odum, 1953 ; Guisan & Thuiller, 2005). De nombreuses études ont alors cherché à identifier les raisons pour

lesquelles les espèces ou les organismes se trouvent dans ces habitats particuliers (ex. Kubisch *et al.*, 2014), et dans quels habitats ils pourraient se trouver (ex. Mouquet *et al.*, 2015). En effet, connaître ces raisons permet d'identifier les conditions environnementales nécessaires à chaque espèce ou organisme (Udvardy, 1959), ou encore, de mieux comprendre les relations qui existent entre les différentes espèces (ex. risques de prédation Valeix *et al.*, 2009; dynamiques de co-évolution Kubisch *et al.*, 2014).

Aujourd'hui, la perte et la dégradation des habitats par l'activité humaine (ex. déforestation, agriculture intensive, chenalisation des rivières ; IUCN, 2004; Vörösmarty *et al.*, 2010) sont des exemples de phénomènes qui menacent l'équilibre dynamique des écosystèmes et la persistance des espèces dans ces écosystèmes. En effet, la disparition des habitats nécessaires à la réalisation des fonctions vitales des organismes va entraîner une diminution de leur capacité de survie (Regehr *et al.*, 2007). De même, les organismes mobiles dans leurs environnements vont voir leurs capacités de dispersion limitées, par exemple par une perte de connectivités entre les habitats (Baguette *et al.*, 2013), ou encore par la présence d'obstacles aux déplacements (ex. présence d'éoliennes pour les chiroptères Cryan & Barclay, 2009, présence de barrage pour les poissons Branco *et al.*, 2014). Ces limitations vont avoir pour effet de modifier les structures des populations, en les isolant et en limitant les échanges génétiques entre les individus qui les composent (Booy *et al.*, 2000; Blanchet *et al.*, 2010; Kubisch *et al.*, 2014), mais aussi de modifier l'ensemble de la communauté (Holyoak, Leibold & Holt, 2005), notamment par la perte d'espèces fondamentales à leurs équilibres. La compréhension des relations entre les espèces et leurs habitats, à partir de l'étude des effets de modifications environnementales sur la répartition des espèces et sur le fonctionnement des écosystèmes (ex. changement climatique, constructions de nouvelles infrastructures, élaboration de projets de restauration ; Guisan & Zimmermann, 2000; Gilman *et al.*, 2010; Mouquet *et al.*, 2015),

peut permettre de limiter l'influence de ces menaces. Pour cela, de nombreuses études ont cherché à développer des modèles prédictifs, liant les espèces et les habitats, afin d'améliorer la protection, la conservation et la gestion de ces espèces. Ces modèles sont regroupés en deux catégories : les modèles de distribution et les modèles de sélection d'habitat.

La première catégorie, caractérisée par les modèles de distribution d'espèces, est issue du concept de niche écologique. Ces modèles étudient l'évolution de la distribution d'une espèce à l'échelle d'une région en fonction de changements environnementaux globaux (Bakkenes *et al.*, 2002; Pearson & Dawson, 2003; Gies *et al.*, 2015; Wittmann *et al.*, 2016), comme le changement climatique. La seconde catégorie, caractérisée par les modèles d'habitat, est issue du concept d'habitat. Ces modèles étudient l'évolution des abondances ou des occupations locales des espèces en fonction de variations des conditions environnementales locales (Lamouroux *et al.*, 1999; Boavida *et al.*, 2013; Leclerc *et al.*, 2015), comme des variations de débit. Cette seconde catégorie de modèle est l'objet d'étude des travaux de thèse présentés ici.

En principe, les modèles de sélection d'habitat supposent que si un organisme n'a aucune préférence pour un habitat, alors il choisira son lieu de vie de manière aléatoire (Paton & Matthiopoulos, 2016). Comme les modèles de sélection cherchent à identifier la composante commune de la sélection d'habitat, l'abondance d'une espèce dans un habitat donné est considérée comme un reflet (ou proxy) de l'ensemble des choix identiques des organismes d'une même espèce (Manly *et al.*, 2002). En pratique, les modèles traduisent l'abondance observée dans un habitat par une espérance de choix, c'est-à-dire par le choix attendu d'un organisme dit *moyen* appartenant à l'espèce (Johnson, 1980). Dans d'autres cas, le proxy de la sélection d'habitat est la présence-absence d'un individu dans un habitat (Johnson, 1980; Micheli-Campbell *et al.*, 2013; Leclerc *et al.*, 2015; Guerra *et al.*, 2015), représentant la densité de localisations d'un individu ou le temps passé par un individu dans un habitat. Plus

rarement, la sélection d'habitat est représentée par la bioénergie, définie par le gain ou la perte d'énergie d'un individu dans un habitat donné (Rosenfeld, Beecher & Ptolemy, 2016). Dans les modèles de sélection d'habitat, l'abondance présente l'avantage de permettre une approximation de la structure des populations locales (Ricklefs, Miller & Bugnicourt, 2005), contrairement aux données de présence ou de bioénergie.

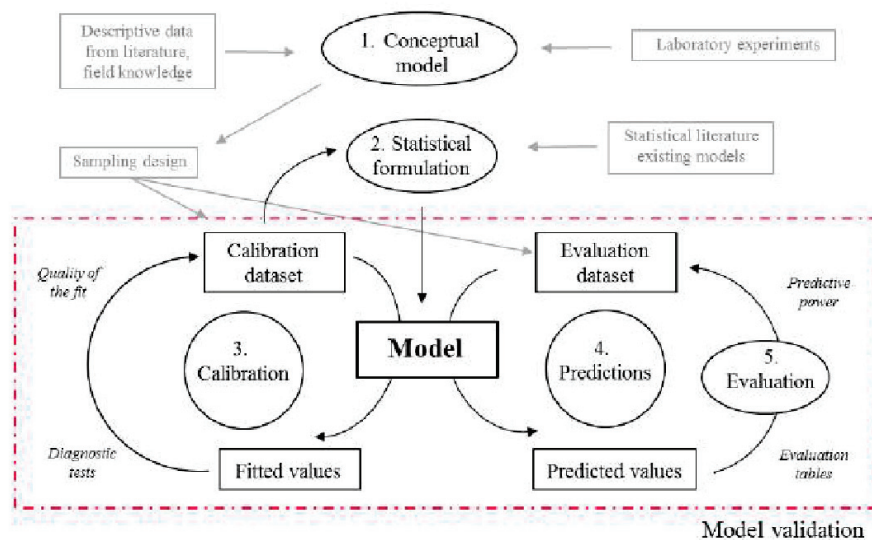


Figure 1.2. Etapes du développement de modèles (d'après Guisan and Zimmermann, 2000). Le schéma montre l'importance des étapes de validation en modélisation (rectangle rouge).

Figure 1.2. Modelling development (modified from Guisan and Zimmermann, 2000). This graph shows the significance of the model validation step in modelling development (red rectangle).

Comme tous les modèles, les modèles de sélection d'habitat sont des simplifications de la réalité (Shmueli, 2010; Mouquet *et al.*, 2015). Ils suivent tous la même stratégie de développement, de l'étape de formulation aux étapes de calibration et de validation (Fig.1.2 ; Guisan & Zimmermann, 2000). Bien que difficile à mettre en œuvre, l'étape de validation est essentielle puisqu'elle permet d'évaluer la pertinence d'un modèle par rapport à la réalité et d'en déterminer sa capacité prédictive (Guisan & Thuiller, 2005; Kennard *et al.*, 2007; Merow *et al.*, 2014; Mouquet *et al.*, 2015). Cette

capacité est fondamentale puisqu'elle permet d'évaluer la capacité des modèles à être reproductibles et transférables entre sites d'étude ou populations.

3. La sélection d'habitat : un processus multi-échelles

La sélection d'habitat est un processus multi-échelles (Mayor *et al.*, 2009) influencé principalement par des processus agissant à l'échelle locale et à l'échelle régionale (Fig. 1.3). En modélisation, déterminer l'échelle spatiale ou temporelle de la sélection d'habitat équivaut à identifier l'échelle à laquelle l'organisme interagit avec son environnement pour choisir son lieu de vie (McGarigal *et al.*, 2016).

A l'échelle locale, les processus structurant les abondances locales ou les communautés locales vont entraîner des modifications de la sélection d'habitat. Cette échelle est caractérisée par le microhabitat, représentant l'habitat quotidien et immédiat des organismes (Odum, 1953), ou le mésohabitat, représentant l'habitat fonctionnel dans lesquels les organismes réalisent des activités ou des fonctions (ex. les faciès d'une rivière Kemp, Harper & Crosa, 1999). Les processus, tels que les processus de dynamique de populations ou de communautés (ex. nombre de naissance, colonisation, Ricklefs, 1987; Poff, 1997), en lien avec les variations environnementales locales (ex. amplitude thermique journalière, variations de luminosité), vont engendrer des modifications des habitats occupés, et donc sélectionnés, par les organismes.

A l'échelle régionale, les processus structurant les métapopulations (Hanski, 1998), ou les métacommunautés (Leibold *et al.*, 2004), vont influencer la sélection d'habitat. En effet à cette échelle de plusieurs dizaines à centaines de kilomètres (Ricklefs, 1987; Caley & Schluter, 1997), différentes populations, ou communautés, sont reliées entre elles par la dispersion des individus. Cette dispersion, en lien avec des variations environnementales, telles que des variations de régime hydrologique ou

de géomorphologie (Poff, 1997), va influencer les individus présents dans les populations et communautés, et par conséquent la sélection d'habitat (Baguette *et al.*, 2013).

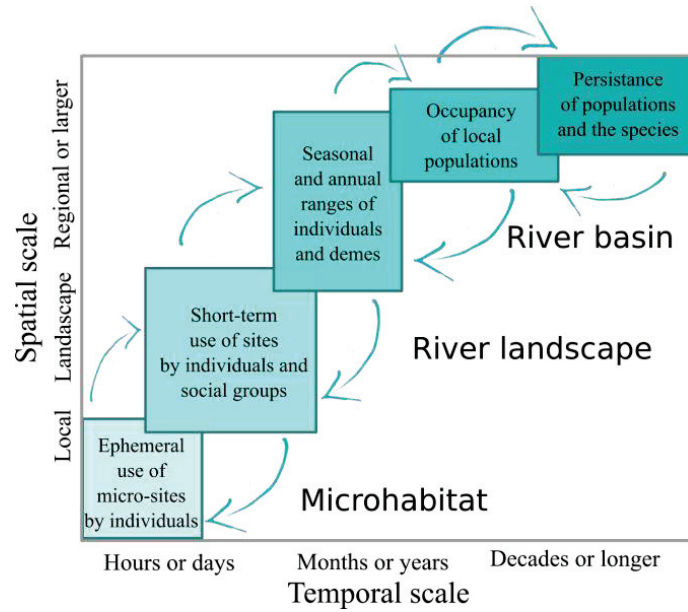


Fig. 1.3. Les facteurs influençant la sélection d'habitat à plusieurs échelles spatiales et temporelles (d'après Mayor *et al.* 2009). Les flèches bleues indiquent les liens entre les différentes échelles.

Fig. 1.3. Multiscale factors affecting habitat selection process (modified from Mayor *et al.* 2009). Blue arrows show the links between each scale.

Etant donné ces différents processus influençant la sélection d'habitat, à plusieurs échelles spatiales et temporelles, les modèles de sélection d'habitat doivent pouvoir considérer ces différentes échelles dans leurs développements (Rhodes *et al.*, 2005; Boyce, 2006; Meyer, 2007; Schaefer & Mayor, 2007). Globalement, les variabilités spatiales de la sélection d'habitat commencent à être prises en compte dans les modèles. Dans leur revue de littérature comprenant 173 articles développant des modèles de sélection d'habitat et publiés entre 2009 et 2014, McGarigal *et al.* (2016) ont montré que plus de la moitié de ces publications ne prenaient pas en

compte les différentes échelles spatiales de la sélection d'habitat. Il en est de même pour les variabilités temporelles. Malgré ces constats, en comparant leurs résultats avec une revue similaire effectuée sur des publications antérieures à 2009 (Mayor *et al.*, 2009), McGarigal *et al.* (2016) ont montré l'intérêt croissant des chercheurs à utiliser une vision organisme-centré (par opposition à une vision anthropo-centré) dans les modèles de sélection d'habitat, en considérant par exemple le domaine vital des espèces comme la limite spatiale de l'étude. Par exemple, en comparant des modèles développés à partir de localisations d'écureuils fauves d'Amérique du Nord, considérant à la fois une seule échelle spatiale et une approche multi-échelle (combinant plusieurs modèles développés à différentes échelles spatiales) Fletcher Jr *et al.* (2015) ont montré une amélioration de la capacité de prédiction des modèles par l'approche multi-échelles par rapport à l'approche mono-échelle.

Finalement, la sélection d'habitat est aussi un processus qui s'observe à plusieurs échelles hiérarchiques. Si de nombreuses études ont développé des modèles en s'intéressant à la composante commune de la sélection d'habitat, c'est-à-dire à l'échelle des espèces, peu d'études ont évalué l'influence du comportement individuel sur cette sélection spécifique. Par exemple, Leclerc *et al.* (2015) ont pu montrer, chez des ours bruns, des différences d'habitats sélectionnés en fonction des individus. En effet, certains individus vont sélectionner des habitats présentant une plus grande densité de tourbières que d'autres individus. Ces différences de sélection peuvent s'expliquer par des différences de comportement entre les individus (White, Giannico & Li, 2014), mais également par la capacité des vertébrés à mémoriser leurs environnements (Avgar, Deardon & Fryxell, 2013; Fagan *et al.*, 2013), permettant ainsi aux individus de reconnaître les habitats favorables.

4. Les spécificités des habitats disponibles en rivière

Les rivières sont des systèmes aquatiques d'eau douce dynamiques à la fois dans l'espace et dans le temps (Ward, 1989; Kennard *et al.*, 2007) selon quatre dimensions (Fig. 1.4). La dimension verticale caractérise les échanges entre les eaux de surface et les eaux souterraines (Amoros & Bornette, 2002) ou entre le lit de la rivière et la zone hyporhéique (White, 1993). La dimension latérale caractérise principalement les rythmes de connexions entre les chenaux principaux et les annexes hydrauliques ou la zone riparienne (Ward, 1989; Amoros & Bornette, 2002). La dimension longitudinale définit le gradient amont-aval des rivières (Vannote *et al.*, 1980) et structure les affluents et les confluences des rivières en réseaux dendritiques (Fagan, 2002 ; Grant, Lowe & Fagan, 2007). Finalement, la dimension temporelle caractérise les variations journalières, saisonnières ou annuelles observées (Ward, 1989; Poff, 1997). Ces quatre dimensions combinées vont avoir un rôle majeur dans la disponibilité des habitats pour les espèces aquatiques. En effet, elles vont favoriser la diversité et l'hétérogénéité des habitats, mais aussi structurer et modifier les configurations spatiales de ces habitats (Amoros, 2001). L'un des exemples les plus caractéristiques est le rythme de connexion entre les chenaux principaux et les annexes hydrauliques ou plaine d'inondation. En effet, les variations de connexions vont permettre à des espèces, comme la carpe, de se déplacer des chenaux principaux vers leurs habitats de reproduction situés dans les plaines d'inondation, pendant la saison de reproduction (Keith *et al.*, 2011), ou encore de se déplacer vers des habitats refuges lors de crues.

La biodiversité macroscopique observée dans les rivières présente la particularité d'être composée d'espèces adaptées aux contraintes d'écoulement et aux variabilités temporelles observées. Par exemple, certaines espèces vont présenter des adaptations morphologiques aux fortes vitesses du courant (e.g., forme du corps hydrodynamique chez l'omble des fontaines, McLaughlin & Grant, 1994) ou

fonctionnelles (système de fixation au substrat chez des larves de trichoptères, Lamouroux, Dolédec & Gayraud, 2004). De même, les contraintes d'écoulement vont favoriser la diversité des capacités de dispersion des espèces caractérisée par des variabilités des distances parcourues chez les poissons (Radinger & Wolter, 2014), ou des modes de dispersion chez les macroinvertébrés (aériens ou aquatiques, Kärnä *et al.*, 2015).

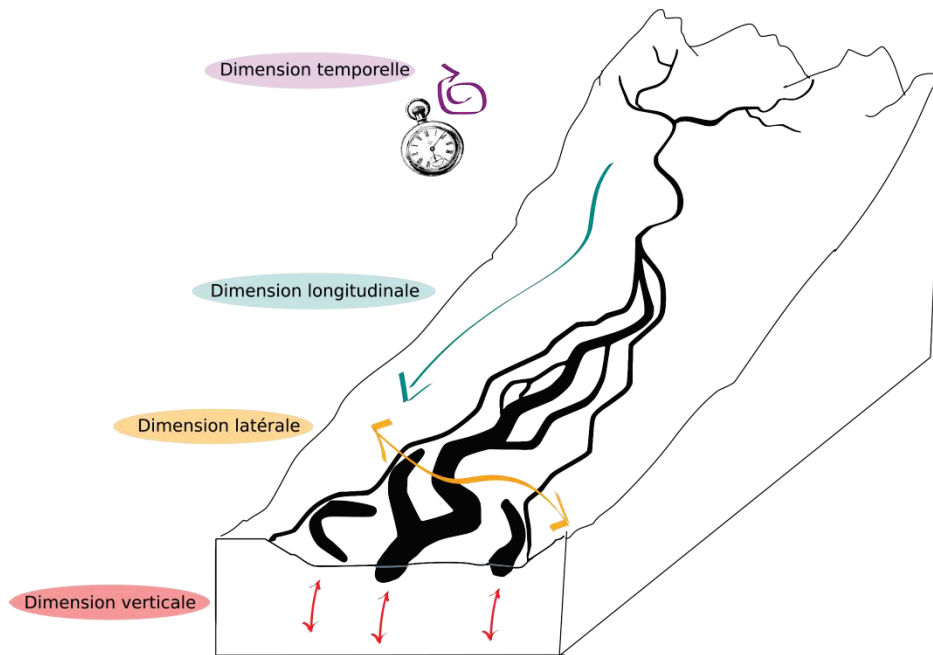


Fig. I.4. Les quatre dimensions des rivières (d'après Petts & Amoros, 1996).

Fig. I.4. The fourth dimensions of rivers (modified from Petts & Amoros, 1996).

5. Les modèles de sélection d'habitat des poissons de rivière

La majeure partie des rivières présentes sur Terre sont anthropisées (Vörösmarty *et al.* 2010, Olden *et al.* 2014), c'est-à-dire soumise à une régulation par des activités humaines (ex. présence de barrages pour générer de l'électricité, pisciculture, prélèvements). Ces activités vont alors modifier de manière artificielle la diversité et les configurations spatiales des habitats en abaissant, par exemple, le

niveau de l'eau dans les rivières (Poff & Zimmerman, 2010). Les modifications observées ne sont alors plus dues aux variations naturelles, auxquelles les espèces se sont adaptées, et peuvent générer des obstacles aux déplacements des individus (Blanchet *et al.*, 2010). Afin d'évaluer l'influence de ces modifications anthropiques sur les habitats disponibles pour les espèces aquatiques, et d'évaluer la persistance des espèces à l'amont et à l'aval de ces activités humaines, des modèles de sélection d'habitat sont développés pour les poissons et les macroinvertébrés à travers le monde (ex. en Europe Labonne, Allouche & Gaudin, 2003; Nykanen & Huusko, 2003 ; en Amérique, Costa *et al.*, 2013; Rosenfeld, 2017 ; en Océanie, Jowett & Davey, 2007 ; en Asie Fukuda, 2011; Shiroyama & Yoshimura, 2016).

Concernant les poissons, les modèles de sélection d'habitat sont principalement développés à l'échelle du microhabitat (ex. Lamouroux *et al.*, 1999; Mouton *et al.*, 2012; Booker & Graynoth, 2013) ou du mesohabitat (ex. Gosselin, Maddock & Petts, 2012; Booker & Graynoth, 2013; Vezza *et al.*, 2014), et sont construits pour la majorité pour l'étude des salmonidés (ex. Dunbar, Alfredsen & Harby, 2012; Alcaraz-Hernandez *et al.*, 2016). L'objectif principal de ces modèles d'habitat est de déterminer la sélection spécifique (ou patron commun de la sélection à l'échelle de l'espèce) à travers les relations qui lient les abondances des espèces et les variables hydrauliques, telles que la hauteur d'eau ou la vitesse moyenne du courant (Fig. I.1.2. ; Poff & Allan, 1995; Poff, 1997; Jowett, 2003). Ces variables hydrauliques, caractérisant l'habitat abiotique, présentent l'avantage d'être modélisables par des approches de modélisations hydrauliques (ex. Capra *et al.*, 2011; Dunbar *et al.*, 2012; Boavida *et al.*, 2013), qui traduisent le débits des rivières en distribution de vitesse du courant ou de hauteur d'eau. Néanmoins, cette traduction reste dépendante d'autres facteurs, comme la morphologie des cours d'eau.

Le couplage des modèles biologiques de sélection d'habitat des poissons avec des modèles hydrauliques peuvent aider à la définition des débits écologiques

(voir synthèses Tharme, 2003; Dunbar, Alfredsen & Harby, 2012; Lamouroux *et al.*, 2016). En résumé, les débits écologiques sont les débits minimums que doivent laisser passer les activités humaines dans les rivières, telles que les ouvrages hydroélectriques pour la production d'électricité, afin de permettre aux écosystèmes aquatiques de fonctionner et de perdurer dans le temps. Pour les poissons, ces débits minimums doivent favoriser la présence des habitats leur permettant d'assurer leurs fonctions et activités vitales, tels que des habitats de nurserie ou de reproduction (Rosenfeld & Hatfield, 2006). A l'inverse, ces modèles sont intéressants pour vérifier l'efficacité de mesures visant à augmenter le débit des rivières sur les populations de poissons, telles que les mesures de restauration (ex. Tomsic *et al.* 2007, Lamouroux and Olivier, 2015).

Néanmoins, ces modèles de sélection d'habitat des poissons de rivière sont souvent critiqués pour leur manque de puissance statistique, leur manque de représentativité de l'habitat ou leur manque de transférabilité (ex. Van Horne, 1983; Railsback, Stauffer & Harvey, 2003; Lancaster & Downes, 2010b; Millidine, Malcolm & Fryer, 2016; Rosenfeld, 2017). En effet, afin de déterminer le patron commun de la sélection d'habitat, il est nécessaire de pouvoir discriminer les facteurs confondants de l'environnement et leurs variations spatiales et temporelles. Or la plupart des modèles de sélection d'habitat des poissons sont développés à partir de données issues de peu de campagnes d'échantillonnage, définies par des sites et des dates d'échantillonnage différents. Ce faible nombre de répétitions limite la représentativité et la transférabilité des modèles à d'autres sites (Millidine *et al.*, 2016), mais limite également leur intérêt pour l'aide à la définition des débits écologiques. Les approches multi-campagnes, qui correspondent à des échantillonnages sur plusieurs dates et sites, permettent de mettre en évidence les ressemblances des sélections d'habitat de populations observées dans des environnements différents. En effet, en s'intéressant aux ressemblances de la sélection entre ces populations, les modèles permettent de

prendre en compte, mais également de s'affranchir, des acclimations des individus aux conditions environnementales locales. Les modèles spécifiques de sélection d'habitat sont alors plus pertinents et transférables à d'autres sites et régions (ex. Miller & Hobbs, 2007; Lamouroux *et al.*, 2013; Lauria *et al.*, 2015; Gies *et al.*, 2015; Huang & Frimpong, 2016; Millidine *et al.*, 2016).

Conjointement au développement des outils informatiques et des avancées statistiques, les modèles de sélection d'habitat ont suivi une évolution des méthodologies employées pour leurs développements (Ahmadi-Nedushan *et al.*, 2006; Conallin, Boegh & Jensen, 2010). Les méthodes développées au cours des années 1970, sont les plus simples et comparent les abondances locales (ou densités) entre les différents microhabitats (Lamouroux *et al.*, 1999; Dunbar *et al.*, 2012; Mouton *et al.*, 2012) en déterminant, par exemple, un rapport de fréquences entre les habitats utilisés et les habitats disponibles. Certains de ces modèles utilisent des transformations des abondances brutes des espèces (ex. des transformations logarithmiques), afin de gommer les variations de l'abondance observée par campagne. Or ces transformations impliquent des erreurs d'appréciation de la sélection d'habitat (O'Hara & Kotze, 2010) puisqu'elles ont pour objectif de réduire la variance des abondances (réduction de l'hétéroscédasticité) et modifient ainsi la structure des données. Vers la fin des années 1990, des méthodes de régression plus complexes sont développées et sont aujourd'hui de plus en plus utilisées. Elles regroupent des approches telles que les modèles linéaires généralisés (ex. Labonne *et al.*, 2003; Jowett & Davey, 2007; Alcaraz-Hernandez *et al.*, 2016) ou les modèles fuzzy (ex. moyennes pondérées de modèles de sélections ; Muñoz-Mas *et al.*, 2012). Ces méthodes présentent l'avantage de ne pas nécessiter de transformation des abondances observées, mais peuvent néanmoins observer des temps de calculs longs lors de l'estimation des paramètres. Finalement des méthodes non-paramétriques, complexes, de classification comme des random forest (ex. Vezza *et al.*, 2014; Shiroyama & Yoshimura, 2016) ou des réseaux

neuronaux (ex. Fukuda, 2011; Muñoz-Mas *et al.*, 2018) émergent depuis ces dernières années. Ces méthodes deviennent de plus en plus populaires en raison de leurs bonnes performances prédictives. Néanmoins, elles sont encore discutées à cause des algorithmes de classification utilisés qui sont souvent méconnus (Guisan & Zimmermann, 2000). De par leur simplicité d'utilisation, leur flexibilité et leur large documentation, les approches par modèles linéaires généralisés (GLM) sont intéressantes pour modéliser la sélection spécifique d'habitat des poissons de rivière.

6. Objectifs de la thèse

Dans ce contexte, l'objectif de ma thèse a été d'évaluer la pertinence et la capacité des modèles de sélection d'habitat à représenter le patron commun de la sélection. Dans mes travaux, je me suis intéressée à l'étude de la sélection du microhabitat puisqu'il représente l'habitat quotidien des poissons, et donc le choix immédiat des poissons. Afin de calibrer les méthodes et de comprendre dans un premier temps les processus simples et prédictibles liés à l'environnement, je me suis intéressée durant ma thèse uniquement à l'habitat hydraulique des poissons, c'est-à-dire à leur habitat abiotique.

Dans le **Chapitre 1** (Fig. I.5), je me suis intéressée au développement d'une méthode de modélisation multi-campagnes de la sélection du microhabitat hydraulique des poissons de rivière, à l'échelle de l'espèce. Aujourd'hui, les modèles de sélection d'habitat utilisés pour les poissons en France, et développés dans Lamouroux *et al.* (1999), présentent des biais méthodologiques importants qui peuvent limiter leurs transférabilités. En effet, ils modélisent la sélection d'habitat par des rapports d'utilisation de différentes classes d'habitat, à partir de données d'abondance log-transformées. En utilisant le même jeu de données que Lamouroux *et al.* (1999), enrichi par de nouvelles campagnes effectuées sur de nouvelles rivières, j'ai mis au point une

stratégie de modélisation utilisant une approche multi-campagnes tout en conservant les données brutes d'abondance. J'ai ensuite évalué les capacités prédictives des modèles développés afin de tester leurs capacités à être transférés à d'autres sites.

Dans le **Chapitre 2** (Fig. I.5), je me suis intéressée à la pertinence des modèles spécifiques de sélection d'habitat en étudiant l'influence individuelle de la sélection d'habitat. Pour cela, à partir d'un jeu de données de suivis individuels de poissons (dix-huit individus et trois espèces) par télémétrie hydroacoustique, récolté lors de la thèse de Julien Bergé en 2009 (Bergé, 2012), j'ai comparé les performances des modèles de sélection d'habitat développés à l'échelle des individus et des espèces. Ces modèles ont été construits en considérant une sélection d'habitat similaire entre les individus d'une même espèce (étude d'un effet espèce) et en considérant une sélection d'habitat différente entre les individus d'une même espèce (étude d'un effet individu et espèce).

Dans le **Chapitre 3** (Fig. I.5), je me suis intéressée à l'influence des processus qui structurent les assemblages de poissons, et les configurations spatiales des habitats, à l'échelle du paysage sur la sélection d'habitat. Plus précisément, je me suis intéressée à la manière de caractériser et représenter ces processus dans les études de sélection d'habitat. Pour cela, il est nécessaire de considérer une vision de la structure des rivières et des assemblages, sur de grands linéaires de plusieurs dizaines de kilomètres, à l'aide de protocoles d'échantillonnage adaptés. Les protocoles utilisés dans le **Chapitre 1** et dans le **Chapitre 2**, sont des protocoles pertinents pour étudier la sélection d'habitat à une fine échelle spatiale d'environ plusieurs kilomètres, puisqu'ils permettent d'étudier les processus locaux qui influencent la sélection d'habitat. Néanmoins, ce sont des protocoles compliqués à mettre en œuvre sur de grandes distances, puisqu'ils nécessitent beaucoup de matériel et nécessiteraient plusieurs semaines d'échantillonnage par campagne pour caractériser de grands linéaires de rivière. Pour cette raison, j'ai déterminé la

pertinence de deux protocoles d'échantillonnage efficaces à mettre en place sur de grandes distances, l'un par pêche électrique (Nelva, Persat & Chessel, 1979) et l'autre par plongée de surface (développé par l'équipe Dynam à Irstea-RiverLy), pour caractériser les structures des populations et assemblages de poissons à l'échelle du paysage. Ces deux protocoles utilisent des stratégies similaires d'échantillonnage statistique par points : une centaine de points par campagne répartis latéralement entre les rives de manière aléatoire et longitudinalement à distance fixe.

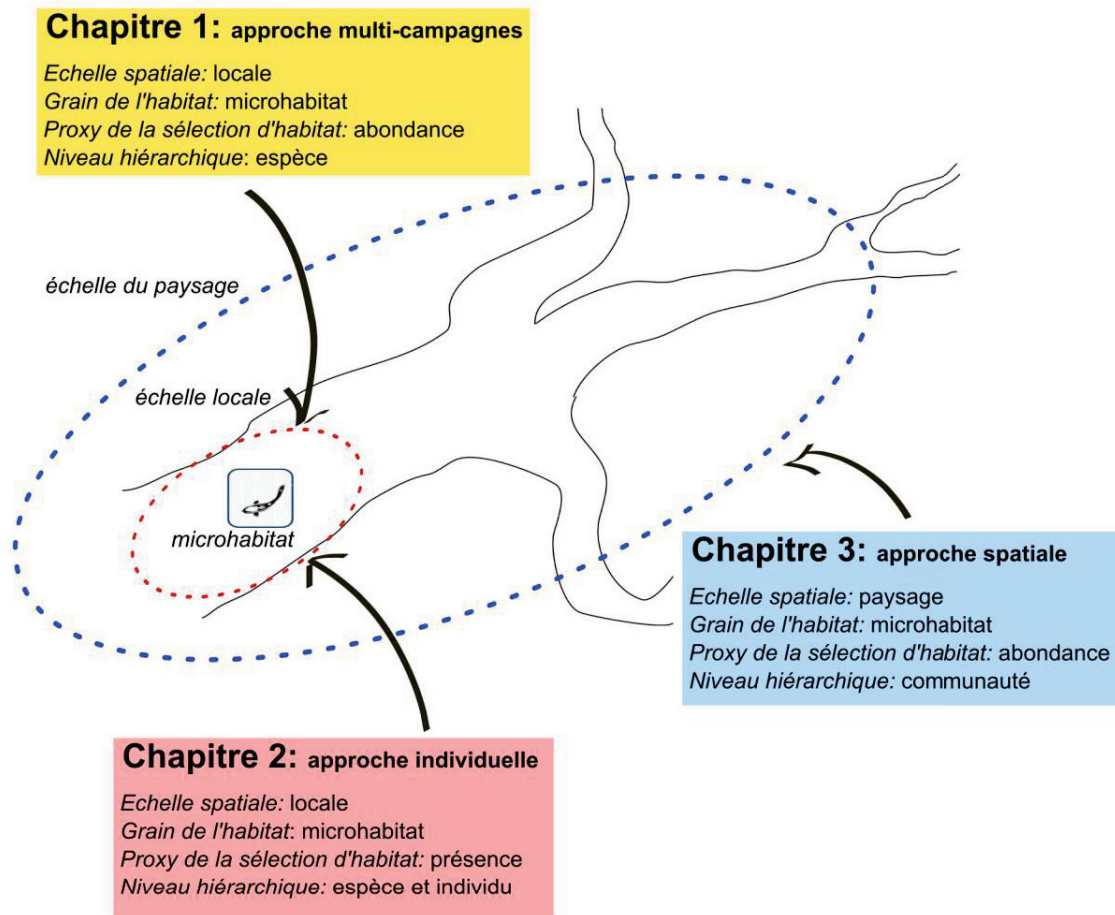


Fig. I.5. Les approches de la sélection d'habitat développées dans cette thèse.

Fig. I.5. Habitat selection approaches developed in this dissertation.

Les différents jeux de données conséquents que j'ai utilisés dans les chapitres de ma thèse ont été, pour la grande majorité, récoltés avant ma thèse. J'ai néanmoins eu l'occasion de participer à une campagne d'échantillonnage pour le **Chapitre 1** et une campagne d'échantillonnage (pêche électrique et plongée) pour le **Chapitre 3**.

Chapitre 1

Les modèles prédictifs de sélection du microhabitat hydraulique



Echantillonnage de microhabitats en Durance avec les équipes de l'AFB et RECOVER de l'Irstea Aix-en-Provence (photo : Laura Plichard).

Microhabitat sampling in the Durance River with teams from AFB and RECOVER-Irstea Aix-en-Provence (photo: Laura Plichard).

Chapitre 1 : Les modèles prédictifs de sélection du microhabitat hydraulique

1. Synthèse

Comme évoqué en introduction, les modèles spécifiques de sélection d'habitat des poissons, développés à l'échelle du microhabitat, sont fréquemment utilisés en rivière pour évaluer l'influence des activités humaines sur les poissons. Ces modèles connaissent des limites de transférabilité entre rivières à cause des outils statistiques employées, et des faibles répétitions spatiales et temporelles des échantillonnages. Les modèles actuellement utilisés pour les poissons en France modélisent cette sélection d'habitat par des comparaisons des abondances log-transformées de différentes classes d'habitat (Lamouroux et al. 1999). L'objectif de ce **Chapitre 1** est de développer une nouvelle approche de modélisation de la sélection du microhabitat hydraulique des poissons qui considère à la fois les différentes campagnes d'échantillonnages et les spécificités des données de comptage.

Pour cela, je présenterai succinctement dans un premier temps (i) les données utilisées pour développer les modèles. Je détaillerai ensuite la méthodologie employée pour (ii) le développement et (iii) l'évaluation des modèles spécifiques de sélection d'habitat. Puis, je présenterai (iv) les principaux résultats obtenus et décrits dans l'article en préparation (Plichard et al. in prep, soumission prévue au printemps 2019 dans la revue *Freshwater Biology*). Enfin (v), j'évoquerai le cas du développement des modèles de sélection d'habitat pour les macroinvertébrés. En effet, les modèles de sélection d'habitat pour les macroinvertébrés connaissent des limites de transférabilité similaires aux modèles développés pour les poissons. Compte-tenu des différences de capacité de dispersion entre les poissons et les macroinvertébrés, une comparaison des performances des modèles, entre ceux développés pour les

poissons et ceux pour les macroinvertébrés, semble ici intéressante. Dans le cadre de ma thèse, et en collaboration avec Maxence Forcellini (Irstea RiverLy-Dynam), nous avons appliqué aux macroinvertébrés la même méthodologie de modélisation que pour les poissons et comparé les résultats obtenus.

(i) Présentation des données

Pour modéliser la sélection d'habitat des poissons, j'ai utilisé des données provenant de trois bases différentes (Irstea Villeurbanne, Irstea Aix-en-Provence et l'Université de Marseille). Ces données ont été centralisées et triées au préalable par Yann Le Coarer (Irstea Aix-en-Provence, RECOVER). Au total, 3528 microhabitats ont été échantillonnés dans 9 rivières, localisées principalement dans le sud-est de la France, durant 129 campagnes effectuées entre 1989 et 2014. Au sein de chaque campagne, entre 15 et 51 microhabitats ont été échantillonnés et représentent l'ensemble des types de microhabitats observés dans le site d'étude pendant la campagne (ex. fortes vitesses du courant, faible profondeur d'eau). En pratique, ces microhabitats correspondent à des zones aux caractéristiques physiques homogènes, et de surface totale variable de quelques mètres carrés. L'habitat abiotique a été caractérisé par des mesures de la hauteur d'eau, de la vitesse moyenne du courant dans la colonne d'eau, de la taille et de l'hétérogénéité du substrat (nombre de classes de substrat présentes dans le microhabitat). La figure Fig 1.1 illustre le protocole par pêche électrique utilisé lors de l'échantillonnage des poissons (Fig 1.1. c, d, e, f) et les techniques de mesure des variables caractérisant les habitats physiques (Fig 1.1. a, b). Les 87 177 individus échantillonnés sont issus de 22 espèces et ont été répartis selon 4 classes fixes de taille. Ainsi, ces 4 classes de taille permettent de différencier les stades de développement des poissons sans définir de seuil de croissance pour chaque espèce. En effet, les variations interannuelles des conditions environnementales (ex. années avec de grandes périodes de sécheresse), vont

influencer la croissance des individus et modifier la distribution des tailles observées à chaque stade de développement en fonction des années.

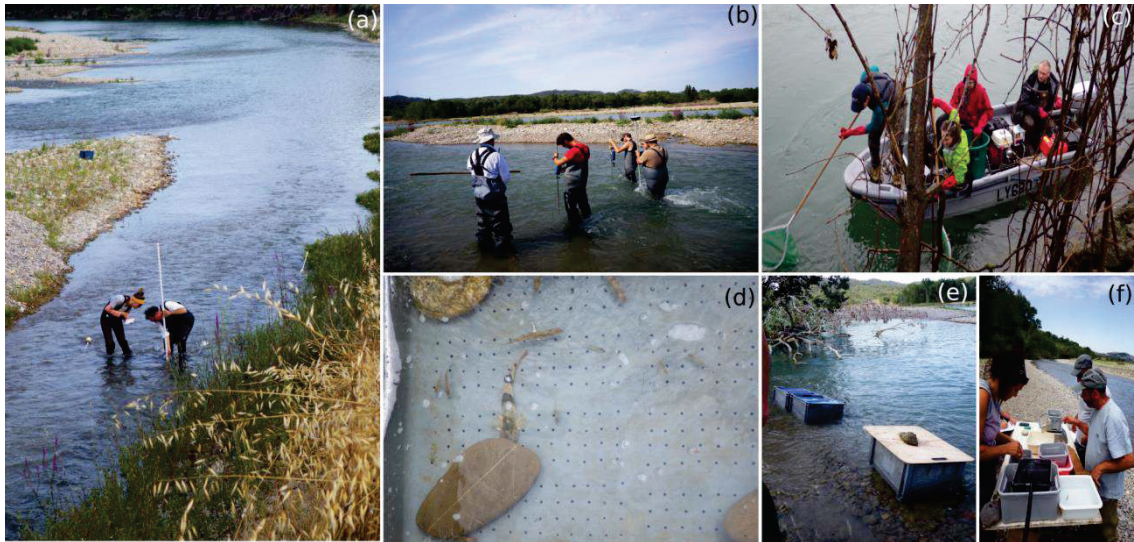


Fig. 1.1. Techniques d'échantillonnage des microhabitats (a) mesure et estimation de la taille du substrat, (b) mesure de la vitesse moyenne du courant dans la colonne d'eau, (c) pêche électrique par bateau, (d, e) échantillonnage des poissons, (f) identification et mesure de la taille des poissons.

Fig. 1.1. Microhabitat sampling methods (a) substratum grain size measurements, (b) water column mean velocity measurements, (c) electrofishing by boat, (d, e) fish samples, (f) fish identification and fish length measurements.

(ii) Stratégie de modélisation de la sélection spécifique d'habitat

Afin de modéliser les relations entre les poissons et les microhabitats, j'ai développé une approche de régression linéaire généralisée (GLM) qui permet à la fois de considérer **(a)** les spécificités des données d'abondance des poissons, **(b)** la réponse non linéaire de la sélection d'habitat et **(c)** les différences spatiales et temporelles des campagnes d'échantillonnage.

Les données d'abondance des poissons **(a)**, proxy de la sélection d'habitat, sont des données de comptage présentant la particularité d'être surdispersées.

Concrètement, cette surdispersion est caractérisée par la présence de plusieurs centaines de poissons dans un microhabitat échantillonné et l'absence de poissons dans de nombreux autres microhabitats, générant ainsi un nombre important d'effectifs à zéros (Fig. 1.2). En statistique, cette surdispersion est caractérisée par une variance des abondances largement supérieure à leur moyenne, excluant l'utilisation de modèles de distribution de Poissons pour estimer la moyenne de ces données. En effet, ce modèle de distribution de Poisson, classiquement utilisé pour les données de comptage, définit la moyenne comme étant égale à la variance. Or, tout l'enjeu des modèles de sélection d'habitat est d'estimer cette moyenne puisqu'elle représente l'espérance de sélection d'un individu appartenant à l'espèce. En d'autres termes, elle représente le comportement de sélection que l'on s'attendrait à observer chez un individu moyen de l'espèce.

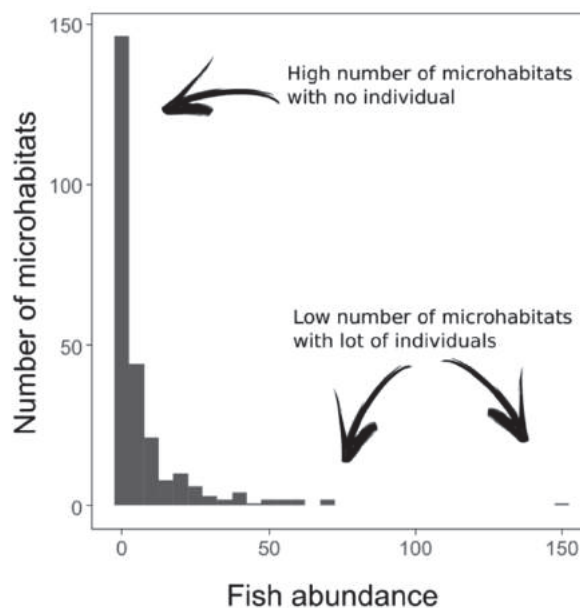


Fig. 1.2. Distribution de l'abondance des poissons présentant la surdispersion des données avec un nombre important de microhabitats vides et un nombre réduit de microhabitats contenant un nombre important d'individus.

Fig. 1.2. Fish abundance distribution showing overdispersed data with high number of microhabitats with no fish and a few number of microhabitats with high number of individuals.

Pour estimer cette moyenne en prenant en compte la surdispersion, trois modèles de distributions d'abondance sont principalement utilisés : le modèle quasi-Poisson, le modèle binomial négatif et le modèle à inflation de zéros (Commenges & Jacqmin-Gadda, 2015).

Le modèle de distribution quasi-Poisson est une variante pour des données surdispersées du modèle de distribution de Poisson. En effet, si le modèle de distribution de Poisson impose une variance égale à la moyenne, le modèle de distribution quasi-Poisson autorise une variance proportionnelle à la moyenne. La distribution est définie par un paramètre de moyenne (μ) et un paramètre de surdispersion (ϕ). Ce modèle de distribution suppose alors que la variance de la distribution est égale au produit de la moyenne et du paramètre de surdispersion : $Var(Y_i) = \phi\mu$ où Y_i représente l'abondance de l'espèce au microhabitat i .

Le modèle de distribution binomiale négatif est une autre alternative, au modèle de distribution de Poisson, qui relie directement la moyenne à la variance. La distribution binomiale négative est définie par un paramètre de moyenne (μ) et un paramètre de surdispersion (θ). Le modèle de distribution suppose alors que la variance de la distribution est égale à : $Var(Y_i) = \mu + \theta\mu^2$.

Une autre alternative au modèle de distribution de Poisson est le modèle de distribution à inflation de zéros. Ces modèles permettent d'estimer la moyenne en caractérisant le nombre important de zéros par une combinaison de deux approches : la première approche modélise les valeurs positives par des distributions d'abondance comme des distributions de Poisson ou binomiale négative ; la seconde approche modélise la proportion de zéros par des distributions de présence-absence.

En comparant ces trois modèles de distribution, il apparaît que le modèle binomial négatif est plus adapté et performant que les modèles à inflation de zéros (Warton, 2005; Warton, Wright & Wang, 2012), en particulier pour les données

d'abondance des organismes aquatiques comme les poissons (Vaudor, Lamouroux & Olivier, 2011). De plus, lors du développement des modèles de sélection d'habitat des poissons (Plichard et al. in prep), j'ai également confirmé la bonne adéquation des distributions binomiales négatives aux données de suivis de poissons. Les valeurs des coefficients de surdispersion (métrique qui permet de mesurer la surdispersion des résidus des modèles, à ne pas confondre avec le paramètre de surdispersion de la distribution ; Zuur, Saveliev & Ieno, 2014) étaient proche de 1, reflétant ainsi une bonne prise en compte de la surdispersion des données par les modèles.

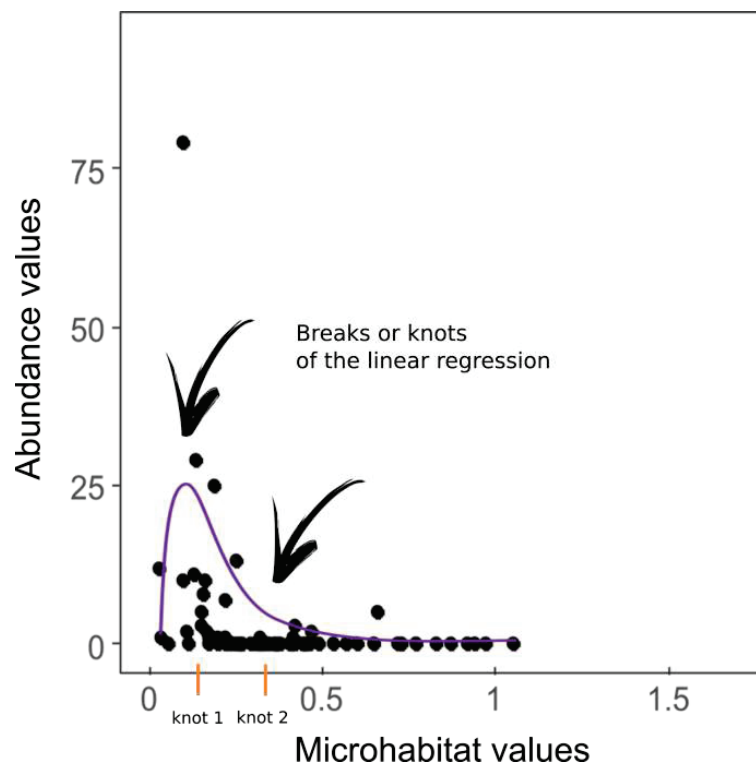


Fig. 1.3. Exemple d'une relation non linéaire entre une variable du microhabitat et l'abondance des espèces modélisée avec deux nœuds (knot 1 et knot 2, en orange sur la figure).

Fig. 1.3. Example of a nonlinear relationship between microhabitat values and species abundance using two knots (knot 1 and knot 2, in orange on the graph).

Les modèles de sélection d'habitat doivent pouvoir prendre en compte les réponses non linéaires de la sélection d'habitat (**b**). En effet, comme de nombreux organismes, les poissons vont sélectionner des gammes ou gradients d'habitat (Austin *et al.*, 1994) qui peuvent se traduire, par exemple, par des distributions en forme de cloche des abondances en fonction des habitats. Pour considérer ces formes de la sélection d'habitat dans des modèles linéaires comme les GLM, il est nécessaire d'ajouter des points d'inflexion (ou nœuds) qui vont permettre aux régressions linéaires de s'infléchir en certains points (Fig. 1.3.).

De nombreuses méthodes paramétriques existent pour infléchir les régressions linéaires (voir Hastie & Tibshirani, 1990; Guisan, Edwards Jr & Hastie, 2002; Zuur *et al.*, 2014), les plus couramment employées sont les méthodes polynômiales, les méthodes de lissage ou les méthodes de lissage pondéré. Les méthodes polynômiales consistent à intégrer des polynômes, généralement du deuxième ou troisième degré (ex. Vilizzi, 2002; Capra *et al.*, 2017) dans les modèles, permettant respectivement de représenter la sélection sous forme de cloche (parabole ou hyperbole) ou sous forme cubique. Ces méthodes sont contraintes par une équation (ou fonction) globale et présentent des effets de bord qui rendent délicates les interprétations des sélections aux bornes inférieures et supérieures des variables environnementales. Pour limiter ces effets de bord, il est possible d'augmenter le nombre de degré du polynôme, mais ceci entraîne une augmentation sensible du nombre de paramètres à estimer lors de la modélisation (sur-paramétrisation). Or, l'intérêt des modèles est de limiter ce nombre de paramètres.

Les méthodes de lissage par spline, comme les splines cubiques par morceaux (Hastie, 2017), permettent de contourner à la fois les effets de bord et les problèmes de sur-paramétrisation des méthodes polynômiales. En pratique, ces méthodes segmentent la régression à des nœuds fixés. Chaque segment est défini par une régression cubique, dans le cadre des splines cubiques, mais peut être également

défini par une régression linéaire, dans le cadre de régressions linéaires par morceaux. Les splines étant continus, ils ne présenteront pas d'effets de bord. Néanmoins, l'existence d'équations globales aux segments ne permet pas toujours un lissage fin de la sélection d'habitat. Pour cela, les splines pondérées, comme les splines localement pondérés ou LOESS, définissent également des segments, mais considèrent chaque point de données comme un nœud. En d'autres termes, une fonction de lissage sera tracée entre chaque point des données. Ces méthodes ont l'avantage de s'ajuster très bien aux données, mais présentent le désavantage de ne pas être transférables. En effet, à cause de leurs pondérations, il n'est pas possible d'extraire une équation finale comme les autres méthodes.

Finalement, en raison de leur flexibilité, les méthodes de splines cubiques par morceaux sont particulièrement intéressantes pour modéliser la structure complexe de la sélection d'habitat (ex. Vilizzi, 2002; Aarts *et al.*, 2008). Par leurs définitions par équations globales, elles sont également bien adaptées au développement de modèles prédictifs. Dans ce chapitre (Plichard *et al.* in prep), j'ai utilisé des splines cubiques par morceaux caractérisées, selon les espèces, les classes de taille et les variables d'habitat, par deux ou trois équations (détails dans Plichard *et al.* in prep). En pratique, j'ai fixé un nœud à la moitié ou deux nœuds aux tiers et deux tiers de la distribution de la variable du microhabitat.

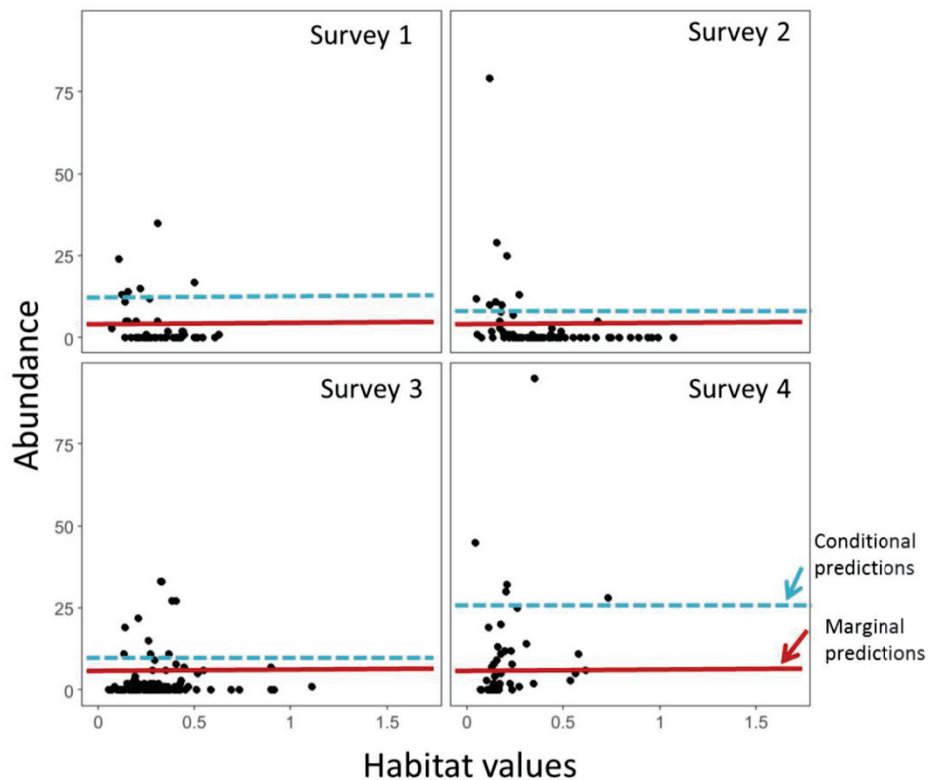


Fig. 1.4. Abondances prédites par un modèle constant considérant une variance intercepte constante entre chaque campagne « Survey 1-4 » (similaire au modèle M1 dans Plichard et al. in prep). Les lignes pointillées bleues représentent les prédictions conditionnelles. Les lignes rouges représentent les prédictions marginales.

Fig. 1.4. Predicted abundance of a constant habitat selection model including intercept variance adjusted across surveys “Surveys 1-4” (as M1 in Plichard et al. in prep). Dashed blue lines indicate conditional predictions. Red bold lines indicate marginal predictions.

En combinant l'approche par effets mixtes, appelée également approche multiniveau ou hiérarchique, les GLM permettent de considérer (c) les échantillonnages déséquilibrés de plusieurs campagnes. En d'autres termes, chaque campagne d'échantillonnage est caractérisée par des conditions environnementales différentes (ex. débit, abondance totale de l'espèce) et des conditions d'échantillonnage différentes (ex. nombre de microhabitats échantillonnés, différences d'opérateurs) qui peuvent influencer la détermination du patron commun de la sélection d'habitat. Si les campagnes sont comparées sans prendre en compte ces différences

locales, les relations entre l'abondance de l'espèce et les microhabitats peuvent sembler inexistantes. En effet, les populations se trouvent dans des conditions environnementales différentes. Tandis qu'en comparant les relations au sein de chaque campagne, des patrons communs peuvent être mis en évidence. Les approches par modèle mixtes, incluant des effets aléatoires par campagne, permettent de supposer des variations d'abondance moyenne entre les campagnes d'échantillonnage. En pratique, cette approche construit deux modèles (ou deux composantes) le premier représente une moyenne des effets fixes, nommé modèle marginal. Le second représente une moyenne des effets aléatoires, nommé modèle conditionnel. Le modèle marginal est considéré comme le patron commun de la sélection d'habitat. Le modèle conditionnel est lui considéré comme l'ajustement de ce patron commun aux spécificités des campagnes, comme les variations d'abondance moyenne. Un modèle de sélection d'habitat est alors jugé pertinent si le modèle conditionnel représente les spécificités des campagnes, mais également si le modèle marginal prédit avec précision les abondances observées (Fig. 1.4).

(iii) Evaluation des modèles de sélection d'habitat

Afin d'évaluer la pertinence et la transférabilité des modèles spécifiques de sélection d'habitat, j'ai choisi de comparer quatre modèles (M) du plus simple au plus complexe et plus paramétré (Fig.1.5). Le premier modèle (M1, Fig. 1.5, voir équation 1 de Plichard et al. in prep) caractérise l'absence de sélection, mais suppose toutefois une variation d'abondance moyenne par campagne. Le second modèle (M2, Fig. 2.5, voir équation 2 de Plichard et al. in pep) considère une forme de sélection identique entre les campagnes, mais également une variation moyenne d'abondance par campagne. Les troisième et quatrième modèles (M3-M4, Fig. 1.5, voir équation 3-4 de Plichard et al. in prep) considèrent des formes de sélection et des abondances moyennes différentes entre chaque campagne. Ces derniers modèles diffèrent selon la

complexité de la forme de sélection, qui sera dépendante de chaque équation de la spline cubique pour le modèle M4. Dans le cadre du développement de modèles prédictifs, le modèle 2 (M2) est le plus transférable puisqu'il s'ajuste aux variations d'abondance totale par campagne tout en conservant une forme fixe de la sélection par campagne (Fig. 1.5).

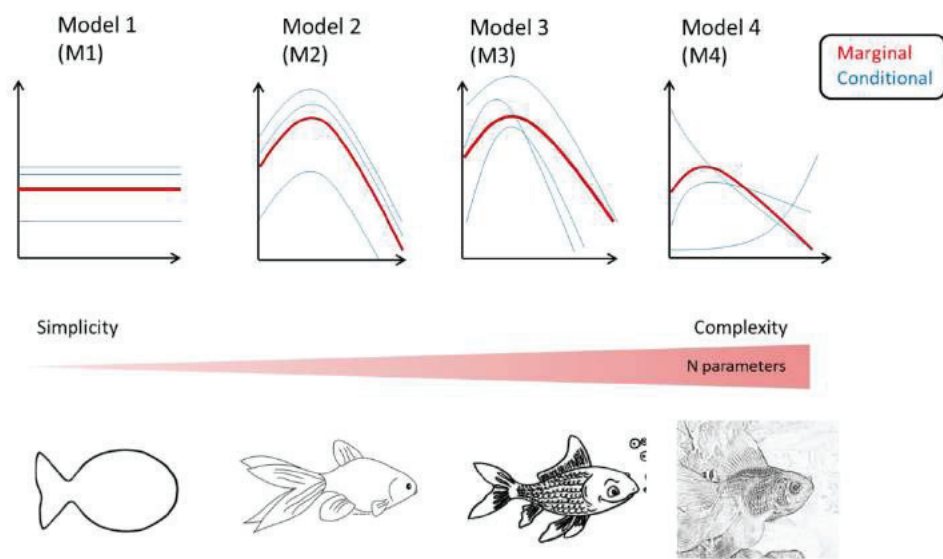


Fig.1.5 Comparaison schématique des quatre modèles développés dans Plichard et al. (in prep). Les dessins des poissons illustrent l'augmentation du niveau de détails des dessins en fonction de l'augmentation du nombre de paramètres des modèles.

Fig.1.5 Schematic comparison of each four models developed in Plichard et al. (in prep). Fish pictures illustrate the increase of details in function of the increase of model parameters.

Pour comparer les performances de ces quatre modèles, j'ai considéré trois approches différentes. Dans un premier temps, j'ai utilisé une approche de sélection de modèle en comparant les critères d'Akaike corrigés dans le cas de données surdispersées (QAIC ; Burnham & Anderson, 2002). J'ai ensuite comparé les modèles par leurs déviations expliquées, ou R^2 de McFadden. Ces déviations, issues du calcul du maximum de vraisemblance, reflètent l'ajustement général du modèle. Finalement,

j'ai comparé les qualités d'ajustement au sein de chaque campagne en calculant les corrélations des rangs (corrélation rho de Spearman) entre les données observées et les prédictions du modèle conditionnel de chaque campagne. La justification de ces trois métriques figurant dans l'article Plichard et al. (in prep), je vais développer ci-dessous la raison pour laquelle je n'ai pas choisi d'utiliser les critères R^2 marginal et R^2 conditionnel qui permettent d'évaluer les ajustements des modèles marginaux et conditionnels de modèles à effets mixtes (Nakagawa & Schielzeth, 2013).

Etant donné les difficultés pour représenter les variances marginales et conditionnelles pour des modèles à effets mixtes incluant des variances de pente (voir détail calculs ; Goldstein, 2003) comme les modèles M3 et M4, j'ai choisi de ne pas utiliser le critère R^2 marginal (rapport de la variance des effets fixes sur la variance totale du modèle) et R^2 conditionnel (rapport des variances des effets fixes et aléatoires sur la variance totale du modèle) pour comparer les modèles entre eux. En effet, les calculs des R^2 marginal et R^2 conditionnel nécessitent de connaître les variances des effets fixes et des effets aléatoires de chaque modèle (Nakagawa & Schielzeth, 2013). Dans le cas de modèles à intercepte aléatoire uniquement, les variances des effets aléatoires s'obtiennent facilement puisqu'elles représentent les écarts d'interceptes entre chaque modèle conditionnel (ex. Fig. 1.5, Model 1 et Model 2). Dans le cas de modèles à pente aléatoire, la variance des effets aléatoires est fonction des variables explicatives (Goldstein, 2003). Dans le cadre des modèles de sélection d'habitat, cette variance sera différente selon les valeurs des variables environnementales. Cette variance des effets aléatoires étant difficile à obtenir, elle est en règle générale approchée par des estimations (par la méthode delta, l'approximation lognormale ou la fonction trigamma ; Johnson, 2014 ; Nakagawa, Johnson & Schielzeth, 2017), qui présentaient ici des résultats très différents entre chaque méthode d'estimation. Pour cette raison, j'ai préféré utiliser une approche non-paramétrique par des corrélations des rangs de Spearman, qui sont ici plus robustes,

pour considérer à la fois les particularités des modèles à effets mixtes et les particularités des distributions binomiales négatives des abondances.

(iv) Synthèse des principaux résultats

L'approche de modélisation de la sélection d'habitat, présentée dans ce chapitre et dans Plichard et al. (in prep), a permis de mettre en évidence la pertinence du développement de modèles à l'échelle des espèces et la capacité de ces modèles à être transférés entre sites et campagnes. En effet, en comparant sur critère d'Akaike, les quatre types de modèle de sélection développés pour chaque cas (espèce x classe de taille x variable d'habitat), les modèles représentant une sélection d'habitat (M2, M3 ou M4) sont les modèles les mieux ajustés aux données et les plus parcimonieux. En comparant les quatre modèles variable par variable, au total 71 % des espèces, réparties par classes de taille, sélectionnent la hauteur d'eau, 63 % la vitesse moyenne du courant dans la colonne d'eau, 45 % la taille du substrat et seulement 13 % l'hétérogénéité du substrat. En d'autres termes, pour une minorité d'espèces, réparties par classe de taille, aucune sélection d'habitat n'est identifiée (M1 sélectionné).

Les métriques d'évaluation ont montré un ajustement globalement bon pour la majorité de ces modèles, allant jusqu'à une valeur de R^2 de McFadden de 0.19 et jusqu'à une valeur de rho de Spearman de 0.69. La pertinence de ces valeurs de métrique d'évaluation, a priori faibles, a été confirmée lors de simulations de données fictives. Cette technique de simulation, empruntée aux statistiques Bayésiennes, est décrite dans Plichard et al. (in prep). En pratique, à partir des paramètres estimés par les modèles, j'ai généré 1500 jeux de données fictifs supposant alors que le modèle développé était vrai. En ré-estimant un modèle de sélection sur ces jeux de données fictifs, j'ai pu mettre en évidence les valeurs maximales atteignables de R^2 de McFadden (maximum = 0.59) et de rho de Spearman (maximum = 0.78). Ces faibles

valeurs observées et théoriques peuvent s'expliquer par la surdispersion des données d'abondances, qui génère de nombreux points vides.

Pour chacun des cas (espèce x classe de taille x habitat) présentant une sélection d'habitat, la comparaison des performances du modèle le plus simple de sélection d'habitat (M2, supposant une forme de sélection identique entre les campagnes) et du modèle le plus complexe de sélection d'habitat (M4, supposant une forme différente par campagne) a mis en évidence que les modèles M2 étaient, pour la majorité des cas, suffisant pour prédire la sélection d'habitat. En effet, en comparant les métriques d'évaluation des modèles, les modèles M2 représentaient en médiane plus de 72 % de la déviance expliquée R^2 de McFadden par les modèles M4, et représentaient en médiane plus de 75 % des corrélations rho de Spearman. De plus, la bonne transférabilité des modèles par rivière a été confirmée lors de l'analyse des cross-validations par rivière. Cette analyse consiste à retirer à tour de rôle les données d'une rivière et à tester les prédictions marginales des modèles M2, développés sans les données de cette rivière, sur les campagnes de cette rivière. Étant donné la surdispersion des données, j'ai de nouveau utilisé comme métrique de cross-validation les corrélations non-paramétriques rho de Spearman entre les observations et les prédictions marginales. Les valeurs positives observées (Fig. 4 dans Plichard et al. in prep) confirment la bonne transférabilité des modèles développés.

(v) Comparaison entre les modèles des poissons et les modèles des macroinvertébrés

En parallèle du développement de la méthodologie pour les poissons, des modèles de sélection du microhabitat ont été développés pour les macroinvertébrés. Ce travail, toujours en cours, a été mené par Maxence Forcellini (Irstea RiverLy - équipe Dynam) avec qui j'ai collaboré. Ce travail fait également l'objet d'une publication

en préparation (Forcellini et al. in prep). Je présenterai ici succinctement les données utilisées et les principaux résultats obtenus à ce jour.

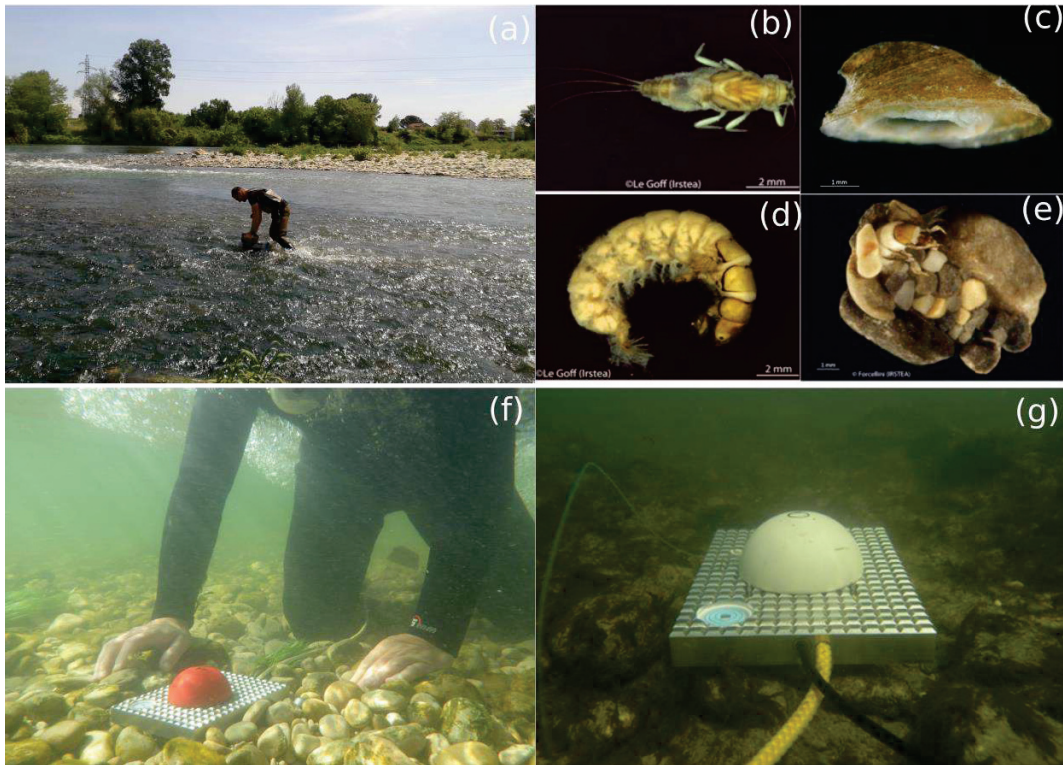


Fig. 1.6. Technique d'échantillonnage des macroinvertébrés par (a) benthomètre. Exemples des macroinvertébrés étudiés dans Forcellini et al. (in prep) : (b) *Caenis luctuosa* (Burmeister, 1839), (c) *Ancylus fluviatilis*, (d) *Hydropsyche exocellata* (Dufour, 1841), (e) *Glossosoma boltoni* (Curtis, 1834). (f) et (g) montrent les mesures des contraintes au fond effectuées avec les hémisphères (Statzner & Müller, 1989). Photos: Maxence Forcellini, Guillaume Le Goff

Fig. 1.6. Macroinvertebrates sampling technique using (a) benthometer. Examples of macroinvertebrates studied in Forcellini et al. (in prep) (b) *Caenis luctuosa* (Burmeister, 1839), (c) *Ancylus fluviatilis*, (d) *Hydropsyche exocellata* (Dufour, 1841), (e) *Glossosoma boltoni* (Curtis, 1834). (f) and (g) illustrate shear stress measurements using hemisphere technique (Statzner & Müller, 1989). Photos: Maxence Forcellini, Guillaume Le Goff

Un total de 2128 échantillons ont été prélevés dans 3 rivières en France constituant 68 campagnes effectuées entre 2000 et 2014 (de 10 à 40 échantillons par campagne, surber pour les petites rivières ou benthomètre pour les grandes rivières), et 7 rivières en Allemagne constituant 22 campagnes effectuées entre 1987 et 1996

(de 18 à 42 surbers par campagne). Il est important de noter que les surbers, ou les benthomètres, représentaient des surfaces d'échantillonnage variables entre campagne (0.1 ou 0.05 m²) avec des mailles de filets variables entre campagne (de 0.05 à 0.4 mm). Ces variabilités entraînent des différences de densités prélevées entre les campagnes et sont prises en compte dans la modélisation par les effets aléatoires sur les campagnes. Pour ces macroinvertébrés, l'habitat a été représenté par la variable de contrainte au fond (FST), estimée à partir d'hémisphères (Fig. 1.6). Cette variable est la résultante d'un ensemble de forces qui s'exercent sur les macroinvertébrés.

A partir de ces données, les sélections d'habitat de 206 taxa ont été modélisées. Similairement aux poissons, la comparaison des critères d'Akaike des quatre types de modèles de sélection a permis de mettre en évidence le lien fort entre les espèces et leurs habitats. En effet, 76 % des taxa présentent une sélection pour la variable FST. Ainsi, pour 157 taxa de macroinvertébrés, les modèles M2, M3 ou M4 sont les mieux ajustés et les plus parcimonieux. Les métriques d'évaluation ont montré un ajustement globalement bon pour la majorité de ces modèles allant jusqu'à une valeur de R² de McFadden de 0.27 (maximum de 0.45 lors des simulations) et jusqu'à une valeur de rho de Spearman de 0.90 (maximum de 0.96 lors des simulations).

Ces valeurs de métriques sont plus élevées que celles observées pour les poissons. Dans un premier temps, ces différences peuvent s'expliquer par des abondances moyennes plus élevées chez les invertébrés (environ 18 000 individus échantillonnés, toutes espèces confondues) que chez les poissons (environ 2000 individus échantillonnés, toutes espèces confondues), qui améliorent le développement des modèles. La deuxième justification, à ces valeurs plus élevées, est une adaptation plus forte des macroinvertébrés aux contraintes hydrauliques. En effet, contrairement aux poissons qui sont mobiles, les macroinvertébrés ont une capacité de dispersion

limitée. Aussi, ils ne peuvent pas se déplacer facilement en fonction des conditions environnementales et sont donc inféodés à un habitat.

A ce jour, les cross-validations n'ont pas encore été testées.

Globalement, les différents modèles de sélection développés pour les poissons, comme pour les macroinvertébrés, montrent des résultats similaires et cohérents. Malgré la sélection d'habitat complexe et dépendante des campagnes pour certaines espèces ou taxa, les modèles de sélection, présentant une sélection identique par campagne, sont plutôt bons et transférables pour près de 70 % des espèces ou taxa.

2. Article

1 PREDICTIVE MODELS OF FISH MICROHABITAT SELECTION IN MULTIPLE 2 SITES ACCOUNTING FOR ABUNDANCE OVERDISPERSION.

3 Authors: Plichard Laura¹, Forcellini Maxence¹, Le Coarer Yann², Capra Hervé¹, Carrel Georges²,
4 Ecochard René³, Lamouroux Nicolas¹

5

6 ¹ Irstea, UR RiverLy, Villeurbanne, France

7 ² Irstea, UR RECOVER, Aix-en-Provence, France

8 ³ Université Lyon 1, Department of Health Biostatistics, CNRS 5558 - LBBE, Lyon, France

9 ABSTRACT

10 Microhabitat selection models are frequently used in rivers to evaluate the effects of human activities
11 (e.g., water abstraction, dams and weirs) on aquatic organisms. Fish microhabitat selection models are
12 generally developed from a reduced set of rivers and with debatable statistical treatments for coping with
13 the overdispersed statistical distributions of observed abundance in rivers (e.g., schooling behavior).
14 Analyses of microhabitat data from multiple rivers are needed to better test the transferability of habitat
15 models across rivers and increase their relevance for stakeholders. Using 3,528 microhabitats sampled
16 in 9 French rivers during 129 surveys, we developed microhabitat selection models for 35 specific size
17 classes of 22 fish species. The originality of our models was to use mixed-effects GLMs (to account for
18 data collected in multiple surveys), to involve B-spline transformations (to account for non-linear
19 responses) of microhabitat variables (i.e. water depth, current velocity, substratum grain size, substratum
20 heterogeneity, presence of flow refuges) and to assume a Negative Binomial distribution of abundance
21 (to account for overdispersion). We developed four models of increasing complexity: no microhabitat
22 selection (model M1), an "average" microhabitat selection similar in all surveys (M2), two models with
23 different microhabitat selection across surveys (M3-4), and compared them using Akaike criteria. Of 132
24 univariate cases (specific size classes × habitat variables), 63 % indicated significant selection for water
25 depth, 71 % for velocity, 45 % for substratum size and only 13 % for substratum heterogeneity. A total of
26 51 significant models were retained, involving 27/35 specific size classes. Model fits indicated low
27 explained deviance (McFadden R^2 - R^2 MF- up to 0.19) and higher rank correlations (Spearman rho up to
28 0.69) between observed and modeled values. However, Bayesian posterior predictive check simulations
29 suggested that these fits were satisfactory: given the overdispersion of microhabitat abundance counts,
30 excellent fits would typically generate R^2 MF from 0 to 0.59 and rho from 0.28 to 0.78. We found a high
31 degree of transferability of habitat selection among rivers and dates, because (1) the "average"

32 microhabitat selection model M2 was identified as the most appropriate in 27/51 cases; (2) the deviance
33 explained by M2 was 72% (median value) of that explained by the most detailed M4, (3) rho values of
34 M2 represented 75% of those of M4; and (4) cross-validations showed good transferability of models in
35 independent rivers. The presence of refuges had little influence on average microhabitat selection except
36 for a few specific size classes. Finally, our results were qualitatively consistent with the existing
37 knowledge on specific microhabitat selection. Bivariate models developed for selected specific size
38 classes improved fits of univariate models, with rho values increasing from 0.30 to 0.38. Overall, our
39 results showed the relevance of "average" microhabitat selection models based on several rivers. Our
40 modeling approach opens opportunities for integrating more variables representing different ecological
41 processes (species dispersal, biotic processes), for example by integrating the spatial distribution of
42 habitats and of potential competitors.

43

44 INTRODUCTION

45 Habitat selection is the process by which an organism will choose the place to live (Odum, 1953;
46 Udvardy, 1959; Johnson, 1980). This choice will depend on several factors such as species or individual
47 traits (Wagner *et al.*, 2011; Fisher, Anholt & Volpe, 2011; Bunce *et al.*, 2013; Capra *et al.*, 2017). In
48 addition, the type of habitat selected by organisms will differ according to their activities (e.g., foraging,
49 reproduction period; Baker, 2006; Conallin *et al.*, 2014) in order to optimize their fitness (Fretwell &
50 Lucas, 1969). Habitat selection models generally relate species abundance or occurrence to a variety of
51 habitat characteristics. They often involve habitat descriptions at the "local scale" of organisms, generally
52 referred to as microhabitats when the scale represents the immediate surroundings of organisms (Odum,
53 1953) or mesohabitats when the scale represents somewhat larger environments considered to be
54 functional units where individuals perform different activities (Kemp, Harper & Crosa, 1999; Fausch *et*
55 *al.*, 2002).

56 Habitat selection models are particularly needed in rivers, where the increase in water demand and
57 global warming are altering the local environment of freshwater organisms. In particular, the
58 multiplication of water withdrawal, weirs or dams (Lehner *et al.*, 2011) may affect ecosystem functioning
59 due to altered flow discharge, hydraulics, river morphology, habitat distribution and availability, and
60 dispersal possibilities (Poff, 1997; Vörösmarty *et al.*, 2010; Olden *et al.*, 2014). The development of
61 habitat selection models, associated to hydraulic models and integrated into water management
62 software, has contributed to understand the variations in habitat suitability (often for fish and
63 macroinvertebrates) as a function of flow alteration (e.g., Tomsic *et al.*, 2007; Hayes, Hughes & Kelly,
64 2007; Conallin, Boegh & Jensen, 2010; Poff *et al.*, 2010; Lamouroux *et al.*, 2013; Garbe & Beeyers,
65 2017; Rosenfeld, 2017). For fish, many habitat selection models were developed at the microhabitat

66 scale (e.g., Lamouroux *et al.*, 1999; Mouton *et al.*, 2012; Booker & Graynoth, 2013) or at the mesohabitat
67 scale (e.g., Gosselin, Maddock & Petts, 2012; Booker & Graynoth, 2013; Vezza *et al.*, 2014), probably
68 due to the strong variations in local hydraulics within rivers and their strong dependence on discharge.
69 These models generally link species abundance (or other proxies of habitat selection) to hydraulic
70 variables such as water depth or current velocity, considered to be more direct descriptors of habitat
71 conditions than flow discharge. Numerous microhabitat selection models have been developed for fish,
72 differing for example by their localization (e.g., Labonne, Allouche & Gaudin, 2003; Nykanen & Huusko,
73 2003 in Europe, Costa *et al.*, 2013; Rosenfeld, 2017 in America; Fukuda, 2011; Shiroyama & Yoshimura,
74 2016 in Asia), the type of rivers (e.g., Girard *et al.*, 2014 for tropical streams, Papadaki *et al.*, 2017 for
75 Mediterranean streams) and species involved (e.g., Dunbar, Alfredsen & Harby, 2012 for salmonids,
76 Muñoz-Mas *et al.*, 2017 for redfin barbels), or the methodological approach used (e.g., Radinger, Kail &
77 Wolter, 2017 using expert judgments; Jowett & Davey, 2007 using GAM). In many studies, microhabitat
78 selection models involved one or a few species and a limited number of surveys (dates × sites
79 combinations). This often limits the possibility to test the transferability of models to independent rivers,
80 and thus their performance as a general tool for stakeholders.

81 The joint analysis of ecological data collected from multiple surveys is often useful to detect general
82 ecological patterns, and to account for the influence of various environmental parameters that can
83 influence patterns observed in each individual survey. For example, having numerous field surveys
84 increases the statistical power to detect changes after restoration projects (Vaudor *et al.*, 2015) and the
85 performance of species distribution models (Wisz *et al.*, 2008). For microhabitat selection models,
86 analyzing numerous surveys can increase the statistical power to detect similarities and differences in
87 microhabitat selection among surveys. Using numerous surveys is also required for non-abundant
88 species, for which a single survey is often not powerful enough. However, a challenge when using data
89 from several surveys is to develop modeling frameworks that clearly separate abundance/occurrence
90 changes within surveys (that correspond to microhabitat selection) from differences between surveys
91 that can be due to numerous other factors such as temperature, water quality, hydrology or species
92 biogeography.

93 Many statistical models have been used to study microhabitat selection (Ahmadi-Nedushan *et al.*,
94 2006; Conallin, Boegh & Jensen, 2010). This includes the simple comparisons of microhabitat densities
95 across habitat categories (e.g. habitat suitability curves of Lamouroux *et al.*, 1999; Mouton *et al.*, 2012),
96 generalized linear models (GLMs, e.g. Labonne, Allouche & Gaudin, 2003; Jowett & Davey, 2007;
97 Alcaraz-Hernandez *et al.*, 2016), fuzzy-models (e.g., Muñoz-Mas *et al.*, 2012) that compute a weighted
98 average of different models, and more recent machine-learning techniques such as random forests (e.g.,
99 Vezza *et al.*, 2014; Shiroyama & Yoshimura, 2016) or neural networks (e.g., Fukuda, 2011; Muñoz-Mas
100 *et al.*, 2018) that are complex non-parametric classification methods (Guisan & Zimmermann, 2000).

101 Due to their simplicity and flexibility, GLMs are powerful methods to assess fish habitat selection.
102 These models can be designed to cope for non-linear habitat selection relationships, for example by
103 using splines in generalized additive models (Pleydell & Chrétien, 2010; Girard *et al.*, 2014, Zuur,
104 Saveliev & Ieno, 2014). In addition, they can deal with the spatial and temporal variations generated by
105 multiple surveys using mixed-effect formulations (Goldstein, 2003; Bates *et al.*, 2015). They also can
106 account for different hypothesis concerning the statistical distribution of abundance counts, such as the
107 Poisson or Negative Binomial distributions. Because GLMs are parametric models, their parameters can
108 be extracted (Ahmadi-Nedushan *et al.*, 2006) and easily transferred to stakeholders. Combinations of
109 multilevel GLMs and B-splines have already been used with longitudinal data (i.e. multiple
110 measurements on the same subject) in medicine, for modelling human growth (Pan & Goldstein, 1998;
111 Grajeda *et al.*, 2016), but in our knowledge they have not been used in ecology for modelling the
112 relationship between species abundance and habitats.

113 The overdispersion of fish abundance data (i.e. variance \gg mean) complicates microhabitat
114 selection modelling. This overdispersion is characterized by a high number of samples without
115 organisms and a few samples containing the majority of the abundance. This overdispersion can be
116 accounted for by different methods. A first possibility is to transform (e.g., log-transform O'Hara & Kotze,
117 2010) the data in order to limit the impact of high variance on the models, but transformations generate
118 difficulties such as an underestimation of mean values (O'Hara & Kotze, 2010; Warton, Wright & Wang,
119 2012; Ives, 2015). Another method is to use distribution assumptions that involve an overdispersion
120 parameter by definition, such as the overdispersed Poisson distribution, the Negative Binomial
121 distribution or zero-inflated distributions, which consider simultaneously an abundance distribution and a
122 presence-absence distribution (Warton, 2005; Potts & Elith, 2006; Vaudor *et al.*, 2015). Of these
123 distributions, the Negative Binomial is particularly well adapted to freshwater abundance data (Vaudor,
124 Lamouroux & Olivier, 2011).

125 The aim of this paper is to present and apply an attractive methodology for developing fish
126 microhabitat selection models, which reduces the statistical limits of current approaches. Our approach
127 is based on the use of mixed-effect GLMs (to account for data collected in multiple surveys) involving B-
128 spline transformations of habitat variables (to account for non-linear responses) and Negative Binomial
129 assumptions (to account for overdispersed abundance data). We applied our approach to a unique data
130 set involving 3,528 microhabitats electrofished in a total of 129 surveys (date \times reach combinations) in 9
131 French rivers. A total of 22 species \times four size classes were considered. We first developed univariate
132 models relating fish abundance to microhabitat current velocity, water depth, substratum grain size and
133 substratum heterogeneity (i.e. grain size diversity). Models of increasing complexity were compared to
134 appreciate the degree of model transferability across surveys, and models were built for microhabitat
135 subsets with or without hydraulic refuges. Their performance was assessed using several metrics,
136 posterior predictive checks (Bayesian approach) and cross validations. Then, we developed bivariate

137 models for a selection of species to appreciate their added values when compared with univariate
138 models.

139 METHODS

140 STUDY REACHES

141 A total of 3,528 microhabitats were sampled between 1989 and 2014 during 129 surveys in 9 southern
142 French rivers. A first dataset was collected in the Ain River (1 reach, 9 surveys, a median of 51
143 microhabitats per survey, mean daily discharge $Q = 125 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$), the Ardèche River (1 reach, 12 surveys,
144 50 microhabitats per survey, $Q = 24 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$), the Drôme River (1 reach, 2 surveys, 37 microhabitats per
145 survey, $Q = 7 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$), the Garonne River (1 reach, 2 surveys, 63 microhabitats per survey, $Q = 200 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$),
146 the Loire River (1 reach, 5 surveys, 15 microhabitats per survey, $Q = 50 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$), the Rhône River
147 (4 reaches, from 1 to 7 surveys, 50 microhabitats per survey, Q from 1030 to 1490 m^3s^{-1} depending on
148 the reach). This dataset ($n = 1709$ microhabitats) was already used by Lamouroux *et al.* (1999) to
149 develop habitat selection models, with a different modeling approach and a debatable log-transformation
150 of abundance. A second dataset ($n = 1819$ microhabitats) was collected in the Durance river (18 reaches,
151 from 1 to 12 surveys, 15 microhabitats per survey, Q from 6 to 20 m^3s^{-1} depending on the reach), Le
152 Loup river (1 reach, 2 surveys, 100 microhabitats per survey, $Q = 7 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$), Les Paillons rivers (6
153 reaches, 1 survey, 30 microhabitats per survey, $Q = 0.28 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$). These two datasets were pooled to
154 develop fish microhabitat selection models.

155

156 FISH SAMPLING

157 In both datasets, fish were electrofished at low flow rates with adjusted current (5 kW, 180-1000 V, 1-4
158 A, direct current) in microhabitats of varying surface areas (between 4 and 90 m^2 for 95% of
159 microhabitats). Each microhabitat was selected in a given habitat type (e.g., a pool or a riffle) and
160 electrofished using an open-sampling technique (Vadas & Orth, 1993; Lamouroux *et al.*, 1999). For each
161 survey, the total number of microhabitats represented the distribution of habitat types observed in the
162 sampling reach on the sampling date. Fish lengths were recorded and classified into four classes cl1 (\leq
163 80 mm), cl2 (80 – 180 mm), cl3 (180 - 300 mm) and cl4 ($>$ 300 mm).

164 To model fish microhabitat selection, for each specific size classes, surveys including less than six
165 individuals observed in less than three microhabitats were removed from datasets. In addition, species
166 observed in less than three surveys were not modelled. Some classes were pooled to develop and
167 improve the models when individual classes did not contain enough individuals. For example, a pooled
168 class 1-3 will be noted cl123 hereafter.

169

170 MICROHABITAT CHARACTERISTICS

171 Mean water depth and mean water column current velocity were calculated by the mean of several
172 spatialized verticals measurements (average = 7) defining the microhabitat and weighted by their
173 representative area for depth and representative volume for velocity. Point water column velocities were
174 measured from three measurements at distances above the bed of 20%, 40% and 80% of the water
175 depth, using a current meter. These calculations were performed using the HydroSignature software (Le
176 Coarer, 2007).

177

178 Substratum grain size characterisation differed between the two datasets. In the first dataset, one or two
179 dominant substratum grain sizes (covering most of the $\sim 1\text{m}^2$ area around the point) and the substratum
180 with the maximum grain sizes were estimated at several points, as for depth and velocity, and assigned
181 to one of 12 categories using a modified version of the Wentworth logarithmic scale (Wentworth, 1922).
182 In the second dataset, the substratum grain size was measured at 10 points using the roughness height
183 of substratum, defined as the relative height of particles relative to the bed (Gordon, McMahon &
184 Finlayson, 1992). To merge datasets, we translated all substratum characterisations into frequencies of
185 seven size classes within the microhabitat: silt, sand, gravel, pebble, cobble, boulder and block. Then,
186 we computed the dominant substratum class and the number of distinct substratum classes. Finally, for
187 each species, between 29% and 50 % of the data did not include substratum descriptions and were
188 removed from dataset for developing models involving substratum (Table 1).

189 The presence of hydraulic refuges (grouping mineral refuges, vegetated refuges and bank refuges) was
190 recorded. We separated the full dataset into two datasets, with or without refuges, to analyse the
191 influence of refuges on microhabitat use. Most analyses were made on the dataset without refuges, and
192 the data set with refuge was used to appreciate their influence.

193

194 MODELLING

195 To compare predictive microhabitat selection models by specific size classes (and refuge types) we
196 defined four mixed-effect models of increasing complexity (M1-M4, eqn.1 - eqn.4). In short, M1 was a
197 model without microhabitat selection, M2 a model where selection was similar in all surveys and M3-4
198 models where selection could vary across surveys. All models linked the abundance of a specific size
199 class to one of our four habitat variables, and accounted for difference between surveys by forcing a
200 random effect on the model intercept. Models M3-4 also had random effects at the survey level
201 associated with microhabitat characteristics, allowing variable microhabitat selection across surveys.
202 Each model could be represented by its conditional expression, which corresponded to the full model fit

203 (fixed and random effects) and thus could vary across surveys (e.g., Fig. 1), and its marginal component,
204 which corresponded to its fixed effects only and had a similar form across surveys (e.g., Fig. 2).

205 Fish overdispersion was accounted for by assuming that abundance values followed a Negative
206 Binomial distribution $NB(\mu, \theta)$, with different parameters of dispersion θ across species, size class and
207 models, but a constant θ across surveys. Vaudor *et al.* (2015) justified the choice of using a constant
208 parameter across surveys by the reduced temporal variation of θ for a given species. To check the
209 relevance of our NB assumption, we estimated for each model the overdispersion coefficient defined as
210 the sum of squared Pearson residuals divided by the difference between the sample size and the
211 number of parameters (Zuur, Saveliev & Ieno, 2014). The values, close to 1, ranged between 0.4 and
212 2.4 and indicated a good adjustment of the NB to our abundance distributions.

213 Because microhabitat selection is typically a non-linear process (e.g., Labonne, Allouche & Gaudin,
214 2003; Girard *et al.*, 2014; Alcaraz-Hernandez *et al.*, 2016), we introduced B-splines to transform the
215 microhabitat variables, which decomposed these variables into piecewise cubic regressions with fixed
216 knots (Pan & Goldstein, 1998; Grajeda *et al.*, 2016). For each model, we previously selected the
217 appropriate number of knots between models with a single knot (fixed at 50 % of the distribution of the
218 microhabitat variable, 2 degrees of freedom) or models with two knots (fixed at 33 % and 67 % of the
219 distribution of the microhabitat variable, 3 degrees of freedom). The criterion used for this selection was
220 a modified Akaike Information Criterion for overdispersed count data, QAIC (Burnham & Anderson,
221 2002; Kim *et al.*, 2014) which is a correction of the maximum-likelihood estimations by the overdispersed
222 coefficient of the global model and is calculated as:

$$223 \quad QAIC = -2 \frac{\log(Likelihood)}{\hat{c}_{M4}} + 2K$$

224 where K is the number of parameters of the model, and \hat{c}_{M4} the overdispersion coefficient estimated
225 using our more detailed model M4.

226 Finally, to deal with differences in surface areas among microhabitats, which obviously could influence
227 abundance values, we introduced an offset (c_{area}) which was not a parameter of the models.

228 The four models were built following:

$$229 \quad y_{ij} \sim NB(\mu_{ij}, \theta)$$

230 where y_{ij} is the abundance of a specific size class of microhabitat i in survey j and μ_{ij} its expected mean
231 value. Relations between μ_{ij} and microhabitat variables varied across models:

232

233 **M1: No microhabitat selection**

$$234 \quad \log(\hat{\mu}_{ij}) = \beta_0 + \mathbf{u}_{0j} + c_{area} \quad \text{eqn.1}$$

235 where β_0 represents the fixed component of the intercept and $u_{0j} \sim N(0, \sigma_0^2)$ its random component.
 236 Values of u_{0j} were assumed normally distributed with a standard deviation of σ_0 .

237 M1 is a model where microhabitat variables have no influence on abundance.

238

239 **M2: “Average” microhabitat selection**

240
$$\log(\hat{\mu}_{ij}) = \beta_0 + u_{0j} + \beta_{x_{t_n}} * f(x_{t_{n_{ij}}}) + c_{area} \quad \text{eqn.2}$$

241 where $\beta_{x_{t_n}}$ are the fixed coefficients for each cubic regression spline $f(x_{t_n})$ of the microhabitat variable x
 242 with n knots located at t_n positions, and $u_{0j} \sim N(0, \sigma_0^2)$.

243 M2 is a model where microhabitat variables have a similar influence on abundance across surveys, i.e. it
 244 assumes that microhabitat selection is transferable across sites and dates.

245

246 **M3: Partially random microhabitat selection**

247
$$\log(\hat{\mu}_{ij}) = \beta_0 + u_{0j} + \beta_{x_{t_n}} * f(x_{t_{n_{ij}}}) + u_{1j}x_{ij} + c_{area} \quad \text{eqn.3}$$

248 where $\begin{pmatrix} u_{0j} \\ u_{1j} \end{pmatrix} \sim N(0, \Omega)$ with a variance covariance matrix $\Omega = \begin{pmatrix} \sigma_0^2 & \sigma_{01} \\ \sigma_{01} & \sigma_1^2 \end{pmatrix}$.

249 M3 is a model where microhabitat variables have different influences on abundance across surveys.

250

251 **M4: Fully random microhabitat selection**

252
$$\log(\hat{\mu}_{ij}) = \beta_0 + u_{0j} + (\beta_{x_{t_n}} + u_{1x_{t_n}}) * f(x_{t_{n_{ij}}}) + c_{area} \quad \text{eqn.4}$$

253 where $\begin{pmatrix} u_{0j} \\ u_{1j} \end{pmatrix} \sim N(0, \Omega)$ and $\Omega = \begin{pmatrix} \sigma_0^2 & \cdots & \sigma_{0x_{t_n}} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{0x_{t_n}} & \cdots & \sigma_{x_{t_n}}^2 \end{pmatrix}$.

254

255 M4 is a model where microhabitat variables have different influences on abundance across surveys as in
 256 M3, but is more flexible than M3 because all coefficients of cubic regression splines may vary across
 257 surveys.

258 In our study, M1 is considered as a null random model and thus a reference for appreciating the added
 259 value of microhabitat selection models M2-M4. By contrast, M4 is the most complicated and
 260 parametrized model and represents the best fitted microhabitat selection model.

261

262 MODEL EVALUATION

263 *Model selection*

264 To compare models fit and parsimony, we calculated a Δ QAIC, defined as the difference in QAIC
265 between the model with the lowest QAIC and the QAIC of the three other models. Following Burnham &
266 Anderson (2002), models presenting a Δ QAIC>10 were identified as failing to explain some substantial
267 variation in the data.

268 *Model fits: explained deviance (R^2 MF) and Spearman rho*

269 Model fits were characterized using a McFadden's R^2 (R^2 MF; McFadden, 1974) or explained deviance,
270 which is the ratio between the explained deviance and the null deviance and is the equivalent for
271 maximum-likelihood of a R^2 in linear regression (Guisan & Zimmermann, 2000). Because R^2 MF are
272 based on null deviance, they can be compared between each model. A model with a higher value of
273 R^2 MF indicates a model with a higher explained deviance.

$$R^2MF = 1 - \frac{\log(Likelihood_{Model})}{\log(Likelihood_{Null\ model})}$$

274 To appreciate how the fully random model (M4) fitted the data compared to the model without
275 microhabitat selection (M1), we calculated a Δ R^2 MF which compared the difference between the R^2 MF of
276 M4 and the R^2 MF of M1.

277

278 To appreciate how the “average” model M2 (considered as an average selection model shared by all
279 rivers) explained microhabitat selection compared to the most flexible model (M4), we calculated a
280 relative R^2 MF (RRMF), which compared the differences between the R^2 MF of the model M2 and the
281 R^2 MF of the simplest model M1, to the difference between the R^2 MF of the most parametrized model
282 (M4) and the less parametrized model (M1).

283
$$RRMF_{M2} = \frac{R^2MF_{M2} - R^2MF_{M1}}{R^2MF_{M4} - R^2MF_{M1}}$$

284 We also use Spearman rho (i.e. rank correlation; Spearman, 1904), hereafter cited as Spearman rho, as
285 an alternative statistic to R^2 MF, in order to complement our appreciation of model fit (Guisan &
286 Zimmermann, 2000; Potts & Elith, 2006). Adding this statistic was important in our case of overdispersed
287 abundance values, which cause low R^2 MF values. Spearman rho is the correlation between the rank of
288 observed values and the rank of conditional fitted values (i.e. model adjusted by survey). A value close
289 to 1 suggests a positive correlation between the rank of observed values and the rank of conditional
290 fitted values, consequently a good rank correlation between the observed values and the predictions of
291 the observed values by the conditional model. By contrast, negative value of Spearman rho correlation

292 indicates negative correlation between the rank of observed values and the rank of fitted values,
293 consequently a poor rank correlation between the observed values and the predictions of the observed
294 values by the model. As for R²MF, we calculated a $\Delta\rho$ which compared the difference between the
295 Spearman rho of M4 and the Spearman rho of M1.

296

297 Again, to appreciate the part of microhabitat selection explained by the "average" fixed model M2, we
298 calculated a relative Spearman rho, which compared the differences between the Spearman rho of
299 model M2 and the Spearman rho of the simplest model M1, to the difference between the Spearman rho
300 of the most parametrized model (M4) and the less parametrized model (M1).

$$301 \quad R\rho_{M_2} = \frac{\rho_{M_2} - \rho_{M_1}}{\rho_{M_4} - \rho_{M_1}}$$

302 *Posterior predictive check simulations*

303 We used posterior predictive check simulations (Chambert, Rotella & Higgs, 2014), widely used in
304 Bayesian statistics, to assess the performance of models at predicting the data. The objective of this
305 technique was to appreciate what quality of model fit (i.e. R²MF and Spearman rho) could be expectable
306 with overdispersed abundance data such as ours. Specifically, simulations consisted in 1) assuming that
307 the fitted model corresponded to the true response of abundance to habitat, 2) generating fictive,
308 simulated observed values (n = 1500 fictive abundance datasets) taking into account the overdispersion
309 of the taxa, 3) estimating the R²MF and Spearman rho of models fitted on these fictive data, and 4)
310 comparing our initial model fit with the fictive ones.

311 The choice of n = 1500 fictive datasets was made after trials with n values between 20 and 2000,
312 indicating stable results for all models when n = 1500. To keep a similar structure between the observed
313 dataset and the simulated datasets, each simulated dataset contained the same number of surveys as
314 the observed dataset. In a simulated survey, we randomly picked the number of microhabitats within the
315 range of microhabitats sampled by survey. For example, *Telestes soufia* class 2 was present in 60
316 surveys which contained between 7 and 96 microhabitats, consequently the simulated surveys randomly
317 contained between 7 and 96 microhabitats. Then we randomly picked a value of the microhabitat
318 characteristic for each sample. Given this microhabitat characteristic, we finally randomly picked the
319 sampling area within the range of area observed for this microhabitat value. For example, the value of
320 0.1 m of water depth was observed in sampling area between 2 and 94 m² with a median at 21 m².
321 Finally, the abundance \hat{y}_{ij} was simulated following $NB(\hat{\mu}, \hat{\theta})$ using the 95 % confidence interval
322 estimations for fixed effect and the variance estimated for the random effect from models. Because M4 is
323 assumed to represent all the variability due to the hydraulic variables measured, we used in the
324 simulations the $\hat{\theta}$ estimated from M4 for all simulations (M1-M4).

325

326 *Leave_one_river_out cross-validations*

327 To evaluate the transferability of M2 across rivers, we computed leave_one_river_out cross-validations
328 after removing each river in turn. Specifically, for each specific class, we computed new models after
329 excluding one river (i.e. training data set) and calculated the Spearman rho correlations between the
330 observations and the predictions of each survey from this river (i.e. validation data set). The specific size
331 classes included in these cross-validations were those showing a minimum magnitude of microhabitat
332 selection (subjectively chosen as $\Delta R^2_{MF} > 0.01$ or $\Delta \rho > 0.09$ between M4 and M1) and well described
333 in the data (subjectively chosen as abundance ≥ 20 individuals per survey, occurrence ≥ 10 per survey).

334

335 *Comparison with the dataset with refuges and the results of Lamouroux et al. 1999*

336 The comparison of models for datasets with and without refuges was done for the selection of specific
337 size classes showing a minimum magnitude of microhabitat selection (see just above).

338 Then, we compared our selection models with preference models showed in Lamouroux *et al.* (1999),
339 derived with different methods (calculations of average log-densities in habitat classes in Lamouroux *et al.*
340 *et al.* (1999). For this purpose we represented the predicted abundance in our study (according to the
341 marginal model M2) as a function of the preferred microhabitat class identified in Lamouroux *et al.*
342 (1999). This comparison was made only for specific size classes showing a minimum magnitude of
343 microhabitat selection.

344

345 *Multivariate models*

346 To evaluate whether multivariate models increased the performance of univariate models, we developed
347 multivariate models that include an additive selection for water depth and current velocity. Multivariate
348 models were built for the "average" model M2 only and for specific size classes showing a minimum
349 magnitude of microhabitat selection. We compared the R^2_{MF} and rho of multivariate models with values
350 obtained by each univariate model (i.e. water depth and current velocity).

351 All modelling was performed with R software (version 3.4.1, R Core Team, 2017) using the function
352 `{glmer}` from lme4 package (Bates *et al.*, 2015) for mixed effects models, mgcv package (Wood, 2006)
353 for Negative Binomial distributions.

354 RESULTS

355 *Species characteristics*

356 A total of 87,177 individuals of 22 species, mainly cyprinids (Table 1), were considered in the dataset.
357 They belonged to 37 specific size classes. The two most abundant species were
358 *Barbatula barbatula* cl12 (N = 14,661 individuals) and *Phoxinus phoxinus* cl12 (N = 11,721), and the two
359 least abundant species were *Zingel asper* cl12 (N = 29) and *Rhodeus amarus* cl12 (N = 66). The two
360 species the most occurring were *Barbatula barbatula* cl12 (N = 1,124 presences in N = 2,359 sampled
361 microhabitats) and *Phoxinus phoxinus* cl12 (N = 844 /1,854), and the two least occurring species were
362 *Zingel asper* cl12 (N = 18 /196) and *Chondrostoma nasus* cl34 (N = 67 / 465). Around two third of
363 specific size classes were sampled in more than 10 surveys.

364 Concerning the refuges, a quarter of specific size classes occurred more frequently in microhabitats
365 containing refuges than others. Although refuge descriptions are not detailed here, the majority of
366 refuges were vegetated refuges.

367

368 MODEL EVALUATION

369 *Model selection*

370 Models were constructed using the dataset without refuges for a total of 132 cases (size class x variable
371 combinations) that involved 35 specific size classes for water depth and current velocity, and 31 size
372 classes for substratum variables. Following model selection according to Δ QAIC criteria, there was a
373 significant microhabitat selection for 65/132 cases: 22/35 for water depth, 25/35 for current velocity,
374 14/31 for dominant substratum grain size, and 4/31 for substratum heterogeneity. In total, 18/22 species
375 and 29/35 size classes significantly selected at least one habitat characteristic. In the remaining cases,
376 model M1 was selected, suggesting no microhabitat selection.

377 Among the 65 significant selection models, we retained hereafter only the 51 cases with a minimal
378 magnitude of habitat selection, subjectively defined as Δ R²MF between M4 and M1 strictly superior to
379 0.01 or a Δ rho strictly superior to 0.09 (models listed in Table 2). These 51 cases involved 20/22 species
380 and 31/35 specific size classes. For these models, M2 was selected in 27/51 cases (11 for water depth,
381 11 for current velocity, 4 for dominant substratum grain size, 1 for number of substratum classes), M3 in
382 21/51 cases (9 for water depth, 8 for current velocity, 3 for dominant substratum grain size, 1 for number
383 of substratum classes) and M4 in 3/51 cases only (all for current velocity).

384

385 *Model fits: explained deviance (R²MF) and Spearman rho*

386 The values of R²MF obtained were generally low (see Table 2 for a synthesis of model fits): between 0
387 and 0.10 for M1, from 0.02 to 0.16 for the “average” model M2, from 0.02 to 0.19 for the detailed M4.
388 When analyzing how the fully random model (M4) fitted the data compared to the model without
389 selection (M1), we observed differences in R²MF from 0.02 to 0.17 (between 0.02 and 0.09 for water

390 depth, 0.02 and 0.16 for current velocity, 0.02 and 0.17 for dominant substratum grain size, 0.02 and
391 0.08 for number of substratum classes).

392 When analyzing how the “average” model (M2) fitted the data compared to the fully random model (M4)
393 using the relative R²MF, we observed values from 0.15 to 1.03 with a median of 0.72. In other words, the
394 “average” model M2 explained a median share of 72% of the deviance explained by the detailed model
395 M4.

396

397 Conditional Spearman rho (Table 2) confirmed these global results but rho values were much higher
398 than R²MF values. Spearman rho obtained ranged from -0.25 to 0.38 for M1, from 0.04 to 0.67 for M2,
399 and from 0.07 to 0.69 for M4. When analyzing how the fully random model (M4) fitted the data compared
400 to the model without selection (M1), we observed differences in conditional Spearman rho from 0.10 to
401 0.62 (between 0.10 and 0.41 for water depth, 0.10 and 0.62 for current velocity, 0.11 and 0.51 for
402 dominant substratum grain size, 0.10 and 0.41 for number of substratum classes).

403 When analyzing how the “average” model (M2) fitted the data compared to the fully random model (M4)
404 using the relative conditional Spearman rho, we observed values from -0.24 to 1.01 with a median of
405 0.75. In other words, the “average” model M2 had rho values that represented a median share of 75% of
406 the rho values of model M4, consistently with the results obtained with deviance statistics.

407

408 *Posterior predictive check simulations*

409 The posterior predictive check simulations (Table 2) suggested that, considering the overdispersion of
410 microhabitat abundance data, the highest R²MF and Spearman rho values (95% percentile of our fictive
411 simulations) that could be expected when fitting our models ranged between 0 and 0.59 (for R²MF) and
412 0.28 and 0.78 (for Spearman rho). Our model fits (up to 0.19 for R²MF and up to 0.69 for Spearman rho)
413 therefore indicates satisfactory fits for overdispersed data.

414

415 *Univariate average microhabitat selection*

416 Fig.1 and Fig. 2 provide two examples of the univariate models described in Table 2. Fig. 1 shows how
417 the different models M1-M4 fitted the observed variations in observed abundance of small
418 *Barbatula barbatula* cl12 as a function of water depth and *Telestes soufia* cl1 as a function of current
419 velocity. The *Barbatula barbatula* cl12 model has a strong magnitude of habitat selection, with a Δ rho of
420 0.32, and the gain in Spearman rho with model M2 (Rrho) equals 93% of the gain in rho with M4 (Table
421 2). The “average” selection model is therefore very relevant for this size class. The *Telestes soufia* cl1 is
422 an example with lower magnitude of habitat selection (Δ rho = 0.26 and Rrho = 73%, current velocity,
423 Table 2). For these taxa, the “average” model is also relevant but variations in selection across surveys

424 are stronger (deviations between the red-line M2 and black line M4). Both graphs enable to appreciate
425 the high degree of dispersion in these microhabitat data, with many points without fish and others with
426 >100 individuals. Fig. 2 shows the marginal component of M2 for these two taxa, shared by all surveys,
427 that represents the average shape of habitat selection model for the whole dataset.

428 Fig. 3 summarizes the "average habitat selection" of habitat variables for all models in Table 2. This
429 "average habitat selection" corresponds to the average value of the marginal component of M2 (as
430 shown in the examples of Fig. 2) over the range of habitat characteristics observed in our dataset ([0, 3]
431 m for water depth; [0, 1.94] m.s⁻¹ for water column current velocity). It corresponds to the average habitat
432 value used by the size class if all habitat characteristics were equally available over these ranges. Fig. 3
433 indicates a wide diversity of habitat selection among specific size classes, with average selected depth
434 ranging between ~0.2 and ~1.2 m, average selected velocities between ~0.05 and ~1 m.s⁻¹ and
435 substratum sizes between sand and cobbles. For example, Fig. 3 indicates that small *Barbatula*
436 *barbatula* cl12 select shallow habitats around ~0.2 m whereas *Telestes soufia* cl1 select intermediate
437 velocities ~0.3 m.s⁻¹, consistently with Figs. 1&2. Other species such as *Barbus barbus* cl34 select deep
438 and fast-flowing habitats, and large fish tend to select deeper habitats than small ones. Among the fewer
439 significant selection of substrate characteristics, small *Perca fluviatilis* cl12 selects a reduced substratum
440 heterogeneity (as opposed to *Squalius cephalus* cl2), preferably gravels.

441

442 *Leave_one_river_out cross-validation*

443 Cross-validations of the models of Table 2 indicated the majority of models M2 presented positive
444 correlation between the observations and the predictions of the validating data set (Fig. 4). Cross-
445 validation rho values were of the same order of values than the differences in Spearman rho between
446 M2 and M1 models during the fit on all rivers. Therefore, they reflected the potential of model M2 to
447 predict abundance ranks in surveys of independent rivers. This was particularly true for example
448 *Barbatula barbatula* cl12 (water depth, described in Fig. 2), *Telestes soufia* cl1 and *Barbus barbus* cl2
449 (current velocity, described in Fig. 2) but less for *Alburnus alburnus* cl1 (water depth, Fig. 2) whose
450 cross-validations were less convincing.

451

452 *Comparison with the dataset with refuges and the results of Lamouroux et al. 1999*

453 After fitting selection models for the dataset with refuges (as was done for the dataset without refuges), a
454 total of 24 significant models could be compared between the two datasets: 6 for water depth habitat, 17
455 for current velocity, 1 for dominant substratum grain size and none for substrate heterogeneity. For all
456 habitat variables, the majority of specific size classes presented similar average selection for models
457 build on data with and without refuges (Fig. 5). A few deviations were observed for *Barbus barbus* cl2

458 and cl34, and *Alburnoides bipunctatus* cl23 that used lower velocities in the presence of refuges, and for
459 *Squalius cephalus* cl34 that selected a smaller substratum (gravel vs. pebble) in presence of refuges.

460 When comparing microhabitat selection (models of Table 2) with those available in Lamouroux et al
461 1999 (Fig. 6), we observed consistent results for water depth and current velocity but not for dominant
462 substratum grain size.

463

464 *Multivariate models*

465 Multivariate models were developed for the 16 specific size classes that had significant selection (with
466 minimal magnitude of effect) for both water depth and current velocity (Table 2). The multivariate model
467 approach increased the performance of the majority of univariate models M2. This result was observed
468 with both metrics: median R²MF increased from 0.04 for water depth and 0.05 for current velocity to 0.06
469 and median rho increased from 0.30 for water depth and 0.33 for current velocity to 0.38 (Fig. 7).

470 DISCUSSION

471 Our results confirmed the generality of microhabitat selection because 27/35 specific size classes
472 showed significant microhabitat selection for at least one hydraulic variable, with a minimal magnitude.
473 Moreover, our results indicated the relevance of average models across surveys because (1) the
474 average model (M2) was selected by Akaike criteria in 27/51 cases, and (2) across all cases, the
475 average model explained more than 70 % of the variability explained by a fully random microhabitat
476 selection model (i.e. random intercept and slope by survey, model M4). Our results were also consistent
477 with previous studies on fish habitat selection (e.g., Lamouroux *et al.*, 1999; Riffart *et al.*, 2009), for
478 example small *Barbatula barbatula* selected shallow microhabitats and small *Barbus barbus* faster-
479 flowing microhabitat.

480 Contrarily to our expectations, no difference in microhabitat selection was found for both
481 conditions with and without refuge. These results suggested an absence of influence of refuge type on
482 microhabitat selection. Nevertheless, our analysis of the influence of refuges could be complicated by
483 the influence of vegetated refuge such as woody debris on sampling technique efficiency (Thévenet &
484 Statzner, 1999), and the absence of significant difference could be partly due to the lack of data with
485 different types of refuges. We also found that selection of substrate characteristics was weaker and less
486 transferable across streams than selection for hydraulics, as was observed earlier for fish and
487 macroinvertebrates (Lamouroux *et al.*, 1999; Lamouroux, Dolédec & Gayraud, 2004).

488 Fish size appears to be an important factor explaining habitat selection. Here, it was partly
489 accounted for by our use of specific size classes and its effects could deserve more detailed studies.
490 Indeed, for some species the models showed differences in average microhabitat selection between size

491 classes of the same species. *Barbus barbus* is a good example of the environmental gradient used by
492 individuals throughout their life. Smallest individuals (< 80 mm, mainly juveniles) select slower and
493 shallower habitat (velocity ~ 0.50 m.s⁻¹, depth ~ 0.25 m) than larger individuals (80 – 180 m), which
494 select themselves shallower habitat (velocity ~ 1 m.s⁻¹, depth ~ 0.50 m) than largest individuals
495 (velocity ~ 1 m.s⁻¹, depth ~0.75 m, size > 180 mm, mainly reproductive adult). Fish selection of deeper
496 habitats over time can be related to predator avoidance and the use of riverine habitats where they can
497 avoid high velocity variations.

498 The strong variability explained by average multi-survey models adds evidence to the relevance
499 of generic habitat selection models, for many taxa, despite the variability of habitat selection across
500 surveys (e.g., Lamouroux *et al.*, 1999, 2013; Dixon & Vokoun, 2009). These results justify the application
501 of habitat selection models over river networks and catchments for appreciating the ecological impact of
502 flow management at large scale (e.g. Snelder, Booker & Lamouroux, 2011; Muñoz-Mas *et al.*, 2012).
503 The generality of habitat selection has also been explained by ecological strategies adapted to particular
504 hydraulic conditions, such as the association between opportunistic species and stressful habitat
505 conditions (Blanck, Tedesco & Lamouroux, 2007; Ayllón *et al.*, 2014). However, in many studies
506 involving fish or macroinvertebrates, it was found that habitat selection can vary a lot across space
507 (Lancaster & Downes, 2010) or time (Vilizzi, Copp & Roussel, 2004) due to several potential causes
508 such as variations in water quality or individual behavior. Our cross-validations values indicated also that
509 an average model does not systematically transfer well to an independent river. All these studies
510 illustrate the need to better examine the variations in habitat selection across different regions or
511 watersheds.

512 Part of the variability in microhabitat selection across surveys may be due to identification biases
513 of studied species. Indeed, recent studies revealed genetic differences within species identified using
514 taxonomic criteria in France such as *Gobio gobio*, *Barbatula barbatula* or *Esox lucius* (Kottelat & Freyhof,
515 2007; Denys, 2015). These differences suggest the presence of multiple species considered as a single
516 one in our study, and thus the development of microhabitat selection models at the genus level.
517 Nevertheless, when species share taxonomic or functional traits, genus microhabitat selection models
518 can be relevant as shown for macroinvertebrates genus such as *Glossosoma* or *Protonemura* (each
519 grouping two species in Dolédec *et al.*, 2007). Similarly, microhabitat selection models developed for fish
520 at the guild level showed common patterns of microhabitat selection and good transferability across
521 populations and surveys (Lamouroux & Cattaneo, 2006). In addition, Chen & Olden (2018) showed that
522 grouping species by guilds based on their habitat use (i.e. species present in lower current velocity, for
523 example *Cyprinus carpio* or *Gambusia affinis*) can provide relationships between flow and ecology that
524 are transferable across rivers and basins.

525 Although low, our values of explained deviance (R²MF) and correlations between observed and
526 fitted values (Spearman rho) indicated good model quality and good adjustment. Indeed, there is no

527 absolute value to determine whether the model performs well and the significance of each evaluation
528 metric must be discussed for each specific study (Guisan & Thuiller, 2005). In particular, when working
529 at small scales such as the scale of microhabitats of a few m², one cannot expect obtaining strong
530 deterministic models of species abundance (see also Fladung, Scholten & Thiel, 2003). Our Bayesian
531 approach of fit statistics (posterior predictive checks) clearly confirmed that the magnitude of our fits
532 were typically those we could expect when considering the overdispersed character of fish abundance.

533 Bivariate additive microhabitat selection, for water depth and water column current velocity,
534 increased model performance. Indeed, for species presented univariate selection for both hydraulic
535 conditions, model quality metrics increased in median from 0.04 to 0.06 for R²MF and from 0.30 to 0.38
536 for Spearman rho. These results confirm the need to further develop multivariate approach as described
537 in previous studies (e.g. Le Coarer, 2007; Dixon & Vokoun, 2009; Muñoz-Mas *et al.*, 2018). In contrast,
538 for some species as *Barbus barbus*, the introduction of additive variable did not increase model
539 performance and confirmed the assumption that in some cases univariate models perform better than
540 multivariate ones (Millidine, Malcolm & Fryer, 2016).

541 Microhabitat selection models were often criticized for considering abundance as a proxy of
542 habitat selection. Indeed, abundance or density are not always equal to selection and can be strongly
543 influenced by density-dependent population dynamics and individual behavior (Van Horne, 1983;
544 Lancaster & Downes, 2010; Lamouroux *et al.*, 2010). For example, for territorial species, the most
545 suitable microhabitats may be occupied by dominant individuals and thus correspond to low abundance
546 (Rosenfeld, Beecher & Ptolemy, 2016). Alternatives to the use of abundance are to build selection
547 models using presence or presence-absence data (e.g., Micheli-Campbell *et al.*, 2013; Guerra *et al.*,
548 2015), or to build bioenergetics models (Rosenfeld, Beecher & Ptolemy, 2016) that represent the energy
549 gain or loss by organisms in a given microhabitat. Although encouraging, bioenergetic models still
550 deserve further field validation. Using other descriptors than abundance may raise other problems: for
551 example, presence-absence data contain little information for species that have very low or very high
552 occurrence. Our methodological approach considers overdispersion and has the advantage of taking into
553 account the abundance information without giving too much importance to the samples with very high
554 abundance. Specifically, our models treated differently gregarious species with schooling behavior, such
555 as *Phoxinus phoxinus* (Garner, 1997), or less gregarious species such as *Barbus barbus*.

556 Our selection models considered the temporal and spatial variations of abundance over space
557 (between microhabitats) and time (across surveys). However, they did not account for the temporal and
558 spatial variations of the microhabitat characteristics themselves. Microhabitats where fish individuals
559 were found have their own history influenced by temporal events such as strong variations in discharge
560 (e.g., floods or hydropower releases, Kennard *et al.*, 2007, Capra *et al.*, 2017) or drying events (e.g.
561 Pires, Beja & Magalhães, 2014). Similarly, these microhabitats belong to particular microhabitat spatial
562 configurations- or distributions- that can be more or less heterogeneous (e.g., Martelo *et al.*, 2014) and

563 more or less suitable for the different activities of the individuals over their dispersal distance (Radinger
564 & Wolter, 2014). Ideally, these temporal and spatial variations in microhabitat characteristics around
565 individuals should be described and included in microhabitat selection models. Our flexible mixed-effect
566 methods could be further developed to integrate these aspects and provide more realistic, multi-scale
567 models of complex habitat selection patterns.

568 ACKNOWLEDGEMENTS

569 For financial support, thanks to Agence Française pour la Biodiversité, Compagnie Nationale du Rhône,
570 Agence de l'eau Rhône-Méditerranée-Corse, Electricité De France, Région Rhône-Alpes, Région
571 Provence-Alpes-Côte d'Azur. For fish datasets, thanks to the LTSER platform « Bassin du Rhône »,
572 University of Marseille, Ecotec, and all contributors who helped for numerous sampling surveys. For
573 Bayesian statistic explanations and simulation advices, thanks to Dominique Lamonica. For parallel
574 computing, thanks to Gérard Henry, Dominique Lamonica, Julie Crabot and Éliane Schermer.

575 REFERENCES

- 576 Ahmadi-Nedushan B., St-Hilaire A., Berube M., Robichaud E., Thiemonge N. & Bobee B. (2006) A
577 review of statistical methods for the evaluation of aquatic habitat suitability for instream flow
578 assessment. *River Research and Applications* **22**, 503–523.
- 579 Alcaraz-Hernandez J.D., Munoz-Mas R., Martinez-Capel F., Garofano-Gomez V. & Vezza P. (2016)
580 Generalized additive models to predict adult and young brown trout (*Salmo trutta* Linnaeus,
581 1758) densities in Mediterranean rivers. *Journal of Applied Ichthyology* **32**, 217–228.
- 582 Ayllón D., Nicola G.G., Parra I., Elvira B. & Almodóvar A. (2014). Spatio-temporal habitat selection shifts
583 in brown trout populations under contrasting natural flow regimes. *Ecohydrology* **7**, 569–579.
584 <https://doi.org/10.1002/eco.1379>
- 585 Baker M.C. (2006) Differentiation of Mating Vocalizations in Birds: Acoustic Features in Mainland and
586 Island Populations and Evidence of Habitat-Dependent Selection on Songs. *Ethology* **112**, 757–
587 771.
- 588 Bates D., Maechler M., Bolker B. & Walker S. (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4.
589 *Journal of statistical software* **67**, 1–48.
- 590 Blanck A. & Lamouroux N. (2007) Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European
591 freshwater fish. *Journal of Biogeography* **34**, 862–875.

- 592 Booker D.J. & Graynoth E. (2013) Relative influence of local and landscape-scale features on the
593 density and habitat preferences of longfin and shortfin eels. *New Zealand Journal of Marine and*
594 *Freshwater Research* **47**, 1–20.
- 595 Bunce R.G.H., Bogers M.M.B., Evans D., Halada L., Jongman R.H.G., Mucher C.A., *et al.* (2013) The
596 significance of habitats as indicators of biodiversity and their links to species. *Ecological*
597 *Indicators* **33**, 19–25.
- 598 Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical*
599 *information-theoretic approach*, 2nd edn. Springer, New-York.
- 600 Capra H., Plichard L., Bergé J., Pella H., Ovidio M., McNeil E., *et al.* (2017) Fish habitat selection in a
601 large hydropeaking river: Strong individual and temporal variations revealed by telemetry.
602 *Science of The Total Environment* **578**, 109–120.
- 603 Chambert T., Rotella J.J. & Higgs M.D. (2014) Use of posterior predictive checks as an inferential tool for
604 investigating individual heterogeneity in animal population vital rates. *Ecology and Evolution* **4**,
605 1389–1397.
- 606 Chen W. & Olden J.D. (2018) Evaluating transferability of flow–ecology relationships across space, time
607 and taxonomy. *Freshwater Biology* **63**, 817–830.
- 608 Conallin J., Boegh E. & Jensen J.K. (2010) Instream physical habitat modelling types: an analysis as
609 stream hydromorphological modelling tools for EU water resource managers. *International*
610 *Journal of River Basin Management* **8**, 93–107.
- 611 Conallin J., Boegh E., Olsen M., Pedersen S., Dunbar M.J. & Jensen J.K. (2014) Daytime habitat
612 selection for juvenile parr brown trout (*Salmo trutta*) in small lowland streams. *Knowledge and*
613 *Management of Aquatic Ecosystems*, 09.
- 614 Costa M.R. da, Mattos T.M., Borges J.L. & Araujo F.G. (2013) Habitat preferences of common native
615 fishes in a tropical river in Southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* **11**, 871–880.
- 616 Denys G. (2015) *Taxonomie intégrative des poissons d'eau douce de France métropolitaine*. Muséum
617 National d'Histoire Naturelle, Paris.
- 618 Dixon C.J. & Vokoun J.C. (2009). Burbot resource selection in small streams near the southern extent of
619 the species range. *Ecology of Freshwater Fish* **18**, 234–246. [https://doi.org/10.1111/j.1600-](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00341.x)
620 [0633.2008.00341.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00341.x)
- 621 Dolédec S., Lamouroux N., Fuchs U. & Méricoux S. (2007) Modelling the hydraulic preferences of
622 benthic macroinvertebrates in small European streams. *Freshwater Biology* **52**, 145–164.
- 623 Dunbar M.J., Alfredsen K. & Harby A. (2012) Hydraulic habitat modelling for setting environmental river
624 flow needs for salmonids. *Fisheries Management and Ecology* **19**, 500–517.

- 625 Fausch K.D., Torgersen C.E., Baxter C.V. & Li H.W. (2002) Landscapes to Riverscapes: Bridging the
626 Gap between Research and Conservation of Stream Fishes. *BioScience* **52**, 483–498.
- 627 Fisher J.T., Anholt B. & Volpe J.P. (2011) Body mass explains characteristic scales of habitat selection
628 in terrestrial mammals. *Ecology and Evolution* **1**, 517–528.
- 629 Fladung E., Scholten M. & Thiel R. (2003) Modelling the habitat preferences of preadult and adult fishes
630 on the shoreline of the large, lowland Elbe River. *Journal of Applied Ichthyology* **19**, 303–314.
- 631 Fretwell S.D. & Calver J.S. (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution
632 in birds. *Acta Biotheoretica* **19**, 37–44.
- 633 Fukuda S. (2011) Assessing the applicability of fuzzy neural networks for habitat preference evaluation
634 of Japanese medaka (*Oryzias latipes*). *Ecological Informatics* **6**, 286–295.
- 635 Garbe J. & Beeyers L. (2017) Modelling the impacts of a water trading scheme on freshwater habitats.
636 *Ecological Engineering* **105**, 284–295.
- 637 Garner P. (1997) Effects of variable discharge on the velocity use and shoaling behaviour of *Phoxinus*
638 *phoxinus*. *Journal of Fish Biology* **50**, 1214–1220.
- 639 Girard V., Monti D., Valade P., Lamouroux N., Mallet J.-P. & Grondin H. (2014) Hydraulic Preferences of
640 Shrimps and Fishes in Tropical Insular Rivers. *River Research and Applications* **30**, 766–779.
- 641 Goldstein H. (2003) *Multilevel statistical models*. John Wiley & Sons.
- 642 Gordon N.D., McMahon T.A. & Finlayson B.L. (1992) *Stream Hydrology: An Introduction for Ecologists*.
643 John Wiley & Sons Ltd, Chichester.
- 644 Gosselin M.-P., Maddock I. & Petts G. (2012) Mesohabitat use by brown trout (*Salmo trutta*) in a small
645 groundwater-dominated stream. *River Research and Applications* **28**, 390–401.
- 646 Grajeda L.M., Ivanescu A., Saito M., Crainiceanu C., Jaganath D., Gilman R.H., *et al.* (2016) Modelling
647 subject-specific childhood growth using linear mixed-effect models with cubic regression splines.
648 *Emerging Themes in Epidemiology* **13**.
- 649 Guerra Á., Hernández-Urcera J., Garci M.E., Sestelo M., Regueira M., González Á.F., *et al.* (2015)
650 Spawning habitat selection by *Octopus vulgaris*: New insights for a more effective management
651 of this resource. *Fisheries Research* **167**, 313–322.
- 652 Guisan A. & Thuiller W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models.
653 *Ecology Letters* **8**, 993–1009.
- 654 Guisan A. & Zimmermann N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological*
655 *Modelling* **135**, 147–186.

- 656 Hayes J.W., Hughes N.F. & Kelly L.H. (2007) Process-based modelling of invertebrate drift transport, net
657 energy intake and reach carrying capacity for drift-feeding salmonids. *Ecological Modelling* **207**,
658 171–188.
- 659 Ives A.R. (2015) For testing the significance of regression coefficients, go ahead and log-transform count
660 data. *Methods in Ecology and Evolution* **6**, 828–835.
- 661 Johnson D.H. (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource
662 preference. *Ecology* **61**, 65–71.
- 663 Jowett I.G. & Davey A.J.H. (2007) A Comparison of Composite Habitat Suitability Indices and
664 Generalized Additive Models of Invertebrate Abundance and Fish Presence–Habitat Availability.
665 *Transactions of the American Fisheries Society* **136**, 428–444.
- 666 Kemp J.L., Harper D.M. & Crosa G.A. (1999) Use of ‘functional habitats’ to link ecology with morphology
667 and hydrology in river rehabilitation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*
668 **9**, 159–178.
- 669 Kennard M.J., Olden J.D., Arthington A.H., Pusey B.J. & Poff N.L. (2007) Multiscale effects of flow
670 regime and habitat and their interaction on fish assemblage structure in eastern Australia.
671 *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**, 1346–1359.
- 672 Kottelat M. & Freyhof J. (2007) *Handbook of European freshwater fishes*. Publications Kottelat.
- 673 Labonne J., Allouche S. & Gaudin P. (2003) Use of a generalised linear model to test habitat
674 preferences: the example of Zingel asper, an endemic endangered percid of the River Rhône.
675 *Freshwater Biology* **48**, 687–697.
- 676 Lamouroux N., Capra H., Pouilly M. & Souchon Y. (1999) Fish habitat preferences in large streams of
677 southern France. *Freshwater Biology* **42**, 673–687.
- 678 Lamouroux N. & Cattaneo F. (2006) Fish assemblages and stream hydraulics: consistent relations
679 across spatial scales and regions. *River Research and Applications* **22**, 727–737.
- 680 Lamouroux N., Dolédec S. & Gayraud S. (2004) Biological traits of stream macroinvertebrate
681 communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American*
682 *Benthological Society* **23**, 449–466.
- 683 Lamouroux N., Méricoux S., Capra H., Dolédec S., Jowett I.G. & Statzner B. (2010) The generality of
684 abundance–environment relationships in microhabitats: A comment on Lancaster and Downes
685 (2009). *River Research and Applications* **26**, 915–920.
- 686 Lamouroux N., Méricoux S., Dolédec S. & Snelder T.H. (2013) Transferability of Hydraulic Preference
687 Models for Aquatic Macroinvertebrates. *River Research and Applications* **29**, 933–937.

- 688 Lancaster J. & Downes B.J. (2010) Linking the hydraulic world of individual organisms to ecological
689 processes: Putting ecology into ecohydraulics. *River Research and Applications* **26**, 385–403.
- 690 Le Coarer Y. (2007) Hydraulic signatures for ecological modelling at different scales. *Aquatic Ecology*
691 **41**, 451–459.
- 692 Lehner B., Liermann C.R., Revenga C., Vörösmarty C., Fekete B., Crouzet P., *et al.* (2011) High-
693 resolution mapping of the world's reservoirs and dams for sustainable river-flow management.
694 *Frontiers in Ecology and the Environment* **9**, 494–502.
- 695 Martelo J., Grossman G.D., Porto M. & Filomena Magalhaes M. (2014) Habitat patchiness affects
696 distribution and microhabitat use of endangered Mira chub *Squalius torgalensis* (Actinopterygii,
697 Cypriniformes). *Hydrobiologia* **732**, 93–109.
- 698 McFadden D. (1974) The measurement of urban travel demand. *Journal of Public Economics* **3**, 303–
699 328.
- 700 Micheli-Campbell M.A., Campbell H.A., Connell M., Dwyer R.G. & Franklin C.E. (2013) Integrating
701 telemetry with a predictive model to assess habitat preferences and juvenile survival in an
702 endangered freshwater turtle. *Freshwater Biology* **58**, 2253–2263.
- 703 Millidine K.J., Malcolm I.A. & Fryer R.J. (2016) Assessing the transferability of hydraulic habitat models
704 for juvenile Atlantic salmon. *Ecological Indicators* **69**, 434–445.
- 705 Mouton A.M., Dillen A., Van den Neucker T., Buysse D., Stevens M. & Coeck J. (2012) Impact of
706 sampling efficiency on the performance of data-driven fish habitat models. *Ecological Modelling*
707 **245**, 94–102.
- 708 Muñoz-Mas R., Fukuda S., Portoles J. & Martínez-Capel F. (2018) Revisiting probabilistic neural
709 networks: a comparative study with support vector machines and the microhabitat suitability for
710 the Eastern Iberian chub (*Squalius valentinus*). *Ecological Informatics* **43**, 24–37.
- 711 Muñoz-Mas R., Martínez-Capel F., Alcaraz-Hernández J.D. & Mouton A.M. (2017) On species
712 distribution modelling, spatial scales and environmental flow assessment with Multi-Layer
713 Perceptron Ensembles: A case study on the redfin barbel (*Barbus haasi*; Mertens, 1925).
714 *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* **62**, 161–172.
- 715 Muñoz-Mas R., Martínez-Capel F., Schneider M. & Mouton A.M. (2012) Assessment of brown trout
716 habitat suitability in the Jucar River Basin (SPAIN): Comparison of data-driven approaches with
717 fuzzy-logic models and univariate suitability curves. *Science of the Total Environment* **440**, 123–
718 131.
- 719 Nykanen M. & Huusko A. (2003) Size-related changes in habitat selection by larval grayling (*Thymallus*
720 *thymallus* L.). *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 127–133.

- 721 Odum E. (1953) *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Company, Philadelphia.
- 722 O'Hara R.B. & Kotze D.J. (2010) Do not log-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution* **1**,
723 118–122.
- 724 Olden J.D., Konrad C.P., Melis T.S., Kennard M.J., Freeman M.C., Mims M.C., *et al.* (2014) Are large-
725 scale flow experiments informing the science and management of freshwater ecosystems?
726 *Frontiers in Ecology and the Environment* **12**, 176–185.
- 727 Pan H.Q. & Goldstein H. (1998) Multi-level repeated measures growth modelling using extended spline
728 functions. *Statistics in Medicine* **17**, 2755–2770.
- 729 Papadaki C., Soulis K., Ntoanidis L., Zogaris S., Dercas N. & Dimitriou E. (2017) Comparative
730 Assessment of Environmental Flow Estimation Methods in a Mediterranean Mountain River.
731 *Environmental Management* **60**, 280–292.
- 732 Pires D.F., Beja P. & Magalhães M.F. (2014) Out of Pools: Movement Patterns of Mediterranean Stream
733 Fish in Relation to Dry Season Refugia. *River Research and Applications*, n/a-n/a.
- 734 Pleydell D.R.J. & Chrétien S. (2010) Mixtures of GAMs for Habitat Suitability Analysis with
735 Overdispersed Presence/Absence Data. *Comput. Stat. Data Anal.* **54**, 1405–1418.
- 736 Poff N.L. (1997) Landscape Filters and Species Traits: Towards Mechanistic Understanding and
737 Prediction in Stream Ecology. *Journal of the North American Benthological Society* **16**, 391–409.
- 738 Poff N.L., Richter B.D., Arthington A.H., Bunn S.E., Naiman R.J., Kendy E., *et al.* (2010) The ecological
739 limits of hydrologic alteration (ELOHA): a new framework for developing regional environmental
740 flow standards. *Freshwater Biology* **55**, 147–170.
- 741 Potts J.M. & Elith J. (2006) Comparing species abundance models. *Ecological Modelling* **199**, 153–163.
- 742 R Core Team (2017) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for
743 Statistical Computing, Vienna, Austria.
- 744 Radinger J., Kail J. & Wolter C. (2017) Differences among Expert Judgments of Fish Habitat Suitability
745 and Implications for River Management. *River Research and Applications* **33**, 538–547.
- 746 Radinger J. & Wolter C. (2014) Patterns and predictors of fish dispersal in rivers. *Fish and Fisheries* **15**,
747 456–473.
- 748 Riffart R., Carrel G., Le Coarer Y. & Fontez B.N. (2009) Spatio-temporal patterns of fish assemblages in
749 a large regulated alluvial river. *Freshwater Biology* **54**, 1544–1559.
- 750 Rosenfeld J., Beecher H. & Ptolemy R. (2016) Developing Bioenergetic-Based Habitat Suitability Curves
751 for Instream Flow Models. *North American Journal of Fisheries Management* **36**, 1205–1219.

- 752 Rosenfeld J.S. (2017) Developing flow–ecology relationships: Implications of nonlinear biological
753 responses for water management. *Freshwater Biology* **62**, 1305–1324.
- 754 Shiroyama R. & Yoshimura C. (2016) Assessing bluegill (*Lepomis macrochirus*) habitat suitability using
755 partial dependence function combined with classification approaches. *Ecological Informatics* **35**,
756 9–18.
- 757 Snelder T., Booker D. & Lamouroux N. (2011) A Method to Assess and Define Environmental Flow
758 Rules for Large Jurisdictional Regions 1. *JAWRA Journal of the American Water Resources
759 Association* **47**, 828–840.
- 760 Spearman C. (1904) The proof and measurement of association between two things. *The American
761 journal of psychology* **15**, 72–101.
- 762 Thévenet A. & Statzner B. (1999) Linking fluvial fish community to physical habitat in large woody debris:
763 sampling effort, accuracy and precision. *Archiv Fur Hydrobiologie* **145**, 57–77.
- 764 Tomsic C.A., Granata T.C., Murphy R.P. & Livchak C.J. (2007) Using a coupled eco-hydrodynamic
765 model to predict habitat for target species following dam removal. *Ecological Engineering* **30**,
766 215–230.
- 767 Udvardy M.F.D. (1959) Notes on the Ecological Concepts of Habitat, Biotope and Niche. *Ecology* **40**,
768 725–728.
- 769 Vadas R. & Orth D. (1993) A New Technique for Estimating the Abundance and Habitat Use of Stream
770 Fishes. *Journal of Freshwater Ecology* **8**, 305–317.
- 771 Van Horne B. (1983) Density as a misleading indicator of habitat quality. *The Journal of Wildlife
772 Management*, 893–901.
- 773 Vaudor L., Lamouroux N. & Olivier J.-M. (2011) Comparing distribution models for small samples of
774 overdispersed counts of freshwater fish. *Acta Oecologica* **37**, 170–178.
- 775 Vaudor L., Lamouroux N., Olivier J.-M. & Forcellini M. (2015) How sampling influences the statistical
776 power to detect changes in abundance: an application to river restoration. *Freshwater Biology* **60**,
777 1192–1207.
- 778 Vezza P., Parasiewicz P., Calles O., Spairani M. & Comoglio C. (2014) Modelling habitat requirements of
779 bullhead (*Cottus gobio*) in Alpine streams. *Aquatic Sciences* **76**, 1–15.
- 780 Vilizzi L., Copp G.H. & Roussel J.-M. (2004) Assessing variation in suitability curves and electivity
781 profiles in temporal studies of fish habitat use. *River Research and Applications* **20**, 605–618.
- 782 Vörösmarty C.J., McIntyre P.B., Gessner M.O., Dudgeon D., Prusevich A., Green P., *et al.* (2010) Global
783 threats to human water security and river biodiversity. *Nature* **467**, 555–561.

- 784 Wagner T., Diefenbach D.R., Christensen S.A. & Norton A.S. (2011) Using multilevel models to quantify
785 heterogeneity in resource selection. *The Journal of Wildlife Management* **75**, 1788–1796.
- 786 Warton D.I. (2005) Many zeros does not mean zero inflation: comparing the goodness-of-fit of
787 parametric models to multivariate abundance data. *Environmetrics* **16**, 275–289.
- 788 Warton D.I., Wright S.T. & Wang Y. (2012) Distance-based multivariate analyses confound location and
789 dispersion effects. *Methods in Ecology and Evolution* **3**, 89–101.
- 790 Wentworth C.K. (1922) A Scale of Grade and Class Terms for Clastic Sediments. *The Journal of*
791 *Geology* **30**, 377–392.
- 792 Wisz M.S., Hijmans R.J., Li J., Peterson A.T., Graham C.H., Guisan A., *et al.* (2008) Effects of sample
793 size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions* **14**, 763–773.
- 794 Wood S.N. (2006) *Generalized Additive Models : An Introduction with R*. Chapman and Hall/CRC.
- 795 Zuur A.F., Saveliev A. & Ieno E.N. (2014) *A Beginner's Guide to Generalised Additive Mixed Models with*
796 *R*, Highland Statistics Ltd.
- 797

Table 1: Species codes, size classes and characteristics. Total occurrence is the number of microhabitats where the size class occurred, among the total number of microhabitats sampled during the surveys where the size class occurred. Underlined specific size classes were considered for multivariate models.

Family	Species	Code	Size class	Total Abundance	Total Occurrence	Total Nb of microhabitats	Nb of Surveys	% of data with substratum	% of microhabitats with refuges	
									Absence	Presence
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	AnA	cl23	177	84	250	4	-	0.73	0.27
			<u>cl4</u>	554	273	761	16	0.37	0.45	0.55
Balitoridae	<i>Barbatula barbatula</i>	BaBa	cl12	14661	1124	2359	98	0.41	0.72	0.28
Centrarchidae	<i>Lepomis gibbosus</i>	LeG	cl123	974	159	482	14	0.49	0.43	0.57
Cobitidae	<i>Cobitis bilineata</i>	<u>CoB</u>	<u>cl12</u>	518	127	396	19	0.29	0.87	0.13
Cottidae	<i>Cottus gobio</i>	CoG	cl12	200	77	312	11	0.46	0.56	0.44
Cyprinidae	<i>Alburnoides bipunctatus</i>	AlB	cl1	8506	831	1828	84	0.38	0.66	0.34
			<u>cl23</u>	3349	512	1370	60	0.40	0.68	0.32
	<i>Alburnus alburnus</i>	<u>AlA</u>	<u>cl1</u>	1918	193	811	22	0.48	0.53	0.47
			<u>cl23</u>	895	124	451	14	0.48	0.62	0.38
	<i>Barbus barbus</i>	<u>BaBu</u>	<u>cl1</u>	3848	691	1687	69	0.41	0.67	0.33
			<u>cl2</u>	2393	528	1454	63	0.41	0.60	0.40
			<u>cl34</u>	1836	287	1176	37	0.48	0.54	0.46
	<i>Barbus meridionalis</i>	BaM	cl1	235	31	199	3	-	1.00	-
			cl23	607	155	364	4	-	0.57	0.43
	<i>Blicca bjoerkna</i>	BIB	cl12	360	44	219	8	0.46	0.58	0.42
	<i>Chondrostoma nasus</i>	ChN	cl12	925	136	412	13	0.49	0.71	0.29
			cl34	298	67	465	9	0.48	0.74	0.26
	<i>Gobio gobio</i>	<u>GoG</u>	<u>cl1</u>	4580	643	1674	59	0.43	0.67	0.33
			<u>cl23</u>	2376	596	1770	60	0.45	0.61	0.39
	<i>Leuciscus leuciscus</i>	LeL	cl123	317	81	371	12	0.50	0.35	0.65
	<i>Parachondrostoma toxosoma</i>	<u>PaT</u>	<u>cl1</u>	1195	136	534	16	0.44	0.74	0.26
			cl23	338	85	423	12	0.48	0.65	0.35
	<i>Phoxinus phoxinus</i>	<u>PhP</u>	<u>cl12</u>	11721	844	1854	71	0.37	0.71	0.29
	<i>Rhodeus amarus</i>	RhA	cl12	66	13	37	3	0.50	-	1.00
	<i>Rutilus rutilus</i>	RuR	cl1	1844	145	558	20	0.49	0.51	0.49
			cl2	1373	148	505	16	0.48	0.36	0.64
			cl34	188	39	211	6	0.34	0.42	0.58
	<i>Squalius cephalus</i>	<u>SqC</u>	<u>cl1</u>	8065	906	2272	88	0.42	0.62	0.38
			<u>cl2</u>	3956	727	1854	79	0.43	0.51	0.49
			cl34	1129	341	1238	46	0.48	0.46	0.54

Table 1. Continued

Family	Species	Code	Size class	Total Abundance	Total Occurrence	Total Nb of microhabitats	Nb of Surveys	% of data with substratum	% of microhabitats with refuges	
									Absence	Presence
Cyprinidae	<i>Telestes soufia</i>	TeS	cl1	5231	625	1481	59	0.36	0.66	0.34
			cl2	2857	517	1644	60	0.37	0.60	0.40
Percidae	<i>Perca fluviatilis</i>	PeF	cl12	188	72	419	12	0.49	0.43	0.57
	<i>Zingel asper</i>	ZiA	cl12	29	18	196	3	0.50	1.00	-
Salmonidae	<i>Salmo trutta fario</i>	SaT	cl12	308	122	380	7	0.33	0.69	0.31
			cl34	87	34	93	3	-	-	1.00

Table 2: Univariate model fits for microhabitat characteristics x specific size classes for specific size class showing minimum magnitude. Δ QAIC: difference with the lowest QAIC among models M1-M4, McFadden's R^2 (R^2 MF) observed with the dataset (Obs) and the R^2 MF observed in the 95-percentile of the posterior predictive checks simulations (Simu), the difference between the R^2 MF of M1 and M4 (ΔR^2 MF), the relative R^2 MF of M2 compared with M4 (RR^2 MF), and similar statistics for Spearman rho. The values were ordered of decreasing ΔR^2 MF. Underlined specific size classes were considered for multivariate models.

Habitat	Species code	Class	Δ QAIC	McFadden's R^2		ΔR^2 MF		Spearman rho		Δ rho	Rrho											
				M1	M2	M3	M4	M1	M2			M1	M2									
				Obs	Simu	Obs	Simu	Obs	Simu	Obs	Simu											
Water depth																						
	BaBa	cl12	681	22	2	-	0.03	0.09	0.12	0.16	0.12	0.19	0.09	0.96	0.37	0.62	0.67	0.71	0.69	0.72	0.32	0.93
	CoG	cl12	34	-	3	8	-	-	0.08	0.20	0.09	0.24	0.09	0.94	-0.10	0.35	0.29	0.52	0.31	0.73	0.41	0.95
	BaM	cl23	29	-	2	5	0.03	0.06	0.09	0.15	0.10	0.26	0.08	0.87	0.27	0.51	0.42	0.64	0.43	0.68	0.16	0.91
	<u>BaBu</u>	<u>cl1</u>	178	59	-	5	0.03	0.05	0.07	0.12	0.09	0.21	0.06	0.65	0.27	0.51	0.49	0.61	0.52	0.61	0.25	0.87
	<u>CoB</u>	<u>cl12</u>	25	-	3	9	-	-	0.05	0.09	0.06	0.08	0.06	0.95	-0.12	0.32	0.22	0.43	0.26	0.45	0.39	0.89
	<u>GoG</u>	<u>cl23</u>	111	5	5	-	0.01	0.03	0.05	0.07	0.06	0.08	0.04	0.82	0.07	0.37	0.24	0.57	0.31	0.64	0.24	0.73
	<u>BaBu</u>	<u>cl34</u>	41	-	3	2	0.05	0.05	0.08	0.09	0.09	0.16	0.04	0.88	0.20	0.38	0.32	0.51	0.37	0.49	0.17	0.69
	<u>AIA</u>	<u>cl23</u>	22	19	5	-	0.01	0.02	0.02	0.06	0.05	0.14	0.04	0.21	0.22	0.34	0.27	0.40	0.34	0.47	0.13	0.42
	<u>BaBu</u>	<u>cl2</u>	91	4	-	2	0.02	0.04	0.06	0.07	0.06	0.15	0.04	0.82	0.27	0.43	0.38	0.53	0.40	0.74	0.13	0.83
	<u>PhP</u>	<u>cl12</u>	208	66	1	-	0.02	0.05	0.05	0.08	0.06	0.08	0.04	0.67	0.26	0.44	0.46	0.51	0.52	0.54	0.26	0.75
	SqC	cl34	11	2	-	8	0.02	0.03	0.06	0.07	0.06	0.17	0.04	0.84	0.09	0.31	0.20	0.43	0.27	0.41	0.18	0.64
	<u>AIB</u>	<u>cl23</u>	71	2	-	8	0.02	0.04	0.04	0.07	0.05	0.08	0.03	0.85	0.30	0.43	0.40	0.53	0.45	0.56	0.15	0.71
	<u>AnA</u>	<u>cl4</u>	12	6	-	5	0.10	0.11	0.11	0.13	0.13	0.20	0.03	0.48	0.37	0.57	0.41	0.63	0.48	0.78	0.11	0.38
	<u>TeS</u>	<u>cl2</u>	62	18	6	-	0.02	0.02	0.04	0.05	0.05	0.17	0.03	0.57	0.17	0.36	0.28	0.44	0.34	0.44	0.17	0.63
	<u>GoG</u>	<u>cl1</u>	83	18	-	8	0.02	0.05	0.04	0.08	0.05	0.18	0.03	0.76	0.21	0.41	0.37	0.47	0.41	0.57	0.19	0.80
	<u>TeS</u>	<u>cl1</u>	98	10	-	3	0.01	0.03	0.03	0.06	0.03	0.06	0.03	0.82	0.10	0.41	0.32	0.46	0.37	0.47	0.27	0.80
	<u>SqC</u>	<u>cl2</u>	32	7	2	-	0.02	0.02	0.03	0.05	0.04	0.06	0.03	0.56	0.06	0.34	0.18	0.40	0.26	0.40	0.20	0.62
	<u>SqC</u>	<u>cl1</u>	111	30	2	-	0.01	0.02	0.03	0.05	0.03	0.12	0.03	0.68	-0.04	0.31	0.21	0.38	0.25	0.41	0.30	0.86
	<u>AIA</u>	<u>cl1</u>	14	9	13	-	0.02	0.04	0.03	0.04	0.04	0.08	0.02	0.30	0.16	0.33	0.18	0.34	0.35	0.41	0.19	0.08
	<u>PaT</u>	<u>cl1</u>	13	15	-	4	0.03	0.05	0.03	0.12	0.05	0.11	0.02	0.15	0.18	0.35	0.22	0.38	0.33	0.41	0.15	0.25
Current velocity																						
	PeF	cl12	23	-	-	5	-	0.06	0.14	0.24	0.16	0.29	0.16	0.85	-0.25	0.40	0.22	0.49	0.29	0.52	0.54	0.88
	BaM	cl1	29	1	-	4	0.05	0.10	0.16	0.25	0.19	0.36	0.15	0.82	0.05	0.52	0.34	0.52	0.37	0.54	0.33	0.88
	<u>CoB</u>	<u>cl12</u>	118	-	2	3	-	-	0.12	0.19	0.13	0.15	0.13	0.94	-0.12	0.37	0.47	0.60	0.49	0.58	0.61	0.97
	LeG	cl123	48	-	2	6	-	0.02	0.08	0.15	0.09	0.23	0.09	0.93	-0.22	0.35	0.37	0.54	0.40	0.64	0.62	0.96

Table 2. Continued

Habitat code	Species Class	Δ QAIC	McFadden's R ²				Δ R ² MF				Spearman rho				Δ rho	Rrho					
			M1	M2	M3	M4	M1	M2	M3	M4	M1	M2	M3	M4							
			Obs	Simu	Obs	Simu	Obs	Simu	Obs	Simu	Obs	Simu	Obs	Simu	Obs	Simu					
Current velocity																					
BIB	cl12	34	-	2	6	0.01	0.05	0.09	0.12	0.10	0.14	0.09	0.91	0.12	0.38	0.36	0.53	0.41	0.52	0.29	0.82
RuR	cl1	49	-	-	1	0.01	0.04	0.08	0.13	0.09	0.13	0.08	0.86	0.03	0.39	0.40	0.53	0.40	0.55	0.37	0.98
BaBu	cl2	112	52	14	-	0.02	0.04	0.05	0.10	0.08	0.10	0.05	0.51	0.27	0.46	0.42	0.53	0.47	0.57	0.20	0.76
SqC	cl1	244	26	5	-	0.01	0.03	0.05	0.09	0.06	0.08	0.05	0.86	-0.04	0.37	0.38	0.49	0.42	0.51	0.46	0.93
GoG	cl1	192	39	-	1	0.02	0.05	0.06	0.09	0.07	0.11	0.05	0.75	0.21	0.42	0.39	0.48	0.42	0.52	0.21	0.85
SqC	cl2	96	14	-	2	0.02	0.02	0.05	0.08	0.05	0.06	0.04	0.79	0.06	0.35	0.23	0.42	0.29	0.43	0.23	0.77
BaBu	cl34	31	22	7	-	0.05	0.04	0.06	0.08	0.08	0.13	0.04	0.28	0.20	0.35	0.35	0.42	0.39	0.48	0.18	0.78
AIA	cl1	38	5	8	-	0.02	0.04	0.04	0.07	0.05	0.09	0.04	0.72	0.16	0.34	0.23	0.39	0.33	0.44	0.17	0.44
AIB	cl23	80	44	14	-	0.02	0.04	0.03	0.07	0.05	0.13	0.04	0.36	0.30	0.43	0.42	0.50	0.46	0.56	0.16	0.74
PhP	cl12	184	44	4	-	0.02	0.05	0.05	0.08	0.06	0.08	0.04	0.71	0.26	0.45	0.44	0.49	0.52	0.54	0.26	0.69
AIA	cl23	12	5	4	-	0.01	0.02	0.03	0.05	0.05	0.10	0.04	0.43	0.22	0.34	0.24	0.40	0.35	0.46	0.13	0.19
AnA	cl4	14	9	-	4	0.10	0.10	0.11	0.14	0.13	0.18	0.03	0.38	0.37	0.57	0.41	0.60	0.46	0.60	0.09	0.44
PaT	cl1	25	-	3	7	0.03	0.05	0.06	0.09	0.06	0.11	0.03	0.91	0.18	0.36	0.32	0.40	0.36	0.42	0.18	0.78
TeS	cl1	114	10	11	-	0.01	0.03	0.03	0.07	0.04	0.06	0.03	0.84	0.10	0.41	0.29	0.47	0.36	0.50	0.26	0.73
ChN	cl12	12	3	-	5	0.02	0.07	0.04	0.12	0.05	0.13	0.03	0.64	0.26	0.46	0.34	0.55	0.37	0.53	0.11	0.74
GoG	cl23	59	20	-	2	0.01	0.02	0.03	0.04	0.03	0.06	0.02	0.62	0.07	0.34	0.13	0.36	0.23	0.41	0.16	0.41
BaBu	cl1	68	46	4	-	0.03	0.05	0.04	0.06	0.05	0.08	0.02	0.33	0.27	0.47	0.32	0.50	0.41	0.55	0.14	0.39
TeS	cl2	35	28	-	1	0.02	0.03	0.02	0.03	0.04	0.07	0.02	0.22	0.17	0.36	0.14	0.35	0.29	0.42	0.12	-0.24
Dominant substratum																					
PeF	cl12	34	-	4	3	-	0.06	0.14	0.28	0.17	0.26	0.17	0.84	-0.23	0.41	0.18	0.44	0.28	0.46	0.51	0.80
AIA	cl1	28	8	-	-	0.01	0.03	0.03	0.08	0.05	0.11	0.05	0.59	0.13	0.32	0.26	0.38	0.32	0.42	0.19	0.69
SqC	cl34	11	10	8	-	0.02	0.03	0.03	0.06	0.07	0.08	0.05	0.15	0.06	0.30	0.09	0.32	0.20	0.37	0.14	0.18
LeG	cl123	17	-	3	9	-	0.01	0.03	0.09	0.03	0.10	0.03	0.97	-0.22	0.30	0.13	0.34	0.16	0.38	0.38	0.92
RuR	cl1	13	-	4	8	0.01	0.03	0.03	0.09	0.03	0.09	0.03	0.88	0.05	0.32	0.21	0.38	0.21	0.39	0.17	0.96
AIB	cl23	36	22	-	6	0.02	0.06	0.03	0.07	0.04	0.16	0.02	0.39	0.31	0.45	0.37	0.47	0.42	0.56	0.11	0.52
TeS	cl2	15	12	-	4	0.02	0.03	0.02	0.06	0.04	0.22	0.02	0.24	0.12	0.35	0.19	0.38	0.24	0.45	0.12	0.61
Substratum heterogeneity																					
PeF	cl12	10	-	4	9	-	0.59	0.08	0.22	0.08	0.24	0.08	0.94	-0.23	0.28	0.10	0.35	0.18	0.38	0.41	0.81
SqC	cl2	24	17	7	-	0.02	0.04	0.03	0.05	0.04	0.09	0.03	0.28	0.06	0.37	0.05	0.37	0.19	0.41	0.13	-0.10

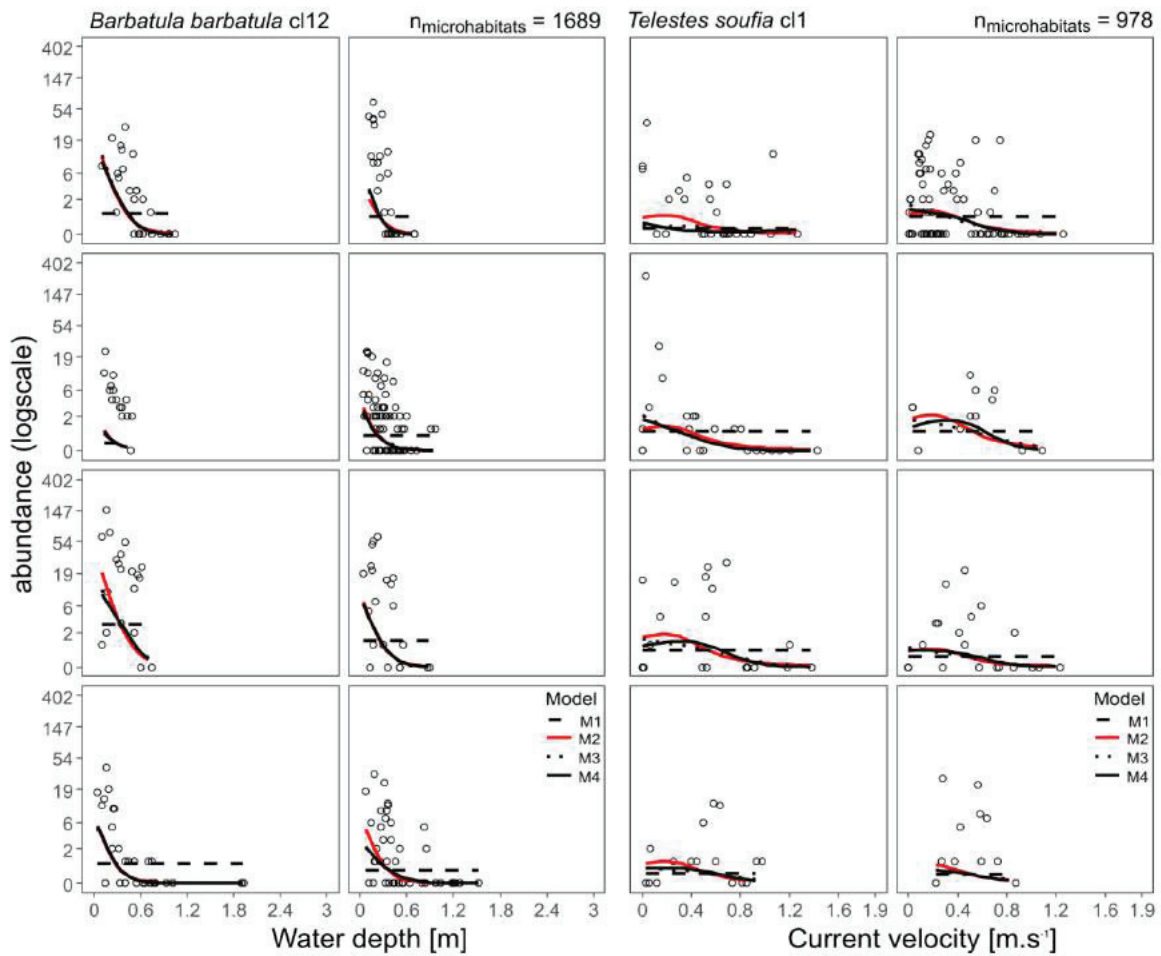


Figure 1: Observed microhabitat abundance (empty points) vs. conditional predictions of our four models (M1: black dashed lines, M2: red solid lines, M3: black dotted lines, M4: black solid lines) for the eight most abundant surveys for *Barbatula barbatula* cl12 and water depth (left) and for *Telestes soufia* cl1 and current velocity habitat (right). Each frame represents a survey. Because of their similarities (i.e. adjusted intercept and habitat selection shape by surveys), M3 and M4 lines are often superimposed on the graphs. Species codes are in Table 1.

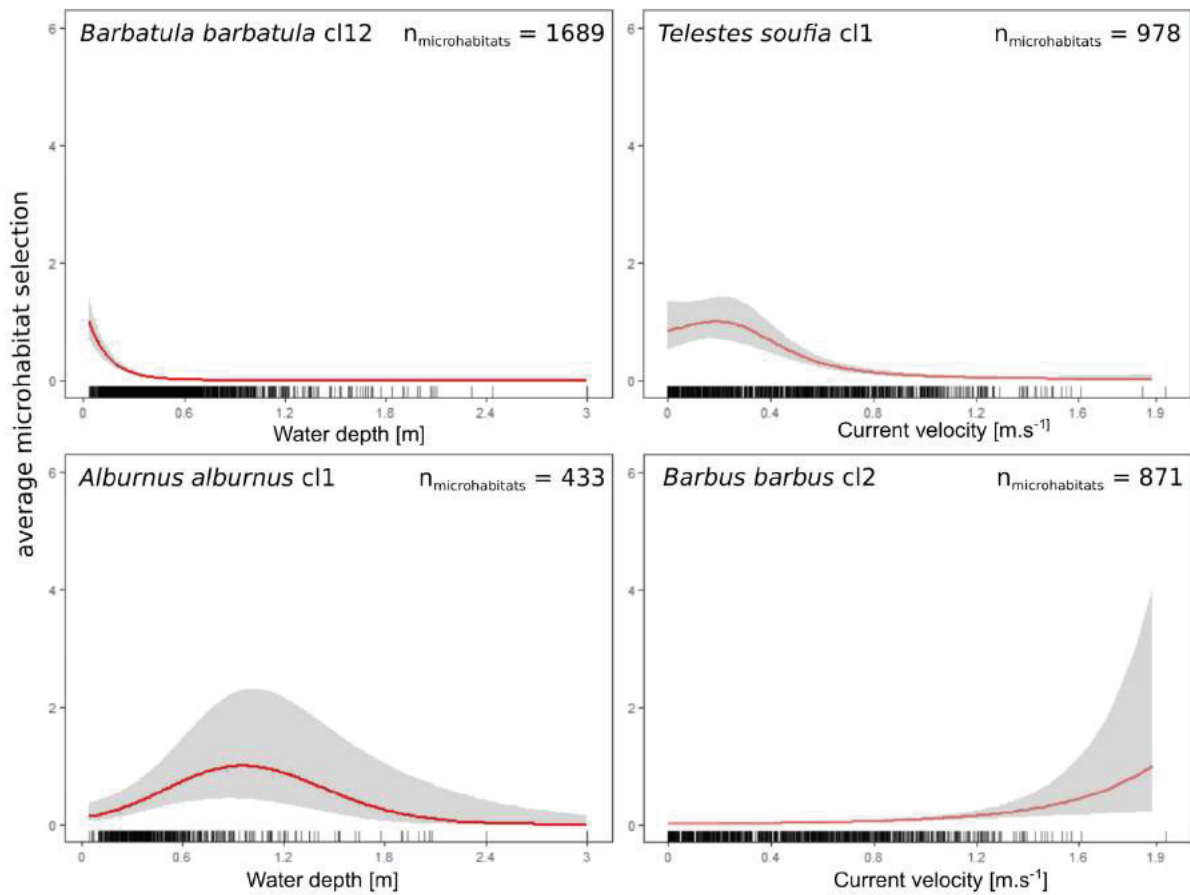


Figure 2: Marginal predictions of model M2 (red lines) with its 95-percent confidence interval (grey areas) for *Barbatula barbatula* cl12 and *Alburnus alburnus* cl1 in relation to water depth (left) and *Telestes soufia* cl1 and *Barbus barbus* cl2 in relation to current velocity (right). The Y-axis represents the average microhabitat selection corresponding to the ratio of the predicted abundance and the maximum predicted abundance of the “average” model M2. The dashes along the x-axis indicate the distribution of microhabitat characteristics used in the model. Species codes are from Table 1.

Average microhabitat selection

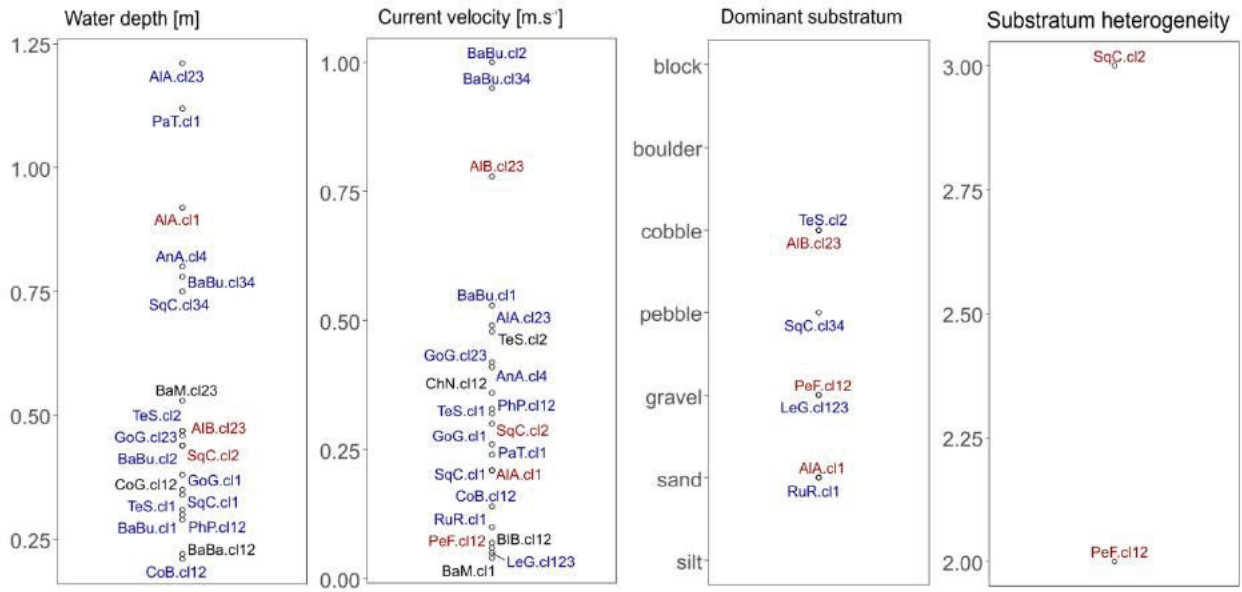


Figure 3: Average microhabitat selection corresponding to the average value of the marginal component of M2 (see examples in Fig. 2) over the range of habitat characteristics observed in our dataset. Codes of species and size classes are from Table 1. Blue codes represent specific size classes showing average microhabitat selection for two microhabitat types, red codes for three microhabitat types.

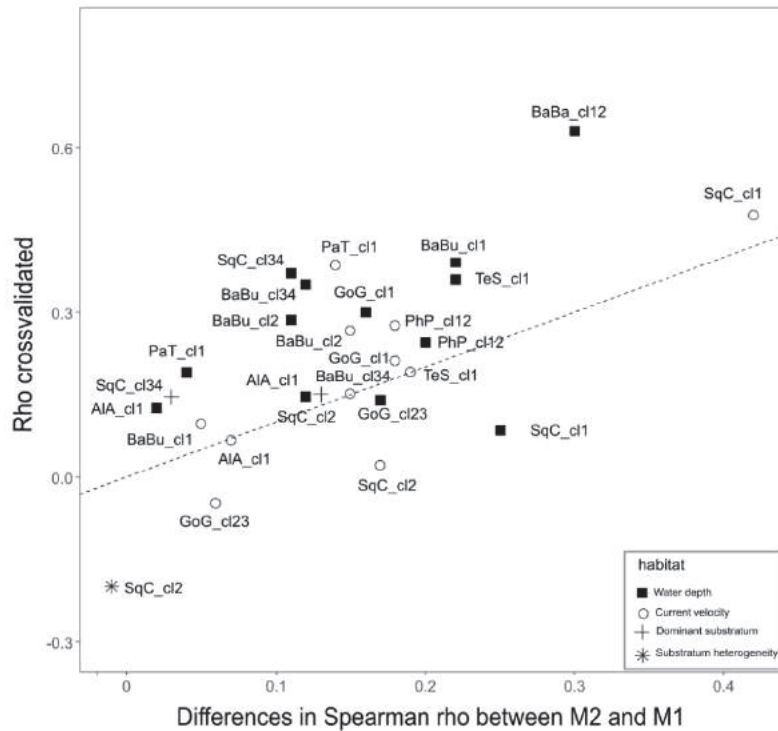


Figure 4: Distribution of Spearman rho values relating the observed ranks of abundance in surveys with predicted ranks (obtained for model M2 during our leave_one_river_out cross validations). These statistics indicate the potential of our "average" selection model M2 to predict blindly abundance ranks in an independent river. These cross-validations rho values are shown for the different specific size classes, ordered on the x-axis according to the differences of Spearman rho values between the full M2 and full M1. These differences indicate how M2 fits abundance ranks within surveys. Points indicate median values obtained for the specific size class.

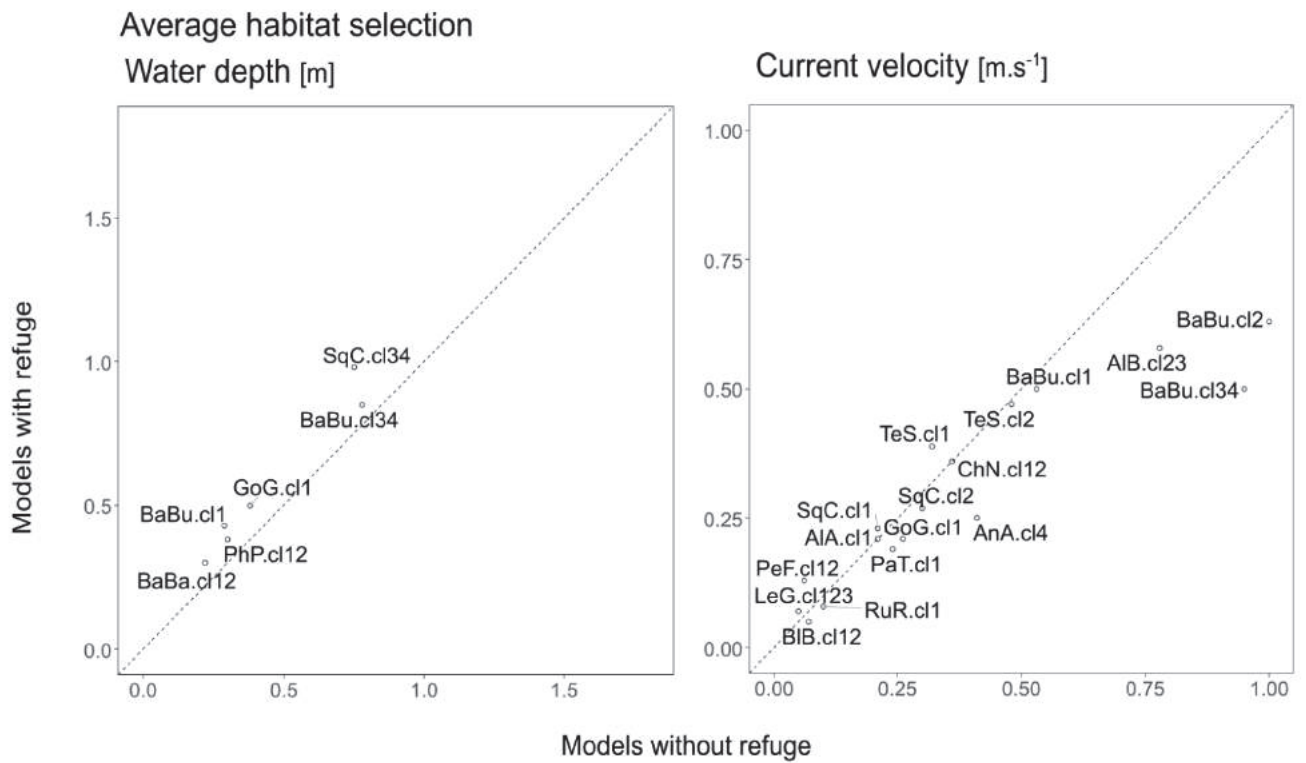


Figure 5: Comparison of the average microhabitat selected (defined as in Fig. 3) between models M2 developed without (X-axis) and with (Y-axis) refuge. Dashed lines represent $y=x$, corresponding to a similar microhabitat selection with and without refuge.

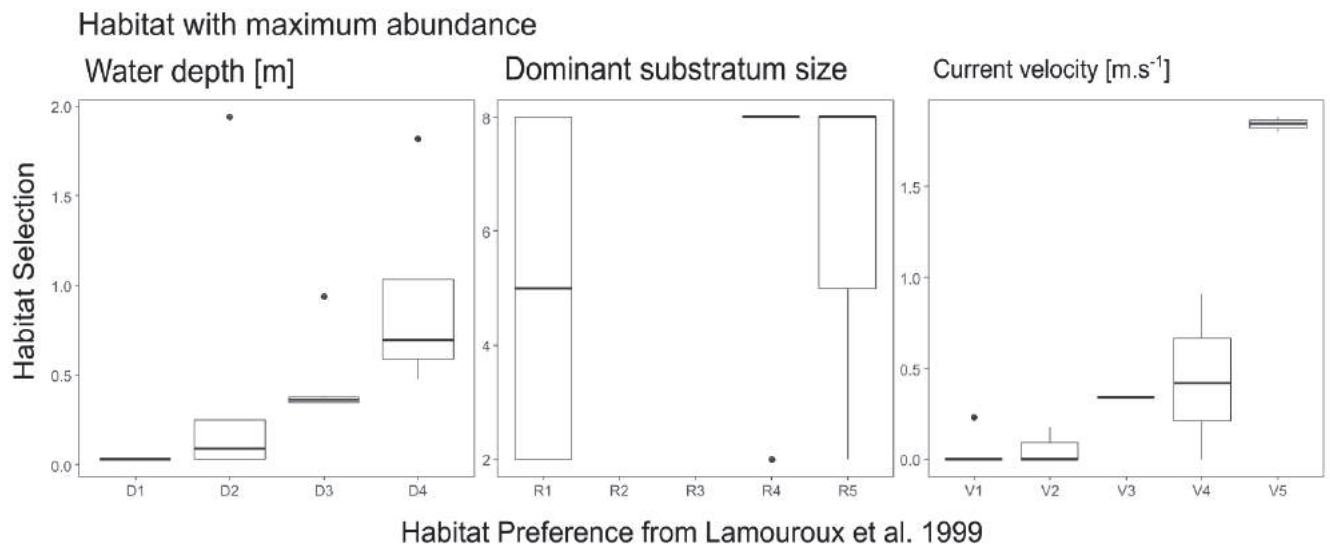


Figure 6: Comparison of habitat characteristics corresponding to maximum abundance values, between our models and those of Lamouroux *et al.* (1999). This comparison is made using the microhabitat classes from Lamouroux *et al.* (1999): **Water depth:** 0-0.2 m (D1); 0.2-0.4 m (D2); 0.4-0.8 m (D3); >0.8m (D4); **Dominant substratum:** 0-0.016 m (R1); 0.016-0.064 m (R2); 0.064-0.256 m (R3); >0.256 m (R4); large bedrocks (R5); **Current velocity** (i.e. water column water current velocity): 0-0.05 m.s⁻¹ (V1); 0.05-0.2 m.s⁻¹ (V2); 0.2-0.4 m.s⁻¹ (V3); 0.4-0.5 m.s⁻¹ (V4); >0.8 m.s⁻¹ (V5). Boxplots show the median, quartiles, 95% confidence intervals and extreme values across the different specific size classes.

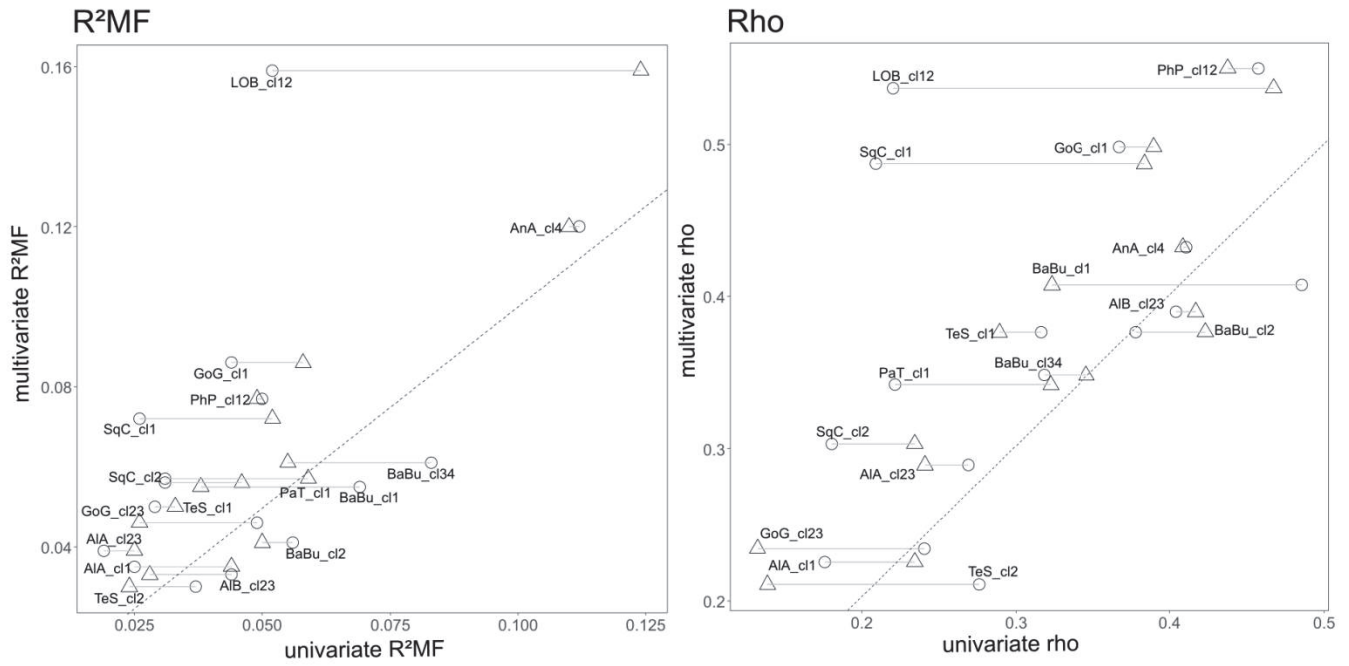


Figure 7: Comparison of univariate (X-axis) and multivariate (Y-axis) performance of model M2, indicated by McFadden's R²MF (left) and conditional Spearman's rho (right). Circles and triangles represent respectively the performance of univariate models associated with water depth and current velocity. Grey segments link the performance for water depth and current velocity for a given specific class. Dashed lines represent the Y=X axis.

Chapitre 2

Les modèles individuels de sélection du microhabitat hydraulique



Le Rhône à la centrale nucléaire du Bugey. Photo : Hervé Pella

The Rhône River at the nuclear power plant of Bugey. Photo : Hervé Pella

Chapitre 2 : Les modèles individuels de sélection du microhabitat hydraulique

1. Synthèse

Comme évoqué en introduction, la sélection d'habitat est un processus qui dépend de deux grandes composantes : une composante individuelle et une composante commune, observée chez des organismes partageant des traits communs. Après avoir développé des modèles de sélection d'habitat à l'échelle spécifique (**Chapitre 1**), représentant la composante commune de la sélection d'habitat, j'ai étudié l'influence de la composante individuelle sur ces modèles. Dans ce **Chapitre 2**, j'ai comparé des modèles développés à la fois à l'échelle individuelle et spécifique pour deux espèces natives du Rhône (cinq individus de barbeau, sept individus de chevaine) et une espèce non-native (six individus du silure). Les dix-huit individus ont été suivis à l'aide d'une technique de télémétrie hydroacoustique réalisée, entre juillet et septembre 2009, dans le cadre de la thèse de Julien Bergé (Bergé, 2012). La figure Fig.3.1 illustre les efforts humains et matériels conséquents réalisés à la fois pour déployer le système d'hydrophones, nécessaire à la réception des localisations des poissons, mais également pour marquer les individus. Toutes les méthodes sont décrites dans Bergé *et al.* (2012) et Capra *et al.* (2017).

Pour étudier la sélection d'habitat, j'ai utilisé une approche de type Resource Selection Function (RSF, $\hat{w}(x)$) largement répandue et documentée en milieu terrestre (Manly *et al.*, 2002). Il s'agit simplement d'utiliser une régression logistique pour représenter la sélection d'habitat, où la valeur 1 caractérise la localisation de l'individu dans un habitat et la valeur 0 son absence dans ce même habitat. La sélection d'habitat s'écrit alors :

$$\hat{w}(x_{ijk}) = \exp(\beta_0 + \beta_n X_{nijk} + b_{0jk} + b_{nijk} X_{nijk})$$

Avec $\{i, j, k\}$ représentant respectivement les localisations $\{i\}$, des individus $\{j\}$, de l'espèce $\{k\}$; $\{\beta_0; \beta_n\}$ représentant respectivement les interceptes fixes et les coefficients fixes de pente de la covariable X_n et $\{b_{0_{jk}}; b_{n_{ijk}}\}$ représentant respectivement les interceptes aléatoires et les coefficients aléatoires de pente de la covariable X_n .

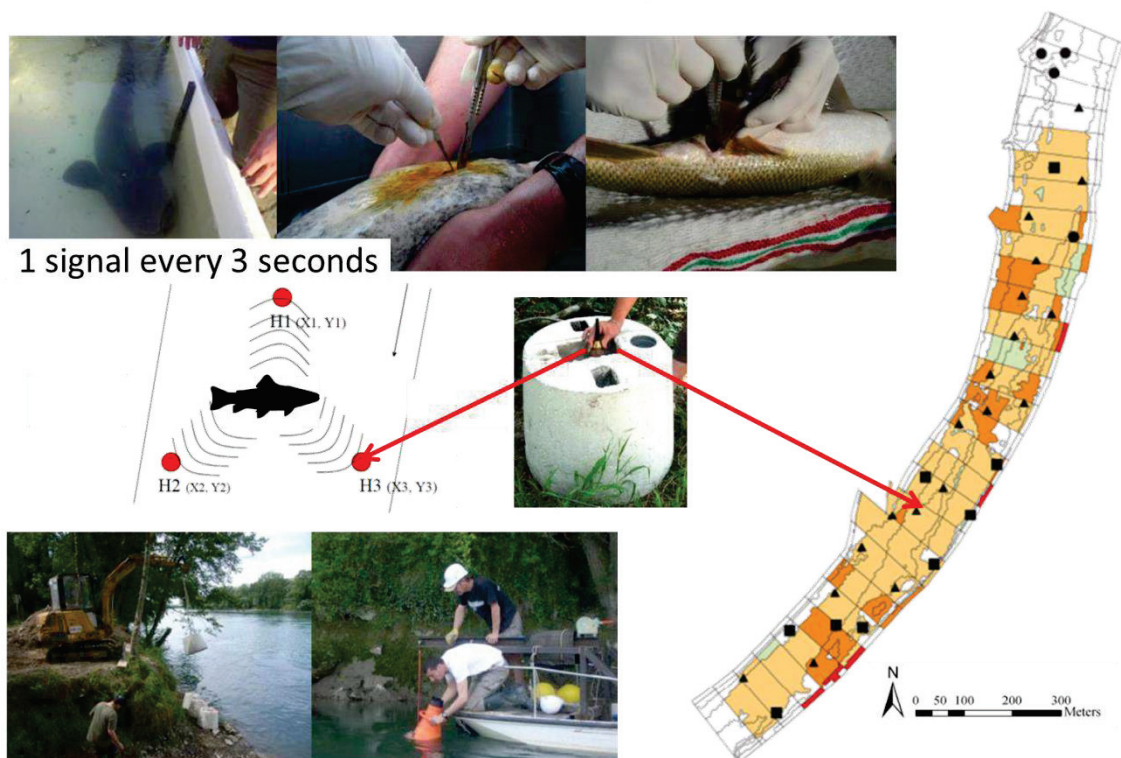


Fig. 3.1. Technique de télémétrie hydroacoustique fixe par hydrophones: (haut) marquage des poissons, (centre) système de réception des signaux par les hydrophones, (bas) installation des hydrophones.

Fig. 3.1. Fixed acoustic telemetry technique using hydrophones: (top) fish tag implantations, (middle) tag emissions received by hydrophones, (down) hydrophone installation

Dans les suivis télémétriques, où l'on observe uniquement des données de présence, les habitats disponibles sont définis par un nombre de points aléatoirement distribués dans une zone autour de la localisation de l'individu (Fig. 3.2; Manly *et al.*, 2002; Gillies *et al.*, 2006), caractérisant la pseudo-absence.

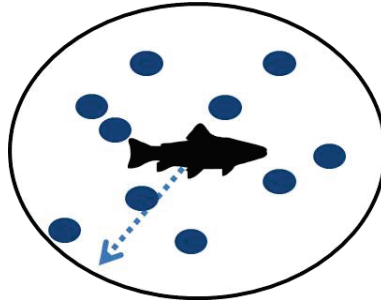


Fig.3.2. Distribution aléatoire des points de disponibilité (points bleus) avoisinant chaque localisation et caractérisant les points où le poisson est absent (pseudo-absence). La flèche bleue représente la distance maximale parcourue par le poisson entre deux localisations successives.

Fig.3.2. Random distribution of availability points (blue points), characterizing fish absence (pseudo-absence), surrounding each fish location. Dashed blue arrow indicates the radius characterizing the maximum distance between fish location and fish absence.

La définition de la disponibilité dans les modèles de sélection d'habitat étant déterminante et dépendante de l'étude (Northrup *et al.*, 2013), j'ai dans un premier temps (i) cherché à identifier la disponibilité des habitats pour cette étude. Pour cela, j'ai analysé la stabilité des estimations des coefficients de sélection obtenus par les régressions logistiques ($b_{n_{ijk}}$). L'objectif de ce chapitre a ensuite été de (ii) déterminer l'influence de la sélection individuelle de l'habitat sur les modèles spécifiques, (iii) déterminer l'influence des différents comportements des individus (c.-à-d. en mouvement ou immobile) et l'influence des variations temporelles d'un environnement caractérisé par des phénomènes d'éclusées (c.-à-d. forte variations journalières du débit) sur la sélection spécifique. Dans le paragraphe (iii), les variations de comportement et de conditions environnementales ont été étudiées en séparant l'ensemble des jeux de données en deux groupes pour le comportement (c.-à-d. en

mouvement et immobile) ou trois groupes pour les variations de débit (c.-à-d. débit croissant, débit stable et débit décroissant).

(i) Définition de l'habitat disponible

Les données de suivis individuels par télémétrie présentent la particularité de n'enregistrer que des localisations, et ne représentent ainsi pas la disponibilité des habitats autour des individus. Pour développer des modèles de sélection d'habitat, il est toutefois nécessaire de définir l'aire et la quantité des habitats disponibles autour des individus (Aarts *et al.*, 2013). Afin de recréer cette disponibilité, deux paramètres vont être nécessaires : le rayon de localisation autour de l'individu et le nombre de points d'absence considéré (Fig 3.2).

Pour déterminer la disponibilité d'habitat dans cette étude, j'ai évalué la stabilité des estimations des paramètres de sélection issus de modèles construits indépendamment pour les dix-huit individus considérés dans Capra *et al* (2017) et pour trois variables d'habitat (c.-à-d. la hauteur d'eau, la vitesse moyenne du courant et le type de substrat). Au total, 54 combinaisons (rayon x nombre de points aléatoires) d'habitats disponibles ont donc été comparées.

Afin d'évaluer l'influence du rayon de définition de l'habitat disponible, j'ai considéré six rayons allant de (d1) une distance de 20 m, représentant deux fois l'erreur moyenne de localisation par le système d'hydrophone, à (d2) une distance de 40 m, représentant quatre fois l'erreur de localisation, à (d3) une distance intermédiaire de 100 m, à (d4) une distance de 300 m, représentant la distance maximale parcourue entre deux points de localisations, à (d5) une distance intermédiaire de 1000 m et à (d6) une distance de 2000 m permettant de couvrir l'ensemble du site d'étude dont la longueur totale est de 1740 m.

Afin d'évaluer l'influence du nombre de points distribués aléatoirement dans l'aire de disponibilité, j'ai considéré pour chaque localisation neuf valeurs de points allant de 1 à 40 points. Les valeurs {1 ; 2 ; 3 ; 4 ; 5 ; 10} sont habituellement utilisées dans les études de suivis en milieu terrestre (ex. Valeix *et al.*, 2009; Northrup *et al.*, 2013; Leclerc *et al.*, 2015). La valeur {20} représente le seuil minimal de points aléatoires conseillés par Northrup *et al.* (2013) lors de suivis horaires. Enfin, les valeurs {30 ; 40} représentent respectivement 1.5 et 2 fois la valeur seuil conseillée. En présence d'un nombre insuffisant de points caractérisant la disponibilité, les estimations de la sélection d'habitat sont instables, mais le temps de calcul est court. En présence d'un nombre élevé de points caractérisant la disponibilité, les estimations de la sélection d'habitat sont stables, mais le temps de calcul est long, et peut aller jusqu'à plusieurs semaines. L'intérêt de cette étude est de déterminer un nombre de points permettant d'obtenir des estimations stables de la sélection d'habitat tout en considérant un temps de calcul raisonnable (c.-à-d. moins d'une semaine).

Afin d'obtenir des valeurs des habitats précises (hauteur, vitesse, type de substrat), les points de disponibilité ont été aléatoirement échantillonnés parmi les 15 157 nœuds utilisés pour définir le maillage du modèle hydraulique du secteur d'étude (Capra *et al.*, 2011). En effet, ces nœuds présentent l'avantage d'avoir des variables hydrauliques fiables, qui ont été validées après estimations par des données de terrain. Ainsi, dans l'aire définie par le rayon de 20 m (d1), moins de 10 nœuds du maillage sont présents, et par conséquent les valeurs de pseudo-absence de {10 ; 20 ; 30 ; 40} n'ont pas pu être testées. De même, l'aire définie par le rayon de 40 m (d2) comporte moins de 40 nœuds, et par conséquent la valeur de pseudo-absence {40} n'a pas pu être testée. Les estimations de ces variables hydrauliques aux points de pseudo-absence ont été réalisées par Hervé Pella (Irstea RiverLy – Dynam) et sont dépendantes des débits du secteur d'étude au moment de la localisation de l'individu.

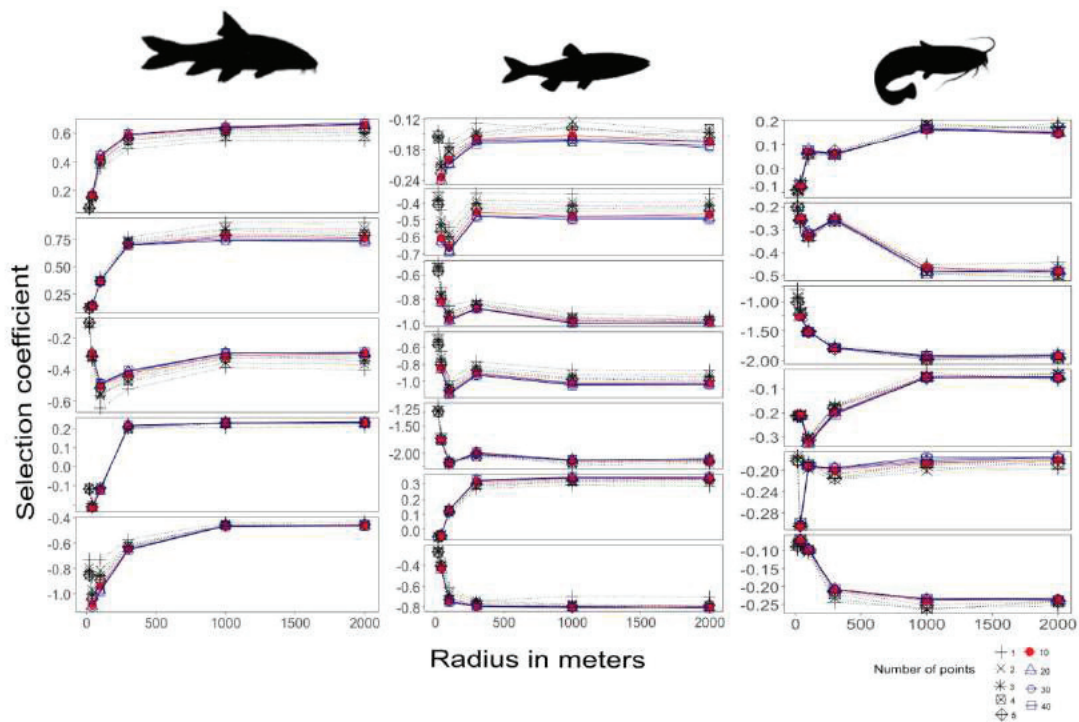


Fig. 3.3. Evolution des coefficients de la sélection d'habitat pour la hauteur d'eau en fonction des différentes distances considérées pour caractériser la disponibilité des 18 individus étudiés (5 barbeaux, gauche, 7 chevaines, centre, et 6 silures, droite). Chaque ligne représente le nombre de points utilisés pour générer les points d'absence : les lignes noires indiquent les plus faibles valeurs de {1 ; 2 ; 3 ; 4 ; 5} points, la ligne rouge indique la valeur considérée dans l'étude de {10} points, et les lignes bleues indiquent les plus fortes valeurs de {20 ; 30 ; 40} points.

Fig. 3.3. Evolution of selection coefficient for water depth habitat in function of different distances considered to characterize availability surrounding each 18 individuals studied (5 barbels, left; 7 chubs, middle; 6 catfishes, right). Each line represents the number of points used to generate absence locations: black lines indicate lower values of points {1; 2; 3; 4; 5}, red line indicates the value used in our study {10}, blue lines indicate higher number of points {20; 30; 40}.

La figure Fig. 3.3 illustre les estimations des coefficients des régressions logistiques pour chacun des dix-huit individus (lignes) en fonction des trois espèces (colonnes) pour la variable de la hauteur d'eau. Pour tous les individus, et quel que soit le nombre de pseudo-absence considéré, les estimations des coefficients se stabilisent à partir d'un rayon de 1000 m. De même, les estimations des coefficients se stabilisent à partir de 10 points aléatoirement distribués dans l'aire de disponibilité. Des résultats

similaires ont été observés pour les variables de la vitesse moyenne dans la colonne d'eau et du type de substrat et ne sont pas détaillés ici.

L'ensemble de cette comparaison de la définition de la disponibilité m'a permis de définir de manière fiable la disponibilité des habitats autour des individus. Ces résultats suggèrent, qu'entre deux localisations successives, les individus de cette étude ont été capables de se déplacer et de choisir leurs habitats dans un rayon de 1000 m.

(ii) Influence de la sélection individuelle

La sélection d'habitat est un processus fortement dépendant de la sélection individuelle. En effet, nous avons pu mettre en évidence l'influence de cette composante sur les modèles de sélection spécifique (Capra *et al.*, 2017), à partir de modèles à effets aléatoires développés avec des données du suivi de dix-huit individus issus de trois espèces différentes (cinq barbeaux, six silures, sept chevaines).

En pratique, à partir de la définition des habitats disponibles du paragraphe (i), j'ai développé 14 modèles de régression logistique à effets aléatoires sur les espèces et sur les individus nichés dans les espèces (c.-à-d. un individu appartenant à une seule espèce). Ces modèles reliaient les localisations et pseudo-absences d'un individu dans un habitat caractérisé par 7 variables hydrauliques estimées à chaque point: 2 variables représentant les conditions hydrauliques immédiates (la vitesse moyenne dans la colonne d'eau et la hauteur d'eau), 3 variables représentant la variabilité temporelle de la disponibilité des habitats, jusqu'à quinze jours avant la localisation (durée d'assèchement du point, coefficient de variation de la vitesse, vitesse maximale observée), et 2 variables représentant les conditions thermiques et topographiques (température de l'eau et type de substrat).

Les résultats obtenus ont confirmé la complexité du processus de sélection d'habitat et l'importance des différents niveaux hiérarchiques de cette sélection. En effet, en comparant les critères d'Akaike des différents modèles combinant les variables d'habitat, le modèle le plus complet (c.-à-d. incluant les variables hydrauliques immédiates, les variables à quinze jours et les variables thermiques et topographiques) est celui qui permet de représenter le mieux la sélection d'habitat à l'échelle individuelle. En comparant les déviations expliquées (c.-à-d. les différences de déviance entre un modèle et un modèle nul, n'incluant aucune variable) du modèle le plus complet avec le modèle supposant une absence de sélection, le modèle complet permet d'expliquer 28 % de la déviance totale. Cette valeur de déviance expliquée a priori faible est liée à la structure des données et à la définition des habitats disponibles.

Concernant l'utilisation de l'habitat, ces résultats montrent que les individus sélectionnent des habitats situés le long des berges malgré des conditions environnementales à risques : à savoir un fort risque d'assèchement et de fortes variations de la vitesse du courant. Ces individus semblent éviter ainsi le chenal principal du fleuve.

Malgré le fort effet individuel, les sélections spécifiques d'habitat restent pertinentes et représentent bien la sélection d'un individu moyen. En effet, le modèle marginal (c.-à-d. la moyenne pondérée des modèles individuels ou modèles conditionnels) explique déjà 21 % de la déviance expliquée, tandis qu'un modèle supposant une absence de sélection d'habitat en explique 16 %. Ces résultats se confirment également avec les graphiques des prédictions spécifiques (ou prédictions marginales) et des prédictions individuelles (ou prédictions conditionnelles) par variable environnementale que l'on retrouve dans la Fig. 7 de Capra et al. (2017). En effet, on observe une convergence des sélections entre les individus d'une même espèce malgré la présence de certains individus divergents.

(iii) Influence du comportement et des variables environnementales sur la sélection d'habitat

Pour étudier l'influence du comportement sur la sélection d'habitat, nous avons séparé le jeu de données en deux sous-groupes : le premier est caractérisé par des localisations où l'individu est considéré comme immobile (c.-à-d. ne se déplaçant pas au-delà d'une distance de 40 mètres durant 5 minutes), le second est caractérisé par des localisations où l'individu est considéré comme en mouvement (c.-à-d. se déplaçant d'au moins 40 mètres pendant 5 minutes). En mouvement, les individus vont sélectionner en moyenne des habitats plus risqués et soumis à de fortes variations environnementales, caractérisés par de plus fort risques d'assèchement, de plus fortes variations de vitesse et de plus fortes valeurs de vitesse maximale (voir Fig. 8 dans Capra et al. 2017).

Selon les variations de débit (c.-à-d. débit croissant, stable ou décroissant), les individus sélectionnent les habitats les moins contraignants. En effet, lorsque le débit monte, les individus sélectionnent des habitats présentant de plus fortes valeurs de vitesse moyenne instantanée, mais présentant des risques d'assèchement et des valeurs de vitesse maximale plus faibles (voir Fig. 8 dans Capra et al. 2017).

2. Article



Fish habitat selection in a large hydropeaking river: Strong individual and temporal variations revealed by telemetry



Hervé Capra ^{a,*}, Laura Plichard ^a, Julien Bergé ^{a,1}, Hervé Pella ^a, Michaël Ovidio ^b, Eric McNeil ^c, Nicolas Lamouroux ^a

^a IRSTEA, UR MALY, Laboratory Dynam, 5 rue de la Doua, - BP 32108, F-69616 Villeurbanne Cedex, France

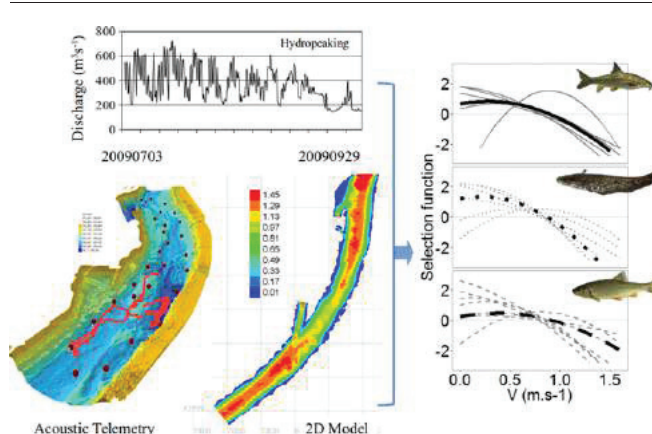
^b University of Liège, Applied and Fundamental Fish Research Center (AAFISH), Biology of behaviour Unit, Laboratory of Fish Demography and Hydroecology, 22 Quai Van Beneden, 4020 Liège, Belgium

^c HydroQuébec, 75 Boulevard René-Lévesque O, Montréal, QC H2Z 1A4, Canada

HIGHLIGHTS

- Managing hydropeaking in rivers requires understanding dynamic ecological responses.
- We continuously tracked 18 individual fish in a large hydropeaking river.
- The dynamics of hydraulic and thermal microhabitats was modeled.
- Individual habitat selection varied with time and with current and past hydraulics.
- Hydropeaking may force individuals to adopt a least-constraining strategy.

GRAPHICAL ABSTRACT



ARTICLE INFO

Article history:

Received 3 August 2016

Received in revised form 28 September 2016

Accepted 20 October 2016

Available online 10 November 2016

Editor: D. Barcelo

Keywords:

Acoustic telemetry
2D hydrodynamic model
Habitat preferences
Fish individual behavior
Hydropower impacts

ABSTRACT

Modeling individual fish habitat selection in highly variable environments such as hydropeaking rivers is required for guiding efficient management decisions. We analyzed fish microhabitat selection in the heterogeneous hydraulic and thermal conditions (modeled in two-dimensions) of a reach of the large hydropeaking Rhône River locally warmed by the cooling system of a nuclear power plant. We used modern fixed acoustic telemetry techniques to survey 18 fish individuals (five barbels, six catfishes, seven chubs) signaling their position every 3 s over a three-month period. Fish habitat selection depended on combinations of current microhabitat hydraulics (e.g. velocity, depth), past microhabitat hydraulics (e.g. dewatering risk or maximum velocities during the past 15 days) and to a lesser extent substrate and temperature. Mixed-effects habitat selection models indicated that individual effects were often stronger than specific effects. In the Rhône, fish individuals appear to memorize spatial and temporal environmental changes and to adopt a “least constraining” habitat selection. Avoiding fast-flowing midstream habitats, fish generally live along the banks in areas where the dewatering risk is high. When discharge decreases, however, they select higher velocities but avoid both dewatering areas and very fast-flowing

* Corresponding author.

E-mail addresses: herve.capra@irstea.fr (H. Capra), laura.plichard@irstea.fr (L. Plichard), berge@ecotec.ch (J. Bergé), herve.pella@irstea.fr (H. Pella), m.ovidio@ulg.ac.be (M. Ovidio), mneil.eric@hydro.qc.ca (E. McNeil), nicolas.lamouroux@irstea.fr (N. Lamouroux).

¹ Present address: ECOTEC Environnement SA, Rue François-Ruchon 3, CH – 1203, Genève, Suisse.

midstream habitats. Although consistent with the available knowledge on static fish habitat selection, our quantitative results demonstrate temporal variations in habitat selection, depending on individual behavior and environmental history. Their generality could be further tested using comparative experiments in different environmental configurations.

© 2016 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Most models of physical habitat suitability in river reaches are based on “preference” models (Johnson, 1980) that reflect microhabitat selection by fish and invertebrates (Ahmadi-Nedushan et al., 2006; Lamouroux et al., 2010; Dunbar et al., 2012). Preference models generally predict changes in abundance or occurrence of aquatic taxa (e.g. species, life stages, guilds) as a function of static hydraulic (e.g., current velocity, water depth, bed shear stress), substrate or thermal characteristics of microhabitats at the time of sampling (Lamouroux et al., 1999; Mérigoux et al., 2009). Some preference models transfer well across rivers (Lamouroux et al., 1999, 2013; Dolédec et al., 2007) and “regional” preference models, built from data collected in multiple rivers, have been successfully used to predict changes in taxa abundance in reaches after flow restoration (Lamouroux et al., 2015).

Preference models have been frequently criticized, for example because they generally do not account for biotic interactions and habitat dynamics (Lancaster and Downes, 2010) and have weak statistical bases (Guay et al., 2003). Although these aspects are less discussed, preferences also vary according to individual behavior (Enders et al., 2009) and the overall available habitat conditions at scales larger than the microhabitat (Mérigoux and Dolédec, 2004; Vilizzi et al., 2004). More generally, individual habitat selection depends on species, individual size, and type of activity (e.g., feeding, resting or breeding). Fish habitat selection may also depend on learning processes based on individual experience or observations and it is being done over a large range of spatial and temporal scales (Patton and Braithwaite, 2015). Furthermore, individual habitat selection depends on the perception of the neighboring environment (Bleckmann and Zelick, 2009) compared to the knowledge of suitable habitat conditions (e.g. refuges, feeding spots; Reeb, 1996; Braithwaite and Burt De Perera, 2006). Therefore, individual sensitivity, experience, and perception of the past and current environmental conditions should influence habitat selection.

Understanding variations in habitat selection is particularly important when the environment is spatially and temporally variable as in stream reaches subject to hydropeaking (i.e. rapid changes in discharge caused by hydropower plants) or local warming (e.g. industrial cooling water discharge). In particular, hydropeaking generates sub-daily alterations of flow magnitude, timing, durations and ramping rates (water depth changes of often several dozen cm h⁻¹; Halleraker et al., 2003; Courret et al., 2012; Schmutz et al., 2015). Such unpredictable variations strongly influence aquatic populations and communities (Lauters et al., 1996; Steele and Smokorowski, 2000; Wüest, 2012; Bruno et al., 2013; Gandini et al., 2014; Person et al., 2014). High ratios between peak and base flow during hydropeaks, high up-ramping and down-ramping rates and heterogeneous bed forms in dewatered areas generally increase the probability of fish stranding and the need of forced movements (e.g. between feeding zones and refuges) (Valentin et al., 1995; Halleraker et al., 2003; Tuhtan et al., 2012; Hauer et al., 2014). However, field evidence of individual responses to hydropeaking remains limited.

Telemetry has been used to understand individual fish habitat selection under hydropeaking environments in medium to large-sized rivers (e.g. De Vocht and Baras, 2005; Taylor et al., 2014; Li et al., 2015). In particular, acoustic telemetry is well suited for analyzing how habitat selection varies between individuals, between activity types (e.g. resting vs. moving fish) and depending on the global (e.g. direction of discharge change) or local (e.g. microhabitat hydraulics) environment. In large

hydropeaking rivers, however, fixed acoustic telemetry studies remain challenging due to (1) the difficulty to implement these techniques in deep and fast-flowing conditions (Bergé et al., 2012; Li et al., 2015) and (2) the difficulty to describe unsteady (i.e. varying with discharge) two-dimensional hydraulics in these rivers, which are of major importance for understanding and mitigating the effects of hydropeaking (Hauer et al., 2014; Person et al., 2014; Schmutz et al., 2015).

This paper describes an original analysis of fish microhabitat selection in the spatially heterogeneous and temporally variable hydraulic and thermal conditions of a large hydropeaking river (Rhône River at Bugey, France) locally warmed by the cooling system of a nuclear power plant. We used modern fixed acoustic telemetry techniques to survey 18 fish individuals over a three-month period (03 July–29 September 2009), signaling their position every c. 3 s (Bergé et al., 2012). Individuals belonged to two dominant native cyprinids (barbel: *Barbus barbus*, and chub: *Squalius cephalus*) and an exotic species (wells catfish: *Silurus glanis*; hereafter, catfish; Poulet et al., 2011). The dynamics of microhabitat hydraulics and water temperature within the study reach (1.8 km long) were described using an unsteady two-dimensional hydraulic model (Capra et al., 2011), and bed particle size was mapped. We used mixed-effect models to analyze how individual microhabitat selection depended on the current microhabitat conditions (hydraulics, temperature and substrate grain size) and the dynamic history of microhabitat hydraulics over the previous 15 days. To infer temporal changes in habitat selection, we repeated our analyses for subgroups of data corresponding to different directions of discharge changes (stable, increasing or decreasing) and fish activities (resting or moving).

2. Material and methods

2.1. Study site

The Rhône River has a catchment of 98,556 km² and a mean annual discharge of 1720 m³ s⁻¹ at the river mouth (Olivier et al., 2009). Our study reach is 1.8 km long and 140 m wide (at a mean discharge of 465 m³ s⁻¹) and is situated 363 km upstream from the river mouth, near the Bugey nuclear power plant (45°47'44"N; 5°16'25"E; Fig. 1). The hydrological regime at Bugey is a glacial-nival regime influenced by numerous hydropower plants (nine between Lake Geneva and Bugey). The mean daily discharge is generally between 182 m³ s⁻¹ (exceeded 95% of the time) and 908 m³ s⁻¹ (exceeded 5% of the time), according to hourly data measured by the “Compagnie Nationale du Rhône” (between 1987 and 2014). Hydropower plants have a moderate influence on daily discharge but generate high sub-daily discharge variations (generally around 150 m³ s⁻¹ and occasionally >500 m³ s⁻¹) for peak hydroelectricity production (Fig. 2). Discharge is more stable during week-ends and during low flow periods (early fall). The mean annual water temperature at the upstream part of our study reach is 12.2 °C, with daily temperatures between 4.6 °C (exceeded 95% of the time) and 21.5 °C (exceeded 5% of the time) according to continuous data measured by “Electricité de France” between 1980 and 2014. Water turbidity recorded in 2009 ranged between 9.5 mg L⁻¹ in February and 81 mg L⁻¹ in November (Roger et al., 2010; for recent years: <https://bdoh.irstea.fr/observatoire-des-sediments-du-rhone>).

A nuclear power plant located on the right bank of the study reach abstracts c. 100 m³ s⁻¹ at the upstream end of our study reach to cool its four reactors, and discharges warmed water (between 7 °C and 10 °C warmer than the upstream water) at two different locations

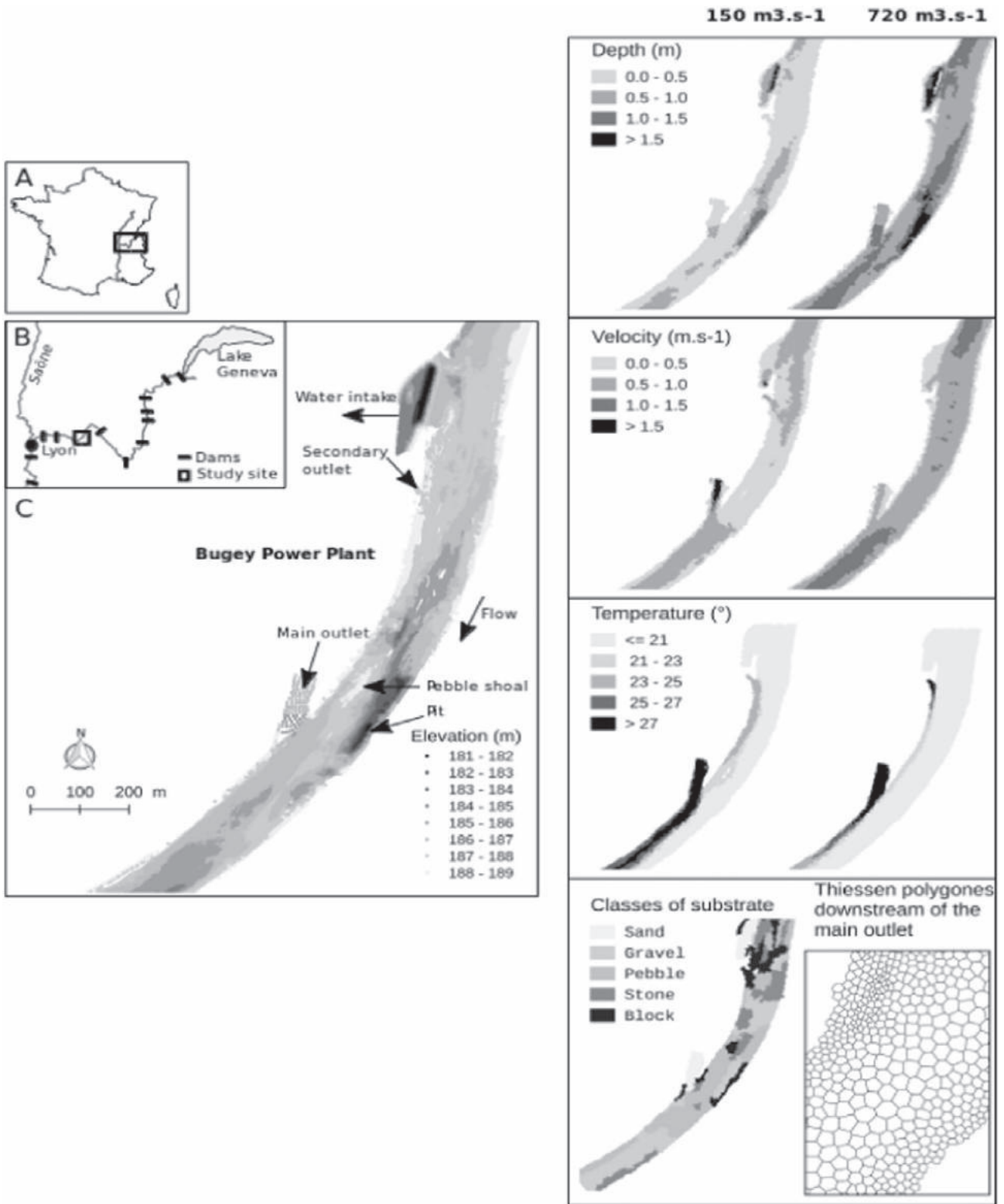


Fig. 1. Localization of the study reach and maps of its environmental characteristics (water depth, depth-averaged velocity, water temperature for an upstream temperature of 20.3 °C, substrate) at two different discharge rates (150 and 720 m³ s⁻¹). The last panel shows an example of cells used for the hydrodynamic modeling (Thiessen polygons near the downstream outlet of the nuclear power plant). The limits of substrate classes correspond to particle diameters <0.002 m, <0.016 m, <0.064 m, <0.256 m and >0.256 m.

(one secondary outlet of c. 10 m³ s⁻¹, 500 m upstream the main outlet of c. 90 m³ s⁻¹, Fig. 1). Warm water discharges create a strong transversal temperature difference between the left and the right bank, without vertical thermal stratification (Capra et al., 2011; Fig. 1).

2.2. Fish sampling, tagging and tracking

In June 2009, after the reproduction period of the species studied, an initial total of 94 fish belonging to 8 species were captured by

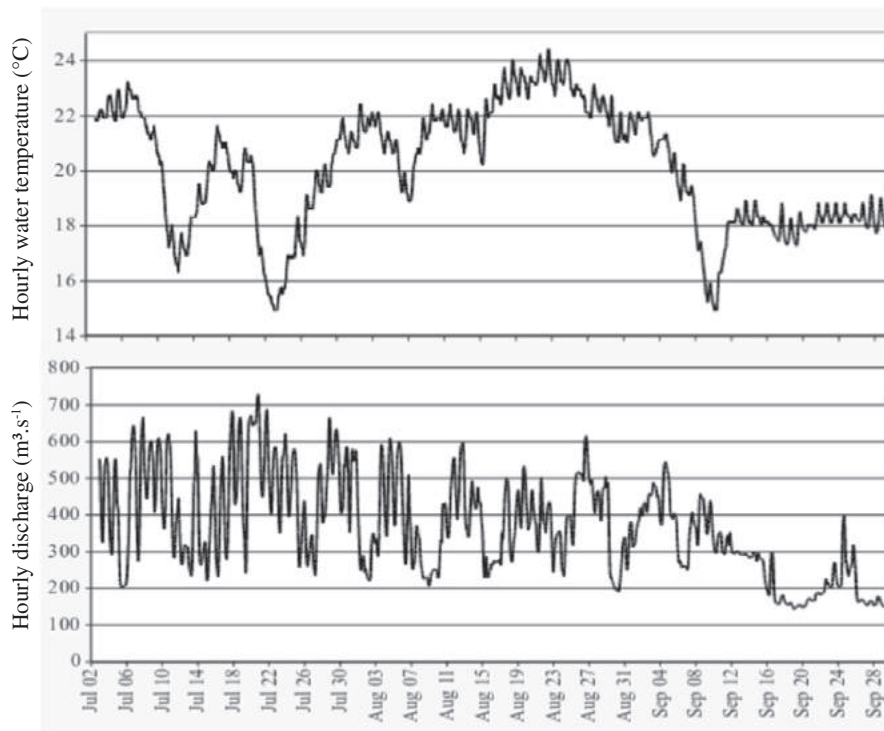


Fig. 2. Hourly upstream water temperature ($^{\circ}\text{C}$) and hourly discharge ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$) at the study reach during the experiment (3 July–29 September 2009).

electrofishing and net fishing over the entire reach. Most individuals (61/94) belonged to the three species considered herein and the 18 individuals most frequently localized were involved in analyses. The 18 individuals (five barbels, six catfishes and seven chubs) were localized during the three months (3 July–29 September 2009) of experiment, although fewer positions were recorded after August 20. Their total lengths ranged from 302 to 528 mm for barbel, from 367 to 1050 mm for catfish and from 248 to 486 mm for chub. Fish were placed in stabilization tanks for at least 1 h. We implanted acoustic tags in the intra-peritoneal cavity of the fish following the methods of Ovidio and Philippart (2002). We anaesthetized fish with a solution of AQUI-S® (0.08 ml L^{-1} ; AQUI-S, NZ Ltd.) and injected them an antibiotic (Marbocyl 2%) in the dorsal muscle to reduce risks of post-operative infection. The weight of the tags used (frequency of 307 KHz; transmission power level of 155 dB over $1 \mu\text{Pa}$ at a distance of 1 m, Hydroacoustic Technology Inc., Seattle, Wash.) ranged from 0.65 to 24 g depending on fish weight, so that tag weight was $<2\%$ of fish weight (Winter, 1983; Brown et al., 1999). For a given emission period, ranging in our study from 2995 to 3884 milliseconds (ms), the duration of tag emission varied from 20 days to 3 years depending on tag weight (i.e. number of batteries). One hour following surgery and after regaining equilibrium, fish were released at their capture location.

A fixed acoustic telemetry system was used to track fish in two dimensions (i.e. without vertical dimension) throughout the reach. The fish were monitored by using 28 fixed hydrophones (Hydroacoustic Technology Inc. HTI, Seattle, Wash.) installed at predefined positions chosen to target continuous tracking throughout the entire reach (Bergé et al., 2012). The installation of these hydrophones, each mounted on a 300 kg concrete block to prevent drift, required considerable field effort and c. 16 km of acoustic cables (for conveying sound waves and electricity). Bergé et al. (2012) analyzed the detection probability and positioning error of tags under the same listening conditions as the present study. They varied throughout the reach as a function of (1) the location of the tag relative to hydrophones, (2) the configuration of the hydrophones used to triangulate tag signals, and (3) the calibration of the two proprietary software used for triangulation (Acoustic

Tag Software Suite, HTI). Using the best software calibration identified by Bergé et al. (2012), the detection probability varied between 0 and 80% (see maps in Bergé et al., 2012), with lower probabilities along the banks and at the extreme ends of the reach. The positioning error was c. 4 m in the channel and c. 10 m along the banks.

To reduce the influence of spatiotemporal autocorrelation of localizations (received every c. 3 s in favorable areas) and discontinuities of the signal (in less favorable areas) on our analyses of habitat selection, we decided to discretize the localizations in space and time. For that purpose, we superimposed a regular grid of 1050 squared cells ($20 \times 20 \text{ m}$) on the reach, and discretized the duration of the study using 5 mn time steps. For each individual fish, we retained (randomly) only one position per (cell \times 5 mn) combination as an elementary habitat use. The dimension of cells ($20 \times 20 \text{ m}$) was chosen to be larger than the positioning error described above, and the 5 mn time step was judged as sufficient for the fish to potentially move to different habitats. Each habitat use by fish was assigned a “resting” or “moving” behavior, “resting” corresponding to the cases when only one or two adjacent cells were used during the 5 mn time step.

2.3. Habitat characteristics

A “2D” unsteady hydraulic model of the reach (i.e., a two-dimensional model considering the longitudinal and lateral variations of depth-averaged velocities and accounting for discharge variations) was calibrated and validated for discharge rates between 150 and $850 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Telemac 2D model, calibration details in Capra et al., 2011). In short, the model was based on (1) a digital elevation model derived from extensive field measurements of topography and multi-beam bathymetry (an average of four measuring points per m^2 , Pella et al., 2007), (2) a hourly discharge (respectively, water level) time series as upstream (respectively, downstream) boundary conditions, (3) rating curves (water surface–discharge relationships) made at six locations for six regular calibration discharges between 190 and $850 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ and five regular validation discharges between 150 and $725 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, (4) calibrated roughness coefficients (Manning) that varied between

0.009 and 0.045 along the reach (between locations of water level measurements) and with discharge and (5) velocity measurements along cross sections made at six different discharge rates between 363 and 480 m³ s⁻¹. Overall, errors on water depth estimations were below 1 cm across all calibrations discharges, and errors on depth-averaged velocities were below 0.1 m s⁻¹ across the reach (Capra et al., 2011). The substrate composition was mapped using a combination of visual observations from a boat and high resolution aerial photographs and was assigned to one of five ordinal classes: sand, gravel, pebbles, stones and blocks.

The Telemac 2D model also had a component (Hervouet, 1999) that allowed us to simulate water temperature conditions across the reach. Calibration of this current-induced transport and dispersion model was based on (1) hourly temperature and discharge data measured upstream from the reach and at the outlets of the nuclear plant and (2) temperature measurements at different cross sections over the study reach. The validation process (at different cross sections and comparison with aerial IR picture) showed that differences between simulated and measured water temperature were below 0.5 °C. Finally, the unsteady 2D model provided estimates of microhabitat hydraulics, temperature and substrate at any time during the survey (see hourly discharge time series in Fig. 2) and at each of 15,157 nodes distributed throughout the reach (Capra et al., 2011).

When analyzing fish habitat selection, we described microhabitat conditions at each estimated tag position using three groups of physical variables. The first group, “Hyd_current”, described current hydraulic conditions and included the commonly used (e.g. Lamouroux et al., 1999) depth-averaged velocity (V , m s⁻¹) and water depth (D , m). In particular, we expected barbels to use faster-flowing habitats than the individuals of other species (Lamouroux et al., 1999; Riffart et al., 2009). The second group, “Hyd_15days”, described the recent hydraulic history at the tag position and included the drying duration (D_{dew} , h), the coefficient of variation of flow velocity (CV_V , dimensionless and log-transformed) and the maximum flow velocity (V_{max} , m s⁻¹) over the past 15 days. We expected that individuals would avoid habitats that are frequently dewatered, have high V_{max} and CV_V (Tuhtan et al., 2012; Hauer et al., 2014; Taylor et al., 2014). Finally, the third group “T_Substrate” described the current temperature conditions (T , °C) and substrate grain size (S , expressed as an ordinal class number between 1: sand and 5: blocks) that also potentially influence habitat selection (Geist et al., 2005; Slavík et al., 2007; Cocherell et al., 2011; Hauer et al., 2014). In particular, we expected that catfish would use warmer habitats than the other species (Copp et al., 2009). For all species, we expected that large substrate grain size would be selected as hydraulic shelter. Note that depth temporal variations were not considered in the “Hyd_15days” group, because they are much more homogeneous spatially than variations in velocity; thus, they are less relevant for describing microhabitat variations.

2.4. Modeling fish habitat selection

A major characteristic of telemetry data is that they inform on the occurrence of fish individuals and not their absence. Therefore, we used an approach of Resource Selection Function (Manly et al., 2002) to model habitat selection. This approach has been applied widely in terrestrial ecology (e.g. for wolves in Hebblewhite and Merrill, 2008; African herbivores in Valeix et al., 2009; polar bears in Wilson et al., 2014). It is based on the comparison of used habitats with the available habitats surrounding the individuals (Gillies et al., 2006), both described by habitat variables (Hyd_current, Hyd_15days, T_Substrate). Available habitats were picked randomly (here, $n = 10$ points) among the nodes of the network of the 2D model within a given radius surrounding each used position (here, 1000 m) and a selection function was fitted to infer how used habitats differed from available ones. We used a logistic regression as selection function (Aarts et al., 2008; Matthiopoulos et al., 2010; McDonald, 2013), with a dependent variable

equal to 1 for used habitats and 0 for the random available habitats and with habitat variables as explanatory variables. Following Northrup et al. (2013), we repeated our methods for other values than $n = 10$ random availabilities and this indicated that $n = 10$ was a compromise between numerical issues and model stability. Our choice of a 1000 m radius corresponded to a distance that fish could potentially travel during a day.

We fitted a total of 43 alternative habitat selection models (all logistic regressions) of increasing complexity for relating habitat selection to our three groups of habitat variables (Hyd_current, Hyd_15days, T_Substrate). These logistic regressions related the likelihood of habitat use (Logit transformed) to a linear combination of habitat variables. A first, null model considered habitat selection as constant. Seven univariate models involved only one of the seven habitat characteristics as explanatory variable. Three “one_group” models involved only one group of variables. Three “two_groups” models involved two of the three groups. Finally, a global model involved all three groups.

For all models except the null model (i.e. 14 models) we fitted three repetitions of the model, one being shared by all individuals, one allowing variations of the model (intercept and slopes) among species, one allowing variations among individuals. For that purpose, we fitted mixed-effect logistic regressions where explanatory variables could have a random component (intercept and slopes) among species or among individuals (considered nested within species). Such mixed-effect models are well suited to infer the effect of factors (species and individuals) on functional responses and are adapted to unbalanced data (Gillies et al., 2006; Hebblewhite and Merrill, 2008; Leclerc et al., 2016).

Importantly, the four variables D , V , T and S were always accompanied by their quadratic term (e.g. D^2) in regressions, to enable bell-shaped responses of habitat use to these variables, as often observed in previous studies (Lamouroux et al., 1999). Following an Information-Theoretic Approach (Burnham and Anderson, 2002), we selected the best-fitted models after considering their Akaike's Information Criterion (AIC, which balances model fit and parsimony). Fits were characterized using the percentage of explained deviance, also known as MacFadden's R^2 (McFadden, 1974), which is little sensitive to data prevalence (Menard, 2000). All logistic models relating habitat selection to habitat were fitted using the R software (R Core Team, 2014) and lme4 package (glmer functions, with a Logit link and a Binomial family, Bates et al., 2015).

For the best model selected, we refitted the model on five subgroups of data to further understand temporal changes in microhabitat selection (as in Hebblewhite and Merrill, 2008). Subgroups corresponded to different directions of discharge changes (stable, increasing or decreasing) and different fish activities (resting or moving, see above). Time steps with stable discharge where those with discharge varying $< 10 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

3. Results

3.1. Fish and habitat data

A total of 161,510 localizations (barbel: 53,678; catfish: 67,472; chub: 40,360) were obtained after discretization, well distributed among the subgroups of discharge directions (stable: 88,441; increasing: 53,719 or decreasing: 42,594) and fish activities (resting: 92,675; moving: 92,079). Localizations were distributed throughout the reach with a frequent use of banks (Fig. 3). However, some differences appeared among species. Barbels and chubs were recorded only 3215 and 2736 times in warmed areas with temperature $> 2 \text{ °C}$ above the upstream temperature (Fig. 1), and catfishes were located only 9458 times during discharge increases. Visualizations of the raw individual data (e.g. Fig. 4) generally indicated that fish followed preferential (frequently used) routes that they sometimes traveled rapidly.

During the experiment, the hourly discharge rate varied between 150 and 750 m³ s⁻¹ with important sub-daily fluctuations (Fig. 2).

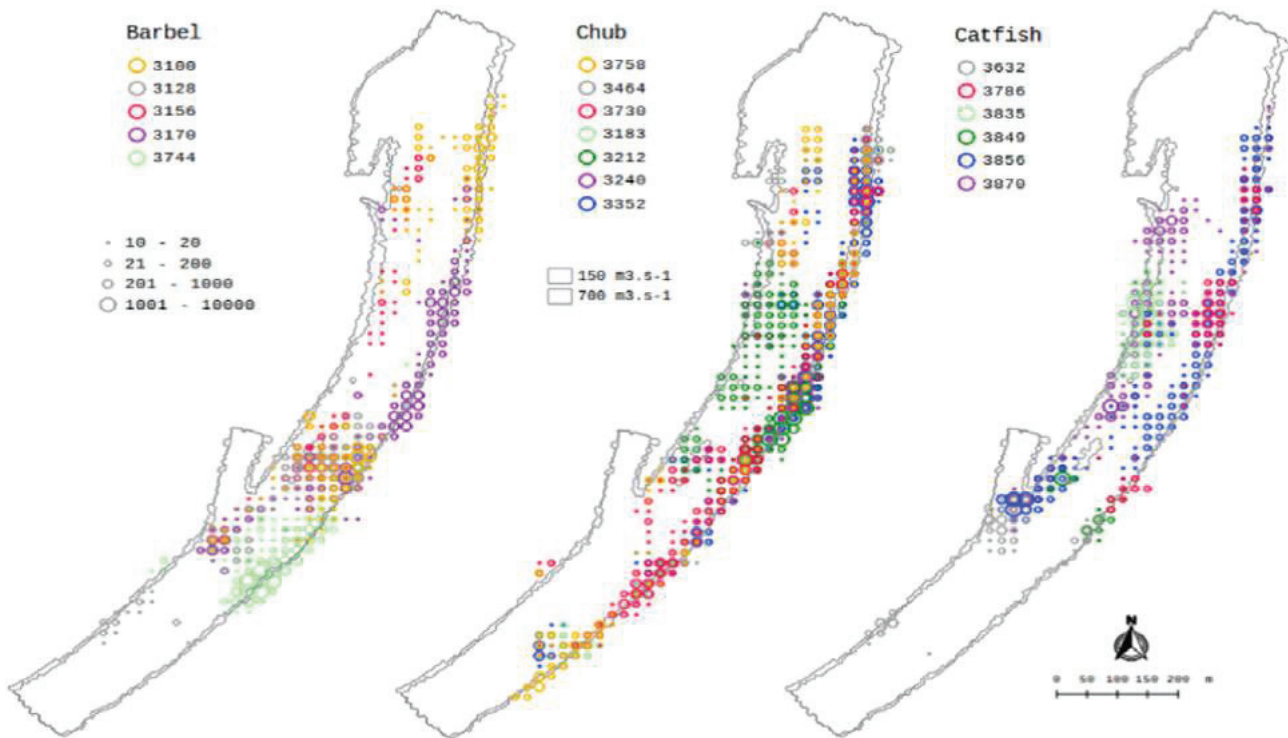


Fig. 3. Localizations of the 18 individuals during the whole experiment. Colour/codes correspond to different individuals, with codes indicating different emission periods of tags (in ms, used to identify individuals). Localization frequencies (indicated by the size of circles) are shown on a $(20 \times 20 \text{ m})$ discretization grid. The two contour lines correspond to two discharge rates, $150 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ and $720 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$.

Discharge increases generally occurred during daylight (85.2%), had durations between 1 and 15 h and an average ramping rate of $22 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (range: $10, 46 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Decreases generally occurred at night (64.1%), had durations between 1 and 14 h and an average ramping rate of $-21 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (range: $-47, -10 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Vertical water level ramping rates remained generally below 25 cm h^{-1} . These variations created frequent and important dewatering areas along the banks (Fig. 5). Between 150 and $750 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, the average simulated reach velocity varies between 0.5 m s^{-1} and 1.2 m s^{-1} (Fig. 1). The proportion of microhabitat simulated velocities $>0.8 \text{ m s}^{-1}$ is already 50% at $300 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ while only 14% of velocities are below 0.4 m s^{-1} . The average reach simulated depth varies between 1.6 and 3.9 m between 150 and $750 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. Water depths larger than 3.2 m cover 15% of the surface area at $300 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ and 76% at $750 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Fig. 1).

Examples of Hyd_15days variables corresponding to different discharge variations (Fig. 6) indicated that V_{\max} was generally higher mid-stream. CV_V was generally higher near the banks, and particularly near the right bank, but could have large values midstream between the two power plant outlets (Fig. 6). Finally, Dewat had high values very close to the banks and locally on the midstream pebble shoal (Fig. 1, Fig. 6).

The hourly upstream water temperature varied between $14.7 \text{ }^\circ\text{C}$ and $24.2 \text{ }^\circ\text{C}$ (Fig. 2), with three sudden decreases (up to $-5.6 \text{ }^\circ\text{C}$ in four days) due to the influence of Lake Geneva. The temperature of the nuclear plant discharges varied between $18 \text{ }^\circ\text{C}$ and $34 \text{ }^\circ\text{C}$ as a function of upstream temperature. The spatial extent of their influence increased with discharge rate (Fig. 1). Substrate was essentially made of pebble (35% of the surface area), gravel (31%) and stones (18%).

Correlation among habitat variables occurred, in particular between velocity-related variables (Table 1). Two pairs of variables co-varied strongly (V and V_{\max} , CV_V and Dewat), and these two pairs were negatively correlated. Accordingly, CV_V and Dewat were generally higher along the banks, V and V_{\max} higher midstream (Fig. 6). By contrast, V , D , T and S were weakly correlated.

3.2. Habitat selection models

The best 14 models corresponding to the 14 different options of explanatory variables all included random effects by individuals and species. Globally, compared to a basic model shared by all individuals, adding a species effect explained less additional variance than adding an individual effect. For example, for the global model (Table 2), the basic model explained 16.1% of deviance, adding a species effect explained 20.6% (i.e. added 4.5% of explained deviance) and adding an individual effect explained 28.0% (i.e., added again 7.4%). The best model was the global model involving all three groups of variables (explaining 28% of deviance, Table 2), followed by models involving two groups (20–21%), one group (9–12%), and then one variable only (5–10%). The only exception to this hierarchy was that the model involving Dewat alone was better than one of the one_group models.

The best two_groups model involved Hyd_current and T_substrate (excluding Hyd_15days), but the best one_group model involved Hyd_15days (followed by Hyd_current, Table 2). Dewat provided the best univariate model, followed by CV_V and the two Hyd_current variables.

3.3. Analyzing the best, global model

Plots of individual marginal responses to selected habitat variables according to the global model (Fig. 7) illustrate the high level of individual variability in habitat selection, in particular for Hyd_15days variables and especially for barbels and catfishes. Most individuals avoided high V ($>0.8 \text{ m s}^{-1}$), whereas patterns for D were highly variable. Contrarily to expectations, individuals generally tended to select high Dewat and CV_V. Responses to V_{\max} were more heterogeneous among individuals, but often positive. Most individuals also selected temperatures between 21 and $24 \text{ }^\circ\text{C}$ and substrate grain sizes between gravels and stones.

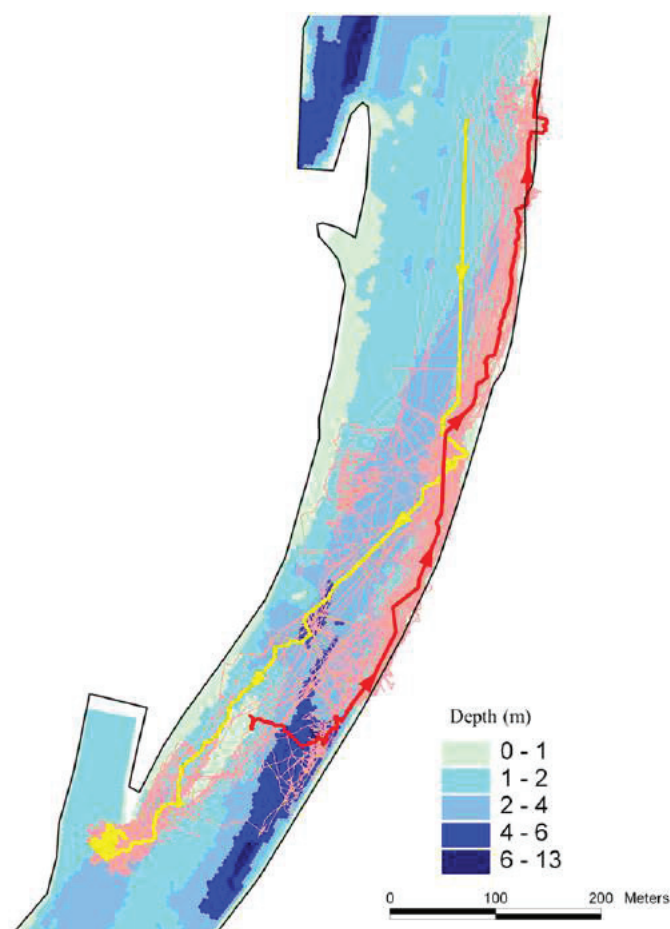


Fig. 4. Example of trajectory of a given catfish during the survey, shown on a map with water depths at an intermediate discharge rate of $400 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. The bold red (10 September 2009, 20 h07–21 h46) and yellow (11 September 2009, 04 h34–05 h20) lines illustrate rapid travels along frequently used routes.

Species effects were visible despite these strong individual effects (Fig. 7). Specific responses to Hyd_current variables differed importantly, with catfishes clearly selecting lower velocities and intermediate depths (1.5–4.5 m) compared to barbel and chub. Specific responses to Hyd_15days variables were similar except that, on average, chubs did not select high V_{\max} as much as other species. Catfishes and barbels also happened to select higher temperature (25–26 °C) compared to chub (mostly < 24 °C). Responses to substrate were more similar between species.

3.4. Analyzing temporal variations in habitat selection

Refitting the global model on subgroups of data (Fig. 8) indicated that the direction of discharge changes influenced habitat use. When discharge decreased (mainly at night during the study), fish tended to use higher velocities than usual. Catfishes tended to use shallower habitats when discharge decreased, whereas they were not selecting these shallower habitats on average. Compared to their average habitat selection, most fish avoided areas that had been dewatered during the past 15 days (high Dewat are less selected), and barbel clearly avoided these areas (change in direction of habitat selection). Individuals also avoided areas with high V_{\max} but selected habitats with higher CV_V. The reverse was true when discharge increased, and these effects were generally shared by the three species. Selection for T and substrate varied little.

Fish activity (resting or moving) had a weaker effect on habitat selection. Selection for high Hyd_15days variables was generally stronger when moving. However, moving catfishes tended to use lower Dewat values and lower T than when resting.

4. Discussion

Our telemetry study provides original insights concerning individual fish habitat selection in a large hydropeaking river, thanks to the frequent and accurate localization of 18 individuals of three fish species over a three-month period in a reach where microhabitat hydraulics and temperature conditions were continuously described by a 2D model. Our results confirm that understanding fish habitat selection is not a simple task, as the best model selected (1) combined all three groups of habitat variables considered (current hydraulics “Hyd_current”, hydraulics during the past 15 days “Hyd_15days”, temperature and substrate “T_substrate”), (2) included significant variations (random effects) at the level of species and individuals. Overall, the best model had an explained deviance (28%) consistent with explained variances observed for habitat selection models developed at the microhabitat scale, at which detailed processes are difficult to predict (Lamouroux et al., 2013). Our results suggest that taking into account microhabitat dynamics and individual variations could strongly improve current habitat suitability models. However, due to low number of individuals considered for each species and correlation between variables in our site, our results deserve generalization before being used for predicting habitat selection.

The two best sub-models with two groups of variables included “T_substrate” variables, but the worst sub-model with only one group was the model involving “T_substrate”. This essentially suggests that temperature and substrate, although less influencing habitat selection than hydraulics, adds independent information compared to the two hydraulic-related groups and is thus selected in multi-group models. This is consistent with some correlation observed between Hyd_current and Hyd_15days variables.

Habitat selection for Hyd_current variables was globally consistent with available knowledge on species habitat selection (Lamouroux et al., 1999; Slavík et al., 2007; Copp et al., 2009; Riffart et al., 2009). Our study confirms that most barbels and chubs are more rheophilic than catfishes, although Lamouroux et al. (1999) found (in shallower reaches without hydropeaking) that adult barbel had a stronger selection for velocities $>0.8 \text{ m s}^{-1}$ than observed here. The more frequent use of warmed areas by catfish also confirms the affinity of the species for high temperature (Slavík et al., 2007; Copp et al., 2009). In situ validations of temperature selection by fish are less frequent than hydraulic studies (see also Mingelbier et al., 2008; Bain and Jia, 2012). Our study confirms the local influence of industrial cooling, because native cypriids (barbel and chub) selected warmed water <5% of the time whereas catfish selected warmed water >50% of the time. Our results also provide original knowledge due to an important availability of deep and fast-flowing areas in our study site compared to other study sites (e.g. Lamouroux et al., 1999). All fish clearly avoided high velocities ($>1 \text{ m s}^{-1}$) but most individuals used deep habitats (2–5 m) even if catfish did not select the deeper ones ($>5 \text{ m}$). This confirms that many fish individuals can be missed when electrofishing large rivers, as deep habitat ($>2 \text{ m}$, EN 14962-2006) are generally not efficiently electrofished (Copp, 2010).

Our most unexpected result was the positive selection of Hyd_15days variables (Dewat, CV_V, and to a lesser extent V_{\max}), even if individual responses to these variables were highly variable. It is likely that the correlations observed between hydraulic variables partly explain this pattern, making it difficult to sort out the effects of individual variables in our reach. Velocities (V, V_{\max}) are often very high midstream, forcing fish to use the margins where CV_V and the drying risk are high. Building on the “highway analogy” of Junk et al. (1989), our fish individuals have to find the “least-constraining” habitats



Fig. 5. Photos of the banks (A: right bank, upstream; B: left bank, upstream; C: right bank, downstream; D: left bank, downstream) taken at low discharge ($220 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$).

between two types of harsh environments: the “highway” (midstream fast-flowing habitats with high V_{max}) and the dangerous “resting areas” (banks) where velocities are variable and the stranding risk is high. This interpretation is supported by another important result: changes in habitat selection when the direction of discharge changes.

When discharge decreases, individuals have to select higher velocities, but avoid both dewatering areas and high V_{max} areas that become dangerous; they select habitats with high velocity variability (CV_V) that are intermediate between dewatering areas and high V_{max} areas and become less risky than other habitats.

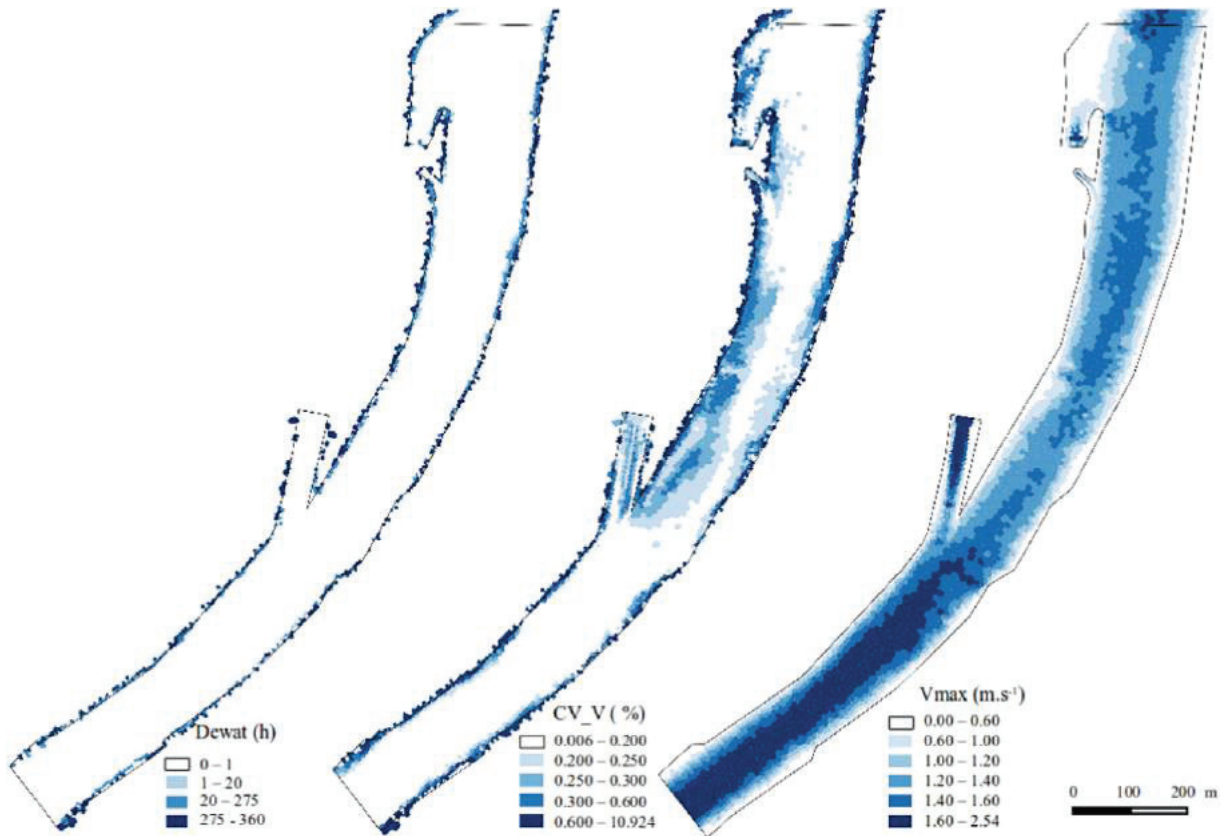


Fig. 6. Maps of Hyd_15days variables on 22 July 2009, after a period of highly variable discharges from 221 to $725 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$.

Table 1
Correlation matrix of explanatory variables, with high values bolded.

	Hyd_current		Hyd_15days			T_Substrate	
	V	D	Dewat	CV_V	V _{max}	T	S
Hyd_current							
V	-	0.22	-0.32	-0.53	0.90	0.08	-0.09
D		-	-0.32	-0.34	0.11	-0.11	-0.28
Hyd_15days							
Dewat			-	0.71	-0.37	-0.05	0.07
CV_V				-	-0.50	-0.03	0.09
V _{max}					-	0.12	-0.10
T_Substrate							
T						-	-0.19
S							-

The combination of “least-constraining” habitat selection, changes in habitat selection when discharge varies (Fig. 7), use of “risky” environment when individuals are moving (Fig. 8), frequent use of the same trajectories/routes by some individuals (Fig. 4) can suggest learning processes that make fish modify their habitat selection when discharge changes and/or when they move. This is consistent with the high individual variability of habitat selection because learning processes probably vary greatly among individuals. Actually, fish can perceive pressure differences using their lateral lines (Bleckmann and Zelick, 2009) and could react to preliminary pressure changes announcing discharge changes. Such mechanism is unlikely in our deep reach (average depth > 1.5 m) where ramping rates are moderate (<25 cm h⁻¹). Therefore, it is more likely that changes in fish habitat selection correspond to rapid reactions facilitated by the capacity of fish to remember the spatial structure of the reach and its variations (Reebs, 1996).

According to Reebs (1996), fish can memorize spatial and temporal information to anticipate environmental changes. Our study also suggests that fish can adapt their behavior to cope with stressful

Table 2
The 14 best habitat selection models (according to AIC criteria), all including random effects by species and individuals. The ΔAIC relative to the best global model (that included all three groups of explanatory variables) is indicated, as well as the % deviance explained by the models. The % deviance explained by similar models but with random effects at the species level only, or without random effect, is also indicated.

#	Model and explanatory variables	ΔAIC	% deviance explained for different random effects		
			Species + individuals	Species only	None
Global model					
1	Hyd_current, Hyd_15days and T_Substrate	0	28.0	20.6	16.1
Two-groups model					
2	Hyd_current and T_Substrate	71,539	21.4	15.2	10.9
3	Hyd_15days and T_Substrate	79,429	20.6	15.7	12.8
4	Hyd_15days and Hyd_current	89,651	19.7	15.1	12.5
One-group model					
5	Hyd_15days	167,199	12.5	10.5	10.3
6	Hyd_current	172,613	12.0	8.0	6.4
7	T_Substrate	202,708	9.2	5.8	3.1
One-variable model					
8	Dewat	194,477	9.9	9.0	8.9
9	CV_V	211,886	8.3	7.7	7.6
10	Depth	219,476	7.6	4.6	3.5
11	Velocity	219,513	7.6	6.3	5.9
12	V _{max}	232,027	6.4	5.5	5.2
13	Substrate	247,001	5.1	2.7	2.2
14	Temperature	249,330	4.9	3.7	1.5
Null model					
	Null	301,497	/	/	0.0

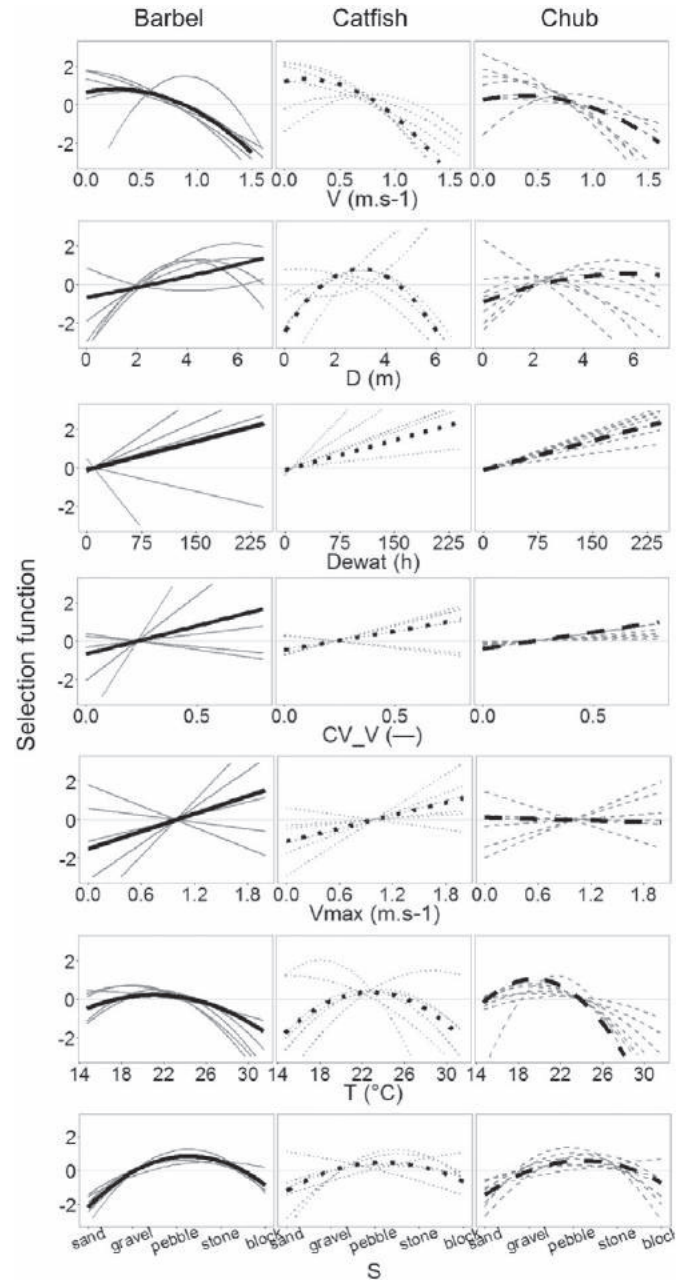


Fig. 7. Individual (thin lines) and specific (bold lines) habitat selection for the three species and 18 individuals. Species are in column and habitat variables in rows. The habitat selection functions are univariate marginal responses according to the best, global model involving all variables. They represent the marginal change in Logit-transformed likelihood of habitat use, compared to an arbitrary 0 value when all habitat variables are equal to their reach-average.

environments (Ebbesson and Braithwaite, 2012) and select the less constraining habitats even if they are not optimal (Hauer et al., 2014). The observations of travels along potential preferential routes (Fig. 4) in our reach confirm that fish can memorize the bathymetry of the reach and habitat configurations, for example to avoid predation, reach refuges and/or feed (Braithwaite and Burt De Perera, 2006). Such memorization is consistent with fish homing (Marshall et al., 2016), a behavior already observed for catfish (Brevé et al., 2014). For catfish, it is possible that the use of shallower habitats (where other species are) when discharge decreases (generally at night) corresponds to hunting behavior (Slavík et al., 2007; Brevé et al., 2014).

Spatially explicit hydraulic modeling has been identified as an essential tool for evaluating hydropeaking effects, due to the heterogeneity of

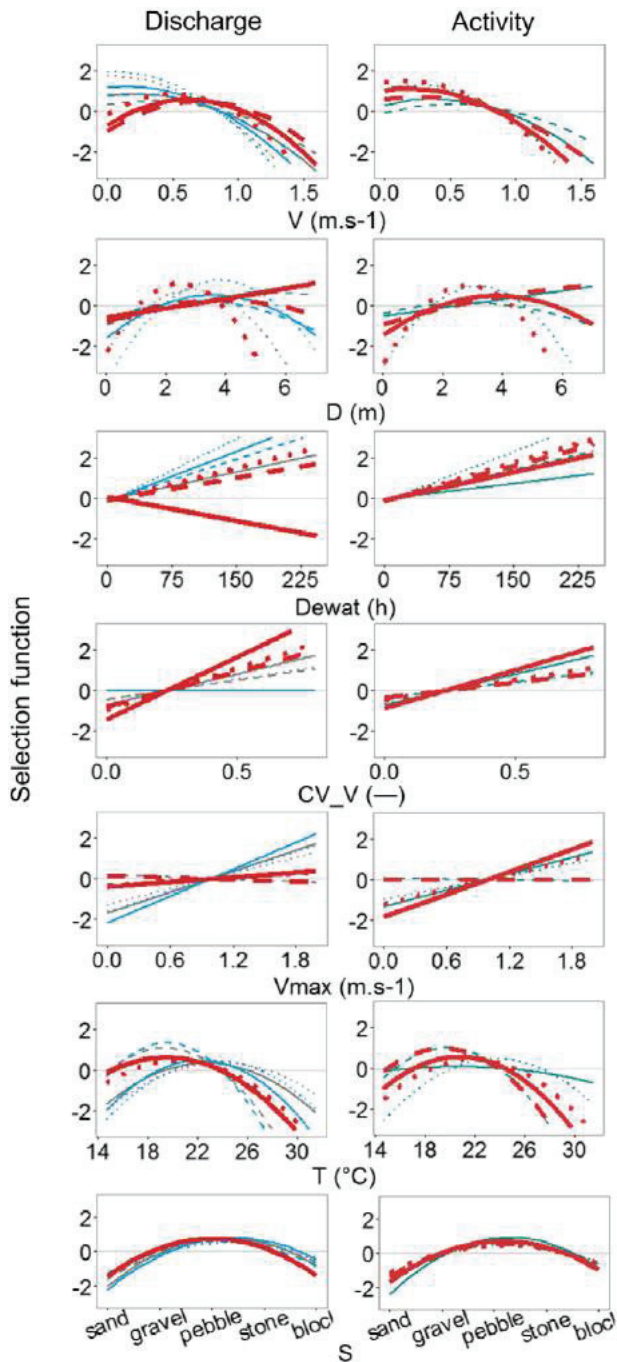


Fig. 8. Specific habitat selection (as in Fig. 7) and their variations according to the direction of discharge change (left column; red: decreasing, grey: stable; blue: increasing) and the type of fish activity (right column; red: moving; blue: resting).

microhabitat hydraulic changes for a given discharge change (Tuhtan et al., 2012; Hauer et al., 2014; Person et al., 2014). In our study, the 2D hydraulic-thermal modeling of the reach was necessary for estimating instantaneous hydraulic conditions and their recent changes, and for interpreting the complex combined effect of individual variables. We found the association of 2D modeling and acoustic telemetry particularly relevant, because these techniques provide information on individual behavior and environmental conditions with consistent spatial and temporal grain and accuracy (Capra et al., 2011; Bergé et al., 2012; Roy et al., 2014). Here, we reported original data on habitat selection and their temporal changes, involving habitat recent history, but our

data (with relatively few individuals but high temporal resolution of positions) also open perspectives of more detailed studies of individual behavior, movements and trajectories related to environmental variations. However, applying these techniques in large rivers remains complicated due to obvious economic and logistic reasons. The rapid development of wireless technologies and micro-tagging (Clements et al., 2005) will hopefully facilitate future replication.

Hydropeaking rivers are mostly located in mountainous areas (e.g. Fette et al., 2007 – Switzerland; Courret et al., 2012 – France; Schmutz et al., 2015 – Austria) and are often characterized by vertical or horizontal ramping rates of several dozen cm h^{-1} (Hauer et al., 2014; Schmutz et al., 2015). Although the Rhône ramping rate is moderate ($<25 \text{ cm h}^{-1}$), it generates high constraints on fish due to the combination of very high midstream velocities and dewatering banks. Therefore, instream hydropeaking effects should be ideally compared across streams using descriptions of microhabitat hydraulics and their variations rather than ramping rates alone.

In summary, our study demonstrates the combined importance of hydraulics and their recent variations on fish habitat selection, as well as the importance of individual behavior and probably learning processes when habitat variations are frequent. It addresses the need of in situ evidence of the ecological effects of rapid habitat changes due to hydropeaking (Nagrodski et al., 2012; Taylor et al., 2012; Finch et al., 2015) or other reasons (e.g. daily glacial melt, Cauvy-Fraunié et al., 2015). We hope that our experiment will stimulate field comparisons of individual responses to hydraulic variations in different environments. Replications of our experiments in other rivers should target situations with different correlation among static and dynamic hydraulic variables, in order to further identify the general physical drivers of individual behavior. Ideally, further experiments should also consider younger fish and the effects of circadian cycle on behavior (Carol et al., 2007; Horký et al., 2007; Brevé et al., 2014), which was impossible in our study due to a strong correlation with the direction of discharge changes. Future experiments could also take into account the potential role of instream hydraulic refuges (which are lacking in our Rhône reach; Riffart et al., 2009) and the configuration of functional habitats and their connectivity at larger spatial scales (Le Pichon et al., 2009).

Acknowledgments

We thank the Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, Electricité de France (EDF-DTG), the European Union/FEDER and the Aquitaine region for their financial support. We gratefully acknowledge the HTI engineers (Tracey Steig, Patrick Neilson, David Ouellette and Samuel Johnston) for their valuable assistance in the processing of acoustic data. Finally, we thank Pascal Roger, Raphael Mons, Frédérique Bau, Olivier Croze, Cédric Giroud (professional fisherman) and the numerous people who contributed to field work.

References

- Aarts, G., MacKenzie, M., McConnell, B., Fedak, M., Matthiopoulos, J., 2008. Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography* 31: 140–160. <http://dx.doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05236.x>.
- Ahmadi-Nedushan, B., St-Hilaire, A., Bérubé, M., Robichaud, E., Thiémonge, N., Bobée, B., 2006. A review of statistical methods for the evaluation of aquatic habitat suitability for instream flow assessment. *River Res. Appl.* 22:503–523. <http://dx.doi.org/10.1002/rra.918>.
- Bain, M.B., Jia, H., 2012. A habitat model for fish communities in large streams and small rivers. *Int. J. Ecol.* 2012, 962071. <http://dx.doi.org/10.1155/2012/962071> (8 p).
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Softw.* 67:1–48. <http://dx.doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Bergé, J., Capra, H., Pella, H., Steig, T., Ovidio, M., Bultel, E., Lamouroux, N., 2012. Probability of detection and positioning error of a hydro acoustic telemetry system in a fast-flowing river: intrinsic and environmental determinants. *Fish. Res.* 125–126:1–13. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2012.02.008>.
- Bleckmann, H., Zelick, R., 2009. Lateral line system of fish. *Integr. Zool.* 4:13–25. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1749-4877.2008.00131.x>.
- Braithwaite, V.A., Burt De Perera, T., 2006. Short-range orientation in fish: how fish map space. *Mar. Freshw. Behav. Physiol.* 39:37–47. <http://dx.doi.org/10.1080/10236240600562844>.

- Brevé, N.W.P., Verspui, R., de Laak, G.A.J., Bendall, B., Breukelaar, A.W., Spierts, I.L.Y., 2014. Explicit site fidelity of European catfish (*Silurus glanis*, L., 1758) to man-made habitat in the River Meuse, Netherlands. *J. Appl. Ichthyol.* 30:472–478. <http://dx.doi.org/10.1111/jai.12410>.
- Brown, R.S., Cooke, S.J., Anderson, W.G., McKinley, R.S., 1999. Evidence to challenge the “2% rule” for biotelemetry. *N. Am. J. Fish. Manag.* 19:867–871. [http://dx.doi.org/10.1577/1548-8675\(1999\)019<0867:ETCTRF>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1577/1548-8675(1999)019<0867:ETCTRF>2.0.CO;2).
- Bruno, M.C., Siviglia, A., Carolli, M., Maiolini, B., 2013. Multiple drift responses of benthic invertebrates to interacting hydropeaking and thermopeaking waves. *Ecohydrology* 6:511–522. <http://dx.doi.org/10.1002/eco.1275>.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information - Theoretic Approach*. second ed. Springer, New-York.
- Capra, H., McNeil, E., Bouillon, M.-C., Pella, H., Alfaro, C., 2011. Intérêt d'un modèle hydrodynamique en deux dimensions pour interpréter le comportement des poissons dans les grands cours d'eau. *La Houille Blanche* 6:28–33. <http://dx.doi.org/10.1051/lhb/2011058>.
- Carol, J., Zamora, L., García-Berthou, E., 2007. Preliminary telemetry data on the movement patterns and habitat use of European catfish (*Silurus glanis*) in a reservoir of the River Ebro, Spain. *Ecol. Freshw. Fish* 16:450–456. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00225.x>.
- Cauvy-Fraunié, S., Andino, P., Espinosa, R., Jacobsen, D., Dangles, O., 2015. Temporal scaling of high flow effects on benthic fauna: insights from equatorial glacier-fed streams. *Limnol. Oceanogr.* 60:1836–1847. <http://dx.doi.org/10.1002/lno.10137>.
- Clements, S., Jepsen, D., Karnowski, M., Schreck, C.B., 2005. Optimization of an acoustic telemetry array for detecting transmitter-implanted fish. *N. Am. J. Fish. Manag.* 25: 429–436. <http://dx.doi.org/10.1577/M03-224.1>.
- Cocherell, S.A., Cocherell, D.E., Jones, G.J., Miranda, J.B., Thompson Jr., L.C., J.J.C., Klimley, A.P., 2011. Rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* energetics responses to pulsed flows in the American River, California, assessed by electromyogram telemetry. *Environ. Biol. Fish.* 90:29–41. <http://dx.doi.org/10.1007/s10641-010-9714-x>.
- Copp, G.H., 2010. Patterns of diel activity and species richness in young and small fishes of European streams: a review of 20 years of point abundance sampling by electrofishing. *Fish. Fish.* 11:439–460. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-2979.2010.00370.x>.
- Copp, G.H., Robert Britton, J., Cucherousset, J., García-Berthou, E., Kirk, R., Peeler, E., Stakėnas, S., 2009. Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish. Fish.* 10:252–282. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00321.x>.
- Courret, D., Chanseau, M., Lascaux, J.-M., Larinier, M., 2012. Impacts écologiques des éclusées hydroélectriques. Caractérisation des régimes d'éclusées et retour d'expérience sur la Maronne. *La Houille Blanche* 1:8–14. <http://dx.doi.org/10.1051/lhb/2012001>.
- De Vocht, A., Baras, E., 2005. Effect of hydropeaking on migrations and home range of adult barbel (*Barbus barbus*) in the River Meuse. In: Spedicato, M.T., Lembo, G., Marmulla, G. (Eds.), *Aquatic Telemetry: Advances and Applications*. Proceedings of the Fifth Conference on Fish Telemetry Held in Europe, 9–13 June 2003, Ustica, Italy. FAO/COISPA, Rome, pp. 35–44.
- Dolédéc, S., Lamouroux, N., Fuchs, U., Méricoux, S., 2007. Modelling the hydraulic preferences of benthic macroinvertebrates in small European streams. *Freshw. Biol.* 52: 145–164. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01663.x>.
- Dunbar, M.J., Alfredsen, K., Harby, A., 2012. Hydraulic-habitat modelling for setting environmental river flow needs for salmonids. *Fish. Manag. Ecol.* 19:500–517. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2400.2011.00825.x>.
- Ebbesson, L.O.E., Braithwaite, V.A., 2012. Environmental effects on fish neural plasticity and cognition. *J. Fish Biol.* 81:2151–2174. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03486.x>.
- Enders, E.C., Roy, M.L., Ovidio, M., Hallot, É.J., Boyer, C., Petit, F., Roy, A.G., 2009. Habitat choice by Atlantic salmon parr in relation to turbulence at a reach scale. *N. Am. J. Fish. Manag.* 29:1819–1830. <http://dx.doi.org/10.1577/M08-249.1>.
- Fette, M., Weber, C., Peter, A., Wehrli, B., 2007. Hydropower production and river rehabilitation: a case study on an alpine river. *Environ. Model. Assess.* 12:257–267. <http://dx.doi.org/10.1007/s10666-006-9061-7>.
- Finch, C., Pine, W.E., Limburg, K.E., 2015. Do hydropeaking flows alter juvenile fish growth rates? A test with juvenile humpback chub in the Colorado River. *River Res. Appl.* 31: 156–164. <http://dx.doi.org/10.1002/rra.2725>.
- Gandini, C.V., Costa Sampaio, F.A., Pompeu, P.S., 2014. Hydropeaking effects of on the diet of a Neotropical fish community. *Neotrop. Ichthyol.* 12:795–802. <http://dx.doi.org/10.1590/1982-0224-20130151>.
- Geist, D.R., Brown, R.S., Cullinan, V., Brink, S.R., Lepla, K., Bates, P., Chandler, J.A., 2005. Movement, swimming speed, and oxygen consumption of juvenile white sturgeon in response to changing flow, water temperature, and light level in the Snake River, Idaho. *Trans. Am. Fish. Soc.* 134:803–816. <http://dx.doi.org/10.1577/T04-108.1>.
- Gillies, C.S., Hebblewhite, M., Nielsen, S.E., Krawchuk, M.A., Aldridge, C.L., Frair, J.L., Saher, D.J., Stevens, C.E., Jerde, C.L., 2006. Application of random effects to the study of resource selection by animals. *J. Anim. Ecol.* 75:887–898. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01106.x>.
- Guay, J.C., Boisclair, D., Leclerc, M., Lapointe, M., 2003. Assessment of the transferability of biological habitat models for Atlantic salmon parr (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 60:1398–1408. <http://dx.doi.org/10.1139/f03-120>.
- Halleraker, J.H., Saltveit, S.J., Harby, A., Arnekleiv, J.V., Fjeldstad, H.-P., Kohler, B., 2003. Factors influencing stranding of wild juvenile brown trout (*Salmo trutta*) during rapid and frequent flow decreases in an artificial stream. *River Res. Appl.* 19:589–603. <http://dx.doi.org/10.1002/rra.752>.
- Hauer, C., Unfer, G., Holzapfel, P., Haimann, M., Habersack, H., 2014. Impact of channel bar form and grain size variability on estimated stranding risk of juvenile brown trout during hydropeaking. *Earth Surf. Process. Landf.* 39:1622–1641. <http://dx.doi.org/10.1002/esp.3552>.
- Hebblewhite, M., Merrill, E., 2008. Modelling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *J. Appl. Ecol.* 45:834–844. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01466.x>.
- Hervouet, J.M., 1999. TELEMAC, a hydroinformatic system. *La Houille Blanche* 3-4:21–28. <http://dx.doi.org/10.1051/lhb/1999029>.
- Horký, P., Slavík, O., Bartoš, L., Kolářová, J., Randák, T., 2007. Behavioural pattern in cyprinid fish below a weir as detected by radio telemetry. *J. Appl. Ichthyol.* 23:679–683. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00848.x>.
- Johnson, D.H., 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* 61:65–71. <http://dx.doi.org/10.2307/1937156>.
- Junk, W.J., Bayley, P.B., Sparks, R.E., 1989. The flood pulse concept in river–floodplain systems. In: Dodge, D.P. (Ed.), *Proceedings of the International Large River Symposium*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, pp. 110–127.
- Lamouroux, N., Capra, H., Pouilly, M., Souchon, Y., 1999. Fish habitat preferences in large streams of southern France. *Freshw. Biol.* 42, 673–687.
- Lamouroux, N., Méricoux, S., Capra, H., Dolédéc, S., Jowett, I.G., Statzner, B., 2010. The generality of abundance–environment relationships in microhabitats: A comment on Lancaster and Downes (2009). *River Res. Appl.* 26:915–920. <http://dx.doi.org/10.1002/rra.1366>.
- Lamouroux, N., Méricoux, S., Dolédéc, S., Snelder, T.H., 2013. Transferability of hydraulic preference models for aquatic macroinvertebrates. *River Res. Appl.* 29:933–937. <http://dx.doi.org/10.1002/rra.2578>.
- Lamouroux, N., Gore, J.A., Lepori, F., Statzner, B., 2015. The ecological restoration of large rivers needs science-based, predictive tools meeting public expectations: an overview of the Rhône project. *Freshw. Biol.* 60:1069–1084. <http://dx.doi.org/10.1111/fwb.12553>.
- Lancaster, J., Downes, B.J., 2010. Linking the hydraulic world of individual organisms to ecological processes: putting ecology into ecohydraulics. *River Res. Appl.* 26: 385–403. <http://dx.doi.org/10.1002/rra.1274>.
- Lauters, F., Lavandier, P., Lim, P., Sabaton, C., Belaud, A., 1996. Influence of hydropeaking on invertebrates and their relationship with fish feeding habits in a Pyrenean river. *Regul. Rivers: Res. Manage.* 12:563–573. [http://dx.doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1646\(199611\)12:6<563::AID-RRR380>3.0.CO;2-M](http://dx.doi.org/10.1002/(SICI)1099-1646(199611)12:6<563::AID-RRR380>3.0.CO;2-M).
- Le Pichon, C., Gorges, G., Baudry, J., Goraud, F., Boët, P., 2009. Spatial metrics and methods for riverscapes: quantifying variability in riverine fish habitat patterns. *Environmetrics* 20:512–526. <http://dx.doi.org/10.1002/env.948>.
- Leclerc, M., Wal, E.V., Zedrosser, A., Swenson, J.E., Kindberg, J., Pelletier, F., 2016. Quantifying consistent individual differences in habitat selection. *Oecologia* 180:697–705. <http://dx.doi.org/10.1007/s00442-015-3500-6>.
- Li, X., Deng, Z.D., Martinez, J.J., Fu, T., Titzler, P.S., Hughes, J.S., Weiland, M.A., Brown, R.S., Trumbo, B.A., Ahmann, M.L., Renholds, J.F., 2015. Three-dimensional tracking of juvenile salmon at a mid-reach location between two dams. *Fish. Res.* 167:216–224. <http://dx.doi.org/10.1016/j.fishres.2015.01.018>.
- Manly, B.F., McDonald, L., Thomas, D., McDonald, T.L., Erickson, W.P., 2002. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. Springer Netherlands (ISBN: 978-1-4020-0677-7 (Print) 978-0-306-48151-2 (Online)).
- Marshall, J.C., Menke, N., Crook, D.A., Lobegeiger, J.S., Balcombe, S.R., Huey, J.A., Fawcett, J.H., Bond, N.R., Starkey, A.H., Sternberg, D., Linke, S., Arthington, A.H., 2016. Go with the flow: the movement behaviour of fish from isolated waterhole refugia during connecting flow events in an intermittent dryland river. *Freshw. Biol.* 61: 1242–1258. <http://dx.doi.org/10.1111/fwb.12707>.
- Matthiopoulos, J., Hebblewhite, M., Aarts, G., Fieberg, J., 2010. Generalized functional responses for species distributions. *Ecology* 92:583–589. <http://dx.doi.org/10.1890/10-0751.1>.
- McDonald, T.L., 2013. The point process use-availability or presence-only likelihood and comments on analysis. *J. Anim. Ecol.* 82:1174–1182. <http://dx.doi.org/10.1111/1365-2656.12132>.
- McFadden, D., 1974. The measurement of urban travel demand. *J. Public Econ.* 3:303–328. [http://dx.doi.org/10.1016/0047-2727\(74\)90003-6](http://dx.doi.org/10.1016/0047-2727(74)90003-6).
- Menard, S., 2000. Coefficients of determination for multiple logistic regression analysis. *Am. Stat.* 54:17–24. <http://dx.doi.org/10.2307/2685605>.
- Méricoux, S., Dolédéc, S., 2004. Hydraulic requirements of stream communities: a case study on invertebrates. *Freshw. Biol.* 49:600–613. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01214.x>.
- Méricoux, S., Lamouroux, N., Olivier, J.M., Dolédéc, S., 2009. Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river. *Freshw. Biol.* 54: 1343–1356. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02160.x>.
- Mingelbier, M., Brodeur, P., Morin, J., 2008. Spatially explicit model predicting the spawning habitat and early stage mortality of northern pike (*Esox lucius*) in a large system: the St. Lawrence River between 1960 and 2000. *Hydrobiologia* 601:55–69. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-007-9266-z>.
- Nagrodski, A., Raby, G.D., Hasler, C.T., Taylor, M.K., Cooke, S.J., 2012. Fish stranding in freshwater systems: sources, consequences, and mitigation. *J. Environ. Manag.* 103: 133–141. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jenvman.2012.03.007>.
- Northrup, J.M., Hooten, M.B., Anderson, C.R., Wittemyer, G., 2013. Practical guidance on characterizing availability in resource selection functions under a use-availability design. *Ecology* 94:1456–1463. <http://dx.doi.org/10.1890/12-1688.1>.
- Olivier, J.M., Carrel, G., Lamouroux, N., Dole-Olivier, M.J., Malard, F., Bravard, J.P., Amoros, C., 2009. The Rhône river basin. In: Tockner, K., Uehlinger, U., Robinson, C.T. (Eds.), *Rivers of Europe*. Academic Press, Elsevier, London, pp. 247–295.
- Ovidio, M., Philippart, J.C., 2002. The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish. *Hydrobiologia* 483:55–69. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1021398605520>.
- Patton, B.W., Braithwaite, V.A., 2015. Changing tides: ecological and historical perspectives on fish cognition. *WIREs Cognit. Sci.* 6:159–176. <http://dx.doi.org/10.1002/wcs.1337>.

- Pella, H., Capra, H., Foulard, S., 2007. Développement d'un MNT du haut Rhône à partir de relevés bathymétriques réalisés avec un sondeur multi-faisceaux. *Revue Française de Photogrammétrie et de Télédétection*. 186:81–86. <https://documentation.ensg.eu/index.php?lvl=notice:display&id=28987>.
- Person, E., Bieri, M., Peter, A., Schleiss, A.J., 2014. Mitigation measures for fish habitat improvement in Alpine rivers affected by hydropower operations. *Ecohydrology* 7: 580–599. <http://dx.doi.org/10.1002/eco.1380>.
- Poulet, N., Beaulaton, L., Dembski, S., 2011. Time trends in fish populations in metropolitan France: insights from national monitoring data. *J. Fish Biol.* 79:1436–1452. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03084.x>.
- R Core Team, 2014. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <http://www.R-project.org/>.
- Reebs, S.G., 1996. Time-place learning in golden shiners (Pisces: Cyprinidae). *Behav. Process.* 36:253–262. [http://dx.doi.org/10.1016/0376-6357\(96\)88023-5](http://dx.doi.org/10.1016/0376-6357(96)88023-5).
- Riffart, R., Carrel, G., Le Coarer, Y., Fontez, B.N.T., 2009. Spatio-temporal patterns of fish assemblages in a large regulated alluvial river. *Freshw. Biol.* 54:1544–1559. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02200.x>.
- Roger, M., Capra, H., Roger, P., Le Goff, G., 2010. Surveillance hydrobiologique du site du Bugey. *Données 2009. Cemagref Report* (68 p).
- Roy, R., Beguin, J., Argillier, C., Tissot, L., Smith, F., Smedbol, S., De-Oliveira, E., 2014. Testing the VEMCO positioning system: spatial distribution of the probability of location and the positioning error in a reservoir. *Anim. Biotelem.* 2:1. <http://dx.doi.org/10.1186/2050-3385-2-1>.
- Schmutz, S., Bakken, T.H., Friedrich, T., Greimel, F., Harby, A., Jungwirth, M., Melcher, A., Unfer, G., Zeiringer, B., 2015. Response of fish communities to hydrological and morphological alterations in hydropeaking rivers of Austria. *River Res. Appl.* 31:919–930. <http://dx.doi.org/10.1002/rra.2795>.
- Slavík, O., Horký, P., Bartoš, L., Kolářová, J., Randák, T., 2007. Diurnal and seasonal behaviour of adult and juvenile European catfish as determined by radio-telemetry in the River Berounka, Czech Republic. *J. Fish Biol.* 71:101–114. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01471.x>.
- Steele, R.J., Smokorowski, K.E., 2000. Review of literature related to the downstream ecological effects of hydroelectric power Generation. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 2334. Link: <http://publications.gc.ca/site/eng/422155/publication.html>.
- Taylor, M.K., Cook, K.V., Hasler, C.T., Schmidt, D.C., Cooke, S.J., 2012. Behaviour and physiology of mountain whitefish (*Prosopium williamsoni*) relative to short-term changes in river flow. *Ecol. Freshw. Fish* 21:609–616. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0633.2012.00582.x>.
- Taylor, M.K., Hasler, C.T., Findlay, C.S., Lewis, B., Schmidt, D.C., Hinch, S.G., Cooke, S.J., 2014. Hydrologic correlates of bull trout (*Salvelinus confluentus*) swimming activity in a hydropeaking river. *River Res. Appl.* 30:756–765. <http://dx.doi.org/10.1002/rra.2673>.
- Tuhtan, J.A., Noack, M., Wieprecht, S., 2012. Estimating stranding risk due to hydropeaking for juvenile European grayling considering river morphology. *KSCE J. Civ. Eng.* 16:197–206. <http://dx.doi.org/10.1007/s12205-012-0002-5>.
- Valeix, M., Loveridge, A.J., Chamaillé-Jammes, S., Davidson, Z., Murindagomo, F., Fritz, H., Macdonald, D.W., 2009. Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* 90:23–30. <http://dx.doi.org/10.1890/08-0606.1>.
- Valentin, S., Wasson, J.G., Philippe, M., 1995. Effects of hydropower peaking on epilithon and invertebrate community trophic structure. *Regul. Rivers: Res. Manage.* 10: 105–119. <http://dx.doi.org/10.1002/rrr.3450100207>.
- Vilizzi, L., Copp, G.H., Roussel, J.-M., 2004. Assessing variation in suitability curves and electivity profiles in temporal studies of fish habitat use. *River Res. Appl.* 20: 605–618. <http://dx.doi.org/10.1002/rra.767>.
- Wilson, R.R., Horne, J.S., Rode, K.D., Regehr, E.V., Durner, G.M., 2014. Identifying polar bear resource selection patterns to inform offshore development in a dynamic and changing Arctic. *Ecosphere* 5:1–24. <http://dx.doi.org/10.1890/ES14-00193.1>.
- Winter, J.D., 1983. Underwater biotelemetry. In: Nielsen, L.A., Johnsen, D.L. (Eds.), *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, pp. 371–395.
- Wüest, A., 2012. Hydropower: potential for and limits to expansion. *Eawag News* 72, 22–25 (URL <http://www.eawag.ch/en/consulting/knowledge-and-technology-transfer/publications-for-practitioners/eawag-news-archive/>).

Chapitre 3

Vers l'extension de l'échelle spatiale des modèles de sélection



La rivière d'Ain en amont de Pont de Chazey. Photo : Dynam-Irstea

The Ain River upstream Pont de Chazey. Photo: Dynam-Irstea

Chapitre 3 : Vers l'extension de l'échelle spatiale des modèles de sélection

1. Synthèse

Comme développé en introduction, la sélection d'habitat est un processus local qui est influencé par la dispersion et les configurations spatiales des habitats. Ces deux processus structurent les communautés à une échelle spatiale plus large que l'échelle locale classiquement utilisée lors du développement des modèles. Afin de pouvoir étudier l'influence de ces processus, il est donc nécessaire d'avoir à disposition des protocoles d'échantillonnage adaptés, permettant à la fois de représenter et de caractériser les structures des assemblages d'espèces sur de grandes distances. Parmi les différents protocoles d'échantillonnage de poissons disponibles, les échantillonnages ponctuels d'abondance par pêche électrique, ou EPA, (Fig. 4.1 ; Nelva *et al.*, 1979; Copp, 2010), permettent de couvrir des distances d'échantillonnage sur plusieurs kilomètres, mais ont une logistique contraignante et sont sensibles à la facilité d'accès des sites. Les échantillonnages ponctuels par observations en plongée de surface, ou EPO, (Fig. 4.2 ; Plichard *et al.*, 2017) représentent une alternative intéressante, et moins contraignante, puisqu'ils nécessitent moins de matériel (masque, tuba, combinaisons) et permettent d'accéder à de nombreux sites.



Fig. 4.1. *Echantillonnage Ponctuel d'Abondance (PASE in English): (haut) à pied pour des eaux peu profondes ou par bateau. Voir comment les poissons sont retirés de leurs habitats pour être identifiés et ensuite relâchés (bas).*

Fig. 4.1. *Point abundance samples by electrofishing (EPA in French): (up) by wading in shallow areas or by motorboat. See how fish are taken away from their habitat before identifications and release (down).*

L'objectif de ce **Chapitre 3** est de comparer ces deux protocoles d'échantillonnage sur leurs capacités à caractériser les structures des assemblages de poissons sur des distances allant jusqu'à 15 km de linéaire. Dans ce chapitre, j'ai dans un premier temps (i) déterminé si l'une des deux protocoles permettait de décrire une plus grande diversité d'espèces en comparant les compositions des assemblages. Puis, j'ai (ii) déterminé les capacités des deux protocoles à caractériser les variabilités des structures des assemblages dans le temps et dans l'espace. Enfin, j'ai déterminé (iii) les capacités des deux protocoles à représenter les distributions longitudinales des espèces.



Fig.4.2. *Echantillonnage Ponctuel par Observation (SPA in English): (haut) deux plongeurs sont nécessaires pour identifier les poissons et estimer les variables d'habitat. Voir comment les poissons sont identifiés directement dans leurs habitats, sans manipulation (bas).*

Fig.4.2. *Snorkelling point abundance (EPO in French): (top) two snorkellers are required to identify fish and to estimate fish hydraulic habitat. See how fish are identified inside their habitat, without handling (down).*

Pour cela, j'ai utilisé un jeu de données récolté consécutivement par pêche électrique (EPA, Fig.4.1) et plongée (EPO, Fig. 4.2), appelé ci-après les paires de campagnes. Ces paires de campagne ont été effectuées à la fois dans une moyenne rivière : l'Ain (longueur totale du site = 14 km, largeur = 70 m, débit moyen annuel $Q = 100 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, 5 paires de campagne d'échantillonnage, moyenne de 195 points d'échantillonnage EPA et 213 points en EPO), et dans une petite rivière : le Seymard (longueur totale du site = 2.5 km, largeur = 10 m, $Q = 1 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, 4 paires d'échantillonnage, moyenne de 93 points d'échantillonnage EPA et 75 points en EPO). Quel que soit le protocole utilisé, une campagne d'échantillonnage consistait à échantillonner des séries de points (d'environ 7 m^2) latéralement distribués de manière aléatoire et distant longitudinalement par une longueur fixe (environ 80 m dans l'Ain et environ 30 m pour le Seymard). Même si les positions des points ont été enregistrées par GPS : WSG 84 (projection Lambert II étendue), les localisations des points différaient à chaque campagne. Ces différences de localisations expliquent notamment

les différences du nombre de points effectués en EPA et en EPO. A chaque point, le microhabitat a été caractérisé par des estimations visuelles de vitesse du courant ($m.s^{-1}$), de hauteur d'eau (m) et de taille du substrat dominant (mm). Toutes les méthodes étant décrites dans Plichard et al. (2017), je ne détaillerai dans ce chapitre que les principaux résultats.

(i) Comparaison des compositions des assemblages

Les deux protocoles d'échantillonnage fournissent des images similaires de la densité moyenne des 23 espèces échantillonnées dans l'Ain et des 16 espèces dans le Seymard. En effet, des régressions de type II par la méthode de l'axe majeur (autorisant des variances d'erreurs identiques entre l'axe des abscisses et l'axe des ordonnées ; Legendre & Legendre, 2012) révèlent des corrélations positives et significatives entre les densités moyennes estimées par chacun des protocoles, à la fois dans l'Ain ($r = 0.89$; $P < 0.001$) et dans le Seymard ($r = 0.71$; $P < 0.001$). À l'inverse, ces deux protocoles fournissent des images différentes de la diversité. En effet, de par leur capacité à se cacher dans les sédiments, certaines espèces cryptiques, comme le chabot, sont plus difficilement observables en plongée (EPO) qu'en pêche électrique (EPA).

(ii) Comparaison temporelles et spatiales des structures des assemblages

Dans le temps, les structures des assemblages de poissons ne sont pas représentées de la même manière par les deux protocoles. Dans les deux rivières, les analyses multivariées STATIS **inter**-campagnes (c.-à-d. transformées par des ACP **inter**-campagnes avant l'analyse STATIS pour ne conserver que les différences

temporelles des campagnes d'échantillonnage) révèlent l'absence de structure temporelle commune entre les paires de campagnes (Ain : coefficient RV = 0.12 ; $P > 0.05$; Seymard : coefficient RV = 0.07 ; $P > 0.05$). En effet, les analyses STATIS sont des méthodes multi-tableaux qui effectuent des ACP simultanées entre les différents tableaux et cherchent des axes factoriels communs entre les espèces. Le coefficient de corrélation (RV), compris entre 0 et 1 indique la similarité entre les tableaux originaux de données et le tableau du compromis. Les faibles valeurs observées pour les corrélations temporelles reflètent une absence de similarité dans le temps entre les compositions spécifiques observées en EPA et en EPO. Pour l'Ain, les représentations des campagnes d'échantillonnage sur le plan formé par les axes factoriels de la structure commune (Ain : F1 = 75 %, F2 = 25 %, voir la Fig.5 dans Plichard et al. 2017) révèlent que cette dissimilarité est principalement due à une campagne EPA et une campagne EPO qui ne sont pas liées (paires différentes). Etant donné le délai entre les échantillonnages par pêche électrique et par plongée (médiane à 2 jours consécutifs), ces variations observées dans les structures temporelles des assemblages peuvent être liées à des variations naturelles des structures des assemblages, et non à des différences de protocoles.

Contrairement aux structures temporelles, les structures des assemblages sont représentées de la même manière dans l'espace par les deux protocoles. Dans les deux rivières, les analyses multivariées STATIS **intra**-campagnes (c.-à-d. transformées par des ACP **intra**-campagnes avant l'analyse STATIS pour retirer les variabilités temporelles entre les campagnes d'échantillonnage) présentent une structure spatiale commune entre les paires de campagnes (Ain : coefficient RV = 0.39, $P < 0.05$; Seymard : coefficient RV = 0.64 ; $P < 0.05$). Les représentations des assemblages de poissons sur le plan formé par les axes factoriels du compromis (voir Fig.6 dans Plichard et al. 2017) révèlent des structures liées aux habitats et en cohérence avec les sélections du microhabitat observées dans (Lamouroux *et al.*,

1999) et dans le **Chapitre 1**. Par exemple dans l'Ain, les quatre groupes de points d'échantillonnage (clusters formés par une méthode de classification K-mean utilisant le critère de Calinski sur les coordonnées des points dans le plan factoriel) sont séparés par des combinaisons d'habitat caractérisées par la présence ou non d'abris, des différences de vitesse du courant et des différences de hauteur d'eau (voir Fig.6 dans Plichard et al. 2017). En particulier la loche franche, le chabot et le barbeau se retrouvent dans des habitats sans abris, peu profond et avec de fortes vitesses du courant. Ainsi, les deux protocoles montrent que les mêmes assemblages se retrouvent dans les mêmes habitats, et ce malgré les différentes localisations des points d'échantillonnage entre les protocoles.

(iii) Distributions longitudinales des espèces

Les comparaisons des distributions longitudinales des espèces suggèrent que le protocole par plongée pourrait être mieux adapté pour décrire les processus agissant à l'échelle du paysage (ou échelle de la dispersion). En effet, les distributions longitudinales sont uniquement comparables entre les protocoles pour quelques espèces dont l'abondance par campagne est supérieure à 2, lorsque toutes les campagnes sont regroupées (1 espèce sur 13 espèces dans l'Ain ; 2 espèces sur 6 dans le Seymard ont des distributions longitudinales identiques entre les protocoles), et lorsque les campagnes sont appariées (2 espèces sur 13 dans l'Ain ; 1 espèce sur 16 dans le Seymard). Ces différences observées sont probablement en lien avec les fortes variations temporelles des structures des assemblages. Les plongées, observant directement les poissons dans leurs habitats, semblent alors mieux refléter la distribution longitudinale des espèces que le protocole par pêche électrique.

2. Article

Comparing electrofishing and snorkelling for characterizing fish assemblages over time and space

Laura Plichard, Hervé Capra, Raphaël Mons, Hervé Pella, and Nicolas Lamouroux

Abstract: Environmental processes and dispersal movements occurring over long distances (10 to 100 km) continually influence local stream fish assemblages. However, electrofishing protocols are classically implemented in short reaches (~1 km) and are not suited for frequent characterization of assemblages over long distances. We developed a new sampling protocol (SPA: snorkelling point abundance) for characterizing fish assemblages over long distances, using series of sampling points, as often applied in electrofishing (PASE: point abundance samples by electrofishing). Nine pairs of PASE and SPA surveys, repeated in a narrow and in a wide stream, were compared. Greater species abundance, occurrence, and richness were found on PASE, but relative species abundance were comparable between protocols. Assemblages were highly variable over time (between-surveys) on both protocols. The spatial structure of point assemblages (within-survey) was consistent between protocols and related to species' habitat use (depth, current velocity). For several species, the longitudinal distribution of abundance along reaches was comparable between protocols when surveys were pooled. Overall, SPA could be an alternative to electrofishing for analysing spatial structure over long distances.

Résumé : La dispersion des individus et les processus environnementaux agissant sur de longues distances (10–100 km) influencent continuellement les assemblages de poissons en rivière. Les protocoles d'échantillonnage par pêche électrique, essentiellement utilisés sur des petits tronçons (~1 km), ne permettent pas de caractériser les assemblages sur de longues distances. Nous avons développé un nouveau protocole d'échantillonnage basé sur des observations régulières de points en plongée (SPA), semblable au protocole standard de pêche électrique par points (PASE). Nous avons comparé neuf paires de campagnes (PASE et SPA) dans une petite et une grande rivière. La pêche électrique estime une plus grande abondance, occurrence et richesse spécifique. Les assemblages étaient variables dans le temps (inter-campagnes) indépendamment du protocole. Les points d'échantillonnage ont présenté des structures spatiales (intra-campagnes) comparables entre protocoles et liées à l'habitat utilisé par les espèces. Après regroupement des campagnes, la répartition longitudinale de l'abondance de certaines espèces le long des tronçons était comparable entre protocoles. Globalement, la plongée est une alternative aux pêches électriques par points pour analyser des structures spatiales sur de grandes distances.

Introduction

Fish metacommunities (Wilson 1992; Leibold et al. 2004) are groups of local communities connected by dispersal and influenced by a series of regional and local environmental filters (Angermeier and Winston 1998; Jackson et al. 2001; Heino et al. 2009). Understanding the influence of environmental processes and dispersal and the changes they undergo (e.g., alterations in habitat and connectivity) on fish metacommunities requires observation at the scale of the dispersal processes (Fausch et al. 2002). Dispersal frequently occurs over 10–100 km distances for holobiotic fish populations (Persat et al. 1994) and over hundreds of kilometres for diadromous populations (Groot and Margolis 1991; Persat et al. 1994). Conventional sampling techniques such as electrofishing (Cowx et al. 2009; Copp 2010; Tomanova et al. 2013) are often difficult to implement over such distances, owing to logistical limitations. Direct observation by snorkelling, frequently used in marine environments (Fowler 1987, Kulbicki et al. 2010; Bozec et al. 2011), is an alternative sampling method in fresh waters when great distances need to be covered (Torgersen et al. 2006; Brind'Amour et al. 2011; Brenkman et al. 2012).

Comparisons of fish abundance estimates in rivers or lakes by electrofishing versus snorkelling often reported lower total abundance estimates with snorkelling, but results depended on the

species or family considered (Brosse et al. 2001; Macnaughton et al. 2015). Studies also showed that fish abundance estimates with the two sampling protocols were strongly correlated (e.g., from 0.50 to 0.90 for salmonids; Hankin and Reeves 1988; Wildman and Neumann 2003). However, they also suggested that comparison could be influenced by habitat characteristics (e.g., water depth, current velocity, flow rate), species size and behaviour (e.g., schooling or cryptic species), and observer bias (Joyce and Hubert 2003; Persinger et al. 2004; Macnaughton et al. 2015).

A frequent limitation of these methodological comparisons was their short sampling units (length <2 km for rivers; Heggenes et al. 1990; Chamberland et al. 2014); most comparisons used observations made along transects shorter than 100 m (Chamberland et al. 2014; Weaver et al. 2014). In addition, many comparisons were not repeated between years or seasons to evaluate temporal stability (Hankin and Reeves 1988; Persinger et al. 2004). Finally, only a few studies compared abundance estimates at the community level (Brind'Amour and Boisclair 2004; Persinger et al. 2004; Chamberland et al. 2014; Weaver et al. 2014; Macnaughton et al. 2015), while many others compared sampling protocols on less than three target species, generally salmonids (Hankin and Reeves 1988; Heggenes et al. 1990; Ensign et al. 1995; Joyce and Hubert 2003; Wildman and Neumann 2003).

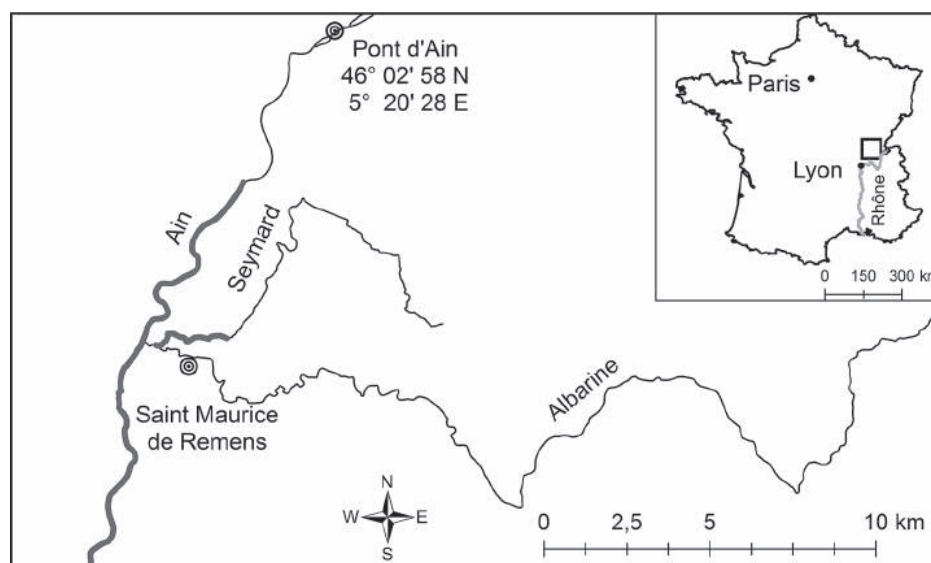
Received 14 December 2015. Accepted 30 May 2016.

L. Plichard, H. Capra, R. Mons, H. Pella, and N. Lamouroux. Irstea, UR MALY, 5 Rue de la Doua, BP 32108, 69616 Villeurbanne Cedex, France.

Corresponding author: Laura Plichard (email: laura.plichard@irstea.fr).

Copyright remains with the author(s) or their institution(s). Permission for reuse (free in most cases) can be obtained from [RightsLink](https://www.nrcresearchpress.com/cjfas).

Fig. 1. Location of the study river reaches (grey bold lines) on the Ain and Seymard rivers (modified from BD TOPO; <http://professionnels.ign.fr/bdtopo>).



A literature search retrieved only two studies comparing electrofishing and snorkelling with similar sampling designs for both protocols (Brosse et al. 2001; Weaver et al. 2014). In a lake-based study, Brosse et al. (2001) used series of independent points, as frequently applied in electrofishing in medium to large rivers (PASE sampling: point abundance sample with electrofishing; Nelva et al. 1979; Copp 2010). They concluded that abundance estimates of lacustrine fish obtained by electrofishing were higher, but may be more strongly biased by fright and disturbance of fish assemblages. In rivers, Weaver et al. (2014) used predetermined open sampling grids (no block nets) and counted fish first by snorkelling then by electrofishing. They concluded that snorkelling provided adequate estimates of fish density, especially when other methods are difficult to apply or electrofishing risks harming or killing protected species. Nevertheless, they advised comparing efficacy between snorkelling and other methods before implementation.

The present study provides an extensive comparison of electrofishing and snorkelling surveys made in two stream reaches, one narrow and one wide. The originality lays in studying medium to long reaches (2.5 and 14 km), paired sampling at repeated time points ($n = 9$ surveys), and many fish species ($n = 23$), with similar sampling designs for both electrofishing and snorkelling. We describe a new snorkelling protocol (SPA: snorkelling point abundance) for characterizing fish assemblages over long distances, using series of regular point observations as often applied in electrofishing (PASE). The study objectives were (i) to describe and compare estimates of density and occurrence between electrofishing and snorkelling; (ii) to compare spatial and temporal variations in fish community structure between the two protocols; and (iii) to compare the longitudinal distribution of species abundance between protocols.

Methods

Study reaches

Snorkelling and electrofishing protocols were compared in two rivers with contrasting habitat conditions: a wide river (Ain River: total length 190 km) regulated for hydropower and subject to hydropowering, and a narrow unregulated phreatic tributary (Seymard River: 15 km long), in southeastern France (Fig. 1). The study reach in the Ain River was 14 km long, ~70 m wide, with mean annual discharge of $\sim 100 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (Fig. 1). The Seymard River reach

was 2.5 km long, ~10 m wide, with mean annual discharge of $\sim 1 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. The Seymard reach was situated immediately upstream of the confluence with the Albarine, an intermittent stream that joins the Ain River about 400 m downstream (Fig. 1).

Fish sampling protocols

Five pairs of surveys were conducted in the Ain River and four pairs in the Seymard River, in spring or autumn, between 2012 and 2013 (Table 1). Each pair comprised a PASE (electrofishing) and a SPA (snorkelling) survey, at a maximum 12-day interval (Table 1). For both protocols, surveys consisted of a series of sampling points chosen along the reaches, moving downstream. The exact location of sampling points could differ between protocols for a given paired survey.

The PASE protocol was implemented from a motorboat (or by wading in shallow areas), attempting to reduce fish fright as much as possible by a stealthy approach to the sampling points. A long anode was immersed and held steady at each sampling point, and all fish around the anode were captured with a landing net. The electrical generator was set at each survey according to water conductivity, so as to sample with a current of 400–500 V and 1.5 A. The protocol involved a team of three or four operators. The surface area of each sampling point was $\sim 7 \text{ m}^2$, corresponding to a mean attraction radius of 1.5 m around the anode, although that could depend on fish size (Régis et al. 1981). Each fish captured was identified to species level and released. Mortality was low and not recorded.

The SPA protocol design was based on PASE and involved sampling-point observation by a scuba diver experienced in fish detection and identification, swimming slowly downstream to limit fright responses. The diver was followed by a second operator, walking along the bank, diving, or in a small boat, who helped to locate sampling points and recorded observations (using a waterproof recorder). A total of five experienced divers contributed to sampling. At each point, all fish observed within a mean radius of 1.5 m around the diver (i.e., the approximate effective radius of electrofishing) were identified to species level and counted. Underwater visibility was estimated as the distance at which snorkelers could see bright flippers, and surveys were postponed when visibility was $< 2 \text{ m}$.

Table 1. Characteristics of surveys: survey date, number of days between PASE and SPA sampling events (ΔD), number of points (N), percentage of points where fish occurred (P , in %), and species richness (R).

	ΔD		Ain River						Seynard River					
	Ain River	Seynard River	PASE			SPA			PASE			SPA		
			N	P	R	N	P	R	N	P	R	N	P	R
2012_spring	2	—	203	33.5	15	219	32.0	11	—	—	—	—	—	—
2012_autumnA	4	1	190	25.8	15	249	10.8	7	108	64.8	11	62	53.2	6
2012_autumnB	1	1	210	22.4	14	208	18.8	11	105	50.5	10	86	52.3	5
2013_spring	12	1	178	32.0	16	183	18.6	8	101	54.5	11	91	13.2	3
2013_autumn	1	9	192	35.9	21	204	13.8	5	56	75.0	12	58	89.7	7
All surveys	—	—	973	29.8	23	1063	18.6	13	370	57.3	16	297	37.7	12

Sampling points and environmental characteristics

For both protocols, sampling points were regularly spaced longitudinally and randomly selected laterally (on cross-sections). Longitudinal spacing was predefined as 80 m along the 14 km reach of the Ain River reach and 30 m along the shorter 2 km Seynard River reach, for ~ 200 points in the Ain and ~ 90 points in the Seynard in each survey. However, during the last PASE survey in the Seynard River, only the upstream 2000 m was sampled, and consequently, for the last paired survey, only data from the upper Seynard reach were used (Table 1). The lateral position of each point had been selected in the lab by randomized codes between 1 (= right shore) and 6 (= left shore). Sampling exactly the same two points in a paired survey is difficult in practice; therefore, the paired surveys used similar sampling designs, with fixed longitudinal spacing and random lateral positioning, but with different sampling points.

Point positions (recorded by GPS: WGS 84) were projected in a Lambert II extended system for analysis, and distance from the most upstream point of the section (curvilinear distance, in metres) was calculated in the lab using curvilinear coordinates (i.e., along the centre of the channel).

At each sampling point, current velocity ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$), wetted width (m), water depth (m), and dominant substrate size over the observed area (mm) were estimated visually; although rough, these visual estimates provided a sufficient description of habitat characteristics for the purposes of the study, given the very wide range of values observed in the reaches (e.g., estimated velocities ranged between 0 and $3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$). Some widths were measured to calibrate the visual estimates, and current velocities were assessed by observing the drift of suspended material (e.g., leaves, or the divers themselves). The morphologic unit (riffle, run, or pool; Jowett 1993) to which the point belonged and the presence of woody debris were also recorded. The hourly discharge rate of the Ain River (Fig. 2) was continuously recorded by a gauging station (managed by DREAL Rhône-Alpes, regional agency for the environment) 800 m downstream of the study reach. Water temperature in the Ain was measured on each survey, 800 m downstream of the Albarine River confluence (data provided by Électricité de France). Discharge in the Seynard River (Fig. 2) is ungauged and less variable than in the Ain River because of its phreatic origin; it was estimated from the daily groundwater level close to the Seynard at Saint-Maurice-de-Rémens, using a regression model calibrated from punctual discharge measurements ($N = 934$, $R^2 = 0.87$). Water temperature was estimated from the daily air temperature at the Ambérieu-en-Bugey weather station (located 5 km east of the Seynard; data provided by Météo France), using a regression model calibrated from punctual measurements of daily water temperature of the Seynard River between 6 April and 26 September 2013 ($N = 174$, $R^2 = 0.83$).

Data analysis

Comparison of species density and species occurrence

To determine whether the two protocols provided similar fish counts and (or) presence-absence, species density and occurrence, averaged across surveys, were first compared. Mean density, transformed as $\log(1 + \text{density})$ per survey and averaged across surveys, was defined as the number of individuals per species per 1000 m^2 in the survey. Mean occurrence was transformed as $\log(1 + \text{percentage of points where the species occurred})$ per survey and averaged across surveys. The log-transformations were used to reduce heterogeneity of variance.

Model II regressions (major axis method; Legendre and Legendre 2012) were used for these comparisons, because the two protocols were expected to provide estimates with comparable variance of error. Firstly, to determine whether PASE and SPA estimates correlated significantly, we tested whether the observed correlation coefficient (r) was significantly greater than by chance. Secondly, to determine whether PASE and SPA estimates differed significantly, we tested whether the slope differed significantly from 1. Both tests were based on random permutations of PASE and SPA sampling points per survey ($N = 999$, significance threshold $P = 0.05$).

Small (adult length < 10 cm) and thin fish with benthic behaviour and benthic feeding should be more difficult to observe by snorkelling (Bozec et al. 2011). In contrast, electrofishing efficiency was expected to be more homogeneous between species, due to limited fright bias (Thevenet and Statzner 1999). Therefore, a synthetic variable was defined to describe expected underwater species observability, varying between 0 and 8 and equalling the sum of scores for four species traits considered to influence underwater observability (total length, body shape, benthic behaviour, and feeding habitat; Persat et al. 1994; Lamouroux et al. 1999; Buisson and Grenouillet 2009; Table 2). We tested if the residuals of our regressions (comparison of density and occurrence between protocols) were related to the expected observability by Spearman correlation tests.

Comparison of community structure variation in time and space

Fish community structure estimates were compared between the two protocols by STATIS analysis (Escoufier 1985; Lavit et al. 1994). STATIS is a multivariate multi-table analysis commonly used to compare temporal or spatial series of data sets that share similar characteristics (e.g., sampling sites and (or) sampling variables; Gaertner et al. 1998; Muiño et al. 2003; Abdi et al. 2012; Blackett et al. 2014). Here, STATIS was used to compare species abundance data tables (with the same species list) obtained with the two protocols. STATIS performed simultaneous principal component analysis (PCA) of the two tables, searching for common factorial axes (i.e., compromise structure for the two protocols), giving a correlation coefficient (RV) varying between 0 and 1 depending on the similarity between the compromise structure and the initial tables (Robert and Escoufier 1976). In the present study,

Fig. 2. Hourly discharge ($\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$) in the Ain River reach and daily discharge ($\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$) estimated in the Seynard River reach from June to November in 2012 and 2013. Grey bars indicate sampling events.

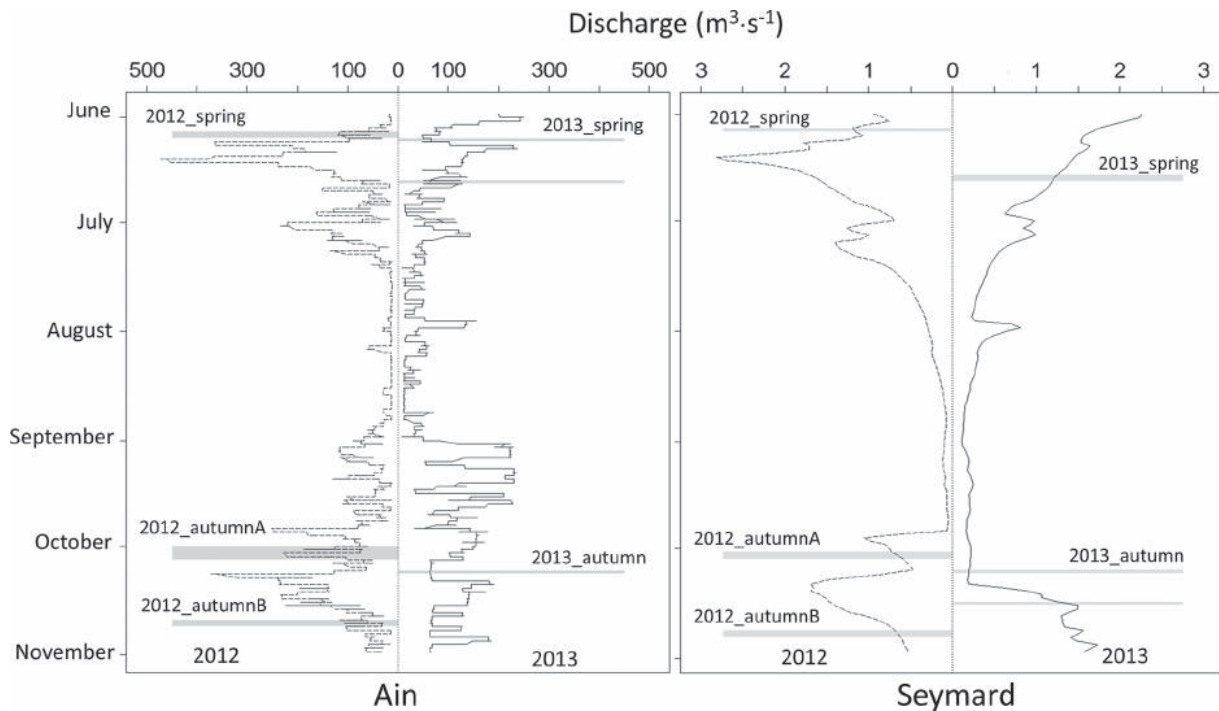


Table 2. Species counted and traits used to rank species observability.

Family	Species	Code	Species observability traits				
			Total length	Body shape	Benthic behaviour	Feeding habitat	Expected observability
Balitoridae	<i>Barbatula barbatula</i>	BaBa	1	0	0	0	1
Centrarchidae	<i>Lepomis gibbosus</i>	LeG	1	3	1	1	6
Cottidae	<i>Cottus gobio</i>	CoG	1	2	0	0	3
Cyprinidae	<i>Alburnoides bipunctatus</i>	AiB	1	3	1	1	6
	<i>Alburnus alburnus</i>	AlA	1	1	1	1	4
	<i>Barbus barbus</i>	BaBu	3	1	0	0	4
	<i>Blicca bjoerkna</i>	BiB	2	1	1	0	4
	<i>Chondrostoma nasus</i>	ChN	2	2	1	0	5
	<i>Gobio gobio</i>	GoG	1	0	0	0	1
	<i>Leuciscus leuciscus</i>	LeL	2	1	1	1	5
	<i>Phoxinus phoxinus</i>	PhP	0	1	1	1	3
	<i>Pseudorasbora parva</i>	PsP	0	3	1	1	5
	<i>Rhodeus amarus</i>	RhA	0	3	1	1	5
	<i>Rutilus rutilus</i>	RuR	2	3	1	1	7
	<i>Squalius cephalus</i>	SqC	3	1	1	1	6
	<i>Telestes souffia</i>	TeS	1	1	1	1	4
<i>Tinca tinca</i>	TiT	2	3	1	0	6	
Esocidae	<i>Esox lucius</i>	EsL	3	1	1	1	6
Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	GaA	0	2	1	1	4
Ictaluridae	<i>Ameiurus melas</i>	AmM	2	2	0	0	4
Percidae	<i>Perca fluviatilis</i>	PeF	2	3	1	1	7
Salmonidae	<i>Salmo trutta</i>	SaT	2	3	1	1	7
	<i>Thymallus thymallus</i>	ThT	2	1	1	1	5

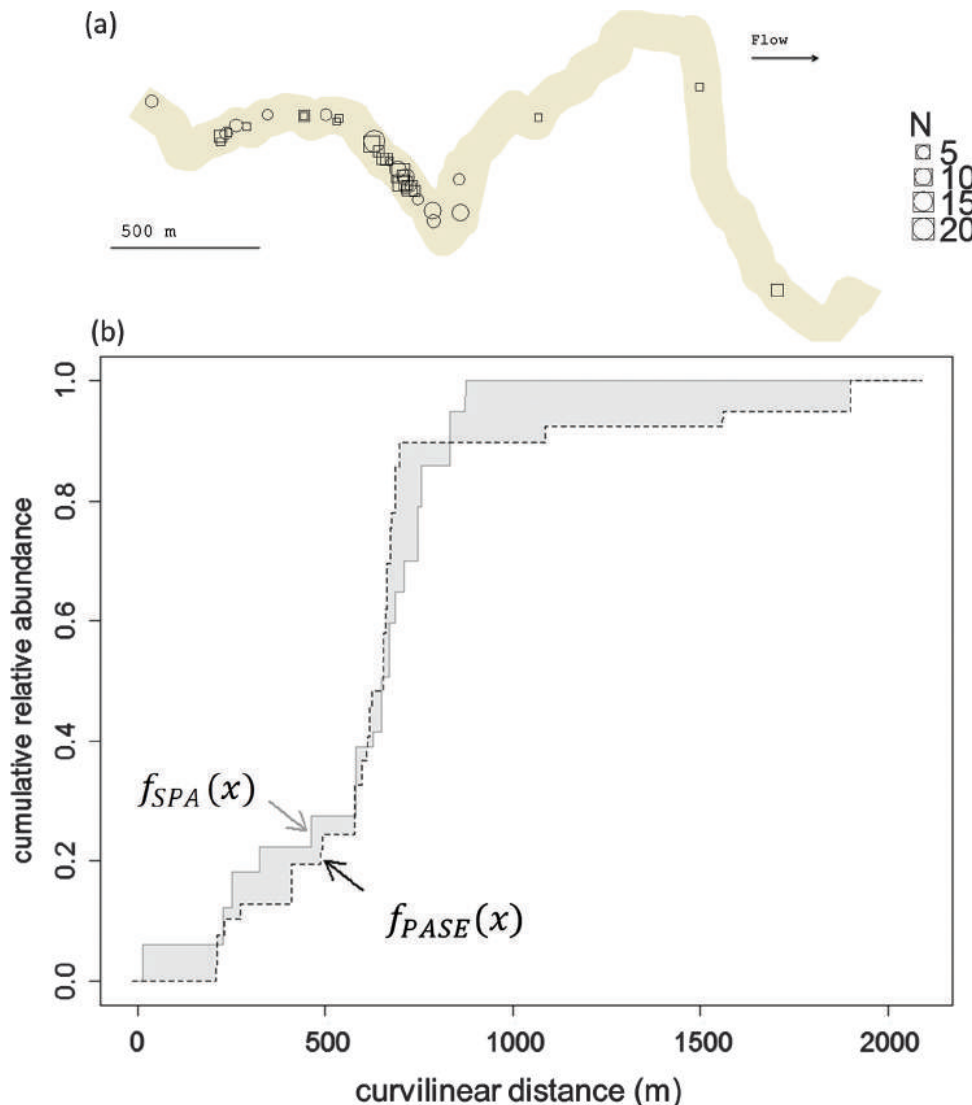
Note: Underlined species were not sampled in the Seynard River. Total length (cm) categories are as follows: 0: <10 cm; 1: 10–20 cm; 2: 20–40 cm; 3: >40 cm. Body shape (ratio of total body length in cm to maximum body depth in cm) categories: 0: ≥ 5.6 ; 1: 5.6–4.78; 2: 4.78–4.35; 3: <4.35. Benthic behaviour categories: 0: yes; 1: no. Feeding habitat categories: 0: benthic; 1: pelagic. Adapted from Persat et al. (1994), Lamouroux et al. (1999), and Buisson and Grenouillet (2009). The expected observability is the sum of species trait categories.

RV values near 1 indicate similarity of fish assemblage structures sampled with PASE or with SPA.

To compare the variations in fish community structure estimated by electrofishing and snorkelling in time (between-survey

variation) and space (between sampling points; within-survey variation), two STATIS analyses were performed. To assess similarity in temporal variations in community structure, analysis was first performed on abundance data averaged by survey (between-

Fig. 3. (a) Map of the abundance of *Leuciscus leuciscus* obtained with point abundance samples by electrofishing (PASE, squares) and snorkelling point abundance (SPA, circles) protocols in the Seynard River; (b) cumulative longitudinal distributions (for PASE and SPA, all surveys pooled) as a function of curvilinear distance. The grey area between curves decreases with the consistency of longitudinal distribution between protocols. It is lower than expected by chance for this example ($P < 0.001$; Table 2).



survey analysis). To assess the similarity in spatial variation in community structure, a second analysis was performed on the point abundance data after subtracting mean abundance per survey (within-survey analysis). This second analysis searched for a compromise in assemblage variations between sampling points (i.e., eliminating temporal variations and focusing on spatial variations). For both STATIS analyses, the significance of the RV coefficient was tested using random permutations ($N = 999$, threshold $P = 0.05$) on the rows and columns of the PASE tables. Point abundances were $\log(1 + x)$ -transformed before the two STATIS analyses to reduce the scatter of fish point abundance values (Vaudor et al. 2011).

Finally, to facilitate interpretation of spatial (within-survey) analysis, relationships between STATIS factorial axes and environmental characteristics of sampling points (water depth, current velocity, dominant substrate size, presence of woody debris, and morphological units) were investigated. Cluster analysis was performed on sampling point scores on the factorial axes (k -means procedure with Calinski criterion; R Core Team 2014), and varia-

tion in sampling point environmental characteristics between clusters was assessed (Kruskal–Wallis tests, threshold $P = 0.05$, with all environmental variables considered as ordinal). Cluster analysis on factorial scores was preferred over correlation analysis between factorial scores and environmental characteristics, because species abundance generally responds nonlinearly to the environment (Lamouroux et al. 1999).

Comparison of the longitudinal distribution of individual species

Finally, we designed a permutation test to analyse whether the longitudinal distributions of individual species along the curvilinear reach coordinates were consistent between the two protocols. For this purpose, we calculated the cumulative distribution curve, along the curvilinear coordinate (Figs. 3a, 3b), of the relative abundance of the species (i.e., point abundance divided by total abundance). The area between the two cumulative distributions (two protocols) was computed; this area decreases as consistency between the longitudinal distributions of relative abundance increases. The random permutations tested whether the area was

Table 3. Environmental characteristics of sampling points of PASE and SPA protocols (mean \pm standard deviation among surveys).

	Ain River		Seynard River	
	PASE	SPA	PASE	SPA
Wetted width (m)	72.58 \pm 8.02	70.79 \pm 4.27	9.38 \pm 0.95	10.12 \pm 3.67
Water depth (m)	1.04 \pm 0.12	1.03 \pm 0.05	0.52 \pm 0.07	0.49 \pm 0.08
Current velocity (m·s ⁻¹)	0.33 \pm 0.09	0.57 \pm 0.09	0.14 \pm 0.03	0.14 \pm 0.04
Dominant substrate size (mm)	97.74 \pm 35.65	211.92 \pm 79.14	15.10 \pm 5.86	13.03 \pm 3.31
Woody debris (%)	2.03 \pm 2.20	5.74 \pm 3.47	7.05 \pm 2.53	6.95 \pm 4.96
Morphological units				
% Pool	1.05 \pm 0.88	3.33 \pm 2.33	9.68 \pm 4.97	18.32 \pm 20.58
% Run	73.24 \pm 6.53	65.93 \pm 8.91	72.98 \pm 8.98	63.82 \pm 19.42
% Riffle	25.70 \pm 7.14	30.73 \pm 6.94	17.34 \pm 7.95	17.84 \pm 14.71

smaller than expected by chance (i.e., after random permutations of observed abundance between points). Importantly, longitudinal distribution of abundance was compared in two ways: firstly, between longitudinal distributions estimated from pooled data for all surveys, and secondly, for longitudinal distributions within paired surveys, with cumulative distribution per survey and areas between the two cumulative distributions summed across surveys. These comparisons of longitudinal distribution were restricted to species observed on both SPA and PASE and with abundance greater than two individuals. All analyses were performed for the Ain River and Seynard River separately, using R software (R Core Team 2014).

Results

Sampling points and corresponding environmental characteristics

Mean discharge rate in Ain River surveys was 81.8 m³·s⁻¹ (range, 18.6 to 221 m³·s⁻¹; Fig. 2); mean water temperature was 15.1 °C (range, 11.4 to 18.0 °C) in spring and 13.3 °C (range, 12.0 to 15.1 °C) in autumn. A mean 195 points were sampled with PASE (range, 178 to 210) and 213 with SPA (range, 183 to 249; Table 1). The percentage of points at which fish occurred was 29.8% with PASE and 18.6% with SPA. Environmental characteristics at sampling points were comparable on PASE and SPA surveys (mean width \sim 70 m and mean depth \sim 1 m; Table 3). However, current velocities (0.57 versus 0.33 m·s⁻¹), substrate size (97.7 versus 211.9 mm), and percentage points with woody debris (5.74% versus 2.03%) were greater in SPA than in PASE samples (Table 3). Substrate size estimates showed wide standard deviations between surveys (Table 3). For both protocols, most points were in run (>66%) or riffle (>25%) habitats (Table 3).

Mean discharge rate in Seynard River surveys was 0.9 m³·s⁻¹ (range, 0.2 to 1.3 m³·s⁻¹; Fig. 2); mean water temperature was 14.9 °C (range, 14.7 to 15.2 °C) in spring and 12.6 °C (range, 12.3 to 13.0 °C) in autumn. A mean 93 points were sampled with PASE (range, 56 to 108) and 75 with SPA (range, 58 to 91; Table 1). The percentage of points at which fish occurred was 57.3% with PASE and 37.7% with SPA. Environmental characteristics at sampling points were comparable on PASE and SPA surveys (mean width \sim 9.5 m, mean depth \sim 0.5 m, mean current velocity \sim 0.14 m·s⁻¹, substrate size \sim 14 mm, and percentage points with woody debris \sim 7%; Table 3). For both protocols, most points were in run (>60%) or riffle (>17%) habitats (Table 3). Underwater visibility ranged between 3 and 5 m in both rivers.

Comparison of species density and species occurrence

More fish were counted with SPA ($N_{\text{Ain}} = 17\ 267$; $N_{\text{Seynard}} = 3775$) than with PASE ($N_{\text{Ain}} = 6494$; $N_{\text{Seynard}} = 1249$) in both rivers, but this was essentially due to higher numbers of the abundant *Phoxinus phoxinus* estimated with SPA (percentage of *Phoxinus phoxinus* in the Ain River: SPA = 86% and PASE = 74%; in the Seynard River: SPA = 93% and PASE = 61%). For most other species, mean abun-

dance was greater with PASE (Table 4). In addition, 43% of species observed with PASE in the Ain River were not observed with SPA (*Alburnus alburnus*, *Blicca bjoerkna*, *Gobio gobio*, *Tinca tinca*, *Gasterosteus aculeatus*, *Lepomis gibbosus*, *Pseudorasbora parva*, *Rhodeus amarus*, *Esox lucius*, and *Ameiurus melas*; Table 4; Fig. 4) and 25% in the Seynard River (*Alburnoides bipunctatus*, *Ameiurus melas*, *Tinca tinca*, and *Alburnus alburnus*; Table 4; Fig. 4).

Mean species density estimated with PASE and SPA was significantly correlated in both the Ain River ($r = 0.89$; $P < 0.001$) and the Seynard River ($r = 0.71$; $P < 0.001$), suggesting consistent estimation between protocols (Fig. 4). These results were influenced by the relative predominance of *Phoxinus phoxinus*, the most abundant species in both rivers and both protocols (from 500 to 1000 individuals per survey); nevertheless, omitting *Phoxinus phoxinus*, estimates with PASE and SPA remained correlated in both the Ain River ($r = 0.81$; $P < 0.001$) and the Seynard River ($r = 0.45$; $P < 0.001$).

The regression slope between species abundance on PASE and SPA did not differ from 1 in the Ain River (slope = 0.93; $P > 0.1$; Fig. 4) but differed from 1 in the Seynard River (slope = 0.83; $P < 0.005$). However, omitting *Phoxinus phoxinus*, the slope differed from 1 in both the Ain (slope = 1.42; $P < 0.005$) and the Seynard (slope = 3.54; $P < 0.001$). Density estimates were higher with PASE for many species (e.g., *Barbatula barbatula*, *Alburnoides bipunctatus*, *Barbus barbus*, and *Squalius cephalus* in the Ain River; *Barbatula barbatula*, *Gasterosteus aculeatus*, *Leuciscus leuciscus*, and *Salmo trutta* in the Seynard; Fig. 4). Regression also indicated much higher density estimates with SPA for *Phoxinus phoxinus* in both rivers.

No correlation was observed between expected observability and residuals from regressions ($P > 0.05$). However, the species most underestimated by SPA compared with PASE in both rivers was *Barbatula barbatula*, which also had the lowest expected observability (score = 1; Tables 2 and 4). Similarly, in the Ain River, *Gobio gobio* had the lowest expected observability (score = 1; Tables 2 and 4) and was not observed with SPA. Some species with high expected observability (score >5) had low abundance on both protocols (*Tinca tinca*, *Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Salmo trutta*; Tables 2 and 4).

Comparison of species occurrence (Fig. 4) led to very similar results, except that regression slopes differed from 1 in both the Ain River (slope = 1.40; $P < 0.001$) and the Seynard River (slope = 1.52; $P < 0.001$). This was due to higher estimated occurrence of frequent species with PASE than with SPA. Therefore, other results involving occurrence are not further detailed here.

Comparison of fish community structure variation in time and space

In both rivers, between-survey STATIS analysis revealed no significant common temporal structure between the two protocols (Ain River: correlation coefficient RV = 0.12, $P > 0.05$; Seynard River: correlation coefficient RV = 0.07, $P > 0.05$). Accordingly, survey scores on the factorial axes of the compromise PCA (shown for the Ain River only in Fig. 5) revealed that temporal variation

Table 4. Total abundance, occurrence, and results (*P* values) of comparison of longitudinal distribution of some species between protocols.

Code	Ain River				<i>P</i>		Seynard River					
	Abundance		Occurrence				Abundance		Occurrence		<i>P</i>	
	PASE	SPA	PASE	SPA	PASE	SPA	PASE	SPA	PASE	SPA	Pooled	Paired
BaBa	140	13	75	5	>0.1	>0.1	192	1	90	1	—	—
LeG	1	0	1	0	—	—	—	—	—	—	—	—
CoG	13	7	10	6	>0.1	>0.1	—	—	—	—	—	—
AIB	246	586	37	6	>0.1	>0.1	3	0	3	0	—	—
AlA	6	0	5	0	—	—	4	0	4	0	—	—
BaBu	227	95	98	30	>0.1	>0.1	23	11	4	2	—	—
BIB	248	0	6	0	—	—	—	—	—	—	—	—
ChN	53	81	6	2	>0.1	>0.1	—	—	—	—	—	—
GoG	10	0	7	0	—	—	—	—	—	—	—	—
LeL	49	1 174	11	10	>0.1	>0.1	67	92	23	15	<0.005	<0.005
PhP	4 802	14 833	166	143	<0.001	<0.05	761	3 497	109	90	<0.05	>0.1
PsP	2	0	2	0	—	—	—	—	—	—	—	—
RhA	1	0	1	0	—	—	—	—	—	—	—	—
RuR	82	7	6	2	>0.1	>0.1	1	10	1	1	—	—
SqC	205	79	59	22	>0.1	>0.1	19	40	7	10	>0.1	>0.1
TeS	326	316	24	14	<0.1	<0.1	84	88	21	11	<0.05	>0.1
TiT	5	0	5	0	—	—	1	0	1	0	—	—
EsL	2	0	2	0	—	—	2	2	2	2	—	—
GaA	11	0	8	0	—	—	50	27	36	3	>0.1	>0.1
AmM	2	0	1	0	—	—	1	0	1	0	—	—
PeF	13	27	8	3	>0.1	>0.1	4	1	3	1	—	—
SaT	20	27	14	12	>0.1	>0.1	29	1	20	1	—	—
ThT	30	22	29	16	>0.1	<0.05	8	5	4	4	>0.1	>0.1

Note: These tests were made for all surveys pooled (pooled) or for paired surveys (paired). Underlined species were not sampled in the Seynard River. For species codes see Table 2.

between surveys was mainly due to the position of one PASE survey (2013_autumn in Fig. 5a) and one SPA survey (2012_autumnB in Fig. 5a) conducted on different sampling dates; species scores on the factorial axes (Fig. 5b) indicated which species were more abundant in these particular surveys than in others; these surveys were both made at discharge rates below 50 m³.s⁻¹ in the Ain River (Fig. 2), and both belonged to survey pairs (PASE and SPA) conducted over 2 consecutive days (Table 1).

In contrast, and again in both rivers, within-survey STATIS analysis revealed a significant common spatial structure between the two protocols (Ain River: RV = 0.39, *P* < 0.05; Seynard River: RV = 0.64, *P* < 0.05; i.e., similar fish assemblages were found in similar habitat on both protocols). In both rivers, few sampling points had high scores along the F1 axis of the compromise PCA (Figs. 6a, 6c), along which most species also had positive scores (Figs. 6b, 6d). Therefore, these points corresponded to sampling points with higher abundance of many species. In both rivers, the position of sampling points along the F2 axis (Figs. 6a, 6c) was determined by different assemblages of species with scores of opposite signs on the F2 axis (Figs. 6b, 6d). Therefore, the position of sampling points along the F2 axis was essentially due to differences in relative species abundance.

Significant links between factorial scores and environmental characteristics along the within-survey axes (Fig. 6) indicated that sampling-point fish assemblages were environmentally dependent, although differently between the two rivers. In the wide Ain River, sampling points with low abundance (cluster Cl4, low F1 scores; Fig. 6a) had very great velocity and depth and no woody debris, whereas in the narrower Seynard River they (cluster Cl5; Fig. 6c) were generally shallower with no woody debris. In both rivers, species such as *Telestes souffia*, *Leuciscus leuciscus*, and *Alburnoides bipunctatus* had close scores on the factorial axes and high scores on F1, (i.e., often co-occurred in abundant points). In the Ain River, sampling-point position along the F2 axis depended on combinations of velocity, depth, and woody debris. In particular, points in cluster Cl1 (shallow and fast-flowing habitat without woody debris; Fig. 6a) had higher densities of species such as *Barbatula*

barbatula, *Cottus gobio*, and *Barbus barbus* and lower densities of *Perca fluviatilis* and *Rutilus rutilus* compared with the other clusters with abundant fish (Cl2–Cl3; Fig. 6a). In the Seynard River, the F2 axis discriminated a couple of deep sampling points where large species such as *Barbus barbus* and *Squalius cephalus* were abundant.

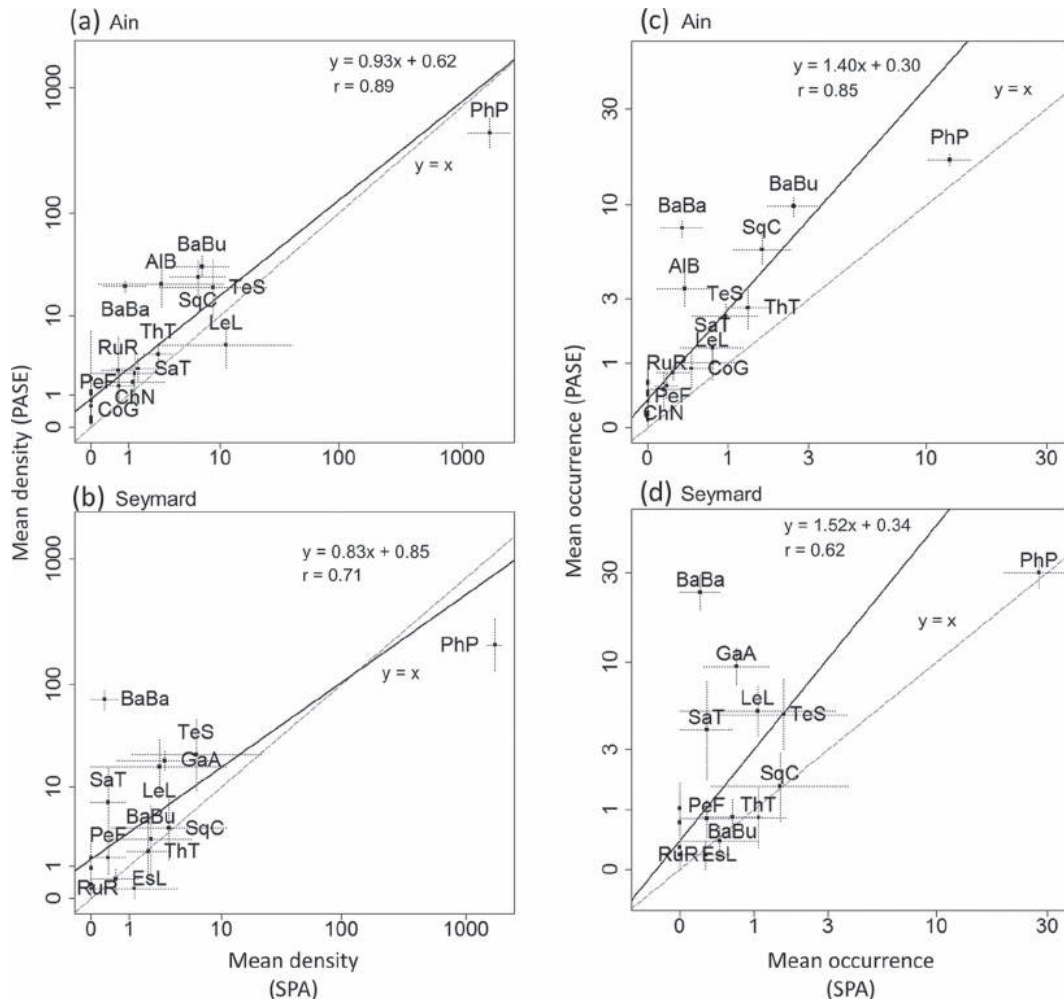
Comparison of longitudinal distribution of individual species

Comparison of the cumulative distributions of relative species abundance pooling all survey data (Table 4) revealed consistent longitudinal distributions for one of the 13 species with more than two individuals per survey in the Ain River (*Phoxinus phoxinus*) and three of the six species with more than two individuals per survey in the Seynard River (*Leuciscus leuciscus*, *Phoxinus phoxinus*, *Telestes souffia*). On pairwise survey comparison, two of the 13 Ain species but only one of the six Seynard species had consistent longitudinal distributions.

Discussion

The objective of the present study was to compare a snorkelling protocol, SPA, with an electrofishing protocol, PASE (Nelva et al. 1979), based on similar strategies (series of sampling points) in two different rivers. In each of nine paired surveys, electrofishing provided higher estimates of species richness than snorkelling and generated a higher proportion of points at which fish occurred. The expected underwater observability, based on species traits (i.e., total length, body shape, benthic behaviour, and feeding habitat) did not explain these differences, except maybe for *Barbatula barbatula* (a cryptic species generally living under the substrate) and *Gobio gobio* (a species that shares several traits with *Barbatula barbatula*). It is possible that several species with high expected observability but low occurrence (*Tinca tinca*, *Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Salmo trutta*) complicated our understanding of the role of expected observability on the results. It is also likely that our coding of observability could be improved, although tests involving individual trait scores (not shown here) were inconclusive.

Fig. 4. Model II regressions (major axis method; solid lines) relating mean species density among surveys (individuals per 1000 m², log scale, left column) estimated by PASE versus SPA in the Ain River (a) and in the Seynard River (b). Dotted lines associated with species represent the standard error between surveys, vertically for PASE and horizontally for SPA. Grey dashed lines represent the 1:1 relationships. Only species observed on SPA were labelled. Panels (c) and (d) are similar plots for mean species occurrence (log scale). See Table 2 for species codes.



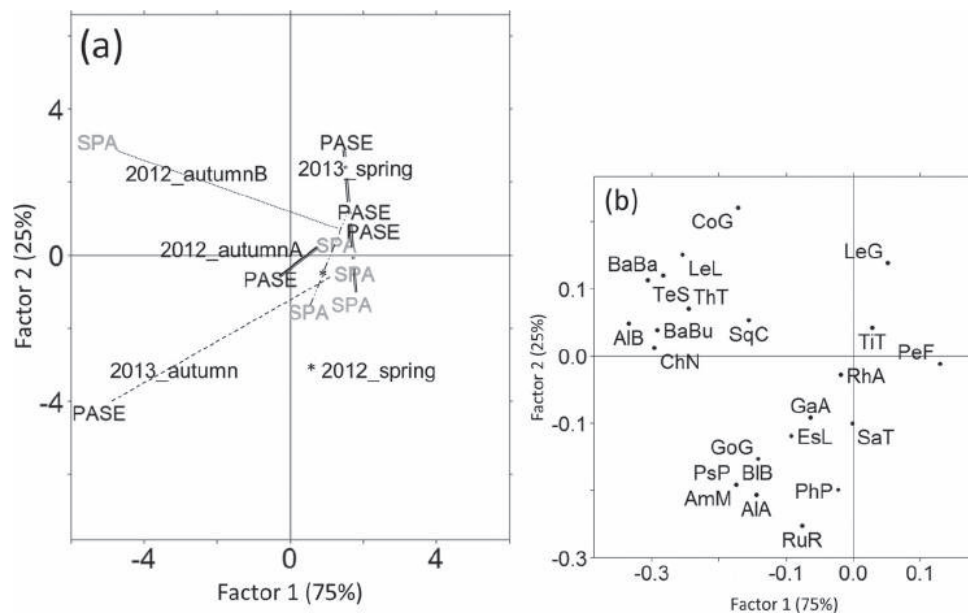
The presence of many species with low occurrence–abundance may also explain the underestimation of richness on SPA. Indeed, many points at which fish occurred had high abundance of several species, aggregated in schools. Snorkelers may have difficulty picking out rare individuals (i.e., individuals from species with low total abundance) among individuals of abundant species. This underestimation of richness by snorkelling is consistent with results in other rivers (Macnaughton et al. 2015). However, species richness estimates by snorkelling may be improved with block-nets, preventing fish from moving out of sampling sites (Chamberland et al. 2014), although closing sampling sites often leads to increased efficiency for both methods (Peterson et al. 2005). We found that richness was underestimated by snorkelling more in the wide Ain River than in the narrow Seynard River, possibly because of the presence of more rare species and (or) larger individuals with greater flight distance in the wider river.

Species density estimates were also lower with snorkelling for most species, but strong correlations between electrofishing and snorkelling estimates confirmed that electrofishing and snorkelling can provide consistent estimates of relative species density (Hankin and Reeves 1988; Ensign et al. 1995; Wildman and Neumann 2003; Chamberland et al. 2014; Macnaughton et al. 2015). Moreover, species densities estimated in the Ain and Seynard rivers

were within the range of densities estimated with electrofishing in six reaches of the nearby Rhône River (Daufresne et al. 2015). The highly abundant, schooling *Phoxinus phoxinus* was the only species in which abundance was estimated to be much greater on SPA. One explanation is that the abundance of schools containing hundreds of small fish is difficult for snorkelers to estimate, while many individuals escape during electrofishing (Kimmel and Argent 2006). It is also possible that groups of some fish species are attracted by snorkelers (Kulbicki et al. 2010). In contrast, schooling behaviour was not found to bias abundance estimation in marine studies (Kulbicki et al. 2010; Bozec et al. 2011), maybe because of an overall higher observability and lower density.

Snorkelling and electrofishing provided inconsistent estimates of temporal variations in fish community structure. In the Ain River, these inconsistencies were due to two surveys with distinctive fish assemblages, one by electrofishing and the other by snorkelling, on different sampling dates. These distinctive surveys did not show extreme discharge rates, turbidity, or conductivity and were therefore probably distinguished for reasons that we failed to identify (e.g., temporal variation in fish community activity between consecutive days, variation in snorkelling efficiency, or random variations associated with the choice of sampling points). Short-term variations in fish behaviour probably explain the dif-

Fig. 5. Factorial map of the STATIS between-survey analysis of PASE (black) and SPA (grey) data in the Ain River: (a) survey scores, with links between paired surveys; (b) species scores. See Table 2 for species codes.



ferences in density estimates, even between consecutive days (Weaver et al. 2014). This is particularly true in rivers subject to hydropeaking (e.g., Fig. 1), where feeding periods may be short and fish may frequently seek flow refuges (Taylor and Cooke 2012).

Although Kulbicki et al. (2010) argued that operator effects between four snorkelers were weak in their marine study, they may be greater in rivers, where fish are more active, water is more turbid, and current velocity complicates observation (Thurrow et al. 2006; Orell et al. 2011). In the present study, five snorkelers contributed to snorkelling samples, several to each survey. Unfortunately, the number and design of surveys were not suitable for quantifying operator effects. The five snorkelers had participated in electrofishing surveys, had trained together, had good knowledge of the reaches, and were familiar with the species occurring in them. It therefore seems likely that the observed temporal variation in fish assemblages was due more to actual temporal variation than to an operator effect.

Temporal variations in fish assemblage may also explain why the longitudinal distributions of individual species were more frequently consistent between electrofishing and snorkelling when survey data were pooled by protocol. Similarly, temporal variation may also explain the large uncertainty of species density estimates (cf. standard errors in Fig. 4). More generally, point sampling or other subsampling techniques in rivers and lakes provide uncertain estimates of fish density because of a combination of spatial overdispersion (Vaudor et al. 2011) and temporal variations in density (Gido et al. 2013; Vaudor et al. 2015). Consequently, powerful assessment of freshwater fish community structure and its changes over long distances (>10 km) requires pooling repeated survey data, whatever the sampling strategy (Brind'Amour et al. 2005; Vaudor et al. 2015).

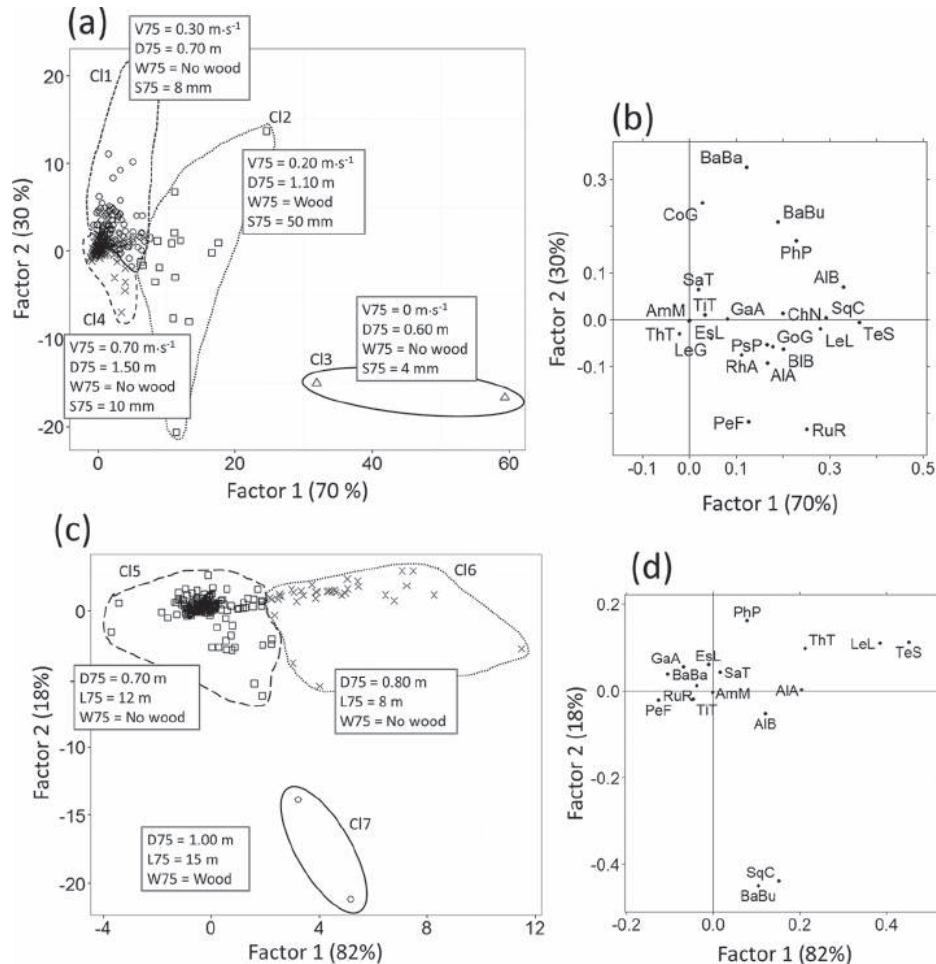
Spatial patterns (fish point assemblage structure, longitudinal species distributions) estimated by snorkelling and electrofishing were generally consistent. Firstly, spatial (within-survey) analysis of point assemblages indicated that similar types of point assemblage were observed by both protocols. Secondly, the shared structure had similar characteristics in both rivers, despite their contrasting environmental characteristics. In particular, in both rivers, point assemblage structure was due to the small number of points with abundant fish and indicated frequent co-occurrence of

species (*Telestes souffia*, *Leuciscus leuciscus*, and *Alburnoides bipunctatus*) that are often found together in the fast-flowing and (or) deep conditions of midstream habitats (Lamouroux et al. 1999; Daufresne et al. 2015). Finally, despite temporal variations, the longitudinal distribution of several abundant species was similar according to both protocols, suggesting that snorkelling is useful over large spatial scales (e.g., scale of fish dispersal) for describing longitudinal species distributions.

Furthermore, most associations between point assemblages and environmental factors revealed by spatial analysis (within-survey) analysis were consistent with general knowledge of species habitat preferences, although differing between the two rivers. In particular, the different environmental characteristics of points with little abundance in the two rivers were probably due to different habitat availability in the rivers. In the faster-flowing Ain River, fish often avoid deep points (e.g., >1.5 m; Fig. 6a) with very high velocity (e.g., >0.7 m·s⁻¹; Fig. 6a). This is consistent with the frequent use of shallow, low-velocity habitats by freshwater species (Lamouroux et al. 1999). Such fast-flowing habitats are not found in the Seynard River, where fish tend to avoid shallows (e.g., <0.7 m; Fig. 6a). In both rivers, points with woody debris or vegetation tend to have higher fish densities (Brind'Amour and Boisclair 2004; Thurrow et al. 2006). Accordingly, woody debris is associated with increased habitat heterogeneity and provides refuge for fish (Jackson et al. 2001). In sampling points on the Ain River with intermediate velocity, species are organized along a water depth gradient, in agreement with their well-documented preferences (Spillmann 1961; Lamouroux et al. 1999), with the benthic *Barbatula barbatula*, *Cottus gobio*, and *Barbus barbus* in shallower habitats than the pelagic *Perca fluviatilis* and *Rutilus rutilus*. In the slower-flowing Seynard River, the larger species, *Barbus barbus* and *Squalius cephalus*, were occasionally found in deeper habitats. These two species are typical species of the wider and deeper Ain, and their presence in the Seynard may be due to dispersal from the Ain (Fig. 1).

The consistency of patterns of spatial variation in fish communities between electrofishing and snorkelling suggests that both protocols are appropriate for studying microhabitat preferences. Although differences in habitat use have been reported according to snorkelling and electrofishing in lakes (Brosse et al. 2001) and

Fig. 6. Factorial map of the STATIS within-survey analysis of sampling points: (a) factorial scores in the Ain River and associated clusters; (b) species scores in the Ain River; (c) factorial scores in the Seynard River and associated clusters; (d) species scores in the Seynard River. See Table 2 for species codes. For significant associations between point clusters and environmental variables (V : current velocity in $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$; D : water depth in m; W : presence of woody debris; S : dominant substrate size in mm; L : wetted width in m; $P < 0.05$), the 75% (100% for Cl3 and Cl7) percentile of the environmental variable corresponding to each cluster is shown; 25% of point values are above this percentile.



rivers (Persinger et al. 2004), the authors suggested that some degree of fright response to electrofishing in lakes, the mechanical influence of electrofishing on vegetation during consecutive sampling, or differences in sampling designs between the two protocols may have influenced their results. Snorkelling reduces mechanical disturbance of habitat and misinterpretation of habitat use. In particular, substrate size was sometimes difficult to estimate on electrofishing, potentially explaining differences with respect to snorkelling results. However, studying habitat use by snorkelling would require more precise measurement of habitat characteristics than the rough visual estimates of the present study.

Persinger et al. (2004) and Chamberland et al. (2014) suggested using a combination of electrofishing and snorkelling data to better estimate fish richness. The present results, however, suggest that snorkelling is not very appropriate for estimating richness, at least in rivers with many rare species. Nevertheless, for the other species, snorkelling and electrofishing provided similar estimates of relative fish density and spatial assemblage structure. Finally, the study was limited to reaches of less than 15 km to enable comparison with electrofishing; but snorkelling alone could be particularly attractive for assessing fish metacommunities over dozens of kilometres and in river networks with limited accessibility (Torgersen et al. 2006; Brenkman et al. 2012).

Given the variety of distances covered by individuals of many species during their lifespan (up to several dozen kilometres; Radinger and Wolter 2014), understanding the effects of dispersal on metacommunity dynamics and studying fish resilience to environmental disturbance would require repeated assessment of community structure over a variety of spatial scales. The very wide temporal variation in estimates of community structure also indicates that studying metacommunity dynamics will require multiple repeated samples. Therefore, the simplicity of large-scale implementation of snorkelling makes this method particularly suited for better understanding fish metacommunity organization. Moreover, the protocol proposed here could be improved (e.g., by recording fish seen between points) and adapted to studies of behavioural ecology (e.g., by recording feeding activities or interactions between individuals; White et al. 2014). Snorkelling could be also further developed for studies of individual personalities, because of the importance of personality variations for ecology and evolution (Wolf and Weissing 2012).

Acknowledgements

This study was supported by Agence de l'Eau Rhône Méditerranée & Corse. The authors thank Camille Macnaughton, Ross Vander Vorste, and an anonymous referee for their helpful comments on previous drafts.

References

- Abdi, H., Williams, L.J., Valentin, D., and Bennani-Dosse, M. 2012. STATIS and DISTATIS: optimum multitable principal component analysis and three way metric multidimensional scaling. Wiley Interdiscip. Rev. Comput. Stat. 4(2): 124–167. doi:10.1002/wics.198.
- Angermeier, P.L., and Winston, M.R. 1998. Local vs. regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia. Ecology, 79(3): 911–927. doi:10.2307/176589.
- Blackett, M., Licandro, P., Coombs, S.H., and Lucas, C.H. 2014. Long-term variability of the siphonophores *Muggiaea atlantica* and *M. kochi* in the Western English Channel. Prog. Oceanogr. 128: 1–14. doi:10.1016/j.poccean.2014.07.004.
- Bozec, Y.-M., Kulbicki, M., Laloë, F., Mou-Tham, G., and Gascuel, D. 2011. Factors affecting the detection distances of reef fish: implications for visual counts. Mar. Biol. 158(5): 969–981. doi:10.1007/s00227-011-1623-9.
- Brenkman, S.J., Duda, J.J., Torgersen, C.E., Welty, E., Pess, G.R., Peters, R., and McHenry, M.L. 2012. A riverscape perspective of Pacific salmonids and aquatic habitats prior to large-scale dam removal in the Elwha River, Washington, USA. Fish. Manage. Ecol. 19(1): 36–53. doi:10.1111/j.1365-2400.2011.00815.x.
- Brind'Amour, A., and Boisclair, D. 2004. Comparison between two sampling methods to evaluate the structure of fish communities in the littoral zone of a Laurentian lake. J. Fish Biol. 65(5): 1372–1384. doi:10.1111/j.0022-1112.2004.00536.x.
- Brind'Amour, A., Boisclair, D., Legendre, P., and Borcard, D. 2005. Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables. Limnol. Oceanogr. 50(2): 465–479. doi:10.4319/lo.2005.50.2.0465.
- Brind'Amour, A., Boisclair, D., Dray, S., and Legendre, P. 2011. Relationships between species feeding traits and environmental conditions in fish communities: a three-matrix approach. Ecol. Appl. 21(2): 363–377. doi:10.1890/09-2178.1. PMID:21563569.
- Brosse, S., Laffaille, P., Gabas, S., and Lek, S. 2001. Is scuba sampling a relevant method to study fish microhabitat in lakes? Examples and comparisons for three European species. Ecol. Freshw. Fish. 10(3): 138–146. doi:10.1034/j.1600-0633.2001.100303.x.
- Buisson, L., and Grenouillet, G. 2009. Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. Divers. Distrib. 15(4): 613–626. doi:10.1111/j.1472-4642.2009.00565.x.
- Chamberland, J.-M., Lanthier, G., and Boisclair, D. 2014. Comparison between electrofishing and snorkeling surveys to describe fish assemblages in Laurentian streams. Environ. Monit. Assess. 186(3): 1837–1846. doi:10.1007/s10661-013-3497-4. PMID:24317539.
- Copp, G.H. 2010. Patterns of diel activity and species richness in young and small fishes of European streams: a review of 20 years of point abundance sampling by electrofishing. Fish Fish. 11(4): 439–460. doi:10.1111/j.1467-2979.2010.00370.x.
- Cowx, I.G., Harvey, J.P., Noble, R.A., and Nunn, A.D. 2009. Establishing survey and monitoring protocols for the assessment of conservation status of fish populations in river Special Areas of Conservation in the UK. Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. 19(1): 96–103. doi:10.1002/aqc.968.
- Daufresne, M., Veslot, J., Capra, H., Carrel, G., Poiré, A., Olivier, J.-M., and Lamouroux, N. 2015. Fish community dynamics (1985–2010) in multiple reaches of a large river subjected to flow restoration and other environmental changes. Freshw. Biol. 60(6): 1176–1191. doi:10.1111/fwb.12546.
- Ensign, W.E., Angermeier, P.L., and Dolloff, C.A. 1995. Use of line transect methods to estimate abundance of benthic stream fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52(1): 213–222. doi:10.1139/f95-021.
- Escoufier, Y. 1985. Objectifs et procédures de l'analyse conjointe de plusieurs tableaux de données. Stat. Anal. Données, 10(1): 1–10.
- Fausch, K.D., Torgersen, C.E., Baxter, C.V., and Li, H.W. 2002. Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. BioScience, 52(6): 483–498. doi:10.1641/0006-3568(2002)052[0483:LTRBTG]2.0.CO;2.
- Fowler, A.J. 1987. The development of sampling strategies for population studies of coral reef fishes. A case study. Coral Reefs, 6(1): 49–58. doi:10.1007/BF00302212.
- Gaertner, J.-C., Chessel, D., and Bertrand, J. 1998. Stability of spatial structures of demersal assemblages: a multitable approach. Aquat. Living Resour. 11(2): 75–85. doi:10.1016/S0990-7440(98)80063-6.
- Gido, K.B., Propst, D.L., Olden, J.D., and Bestgen, K.R. 2013. Multidecadal responses of native and introduced fishes to natural and altered flow regimes in the American Southwest. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 70(4): 554–564. doi:10.1139/cjfas-2012-0441.
- Groot, C., and Margolis, L. 1991. Pacific salmon life histories. UBC Press, Vancouver, B.C., Canada.
- Hankin, D.G., and Reeves, G.H. 1988. Estimating total fish abundance and total habitat area in small streams based on visual estimation methods. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45(5): 834–844. doi:10.1139/f88-101.
- Heggernes, J., Brabrand, Åg., and Saltveit, S. 1990. Comparison of three methods for studies of stream habitat use by young brown trout and Atlantic salmon. Trans. Am. Fish. Soc. 119(1): 101–111. doi:10.1577/1548-8659(1990)119<0101:COTMFS>2.3.CO;2.
- Heino, J., Virkkala, R., and Toivonen, H. 2009. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. Biol. Rev. 84(1): 39–54. doi:10.1111/j.1469-185X.2008.00060.x. PMID:19032595.
- Jackson, D.A., Peres-Neto, P.R., and Olden, J.D. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities — the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58(1): 157–170. doi:10.1139/f00-239.
- Jowett, I. 1993. A method for objectively identifying pool, run, and riffle habitats from physical measurements. N.Z. J. Mar. Freshw. Res. 27(2): 241–248. doi:10.1080/00288330.1993.9516563.
- Joyce, M.P., and Hubert, W.A. 2003. Snorkeling as an alternative to depletion electrofishing for assessing cutthroat trout and brown trout in stream pools. J. Freshw. Ecol. 18(2): 215–222. doi:10.1080/02705060.2003.9664487.
- Kimmel, W.G., and Argent, D.G. 2006. Efficacy of two-pass electrofishing employing multiple units to assess stream fish species richness. Fish. Res. 82(1–3): 14–18. doi:10.1016/j.fishres.2006.09.001.
- Kulbicki, M., Cornuet, N., Vigliola, L., Wantiez, L., Moutham, G., and Chabanet, P. 2010. Counting coral reef fishes: Interaction between fish life-history traits and transect design. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 387(1–2): 15–23. doi:10.1016/j.jembe.2010.03.003.
- Lamouroux, N., Capra, H., Pouilly, M., and Souchon, Y. 1999. Fish habitat preferences in large streams of southern France. Freshw. Biol. 42(4): 673–687. doi:10.1046/j.1365-2427.1999.00521.x.
- Lavit, C., Escoufier, Y., Sabatier, R., and Traissac, P. 1994. The act (STATIS method). Comput. Stat. Data Anal. 18(1): 97–119. doi:10.1016/0167-9473(94)90134-1.
- Legendre, P., and Legendre, L.F.J. 2012. Numerical ecology. 3rd English ed. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., and Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. Ecol. Lett. 7(7): 601–613. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x.
- Macnaughton, C.J., Harvey-Lavoie, S., Senay, C., Lanthier, G., Bourque, G., Legendre, P., and Boisclair, D. 2015. A comparison of electrofishing and visual surveying methods for estimating fish community structure in temperate rivers. River Res. Appl. 31: 1040–1051. doi:10.1002/rra.2787.
- Muñoz, R., Carrera, P., Petitgas, P., Beare, D.J., Georgakarakos, S., Haralambous, J., Iglesias, M., Liorzou, B., Massé, J., and Reid, D.G. 2003. Consistency in the correlation of school parameters across years and stocks. ICES J. Mar. Sci. J. Conserv. 60(1): 164–175. doi:10.1006/jmsc.2002.1322.
- Nelva, A., Persat, H., and Chessel, D. 1979. Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichthyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuel d'abondance. Comptes-Rendus Académie Sci. Paris Sér. D, 289: 1295–1298.
- Orell, P., Erkinaro, J., and Karppinen, P. 2011. Accuracy of snorkelling counts in assessing spawning stock of Atlantic salmon, *Salmo salar*, verified by radio-tagging and underwater video monitoring. Fish. Manage. Ecol. 18(5): 392–399. doi:10.1111/j.1365-2400.2011.00794.x.
- Persat, H., Olivier, J.-M., and Pont, D. 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: fish in the Upper Rhône River and its floodplain. Freshw. Biol. 31(3): 439–454. doi:10.1111/j.1365-2427.1994.tb01750.x.
- Persinger, J.W., Orth, D.J., and Newcomb, T.J. 2004. A comparison of snorkeling versus throwable anode electrofishing for evaluating stream fish habitat use. J. Freshw. Ecol. 19(4): 547–557. doi:10.1080/02705060.2004.9664734.
- Peterson, J.L., Banish, N.P., and Thurow, R.F. 2005. Are block nets necessary? Movement of stream-dwelling salmonids in response to three common survey methods. N. Am. J. Fish. Manage. 25(2): 732–743. doi:10.1577/M04-051.1.
- R Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing [online]. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <http://www.R-project.org/>.
- Radinger, J., and Wolter, C. 2014. Patterns and predictors of fish dispersal in rivers. Fish Fish. 15(3): 456–473. doi:10.1111/faf.12028.
- Regis, J., Pattee, E., and Lebreton, J. 1981. A new method for evaluating the efficiency of electric fishing. Arch. Hydrobiol. 93(1): 68–82.
- Robert, P., and Escoufier, Y. 1976. A unifying tool for linear multivariate statistical methods: the RV-coefficient. J. R. Stat. Soc. Ser. C Appl. Stat. 25(3): 257–265. doi:10.2307/2347233.
- Spillmann, C.J. 1961. Poissons d'eau douce. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris.
- Taylor, M.K., and Cooke, S.J. 2012. Meta-analyses of the effects of river flow on fish movement and activity. Environ. Rev. 20(4): 211–219. doi:10.1139/a2012-009.
- Thevenet, A., and Stutzner, B. 1999. Linking fluvial fish community to physical habitat in large woody debris: sampling effort, accuracy and precision. Arch. Hydrobiol. 145(1): 57–77. doi:10.1127/archiv-hydrobiol/145/1999/57.
- Thurow, R.F., Peterson, J.T., and Guzevich, J.W. 2006. Utility and validation of day and night snorkel counts for estimating bull trout abundance in first- to third-order streams. N. Am. J. Fish. Manage. 26(1): 217–232. doi:10.1577/M05-054.1.
- Tomanova, S., Tedesco, P.A., Roset, N., Berrebi, dit, Thomas, R., and Belliard, J. 2013. Systematic point sampling of fish communities in medium- and large-sized rivers: sampling procedure and effort. Fish. Manage. Ecol. 20(6): 533–543. doi:10.1111/fme.12045.
- Torgersen, C.E., Baxter, C.V., Li, H.W., and McIntosh, B.A. 2006. Landscape influences on longitudinal patterns of river fishes: Spatially continuous analysis of fish-habitat relationships. In Landscape influences on stream habitats and

- biological assemblages. *Edited by* R.M. Hughes, L. Wang, and P.W. Seelbach. American Fisheries Society, Bethesda, Md. pp. 473–492.
- Vaudor, L., Lamouroux, N., and Olivier, J.-M. 2011. Comparing distribution models for small samples of overdispersed counts of freshwater fish. *Acta Oecol.* **37**(3): 170–178. doi:10.1016/j.actao.2011.01.010.
- Vaudor, L., Lamouroux, N., Olivier, J.-M., and Forcellini, M. 2015. How sampling influences the statistical power to detect changes in abundance: an application to river restoration. *Freshw. Biol.* **60**(6): 1192–1207. doi:10.1111/fwb.12513.
- Weaver, D.M., Kwak, T.J., and Pollock, K.H. 2014. Sampling characteristics and calibration of snorkel counts to estimate stream fish populations. *N. Am. J. Fish. Manage.* **34**(6): 1159–1166. doi:10.1080/02755947.2014.951808.
- White, S.M., Giannico, G., and Li, H. 2014. A “behaviorscape” perspective on stream fish ecology and conservation: linking fish behavior to riverscapes. *Wiley Interdiscip. Rev. Water*, **1**(4): 385–400. doi:10.1002/wat2.1033.
- Wildman, T.L., and Neumann, R.M. 2003. Comparison of snorkeling and electrofishing for estimating abundance and size structure of brook trout and brown trout in two southern New England streams. *Fish. Res.* **60**(1): 131–139. doi:10.1016/S0165-7836(02)00060-7.
- Wilson, D.S. 1992. Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, **73**(6): 1984–2000. doi:10.2307/1941449.
- Wolf, M., and Weissing, F.J. 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* **27**(8): 452–461. doi:10.1016/j.tree.2012.05.001. PMID:22727728.

Synthèse et perspectives



©Hayao Miyazaki

Illustration extraite du film « le Château ambulant » de Hayao Miyazaki sorti en France en 2005.

Picture from "Howl's moving Castle" animation (Hayao Miyazaki).

Synthèse et perspectives

1. La transférabilité des modèles de sélection d'habitat

La pertinence des modèles de sélection du microhabitat représentant le patron commun de l'espèce est largement discutée et débattue au sein de la communauté scientifique pour les poissons de rivière, comme pour les macroinvertébrés (Mathur *et al.*, 1985 ; voir aussi les échanges Lancaster & Downes, 2010b; Lamouroux *et al.*, 2010; Lancaster & Downes, 2010a). L'une des principales critiques émises est le manque de transférabilité de ces patrons communs d'une rivière à l'autre, ou d'une campagne d'échantillonnage à l'autre. Ce manque de transférabilité est notamment mis en cause par Lancaster & Downes (2010b) en raison de l'absence de prise en compte de facteurs biotiques dans les modèles et dans leurs interprétations.

Avec son approche multi-échelles, mon travail de thèse a permis de mettre en évidence la transférabilité et la pertinence des modèles spécifiques de sélection du microhabitat hydraulique pour des espèces présentant des sélections d'habitat significatives. En effet, mon travail a confirmé l'existence d'une composante commune de la sélection d'habitat transférable entre populations et caractérisée par des distributions similaires des abondances de poissons dans les microhabitats (**Chapitre 1**). L'application de la méthodologie développée des poissons aux macroinvertébrés (**Chapitre 1**) montre également des résultats encourageants de transférabilités. Ces deux résultats principaux corroborent ceux présentés dans la littérature, où un patron commun, et transférable, a été observé entre les distributions des abondances dans les microhabitats de diverses populations locales de poissons (ex. Lamouroux *et al.*, 1999; Parasiewicz & Dunbar, 2001) et de macroinvertébrés (ex. Jowett, 2003; Dolédec *et al.*, 2007; Méricoux *et al.*, 2009). En effet, malgré l'existence d'une minorité de populations ne représentant pas ce patron commun, la répétition

d'une même forme de sélection est observée dans la grande majorité des autres populations pour près de 70 % des espèces étudiées.

La réduction de la transférabilité des modèles pour certaines campagnes peut s'expliquer par des variations extrêmes des conditions environnementales lors de ces campagnes. En effet, ces conditions particulières (ex. régimes hydrologiques anthropisés Poff & Zimmerman, 2010 ; oxygénation faible Lancaster, Downes & Glaister, 2009 ; modifications thermiques Macnaughton *et al.*, 2016) vont diminuer la persistance des individus dans ces campagnes, se traduisant alors par des diminutions des abondances et des occurrences des espèces. Par exemple, Poff & Zimmerman (2010) montrent des réductions d'abondance allant jusqu'à 95 % lors d'un changement de régime hydrologique d'une rivière naturelle à une rivière régulée. Ces diminutions vont affecter et modifier le patron commun de la sélection d'habitat des espèces dans les campagnes en question (Olden & Jackson, 2002) et agir comme des filtres environnementaux sur les individus présents (Poff, 1997; Neff & Jackson, 2013; Singer *et al.*, 2016). Ces filtres vont favoriser des phénotypes capables de tolérer et de s'acclimater à court terme à ces conditions (Jaenike & Holt, 1991), formant des populations locales particulières, qui diffèrent par leurs traits des populations présentes dans les autres campagnes.

Par ailleurs, l'absence de transférabilité des modèles de sélection d'habitat peut être liée à une mauvaise identification de certaines espèces, pourtant bien connues, lors des échantillonnages (ex. goujon, Kottelat & Persat, 2005; Denys, 2015). En effet, des études génétiques ont révélé en France, l'existence de plusieurs espèces de poissons longtemps identifiées sur critères taxonomiques comme une seule espèce (ex. loche franche, goujon, chevaine, viron ; Kottelat & Freyhof, 2007). Ces résultats suggèrent que les modèles de sélection d'habitat construits à l'échelle de l'espèce auraient pu être construits implicitement à l'échelle du genre pour ces taxons en particulier.

Du fait des ressemblances taxonomiques fortes et des traits morphologiques similaires de ces espèces, des modèles construits au genre peuvent être des modèles tout-à-fait pertinents pour certaines espèces. Chez les macroinvertébrés, où il est parfois difficile d'identifier les individus à l'espèce, Dolédec *et al.*, (2007) ont montré la pertinence de modèles développés au genre pour refléter le patron commun de la sélection, comme *Glossosoma* (deux espèces) ou *Protonemura* (deux espèces). Néanmoins, pour d'autres genres, comme *Baetis* (cinq espèces) ou *Caenis* (quatre espèces), les modèles de sélection développés au genre n'étaient pas pertinents. De la même manière, des modèles construits à l'échelle de guildes chez les poissons (espèces présentant des traits communs) ont montré de bonnes capacités à représenter un patron commun et à être transférés entre populations (Lamouroux & Cattaneo, 2006; Chen & Olden, 2018). Par exemple, Chen & Olden (2018) ont montré que des modèles développés en regroupant des espèces en guildes généralistes selon le critère de résistance à la vitesse du courant (espèces persistantes dans les vitesses faibles du courant), comme la carpe commune ou la gambusie de l'Ouest, vont être transférables entre rivières. Dès lors que des traits sont partagés, il est envisageable d'identifier des patrons communs de la sélection d'habitat et d'en transférer les modèles. Par exemple, Lamouroux, Poff & Angermeier (2002) ont montré des convergences de sélection d'habitat pour des espèces du continent européen et américain partageant des traits communs malgré leurs différences phylogénétiques.

Une autre cause de l'absence de transférabilité des modèles de sélection d'habitat est liée à l'influence de la composante individuelle de la sélection d'habitat, que j'ai pu mettre en évidence dans le **Chapitre 2** de ma thèse. En effet, ce chapitre a montré que la prise en compte des différences de sélection entre les individus améliore les performances des modèles de sélection. Bien que les effets des comportements individuels aient été peu étudiés chez les poissons (White *et al.*, 2014), ces résultats coïncident avec ceux observés pour des mammifères terrestres comme chez les

ursidés (Gillies *et al.*, 2006; Leclerc *et al.*, 2015) ou chez les loups (Hebblewhite & Merrill, 2008). Chez les poissons, les fortes variabilités de la sélection d'habitat entre individus peuvent s'expliquer par une grande variabilité comportementale entre les individus, caractérisée par exemple par les capacités des individus à être mobiles et à se déplacer rapidement dans l'espace (Rosenfield, 2002; Hitt & Angermeier, 2008; Capra, Pella & Ovidio, 2018).

Ces variations individuelles de la sélection d'habitat sont également représentatives des processus biotiques, comme les processus de prédation ou de compétition (White *et al.*, 2014), qui modifient les structures des populations et des communautés. En effet, les déplacements observés peuvent être interprétés comme des stratégies de fuite à la fois pour éviter des individus prédateurs ou compétiteurs (Schlosser, 1987). De plus, ces comportements vont directement influencer la sélection d'habitat. Par exemple en milieu terrestre, Valeix *et al.* (2009) ont montré que des herbivores (proies) vont sélectionner des habitats localisés dans des grands espaces ouverts lorsque le risque de prédation des lions (prédateurs) augmente. Néanmoins, les individus étudiés dans le **Chapitre 2** ont été suivis pendant près de trois mois, indiquant que les habitats sélectionnés sont le fait de processus agissant à plus long terme sur les individus.

Ces variations individuelles de la sélection d'habitat peuvent également s'expliquer par les différences de traits de personnalité des individus (Sih *et al.*, 2004; Wolf & Weissing, 2012). En effet, des traits de personnalité audacieux (tendance d'un individu à prendre des risques ; Sloan Wilson *et al.*, 1994) vont être directement corrélés à l'espace occupé par les ombles de fontaine en laboratoire (Wilson & McLaughlin, 2007). Ces individus vont alors avoir tendance à explorer plus facilement leur environnement et à changer d'habitat, comparé à des individus timides qui vont se restreindre à occuper des habitats disponibles à proximité.

Finalement, une part du manque de transférabilité des modèles à d'autres campagnes reste peut être le fait de variables qui agissent à une échelle plus large que l'échelle locale considérée dans les **Chapitre 1** et **Chapitre 2**. En effet, il existe des filtres environnementaux qui agissent à une échelle régionale (voir Introduction), correspondant à l'échelle des bassins versants, qui contraignent les populations et communautés locales (Poff, 1997). Pour cela, des modèles de sélection d'habitat ont été développés, non plus à l'échelle locale du microhabitat, mais à l'échelle régionale des bassins versants (Leftwich, Angermeier & Dolloff, 1997; Kennard *et al.*, 2007). Ces modèles n'ont toutefois pas réussi à identifier de patron commun de la sélection, et n'ont ainsi pas présenté de gain de transférabilité par rapport aux modèles développés à une échelle locale du microhabitat. Ces résultats peuvent s'expliquer par l'utilisation de variables générales, comme la largeur de la rivière ou l'altitude, qui sont éloignées de l'habitat quotidien (microhabitat) ou fonctionnel (mésohabitat) nécessaires aux organismes pour survivre dans leur environnement. Les populations et communautés sont pourtant liées à ces deux échelles (Ricklefs, 1987; Caley & Schluter, 1997; Angermeier & Winston, 1998), notamment par la morphologie dendritique des rivières. En effet, cette morphologie va influencer les configurations spatiales des microhabitats, caractérisées par exemple par des successions de radiers et de mouilles ou par des patches d'habitat, et modifier ainsi les structures des communautés et populations locales (Wiens, 2002; Fausch *et al.*, 2002; Foubert *et al.*, 2018). Ces modifications vont alors influencer la sélection d'habitat (Wiens, 1976) à travers les mouvements des individus vers les microhabitats les plus favorables (Campbell Grant, 2011; Wolf & Weissing, 2012; White *et al.*, 2014).

La comparaison des protocoles d'échantillonnage du **Chapitre 3**, a mis en évidence la capacité du protocole par plongée de surface à représenter et à caractériser les configurations spatiales des assemblages de poissons sur des distances de plusieurs dizaines de kilomètres, correspondant à une échelle

intermédiaire entre le microhabitat et le bassin versant : l'échelle de la dispersion. Les résultats obtenus confirment la pertinence de l'utilisation de plongée de surface pour caractériser les structures des communautés et des populations de poissons (Fausch et al., 2002; Torgersen et al., 2006; Brenkman et al., 2012), malgré une sous-estimation de la diversité spécifique. Cette sous-estimation est principalement liée aux espèces cryptiques ou benthiques, qui se cachent et se confondent avec le substrat. Malgré cela, ces protocoles par plongée sont prometteurs pour évaluer l'influence des configurations spatiales des microhabitats sur le patron commun de la sélection d'habitat comme des risques d'assèchement (Miyazono & Taylor, 2013; Pires, Beja & Magalhães, 2014), ou la présence de barrages (Branco et al., 2014; Quiroga et al., 2015). Ils offrent notamment la possibilité d'observer les individus directement dans leurs habitats, permettant ainsi une description plus fine des habitats utilisés. A partir des données récoltées sur de telles distances, identifier le patron commun de la sélection d'habitat et évaluer leur pertinence permettrait sans doute de mieux comprendre les processus influençant la sélection d'habitat, mais également d'améliorer la transférabilité des modèles à l'échelle locale des sites et à l'échelle régionale des bassins versants.

2. Perspectives

Utilisation opérationnelle des modèles de sélection d'habitat

Le couplage de modèles de sélection d'habitat et de modèles hydrauliques contribue, en pratique, à la gestion des débits écologiques ou à l'optimisation de mesures de restauration physique (voir synthèse : Lamouroux *et al.*, 2018). Pour améliorer les outils de gestion actuellement utilisés en France, les modèles spécifiques de sélection d'habitat développés dans le **Chapitre 1** seront intégrés dans la nouvelle

plateforme HABBY (*HABitat suitaBilitY*, Von Guten, Le Coarer & Zaoui, 2017). Cette plateforme en développement permettra d'utiliser, de façon modulaire, différents modèles hydrauliques numériques, (ex. Telemac2D, RIVER2D), qui traduisent les débits des rivières en variables hydrauliques caractérisant le microhabitat des poissons, comme la hauteur d'eau ou la vitesse moyenne du courant dans la colonne d'eau. Cette plateforme en libre accès, développée en parallèle de ma thèse, a pour objectif d'aider à déterminer la répartition des habitats disponibles pour les poissons à des débits différents par l'approche Instream Flow Incremental Methodology (Bovee, 1986) ou à déterminer la distribution des habitats disponibles par des approches statistiques comme Estimhab (Lamouroux & Capra, 2002). Elle sera enrichie au fil de l'eau par les modèles de sélection d'habitat des macroinvertébrés (Forcellini et al. in prep), évoqués dans le **Chapitre 1** et permettra de visualiser différentes solutions de cartographie des microhabitats. Bien qu'étant des outils puissants pour aider à la prise de décisions dans le cadre des gestions des débits écologiques, les modèles spécifiques de sélection d'habitat développés présentent des incertitudes liées aux variabilités temporelles de la sélection d'habitat et aux variations temporelles des conditions environnementales. Ces incertitudes montrent que les résultats présentés ne sont que des projections de l'impact des activités humaines sur les habitats disponibles des poissons, qu'il convient d'accompagner de descriptions du contexte écologique au sens large (ex. qualité physico-chimique de l'eau, histoire des peuplements).

Bien que présentant de bonnes transférabilités, les modèles de sélection d'habitat nécessitent d'être régulièrement alimentés par d'autres données afin d'augmenter les gradients environnementaux qui servent à leurs constructions. Ces ajouts permettraient ainsi d'améliorer les outils d'aide à la définition des débits écologiques, en augmentant les conditions environnementales d'applications de ces outils. Les échantillonnages statistiques, tels que les échantillonnages ponctuels

d'abondance (Nelva *et al.*, 1979), sont aujourd'hui largement répandus et utilisés à travers le monde pour caractériser les populations ou communautés piscicoles (ex. Fladung, Scholten & Thiel, 2003; Copp, 2010). Ces méthodes montrent de nombreux avantages comme une représentation fiable des distributions des habitats et des assemblages de poissons (Copp, 2010), mais également des relations entre les poissons et les microhabitats (Fladung *et al.*, 2003). Même si les descriptions physiques des microhabitats n'y sont pas toujours aussi détaillées que dans les **Chapitres 1 et 2** (ex. l'estimation des caractéristiques peut être visuelle, comme dans le **Chapitre 3**), l'ensemble des données collectées à travers le monde par l'utilisation de ce type de protocole d'échantillonnage représente une importante banque de données. L'exploitation de cette banque de données permettrait de représenter une diversité de conditions environnementales, caractérisée par une diversité de sites d'études, de populations et de communautés, mais également une diversité temporelle et opérationnelle des échantillonnages. Le projet de restauration du Rhône est un exemple de cette richesse de données. En effet, plus de 20 000 points d'échantillonnage, effectués pendant une trentaine de campagnes, ont été échantillonnés sur dix secteurs différents entre 1984 et 2016 (ex. Lamouroux & Olivier, 2015). Ces données contiennent plus de 200 000 individus issus de 42 espèces différentes. La transférabilité des modèles spécifiques de sélection d'habitat construits dans le **Chapitre 1**, à ces jeux de données plus larges, mais moins précis, n'a pas été testée et peut être envisagée. Néanmoins, la fiabilité des estimations par classe de variables hydrauliques, comme celles présentées dans le **Chapitre 3**, ou les données du projet de restauration du Rhône, peut être remise en question par rapport aux précisions de mesures hydrauliques faites pour caractériser les microhabitats dans le **Chapitre 1**. Afin de tester de manière plus précise la transférabilité des modèles, une comparaison des estimations et des mesures des variables hydrauliques effectuées aux mêmes points devra être envisagée au préalable.

Finalement, le microhabitat hydraulique des poissons est principalement caractérisé par deux variables corrélées, la hauteur d'eau et la vitesse moyenne du courant, qui sont perçues et sélectionnées simultanément par les poissons (ex. Mathur *et al.*, 1985; Le Coarer, 2007; Muñoz-Mas *et al.*, 2012). Par exemple, le nombre de Froude, qui est défini comme un rapport entre les formes d'énergie cinétique et potentielle, est une variable clef pour représenter l'hydraulique des rivières (Yalin, 1992), et présente des relations significatives avec l'abondance et les traits des espèces (ex. Lamouroux *et al.*, 2002; Girard, 2013). L'utilisation de ce nombre comme variable d'habitat offre des pistes intéressantes pour enrichir les outils d'aide à la définition des débits écologiques, notamment pour les espèces peu abondantes, comme la vandoise, dont il est difficile de modéliser les relations des hauteurs et des vitesses du courant. Les travaux de cette thèse pourrait alors être étendues à d'autres variables physiques (ex. turbulence), ou des combinaisons adimensionnelles de la hauteur et de la vitesse (Statzner, Gore & Resh, 1988; Lamouroux *et al.*, 2002), afin de développer, ou d'améliorer, les capacités prédictives des modèles pour les espèces qui n'ont pas pu être modélisées.

De la dynamique dans les modèles de sélection d'habitat

La sélection d'habitat est un processus dynamique dans l'espace qui est généralement étudié de manière statique en considérant uniquement l'habitat occupé par les individus et non l'ensemble du processus décisionnel (McGarigal *et al.*, 2016). Bien que séparant les comportements immobiles ou en mouvement, l'approche que nous avons considérée dans le **Chapitre 2** est également une approche statique qui reflète une sélection ponctuelle d'habitat, à l'image d'une personne qui marcherait sur des pas japonais et qu'on ne pourrait apercevoir que lorsqu'elle se retrouve les deux pieds sur le pas. Afin de considérer cette dynamique, les approches « *step selection function* » (Fig. 5.1) comparent les étapes des déplacements des individus,

caractérisées par des distances et des directions, à des étapes aléatoires (Forester, Im & Rathouz, 2009; Zeller, McGarigal & Whiteley, 2012; Thurfjell, Ciuti & Boyce, 2014). De la même manière, les approches « *path selection function* » comparent les trajectoires des individus représentant l'ensemble du chemin effectué à des chemins aléatoires (Fig.5.1).

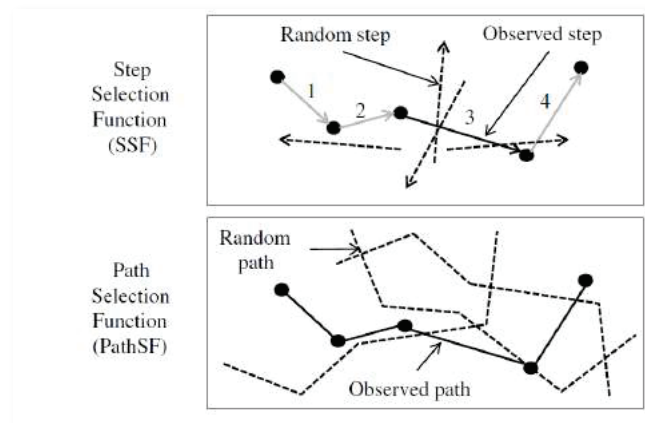


Fig.5.1 Illustration des méthodes (haut) « Step Selection Function » caractérisant la sélection d’habitat par des directions et distances entre chaque localisation, et (bas) « Path Selection Function » caractérisant la sélection par des chemins empruntés par les individus. Les traits pointillés représentent les pas ou chemins aléatoires (d’après Zeller, McGarigal & Whiteley, 2012).

Fig.5.1 Illustration of Step Selection Function (top) representing direction and distance between each individual locations; and Path Selection Function (down) representing the way used by individuals. Dashed lines indicate random step or path (From Zeller, McGarigal & Whiteley, 2012).

Intégrer ces déplacements lors de la modélisation de la sélection d’habitat permettrait de mieux déterminer les raisons pour lesquelles les individus ont choisi de rester dans un habitat ou d’en partir. Ainsi, analyser l’ensemble des chemins permettrait de mieux comprendre le manque de transférabilité des modèles entre les populations, et donc les campagnes. Ce fut notamment l’objectif du travail initié par

Dominique Lamonica (Irstea RiverLy-Dynam), qui a utilisé une approche bayésienne similaire par chemin, en exploitant des données comprenant les individus étudiés dans le **Chapitre 2** (Lamonica et al. in prep).

Des interactions biotiques dans les modèles de sélection d'habitat

Les individus ne sont pas isolés dans leurs environnements (Odum, 1953) puisqu'ils interagissent entre eux, comme lors de phénomènes de prédatons ou de compétitions, au sein de populations et de communautés, mais aussi de métapopulations ou métacommunautés (Leibold *et al.*, 2004; Holyoak, Leibold & Holt, 2005; Brown *et al.*, 2011). Or ces interactions, en lien avec la sélection d'habitat (Morris, 2003; Lanchier & Neuhauser, 2006), influent sur les dynamiques de populations et de métapopulations des espèces notamment à travers le processus de décision (ex. chez les poissons Nakazawa & Huang, 2016). La prise en compte de ces interactions par des analyses simultanées des répartitions longitudinales de plusieurs espèces, notamment à partir de données telles que celles utilisées dans le **Chapitre 3**, pourrait permettre d'affiner les prédictions des modèles de sélection d'habitat. En effet, Wisz *et al.* (2013) ont montré, pour des modèles de distribution d'espèce, une augmentation de la qualité prédictive des modèles lorsqu'ils intègrent des interactions biotiques dans leurs développements. Il serait d'autant plus important de considérer ces interactions entre les organismes, qu'elles permettraient de caractériser les conditions biotiques qui définissent les habitats dans lesquels les organismes se trouvent et donc de développer des modèles plus pertinents (Van Horne, 1983; Lancaster & Downes, 2010). La méthodologie développée dans le **Chapitre 1** serait particulièrement adaptée à l'étude de ces interactions. En effet, il est envisageable d'intégrer les équations des modèles de sélection dans des approches par systèmes

d'équations structurelles (Lefcheck, 2016; Capmourteres & Anand, 2016) ou dans des approches de co-occurrence (Ovaskainen, Hottola & Siitonen, 2010), aujourd'hui utilisées pour étudier les interactions.

Les communautés : une troisième composante de la sélection d'habitat ?

En génétique, la question d'une potentielle hérédité des communautés a été soulevée par Whitham *et al.* en 2006. En effet, ils ont montré que le phénotype d'un individu d'une espèce pouvait affecter la fitness et le phénotype d'un individu d'une autre espèce. Ils ont alors supposé que l'ensemble des interactions d'une communauté pouvait en être influencé.

Dans le cadre de la sélection d'habitat, la considération d'une troisième composante des communautés, en plus des composantes individuelles et spécifiques, permettrait d'émettre l'hypothèse que la sélection d'habitat d'un individu peut influencer l'ensemble de la sélection d'habitat des autres individus interagissant dans la communauté. Il s'agirait là non plus d'étudier, seul, le patron commun de la sélection d'habitat, mais d'étudier le patron commun de la sélection d'habitat sachant le patron de la communauté (Morris, 2003). Cette prise en compte renforcerait alors l'importance de considérer les interactions entre les individus dans la sélection d'habitat, mais également l'extension de l'échelle spatiale d'étude à l'échelle de la dispersion.

En effet, aujourd'hui, la vision de la sélection d'habitat est principalement centrée sur des populations isolées dans des stations d'études, donc mono-spécifique, qui pour les poissons, par exemple, isole virtuellement les individus de l'ensemble de la rivière par des aquariums imaginaires. Intégrer cette composante des communautés permettrait d'enlever ces aquariums imaginaires afin de considérer les échanges qui existent entre les différentes populations ou communautés.

Références

References

- Aarts G., Fieberg J., Brasseur S. & Matthiopoulos J. (2013) Quantifying the effect of habitat availability on species distributions. *Journal of Animal Ecology* **82**, 1135–1145.
- Aarts G., MacKenzie M., McConnell B., Fedak M. & Matthiopoulos J. (2008) Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data. *Ecography* **31**, 140–160.
- Ahmadi-Nedushan B., St-Hilaire A., Berube M., Robichaud E., Thiemonge N. & Bobee B. (2006) A review of statistical methods for the evaluation of aquatic habitat suitability for instream flow assessment. *River Research and Applications* **22**, 503–523.
- Alcaraz-Hernandez J.D., Munoz-Mas R., Martinez-Capel F., Garofano-Gomez V. & Veza P. (2016) Generalized additive models to predict adult and young brown trout (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758) densities in Mediterranean rivers. *Journal of Applied Ichthyology* **32**, 217–228.
- Amoros C. (2001). The Concept of Habitat Diversity Between and Within Ecosystems Applied to River Side-Arm Restoration. *Environmental Management* **28**, 805–817.
- Amoros C. & Bornette G. (2002). Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biology* **47**, 761–776.
- Angermeier P.L. & Winston M.R. (1998) Local vs. Regional Influences on Local Diversity in Stream Fish Communities of Virginia. *Ecology* **79**, 911–927.
- Austin M.P., Nicholls A.O., Doherty M.D. & Meyers J.A. (1994) Determining Species Response Functions to an Environmental Gradient by Means of a β -Function. *Journal of Vegetation Science* **5**, 215–228.
- Avgar T., Deardon R. & Fryxell J.M. (2013) An empirically parameterized individual based model of animal movement, perception, and memory. *Ecological Modelling* **251**, 158–172.
- Baguette M., Blanchet S., Legrand D., Stevens V.M. & Turlure C. (2013). Individual dispersal, landscape connectivity and ecological networks. *Biological Reviews* **88**, 310–326.
- Baker M.C. (2006) Differentiation of Mating Vocalizations in Birds: Acoustic Features in Mainland and Island Populations and Evidence of Habitat-Dependent Selection on Songs. *Ethology* **112**, 757–771.
- Bakkenes M., Alkemade J.R.M., Ihle F., Leemans R. & Latour J.B. (2002) Assessing effects of forecasted climate change on the diversity and distribution of European higher plants for 2050. *Global Change Biology* **8**, 390–407.
- Bergé J. (2012) *Apport de la télémétrie acoustique pour la compréhension de l'utilisation dynamique des habitats par les poissons dans un grand fleuve aménagé, le Rhône*. Université Claude Bernard de Lyon 1, France.
- Bergé J., Capra H., Pella H., Steig T., Ovidio M., Bultel E., et al. (2012) Probability of detection and positioning error of a hydro acoustic telemetry system in a fast-flowing river: Intrinsic and environmental determinants. *Fisheries Research* **125–126**, 1–13.

- Beyer H.L., Haydon D.T., Morales J.M., Frair J.L., Hebblewhite M., Mitchell M., *et al.* (2010) The interpretation of habitat preference metrics under use–availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **365**, 2245–2254.
- Blanchet S., Rey O., Etienne R., Lek S. & Loot G. (2010). Species-specific responses to landscape fragmentation: implications for management strategies. *Evolutionary Applications* **3**, 291–304.
- Boavida I., Santos J.M., Katopodis C., Ferreira M.T. & Pinheiro A. (2013) Uncertainty in Predicting the Fish-Response to Two-Dimensional Habitat Modeling Using Field Data. *River Research and Applications* **29**, 1164–1174.
- Booker D.J. & Graynoth E. (2013) Relative influence of local and landscape-scale features on the density and habitat preferences of longfin and shortfin eels. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **47**, 1–20.
- Booy G., Hendriks R.J.J., Smulders M.J.M., Van Groenendael J.M. & Vosman B. (2000). Genetic diversity and the survival of populations. *Plant Biology* **2**, 379–395.
- Bovee K.D. (1986) *Development and evaluation of habitat suitability criteria for use in the instream flow incremental methodology*. Washington, D.C.
- Boyce M.S. (2006) Scale for resource selection functions. *Diversity and Distributions* **12**, 269–276.
- Branco P., Segurado P., Santos J.M. & Ferreira M.T. (2014) Prioritizing barrier removal to improve functional connectivity of rivers. *Journal of Applied Ecology* **51**, 1197–1206.
- Brenkman S.J., Duda J.J., Torgersen C.E., Welty E., Pess G.R., Peters R., *et al.* (2012) A riverscape perspective of Pacific salmonids and aquatic habitats prior to large-scale dam removal in the Elwha River, Washington, USA. *Fisheries Management and Ecology* **19**, 36–53.
- Brown B.L., Swan C.M., Auerbach D.A., Campbell Grant E.H., Hitt N.P., Maloney K.O., *et al.* (2011) Metacommunity theory as a multispecies, multiscale framework for studying the influence of river network structure on riverine communities and ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* **30**, 310–327.
- Bunce R.G.H., Bogers M.M.B., Evans D., Halada L., Jongman R.H.G., Mucher C.A., *et al.* (2013) The significance of habitats as indicators of biodiversity and their links to species. *Ecological Indicators* **33**, 19–25.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*, 2nd edn. Springer, New-York.
- Caley M.J. & Schluter D. (1997) The Relationship between Local and Regional Diversity. *Ecology* **78**, 70–80.
- Campbell Grant E.H. ;Campbel. G. Evan H. (2011) Structural complexity, movement bias, and metapopulation extinction risk in dendritic ecological networks. *Journal of the North American Benthological Society* **30**, 252–258.
- Capmourteres V. & Anand M. (2016). Assessing ecological integrity: A multi-scale structural and functional approach using Structural Equation Modeling. *Ecological Indicators* **71**, 258–269.
- Capra H., McNeil E., Bouillon M.-C., Pella H. & Alfaro C. (2011) Intérêt d'un modèle hydrodynamique en deux dimensions pour interpréter le comportement des poissons dans les grands cours d'eau. *La Houille Blanche*, 28–33.

- Capra H., Pella H. & Ovidio M. (2018) Individual movements, home ranges and habitat use by native rheophilic cyprinids and non-native catfish in a large regulated river. *Fisheries Management and Ecology* **25**, 136–149.
- Capra H., Plichard L., Bergé J., Pella H., Ovidio M., McNeil E., *et al.* (2017) Fish habitat selection in a large hydropeaking river: Strong individual and temporal variations revealed by telemetry. *Science of The Total Environment* **578**, 109–120.
- Chen W. & Olden J.D. (2018) Evaluating transferability of flow–ecology relationships across space, time and taxonomy. *Freshwater Biology* **63**, 817–830.
- Commenges D. & Jacqmin-Gadda H. (2015) *Modèles biostatistiques pour l'épidémiologie*, De Boeck supérieur.
- Conallin J., Boegh E. & Jensen J.K. (2010) Instream physical habitat modelling types: an analysis as stream hydromorphological modelling tools for EU water resource managers. *International Journal of River Basin Management* **8**, 93–107.
- Conallin J., Boegh E., Olsen M., Pedersen S., Dunbar M.J. & Jensen J.K. (2014) Daytime habitat selection for juvenile parr brown trout (*Salmo trutta*) in small lowland streams. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 09.
- Copp G.H. (2010) Patterns of diel activity and species richness in young and small fishes of European streams: a review of 20 years of point abundance sampling by electrofishing. *Fish and Fisheries* **11**, 439–460.
- Costa M.R. da, Mattos T.M., Borges J.L. & Araujo F.G. (2013) Habitat preferences of common native fishes in a tropical river in Southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* **11**, 871–880.
- Cryan P.M. & Barclay R.M.R. (2009). Causes of Bat Fatalities at Wind Turbines: Hypotheses and Predictions. *Journal of Mammalogy* **90**, 1330–1340.
- Danchin É., Giraldeau L.-A. & Cézilly F. (2005) *Écologie comportementale: cours et questions de réflexion*. Dunod.
- Denys G. (2015) *Taxonomie intégrative des poissons d'eau douce de France métropolitaine*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Dolédec S., Lamouroux N., Fuchs U. & Mérigoux S. (2007) Modelling the hydraulic preferences of benthic macroinvertebrates in small European streams. *Freshwater Biology* **52**, 145–164.
- Dunbar M.J., Alfredsen K. & Harby A. (2012) Hydraulic habitat modelling for setting environmental river flow needs for salmonids. *Fisheries Management and Ecology* **19**, 500–517.
- Elton C. (1927) *Animal Ecology*. The MacMillan Company, New York.
- Fagan W.F. (2002) Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology* **83**, 3243–3249.
- Fagan W.F., Lewis M.A., Auger-Méthé M., Avgar T., Benhamou S., Breed G., *et al.* (2013) Spatial memory and animal movement. *Ecology Letters* **16**, 1316–1329.
- Fausch K.D., Torgersen C.E., Baxter C.V. & Li H.W. (2002) Landscapes to Riverscapes: Bridging the Gap between Research and Conservation of Stream Fishes. *BioScience* **52**, 483–498.
- Fisher J.T., Anholt B. & Volpe J.P. (2011) Body mass explains characteristic scales of habitat selection in terrestrial mammals. *Ecology and Evolution* **1**, 517–528.

- Fladung E., Scholten M. & Thiel R. (2003) Modelling the habitat preferences of preadult and adult fishes on the shoreline of the large, lowland Elbe River. *Journal of Applied Ichthyology* **19**, 303–314.
- Fletcher Jr R.J., McCleery R.A., Greene D.U. & Tye C.A. (2015) Integrated models that unite local and regional data reveal larger-scale environmental relationships and improve predictions of species distributions. *Landscape Ecology*, 1–14.
- Forester J.D., Im H.K. & Rathouz P.J. (2009) Accounting for animal movement in estimation of resource selection functions: sampling and data analysis. *Ecology* **90**, 3554–3565.
- Foubert A., Lecomte F., Legendre P. & Cusson M. (2018) Spatial organisation of fish communities in the St. Lawrence River: a test for longitudinal gradients and spatial heterogeneities in a large river system. *Hydrobiologia* **809**, 155–173.
- Fretwell S.D. & Lucas H.L. (1969) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* **19**, 16–36.
- Fukuda S. (2011) Assessing the applicability of fuzzy neural networks for habitat preference evaluation of Japanese medaka (*Oryzias latipes*). *Ecological Informatics* **6**, 286–295.
- Gies M., Sondermann M., Hering D. & Feld C.K. (2015) A comparison of modelled and actual distributions of eleven benthic macroinvertebrate species in a Central European mountain catchment. *Hydrobiologia* **758**, 123–140.
- Gillies C.S., Hebblewhite M., Nielsen S.E., Krawchuk M.A., Aldridge C.L., Frair J.L., *et al.* (2006) Application of random effects to the study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology* **75**, 887–898.
- Gilman S.E., Urban M.C., Tewksbury J., Gilchrist G.W. & Holt R.D. (2010) A framework for community interactions under climate change. *Trends in Ecology & Evolution* **25**, 325–331.
- Girard V. (2013) *Modèles d'habitat statistiques comme outils d'aide à la gestion des débits des rivières insulaires tropicales: Guadeloupe, Martinique, Mayotte, Réunion*. Université Claude Bernard-Lyon I.
- Goldstein H. (2003) *Multilevel statistical models*. John Wiley & Sons.
- Goodman B.A. & Johnson P.T.J. (2011) Ecomorphology and disease: cryptic effects of parasitism on host habitat use, thermoregulation, and predator avoidance. *Ecology* **92**, 542–548.
- Gosselin M.-P., Maddock I. & Petts G. (2012) Mesohabitat use by brown trout (*Salmo trutta*) in a small groundwater-dominated stream. *River Research and Applications* **28**, 390–401.
- Grant C., Lowe W.H. & Fagan W.F. (2007). Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters* **10**, 165–175
- Guerra Á., Hernández-Urcera J., Garci M.E., Sestelo M., Regueira M., González Á.F., *et al.* (2015) Spawning habitat selection by *Octopus vulgaris*: New insights for a more effective management of this resource. *Fisheries Research* **167**, 313–322.
- Guisan A., Edwards Jr T.C. & Hastie T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* **157**, 89–100.
- Guisan A. & Thuiller W. (2005) Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**, 993–1009.

- Guisan A. & Zimmermann N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**, 147–186.
- 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**, 173–182.
- Hanski I. (1998) Metapopulation dynamics. *Nature* **396**, 41–49.
- Harvey D.S. & Weatherhead P.J. (2006) A test of the hierarchical model of habitat selection using eastern massasauga rattlesnakes (*Sistrurus c. catenatus*). *Biological Conservation* **130**, 206–216.
- Hastie T.J. (2017) Generalized additive models. In: *Statistical models in S*. pp. 249–307. Routledge.
- Hastie T.J. & Tibshirani R.J. (1990) *Generalized additive models, volume 43 of Monographs on Statistics and Applied Probability*. Chapman & Hall, London.
- Hebblewhite M. & Merrill E. (2008) Modelling wildlife–human relationships for social species with mixed-effects resource selection models. *Journal of Applied Ecology* **45**, 834–844.
- Hitt N.P. & Angermeier P.L. (2008) Evidence for fish dispersal from spatial analysis of stream network topology. *Journal of the North American Benthological Society* **27**, 304–320.
- Holyoak M., Leibold M.A. & Holt R.D. (2005) *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press.
- Huang J. & Frimpong E.A. (2016) Limited transferability of stream-fish distribution models among river catchments: reasons and implications. *Freshwater Biology* **61**, 729–744.
- IUCN (2004) *A global species assessment - IUCN Red list of threatened species - the IUCN survival commission*.
- Jaenike J. & Holt R.D. (1991) Genetic Variation for Habitat Preference: Evidence and Explanations. *The American Naturalist* **137**, S67–S90.
- Johnson D.H. (1980) The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**, 65–71.
- Johnson P.C.D. (2014) Extension of Nakagawa & Schielzeth's R²GLMM to random slopes models. *Methods in Ecology and Evolution* **5**, 944–946.
- Jowett I.G. (2003) Hydraulic constraints on habitat suitability for benthic invertebrates in gravel-bed rivers. *River Research and Applications* **19**, 495–507.
- Jowett I.G. & Davey A.J.H. (2007) A Comparison of Composite Habitat Suitability Indices and Generalized Additive Models of Invertebrate Abundance and Fish Presence–Habitat Availability. *Transactions of the American Fisheries Society* **136**, 428–444.
- Kärnä O.-M., Grönroos M., Antikainen H., Hjort J., Ilmonen J., Paasivirta L., *et al.* (2015). Inferring the effects of potential dispersal routes on the metacommunity structure of stream insects: as the crow flies, as the fish swims or as the fox runs? *Journal of Animal Ecology* **84**, 1342–1353.
- Keith P., Persat H., Feunteun É. & Allardi J. (2011). *Les poissons d'eau douce de France*. Biotope.
- Kemp J.L., Harper D.M. & Crosa G.A. (1999) Use of 'functional habitats' to link ecology with morphology and hydrology in river rehabilitation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **9**, 159–178.

- Kennard M.J., Olden J.D., Arthington A.H., Pusey B.J. & Poff N.L. (2007) Multiscale effects of flow regime and habitat and their interaction on fish assemblage structure in eastern Australia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**, 1346–1359.
- Kottelat M. & Freyhof J. (2007) *Handbook of European freshwater fishes*. Publications Kottelat.
- Kottelat M. & Persat H. (2005) The genus *Gobio* in France, with redescription of *G. gobio* and description of two new species (Teleostei: Cyprinidae). *Cybium* **29**, 211–234.
- Kubisch A., Holt R.D., Poethke H.-J. & Fronhofer E.A. (2014). Where am I and why? Synthesizing range biology and the eco-evolutionary dynamics of dispersal. *Oikos* **123**, 5–22.
- Labonne J., Allouche S. & Gaudin P. (2003) Use of a generalised linear model to test habitat preferences: the example of *Zingel asper*, an endemic endangered percid of the River Rhône. *Freshwater Biology* **48**, 687–697.
- Lamouroux N., Augeard B., Baran P., Capra H., Le Coarer Y., Girard V., *et al.* (2016) Ecological flows: the role of hydraulic habitat models within an integrated framework. *Hydroécologie Appliquée*.
- Lamouroux N. & Capra H. (2002) Simple predictions of instream habitat model outputs for target fish populations. *Freshwater Biology* **47**, 1543–1556.
- Lamouroux N., Capra H., Pouilly M. & Souchon Y. (1999) Fish habitat preferences in large streams of southern France. *Freshwater Biology* **42**, 673–687.
- Lamouroux N. & Cattaneo F. (2006) Fish assemblages and stream hydraulics: consistent relations across spatial scales and regions. *River Research and Applications* **22**, 727–737.
- Lamouroux N., Dolédec S. & Gayraud S. (2004). Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society* **23**, 449–466
- Lamouroux N., Mérigoux S., Capra H., Dolédec S., Jowett I.G. & Statzner B. (2010) The generality of abundance-environment relationships in microhabitats: A comment on Lancaster and Downes (2009). *River Research and Applications* **26**, 915–920.
- Lamouroux N., Mérigoux S., Dolédec S. & Snelder T.H. (2013) Transferability of Hydraulic Preference Models for Aquatic Macroinvertebrates. *River Research and Applications* **29**, 933–937.
- 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). *Freshwater Biology* **60**, 1118–1130.
- Lamouroux N., Poff N.L. & Angermeier P.L. (2002) Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology* **83**, 1792–1807.
- Lancaster J. & Downes B.J. (2010a) Ecohydraulics needs to embrace ecology and sound science, and to avoid mathematical artefacts. *River Research and Applications* **26**, 921–929.
- Lancaster J. & Downes B.J. (2010b) Linking the hydraulic world of individual organisms to ecological processes: Putting ecology into ecohydraulics. *River Research and Applications* **26**, 385–403.

- Lancaster J., Downes B.J. & Glaister A. (2009) Interacting environmental gradients, trade-offs and reversals in the abundance - environment relationships of stream insects: when flow is unimportant. *Marine and Freshwater Research* **60**, 259.
- Lanchier N. & Neuhauser C. (2006) A Spatially Explicit Model for Competition among Specialists and Generalists in a Heterogeneous Environment. *The Annals of Applied Probability* **16**, 1385–1410.
- Lauria V., Power A.M., Lordan C., Weetman A. & Johnson M.P. (2015) Spatial Transferability of Habitat Suitability Models of *Nephrops norvegicus* among Fished Areas in the Northeast Atlantic: Sufficiently Stable for Marine Resource Conservation? *PLOS ONE* **10**, e0117006.
- Le Coarer Y. (2007) Hydraulic signatures for ecological modelling at different scales. *Aquatic Ecology* **41**, 451–459.
- Leclerc M., Vander Wal E., Zedrosser A., Swenson J.E., Kindberg J. & Pelletier F. (2015) Quantifying consistent individual differences in habitat selection. *Oecologia*, 1–9.
- Lefcheck J.S. (2016). piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution* **7**, 573–579.
- Leftwich K.N., Angermeier P.L. & Dolloff C.A. (1997) Factors Influencing Behavior and Transferability of Habitat Models for a Benthic Stream Fish. *Transactions of the American Fisheries Society* **126**, 725–734.
- Legendre P. & Legendre L.F.J. (2012) *Numerical Ecology*, 3rd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Leibold M.A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J.M., Hoopes M.F., *et al.* (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* **7**, 601–613.
- Looijen R.C. (1995) On the distinction between habitat and niche, and some implications for species' differentiation. *Poznan Studies in the Philosophy of the Sciences and the Humanities* **45**, 87–108.
- Macnaughton C.J., Senay C., Dolinsek I., Bourque G., Maheu A., Lanthier G., *et al.* (2016) Using fish guilds to assess community responses to temperature and flow regimes in unregulated and regulated Canadian rivers. *Freshwater biology* **61**, 1759–1772.
- Manly B.F., McDonald L., Thomas D., McDonald T.L. & Erickson W.P. (2002) *Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies*. Springer Netherlands.
- Martelo J., Grossman G.D., Porto M. & Filomena Magalhaes M. (2014) Habitat patchiness affects distribution and microhabitat use of endangered Mira chub *Squalius torgalensis* (Actinopterygii, Cypriniformes). *Hydrobiologia* **732**, 93–109.
- Mathur D., Bason W.H., Purdy Jr E.J. & Silver C.A. (1985) A critique of the in stream flow incremental methodology. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences* **42**, 825–831.
- Mayor S.J., Schneider D.C., Schaefer J.A. & Mahoney S.P. (2009) Habitat Selection at Multiple Scales. *Ecoscience* **16**, 238–247.
- McGarigal K., Wan H.Y., Zeller K.A., Timm B.C. & Cushman S.A. (2016) Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology* **31**, 1161–1175.

- McLaughlin R.L. & Grant J.W. (1994). Morphological and behavioural differences among recently-emerged brook charr, *Salvelinus fontinalis*, foraging in slow-vs. fast-running water. *Environmental Biology of Fishes* **39**, 289–300
- Mérigoux S., Lamouroux N., Olivier J.-M. & Dolédec S. (2009) Invertebrate hydraulic preferences and predicted impacts of changes in discharge in a large river. *Freshwater Biology* **54**, 1343–1356.
- Merow C., Smith M.J., Edwards T.C., Guisan A., McMahon S.M., Normand S., *et al.* (2014) What do we gain from simplicity versus complexity in species distribution models? *Ecography* **37**, 1267–1281.
- Meyer C.B. (2007) Does Scale Matter in Predicting Species Distributions? Case Study with the Marbled Murrelet. *Ecological Applications* **17**, 1474–1483.
- Micheli-Campbell M.A., Campbell H.A., Connell M., Dwyer R.G. & Franklin C.E. (2013) Integrating telemetry with a predictive model to assess habitat preferences and juvenile survival in an endangered freshwater turtle. *Freshwater Biology* **58**, 2253–2263.
- Miller J.R. & Hobbs R.J. (2007) Habitat Restoration—Do We Know What We’re Doing? *Restoration Ecology* **15**, 382–390.
- Millidine K.J., Malcolm I.A. & Fryer R.J. (2016) Assessing the transferability of hydraulic habitat models for juvenile Atlantic salmon. *Ecological Indicators* **69**, 434–445.
- Mitchell S.C. (2005) How useful is the concept of habitat? – a critique. *Oikos* **110**, 634–638.
- Miyazono S. & Taylor C.M. (2013) Effects of habitat size and isolation on species immigration–extinction dynamics and community nestedness in a desert river system. *Freshwater Biology* **58**, 1303–1312.
- Morris D.W. (2003). Toward an Ecological Synthesis: A Case for Habitat Selection. *Oecologia* **136**, 1–13
- Mouquet N., Lagadeuc Y., Devictor V., Doyen L., Duputié A., Eveillard D., *et al.* (2015) Predictive ecology in a changing world. *Journal of Applied Ecology* **52**, 1293–1310.
- Mouton A.M., Dillen A., Van den Neucker T., Buysse D., Stevens M. & Coeck J. (2012) Impact of sampling efficiency on the performance of data-driven fish habitat models. *Ecological Modelling* **245**, 94–102.
- Muñoz-Mas R., Fukuda S., Portoles J. & Martinez-Capel F. (2018) Revisiting probabilistic neural networks: a comparative study with support vector machines and the microhabitat suitability for the Eastern Iberian chub (*Squalius valentinus*). *Ecological Informatics* **43**, 24–37.
- Muñoz-Mas R., Martinez-Capel F., Schneider M. & Mouton A.M. (2012) Assessment of brown trout habitat suitability in the Jucar River Basin (SPAIN): Comparison of data-driven approaches with fuzzy-logic models and univariate suitability curves. *Science of the Total Environment* **440**, 123–131.
- Nakagawa S., Johnson P.C.D. & Schielzeth H. (2017). The coefficient of determination R² and intra-class correlation coefficient from generalized linear mixed-effects models revisited and expanded. *Journal of The Royal Society Interface* **14**, 20170213.
- Nakagawa S. & Schielzeth H. (2013) A general and simple method for obtaining R² from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* **4**, 133–142.

- Nakazawa T. & Huang C.-G. (2016) Two-species metacommunity dynamics mediated by habitat preference. *Oikos* **125**, 1334–1341.
- Neff M.R. & Jackson D.A. (2013) Regional-scale patterns in community concordance: testing the roles of historical biogeography versus contemporary abiotic controls in determining stream community composition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **70**, 1141–1150.
- Nelva A., Persat H. & Chessel D. (1979) New Method for Investigating Fish Populations in Large Streams by Multiple Point Abundance Sampling. *Comptes Rendus Hebdomadaires Des Seances De L Academie Des Sciences Serie D* **289**, 1295–+.
- Northrup J.M., Hooten M.B., Anderson C.R. & Wittemyer G. (2013) Practical guidance on characterizing availability in resource selection functions under a use–availability design. *Ecology* **94**, 1456–1463.
- Nykanen M. & Huusko A. (2003) Size-related changes in habitat selection by larval grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 127–133.
- Odum E. (1953) *Fundamentals of ecology*. W.B. Saunders Company, Philadelphia.
- O'Hara R.B. & Kotze D.J. (2010) Do not log-transform count data. *Methods in Ecology and Evolution* **1**, 118–122.
- Olden J.D. & Jackson D.A. (2002) A comparison of statistical approaches for modelling fish species distributions. *Freshwater biology* **47**, 1976–1995.
- Ovaskainen O., Hottola J. & Siitonen J. (2010). Modeling species co-occurrence by multivariate logistic regression generates new hypotheses on fungal interactions. *Ecology* **91**, 2514–2521
- Parasiewicz P. & Dunbar M.J. (2001) Physical habitat modelling for fish—. *Arch. Hydrobiol. Suppl* **1352**, 239–268.
- Paton R.S. & Matthiopoulos J. (2016) Defining the scale of habitat availability for models of habitat selection. *Ecology* **97**, 1113–1122.
- Pearson R.G. & Dawson T.P. (2003) Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* **12**, 361–371.
- Petts G.E. & Amoros C. (1996). The fluvial hydrosystem. In: *The Fluvial Hydrosystems*. pp. 1–12. Springer.
- Pires D.F., Beja P. & Magalhães M.F. (2014). Out of Pools: Movement Patterns of Mediterranean Stream Fish in Relation to Dry Season Refugia. *River Research and Applications* **30**, 1269–1280
- Plichard L., Capra H., Mons R., Pella H. & Lamouroux N. (2017) Comparing electrofishing and snorkelling for characterizing fish assemblages over time and space. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **74**, 75–86.
- Poff N.L. (1997) Landscape Filters and Species Traits: Towards Mechanistic Understanding and Prediction in Stream Ecology. *Journal of the North American Benthological Society* **16**, 391–409.
- Poff N.L. & Allan J.D. (1995) Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology* **76**, 606–627.
- 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. *Freshwater Biology* **55**, 194–205.

- Quiroga A.P., Lancelotti J.L., Riva-Rossi C.M., Tagliaferro M., Asorey M.G. & Pascual M.A. (2015) Dams versus habitat: predicting the effects of dams on habitat supply and juvenile rainbow trout along the Santa Cruz River, Patagonia. *Hydrobiologia* **755**, 57–72.
- Radinger J. & Wolter C. (2014). Patterns and predictors of fish dispersal in rivers. *Fish and Fisheries* **15**, 456–473. <https://doi.org/10.1111/faf.12028>
- Railsback S.F., Stauffer H.B. & Harvey B.C. (2003) What Can Habitat Preference Models Tell Us? Tests Using a Virtual Trout Population. *Ecological Applications* **13**, 1580–1594.
- Regehr E.V., Lunn N.J., Amstrup S.C. & Stirling I.A.N. (2007). Effects of earlier sea ice breakup on survival and population size of polar bears in western Hudson Bay. *The Journal of Wildlife Management* **71**, 2673–2683
- Rhodes J.R., McAlpine C.A., Lunney D. & Possingham H.P. (2005) A Spatially Explicit Habitat Selection Model Incorporating Home Range Behavior. *Ecology* **86**, 1199–1205.
- Ricklefs R.E. (1987) Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science* **235**, 167–171.
- Ricklefs R.E., Miller G.L. & Bugnicourt M. (2005) *Ecologie*. [Texte imprimé]. Bruxelles : De Boeck, DL 2005, cop. 2005.
- Rosenfeld J., Beecher H. & Ptolemy R. (2016) Developing Bioenergetic-Based Habitat Suitability Curves for Instream Flow Models. *North American Journal of Fisheries Management* **36**, 1205–1219.
- Rosenfeld J.S. (2017) Developing flow–ecology relationships: Implications of nonlinear biological responses for water management. *Freshwater Biology* **62**, 1305–1324.
- Rosenfeld J.S. & Hatfield T. (2006) Information needs for assessing critical habitat of freshwater fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**, 683–698.
- Rosenfeld J.A. (2002) Pattern and process in the geographical ranges of freshwater fishes. *Global Ecology and Biogeography* **11**, 323–332.
- Schaefer J.A. & Mayor S.J. (2007) Geostatistics reveal the scale of habitat selection. *Ecological Modelling* **209**, 401–406.
- Schlosser I.J. (1987) The role of predation in age-and size-related habitat use by stream fishes. *Ecology* **68**, 651–659.
- Shiroyama R. & Yoshimura C. (2016) Assessing bluegill (*Lepomis macrochirus*) habitat suitability using partial dependence function combined with classification approaches. *Ecological Informatics* **35**, 9–18.
- Shmueli G. (2010) To explain or to predict? *Statistical science*, 289–310.
- Sih A., Bell A.M., Johnson J.C. & Ziemba R.E. (2004) Behavioral Syndromes: An Integrative Overview. *The Quarterly Review of Biology* **79**, 241–277.
- Singer A., Johst K., Banitz T., Fowler M.S., Groeneveld J., Gutiérrez A.G., *et al.* (2016) Community dynamics under environmental change: How can next generation mechanistic models improve projections of species distributions? *Ecological Modelling* **326**, 63–74.
- Sloan Wilson D., Clark A.B., Coleman K. & Dearstyne T. (1994) Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution* **9**, 442–446.

- Statzner B., Gore J.A. & Resh V.H. (1988) Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society* **7**, 307–360.
- Statzner B. & Müller R. (1989) Standard hemispheres as indicators of flow characteristics in lotic benthos research. *Freshwater Biology* **21**, 445–459.
- 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 Research and Applications* **19**, 397–441.
- Thurfjell H., Ciuti S. & Boyce M.S. (2014) Applications of step-selection functions in ecology and conservation. *Movement Ecology* **2**, 4.
- Torgersen C.E., Baxter C.V., Li H.W. & McIntosh B.A. (2006) Landscape influences on longitudinal patterns of river fishes: Spatially continuous analysis of fish-habitat relationships. In: *Landscape Influences on Stream Habitats and Biological Assemblages*. (Eds R.M. Hughes, L. Wang & P.W. Seelbach), pp. 473–492. Amer Fisheries Soc, Bethesda.
- Udvardy M.F.D. (1959) Notes on the Ecological Concepts of Habitat, Biotope and Niche. *Ecology* **40**, 725–728.
- Valeix M., Loveridge A.J., Chamaillé-Jammes S., Davidson Z., Murindagomo F., Fritz H., *et al.* (2009) Behavioral adjustments of African herbivores to predation risk by lions: spatiotemporal variations influence habitat use. *Ecology* **90**, 23–30.
- Van Horne B. (1983) Density as a misleading indicator of habitat quality. *The Journal of Wildlife Management*, 893–901.
- Vannote R., Minshall G., Cummins K., Sedell J. & Cushing C. (1980). River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**, 130–137.
- Vaudor L., Lamouroux N. & Olivier J.-M. (2011) Comparing distribution models for small samples of overdispersed counts of freshwater fish. *Acta Oecologica* **37**, 170–178.
- Veza P., Parasiewicz P., Calles O., Spairani M. & Comoglio C. (2014) Modelling habitat requirements of bullhead (*Cottus gobio*) in Alpine streams. *Aquatic Sciences* **76**, 1–15.
- Vilizzi L. (2002) Modelling preference curves for the study of fish habitat use. *Archiv für Hydrobiologie* **155**, 615–626.
- Von Guten D., Le Coarer Y. & Zaoui F. (2017) *HABBY: HABitat suitability*. <https://github.com/Yannlrstea/habby>
- Vörösmarty C.J., McIntyre P.B., Gessner M.O., Dudgeon D., Prusevich A., Green P., *et al.* (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* **467**, 555–561.
- Wagner T., Diefenbach D.R., Christensen S.A. & Norton A.S. (2011) Using multilevel models to quantify heterogeneity in resource selection. *The Journal of Wildlife Management* **75**, 1788–1796.
- Ward J.V. (1989). The Four-Dimensional Nature of Lotic Ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* **8**, 2–8. <https://doi.org/10.2307/1467397>
- Warton D.I. (2005) Many zeros does not mean zero inflation: comparing the goodness-of-fit of parametric models to multivariate abundance data. *Environmetrics* **16**, 275–289.

- Warton D.I., Wright S.T. & Wang Y. (2012) Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects. *Methods in Ecology and Evolution* **3**, 89–101.
- White D. (1993). Perspectives on Defining and Delineating Hyporheic Zones. *Journal of the North American Benthological Society* **12**, 61–69.
- White S.M., Giannico G. & Li H. (2014) A ‘behaviorscape’ perspective on stream fish ecology and conservation: linking fish behavior to riverscapes. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water* **1**, 385–400.
- Whitham T.G., Bailey J.K., Schweitzer J.A., Shuster S.M., Bangert R.K., LeRoy C.J., *et al.* (2006) A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nature Reviews Genetics* **7**, 510–523.
- Wiens J.A. (1976) Population Responses to Patchy Environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* **7**, 81–120.
- Wiens J.A. (2002) Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater biology* **47**, 501–515.
- Wilson A.D.M. & McLaughlin R.L. (2007) Behavioural syndromes in brook charr, *Salvelinus fontinalis*: prey-search in the field corresponds with space use in novel laboratory situations. *Animal Behaviour* **74**, 689–698.
- Wisz M.S., Pottier J., Kissling W.D., Pellissier L., Lenoir J., Damgaard C.F., *et al.* (2013) The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* **88**, 15–30.
- Wittmann M.E., Barnes M.A., Jerde C.L., Jones L.A. & Lodge D.M. (2016) Confronting species distribution model predictions with species functional traits. *Ecology and Evolution* **6**, 873–879.
- Wolf M. & Weissing F.J. (2012) Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* **27**, 452–461.
- Yalin M.S. (1992) *River mechanics*. eds. Pergamon Press, Oxford, England.
- Zeller K.A., McGarigal K. & Whiteley A.R. (2012) Estimating landscape resistance to movement: a review. *Landscape Ecology* **27**, 777–797.
- Zuur A.F., Saveliev A. & Ieno E.N. (2014) *A Beginner’s Guide to Generalised Additive Mixed Models with R*, Highland Statistics Ltd.

