

Etablissement à caractère
d'utilité publique
(loi du 12 juillet 1941)
agréé par la préfecture de l'Aube le
29 novembre 2017 au titre de l'article L.141-1 C.E.
relatif à la Protection de l'Environnement



Fédération
Départementale
des Associations Agréées pour la
Pêche et la Protection des Milieux Aquatiques
De l'Aube

Etude comportementale du Brochet Commun (*Esox lucius* (L.))



Analyse du rôle des paramètres
environnementaux et biologiques
dans le processus de migration
longitudinale

Septembre 2020
à
Septembre 2021

Rédaction :

Cédric PRADEILLES
Responsable technique
&
Basile COUSIN
Apprenti chargé d'étude



Avant-propos

Etudier le comportement des espèces est une démarche essentielle pour comprendre leurs interactions avec le milieu. Par le biais des résultats obtenus, il est possible d'orienter les objectifs des travaux de restauration ou bien de suivre les bienfaits d'opérations antérieures. En 2019, l'Union des Fédérations du Bassin Seine Normandie (UFBSN) a mis en place un projet de suivi des brochets sur le bassin de la Seine. L'objectif était de suivre le comportement des poissons au droit de zones ayant fait l'objet de travaux de restauration et possédant des fonctionnements différents. Quatre sites ont été choisis, le premier dans le Calvados sur les marais de l'Aure ; le second dans la Seine-et-Marne au sein d'un tronçon de la Seine navigable ; le troisième dans L'Aisne, sur la rivière du même nom, au niveau d'une zone contrainte par des ouvrages ; le quatrième et dernier, dans notre département de l'Aube sur la Seine au droit d'une zone de libre circulation sans ouvrages. Les deux premiers sites ont fait l'objet d'études sur la période 2019-2020 et les deux derniers sur celle de 2020-2021. L'ensemble de ces investigations de terrains ont été effectuées par les Fédérations Départementales des Associations Agréées pour la Pêche et la Protection des Milieux Aquatiques (FDAAPPMA) respectives à chaque département cité.

Le matériel nécessaire au suivi des poissons a été acheté par l'UFBSN et mis à disposition des fédérations. C'est une technologie de suivi par onde radio qui a été privilégiée, elle est couramment rencontrée sur les études de suivi d'espèces piscicoles. Au cours des mois de travail, des retours d'expériences ont pu être accumulés. Ces derniers ont mis en avant certaines difficultés à détecter les poissons par grandes profondeurs notamment lors des périodes de hautes eaux. Ces conditions étant celles rencontrées lors de la reproduction des brochets, les choix méthodologiques ont été adaptés pour améliorer les conditions de suivi lors des deux dernières études. L'UFBSN en concertation avec la fédération de pêche de l'Aube a proposé d'investir dans une technologie de suivi différente, utilisant des ondes acoustiques. Cette technique a l'avantage d'avoir une plus grande capacité de détection mais a été très peu utilisée en rivière sur le brochet. Cette nouvelle stratégie s'est décidée à seulement deux mois du début de notre étude. Ce choix mûrement réfléchi a doublé nos objectifs, avec d'un côté le suivi des poissons et de l'autre la prise en mains de la technologie associé à la réflexion pour la mettre en place sur un cours d'eau dynamique. Ce revirement de situation nous a contraint à revoir nos plans de disposition des détecteurs fixes et notre méthode de suivi mobile. Ces changements au profit d'une amélioration de la détection des poissons nous ont amené, au fil de la prise en main du matériel et de la nature des résultats récoltés, à étudier l'axe de migration longitudinal plutôt que latéral. Cette dimension, vient compléter la connaissance acquise par les 3 autres départements. Notre zone de suivi, exempte de toutes contraintes de continuité écologique, était le site idéal pour étudier les déplacements sur cet axe. Il nous paraissait aussi très intéressant d'interroger cette dimension tant elle nous semblait essentielle pour que les brochets puissent ensuite effectuer leur migration latérale vers leurs zones de fraie. Les 42 poissons sauvages que nous avons marqués et suivis pendant 8 mois ont permis d'apporter des données de références sur le comportement naturel de cette espèce dans son processus de migration sur un tronçon de rivière préservé. Ce rapport met ainsi en lumière les résultats obtenus témoignant des différentes stratégies migratoires des brochets sur la Seine auboise. Nous vous souhaitons une bonne lecture.



Remerciements

Un grand merci à Julien Boucault et Mélanie Clément de l'Union des Fédérations départementales pour la pêche et la protection du milieu aquatique du Bassin Seine-Normandie (UFBSN), pour les nombreux conseils et la supervision de cette étude à l'échelle du bassin Seine-Normandie.

Un grand merci à l'Union des Fédérations départementales pour la pêche et la protection du milieu aquatique du Bassin Seine-Normandie (UFBSN), pour le prêt du matériel qui a permis la réalisation de cette étude.

Un grand merci à l'Agence de l'Eau Seine Normandie (AESN) pour son soutien financier dans la réalisation de cette étude.

Un grand merci à la Fédération Nationale de la Pêche en France (FNPF) pour son soutien financier dans la réalisation de cette étude.

Un grand merci à la commune de Pont-sur-Seine pour le soutien logistique et le bon sens porté au regard de cette étude.

Un grand merci à la commune de Marnay-sur-Seine pour le bon sens porté au regard de cette étude.

Un grand merci à Céline Le Pichon et à Armand Michelot (INRAE Antony), qui ont généreusement apporté leur aide pour l'analyse des données, et ont fourni des cartes d'habitats de la zone d'étude.

Un grand merci à Hervé Capra, Hervé Pella (INRAE Lyon), et Samuel Westrelin (INRAE Aix-en-Provence) pour les nombreux conseils, notamment sur l'analyse des données.

Un grand merci à Emmanuelle Chevalier, en charge de l'étude faisant partie du même programme à la Fédération de l'Aisne, avec qui nous avons eu de très riches échanges concernant notamment l'analyse des données.

Un grand merci à l'ensemble des bénévoles de la FDAAPPMA 10 et de l'AAPPMA de Romilly-sur-Seine pour leurs soutiens techniques tout au long de l'étude.



Résumé

Ce rapport vient clore une étude de 1 an (septembre 2020 à septembre 2021) sur le suivi comportemental du brochet sur la Seine auboise. Ce travail, mené par la Fédération Départementale des Associations Agréées pour la Pêche et la Protection des milieux Aquatiques de l'Aube (FDAAPPMA 10), rentre dans un plus vaste programme de recherche porté par l'Union des Fédérations du Bassin Seine-Normandie (UFBSN). De 2019 à 2021, quatre fédérations départementales de pêche se sont relayées pour étudier les comportements du brochet au sein d'un tronçon de leur rivière.

Pour la FDAAPPMA 10 c'est un tronçon de Seine 14 Km qui a été choisi. Ce dernier, est ponctué de quatre annexes hydrauliques ayant fait l'objet de travaux de restauration. Sa position en amont des premiers secteurs navigués et son éloignement d'ouvrage contraignant la continuité écologique ont permis d'être représentatif de la libre circulation des poissons.

42 brochets (*Esox Lucius* L.) ont été équipés d'émetteurs acoustiques et suivis durant trois saisons, incluant la période de reproduction. Le suivi passif et actif qui a été mis en place a permis l'acquisition de données abondantes et fiables pour chacun des brochets. Les paramètres environnementaux, tel que la température, les hauteurs d'eau et les débits ont également été suivis dans l'optique de comprendre leur rôle dans le déclenchement des mouvements des poissons. Les principaux résultats sont :

- De nombreux brochets parcourent de grandes distances longitudinales.
- Il semble qu'il y ait une tendance à ce que les brochets grands et lourds parcourent une plus grande distance longitudinale cumulée sur l'année et possèdent un plus grand domaine vital.
- La distance cumulée parcourue, le domaine vital, et l'intensité d'exploitation du domaine vital, ne sont pas plus grands pour les femelles que pour les mâles.
- Les premiers grands mouvements des brochets ont majoritairement été initiés en réaction à une augmentation importante des débits accompagnée d'une baisse de la température sur les 7 et 15 derniers jours avant le déplacement. Un mouvement de retour au site initial est observé chez certains brochets et est majoritairement initié en réaction à une baisse importante des débits et une augmentation de la température sur les 15 derniers jours avant le mouvement.
- La majorité des grands mouvements ont été observés durant l'épisode de crue hivernale, coïncidant avec la période de reproduction.
- Lors de l'épisode de crue, un très grand nombre d'individus a effectué une migration en direction de l'amont.
- Les schémas migratoires semblent montrer, chez des individus âgés, l'acquisition d'expérience dans optimisation des déplacements.
- Il existe une forte hétérogénéité inter-individuelle dans les déplacements du brochet. Il ne ressort pas de schéma migratoire unique ; les individus semblent adopter des stratégies différentes en lien avec leurs besoins survenant à différents moments de l'année.



Table des matières

1. Introduction.....	1
2. Matériels et méthodes	6
2.1. Site d'étude	6
2.2. Communication et sensibilisation autour de l'étude.....	8
2.3. Pêche et équipement des poissons avec les émetteurs acoustiques	9
2.4. Prélèvement et lecture scalimétrique	11
2.5. Suivi des poissons.....	11
2.6. Suivi des variables environnementales.....	16
2.7. Traitement des données	17
3. Résultats	28
3.1. Caractérisation générale des données	28
3.2. Quantité, amplitude et intensité des déplacements longitudinaux selon les caractéristiques individuelles	31
3.3. Déclencheurs environnementaux de la mobilité longitudinale.....	37
3.4. Analyse de la dynamique migratoire longitudinale selon un découpage en période de suivi 40	
3.5. Détermination de quatre typologies de dynamiques migratoires	45
3.6. Caractéristiques des individus composant les quatre groupes de typologies de dynamiques migratoires	49
3.7. Etude du succès de la reproduction sur la frayère restaurée des « îles »	51
4. Discussion	53
4.1. Efficacité du dispositif méthodologique.....	53
4.2. Quantité, amplitude et intensité des déplacements longitudinaux.....	53
4.3. Déclencheurs environnementaux de la mobilité longitudinale.....	56
4.4. Dynamique migratoire longitudinale selon un découpage en phases de la période de suivi 57	
4.5. Détermination de quatre typologies de dynamiques migratoires	59
4.6. Caractéristiques des individus composant les quatre groupes de typologies de dynamiques migratoires	61
4.7. Analyse de la fonctionnalité de l'annexe de Îles & comparaison avec les déclencheurs environnementaux de la mobilité longitudinale	63
5. Discussion générale et conclusion	64
Bibliographie	68



Liste des figures

Figure 1. Localisation du site d'étude dans le bassin versant Seine-Normandie et dans le contexte piscicole Seine aval.	6
Figure 2 . Capture des brochets avec l'électrofishing boat.....	9
Figure 3. Brochet en place sur le banc d'opération après la pose de la marque spaghetti en fin de manipulation et pendant la suture sur la photo de droite. Source photo : UFBSN.....	10
Figure 4. Localisation de la zone d'implantation de l'émetteur acoustique (encadré vert) et de la zone de prélèvement des écailles pour l'analyse scalimétrique (encadré rouge). Source dessin : Istockphoto.com	10
Figure 5. Emetteur Loteck utilisé pour l'étude	10
Figure 6. Dispositif de fixation des récepteurs fixes dans la colonne d'eau. Les tirets rouges sont l'emprise du champ de détection du récepteur ; sur la vue en plan, le point noir représente un récepteur fixe. Echelles non respectées.....	12
Figure 7. La photo de gauche présente le système de suivi fixe hors de l'eau et celle de droite le présente en place vu de la surface. Sources : FDAAPPMA 10 & UFBSN.....	12
Figure 8. Carte de la zone d'étude avec la disposition du matériel. Le PM correspond au Point Métrique (voir partie 2.6.).....	13
Figure 10. Vue en plan de la zone de détection couverte par le dispositif de suivi mobile. Les récepteurs sont représentés par les points noirs ; la zone de détection est hachurée en rouge. Echelles non respectées.....	15
Figure 9. La photo de gauche montre le dispositif de suivi mobile en fonctionnement avec en fond la bouée d'un récepteur fixe, celle de droite montre le dispositif avant déploiement.	15
Figure 11. Répartition dans le temps des propsections mobiles. Les points oranges désignent les suivis réalisés sur la moitié aval du tronçon, et les points verts ceux sur la moitié amont. 16	
Figure 12. Traitement SIG à partir de QGIS pour déterminer le point métrique de chaque position GPS. A gauche, une vue d'ensemble du tronçon est montrée, avec les points de références amont et aval et l'ensemble des points GPS de détection sur la zone d'étude. A droite, est représenté le raccordement d'un point GPS de détection au point le plus proche de la ligne centrale du chenal, via l'extension LRS, puis le calcul du PM par rapport au point de référence amont.....	18
Figure 13. Schéma explicatif de la caractérisation des différents mouvement significatifs.....	21
Figure 14. Schéma explicatif du découpage de l'hydrogramme pour analyser l'influence des débits sur les mouvements des brochets.....	24
Figure 15. Régression linéaire entre le DnT (Distance Nette Totale parcourue) et le nombre total de détection par individu.....	31



- Figure 16. Résultat de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) pour chaque individu suivi. 32
- Figure 17. Piechart représentant les proportions d'individus concernés par chaque intervalle de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) 32
- Figure 18. Biplot de l'ACP concernant les résultats des métriques DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) pour chaque individu, accompagné du tableau comprenant les contributions de chaque variable dans la constitution des deux premiers axes de l'ACP. 33
- Figure 19. Boxplot des résultats de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) selon le sexe des individus, accompagné de la p-value issue du t-test réalisé entre les deux groupes pour chaque métrique. 33
- Figure 20. Boxplot des résultats de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) selon les classes d'âge des individus, accompagné de la p-value issue des anova réalisées entre chaque groupe pour chaque métrique. 34
- Figure 21. Régressions linéaires réalisées respectivement entre les résultats de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) et la taille, le poids, et le ratio poids:taille des individus. 35
- Figure 22. Boxplot des résultats de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) selon les intervalles de tailles et de poids des individus, accompagné de la p-value issue des anova réalisées entre chaque groupe pour chaque métrique. 36
- Figure 23. Régressions linéaires respectivement réalisés entre les résultats de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) et la croissance annuelle moyenne des individus..... 36
- Figure 24. Nombre de MS initiés lors des différentes conditions de débit et de température. Q désigne le débit et T la température. delta_7 et delta_15 correspondent respectivement au nombre de jours sur lesquels a été mesurée l'évolution du paramètre..... 38
- Figure 25. Nombre de PMS (Premier Mouvement Significatif) initiés lors des différentes conditions de débits et de température. Q désigne le débit et T la température. delta_7 et delta_15 correspondent respectivement au nombre de jours sur lesquels a été mesurée l'évolution du paramètre. 39
- Figure 26. Nombre de RE (mouvement de Retour) initiés lors des différentes conditions de débits et de température. Q désigne le débit et T la température. Delta_7et delta_15 correspondent respectivement au nombre de jours sur lesquels a été mesurée l'évolution du paramètre..... 40
- Figure 27. La figure A représente le découpage en trois grandes périodes « avant_cru », « cru » et « apres_cru » de la période de suivi, avec en jaune l'évolution de la température (°C) , et en bleu du débit (m³/s). La figure B montre le nombre d'IMS (Individu ayant effectué un Mouvement Significatif), d'IPMS (Individu ayant effectué un Premier Mouvement



Significatif) et d'IRE (Individu ayant effectué un mouvement significatif de REtour) selon le découpage en grandes périodes. 42

Figure 28. La figure A représente le découpage en sous périodes « Phase 1 » et « Phase 2 » de la grande période « avant_crue », avec en jaune l'évolution de la température ($^{\circ}\text{C}$), et en bleu du débit (m^3/s). La figure B montre le nombre d'IMS (Individu ayant effectué un Mouvement Significatif), d'IPMS (Individu ayant effectué un Premier Mouvement Significatif) et d'IRE (Individu ayant effectué un mouvement significatif de REtour) selon ce découpage en sous périodes. 43

Figure 29. La figure A représente le découpage en sous périodes « pic_1 », « pic_2 » et « pic_3 » de la grande période « crue », avec en jaune l'évolution de la température ($^{\circ}\text{C}$), et en bleu du débit (m^3/s). La figure B montre le nombre d'IMS (Individu ayant effectué un Mouvement Significatif), d'IPMS (Individu ayant effectué un Premier Mouvement Significatif) et d'IRE (Individu ayant effectué un mouvement significatif de REtour) selon ce découpage en sous périodes. 44

Figure 30. La figure A représente le nombre de MS (Mouvement Significatif), tout individu confondu, qui ont été effectués en direction de l'amont ou de l'aval. La figure B représente le nombre d'IMS (Individu avec Mouvement Significatif) qui ont effectués leur déplacement général en direction de l'amont ou de l'aval. 45

Figure 31. Le « cluster plot » (Figure A) représente le regroupement des individus selon la CAH sur les deux premiers axes de l'ACM. Le « Cluster Dendrogram » (Figure B) représente le regroupement des individus sur l'arbre de la CAH. La Figure C représente la répartition des modalités de variables sur les deux premiers axes de l'ACM. Le Tableau D regroupe les contributions de chaque modalité de variables dans la consitution des deux premiers axes de l'ACM. 47

Figure 32. Répartition des individus au sein des 4 catégories de déplacements créés. Les groupes 1, 2, et 3 ont été créés à partir de la CAH, et le groupe 4 a été rajouté indépendamment. Chaque point noir correspond à la coordonnée curviligne (PM ; en ordonné) de l'individu aux différents moments de la période de suivi. L'évolution du débit (m^3/s) durant la période de suivi est représenté par la surface bleue. 48

Figure 33. Représentations de la proportion d'individus concernés par chaque modalité de variable individuelle (sexe, taille, poids, âge) au sein de chaque groupe issu de la partie 3.5. « Na » signifie que le sexe de l'individu n'a pas pu être déterminé. « ecailles_regen » signifie que l'écaille était régénérée et n'a pas permis de déterminer l'âge de l'individu. 50

Figure 34. Graphique représentant le pourcentage de réussite des pontes pour chaque journée favorable à la reproduction des brochets, calculé en fonction de la fluctuation des niveaux d'eau au cours des 250 degrés jours nécessaires au développement des larves. (Frayère « les Iles », Seine Auboise). 52



Liste des tableaux

Tableau 1. Durée et de l'enregistrement et période d'arrêt pour chaque récepteur.	14
Tableau 2. Caractéristiques biologiques, secteur de pêche, étendue de la période de détection et nombre de détection pour chaque individu équipé d'un émetteur.	29
Tableau 3. Détection de chaque individu par semaine sur la période d'émission des émetteurs garantie par le constructeur. Les cases noires sont remplies lorsque l'individu a été détecté au moins une fois pendant la semaine, les cases rouges montrent la période de non-enregistrement de certains récepteurs.	30
Tableau 4. Nombre de MS (Mouvements Significatifs) initiés lors des différentes amplitudes de variation du débit et de température. Q désigne le débit et T la température.....	38
Tableau 5. Nombre de PMS (Premier Mouvement Significatif) initiés lors des différentes amplitudes de variation du débit et de température. Q désigne le débit et T la température. ..	39
Tableau 6. Nombre de RE (mouvement de Retour) initiés lors des différentes amplitudes de variation du débit et de température. Q désigne le débit et T la température.....	40
Tableau 7. Caractérisation de l'évolution du débit et de la température au sein des trois grandes périodes « avant_crue », « crue » et « apres_crue » de la période de suivi.....	41
Tableau 8. Caractérisation de l'évolution du débit et de la température au sein des deux sous période « Phase 1 » et « Phase 2 » de la grande période « avant_crue ».	42
Tableau 9. Caractérisation de l'évolution du débit et de la température au sein des trois sous période « pic_1 », « pic_2 » et « pic_3 » de la grande période « crue ».	44
Tableau 10 . Description de l'ensemble des journées suivi au cours de la période de ponte ..	52
Tableau 11. Analyse de la réussite des journées de ponte en fonction de la catégorie des débits associés le même jour (Frayère « les Iles », Seine Aubeoise)	52



Liste des abréviations

ACM : Analyse des Correspondances Multiples

ACP : Analyse en Composante Principale

CAH : Classification Ascendante Hiérarchique

DCE : Directive Cadre sur l'Eau

DnT : Distance Nette Totale

HR : Home Range

ID : IDentifiant

IE : Intensité d'Exploitation

IMS : Individu avec Mouvement Significatif

IPMS : Individu avec Premier Mouvement Significatif

IRE : Individu avec mouvement significatif de REtour

MS : Mouvement Significatif

Na : Non Assigné

PDPG : Plan Départemental de Protection du milieu aquatique et de Gestion des ressources piscicoles

PM : Point métrique

PMS : Premier Mouvement Significatif

RE : mouvement significatif de REtour



1. Introduction

Une perte considérable de biodiversité est observée à l'échelle mondiale et régionale au cours des derniers siècles (Barnosky et al., 2011). L'une des causes majeures de l'érosion de la biodiversité est l'entrave aux déplacements des individus (Primack, 2012). Le libre déplacement est essentiel pour la pérennité des espèces, que ce soit pour l'accès aux différents habitats nécessaires à l'accomplissement de leur cycle de vie (mouvements de complémentations), ou pour les besoins de dispersion (Nathan *et al.*, 2008). Le déplacement conditionne les flux de gènes, la structure et la dynamique des populations, des communautés, des écosystèmes, et ultimement, l'évolution de la diversité du vivant (Baker, 1978; Swingland and Greenwood, 1983; Clobert *et al.*, 2001; Nathan *et al.*, 2008). La fragmentation du paysage due aux usages anthropiques du sol et de l'environnement rompt la continuité écologique (Carroll and Fox, 2008).

Les espèces aquatiques dulçaquicoles sont particulièrement soumises à ces problématiques en raison de leur milieu de vie restreint aux surfaces en eau, avec souvent un corridor écologique unique, alors que ces écosystèmes sont la source de nombreux enjeux socio-économiques, notamment pour l'exploitation de leur force motrice, mais aussi dû au besoin de s'en protéger (Meybeck, 2003; Vörösmarty *et al.*, 2010; Hall, Jordaan and Frisk, 2011). Au cours des dernières décennies, un grand effort de recherche a été entrepris pour comprendre les entraves à la migration longitudinale des espèces anadromes¹ et catadromes², notamment l'impact des ouvrages transversaux (Keith and Allardi, 1996; Quinn and Adams, 1996; Kemp and O'Hanley, 2010; Roscoe and Hinch, 2010). L'incidence de ces barrières sur les déplacements de ces grands migrateurs a largement été démontrée et mise en avant grâce à l'étude d'espèces emblématiques comme le Saumon Atlantique (*Salmo salar* ; Thorstad *et al.*, 2008), l'Anguille Européenne (*Anguilla anguilla* ; Acou *et al.*, 2008), ou encore la Lamproie Marine (*Petromyzon marinus*; Rooney *et al.*, 2015).

Au cours des dernières années, de nombreuses études ont également montré l'importance de considérer les déplacements d'une très grande diversité d'espèces holobiotiques³ (Lucas and Baras, 2008; Benitez *et al.*, 2015; Capra, Pella, *et al.*, 2017). Leurs déplacements peuvent être nécessaires pour l'accomplissement de leurs fonctions biologiques comme l'alimentation, le repos, et la reproduction (Lucas and Baras, 2008). Ces déplacements essentiels s'effectuent à des échelles temporelles et spatiales variables, allant des micro-habitats aux grands compartiments de l'hydrosystème (par exemple, les différents tronçons du lit mineur, les annexes hydrauliques, le lit majeur, les zones humides). Une grande variété de déplacements sont entrepris chez les individus adultes et juvéniles, durant la période de reproduction mais aussi durant le reste de l'année (Baras and Lucas, 2001). La disponibilité et l'accessibilité des habitats nécessaires aux différents stades de croissances des poissons conditionnent la réalisation complète du cycle de vie des individus. Le rôle du lit majeur et des annexes hydrauliques pour la reproduction et la croissance a particulièrement été étudié. Ces milieux,

¹ Se dit d'une espèce qui passe du milieu marin au milieu dulçaquicole afin de se reproduire.

² Se dit d'une espèce qui passe du milieu dulçaquicole au milieu marin afin de se reproduire.

³ Se dit des espèces accomplissant leur cycle de vie entièrement dans le milieu dulçaquicole.



plus ou moins connectés au lit mineur (King, Humphries and Lake, 2003; Górski *et al.*, 2011), avec de plus faibles profondeurs et vitesses de courant permettent la bonne croissance larvaire grâce à des températures plus importantes et à la présence de ressources alimentaires en grande quantité (Schiemer *et al.*, 2001). Les contraintes hydrauliques y sont également moins fortes pour les larves, qui ont de faibles capacités natatoires (Schiemer *et al.*, 2001). Or, l'aménagement des cours d'eau a profondément bouleversé la structure et le fonctionnement écologique des hydrosystèmes, notamment en détériorant et en supprimant certains de ces habitats nécessaires à la réalisation du cycle de vies des organismes (Poff and Ward, 1989; Dynesius and Nilsson, 1994; Gleick, 2003; Vörösmarty *et al.*, 2010; Phelps *et al.*, 2015). Les espèces ayant besoin de ces différents habitats durant l'ontogénie sont particulièrement atteintes par ces aménagements (Rosenfeld, 2003). Les individus matures sont également soumis à ces modifications et à ces obstacles, leur empêchant d'accéder aux zones de fraie et ainsi d'achever leur cycle biologique et de maintenir de façon viable les populations (Ovidio and Philippart, 2002; Slavík *et al.*, 2012). Ainsi, la présence et l'accessibilité des différents habitats des hydrosystèmes *via* la mobilité longitudinale ou transversale constituent un enjeu majeur pour la biodiversité des hydrosystèmes continentaux. L'acquisition de meilleures connaissances sur le déplacement des organismes dans des contextes naturels ou contraints, permettront de proposer des mesures de conservation pertinentes et concrètes.

Le brochet commun (*Esox Lucius*) est une espèce holobiotique classée « vulnérable » à l'échelle du territoire français, et l'état des populations continue de se détériorer (UICN Comité Français, 2019). Or, la préservation de cette espèce constitue un enjeu majeur pour les écosystèmes aquatiques, étant qualifiée d'espèce parapluie et clef de voute (Crane *et al.*, 2015). La présence plus ou moins importante du brochet permet de renseigner sur l'état des fonctionnalités écologiques du milieu pour lui et de nombreuses autres espèces. De plus, par son statut de *top predator*, il permet de maintenir un équilibre trophique au sein de l'écosystème, en l'empêchant de basculer dans un milieu à dominance phytoplanctonique (Carpenter, Kitchell and Hodgson, 1985). Outre son rôle écologique, le brochet est une espèce emblématique des rivières et lacs européens, très recherché par les pêcheurs à la ligne en tant que poisson trophée. Par sa forte valeur halieutique, il représente ainsi un poids économique important pour de nombreux territoires.

Les pressions majeures pesant sur l'espèce sont en partie liées à son impossibilité d'effectuer certains déplacements essentiels pour l'accomplissement de son cycle de vie complexe, notamment l'accès aux zones de reproduction (Foubert *et al.*, 2019, 2020). Les zones de pontes du brochet sont préférentiellement les zones herbacées du lit majeur récemment submergées lors de la période de crue de janvier à avril (Billard, 1983; Le Pichon, Gorges and Tales, 2011). La femelle brochet, accompagnée d'un ou de plusieurs mâles, vient déposer ses œufs sur les herbes, qui seront ensuite fécondés par les mâles l'accompagnant (Billard, 1983; Keith *et al.*, 2020). La fraie des brochets a lieu pour des températures comprises entre 7°C et 12 °C, avec une incubation des œufs durant environ 120 degrés jours (Billard, 1983; Keith *et al.*, 2020). L'artificialisation du lit majeur, le contrôle de l'hydrologie des rivières, et les ouvrages bloquant comme les digues visant à contenir l'eau dans le lit mineur ou encore les réseaux routiers participent à la raréfaction et à l'inaccessibilité de ces zones (Monfort, 1995; Céline Le Pichon



et al., 2017). De plus, le brochet est une espèce qualifiée de limnophile, qui occupe les zones lenticules des hydrosystèmes comme lieu de croissance (notamment lors du stade juvénile) et de repos, telles que les annexes hydrauliques et les zones humides (Keith *et al.*, 2020). Ainsi, pour l'accomplissement de ses fonctions vitales telles que la reproduction, l'alimentation et le repos, le brochet est dépendant de la mobilité transversale au sein de l'hydrosystème. De nombreuses études ont alors concentré leurs efforts de recherche sur ce type de déplacements, notamment vers les zones de reproduction du lit majeur (Farrell *et al.*, 1996; Cooper *et al.*, 2008; Mingelbier, Brodeur and Morin, 2008; Oele, Derek Hogan and McIntyre, 2015; Chizinski *et al.*, 2016; Gonzalez, 2018; Foubert *et al.*, 2019; Massa and Farrell, 2020).

A l'inverse, peu de travaux ont eu pour objectif d'investiguer la mobilité longitudinale du brochet. Les quelques études menées par télémétrie révèlent que des individus parcourent de grandes distances (Donnelly, Caffrey and Tierney, 1998), avec notamment des déplacements jusqu'à 15.7 kilomètres lors de la période de reproduction (Ovidio and Philippart, 2005). Cela suggère qu'une migration longitudinale précédant les mouvements transversaux semble exister afin de rejoindre les tronçons les plus favorables pour la reproduction. Malheureusement, le faible nombre d'individus suivis lors de ces études ne permet pas de comprendre avec précision les mécanismes et les besoins régissant ces déplacements. Or, il y a un besoin imminent de mieux comprendre les différents mouvements liés au cycle de vie du brochet afin de mettre en place des mesures de préservation. A l'heure actuelle, la part des individus effectuant de grands déplacements est inconnue. De plus, l'influence des caractéristiques individuelles telles que le sexe, l'âge, le poids, et la taille des individus sur leur mobilité a très peu été quantifiée. Or, la connaissance de cette information pourrait permettre d'orienter les mesures de préservation sur certains individus. La temporalité de la mise en mouvement des individus, ainsi que les paramètres déclenchant cette mobilité ont également peu été investigués, ou alors sur des échantillons d'individus très restreints. Par ailleurs, il n'existe pas de consensus sur la question suivante : les brochets effectuent-ils des mouvements de larges amplitudes uniquement durant la période de reproduction et restent à des endroits fixes le reste de l'année, ou réalisent-ils de grands déplacements à différents moments de l'année et ayant ainsi diverses fonctions ? Enfin, le suivi dans le temps des déplacements des brochets n'a jamais été couplé avec la caractérisation des habitats à ses diverses localisations. Ainsi, nous ne savons pas quels habitats occupe le brochet avant d'effectuer un grand déplacement, et quels sont ceux vers lesquels ils se dirigent selon la période de l'année à laquelle a lieu le mouvement. Or, cette information est cruciale, d'une part pour comprendre quel est le besoin associé au mouvement, et d'autre part, afin d'établir des mesures de préservation de ces habitats.

Depuis une quarantaine d'années, on observe un fort essor des techniques de télémétrie (Cooke *et al.*, 2013). La télémétrie permet de suivre de manière plus ou moins continue le déplacement d'un individu au travers des différents espaces de l'écosystème, grâce à sa détection à distance. Il n'est pas nécessaire de réintervenir sur le milieu pour relocaliser l'individu comme pour des méthodes « capture-marquage-recapture » (CMR) ; nous sommes « spectateurs » de son déplacement censé être normal et représentatif d'une partie de la population. De nombreuses technologies de télémétrie existent, et présentent toutes des avantages et des inconvénients. Traditionnellement, pour les études de télémétrie réalisées en eau douce, la technologie radio a



été la plus utilisée, en raison de la bonne transmission des ondes électro-magnétiques dans les eaux peu salines et peu profondes (Karp, 2014; Thorstad et al., 2014). C'est cette technologie qui a été utilisée dans la quasi-totalité des études portant sur les déplacements des brochets (Ovidio and Philippart, 2005; Vehanen *et al.*, 2006; Pauwels *et al.*, 2017; Gonzalez, 2018), en raison de sa bonne capacité à détecter les individus au sein du lit majeur et des annexes hydrauliques peu profondes. Initialement cantonnée aux études en milieu marin, l'utilisation de la technologie acoustique s'est beaucoup développée en eau douce durant les dix dernières années (Bergé, 2012; Peat *et al.*, 2016; Westrelin *et al.*, 2018; Schaeffer *et al.*, 2020; Walton-Rabideau *et al.*, 2020; Lennox *et al.*, 2021). Celle-ci permet d'avoir une très bonne fiabilité de détection dans des eaux plus profondes, pour de grandes superficies, et dans des conditions hydrologiques variées, alors que la technologie radio était très limitée sur ces aspects (Cooke *et al.*, 2013). Plusieurs études s'en sont alors servies avec succès pour investiguer la mobilité longitudinale de certaines espèces en rivière, en disposant des séries de récepteurs passifs d'aval en amont de la rivière (McMichael *et al.*, 2010; C. Le Pichon *et al.*, 2017; Frechette *et al.*, 2018). Plus récemment, des récepteurs mobiles ont également été développés et utilisés. Ceux-ci ont pour but de localiser encore plus précisément les individus sur un axe longitudinal, en prospectant les endroits non couverts par les récepteurs fixes (Capra, Pella and Ovidio, 2018).

C'est dans ce contexte, que l'Union des Fédérations du Bassin Seine-Normandie (UFBSN) a mis en place un programme de connaissance afin de mieux comprendre le comportement du brochet sur le bassin de la Seine. Les technologies acoustique et radio ont été mises à contribution suivant les différentes conditions rencontrées.

Après candidature, quatre fédérations départementales ont été choisies pour porter une étude sur un tronçon de cours d'eau de leur département. Chaque structure a porté une étude d'une durée de 1 an au cours des années 2019, 2020 et 2021. Le choix des différents sites d'étude c'est porté sur des zones ayant fait l'objet de travaux de restauration en faveur du brochet. L'objectif est, de mettre en avant l'intérêt des travaux effectués mais surtout d'analyser le comportement individus afin de trouver de nouvelles pistes en faveur de leur gestion. Parallèlement, mise bout à bout, l'ensemble des études permettent d'avoir une vision d'ensemble du comportement des brochets dans différentes conditions de contrainte représentative de celle retrouvées à l'échelle du bassin-versant de la Seine.

Dans le cadre de l'étude sur la Seine auboise, c'est un tronçon de 14 km à cheval sur les communes de Marnay-sur-Seine et de Pont-sur-Seine qui a été choisie. Ce choix a été motivé par la présence de quatre annexes hydrauliques ayant fait l'objet de restauration de la part de la FDAAPPMA 10. La zone d'étude retenue se trouve à l'amont des premiers kilomètres de Seine navigable et loin de tout enjeux de continuité écologique. Cependant, le secteur n'est pas exempt de toutes contraintes, le débit y est fortement influencé par les grands lacs réservoir du département.

Le but de l'étude portée par la FDAAPPMA 10 est de mettre en place un dispositif de télémétrie acoustique, actif et passif, basé sur un large échantillon de brochets afin de caractériser avec fiabilité leur déplacements longitudinaux. Le suivi des individus a été effectué sur trois saisons à cheval sur les années 2020 et 2021 tout en incluant la période de reproduction.



Quatre objectifs ont été ciblés pour cette étude :

- Le premier objectif vise à vérifier l'hypothèse selon laquelle de nombreux brochets parcourent de grandes distances longitudinales.
- Le deuxième objectif est de comprendre l'influence des caractéristiques individuelles telles que le sexe, l'âge, la taille, le poids et le taux de croissance des individus sur la quantité, l'amplitude et l'intensité de leurs déplacements.
- Le troisième objectif est de comprendre l'influence des variations de débits et de températures comme déclencheurs de la mobilité longitudinale selon les périodes de l'année. Cela permettra de faire un lien entre les fluctuations de ces variables et les fonctions biologiques qui peuvent être attribuées aux déplacements qu'elles déclenchent. À partir de cela, il sera investigué si des schémas migratoires particuliers se dégagent, pouvant être regroupés en différents comportements types. Les caractéristiques individuelles des individus composant ces typologies de schéma migratoire seront analysées, afin de comprendre si elles influencent la migration.
- Un quatrième objectif, propre à la zone et à l'année suivie, sera explorer afin d'étudier le succès reproducteur au cours de l'étude.

La réponse à ces objectifs permettra de comprendre quels sont les classes d'individus pour lesquels il est important de concentrer l'effort de préservation. Elle permettra aussi, d'identifier les périodes critiques et les paramètres primordiaux régissant les déplacements du brochet pour l'accomplissement de son cycle de vie. A l'issue de ce travail des hypothèses, de gestion générale sur l'espèce mais aussi locale et propre aux problématiques de la Seine auboise, pourront être émises.



2. Matériels et méthodes

2.1. Site d'étude

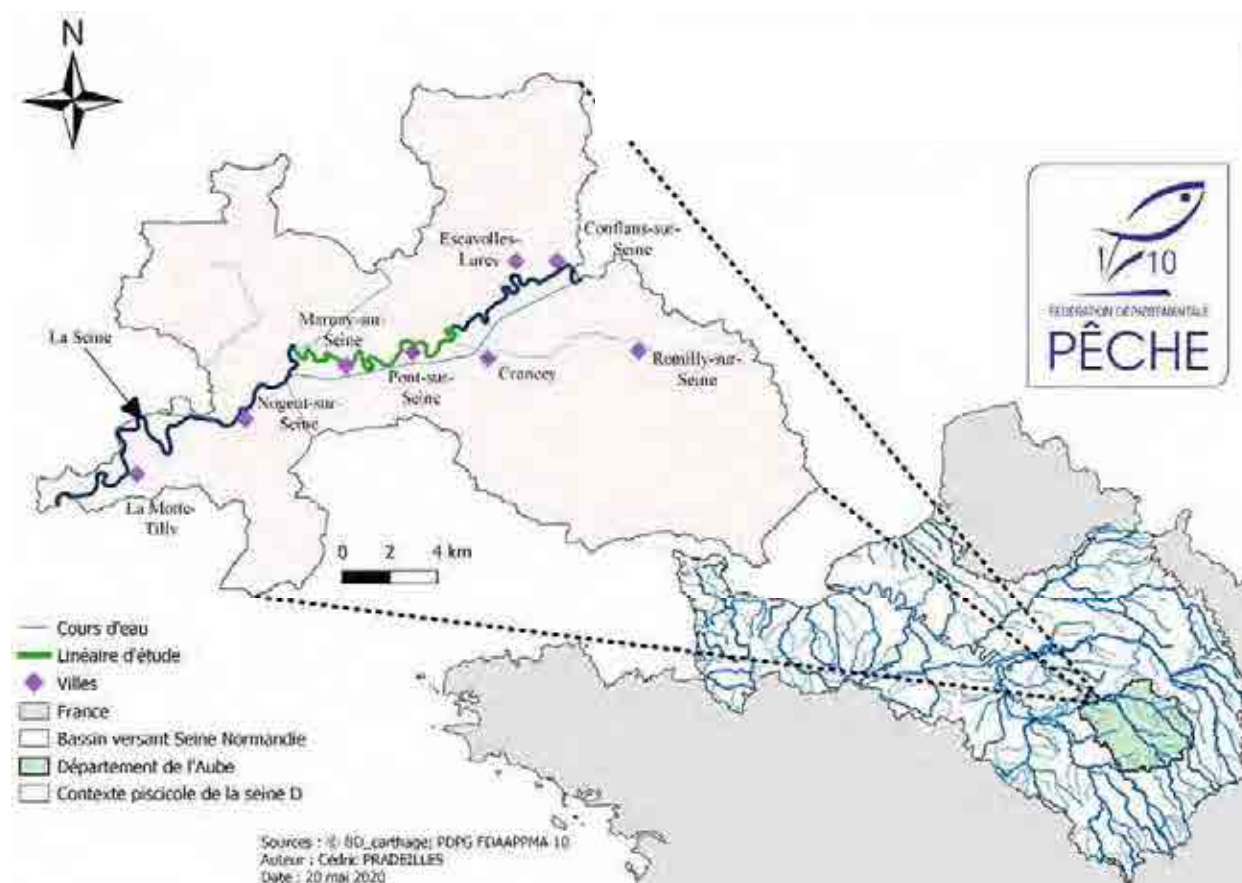


Figure 1. Localisation du site d'étude dans le bassin versant Seine-Normandie et dans le contexte piscicole Seine aval.

Le site d'étude se trouve dans la partie amont du bassin versant du fleuve Seine, dans le département de l'Aube (Figure 1). Le linéaire de la zone couverte par l'étude s'étend sur 14 kilomètres. Il est situé à la limite aval du secteur non navigable de la Seine. Le cours d'eau n'est donc pas aménagé ni entretenu pour les besoins de la navigation, à la différence de sa partie aval. Le tronçon d'étude a une allure méandrique, avec des processus d'érosion et de déposition en cours façonnant ses formes. Le gabarit de la rivière peut être qualifié de moyen, avec des largeurs de lit mineur comprises entre 20 et 70 mètres environ. Le lit majeur est quant à lui vaste, pouvant atteindre plusieurs kilomètres à certains endroits, notamment dans la plaine de la Bassée (Le Pichon, Gorges and Tales, 2011). Les profondeurs sont très variables, oscillant entre des fosses de concavité pouvant atteindre environ 6 mètres de profondeur, et des dépôts de convexité formant des zones avec des plateaux peu profonds (Figure 8). La classe granulométrique dominante sur le secteur est le sable. 26 annexes hydrauliques de natures variées sont recensées sur le tronçon d'étude (Fédération départementale de l'Aube pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, 2015). Certaines sont des anciens chenaux recoupés, parfois connectés uniquement à l'aval ou à l'amont, ou connectés des deux côtés ; d'autres sont des anses dues à d'anciens fronts d'érosion créant des zones lenticulaires ; et d'autres ont été créées de la main de l'homme pour des raisons diverses.



Sur ces 26 annexes, 4 ont été restaurées par la FDAAPPMA 10 au cours des dernières années (*Figure 8*). D'aval en amont se trouve :

- L'annexe de « Bas des pâtures », elle se situe au PK 245.8. Cette dernière, se coupe en deux bras de largeurs différentes. Celui orienté Sud-est, qui est aussi le plus étroit des deux, a fait l'objet de travaux par la FDAAPPMA 10, en 2013. Il a été entrepris l'abatage de peupliers et des travaux de déblaiement dans l'objectif de restaurer la connexion avec le chenal principal.
- L'annexe « des îles », elle se situe au PK 242.6, en amont de Marnay-sur-Seine. Elle a fait l'objet de travaux de restauration par la FDAAPPMA 10 en 2013, pour améliorer sa connectivité avec le chenal principal. Le passage d'un chemin le long de la berge vient contraindre la connexion. A l'origine, une buse étroite en pierres maçonnées permettait un passage très restreint des écoulements. Un second bras de connexion a été créé légèrement en aval, passant sous le chemin à l'aide d'un busage carré en béton. Dans le même temps, un travail de déblaiement et de nettoyage de ligneux sur une section de la noue a été réalisé.
- L'annexe de « l'Hermitage », elle se situe au PK 238.1 à hauteur de la commune de Pont-sur-Seine. C'est une noue située sur l'ancien tracé de la Seine, qu'elle occupé sûrement avant la construction du pont du village. En 2006 un déblaiement et un nettoyage des ligneux dans toute la noue a été effectué par la FDAAPPMA 10 dans l'objectif de restaurer la connexion avec le chenal principal.
- L'annexe « des dix-sept », elle se situe au PK 234 soit 4 kilomètres en amont du pont de Pont-sur-Seine. Elle est issue d'un recoupement naturel de méandre, elle est connectée en perméance par l'amont et l'aval. En 2006 un rabaissement partiel de la berge convexe et un nettoyage sélectif des ligneux a été effectué par la FDAAPPMA 10 pour redynamiser la noue en faveur du brochet et améliorer la diversification des habitats.

Sur l'ensemble du tronçon d'étude, seulement un affluent est présent à l'amont (*Figure 8*). Le transit piscicole y est cependant rendu impossible par la présence d'un ouvrage transversal à 200 mètres en amont de sa confluence avec la Seine. A l'aval du secteur d'étude, un canal est connecté à la Seine (*Figure 8*), rendant possible le déplacement des brochets de l'un à l'autre. Aucun ouvrage transversal bloquant la mobilité longitudinale des brochets dans le chenal principal n'est présent sur la zone d'étude. Le premier ouvrage bloquant, à l'aval, se trouve à Nogent-sur-Seine au PK 251 et celui à l'amont se trouve au PK 224.8. Ce qui place la zone d'étude au cœur d'un linéaire de plus de 26 km sans aucune contrainte de continuité écologique.

Le module hydrologique interannuel au niveau de la station de mesure de Pont-Sur-Seine se situant sur la partie amont du tronçon d'étude est de $76.70 \text{ m}^3/\text{s}$ (Banque Hydro, 2021). Le débit d'étiage moyen annuel est de $34.3 \text{ m}^3/\text{s}$, et la Q2 de $210 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. L'hydrologie du secteur d'étude est fortement influencée par la gestion des lacs réservoirs Seine et Aube ayant pour but de contenir les risques d'inondations à leur aval, et de soutenir les étiages estivaux (Seine Grands Lacs, Établissement Public Territorial de Bassin, 2021).



À l'échelle du contexte piscicole, l'occupation du sol est essentiellement agricole, avec 63 % de surfaces occupées par des cultures (PDPG 10, en cours). À l'échelle du département, beaucoup de ces champs sont drainés et de nombreux cours d'eaux sont rectifiés, favorisant une réponse hydrologique rapide du bassin versant, raccourcissant ainsi la durée des épisodes de crue. La ripisylve est discontinue, et la populiculture est très développée aux abords immédiats du fleuve. Des prairies de fauches et des cultures sont également présentes dans le lit majeur (Le Pichon, Gorges and Tales, 2011).

Selon le PDPG 10, le contexte est de type cyprinicole, avec comme espèce repère le brochet. Le secteur d'étude correspond à la zone B7 de la classification de Verneaux (Verneaux, 1973). Les deux masses d'eau DCE composant le tronçon sont qualifiées en « bon état », tant sur le plan chimique qu'écologique. Le PDPG classe le secteur comme « peu perturbé », avec le brochet désigné comme l'une des espèces dominantes au sein de la communauté piscicole. Plusieurs pressions vis-à-vis de l'espèce sont néanmoins identifiées, avec en particulier le contrôle des débits, et l'artificialisation du lit majeur. Aucun déversement de brochet n'est directement effectué sur le secteur d'étude. Cependant, des déversements sont réalisés sur un secteur plus à l'aval séparé par un seuil transversal infranchissable. La remontée de certains individus par le lit majeur lors des épisodes de crues est envisageable.

2.2. Communication et sensibilisation autour de l'étude

Pour assurer la réussite de cette étude et valoriser le travail auprès des pêcheurs et des partenaires, un large volet communication et sensibilisation a été mis en place. Cela s'est traduit par la mise en œuvre des actions suivantes, selon deux axes :

- Sensibilisation des pêcheurs et usagers des cours d'eau pour assurer le bon déroulement de l'étude :
 - Des panneaux, affiches et messages sur la présence de poissons marqués et la nécessité de leur remise à l'eau et de leur signalement ont été mis en place.
 - Un article dans le journal local a été publié pour expliquer l'étude et le comportement à adopter en présence de poissons marqués.
 - Des réunions d'information et des entretiens téléphonique auprès des AAPPMA locales sur le déroulement de l'étude et ses enjeux ont été organisées.
 - Un spot vidéo court (2 à 3 minutes) présentant l'étude a été réalisé et diffusé.
- Communication et valorisation des données acquises :
 - Des posts sur les réseaux sociaux ont été mis en ligne pour montrer les avancées de l'étude ainsi que des articles dans le journal local.
 - Des reportages sur des chaînes web et TV ont été tournés, le jour du marquage et au cours de l'étude.
 - Un spot vidéo long (10 à 15 minutes) présentant l'étude plus en détail avec les phases de suivis et les enjeux sera diffusé en octobre 2022.



2.3. Pêche et équipement des poissons avec les émetteurs acoustiques

Une pêche électrique non exhaustive a été effectuée, à l'aide d'un électrofishing boat, les 23, 24 et 25 septembre 2020 dans le but de capturer des brochets pour les équiper d'émetteurs acoustiques (*Lotek, MM-M-11-SO*) (*Figure 2*). La pêche a été réalisée sur l'ensemble du linéaire d'étude, en ciblant les habitats du brochet afin de capturer le maximum d'individus. Chacun des trois jours a été dédié à la pêche d'un secteur du tronçon d'étude, à savoir : aval, médian et amont. Les brochets pêchés de 50 centimètres ou plus ont été équipés d'émetteurs acoustiques. Cette taille minimale de marquage a été choisie afin que l'équipement ne dépasse pas 2% du poids total du poisson, limite maximale de poids communément admise dans la littérature n'affectant pas son comportement et ses capacités de nage (Winter, 1983). Cette taille permettait également de s'assurer de la maturité sexuelle des individus. Une fois pêché, chaque individu était mesuré, pesé, et le sexe était déterminé par observation des organes génitaux externes. Les équipements étaient ensuite implantés dans la cavité générale des individus par une intervention chirurgicale. Les brochets étaient préalablement anesthésiés dans un bac contenant un dosage d'eugénol. Les individus étaient ensuite positionnés dans un bac de réveil où leur état sanitaire était vérifié, avant d'être relâchés. Un point unique de relâche des individus était effectué pour chaque secteur de pêche. L'opération était réalisée par une personne titulaire du diplôme permettant ce type d'intervention relative à l'expérimentation animale (*Figure 3* & *Figure 4*).



Figure 2 . Capture des brochets avec l'électrofishing boat

En plus, une marque spaghetti a été implantée sur chaque individu afin qu'ils soient facilement reconnaissables par les pêcheurs, et donc relâchés en cas de capture.





Figure 3. Brochet en place sur le banc d'opération après la pose de la marque spaghetti en fin de manipulation et pendant la suture sur la photo de droite. Source photo : UFBSN

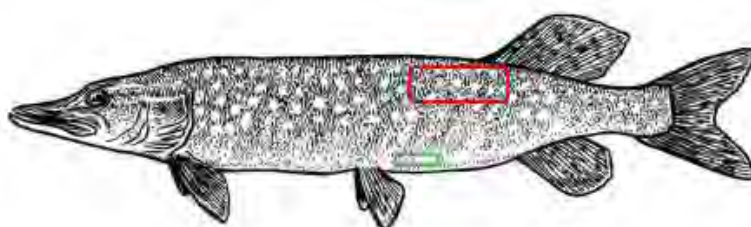


Figure 4. Localisation de la zone d'implantation de l'émetteur acoustique (encadré vert) et de la zone de prélèvement des écailles pour l'analyse scalimétrique (encadré rouge). Source dessin : Istockphoto.com

Les émetteurs acoustiques (Loteck, MM-M-11-SO) implantés mesurent 11 mm de diamètre et 42 mm de longueur, et pèsent 6.6 g. Leur fréquence sonore d'émission est 76.8 Hz. Une émission avec un code unique par émetteur de type *Code division multiple access* (CDMA) est faite toutes les 95 secondes. Cela signifie que même en cas d'émissions simultanées en un point, le récepteur aura la capacité de différencier les différents codes émis. Selon le fabricant, la batterie contenue dans ces émetteurs leur permet d'émettre sur une durée totale de minimum 235 jours. (Figure 5)



Figure 5. Emetteur Loteck utilisé pour l'étude



2.4. Prélèvement et lecture scalimétrique

Un prélèvement de 5 écailles a été effectué pour chaque individu lors de leur marquage. La zone de prélèvement se situait au-dessus de la ligne latérale, à l'avant de la nageoire dorsale (*Figure 4*).

La lecture des écailles a été réalisée par le bureau d'étude *FishPass* dans un délai de 4 mois après le prélèvement. Pour chaque individu, l'âge a été déterminé en comptant le nombre d'années vécues précédant l'hiver 2020, auquel est rajouté 0.8 an, correspondant aux mois écoulés depuis février 2020 lors du prélèvement des écailles (par exemple : 3.8).

2.5. Suivi des poissons

2.5.1. Récepteurs fixes

8 récepteurs acoustiques (*Lotek, WHS 3250L*) ont été positionnés sur le tronçon d'étude (*Figure 8*). Ils captent en continu les ondes acoustiques émises sur la fréquence sonore des émetteurs décrite précédemment. Grâce au logiciel implémenté dans sa carte mère, le récepteur identifie les codes uniques émis par les émetteurs parmi les autres bruits captés, et les conserve dans son système de stockage de données. Les bruits ne correspondant pas aux caractéristiques de ceux émis par les émetteurs, durée différente (0.7 secondes pour les émetteurs utilisés) et survenant de manière sporadique dans le temps ne sont pas identifiés comme des codes valides. Afin de fonctionner de manière continue, les récepteurs sont alimentés par quatre batteries procurant une énergie de 3.6 volts. Avec des batteries neuves, l'autonomie de l'appareil est prévue pour une durée de 168 jours. Le système se met en sécurité lorsque l'énergie délivrée par les batteries est inférieure à 3.2 volts, et arrête ainsi l'enregistrement de nouvelles données tout en conservant celles déjà acquises. La réception des ondes sonores par le récepteur est omnidirectionnelle (*Figure 6*). La détection d'une émission est donc théoriquement possible dans un certain rayon tout autour du récepteur. Les résultats obtenus en milieu lentique dans le cadre d'un travail préliminaire à cette étude ont montré que ces récepteurs peuvent avoir un champ de détection avec un rayon d'au moins 240 mètres (Cousin, 2021). Il peut être attendu que le champ de détection soit d'une amplitude similaire lorsque les conditions sont favorables en milieu lotique, mais fortement réduites lorsque celles-ci sont défavorables. Cette même étude a recensé les paramètres suivant comme étant déterminants de la bonne capacité de détection en milieu lotique : la bathymétrie ; le bruit ambiant ; la nature du substrat ; la turbidité et les matières en suspension ; le débit et la vitesse du courant ; la production de biofilm ; la température et les bulles. Il est également supposé que le champ de détection en milieu lotique soit légèrement déformé en direction de l'aval à cause l'inclinaison du système par la force du courant. Il paraît logique que cette contrainte s'accroisse en fonction de l'augmentation du débit.

Cependant, il peut être affirmé que la longueur du rayon constituant le champ de détection de chaque récepteur fixe est supérieure à la largeur du chenal à l'endroit où il se situe. Ainsi, l'objectif recherché en disposant les récepteurs fixe est de servir de « portail de détection » lors du passage d'un individu de l'amont vers l'aval et inversement, ou de renseigner de la présence



plus ou moins stationnaire d'un individu au sein de son champ de détection. En partant du postulat que chaque récepteur est capable de détecter dans un rayon de 240 mètres, et que la fréquence temporelle d'émission des émetteurs est de 95 secondes, seulement une vitesse de nage supérieure à 5 m/s et constante durant au minimum 95 secondes pourraient mener à une non-détection d'un individu effectuant un déplacement longitudinal, ce qui semble impossible selon Kreitmann, 1932 et Katopodis & Gervais, 2016.

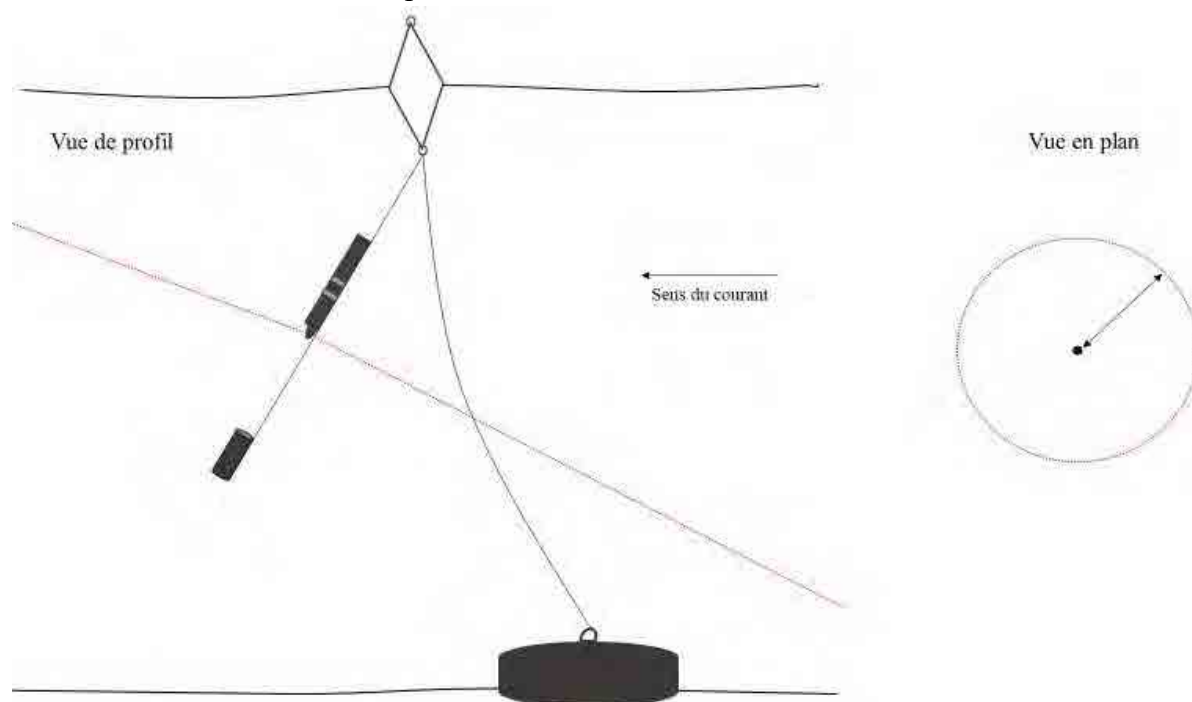
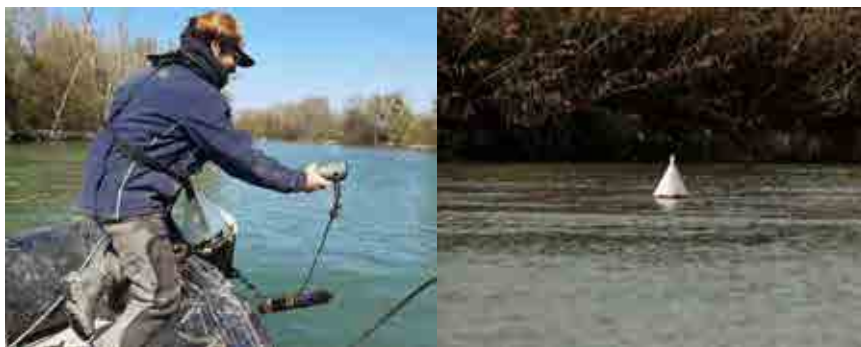


Figure 6. Dispositif de fixation des récepteurs fixes dans la colonne d'eau. Les tirets rouges sont l'emprise du champ de détection du récepteur ; sur la vue en plan, le point noir représente un récepteur fixe. Echelles non respectées.

Les récepteurs sont fixés dans la colonne d'eau via le système présenté en Figure 6. Ils sont accrochés à une bouée, elle-même accrochée par une chaîne à un ancrage de 140 à 170 kg déposé sur le fond. La zone de réception des ondes est orientée en direction du fond et est à une profondeur d'environ 1.20 mètre. Pour limiter les effets du courant des lests ont été placés à l'extrémité des récepteurs. Le dispositif a été déployé dans des endroits où la colonne d'eau est d'une hauteur supérieure à deux mètres à l'étiage. (Figure 7)

Figure 7. La photo de gauche présente le système de suivi fixe hors de l'eau et celle de droite le présente en place vu de la surface. Sources : FDAAPPMA 10 & UFBSN



Lors de chaque détection d'un individu, plusieurs informations sont enregistrées par le récepteur :

- Le code correspondant à l'individu détecté ;
- La date de détection ;
- L'heure de détection ;
- Le TOA (*time of arrival*, correspondant aux millisecondes de l'heure de détection) ;
- La puissance de détection.

La disposition spatiale des récepteurs sur la zone d'étude (*Figure 8*) a été faite de sorte que :

- Un récepteur soit positionné devant chacune des 4 annexes hydrauliques restaurées qui sont espacées par des distances curvilignes régulières (entre 3319 m et 4473 m) ;
- Deux récepteurs soient positionnés de manière consécutive sur le linéaire aux extrémités aval et amont du tronçon pour détecter l'éventuelle sortie d'un individu de la zone d'étude.
- L'écart minimal entre deux récepteurs est de 424 mètres, et l'écart maximal de 4473 mètres.

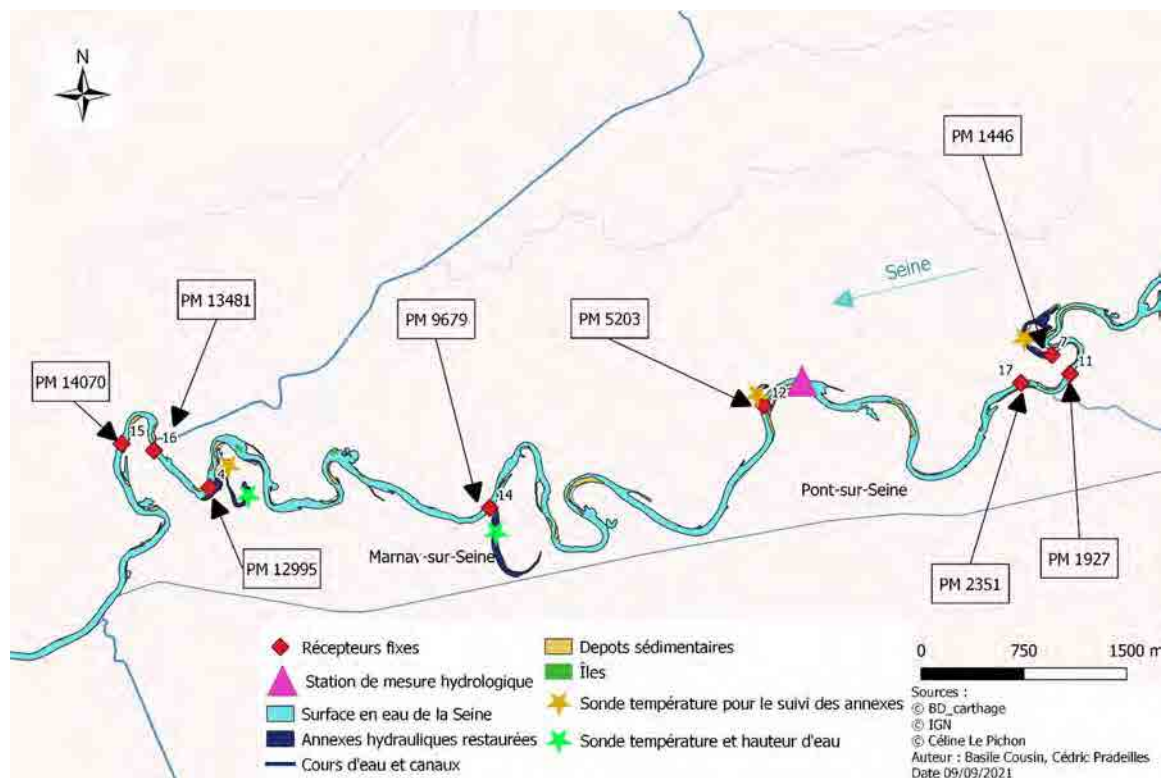


Figure 8. Carte de la zone d'étude avec la disposition du matériel. Le PM correspond au Point Métrique (voir partie 2.6.)



Les 8 récepteurs ont été mis en place sur la zone d'étude le 2 octobre 2020, et ont été retirés au début du mois de septembre 2021. Les batteries ont été changées lorsque cela était nécessaire et les données ont été déchargées chaque mois. Néanmoins, une interruption de l'enregistrement a eu lieu pour plusieurs récepteurs durant la période de crue. D'après les estimations du constructeur la durée de vie des batteries devait permettre de laisser passer la période de haute eau. Les dates d'interruption des enregistrements étant différente sur chacun des récepteurs (*Tableau 1*), laissent penser que les conditions au droit de chaque hydrophone ont joué sur la capacité des batteries. Le nombre plus important de bruits lors des crues et les températures plus froides en hivers font peut-être partie de l'explication de la perte d'autonomie en cause. De plus, un récepteur a été perdu durant l'épisode de crue hivernale, rendant impossible la consultation des données acquises par celui-ci après la dernière décharge de ses données, ainsi que l'acquisition de nouvelles données sur sa zone de détection après sa perte.

Tableau 1. Durée et de l'enregistrement et période d'arrêt pour chaque récepteur.

	Récepteur 4	Récepteur 7	Récepteur 11	Récepteur 12	Récepteur 14	Récepteur 15	Récepteur 16	Récepteur 17
Nombre de jours d'enregistrement	187	231	177	225	221	220	220	67
Période d'arrêt de l'enregistrement	du 20/01/2021 jusqu'au 09/03/2021	du 05/03/2021 jusqu'au 09/03/2021	du 10/01/2021 jusqu'au 09/03	du 27/02/2021 jusqu'au 09/03/2021	du 23/02/2021 jusqu'au 09/03/2021	du 22/02/21 jusqu'au 09/03/2021	22/02/2021 jusqu'au 09/03/2021	Perte le 08/12/2020

2.5.2. Récepteurs mobiles

En plus des récepteurs fixes, un suivi mobile a été mis en place. L'objectif de ce suivi était d'attribuer régulièrement une localisation longitudinale aux individus qui se situaient hors des champs de détection des récepteurs fixes grâce à du matériel embarqué sur un bateau.

Le matériel (*Lotek, Acoutrak*) utilisé est constitué de deux récepteurs avec un champ de détection directionnel *via* la présence de déflecteurs d'ondes sonores. Ces deux récepteurs sont reliés à un boîtier permettant de lancer et d'arrêter l'enregistrement, de stocker les données de détection sur une carte SD, et d'enregistrer le positionnement GPS de l'embarcation toutes les 8 secondes. L'alimentation du boîtier et des récepteurs se fait grâce à une batterie 12 volts.

Les deux récepteurs sont fixés de part et d'autre sur les côtés de l'embarcation (Zodiac de dimension 5 m de long par 2 m de large) à une distance de 2,40 m l'un de l'autre (*Figure 10 & Figure 9*). La tête des récepteurs (zone de réception des ondes acoustiques) est située à 1 m de profondeur. L'enregistrement directionnel est dirigé vers l'avant du bateau (*Figure 10*). Le moteur utilisé à l'arrière du bateau est un 4 temps d'une puissance de 15 chevaux. Le fabricant du matériel de télémétrie acoustique a indiqué que ce type de moteur permet de bloquer les émissions provenant de l'arrière du bateau grâce au bruit qu'il engendre, sans créer d'interférences destructives vis-à-vis des émissions provenant de l'avant du bateau.



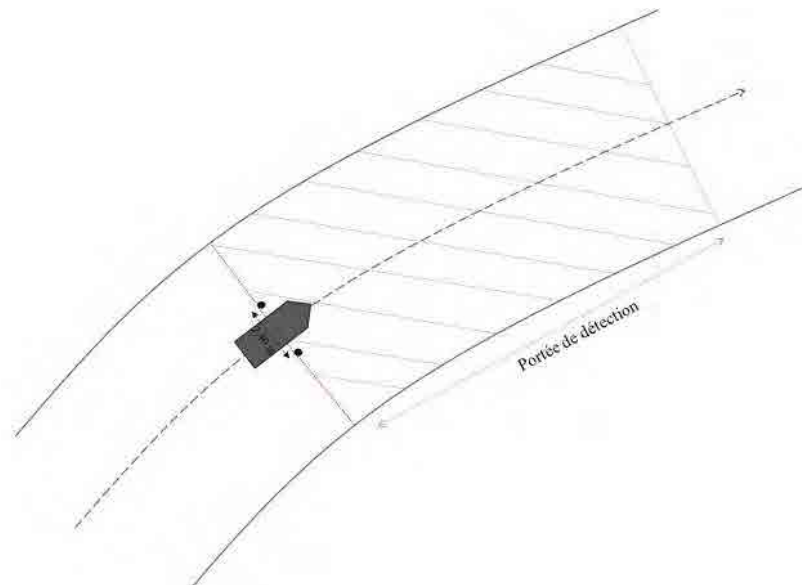


Figure 10. Vue en plan de la zone de détection couverte par le dispositif de suivi mobile. Les récepteurs sont représentés par les points noirs ; la zone de détection est hachurée en rouge. Échelles non respectées.



Figure 9. La photo de gauche montre le dispositif de suivi mobile en fonctionnement avec en fond la bouée d'un récepteur fixe, celle de droite montre le dispositif avant déploiement.

Lors de chaque détection d'un individu, plusieurs informations sont stockées sur le boîtier :

- le code correspondant à l'individu détecté ;
- la date de la détection ;
- l'heure de la détection ;
- le TOA (*time of arrival*, correspondant aux millisecondes de l'heure de détection) ;
- la puissance de détection ;
- le numéro du récepteur (gauche ou droite) correspondant à la détection.

Les positions GPS enregistrées par le boîtier permettent de raccorder chaque détection faite d'un individu au dernier point GPS enregistré.



Au total, 30 journées de suivis mobiles ont été effectuées au cours de l'ensemble de la durée de l'étude (*Figure 11*). Chaque journée permettait de couvrir la moitié du tronçon d'étude. Ainsi, les suivis ont été menés par alternance sur la partie amont et aval du tronçon, en essayant d'équilibrer le nombre de suivi pour chaque zone. Lorsque les conditions étaient favorables, la totalité du tronçon était suivie de manière hebdomadaire, ce qui a particulièrement été le cas à partir du 12 mars 2021. Aucun suivi mobile n'a pu être réalisé durant l'épisode de crue hivernale pour des raisons de sécurité, et peu ont été menées avant cela pour des raisons logistiques. La moitié amont du tronçon a été suivie 13 fois, et la moitié aval 17 fois (*Figure 11*). Ce suivi était effectué sur l'ensemble du chenal et des annexes. L'annexe de Marnay-sir-Seine n'étant pas accessible en bateau, elle a été suivie en kayak à l'aide du même matériel mais avec un seul hydrophone et en adaptant le support aux capacités de l'embarcation.



Figure 11. Répartition dans le temps des propsections mobiles. Les points oranges désignent les suivis réalisés sur la moitié aval du tronçon, et les points verts ceux sur la moitié amont.

2.6. Suivi des variables environnementales

Pour suivre les variables environnementales et comprendre leur rôle dans le comportement des brochets différentes sondes ont été utilisées toute au long de la zone d'étude. Elles ont permis de mesurer le débit, les hauteurs d'eau dans le chenal et certaines annexes, et la température.

2.6.1. Débit et Hauteur d'eau

Une station de mesure hydrologique gérée par la *DREAL Grand Est* est présente au sein de la zone d'étude au niveau de la commune de Pont-Sur-Seine (*Figure 8*) et acquière des données concernant le débit et la hauteur d'eau au droit de la station de mesure. Les données de ces deux paramètres ont été récupérées à un pas de temps horaire pour l'ensemble de la période d'étude. Les unités de mesure du débit et de la hauteur d'eau sont respectivement fournies en m³/s et en centimètre.

2.6.2. Température

Huit sondes ont été disposées sur le secteur d'étude pour enregistrer les températures, dont deux suivaient également les hauteurs d'eau. Trois sondes mesurant la température ont été disposées au sein du chenal principal. Elles étaient fixées à la chaîne du système d'attache des hydrophones fixes 4, 7 et 11 (*Figure 8*) à une profondeur d'environ 1 mètre. Les autres sondes ont été disposées dans chacune des quatre annexes restaurées. L'annexe de Bas des Pâtures était suivie par deux sondes, une mesurant la température dans l'anse la plus large et l'autre mesurant les hauteurs d'eau et la température dans le secteur ayant fait l'objet de restauration. L'annexe de Marnay était aussi suivie par une sonde température et hauteur d'eau tandis que les annexes de l'Hermitage et des dix-sept l'étaient uniquement sur le paramètre température. L'ensemble des sondes ont été mises en place le 06/11/20 et ont enregistré les variables à un pas de temps



horaire tout au long de l'étude. L'unité de mesure de la température est le °C. Pour les hauteurs d'eau, elles étaient enregistrées sous forme de pression en KPa et converti en mètre de colonne d'eau par la suite.

2.7. Traitement des données

2.7.1. Gestion des données et création des coordonnées curvilignes

L'ensemble des détections obtenues avec les deux méthodes de suivi confondues ont été regroupées au sein d'une même table de données sur *Excel* où chaque ligne correspond à une détection, avec les informations concernant leurs dates d'acquisitions et leurs localisations GPS respectives. Afin de s'assurer de la représentativité des données de détection entre individus, seules les détections enregistrées avant le 25 mai 2021 sont inscrites dans la table de données, date correspondant à la durée d'émission minimum garantie par le constructeur.

Une seconde table de données a été créée, via une requête SQL, pour synthétiser l'information, en gardant une seule ligne de donnée par jour, par individu, et par localisation. Ainsi, si l'individu a été détecté à plusieurs localisations le même jour, une ligne de donnée est conservée pour chaque nouvelle localisation afin de ne pas omettre de déplacements. Cette table de données permet de retracer l'ensemble des localisations de la totalité des individus et d'associer une date à chacune d'entre-elles.

En vue d'analyser les déplacements longitudinaux des individus, chaque localisation GPS 2D (latitude et longitude) a servi à obtenir une localisation 1D de la détection : la coordonnée curviligne (Ovidio and Philippart, 2005; Ovidio *et al.*, 2009; Capra, Pella and Ovidio, 2018). Elle correspond au **Point Métrique** (PM) de la détection sur le linéaire, en référence à un point d'origine 0 à l'extrême amont du tronçon d'étude, à la façon d'un point kilométrique. Afin de renseigner ce champ à partir des positions GPS des détections, un traitement SIG à l'aide du logiciel *QGIS* a été mis en place pour automatiser l'acquisition de cette information pour chaque détection. Ce traitement permet de rattacher chaque point GPS détecté dans la largeur du chenal, au point le plus proche sur une ligne centrale du chenal *via* l'extension *LRS* (*Figure 12*). Une fois ce rattachement effectué, le point assimilé à la position GPS de la détection permet d'en déterminer le point métrique par rapport au point de référence 0 à l'amont du tronçon, grâce à l'extension *Qchainage*. La ligne centrale du chenal est issue du référentiel hydrographique BD TOPAGE, mis à disposition par l'IGN et d'autres partenaires en 2020 (IGN, 2020).



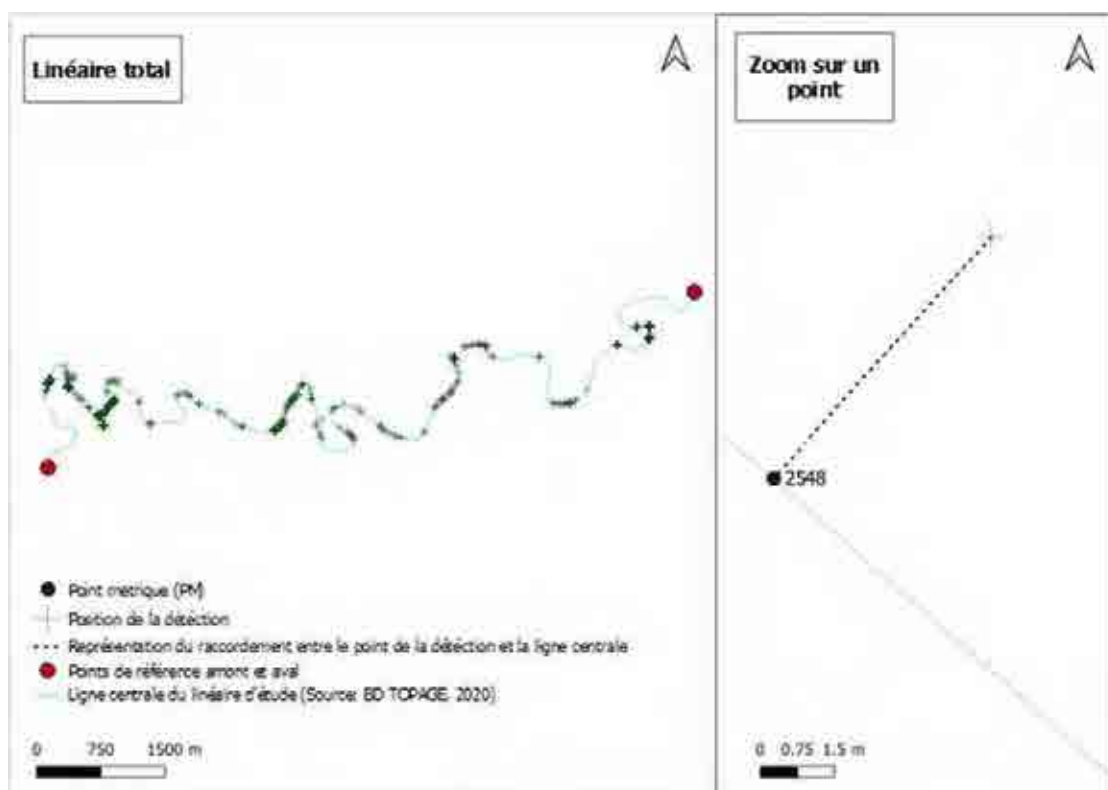


Figure 12. Traitement SIG à partir de QGIS pour déterminer le point métrique de chaque position GPS. A gauche, une vue d'ensemble du tronçon est montrée, avec les points de références amont et aval et l'ensemble des points GPS de détection sur la zone d'étude. A droite, est représenté le raccordement d'un point GPS de détection au point le plus proche de la ligne centrale du chenal, via l'extension LRS, puis le calcul du PM par rapport au point de référence amont.

2.7.2. Caractérisation générale des données

Cette partie vise à décrire la composition de l'échantillon des individus équipés et la représentativité des données acquises au cours de l'étude.

Pour chaque individu, les informations concernant son identifiant, sa taille, son poids, son âge, son sexe, le pourcentage du poids de l'émetteur vis-à-vis du poids total de l'individu, son secteur de capture, son jour de pêche et de relâche, son premier et dernier jour de détection et son nombre de total de détection sont regroupées au sein d'un même tableau récapitulatif.

Une figure a été construite, pour voir la répartition des détections de chaque individu dans le temps. Chaque ligne représente un individu, et chaque colonne une semaine ; le croisement des deux, forme une case noire lorsque l'individu est détecté ou blanche lorsqu'il ne l'est pas. Les deux dernières lignes indiquent le nombre de poissons détectés chaque semaine et le pourcentage que cela représente par rapport au nombre total d'individus marqués.

Avant de commencer les analyses portant sur l'amplitude des déplacements longitudinaux, il a été vérifié que le nombre total de détection par individu n'influait pas la Distance nette Totale (DnT) parcourue pour chaque poisson sur la durée de l'étude (DnT ; voir partie 2.6.3.) Une régression linéaire comprenant l'ensemble des individus suivis a été menée avec comme variable explicative le nombre de détection total par individu, et le DnT comme variable dépendante.



2.7.3. *Quantité, amplitude et intensité des déplacements longitudinaux selon les caractéristiques des individus*

L'objectif de cette partie est de tester si la quantité, l'amplitude et l'intensité des déplacements longitudinaux des brochets sur l'ensemble de la période de suivi diffèrent selon leurs caractéristiques individuelles.

L'investigation de la quantité, de l'amplitude et de l'intensité de leurs déplacements est basée sur le calcul de trois métriques, à savoir : DnT, HR, IE (Ovidio *et al.*, 2009, 2013; Capra, Pella and Ovidio, 2018). Leur calcul est effectué de la manière suivante :

- La **Distance nette Totale (DnT)** par individu correspond à la somme des distances nettes parcourues entre chaque détection successive à des coordonnées curvilignes différentes sur le tronçon d'étude ;
- Le **Home Range (domaine vital) longitudinal (HR)** par individu correspond à la différence nette entre la coordonnée curviligne de la détection la plus en aval et celle de la détection la plus en amont au cours de la période de suivi ;
- L'**Intensité d'Exploitation (IE)** correspond au DnT divisé par le HR. Ainsi, plus l'IE est élevé, plus l'individu a été fortement mobile au sein de son HR.

Chacune de ces métriques a été calculée pour tous les individus équipés, à l'exception du brochet n°43 qui n'a jamais été détecté, certainement en raison d'une mortalité.

Le calcul de ces trois métriques a permis de réaliser deux types d'analyses :

Dans un premier temps, le déplacement de l'ensemble des individus a été analysé sans distinguer leurs caractéristiques individuelles. Un *barplot* a été réalisé pour chaque métrique, au sein desquels est représenté le résultat pour chaque individu. Afin de représenter la proportion d'individus concernés par des résultats plus ou moins élevés pour chaque métrique, des *piecharts* ont été construits. Chaque résultat de métrique a été divisé en intervalles réguliers, à savoir, tous les 5000 m, 1000 m, et 1, respectivement pour les DnT, HR, et IE, puis le nombre d'individus concernés par chaque intervalle a été compté. Ensuite, une **Analyse en Composante Principale (ACP)** normée a été réalisée afin d'identifier d'éventuelles corrélations entre les trois métriques de déplacements, et pour obtenir une vue d'ensemble de leur influence combinée sur la répartition des individus selon les 2 premiers axes de l'ACP.

Dans un second temps, les différences de résultats au sein de ces métriques ont été évaluées selon les caractéristiques des individus suivantes : le sexe, la taille, le poids, le ratio poids:taille, l'âge, et la croissance annuelle moyenne. Pour chaque variable étudiée, les individus pour lesquels l'information était inconnue (par exemple le sexe ou l'âge) ont été exclus de l'analyse. Ainsi, il existe un nombre différent d'individu pour certaines variables.

Lorsque les variables étaient qualitatives, à savoir, le sexe, l'âge, les intervalles de tailles et de poids (découpés en intervalles réguliers), deux tests différents ont été réalisés : un test de student lorsque la variable comprenait seulement deux groupes (par exemple, le sexe), et une anova



lorsque la variable comprenait plus de deux modalités. En cas de résultats significatifs sur une anova, un test post-hoc de Tukey était réalisé pour déceler quelles modalités étaient concernées par une différence significative. Chaque test de student et anova était précédé par un test de *Shapiro-Wilk* et un Test de *Fisher* afin de s'assurer de la normalité de la distribution et de l'égalité des variances des groupes testés. L'hypothèse non-nulle de chaque test était acceptée lorsque la p-value < 0.05.

Pour les variables quantitatives, à savoir, la taille, le poids, le ratio poids:taille, et la croissance annuelle moyenne, des régressions linéaires ont été effectuées, avec la variable biologique comme variable explicative, et les résultats des métriques comme variable dépendante. Le R^2 , la p-value et le df étaient ensuite déterminés pour chaque régression linéaire effectuée.

La significativité des effets de la combinaison de plusieurs variables individuelles sur les résultats de DnT, HR, et IE a également été testée *via* une anova pour chaque métrique. Ces anova ont été réalisées en prenant en compte les effets combinés des trois variables qualitatives suivantes : classe de taille, âge et sexe. Dès lors qu'une variable n'était pas renseignée pour un individu (par exemple, l'âge ou le sexe), celui n'était pas inclus dans l'analyse. 30 individus sur les 41 ont pu être intégrés dans le test.

Chacun des tests a été réalisé à l'aide des fonctions de base du logiciel R (R Core Team, 2017), et les graphiques avec la librairie ggplot2 (Wickham, 2016).

2.7.4. *Déclencheurs environnementaux de la mobilité longitudinale*

Cette partie vise à déterminer le rôle des conditions environnementales dans le déclenchement des mouvements longitudinaux de grande ampleur des brochets.

Pour répondre à cet objectif, la notion de mouvement significatif a été exploré :

Les **Mouvements Significatifs (MS)** regroupent tous les déplacements supérieurs à deux kilomètres. Ils peuvent être effectués à l'échelle de deux localisations différentes ou plus lorsque la mobilité se poursuit entre chaque localisation successive dans un même sens (amont ou aval), et s'arrêtent lorsque l'individu n'est plus détecté à une autre localisation, ou qu'il change de sens. La limite de deux kilomètres a été déterminée en rapport avec une étude menée par Radinger et Wolter, 2014 qui considère un seuil de mouvement de 1 kilomètre comme significatif chez les *Esocidae*. Due à l'importante marge d'erreur de localisation des individus avec la technologie acoustique (Cousin, 2021), il a été décidé de doubler cette distance pour s'assurer que les mouvements sélectionnés soient significatifs ;

Parmi ces MS, deux catégories sont particulièrement intéressantes pour étudier le comportement des brochets (*Figure 13*) :

- Les **Premiers Mouvements Significatifs (PMS)** concernent le premier MS réalisé par les individus ;



-
- Le schéma illustre le mouvement d'un poisson dans un cours d'eau, représenté par un axe vertical gradué de 1 à 7 km. L'axe est étiqueté 'Points kilométriques' à l'aval et 'Durée de l'étude' à l'amont. La zone d'étude s'étend de 6 km à l'aval à 1 km à l'amont. Le mouvement est représenté par une ligne bleue en zigzag. Les points de mesure sont notés PMS (Point de Mesure Supérieur) à 6 km, MS (Point de Mesure Supérieur) à 4 km, et RE (Point de Mesure Supérieur) à 2 km. Une légende indique que la distance minimale de 2 km doit être considérée comme significative. Une flèche au-dessus du schéma indique le 'Retour à la localisation initiale'.

Le jour de mise en mouvement de l'individu pour chaque MS, PMS et RE a ensuite été déterminé. Ce jour correspond à la date médiane entre les deux détections constituant le mouvement significatif. Ce choix a été opéré pour minimiser le risque d'erreur en raison de l'impossibilité de connaître la date exacte de mise en mouvement de l'individu entre la première et la deuxième localisation constituant le mouvement. Lorsque l'écart entre les deux localisations du mouvement était supérieur à 1 mois, celui-ci n'était pas pris en compte afin de réduire les risques d'erreurs.

Dans un premier temps, le débit et la température ont respectivement été découpés en intervalles réguliers, à savoir, tous les 50 m³/s et 2°C, afin de classer chaque jour de mise en mouvement au sein de l'un de ces intervalles. Ensuite, une analyse de l'évolution du débit et des hauteurs d'eau dans les jours précédant le jour de mise en mouvement a été réalisée. De nombreuses études ont effectivement mis en avant l'importance d'investiguer la variation des variables environnementales autant que leur valeur absolue dans le déclenchement du mouvement de

certaines espèces de poissons (Ovidio *et al.*, 1998; de Magalhães Lopes *et al.*, 2018). Ainsi, la différence de débit et de température a été calculée entre le jour de mise en mouvement, et le septième et quinzième jour avant celui-ci. Ceci a permis de déterminer pour chaque jour de mise en mouvement si le débit et la température étaient dans une phase ascendante ou descendante sur ces différents pas de temps. Lorsque la variation de température était inférieure à 0.2 °C, aucune phase n'était attribuée au mouvement, dû à la marge d'erreur des sondes température. Les sondes températures ayant été mises en place plus tardivement, un nombre de mouvement plus faible a pu être classé pour ce paramètre que pour le débit.

Enfin, la médiane des variations ascendantes et descendantes de ces deux paramètres environnementaux pour chacun de ces pas de temps a été déterminée sur l'ensemble des jours de la période de suivi. Cela a permis de compter le nombre de mise en mouvement qui ont été effectués lors de variations ascendantes ou descendantes supérieures ou inférieures à la médiane. Autrement dit, cette méthode permet de comprendre si les individus se mettent en mouvement lors de fluctuations importantes ou non des deux paramètres investigués. Afin de ne pas minimiser le nombre de mouvements qui ont été initiés lors de faibles variations de température, ces derniers ont été comptés même lorsque la variation de température était inférieure 0.2 °C. Ainsi, il est possible que le nombre de mouvements compté par variation négative et positive dans cette analyse ne coïncide pas avec celui trouvé dans le découpage en phase ascendante et descendante décrit dans le paragraphe précédent.

2.7.5. Analyse de la dynamique migratoire longitudinale selon un découpage en période du suivi

L'objectif de cette partie est d'identifier une dynamique migratoire au cours des différentes périodes du suivi, au travers des trois types de mouvements définis précédemment (MS, PMS, RE) et le sens de ces déplacements. Cette partie pourrait ainsi vérifier le rôle prépondérant de la crue hivernale pour le déplacement des brochets.

La période de suivi a été découpée en trois grandes périodes (*Figure 14*) : **avant crue** ; **crue** ; **après crue**. La délimitation de la période de crue hivernale a été faite en identifiant la plus haute valeur de débit sur l'ensemble de la période de suivi, puis en intégrant la phase ascendante et descendante des débits liés à ce pic de crue. Ces phases sont définies comme étant une période de hausse ou de diminution journalière constante du débit, au sein de laquelle une inversion temporaire de l'évolution du débit (par exemple : positive en négative) peut être acceptée lorsque celle-ci est d'une amplitude plus faible que les deux phases d'évolution constante l'encadrant. Dans cette étude, une exception à cette règle a été faite afin d'intégrer une phase de montée des eaux se produisant après la décrue principale à la fin du mois de mars. La période de suivi « avant_crue » s'étend alors du début de la période de suivi jusqu'au début de la période « crue » ; et la période « apres_crue » s'étend de la fin de la période « crue » jusqu'à la fin de la période de suivi. Afin de repréciser l'information, un zoom sur la période « avant_crue » a été réalisé en la découpant en deux phases avec un nombre de jour égal, respectivement nommées « **Phase 1** » et « **Phase 2** ». La période « crue » a également été découpée en trois sous-périodes nommées « **pic_1** » ; « **pic_2** » ; « **pic_3** » délimitées par trois pics de débits



différents accompagnés de leur phase ascendante et descendante respectives. La période « apres_crue » n'a pas fait l'objet d'un découpage en sous-période en raison de sa courte durée. Chaque période a ensuite été caractérisée avec les indicateurs suivants :

- Sa date de début et de fin ;
- **Q_{moy}** et **T_{moy}** qui correspondent respectivement au débit et à la température moyenne au cours de la période ;
- **Q_{min}** et **T_{min}** qui correspondent respectivement au débit et à la température minimum au cours de la période ;
- **Q_{max}** et **T_{max}** qui correspondent respectivement au débit et à la température maximum au cours de la période ;
- **Qd1p**, **Td1p** qui correspondent respectivement à l'augmentation maximale du débit et de la température en 1 jour ;
- **Td7p**, et **Qd7p** qui correspondent respectivement à l'augmentation maximale du débit et de la température observée en 7 jours ;
- **Qd1n**, **Td1n**, **Td7n**, **Qd7n** qui correspondent respectivement aux mêmes indicateurs que Qd1p, Td1p, Td7p, Qd7p mais pour des variations négatives de la température et du débit.

Au sein de chaque phase décrite ci-dessus, le nombre d'**Individus** ayant effectué un **Mouvement Significatif (IMS)**, un **PMS (IPMS)**, et un **RE (IRE)** était compté. Afin de compatibiliser un déplacement au sein d'une période, il est nécessaire que la totalité du déplacement ait été effectuée au sein de cette même période, de son départ à son arrivée. Les déplacements ayant pour emprise temporelle tout ou partie de deux périodes de suivi ou plus sont exclus de cette analyse.

Le sens des déplacements a été investigué pour les périodes « avant_crue », « crue », « apres_crue » en comptabilisant pour chacune d'entre elles le nombre de mouvements significatifs de l'ensemble des individus vers l'amont ou l'aval. Une deuxième analyse a été effectuée en attribuant un sens de déplacement par individu en mouvement sur une période. Le sens de déplacement est attribué selon la position amont ou aval la plus lointaine enregistrée vis-à-vis de la position initiale du poisson au début de la période.



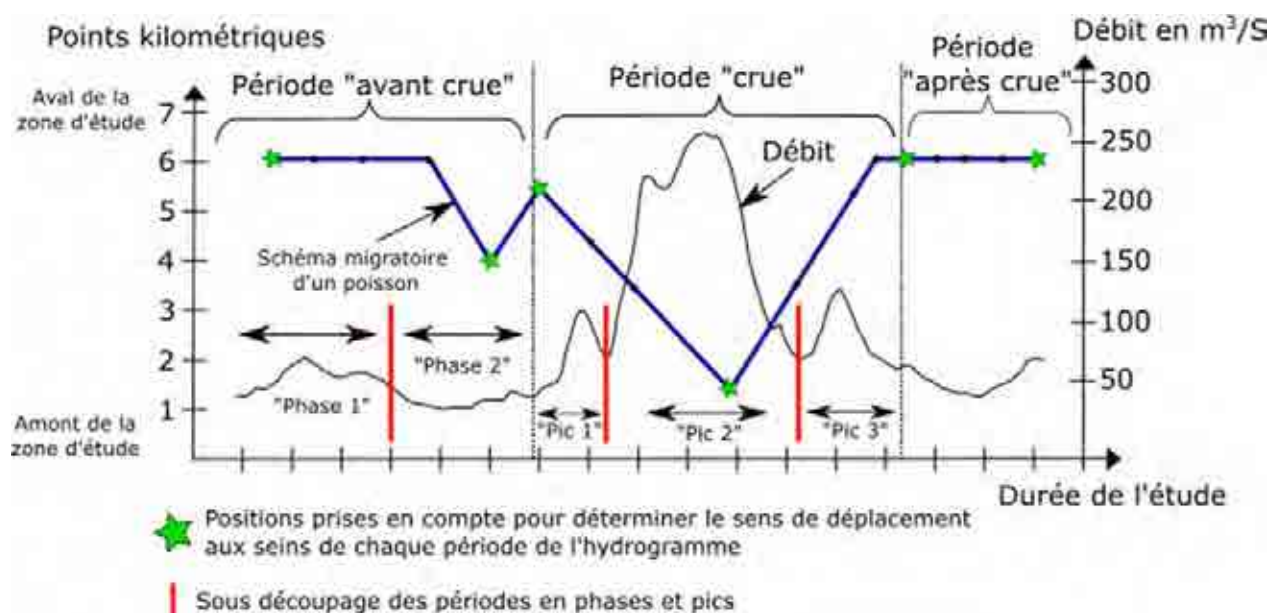


Figure 14. Schéma explicatif du découpage de l'hydrogramme pour analyser l'influence des débits sur les mouvements des brochets

2.7.6. Détermination des typologies de dynamiques migratoires

Afin de déterminer des typologies de dynamiques migratoires et de regrouper les individus au sein de ces dernières, une table de données a été créée. Celle-ci comporte une ligne par individu ayant eu au moins un mouvement significatif, caractérisé selon les 6 champs suivants :

- **IPMS_période** qui désigne la période à laquelle l'individu a réalisé son PMS, avec comme modalités « avant_crue », « crue », « apres_crue » ;
- **IRE_période** qui désigne la période à laquelle l'individu a réalisé son RE, avec comme modalités « avant_crue », « crue », « apres_crue », « non » ;
- **MS_amplitude** qui désigne la période à laquelle l'individu a réalisé la plus grande DnT, avec comme modalités « avant_crue », « crue », « apres_crue » ;
- **MS_nombre** qui désigne la période à laquelle l'individu a réalisé le plus grand nombre de MS, avec comme modalités « avant_crue », « crue », « apres_crue » ;
- **i_stay** qui indique si l'individu se trouvait dans le même périmètre de 2 kilomètres lorsque la période de suivi a débuté et s'est terminée, avec les modalités « oui » et « non » ;
- **n_ms** qui indique le nombre de mouvements significatifs réalisés par l'individu sur l'ensemble de la période de suivi, avec les modalités « 1 », « 2 », « >2 ».

A partir de ce tableau de données, une Analyse en Composante Multiple a été réalisée (ACM), avec les identifiants (IDs) comme individus, et les champs ci-dessus comme les variables qualitatives. Deux graphiques représentant respectivement le positionnement des individus et



les variables qualitatives sur les deux premiers axes de l'ACM ont été créés. Un tableau a ensuite été conçu, récapitulant les contributions de chaque modalité de variable qualitative dans la constitution des axes de l'ACM.

Par la suite, une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) avec la méthode d'agrégation de *Ward* a été réalisée afin de regrouper les individus selon leurs similarités issues de l'ACM. Un degré de séparation en trois *clusters* a été jugé pertinent pour identifier trois typologies distinctes de dynamiques migratoires des individus. Quelques rares individus considérés comme *outliers* ont été exclus de la classification afin de ne pas nuire à cette dernière. Une représentation a ensuite été effectuée en ajoutant le groupe des individus qui n'ont pas réalisé de mouvement significatif et qui étaient par conséquent non inclus dans l'ACM comme quatrième *cluster*. Sur cette même représentation, un graphique a été créé pour chaque individu appartenant à l'un de ces clusters avec ses différentes coordonnées curvilignes (axe des ordonnées) au cours de la période de suivi. En plus, sur chacun de ces graphiques, la courbe des débits moyens journaliers tout au long de la période d'étude a été tracée afin d'illustrer la mise en mouvement des individus en relation avec l'hydrologie. L'ACM et la CAH ont été réalisées sur *R* avec le package *FactoMineR* (Lê, Josse and Husson, 2008).

2.7.7. *Caractéristiques des individus composant les quatre groupes de typologies de dynamiques migratoires*

Ce travail a consisté à décrire la proportion d'individus avec certaines caractéristiques biologiques au sein des quatre typologies de dynamiques migratoires définies précédemment. Quatre variables ont été étudiées, à savoir : le sexe, la taille, le poids et l'âge. La variable sexe a pour modalité : « Femelle », « Mâle », et « Na » pour les individus non identifiés. Pour ce qui est de la taille et du poids, les individus ont été triés par intervalles réguliers de la même manière que dans les parties précédentes. Enfin, les classes d'âge sont les mêmes que précédemment, avec l'ajout de la modalité « écailles régénérées » pour rendre compte du nombre d'individu dont l'âge n'a pas pu être déterminé.

La proportion d'individus par caractéristique biologique pour chaque groupe a été représentée avec des *piecharts*.

2.7.8. *Analyse du succès de la reproduction au niveau de la frayère « des îles »*

Parmi les quatre annexes restaurées par la fédération de pêche, seule l'annexe des « îles » possède une topographie favorable à la reproduction des brochets. Elle se compose d'une zone en eau permanente et d'un plateau recouvert de carex qui se met en eau au débit plein bord ($\approx 100\text{m}^3/\text{s}$). C'est pourquoi, tous les efforts d'analyse de la période de reproduction se sont portés sur cette dernière. Les autres annexes, possèdent uniquement des zones en eau permanentes répondant davantage à la fonction de refuge ou de zone de repos.

Pour analyser le succès de la reproduction, une recherche bibliographique a été entreprise pour connaître les exigences du brochet au cours de sa reproduction. D'après l'ouvrage « Les poissons d'eau douce de France » (Keith *et al.*, 2020), les brochets fraient dans des profondeurs



oscillant entre 0.30 m et 1 m lorsque les températures sont comprises entre 6 et 12 °C. La période de ponte s'étale sur 2 à 5 jours par femelle et a lieu généralement entre les mois de février et d'avril, en région septentrionale. Une fois les œufs fécondés, il est nécessaire d'observer une période de 250 degrés jours pour que les larves de brochets deviennent mobiles. Grâce à la sonde température et hauteur d'eau mis en place dans l'annexe des îles, les données de température et de fluctuation des hauteurs d'eau on put être récoltées et comparées à la bibliographie.

Les températures ont été étudiées sous forme de moyenne journalière. La mise en forme des données de hauteur d'eau a nécessité une démarche calculatoire un peu plus complexe pour transformer les pressions enregistrées en unité métrique. La pression au sein de la colonne d'eau est directement influencée par les variations de pressions atmosphériques. De ce fait, pour une même hauteur d'eau la pression de la colonne d'eau peut légèrement changer au cours du temps. Le dispositif mis en place ne permettant pas de suivre l'évolution de la pression atmosphérique, les données utilisées dans l'analyse sont issues d'une moyenne de deux démarches calculatoires différentes pour limiter les biais. D'un côté, les hauteurs d'eau ont été calculées via le modèle « *assistant de compensation barométrique* » développé sur le logiciel d'exploitation « *HOBOWare* » du constructeur des sondes pressions et de l'autre via une droite de régression issue de mesures ponctuelles des hauteurs d'eau au droit de la sonde. Un coefficient de corrélation de Pearson a été calculé entre les deux jeux de données pour vérifier la fiabilité des *data* utilisées. Pour ne pas privilégier un mode de calcul par rapport à l'autre, ce sont les valeurs moyennes des deux méthodes qui ont été utilisées comme référence dans l'analyse. Comme pour la température, les données de hauteur d'eau ont été exploitées sous forme de moyennes journalières.

Pour analyser le succès de la reproduction, les conditions environnementales enregistrées sur la sonde ont été comparées aux informations trouvées dans la bibliographie. Les journées où la température moyenne de l'eau était comprise entre 6 et 12 °C pendant au moins deux jours consécutifs ont été considérées comme favorable à la reproduction et comptabilisées. Pour chacune de ces journées, la fluctuation des niveaux d'eau au cours des 250 degrés jours nécessaires à la mobilité des larves a été investiguée afin de vérifier que les surfaces de ponte soient bien restées en eau. Pour chaque journée de ponte, le niveau d'eau le plus bas au cours du temps de développement des alevins a été localisé et comparé aux hauteurs d'eau le jour de la ponte. Pour tenir compte de la variabilité des profondeurs de ponte, il a été estimé qu'elles étaient réparties de manière homogène sur le substrat se trouvant entre 0.3 et 1 m de profondeur le jour de la ponte. Ainsi, un pourcentage de réussite de la ponte a pu être calculé pour chaque journée en fonction de l'exondation des œufs sur les 70 cm de colonne de d'eau favorable à la reproduction (entre 0.3 et 1m). Par exemple, si la fluctuation des niveaux d'eau était inférieure à 0.3 m pendant les 250 degrés jours, le succès attribué à la réussite de la ponte est de 100 %. A l'inverse, si le niveau d'eau a fluctué de plus de 1 m le succès attribué à la ponte est de 0 %. A la suite de ces calculs, le succès de chaque jour de ponte a été comparé chronologiquement aux évolutions des conditions environnementales et aux observations de terrain. Pour compléter l'analyse, la distribution des journées favorables à la ponte et leur succès a été analysé suivant 4 grandes classes de débit :



- Débit inférieur au module interannuel ($76.7 \text{ m}^3/\text{S}$)
- Débit compris entre le module interannuel et le débit plein bord au niveau de la frayère (76.7 et $100 \text{ m}^3/\text{S}$)
- Débit compris entre le débit plein bord et le débit de d'occurrence 2 ans Q2 (100 et $210 \text{ m}^3/\text{S}$)
- Débit supérieur au débit Q2 ($210 \text{ m}^3/\text{S}$)



3. Résultats

3.1. Caractérisation générale des données

Au total, 42 brochets ont été pêchés puis équipés d'émetteurs acoustiques. La taille des individus est comprise entre 49 et 104 centimètres, pour un poids compris entre 745 g et 7302 g ([Tableau 2](#)). Les individus mesurent en moyenne 65.5 cm, et pèsent 1.9 kg ([Tableau 2](#)). L'âge des individus marqués est compris entre 1.8 ans et 5.8 ans, avec 1 individu de 1.8 ans, 6 individus de 2.8 ans, 18 individus de 3.8 ans, 5 individus de 4.8 ans, 7 individus de 5.8 ans, et 4 individus dont les écailles étaient régénérées et dont l'âge n'a pas pu être estimé ([Tableau 2](#)). L'échantillon est composé de 19 femelles, 17 mâles, et le sexe n'a pas pu être déterminé pour 6 brochets ([Tableau 2](#)). Le poids des émetteurs n'a jamais représenté plus de 2% du poids total d'un individu, avec un pourcentage maximal de 0.89 % pour le plus petit des individus marqués ([Tableau 2](#)). 8 individus ont été capturés et marqués sur la zone amont, 16 sur la zone médiane, et 18 sur la zone aval ([Tableau 2](#)). 27 individus ont été détectés à une date ultérieure à la période de fin d'émission garantie constructeur, autrement dit, au moins 27 individus ont émis sur l'ensemble de la période sur laquelle sont basées les analyses. Le nombre de détection par individu est compris entre 17 et 55 944, montrant une forte hétérogénéité inter-individuelle ([Tableau 2](#)).

Sur l'ensemble de la période de suivi, le pourcentage moyen d'individu détecté par semaine était de 43%, avec un pourcentage minimal de 5% et maximal de 74% ([Tableau 3](#)). Le nombre d'individus détectés lors des premières semaines avant l'épisode de crue était important, avec une moyenne de 52% d'individus détectés par semaine ([Tableau 3](#)). Cette proportion a considérablement baissé durant l'épisode de crue et jusqu'au changement des batteries la semaine du 5 mars 2021, avec une moyenne d'individus détectés par semaine de seulement 15% ([Tableau 3](#)). À partir du changement des batteries et jusqu'à la fin de la période de suivi, le pourcentage d'individus détectés par semaine était de nouveau important, avec une moyenne de 47% ([Tableau 3](#)). Ainsi, chaque semaine de suivi a permis de détecter au minimum 2 individus. Chaque individu a été détecté en moyenne 14 semaines sur les 34 semaines de suivis. Le plus grand nombre de semaine de détection pour un individu est de 30 semaines, avec notamment 17 semaines de détections consécutives. Le plus petit nombre de semaines de détection pour un individu est de 4 semaines, avec au maximum 2 semaines de détections successives, relatant de l'hétérogénéité entre chaque individu dans leur couverture sur la période de suivi.

Enfin, d'après le modèle linéaire, il n'existe pas de relation significative entre le nombre total de détection par individu et le DnT, avec un faible R^2 de 0.05, une p -value >0.05 et un df de 40 sur les 41 individus composant l'échantillon ([Figure 15](#)). Cela est notamment dû à une forte variance du DnT chez les individus ayant été détectés un faible nombre de fois.



Tableau 2. Caractéristiques biologiques, secteur de pêche, étendue de la période de détection et nombre de détection pour chaque individu équipé d'un émetteur.

ID	Longueur totale (cm)	Poids (g)	Age (années)	Sexe	Poids émetteur : poids individu (%)	Secteur de capture/relâche	Jour de relâche	Premier jour de détection	Dernier jour de détection	Nombre de détection
11	550	1105	2.8	F	0.60	median	24/09/2020	06/10/2020	04/06/2021	49
13	645	1981	4.8	F	0.33	amont	25/09/2020	04/10/2020	04/08/2021	18707
14	645	2097	3.8	M	0.31	amont	25/09/2020	02/10/2020	24/01/2021	3649
15	700	2165	2.8	F	0.30	amont	25/09/2020	02/10/2020	09/05/2021	1805
16	725	2792	3.8	F	0.24	amont	25/09/2020	03/10/2020	11/07/2021	364
17	1040	7302	écailles régénérées	F	0.09	amont	25/09/2020	04/11/2020	20/05/2021	44
19	625	1520	2.8	F	0.43	median	24/09/2020	02/10/2020	15/06/2021	815
20	725	2310	écailles régénérées	F	0.29	median	24/09/2020	03/10/2020	04/08/2021	11231
21	585	1130	5.8	M	0.58	median	24/09/2020	02/10/2020	16/07/2021	1190
22	655	1730	5.8	M	0.38	median	24/09/2020	08/10/2020	25/04/2021	429
23	600	1301	écailles régénérées	F	0.51	amont	25/09/2020	07/10/2020	15/01/2021	14331
24	755	2899	4.8	F	0.23	amont	25/09/2020	09/10/2020	04/08/2021	838
25	490	745	1.8	NA	0.89	median	24/09/2020	03/10/2020	15/06/2021	384
26	670	1880	3.8	F	0.35	median	24/09/2020	02/10/2020	25/07/2021	5175
27	565	1088	3.8	M	0.61	median	24/09/2020	03/10/2020	28/05/2021	1911
28	515	935	2.8	NA	0.71	median	24/09/2020	03/10/2020	21/05/2021	17
29	560	1050	3.8	M	0.63	median	24/09/2020	02/12/2020	15/01/2021	732
30	660	1770	5.8	M	0.37	amont	25/09/2020	05/10/2020	28/05/2021	605
31	675	2090	3.8	F	0.32	median	24/09/2020	02/10/2020	01/08/2021	6940
32	700	2190	2.8	F	0.30	median	24/09/2020	07/10/2020	17/06/2021	111
33	550	990	écailles régénérées	F	0.67	median	24/09/2020	30/10/2020	23/06/2021	23
34	585	1320	4.8	M	0.50	median	24/09/2020	07/10/2020	12/03/2021	734
35	605	1520	3.8	F	0.43	median	24/09/2020	04/10/2020	05/05/2021	297
36	965	6350	5.8	F	0.10	median	24/09/2020	26/10/2020	24/07/2021	647
37	710	2520	3.8	F	0.26	median	24/09/2020	03/10/2020	17/07/2021	6251
38	610	1400	3.8	F	0.47	median	24/09/2020	03/10/2020	28/06/2021	452
39	605	1480	3.8	M	0.45	aval	23/09/2020	14/10/2020	09/01/2021	4534
40	560	990	2.8	NA	0.67	aval	23/09/2020	02/10/2020	15/06/2021	2641
41	655	1760	3.8	M	0.38	aval	23/09/2020	02/10/2020	06/06/2021	3526
42	650	2030	3.8	M	0.33	aval	23/09/2020	02/10/2020	25/07/2021	833
43	610	1570	3.8	M	0.42	aval	23/09/2020			0
44	620	1700	3.8	M	0.39	aval	24/09/2020	08/10/2020	31/07/2021	7608
45	695	2190	5.8	M	0.30	aval	24/09/2020	09/10/2020	22/04/2021	205
46	530	999	3.8	M	0.66	aval	23/09/2020	08/10/2020	25/05/2021	506
47	580	1260	3.8	M	0.52	aval	23/09/2020	03/10/2020	01/06/2021	10259
48	740	2425	4.8	F	0.27	aval	23/09/2020	02/10/2020	12/01/2021	1114
49	635	1265	5.8	M	0.52	aval	23/09/2020	08/10/2020	24/03/2021	7021
50	615	1630	5.8	NA	0.40	aval	23/09/2020	03/11/2020	03/08/2021	21951
51	700	2260	5.8	NA	0.29	aval	23/09/2020	02/12/2020	23/06/2021	21
52	585	1375	3.8	NA	0.48	aval	23/09/2020	02/10/2020	05/05/2021	15180
53	615	1650	4.8	M	0.40	aval	23/09/2020	13/10/2020	30/06/2021	14607
54	575	1280	3.8	F	0.52	aval	23/09/2020	03/10/2021	01/08/2021	55944
Tot										223681



Tableau 3. Détection de chaque individu par semaine sur la période d'émission des émetteurs garantie par le constructeur. Les cases noires sont remplies lorsque l'individu a été détecté au moins une fois pendant la semaine, les cases rouges montrent la période de non-enregistrement de certains récepteurs.

ID	oct					nov				dec				janv					fevr				mars				avr					mai			
	02	09	16	23	30	06	13	20	17	04	11	18	25	01	08	15	22	29	05	12	19	26	05	12	19	26	02	09	16	23	30	07	14	21	
11																																			
13																																			
14																																			
15																																			
16																																			
17																																			
19																																			
20																																			
21																																			
22																																			
23																																			
24																																			
25																																			
26																																			
27																																			
28																																			
29																																			
30																																			
31																																			
32																																			
33																																			
34																																			
35																																			
36																																			
37																																			
38																																			
39																																			
40																																			
41																																			
42																																			
44																																			
45																																			
46																																			
47																																			
48																																			



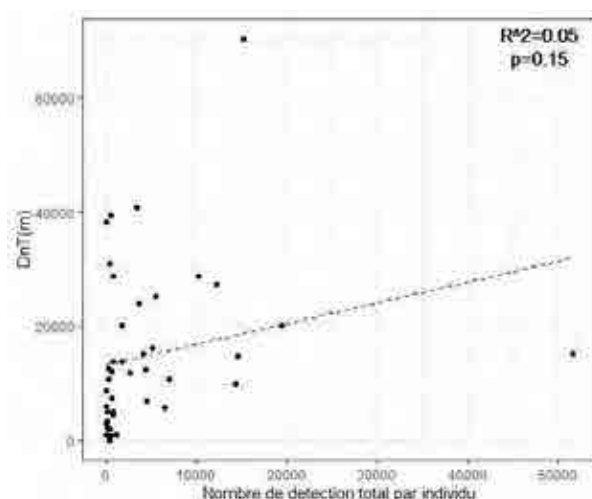


Figure 15. Régression linéaire entre le DnT (Distance Nette Totale parcourue) et le nombre total de détection par individu.

3.2. Quantité, amplitude et intensité des déplacements longitudinaux selon les caractéristiques individuelles

3.2.1. Ensemble des individus

Il existe une grande hétérogénéité inter-individuelle dans les résultats de chaque métrique calculée (Figure 16).

Sur l'ensemble des individus, les DnT sont compris entre 0 et 70 222 mètres, avec une valeur médiane s'élevant à 11 927 mètres (Figure 16). 11 individus, soit 27% ont parcouru moins de 5 000 mètres, ce qui signifie que 73% des brochets ont parcouru une distance supérieure à cette valeur (Figure 17). 25 individus, soit 37 % des brochets équipés ont parcouru une distance comprise entre 10 000 mètres 25 000 mètres, et 9 individus, soit 22 % des brochets marqués ont parcouru une distance cumulée supérieure à 25 000 mètres (Figure 17).

Sur l'ensemble des individus, les HR sont compris entre 0 et 12 590 mètres, correspondant à la totalité de l'emprise de la zone d'étude (Figure 16). La valeur médiane des HR s'élève à 4 245 mètres. 8 individus, soit 20 % des brochets ont un domaine vital inférieur à 1 000 mètres (Figure 16). 21 individus, soit 51 % des brochets marqués ont un HR compris entre 1 000 et 5 000 mètres (Figure 17). Enfin, 12 individus, soit 29 % des sujets ont un HR supérieur à 5 000 mètres (Figure 17). Dans la majorité des cas, les brochets ayant de grands HR ont un DnT important, mais ceci n'est pas valable pour tous les individus.

Les IE des individus sont compris entre 0 et 8.94, avec une valeur médiane s'élevant à 3 (Figure 16), correspondant en termes de distance cumulée pour cet individu, à avoir parcouru 3 fois son HR. 9 individus, soit 22 % des brochets marqués ont un IE compris entre 0 et 2 (Figure 17). Une majorité d'individus marqués, représentant 56 % d'entre eux, ont un IE compris entre 2 et 4 (Figure 17). Le reste des individus, soit 22% des brochets marqués ont un IE élevé, supérieur à 4 (Figure 17). Parmi les individus ayant de forts IE, il ne semble pas que ce soient uniquement les individus avec un fort DnT et un faible HR qui soient représentés (Figure 16). Des individus



avec un fort HR, comme l'individu 52 qui a parcouru l'ensemble de la zone d'étude, ont également un DnT fort, résultant en un IE important (*Figure 16*). A l'inverse, l'individu 25 qui a un petit HR, a un IE faible en raison d'un DnT très faible lui aussi (*Figure 16*).

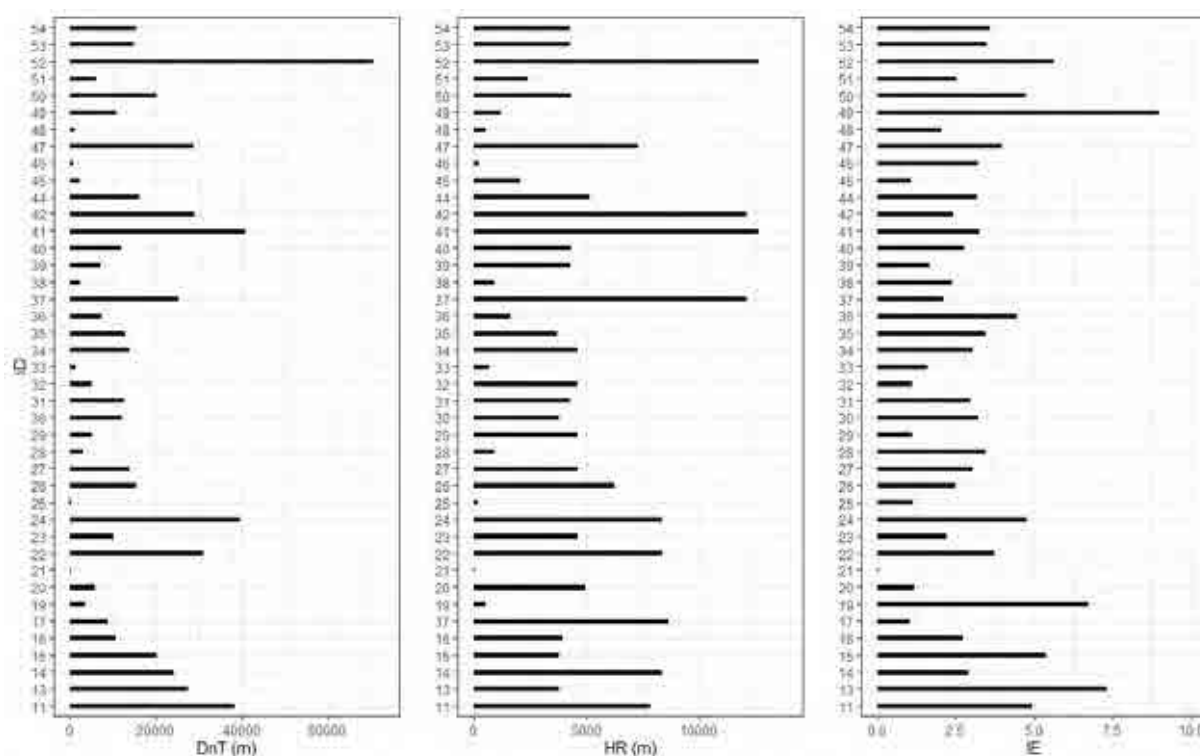


Figure 16. Résultat de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) pour chaque individu suivi.

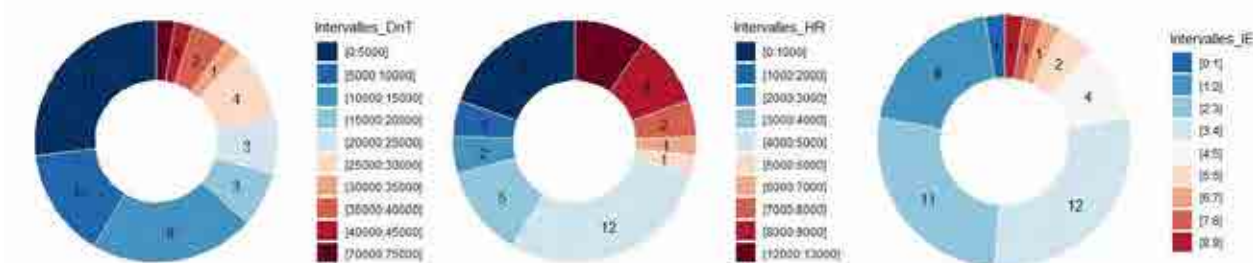


Figure 17. Piechart représentant les proportions d'individus concernés par chaque intervalle de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR)

Les résultats de l'ACP (*Figure 18*) montrent qu'il semble exister une relation positive entre le DnT et le HR, qui se situe dans la même direction sur l'axe 1 qui explique 63.83 % de la répartition des variables et des individus sur le graphique. L'IE, contribuant majoritairement à l'axe 2 (*Figure 18*) ne semble pas être corrélé aux métriques DnT et HR, venant confirmer ce qui a été observé précédemment. La répartition des individus sur les deux premiers axes de l'ACP illustre l'hétérogénéité des résultats des trois métriques entre les individus (*Figure 18*). Ainsi, la répartition des individus dans cette ACP ne semble révéler aucun regroupement d'individus.



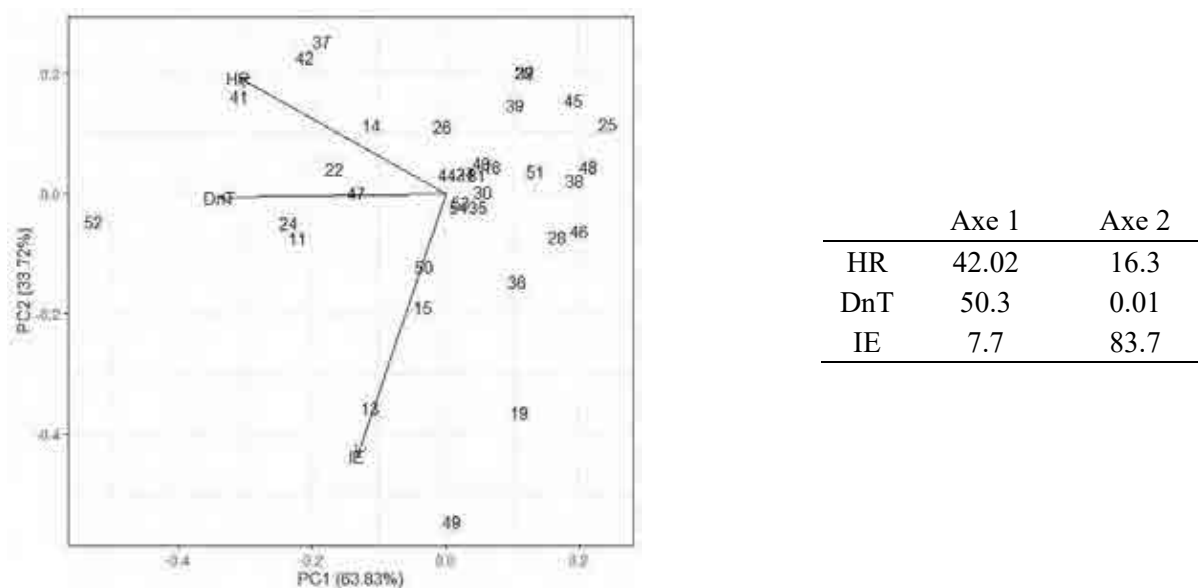


Figure 18. Biplot de l'ACP concernant les résultats des métriques DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) pour chaque individu, accompagné du tableau comprenant les contributions de chaque variable dans la constitution des deux premiers axes de l'ACP.

3.2.2. Sexe

Aucune différence significative n'est trouvée entre mâles et femelles dans les résultats des trois métriques DnT, HR et IE, avec respectivement une *p-value* de 0.85, 0.53, et 0.68 (Figure 19). La plus grande valeur de DnT chez les mâles est légèrement plus élevée que celle chez les femelles (Figure 19). Chez les mâles comme chez les femelles, des individus ont parcouru la totalité de la zone d'étude, correspondant à la valeur maximale de HR. L'IE maximale a été réalisée par un mâle, mais les 6 valeurs suivantes d'IE les plus élevées ont été établies par des femelles.

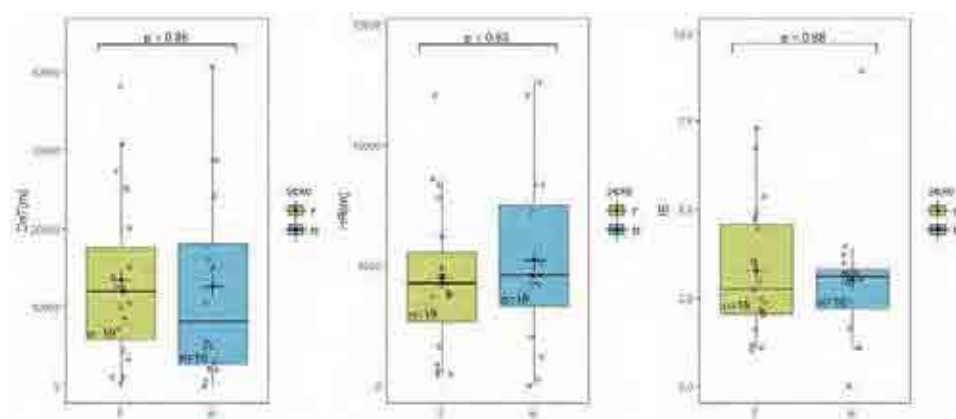


Figure 19. Boxplot des résultats de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) selon le sexe des individus, accompagné de la *p-value* issue du t-test réalisé entre les deux groupes pour chaque métrique.



3.2.3. Age

Chaque anova réalisée par métrique entre les différentes classes d'âge ne révèle aucune différence significative dans les résultats des DnT, HR et IE, avec respectivement une *p-value* s'élevant à 0.91, 0.15, et 0.23 (*Figure 20*). Néanmoins, une légère tendance à la hausse des résultats de DnT avec l'augmentation de l'âge est observable si la classe 5.8 est exclue (*Figure 20*). Aucune tendance n'est identifiable pour les HR et les IE, avec notamment une forte homogénéité des résultats d'IE pour les différentes classes d'âges (*Figure 20*).

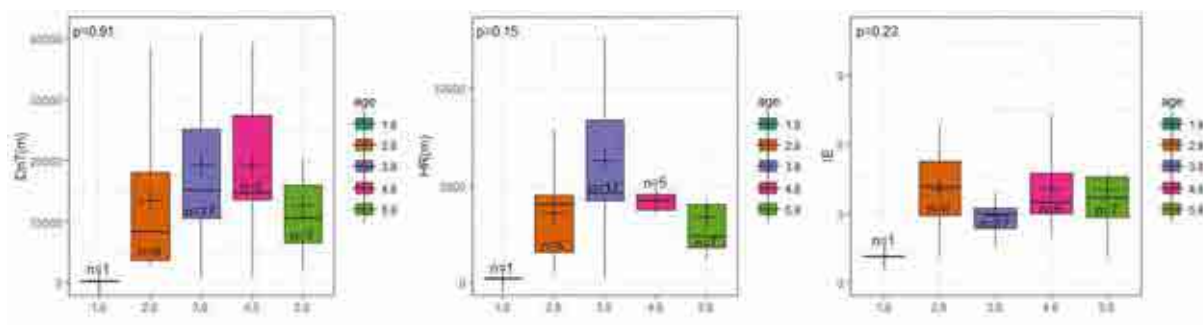


Figure 20. Boxplot des résultats de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) selon les classes d'âge des individus, accompagné de la *p-value* issue des anova réalisées entre chaque groupe pour chaque métrique.

3.2.4. Taille et poids

Les régressions linéaires réalisées entre les résultats de DnT, HR, IE et la taille, le poids, le ratio poids:taille de chaque individu ne montrent aucune relation significative, avec des R^2 très faibles, aucune *p-value* < 0.05 , et des valeurs de *df* importantes comparées au nombre d'individus composant l'échantillon (*Figure 21*). Une légère tendance à la hausse est néanmoins visible pour les résultats de HR lors de l'augmentation de la taille, du poids et du ratio poids:taille des individus (*Figure 21*).



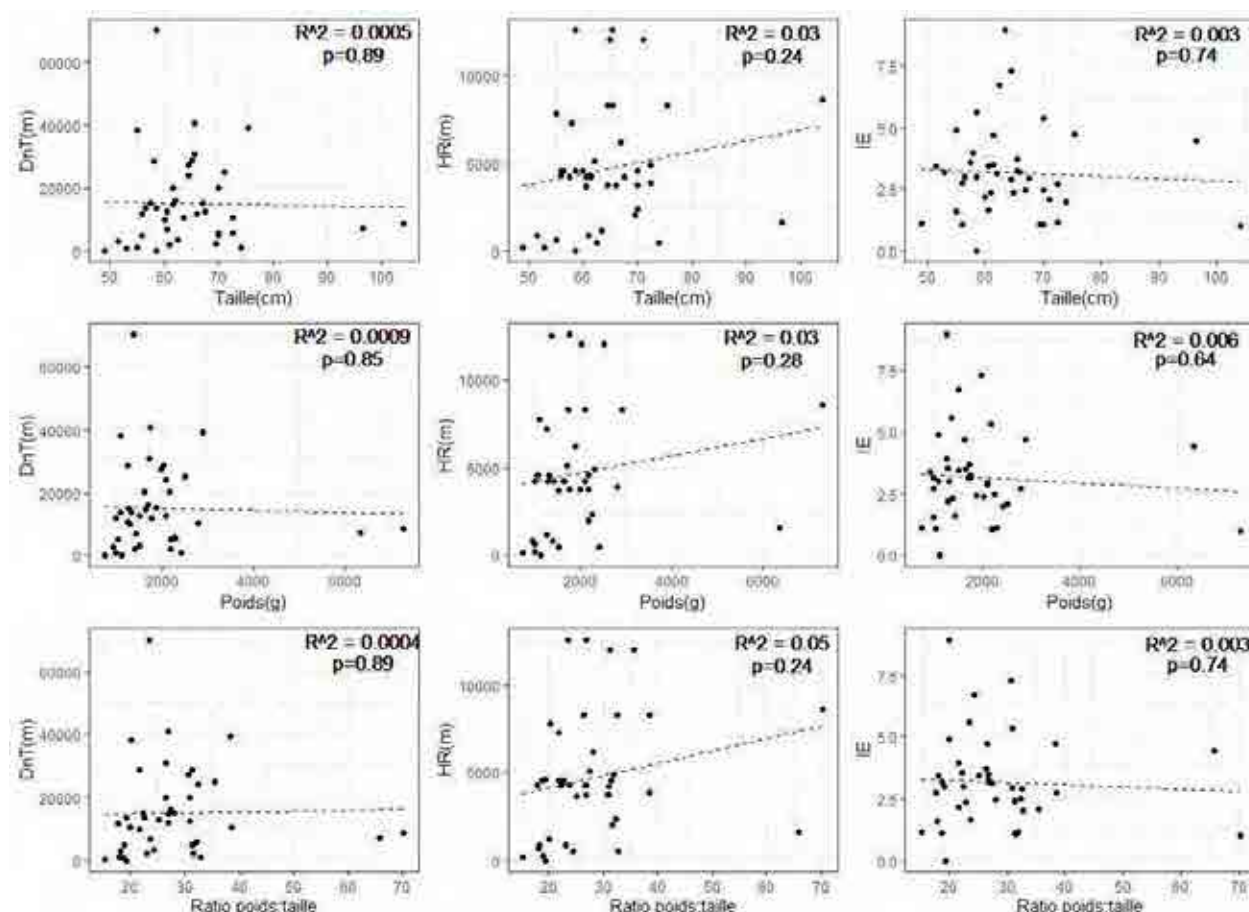


Figure 21. Régressions linéaires réalisées respectivement entre les résultats de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) et la taille, le poids, et le ratio poids:taille des individus.

Chaque anova réalisée entre les différentes classes de taille pour les résultats de DnT, HR et IE ne montre aucun résultat significatif, avec respectivement une *p-value* de 0.9, 0.5 et 0.4 (Figure 22). Une légère tendance à la hausse du DnT est néanmoins observable avec l'augmentation des classes de tailles (Figure 22). Une nette tendance à la hausse des HR est quant à elle observable avec l'augmentation des classes de taille si l'on retire la classe de taille [90 ;100] (Figure 22). Les anova réalisées entre les différentes classes de poids pour les résultats de DnT, HR et IE ne montrent également aucun résultat significatif, avec respectivement des *p-value* de 0.28, 0.09 et 0.2 (Figure 22). La tendance à la hausse des résultats de DnT et de HR avec l'augmentation des classes de poids est également observable mais de manière moins prononcée que pour les classes de taille. Il est à noter que la totalité des valeurs de DnT et de HR pour la classe de poids [0 ;1] sont très faibles (Figure 22).



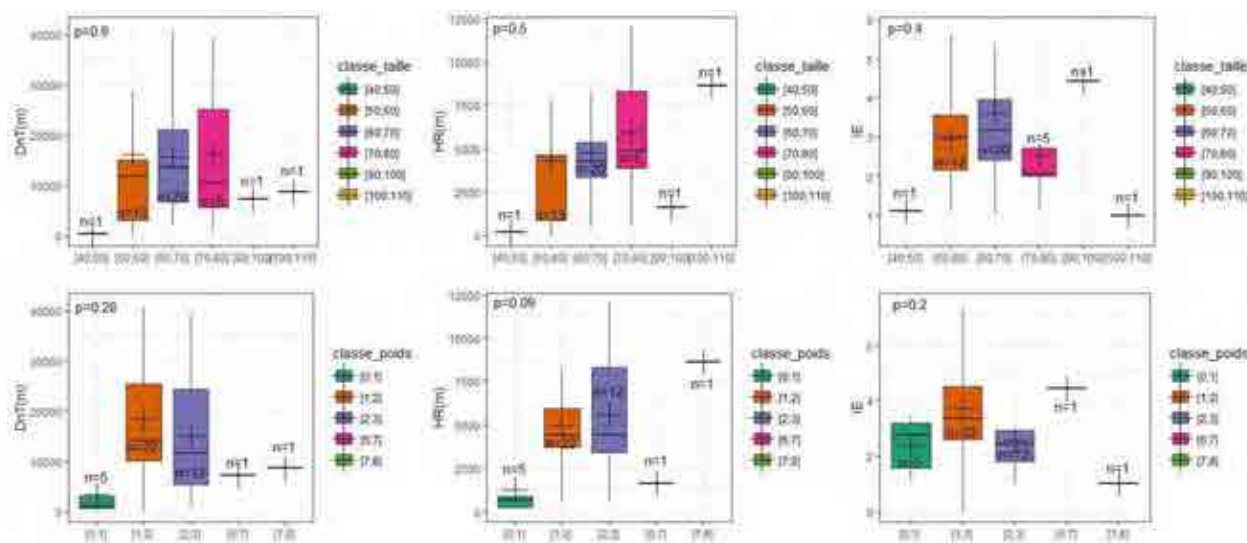


Figure 22. Boxplot des résultats de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) selon les intervalles de tailles et de poids des individus, accompagné de la p -value issue des anova réalisées entre chaque groupe pour chaque métrique.

Les régressions linéaires effectuées entre les résultats de chaque métrique DnT, HR, IE et la croissance annuelle moyenne des individus ne montrent aucune corrélation significative, avec aucune p -value < 0.05 , et des valeurs de df importantes comparées au nombre d'individus composant l'échantillon (Figure 23). Il est à noter que l'individu ayant la croissance annuelle moyenne la plus importante est l'individu marqué le plus jeune.

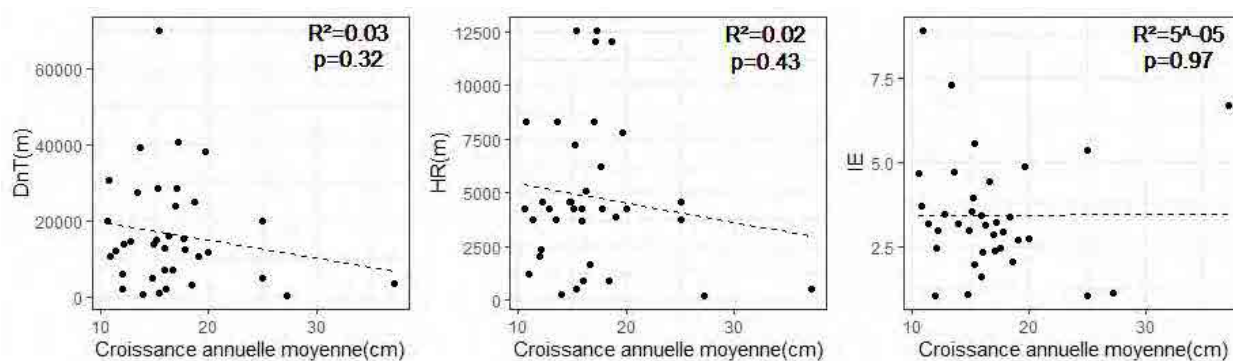


Figure 23. Régressions linéaires respectivement réalisés entre les résultats de DnT (Distance Nette Totale parcourue), HR (Home Range), IE (Intensité d'Exploitation correspondant à DnT:HR) et la croissance annuelle moyenne des individus.

3.2.5. Influence combinée des caractéristiques individuelles

D'après les anova réalisées, aucune combinaison des variables, âge, sexe et classe de taille ne semble avoir d'effet significatif sur les résultats de DnT, HR et IE, avec des p -value respectives de 0.6, 0.37 et 0.5.



3.3. Déclencheurs environnementaux de la mobilité longitudinale

3.3.1. *Analyse du nombre de mouvement significatif en fonction de la variation des variables environnementales*

Sur les 41 individus suivis (en excluant l'individu mort) 31 ont effectué au moins un mouvement significatif, soit 75.6 % d'entre eux. Cela représente un total de 73 mouvements significatifs pour tous les individus confondus.

L'intervalle de débits (m^3/s) pour lequel le plus de MS ont été initiés est [50;100] avec 37 mouvements, suivi par l'intervalle [0;50] avec 24 mouvements puis [100;150] avec 9 mouvements (*Figure 24*). Seulement 3 MS ont été initiés pour des débits supérieurs à 150 m^3/s . La majorité des MS ont été initiés lors d'une phase ascendante du débit, qu'elle soit établie sur les 7 ou 15 derniers jours (*Figure 24*). La différence de nombre de MS initiés sur des conditions ascendantes ou descendantes tend à se réduire avec l'augmentation de la durée sur laquelle les phases sont déterminées (*Figure 24*). Les chiffres du *Tableau 4* montrent de manière flagrante que la grande majorité des MS sont initiés pour des variations importantes de débits (<ME_{negative} et >ME_{positive}), quels que soient leur tendance et l'échelle de temps à laquelle la variation est mesurée (7 et 15 jours).

Le plus grand nombre de MS initiés a lieu pour les intervalles de température (°C) [6;8], [8;10], [10;12] avec respectivement 15, 16 et 14 MS initiés (*Figure 24*). 8 MS sont initiés pour l'intervalle de température [4;6], 6 pour l'intervalle [12;14], et 3 pour l'intervalle [14;16] (*Figure 24*). Aucun MS n'a été initié lorsque la température était inférieure à 4°C. Plus généralement cette analyse montre que les MS sont majoritairement initiés pour des températures en baisse (*Figure 24*). A la différence du débit, les MS ne semblent pas être initiés pour des variations importantes de la température (*Tableau 4*). Pour les variations observées sur 7 jours, la grande majorité des MS sont initiés pour des variations faibles de la température.



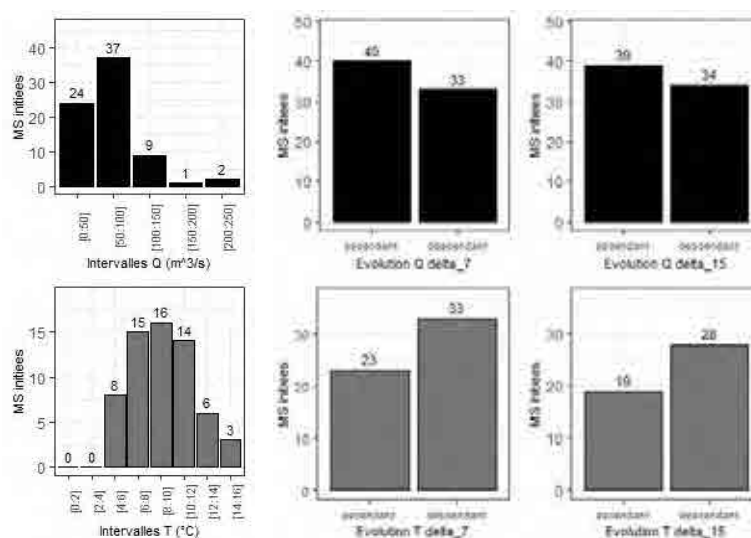


Figure 24. Nombre de MS initiés lors des différentes conditions de débit et de température. Q désigne le débit et T la température. delta_7 et delta_15 correspondent respectivement au nombre de jours sur lesquels a été mesurée l'évolution du paramètre.

Tableau 4. Nombre de MS (Mouvements Significatifs) initiés lors des différentes amplitudes de variation du débit et de température. Q désigne le débit et T la température..

Amplitude de la variation	Q_delta_7	Q_delta_15	T_delta_7	T_delta_15
<MENegative	23	21	12	18
>MENegative	10	13	22	11
<MEpositive	9	8	16	23
>MEpositive	31	31	7	4

Légende :

- <MENegative → Condition **descendante** du paramètre avec une amplitude **inférieure à la médiane**
- >MENegative → Condition **descendante** du paramètre avec une amplitude **supérieure à la médiane**
- <MEpositive → Condition **ascendante** du paramètre avec une amplitude **inférieure à la médiane**
- >MEpositive → Condition **ascendante** du paramètre avec une amplitude **supérieure à la médiane**

Q ou T delta 7 ou 15 → Variation de débit ou de température calculée sur les 7 ou 15 derniers jours avant le début du mouvement significatif

3.3.2. Analyse de la nature des mouvements significatifs en fonction de la variation des variables environnementales

Le plus grand nombre de PMS a été initié pour l'intervalle de débit [50;100], suivi par l'intervalle [0;50] et [100;150]. Deux PMS ont été initiés pour l'intervalle [200;250] et aucun pour l'intervalle [150;200] (Figure 25). Une grande majorité des PMS ont été initiés lors de phases ascendantes (Figure 25). Une très grande majorité des PMS ont été initiés pour des variations importantes du débit, quelle que soit l'échelle de temps et la tendance de cette variation (Tableau 5) ; hormis une exception à noter pour les variations négatives de débits sur 15 jours, où un même nombre de PMS a été initié lors des variations supérieures et inférieures à la médiane (Tableau 5).

La totalité des PMS ont été initiés pour des températures comprises entre 4 et 12 °C. Le plus grand nombre de PMS a été initié pour les intervalles de température (°C) [6 ;8] et [10 ;12]



(Figure 25). Une majorité de PMS ont été initiés lors de variations négatives de la température (Figure 25). Les PMS ne semblent pas être initiés en lien avec une variation importante de la température, hormis pour les variations négatives s'établissant sur 7 jours (Tableau 5).

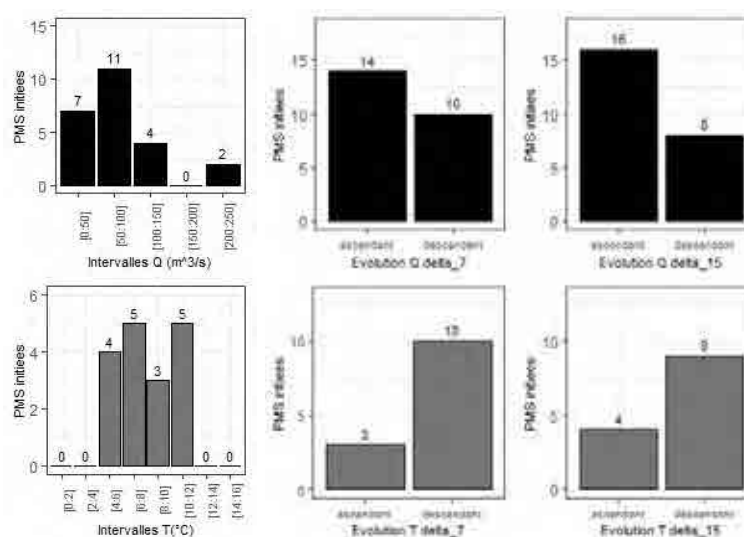


Figure 25. Nombre de PMS (Premier Mouvement Significatif) initiés lors des différentes conditions de débits et de température. Q désigne le débit et T la température. delta_7 et delta_15 correspondent respectivement au nombre de jours sur lesquels a été mesurée l'évolution du paramètre.

Tableau 5. Nombre de PMS (Premier Mouvement Significatif) initiés lors des différentes amplitudes de variation du débit et de température. Q désigne le débit et T la température.

Amplitude de la variation	Q_delta_7	Q_delta_15	T_delta_7	T_delta_15
<MEnegative	8	4	2	5
>MEnegative	2	4	8	4
<MEpositive	3	4	3	4
>MEpositive	11	12	0	0

Légende :

- <MEnegative → Condition **descendante** du paramètre avec une amplitude **inférieure à la médiane**
- >MEnegative → Condition **descendante** du paramètre avec une amplitude **supérieure à la médiane**
- <MEpositive → Condition **ascendante** du paramètre avec une amplitude **inférieure à la médiane**
- >MEpositive → Condition **ascendante** du paramètre avec une amplitude **supérieure à la médiane**

Q ou T delta 7 ou 15 → Variation de débit ou de température calculée sur les 7 ou 15 derniers jours avant le début du mouvement significatif

Comme pour les MS et les PMS, le plus grand nombre de RE a été initié lors de conditions de débits comprises entre 50 et 100 m³/s. Ensuite, un seul RE a été initié pour chaque intervalle de débit [0;50], [100;150] et [150;200], et aucun pour l'intervalle [200;250]. Une majorité de RE ont été initiés pour des variations descendantes du débit supérieure à la médiane pour tous les pas de temps étudiés (Figure 26, Tableau 6).

La totalité des RE ont été initiés pour des températures comprises entre 6 et 14 °C. Le plus grand nombre de RE ont débuté pour les intervalles de température (°C) [8;10] et [10;12], puis [6;8] et enfin [12;14] (Figure 26). La majorité des RE ont été initiés lorsque la température était



dans une phase ascendante lors des 15 derniers jours (*Figure 26*). Néanmoins, lors des variations s'établissant sur 7 jours, 6 RE ont eu lieu pour une variation négative alors que seulement 3 ont eu lieu pour une variation positive (*Figure 26*). Selon les chiffres du *Tableau 6*, les RE ne semblent pas être particulièrement déclenchés pour des variations importantes de la température, quel que soit le pas de temps de ces variations.

Figure 26. Nombre de RE (mouvement de Retour) initiés lors des différentes conditions de débits et de température. Q désigne le débit et T la température. Delta_7 et delta_15 correspondent respectivement au nombre de jours sur lesquels a été mesurée l'évolution du paramètre.

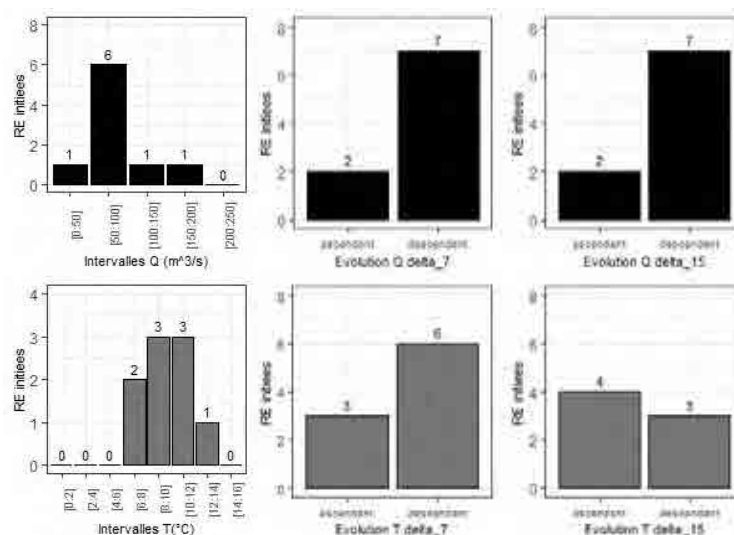


Tableau 6. Nombre de RE (mouvement de Retour) initiés lors des différentes amplitudes de variation du débit et de température. Q désigne le débit et T la température.

Amplitude de la variation	Q_delta_7	Q_delta_15	T_delta_7	T_delta_15
<MENegative	4	7	4	2
>MENegative	3	0	2	2
<MEpositive	1	1	2	5
>MEpositive	1	1	1	0

Légende :

- <MENegative → Condition **déscendante** du paramètre avec une amplitude **inférieure à la médiane**
- >MENegative → Condition **déscendante** du paramètre avec une amplitude **supérieure à la médiane**
- <MEpositive → Condition **ascendante** du paramètre avec une amplitude **inférieure à la médiane**
- >MEpositive → Condition **ascendante** du paramètre avec une amplitude **supérieure à la médiane**

Q ou T delta 7 ou 15 → Variation de débit ou de température calculée sur les 7 ou 15 derniers jours avant le début du mouvement significatif

3.4. Analyse de la dynamique migratoire longitudinale selon un découpage en période du suivi

3.4.1. Analyse de la dynamique migratoire suivant 3 grandes périodes

Les trois périodes « avant_crue », « crue », « apres_crue » sont respectivement délimitées par les dates suivantes : du 02/10/2020 au 21/12/2020, du 22/12/2020 au 11/04/2021, et du 12/04/2021 au 25/05/2021 (*Tableau 7, Figure 27.A*). La phase « crue » est la plus longue, et la phase « apres_crue » la plus petite.

Pour rappel, l'ensemble des paramètres suivants ont été analysé pour chaque période de l'hydrogramme :



- **Qmoy** et **Tmoy** qui correspondent respectivement au débit et à la température moyenne au cours de la période ;
- **Qmin** et **Tmin** qui correspondent respectivement au débit et à la température minimum au cours de la période ;
- **Qmax** et **Tmax** qui correspondent respectivement au débit et à la température maximum au cours de la période ;
- **Qd1p**, **Td1p** qui correspondent respectivement à l'augmentation maximale du débit et de la température en 1 jour ;
- **Td7p**, et **Qd7p** qui correspondent respectivement à l'augmentation maximale du débit et de la température observée en 7 jours ;
- **Qd1n**, **Td1n**, **Td7n**, **Qd7n** qui correspondent respectivement aux mêmes indicateurs que Qd1p, Td1p, Td7p, Qd7p mais pour des variations négatives de la température et du débit.

Comme attendu, c'est la phase « crue » qui regroupe les plus grandes valeurs de débit sur l'ensemble des paramètres analysées (*Tableau 7*). Entre les deux autres périodes « avant_crue » et « apres_crue », les métriques de débits s'établissent sur des échelles de grandeurs similaires. Les deux intervalles « avant_crue » et « crue » sont concernés par des températures moyennes similaires (respectivement 8.6 °C et 8°C), mais avec une amplitude et des variations bien plus importantes durant la période « crue » (*Tableau 7*, *Figure 27.A*). Les températures minimum et maximum de la période « avant_crue » sont respectivement 5.8°C et 11.8°C contre 1°C et 13.2°C durant celle de « crue » (*Tableau 7*). Une baisse brutale de la thermie atteignant la température de 1°C est observable dans la première moitié du mois de février (*Figure 27.A*). L'intervalle « apres_crue » est concerné par des températures plus élevées avec des valeurs comprises entre 10.1°C et 15 °C, avec une moyenne à 13°C (*Tableau 7*).

Le plus grand nombre d'Individus ayant effectué un **Mouvement Significatif** (IMS) concerne la partie « crue », avec 22 brochets, suivi de la période « avant_crue » avec 14 IMS, et enfin de l'intervalle « apres_crue » avec 6 IMS (*Figure 27.B*). Un nombre égal de 14 Individus effectuant un **Premier Mouvement Significatif** (IPMS) est compté pour les périodes « avant_crue » et « crue », alors qu'aucun IPMS n'a été enregistré pour la partie « apres_crue » (*Figure 27.B*). Les IPMS représentent 63.6 % des IMS de la période « crue ». Le plus grand nombre d'Individus ayant effectué un mouvement de **REtour** (IRE) est compté pour la période « crue », avec 8 brochets (*Figure 27.B*). La période « apres_crue » est la deuxième avec le plus grand nombre d'IRE, avec 3 enregistrements, représentant 50 % des IMS de cette période (*Figure 27.B*). La période « avant_crue » est celle avec le plus petit nombre d'IRE, comptabilisant 2 individus. Le fait de compter les individus et non les déplacements, explique que $IMS \neq IPMS + IR$

Tableau 7. Caractérisation de l'évolution du débit et de la température au sein des trois grandes périodes « avant_crue », « crue » et « apres_crue » de la période de suivi.

	Date		Débit (m³/s)							Température (°C)						
	Debut	Fin	Qmoy	Qmin	Qmax	Qd1p	Qd7p	Qd1n	Qd7n	Tmoy	Tmin	Tmax	Td1p	Td7p	Td1n	Td7n
avant_crue	02/10/2020	21/12/2020	44	27	70	3.9	17.9	2.9	15.6	8.6	5.8	11.8	0.8	2.7	1.5	3.5
crue	22/12/2020	11/04/2021	130	36.8	257	27	144	19	153	8	1	13.2	2.3	8.6	1.8	8.2
apres_crue	12/04/2021	25/05/2021	51.2	37.4	69.4	4.5	24.7	2.9	13.6	13	10.1	15	0.9	3.5	0.4	1.4



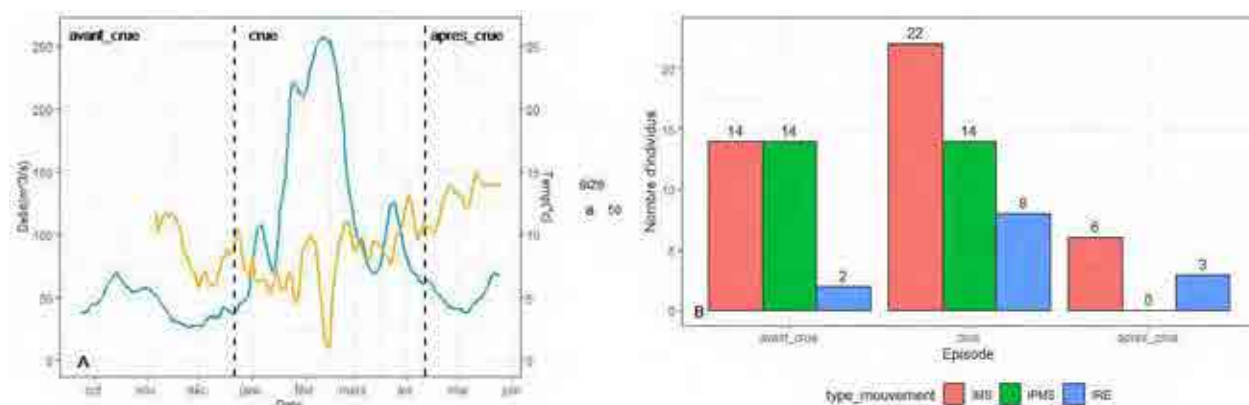


Figure 27. La figure A représente le découpage en trois grandes périodes « avant_crue », « crue » et « apres_crue » de la période de suivi, avec en jaune l'évolution de la température (°C), et en bleu du débit (m³/s). La figure B montre le nombre d'IMS (Individu ayant effectué un Mouvement Significatif), d'IPMS (Individu ayant effectué un Premier Mouvement Significatif) et d'IRE (Individu ayant effectué un mouvement significatif de Retour) selon le découpage en grandes périodes.

3.4.2. Analyse de la dynamique migratoire au sein des phases de la période « avant crue »

La « Phase 1 » s'étend du 02/10/2020 au 11/11/2020 et la « Phase 2 » du 12/11/2020 au 21/12/2020, comptant ainsi un nombre de jour égal au sein de chaque phase (Tableau 8, Figure 28.A). La première phase est caractérisée par des valeurs de Qmoy, Qmin, Qmax, Qd7p et Qd1n plus élevées que celles de la deuxième en raison d'une première montée des eaux à l'automne (Tableau 8, Figure 28.A). Ainsi, l'hydrologie était caractérisée par des valeurs plus élevées et plus fluctuantes sur la « Phase 1 » que la « Phase 2 ». Les températures de la « Phase 2 » sont comprises entre 5.76 °C et 11.8 °C, avec une moyenne de 8.24°C (Tableau 8, Figure 27.A). La tendance des températures semble être à la baisse sur la « Phase 2 » (Figure 28.A). Trop peu de données de températures étaient disponibles pour la « Phase 1 » empêchant de renseigner les métriques concernant ce paramètre.

Le plus grand nombre d'IMS est compté pour la « Phase 1 », avec 9 individus ayant effectué un mouvement significatif, contre 6 IMS pour la « Phase 2 » (Figure 28.B). Le plus grand nombre d'IPMS a également eu lieu lors de la « Phase 1 », en comptant 9, contre 6 pour la « Phase 2 » (Figure 28.B). Les IPMS représentent 100% des IMS lors de la « Phase 1 » et environ 33% des IMS lors de la Phase « 2 » (Figure 28.B). Un nombre égal de IRE a été compté pour la « Phase 1 » et la « Phase 2 », s'élevant au nombre de 1 (Figure 28.B). Des différences entre le nombre de mouvement enregistré sur le découpage en période et en phase sont visibles et s'expliquent par la non prise en compte des mouvements à cheval entre les deux phases.

Tableau 8. Caractérisation de l'évolution du débit et de la température au sein des deux sous période « Phase 1 » et « Phase 2 » de la grande période « avant_crue ».

	Date		Débit (m³/s)							Température (°C)						
	Debut	Fin	Qmoy	Qmin	Qmax	Qd1p	Qd7p	Qd1n	Qd7n	Tmoy	Tmin	Tmax	Td1p	Td7p	Td1n	Td7n
Phase 1	02/10/2021	11/11/2020	53.2	37.2	69.6	3.4	17.9	2.9	12.2							
Phase 2	12/11/2020	21/12/2020	32.9	36.6	42.7	3.9	7.5	2.5	15.6	8.24	5.79	11.8	0.8	2.7	1.08	3.53



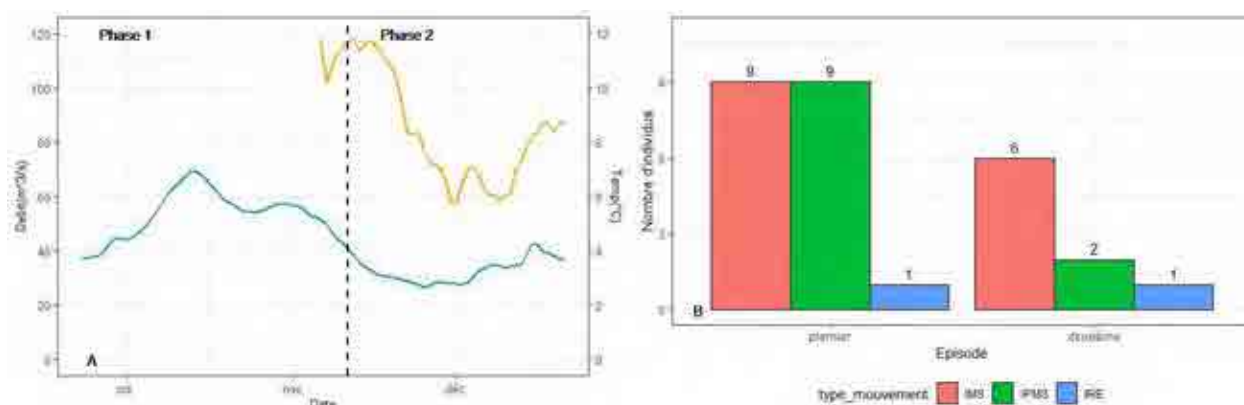


Figure 28. La figure A représente le découpage en sous périodes « Phase 1 » et « Phase 2 » de la grande période « avant_crue », avec en jaune l'évolution de la température (°C), et en bleu du débit (m³/s). La figure B montre le nombre d'IMS (Individu ayant effectué un Mouvement Significatif), d'IPMS (Individu ayant effectué un Premier Mouvement Significatif) et d'IRE (Individu ayant effectué un mouvement significatif de REtour) selon ce découpage en sous périodes.

3.4.3. Analyse de la dynamique migratoire au sein des pics de la période de « crue »

Les sous périodes « pic_1 », « pic_2 », et « pic_3 » s'étendent respectivement du 22/12/2020 au 14/01/2021, du 15/01/2021 au 13/03/2021, et du 14/03/2021 au 11/04/2021 (*Tableau 9, Figure 29.A*). La partie « pic_2 » est celle caractérisée par des valeurs de Q_{moy} , Q_{min} , Q_{max} , Q_{d1p} , Q_{d7p} , Q_{d1n} , Q_{d7n} les plus importantes comparées aux deux autres sous périodes. Ainsi, c'est sur cet intervalle que la crue a atteint ses valeurs de débits les plus importantes, et sur laquelle ses fluctuations tant positives que négatives ont été les plus fortes (*Tableau 9, Figure 29.A*). L'amplitude et la fluctuation des valeurs de débits pour « pic_1 » et « pic_3 » sont proches, avec des valeurs absolues de débit légèrement plus élevées pour « pic_3 ». Les moyennes des températures pour « pic_1 » et « pic_2 » sont similaires, et celle de « pic_3 » est plus élevée (*Tableau 9, Figure 29.A*). La fluctuation des températures est très importante lors de l'intervalle « pic_2 » en raison notamment de la chute brutale des températures en février. Les températures pour « pic_1 » et « pic_3 » sont moins fluctuantes (*Tableau 9, Figure 29.A*).

Le nombre d'IMS pour les trois périodes « pic_1 », « pic_2 », « pic_3 » diffère peu, avec respectivement 7, 8, et 6 individus ayant effectué un mouvement significatif (*Tableau 9, Figure 29.B*). Le nombre d'IPMS diffère également peu entre les trois pics, avec respectivement 2, 3 et 3 individus pour les pics 1, 2 et 3 (*Tableau 9, Figure 29.B*). Enfin, le nombre d'IRE est lui aussi proche entre les trois intervalles, avec 3 IRE pour le « pic_1 », 2 pour le « pic_2 », et 3 pour le « pic_3 » (*Tableau 9, Figure 29.B*). Néanmoins, il est à noter que le nombre d'IRE représente 50 % du nombre d'IMS pour la période « pic_3 », ce qui est nettement plus élevé que pour les périodes précédentes (*Tableau 9, Figure 29.B*). Des différences entre le nombre de mouvement enregistré sur le découpage en période et en pic sont visibles et s'expliquent par la non prise en compte des mouvements à cheval entre deux pics.



Tableau 9. Caractérisation de l'évolution du débit et de la température au sein des trois sous période « pic_1 », « pic_2 » et « pic_3 » de la grande période « crue ».

	Date		Débit (m³/s)							Température (°C)						
	Debut	Fin	Qmoy	Qmin	Qmax	Qd1p	Qd7p	Qd1n	Qd7n	Tmoy	Tmin	Tmax	Td1p	Td7p	Td1n	Td7n
pic_1	22/12/2020	14/01/2021	72.7	37.6	108	13.5	57.6	7.3	37.7	7.16	5.3	10.4	1.67	2.1	1.8	3.5
pic_2	15/01/2021	13/03/2021	179	69.1	257	27	107	19	92	7.39	1	11	2.31	8.52	1.84	8.2
pic_3	14/03/2021	11/04/2021	87.8	60.6	126	10	46.4	7	43.6	10	7.76	13.2	0.93	3.5	1.14	3

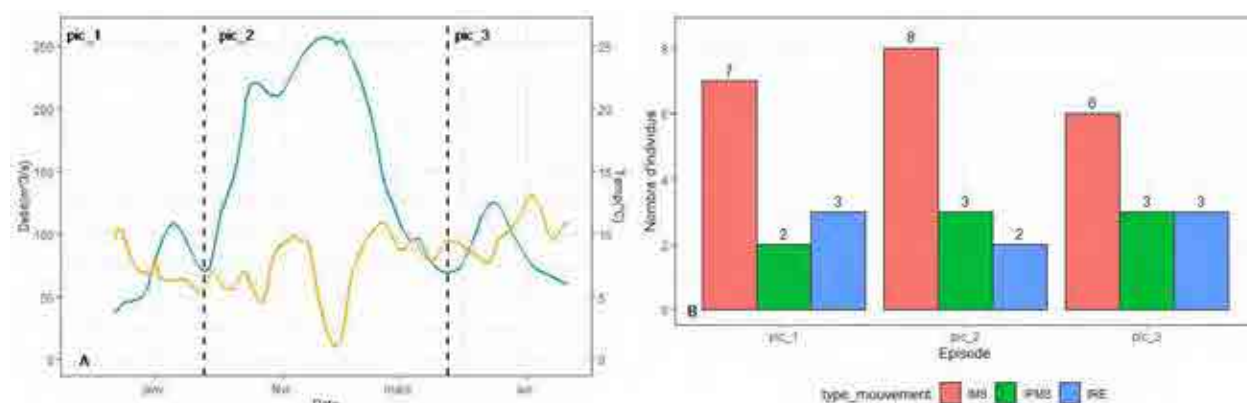


Figure 29. La figure A représente le découpage en sous périodes « pic_1 », « pic_2 » et « pic_3 » de la grande période « crue », avec en jaune l'évolution de la température (°C), et en bleu du débit (m³/s). La figure B montre le nombre d'IMS (Individu ayant effectué un Mouvement Significatif), d'IPMS (Individu ayant effectué un Premier Mouvement Significatif) et d'IRE (Individu ayant effectué un mouvement significatif de Retour) selon ce découpage en sous périodes.

3.4.4. Analyse du sens des mouvements significatif aux seins des grandes périodes de l'hydrogramme

L'analyse du nombre de MS en direction de l'amont ou de l'aval montre que pour la période « avant_crue » et « crue », la majorité des MS sont effectués en direction de l'amont (Figure 30.A). Ceci est particulièrement notable lors de la période « crue », avec 23 MS en direction de l'amont contre seulement 12 en direction de l'aval (Figure 30.A). La phase « apres_crue » est la seule à être concernée par un nombre plus important de MS en direction de l'aval (Figure 30.A). L'analyse du nombre d'individu avec un « déplacement général » en direction de l'amont ou de l'aval montre que la majorité des individus se dirigent vers l'aval pour les phases « avant_crue » et « apres_crue » et vers l'amont pour la phase « crue » (Figure 30.B). La différence du nombre d'individus se dirigeant vers l'amont ou l'aval pour les phases « avant_crue » et « apres_crue » est relativement faible. A l'inverse, la différence du nombre d'individus se dirigeant en direction de l'amont et de l'aval lors de la période « crue » est très importante, avec 19 individus en direction de l'amont contre seulement 3 allant en direction de l'aval (Figure 30.B).



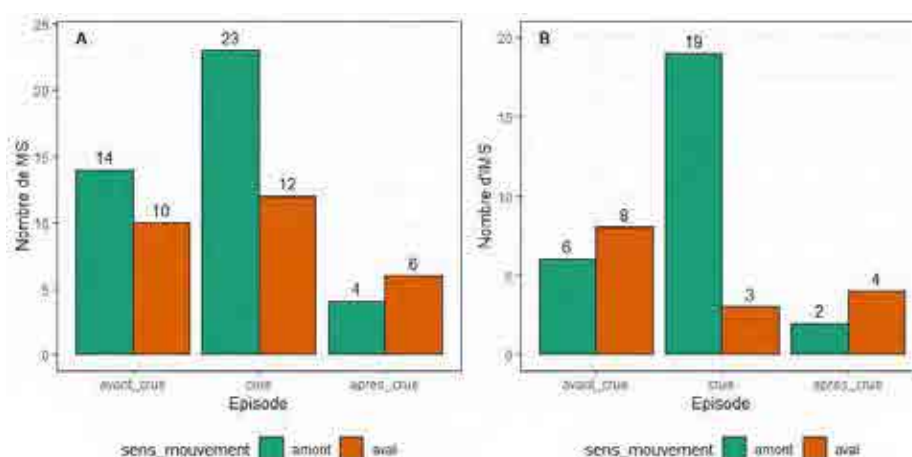


Figure 30. La figure A représente le nombre de MS (Mouvement Significatif), tout individu confondu, qui ont été effectués en direction de l'amont ou de l'aval. La figure B représente le nombre d'IMS (Individu avec Mouvement Significatif) qui ont effectué leur déplacement général en direction de l'amont ou de l'aval.

3.5. Détermination de quatre typologies de dynamiques migratoires

Pour rappel, la détermination des typologies migratoires c'est fait via une ACM et CAH sur la base d'une table données de composée des paramètres suivant :

- **IPMS_période** qui désigne la période à laquelle l'individu a réalisé son PMS, avec comme modalités « avant_crue », « crue », « apres_crue » ;
- **IRE_période** qui désigne la période à laquelle l'individu a réalisé son RE, avec comme modalités « avant_crue », « crue », « apres_crue », « non » ;
- **MS_amplitude** qui désigne la période à laquelle l'individu a réalisé la plus grande DnT, avec comme modalités « avant_crue », « crue », « apres_crue » ;
- **MS_nombre** qui désigne la période à laquelle l'individu a réalisé le plus grand nombre de MS, avec comme modalités « avant_crue », « crue », « apres_crue » ;
- **i_stay** qui indique si l'individu se trouvait dans le même périmètre de 2 kilomètres lorsque la période de suivi a débuté et s'est terminée, avec les modalités « oui » et « non » ;
- **n_ms** qui indique le nombre de mouvements significatifs réalisés par l'individu sur l'ensemble de la période de suivi, avec les modalités « 1 », « 2 », « >2 ».

La constitution de l'axe 1 de l'ACM est fortement régie par les variables « IPMS_période », « MS_nombre », « MS_amplitude », et « IRE_période », avec les modalités « avant_crue » et « crue » (Figure 31.C.D). Pour ces variables, la modalité « avant_crue » se situe à droite de l'axe 1, et la modalité « crue » à gauche (Figure 31.C.D). L'axe 2 est quant à lui fortement régi par les variables « i_stay » avec en haut la modalité « [oui] » et en bas la modalité « [non] », et « n_ms » avec en haut les modalités « [2] » et « >2 » et en bas la modalité « [1] » (Figure 31.C.D). Les modalités « crue », « apres_crue » et « non » pour la variable « IRE_période » sont également décisives dans l'organisation de l'axe 2, avec la modalité « apres_crue » se situant en haut, la modalité « crue » au niveau de la valeur 0.8 de l'axe 2, et « non » en bas (Figure 31.C.D).



31.C.D). Aussi, la modalité « apres_crue » de la variable « MS_amplitude » contribue fortement à l'organisation de l'axe 2 en se situant sur la partie haute de celui-ci (*Figure 31.C.D*). De manière globale sur cette ACM, les variables « IPMS_période », « MS nombre », « MS amplitude », et « IRE_période » semblent fortement corrélées pour les mêmes modalités « avant_crue », « crue », « apres_crue » au travers de leur distribution sur les deux axes.

Ainsi, chaque individu est situé sur la représentation en deux axes de l'ACM selon chaque modalité qui le caractérise (*Figure 31.A*). La CAH réalisée à partir de cette ACM a permis de discriminer les individus en trois groupes distincts (*Figure 31.A.B*) :

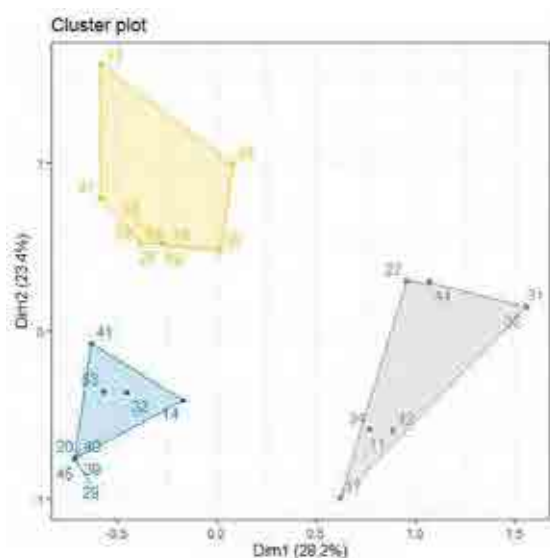
- **Le groupe 1 en gris** se situe à droite de l'axe 1. Les individus qui le composent ont tous réalisé leur premier mouvement significatif, ainsi que leurs mouvements les plus nombreux et avec le plus d'amplitude avant la période de crue. Ce groupe est composé de 8 individus.
- **Le groupe 2 en bleu** se situe à gauche de l'axe 1 et en bas de l'axe 2. Tous les individus qui le composent ont réalisé leur plus grand nombre de mouvements et avec le plus d'amplitude durant la période de crue. La plupart d'entre eux ont également réalisé leur premier mouvement significatif durant cette période. Aucun individu de ce groupe n'a effectué un mouvement de retour (RE) à sa localisation initiale durant ou après la période de crue. Ce groupe est constitué de 9 individus.
- **Le groupe 3 en jaune** se situe à gauche de l'axe 1 et en haut de l'axe 2. Tous les individus qui composent ce groupe ont également réalisé leur plus grand nombre de mouvement et avec le plus d'amplitude durant la période de crue. La plupart d'entre eux ont également réalisé leur premier mouvement significatif durant cette période. Ce qui différencie ce groupe du groupe 2 est que la totalité de ses individus ont effectué un mouvement de retour à moins de 2 km de leur localisation initiale après leur période de mobilité durant la crue. Ce mouvement de retour a pu être effectué durant la période « crue » et la période « apres_crue ». Ce groupe est constitué de 10 individus.

Le premier étage de la CAH discrimine en deux grands groupes les individus marqués (*Figure 31.A.B*) : ceux qui ont effectué leur PMS, leurs mouvements les plus nombreux et avec le plus d'amplitude durant la période « avant_crue », et ceux qui les ont effectués durant la période « crue ». Le groupe des individus étant caractérisé en majorité par les modalités « avant_crue » est le groupe 1, sans distinction entre les individus qui ont effectué un retour à leur site initial ou non. Le deuxième étage de la CAH (*Figure 31.A.B*) permet de discriminer les individus principalement caractérisés par la modalité « crue » en fonction de la présence ou non d'un mouvement de retour au site initial. Ainsi, le deuxième étage de la CAH permet de différencier le groupe 2 du groupe 3. Une CAH divisant les individus de l'ACM en 4 *clusters* ne permet pas de discriminer en deux les individus du groupe 1 avec d'une part ceux qui auraient effectué un retour au site initial et d'autre part ceux n'en ayant pas effectué.

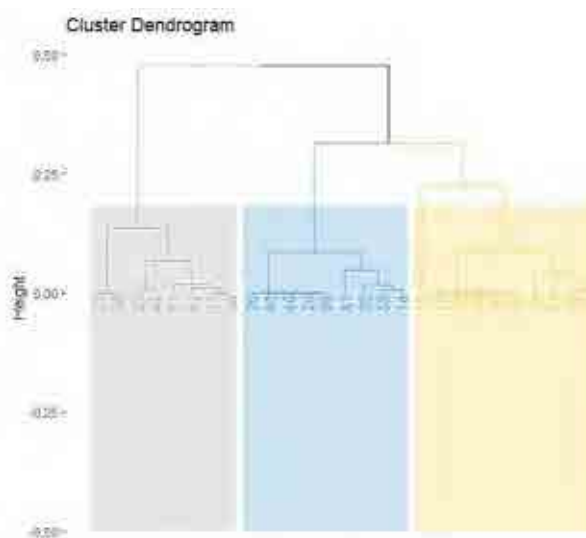
Un **quatrième groupe en rouge** a été ajouté au-dessus de la première ramification originelle de la CAH (*Figure 32*). Cette ramification permet de différencier les individus ayant eu au moins un mouvement significatif (tous les individus inclus originellement dans l'ACM) de ceux n'en ayant effectué aucun (le groupe 4). Ce groupe 4 contient 10 individus.



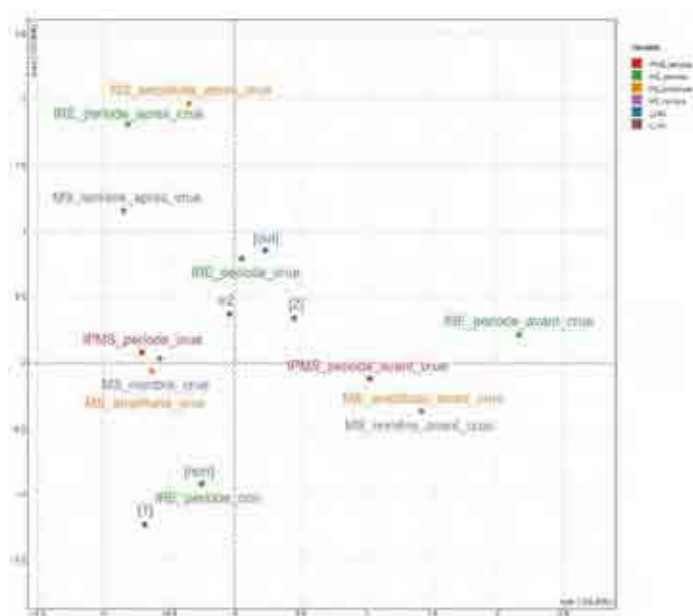
Les graphiques montrant l'évolution dans le temps de la position de chaque individu aux différentes coordonnées curvilignes permettent d'illustrer au cas par cas la concordance de leur dynamique migratoire avec leur classement au sein des quatre groupes (*Figure 32*).



A



B



C

Modalité de variable	Axe 1 (28.2%)	Axe 2 (23.4%)
[1]	3.35236215	13.01931182
[2]	2.46097768	1.612638
>2	0.02059276	2.11427335
[non]	0.96686298	15.77332598
[oui]	0.89780134	14.64665984
IPMS_periode_avant_crue	13.8247871	0.22213102
IPMS_periode_crue	9.50454113	0.15271507
IRE_periode_apres_crue	1.56806289	9.45236525
IRE_periode_avant_crue	11.17339382	0.13522414
IRE_periode_crue	0.03468992	8.93341908
IRE_periode_non	0.96686298	15.77332598
MS_nombre_apres_crue	1.68960654	3.83795613
MS_nombre_avant_crue	19.3178894	1.52616218
MS_nombre_crue	6.60102611	0.03080296
MS_amplitude_apres_crue	0.28801845	11.15466386
MS_amplitude_avant_crue	19.3178894	1.52616218
MS amplitude crue	8.01463536	0.08886315

D

Figure 31. Le « cluster plot » (Figure A) représente le regroupement des individus selon la CAH sur les deux premiers axes de l'ACM. Le « Cluster Dendrogram » (Figure B) représente le regroupement des individus sur l'arbre de la CAH. La Figure C représente la répartition des modalités de variables sur les deux premiers axes de l'ACM. Le Tableau D regroupe les contributions de chaque modalité de variables dans la constitution des deux premiers axes de l'ACM.





Figure 32. Répartition des individus au sein des 4 catégories de déplacements créés. Les groupes 1, 2, et 3 ont été créés à partir de la CAH, et le groupe 4 a été rajouté indépendamment. Chaque point noir correspond à la coordonnée curviligne (PM ; en ordonné) de l'individu aux différents moments de la période de suivi. L'évolution du débit (m^3/s) durant la période de suivi est représenté par la surface bleue.



3.6. Caractéristiques des individus composant les quatre groupes de typologies de dynamiques migratoires

La proportion de mâles et de femelles diffère selon les 4 groupes. Au sein du groupe 1, la moitié des individus sont des mâles et l'autre moitié des femelles (*Figure 33*). Le groupe 2 est très largement composé de mâles avec 6 individus, et de seulement 2 femelles (*Figure 33*). A l'inverse, le groupe 3 est très largement composé de femelles avec 6 individus, et de seulement 2 mâles, et deux individus pour lesquels le sexe n'a pas pu être déterminé (*Figure 33*). Le groupe 4 est majoritairement composé de femelles, avec 5 femelles et 3 mâles. Cependant, le sexe n'a pas été déterminé pour deux individus de ce groupe, pouvant équilibrer le sexe-ratio dans le cas où ces individus seraient des mâles (*Figure 33*).

Au sein de tous les groupes excepté le 4, l'intervalle de taille représenté par le plus grand nombre d'individu est le [60;70] (*Figure 33*). Dans le cas du groupe 4, c'est la classe [50;60] qui est représentée par le plus grand nombre d'individus, alors qu'elle est la classe la plus représentée en seconde position pour les groupes 1, 2 et 3 (*Figure 33*). Dans le cas des groupes 2 et 3, la classe [70;80] est représentée par un même nombre d'individu que la classe [50;60] (*Figure 33*). L'individu mesurant plus d'un mètre appartient au groupe 1, et le second individu le plus grand appartient au groupe 4 (*Figure 33*).

Au sein de tous les groupes, les individus de poids inférieurs à 2 kilogrammes sont majoritaires, avec notamment la classe de poids [1;2] qui est la plus représentée au sein de chaque groupe (*Figure 33*). Au sein du groupe 4, la classe de poids [0;1] est également la plus représentée à égalité avec la classe [1;2] (*Figure 33*). Les groupes 1 et 3 ne comptent aucun individu de moins de 1 kilogramme (*Figure 33*). Les individus d'un poids supérieur à 3 kilogrammes sont comptés au nombre de trois au sein de chaque groupe, hormis pour le groupe 4 où ils sont seulement deux (*Figure 33*). L'individu le plus lourd se situe au sein du groupe 1, et le second individu le plus lourd au sein du groupe 4 (*Figure 33*).

La classe d'âge la plus représentée au sein de chaque groupe est la classe 3.8 ans, hormis pour le groupe 4, où ce sont les individus de 5.8 ans qui sont les plus nombreux (*Figure 33*). C'est également au sein du groupe 4 que se trouve le plus d'individu de 2.8 ans et moins dont le plus jeune brochet marqué pour cette étude. Les groupes 1 et 2 comptent respectivement 1 et 2 individus de 2.8 ans ou moins, alors qu'aucun individu de moins de 3.8 ans n'est présent au sein du groupe 3 (*Figure 33*). Le groupe 3 est également le groupe qui compte le plus d'individus de 3.8 ans ou plus, avec 10 individus, alors que les groupes 1, 2 et 4 en comptent 6 chacun (*Figure 33*).





Figure 33. Représentations de la proportion d'individus concernés par chaque modalité de variable individuelle (sexe, taille, poids, âge) au sein de chaque groupe issu de la partie 3.5. « Na » signifie que le sexe de l'individu n'a pas pu être déterminé. « ecailles_regen » signifie que l'écaille était régénérée et n'a pas permis de déterminer l'âge de l'individu.



3.7. Etude du succès de la reproduction sur la frayère restaurée des « îles »

La période choisie pour étudier le succès de la reproduction du brochet s'étend du 16 janvier 2021 au 30 avril 2021, soit 105 jours. Le matériel mis en place a permis de suivre l'évolution de la température et des niveaux d'eau jusqu'au 24 avril, soit 99 jours. Au-delà de cette date, le matériel a été mis hors d'eau suite à une baisse importante du niveau.

La conversion des pressions en mètre de colonne d'eau issu des deux protocoles calculatoires (modèle mathématique et droite de régression) se caractérise par un coefficient de corrélation de Pearson de 0.9954 avec un delta maximum de 8 cm et un delta moyen de 5 cm sur l'ensemble de la période d'acquisition, ce qui permet de prouver la robustesse des données utilisées.

Sur l'ensemble de la période où le matériel a été en fonctionnement, 70 journées ont été considérées comme favorables à la reproduction des brochets, représentant 70.7 % des 99 jours suivis. Seulement, 9.7 % de ces journées ont abouti à un potentiel succès reproductif de 100 %. Autrement-dit, au cours du temps de développement des alvins issu de ces journées de ponte, le niveau a baissé de moins de 30 cm, épargnant l'intégralité des œufs pondus. 38.6 % des journées favorables ont eu un taux de réussite supérieur à 50 %. Inversement, 45.7 % des jours favorables ont abouti à moins de 50 % de réussite, dont 22 journées de pontes ont subi des diminutions du niveau d'eau supérieure à 1 m, entraînant la perte de 100 % des œufs. Parmi les 70 journées favorables, 11 n'ont pas pu être étudiées suite à la mise hors d'eau de la sonde pendant la période d'incubation des œufs. (*Tableau 10*)

La *Figure 34* représente la distribution des journées favorables à la ponte et leur pourcentage de réussite au cours du temps. Grâce aux données de débit, température et hauteur d'eau en arrière-plan, il est possible d'associer le taux de réussite aux conditions environnementales le jour de la ponte et pendant le développement des alevins. Les journées favorables à la ponte se regroupent en 5 blocs dont un beaucoup plus grand que les autres, comprenant 42 journées, soit 60 % de l'effectif. Cependant, il se trouve au milieu de deux pics de crue, limitant considérablement la réussite des pontes pour cette période. Les journées où le pourcentage de réussite est à son maximum sont caractérisées par des périodes de développement se trouvant en majorité sur des phases ascendantes de débit. Les journées de pontes ayant eu lieu avec un débit supérieur à 100 m³/S ont toutes un taux de réussite inférieur à 100% à l'exception des trois premières journées. Au-delà de ces données environnementales, une fraie de brochet a pu être observée le 2 mars 2021 à l'intérieur de la frayère. Toutefois, le développement théorique de cette ponte a subi une baisse du niveau d'eau supérieur à 70 cm, entraînant la perte potentielle de 64 % des œufs pondus.

Le *Tableau 11* montre la répartition des journées favorables à la ponte des brochets en fonction des catégories de débits et leur taux de réussite moyen. Ainsi, il est possible de voir que la majorité des journées avec 100 % de réussite se passent sur des gammes de débits inférieures au module. Les 10 journées de ponte ayant eu lieu à des débits inférieurs au module cumule le plus gros pourcentage moyen réussite avec 91.2 %. Les pontes ayant eu lieu à des débits supérieurs à la Q2 sont celles ayant eu le plus de perte avec un pourcentage moyen de réussite de seulement 19.67 %. La totalité des journées de pontes ayant abouti à 0 % de réussite ont eu toutes lieu lors de débits supérieurs au plein bord.



Tableau 10 . Description de l'ensemble des journées suivi au cours de la période de ponte

Type de journées	Effectif	Pourcentage par rapport 99 jours suivi de la période de reproduction	Pourcentage par rapport au nombre de journées favorables
Favorables à la ponte	70	70.7 %	100 %
100 % de succès	9	9.1 %	12.9 %
Entre 50 et 99.9 % de succès	18	18.2 %	25.7 %
Entre 0.1 et 49.9 % de succès	10	10.1 %	14.3 %
0 % de succès	22	22.2 %	31.4 %
Succès non calculable (sonde hors d'eau)	11	11.8 %	15.7 %

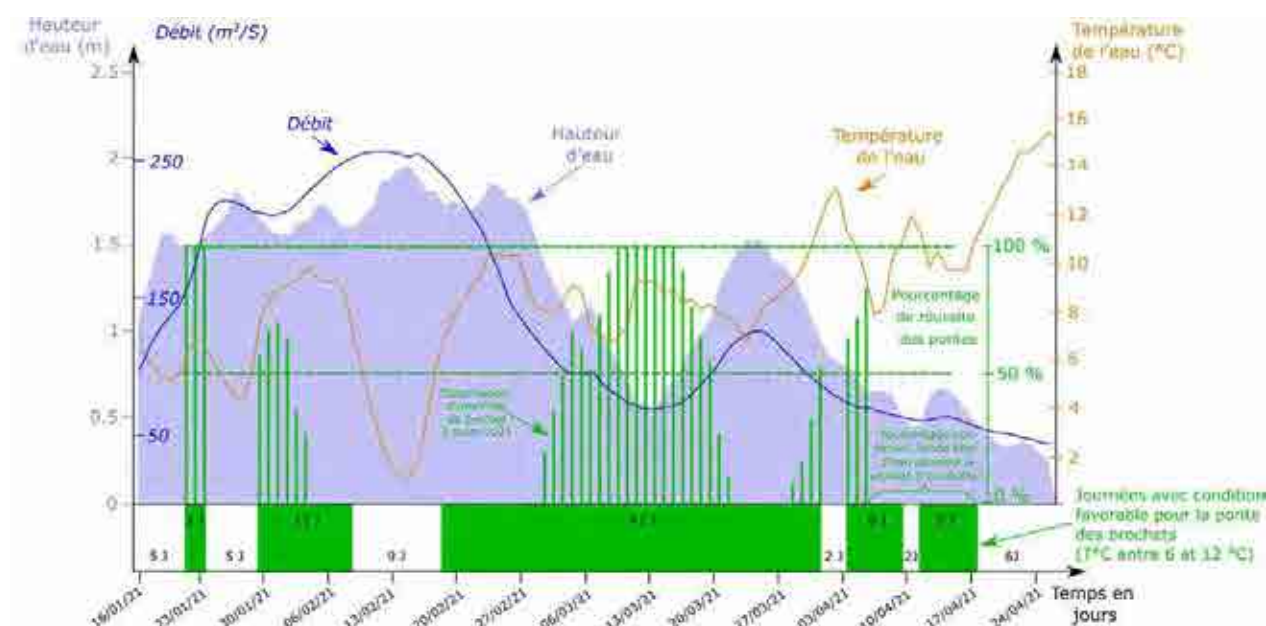


Figure 34. Graphique représentant le pourcentage de réussite des pontes pour chaque journée favorable à la reproduction des brochets, calculé en fonction de la fluctuation des niveaux d'eau au cours des 250 degrés jours nécessaires au développement des larves. (Frayère « les Iles », Seine Auboise).

Tableau 11. Analyse de la réussite des journées de ponte en fonction de la catégorie des débits associés le même jour (Frayère « les Iles », Seine Auboise)

Type de débit	Nombre de journées favorable à la ponte	Pourcentage moyen de réussite des pontes	Nombre de journées de ponte avec 100 % de réussite	Nombre de journées de ponte avec 0 % de réussite
Inférieur au module (76.7 m³/s)	10	91.2%	6	0
Entre le module et le débit plein bord (76.7 et 100 m³/s)	13	60.8 %	0	0
Entre le débit plein bord et le débit Q2 (100 et 210 m³/s)	23	20.4 %	3	14
Débit supérieur à Q2 (210 m³/s)	13	19.7 %	0	8



4. Discussion

4.1. Efficacité du dispositif méthodologique

Le nombre de brochet qui a pu être suivi lors de cette étude est élevé comparé aux autres études de télémétries consultées, et a permis l'acquisition de nombreuses données exploitables, permettant d'effectuer des analyses robustes. Ce grand nombre de brochets issus de différents lieux de capture au sein de la zone d'étude a permis de suivre des individus diversifiés, constituant ainsi un échantillon relativement représentatif des individus matures sexuellement se situant sur le tronçon suivi. Les effectifs d'individus similaires par leurs caractéristiques individuelles étant suffisamment importants, des différences statistiques ont pu être testées entre ces groupes. Ce jeu de données abondant et fiable est également dû à la grande efficacité de la télémétrie acoustique pour ces milieux relativement grands et profonds en comparaison à la technologie radio. Malgré une certaine hétérogénéité entre les individus, le grand nombre de détections par brochet ainsi que la fiabilité du dispositif en « portail de détection » a permis de conserver, dans la majeure partie des cas, la totalité des individus lors de l'analyse de leurs déplacements (hormis un individu probablement mort). Avec une moyenne de 14 semaines de détection par individu, soit environ une détection sur 50 % des semaines de suivi pour chacun d'entre eux. La fréquence de détection peut être qualifiée d'importante, d'autant plus que la non-détection d'un individu ne signifie pas que le dispositif méthodologique n'a pas été efficace. Si l'individu n'a pas été suffisamment mobile pour se déplacer jusqu'à un « portail de détection », celui-ci n'est pas détecté en raison d'un comportement spécifique de non-mobilité qui peut alors être analysé. Néanmoins, il ne doit pas être omis que certaines détections n'ont probablement pas pu être effectuées durant la période où les récepteurs ne fonctionnaient plus. Ainsi, les déplacements ayant eu lieu durant cette période cruciale ont pu être minimisés.

L'absence de corrélation trouvée entre le nombre de détection et le DnT par individu permet d'écarter un important biais méthodologique. La donnée écologique concernant la quantité de déplacements d'un individu ne semble pas dépendre de la capacité du dispositif à le détecter. Cette relation renseigne également sur deux autres points méthodologiques. Premièrement, il n'est pas nécessaire de détecter un nombre important de fois un individu pour enregistrer chez lui un grand mouvement. Cela met en avant l'efficacité du *design* méthodologique en portail de détection. Deuxièmement, cette relation montre qu'à l'inverse, il est possible de détecter un grand nombre de fois un individu peu mobile. Cela permet ainsi de renseigner précisément sur certains comportements stationnaires, et de déterminer avec certitude le moment de mise en mouvement.

4.2. Quantité, amplitude et intensité des déplacements longitudinaux

Les résultats des trois métriques de déplacements DnT, HR et IE ont mis en avant une très grande hétérogénéité inter-individuelle. Certains individus ont effectué de très petites distances cumulées sur la totalité de la durée de l'étude, voire n'ont été détectés qu'à une seule



localisation. A l'inverse, certains individus ont parcouru des distances qui peuvent être qualifiées de très importantes. Les individus ayant effectué de grandes distances durant la période de suivi sont nombreux. D'autre part, les résultats de HR ont montré qu'un nombre important d'individus ont effectué leur déplacement sur une emprise importante de la zone d'étude. Plusieurs études avaient montré que certains brochets peuvent effectuer de vastes déplacements longitudinaux, mais n'avaient pas pu mettre en avant la grande quantité d'individus que cela représentait (Chapman and Mackay, 1984; Cook and Bergersen, 1988; Ovidio and Philippart, 2005; Vehanen *et al.*, 2006). En plus, il est fort probable que de nombreux HR soient fortement sous-estimés dû à la possibilité pour les individus de quitter la zone couverte par les récepteurs. Peu d'études ont analysé l'intensité d'exploitation du domaine vital par le brochet. Ces nouveaux résultats montrent, à l'image du DnT et du HR, une grande hétérogénéité inter-individuelle. Il est difficile d'interpréter les résultats d'IE issus de déplacements sur 8 mois car leurs fonctions peuvent être multiples. Il est possible que les IE faibles correspondent à des individus ayant effectué une seule migration liée à leur reproduction à un moment précis, et étant restés stationnaires en dehors de cette période. Des IE plus forts peuvent quant à eux être synonymes de mouvements lors de plusieurs périodes, laissant penser à d'autres besoins comme l'alimentation, ou la recherche de zones de refuge. Les fonctions qui peuvent être attribuées aux mouvements constituant les trois métriques DnT, HR et IE seront discutées plus en détails dans la partie 4.2., en prenant en compte leur temporalité.

Il peut d'ores et déjà être affirmé que les brochets ont besoin de la continuité écologique longitudinale, au même titre que de nombreuses autres espèces holobiotiques. De ce fait, ils doivent être pris en considération dans les travaux de restauration visant à rétablir cette continuité. Étant considérée comme espèce vulnérable (UICN Comité Français, 2019), et ayant une forte valeur halieutique, l'espèce pourrait ainsi être mise en avant dans les projets de restaurations de la continuité longitudinale afin d'inciter les acteurs locaux à agir, comme cela l'a été fait pour la continuité transversale.

L'absence de différence entre mâles et femelles dans les résultats de DnT, HR et IE est en discordance avec les interprétations suggérées par (Mann, 1980), qui décrivait les populations de brochets composées de deux groupes d'individus, l'un constitué principalement de femelles occupant un HR restreint, et l'autre composé principalement d'individus mâles ayant des HR plus grands. Or, les mâles, comme les femelles, se déplacent dans les mêmes zones de reproduction (Keith *et al.*, 2020), d'alimentation, et de refuge. Dès lors, il ne semble qu'aucun des deux sexes n'ait besoin d'effectuer plus de déplacements que l'autre, ou d'occuper de manière plus importante son domaine vital.

La légère tendance à l'augmentation du DnT en fonction de l'âge pourrait être expliquée par une meilleure expérience du déplacement en rivière. Cependant, cette tendance s'inverse pour la classe d'âge la plus âgée 5.8 ans et pourrait également s'expliquer par l'expérience des individus. Les brochets les plus âgés, par leur connaissance du milieu, optimiseraient leurs déplacements en se rendant directement dans les endroits adéquates pour un besoin spécifique limitant ainsi leur DnT.

Une seule classe d'âge semble être concernée par des HR plus élevés : la classe 3.8. Une explication pourrait être que cette classe d'âge est la plus jeune pour laquelle il peut être assuré



avec certitude que tous les individus sont matures (Billard, 1983b; Keith *et al.*, 2020). La période de suivi comprenant la période de reproduction (généralement de février à avril ; Keith *et al.*, 2020), un grand HR pourrait illustrer une première recherche exploratoire des zones de reproduction dans la vie de l'individu. Les brochets plus vieux auraient quant à eux en mémoire une zone de reproduction explorée lors des années précédentes, leur permettant de s'y rendre directement sans parcourir de grandes distances longitudinales, expliquant leurs valeurs plus faibles de HR.

Les régressions linéaires effectuées entre la taille, le poids et le DnT, le HR, l'IE ne montrent aucune relation significative, probablement en raison d'une trop faible représentativité de la diversité des tailles des brochets. Les deux seuls individus se démarquant du reste du groupe par leur taille n'ont pas eu de mouvements très importants, alors que leur contribution à la constitution de la régression linéaire est majeure. Afin d'obtenir des résultats plus pertinents, des *linear mixed-effects models* (LMM) auraient pu être réalisés en choisissant les individus comme effets aléatoires, comme cela a été effectué dans d'autres études de télémétrie (C. Le Pichon *et al.*, 2017).

Le classement des individus par classes de poids et de taille permet d'identifier les classes non représentatives, et ainsi de discerner une nette tendance à la hausse du HR et plus faiblement du DnT avec l'augmentation de la taille et du poids des individus. Grâce à la représentation du *boxplot*, il est flagrant que les individus de moins de 1 kilogramme ont tous un DnT et un HR très restreint. Ce résultat pourrait traduire une plus faible capacité de nage de ces individus plus petits et moins lourds, et ainsi une incapacité à effectuer de grands déplacements. Or, il est primordial pour le maintien des populations que des individus soient aptes à parcourir de grandes distances. Ce sont eux qui peuvent accéder avec le plus d'aisance aux zones de reproduction et accomplir avec succès leurs mouvements de compléments, voire effectuer des mouvements de dispersions vers d'autres populations. De plus, les femelles brochets de grandes tailles pondent une plus grande quantité d'ovules et avec de plus grandes réserves nutritives pour les alevins (Billard, 1983; Keith *et al.*, 2020). Pourtant, la législation en vigueur en France concernant la pêche loisir consiste en une taille minimale de capture, protégeant ainsi les plus petits individus et non les plus grands. Des législations comme la « fenêtre de capture » (Fédération Départementale du Rhône et de la Métropole de Lyon pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, 2021) ont déjà été instaurées dans certains milieux, et semblent être des solutions intéressantes pour maintenir les gros sujets.

Il aurait pu être attendu que les individus avec une forte croissance soient fortement mobiles, ayant une bonne capacité à exploiter l'espace et ses diverses ressources disponibles, notamment en termes d'alimentation. La régression linéaire effectuée ne permet pas de vérifier cette hypothèse, sûrement dû au fait que l'échantillon est composé d'individus avec des croissances peu diversifiées.

Ainsi, hormis la tendance à la hausse du DnT et du HR expliquée partiellement par la taille, le poids et l'âge des individus, les caractéristiques individuelles semblent conditionner dans une moindre mesure la quantité et l'amplitude des déplacements. Comme retenu par Ovidio and



Philippart, 2005, il semble que les brochets puissent adopter une multitude de stratégies de mouvements en fonction de leurs besoins survenant à différentes périodes.

4.3. Déclencheurs environnementaux de la mobilité longitudinale

Comme déjà mis en avant dans d'autres études, les résultats obtenus montrent que le débit semble être l'un des facteurs prépondérants régissant la mise en mouvement des brochets (Gonzalez, 2018). La plupart des mouvements significatifs ont été initiés pour des débits inférieurs à 100 m³/s. Cela peut s'expliquer de plusieurs manières. Il est possible que les conditions d'écoulement au-delà d'un certain débit rendent la nage des individus difficile, et donc que les brochets se mettent moins en mouvement une fois ce débit déjà atteint. Il est également envisageable qu'au-delà d'un certain débit, les individus soient moins détectés par les récepteurs fixes pour trois raisons. Premièrement, ces derniers peuvent perdre en capacité de détection avec l'augmentation du débit (Cousin, 2021). Deuxièmement, les individus peuvent emprunter le lit majeur lorsque le débit plein bord est dépassé ; et troisièmement, la perte des batteries correspond en partie aux périodes de forts débits. Outre les biais méthodologiques, il est flagrant qu'un grand nombre de mouvements significatifs (MS, PMS, RE) sont initiés pour des débits compris entre 50 et 100 m³/s, qui correspondent à des débits intermédiaires entre l'étiage et les débits de débordement au niveau de la zone d'étude. Dans le cas des PMS où leur majorité est initiée en phase ascendante (sur les 7 et 15 jours précédents le début du mouvement), il peut être interprété que les individus commencent leur déplacement longitudinal pour rejoindre les tronçons qui seront fonctionnels au-delà de 100 m³/s pour la reproduction dans les futures zones submergées. Effectuer le déplacement longitudinal avant que le débit soit trop haut leur permettrait ainsi de bénéficier de meilleures conditions de nage. De la même manière, il peut être interprété que pour les RE où leur majorité est initiée en phase descendante, les individus se mettent en mouvement lorsque le débit est redescendu en dessous d'un certain seuil, leur permettant ainsi de bénéficier de conditions plus favorables dans le chenal principal. Aussi, il est possible que la baisse des débits soit synonyme d'exondation des zones de fraies, entraînant les brochets à effectuer un mouvement de retour vers leurs lieux de vie habituel pour le reste de l'année. Le fait que la plupart des brochets se mettent en mouvement pour des variations importantes de débit vient confirmer cette interprétation. Une augmentation brutale du débit pouvant être rapidement suivie d'une longue période de hautes eaux pourrait encourager l'individu à initier son mouvement de migration vers les zones de fraie ou de refuges avant que les conditions de nage ne deviennent trop difficiles. Les mouvements de retours ayant lieu pour de fortes baisses du débit pourraient quant à eux être dus au fait que ce sont les épisodes de crues importants qui sont suivis de baisses du débit prononcées sur de longues périodes. Les individus effectueraient leur mouvement de retour après les épisodes de crues principaux pour lesquels ils ont migré. Ainsi, les variations importantes de débits, positives comme négatives, semblent primordiales pour la dynamique migratoire des individus. Cette étude permet alors de mettre en avant le besoin de maintenir des débits fluctuants, même lorsque ces derniers sont contrôlés, comme c'est le cas sur cette zone d'étude. Les débits doivent suivre une logique naturelle d'augmentation et de diminution, avec des périodes de variations importantes, notamment avant et après les épisodes de crues



principaux pour lesquels l'envoi des zones de fraie et de refuges est possible. Ces variations importantes semblent permettre de générer les stimuli provoquant les déplacements essentiels de migration des brochets.

L'influence de la température comme déclencheur de la mise en mouvement des individus semble aussi être importante. Les PMS semblent être initiés en grande majorité lors des phases descendantes s'établissant sur 7 et 15 jours, et les RE pour des phases ascendantes s'établissant aussi sur 7 et 15 jours. De plus, les PMS sont initiés pour des températures comprises entre 4°C et 12 °C, alors que les RE le sont pour des températures se situant entre 6°C et 14°C. Ces résultats semblent ainsi montrer que la baisse des températures liée à l'entrée dans l'hiver et ainsi dans les températures adéquates à la reproduction (Keith *et al.*, 2020) incite les individus à effectuer leur premier mouvement significatif. Au contraire, il peut être interprété que la hausse des températures, menant à des conditions non-adéquates pour la reproduction, incite les individus à effectuer leur mouvement de retour.

Il semble, donc, exister une combinaison de l'influence du débit et de la température dans le déclenchement de la mobilité des individus. Les hauts débits permettent la submersion des zones de fraie, et les températures entre 7 et 12 °C permettent la ponte et l'éclosion des œufs (Keith *et al.*, 2020). Ainsi, les variations simultanées de ces deux paramètres amenant dans un futur proche à ces bonnes conditions pour la reproduction semble déclencher la mobilité des individus.

La reconduction de ce type de suivi lors d'années avec des conditions hydrologiques et thermiques différentes permettrait de mieux comprendre ces déclencheurs environnementaux et d'aller plus loin dans l'exploration de ce phénomène. L'étude de ces déclencheurs est en enjeu majeur pour la survie des espèces dans les années à venir. Le changement climatique associé à l'aménagement du territoire tend à modifier la temporalité des variations de température et de débits, et pourrait ainsi venir modifier le moment et la qualité des stimuli conditionnant la mise en mouvement des individus.

4.4. Dynamique migratoire longitudinale selon un découpage en phases de la période de suivi

Les résultats de cette partie viennent confirmer ceux de la partie 4.3. Le plus grand nombre d'IMS, d'IPMS et d'IRE a été compté durant la période de crue, montrant l'influence majeure des fluctuations de débit sur les déplacements du brochet. C'est durant cette période que les fluctuations positives et négatives du débit ont été les plus fortes comparé au reste de la durée du suivi. C'est également durant cette période que la reproduction a eu lieu cette année, avec notamment l'observation d'une fraie sur le tronçon d'étude le 02/03/2021. Le nombre d'IPMS durant la période de crue est égal à celui durant la période « avant_crue ». Cependant, étant la première période du suivi, tous les IMS sont considérés comme IPMS lors de la période « avant_crue » - alors que les IPMS durant la période de crue sont des individus qui se sont mis en mouvement seulement à partir de cette période. Or, leur nombre est important. Cela illustre une nouvelle fois l'importance des fortes fluctuations positives des débits comme déclencheurs



de la mobilité des individus. De plus, au sein de la période de crue, c'est lors du pic qui a atteint la plus forte valeur de débit que le plus grand nombre d'IMS a été compté. Néanmoins, lors de chaque autre pic de crue, bien que plus petit, un nombre important d'IMS ont également été comptabilisés. Ainsi, chacune de ces montées des eaux a permis de créer des stimuli enclenchant des déplacements pour différents individus. Il aurait pu être attendu que le plus grand nombre d'individus avec des MS soit compté sur le premier pic de crue, en réponse aux premiers stimuli créés par la première forte variation positive du débit, combinée à la baisse des températures. Le fait que cela ne se soit pas produit est peut-être dû à la temporalité de ce premier pic, arrivé tôt vis-à-vis de la période de reproduction. Effectivement, à la différence de la partie 4.3., cette analyse permet de prendre en compte la temporalité des mouvements, et ainsi d'autres paramètres comme la photopériode. Il n'y a donc pas de réponse unanime de mise en mouvement de l'ensemble des brochets en réponse à une certaine phase d'augmentation du débit ou de baisses de la température.

Dans une moindre mesure, de nombreux individus ont effectué un MS durant la période « avant_crue ». Le plus grand nombre d'individus ayant effectué un MS a eu lieu sur la « Phase 1 » de cette période, lorsqu'une première montée des débits qui ne s'était pas produite depuis plusieurs mois a eu lieu. Cela peut être interprété de plusieurs manières. Les individus ont peut-être réagi à cette montée des eaux comme une entrée dans la période de reproduction nécessitant leur mise en mouvement afin de trouver des zones propices à la fraie. Ou alors, il est également possible que certains individus étaient encore déstabilisés par le marquage ayant eu lieu dans les précédentes semaines. Il a notamment été observé que plusieurs individus étaient retournés à leur point de capture depuis leur point de relâche.

Durant la période « apres_crue », la moitié des individus ayant effectué un MS ont réalisé un RE, mais aucun PMS. Cela laisse penser que certains individus ayant effectué leur migration avant ou pendant la crue retournent au lieu de vie qu'ils occupent le reste de l'année seulement après une certaine période post-crue, et non directement pendant la phase de décrue avec les débits encore hauts. Cela rejoint les interprétations faites au sein de la partie 4.3. Les RE sont principalement initiés pour des débits inférieurs à $100 \text{ m}^3/\text{s}$, et pour les phases descendantes du débit sur le long terme. Le fait qu'il n'y ait aucun individu qui ait initié son premier mouvement significatif durant la période « apres_crue » vient confirmer que les fortes variations de débits, de températures, et les autres conditions réunies durant les périodes précédentes « avant_crue » et « crue » ont d'ores et déjà été déclencheurs de mouvement chez les individus.

De manière générale, il semble exister une dynamique de départ en migration avant et pendant la période de crue, et un retour de cette migration (quand il en existe un) durant et après la période de crue. Néanmoins, la mise en mouvement des brochets en réponse à certaines augmentations ou baisses du débit n'est pas unanime. Il existe de nombreuses exceptions à ce « schéma migratoire », et il est donc risqué d'attribuer avec certitudes une réponse comportementale type avec des conditions environnementales données. Il semble exister des stratégies comportementales variées entre les individus, selon leurs besoins à un moment donné. Pour relater de l'hétérogénéité comportementale inter-individuelle, Ovidio et Philippart, 2005 avaient décrit un comportement migratoire différent par individu. De plus, cette analyse ne



montre que les individus ayant effectué des mouvements supérieurs à 2 kilomètres alors que certains mouvements migratoires s'établissent probablement à des échelles spatiales plus fines. L'échelle spatiale des mouvements dépend probablement de la proximité de l'individu aux ressources et aux zones répondant à ses besoins.

Le sens de migration semble en partie dépendre de là où se trouvent les zones répondant aux besoins de l'individu. Le fait que les individus se soient déplacés en grande majorité en direction de l'amont durant la période de crue semble confirmer que ces mouvements significatifs étaient liés à un comportement de reproduction. Effectivement, d'après les observations durant le suivi et une étude qui a été menée sur la zone, il existe de nombreuses zones de fraie à l'amont, au sein et en dehors du tronçon d'étude, mais elles sont plus rares à l'aval de la zone d'étude (Cemagref, 2003). Ce constat est d'autant plus pertinent que le fleuve devient navigable à l'aval de la zone d'étude, imposant des travaux morphologiques préjudiciable aux zones de fraie des brochets. Cela appuie également l'hypothèse selon laquelle les déplacements longitudinaux des brochets sont primordiaux car ils permettent d'atteindre les tronçons avec les espaces favorables à la reproduction. De plus, il a été montré pour plusieurs espèces de poissons qu'une migration de reproduction en direction de l'amont permettait de compenser la future dérive des larves et des juvéniles aux faibles capacités natatoires en direction de l'aval (Ovidio *et al.*, 1998; Reichard, Jurajda and Ondrackova, 2002; Sonny *et al.*, 2006). Les résultats obtenus permettent de retenir l'idée selon laquelle il existe une stratégie similaire chez le brochet. Ainsi, la mobilité longitudinale semble être une des composantes essentielles de la migration de reproduction du brochet, précédant la mobilité transversale vers le lit majeur et les annexes hydrauliques.

4.5. Détermination de quatre typologies de dynamiques migratoires

Selon l'ACM (*Figure 31*), il semble que la période de premier mouvement soit, dans la plupart des cas, la même que la période où les individus réalisent leurs plus nombreux ainsi que leurs plus grands mouvements. Dans une moindre mesure, il semble aussi que la période de premier mouvement soit souvent la même que celle du retour. De plus, les graphiques individuels montrent que les brochets ne multiplient pas les mouvements significatifs sur de nombreuses périodes différentes. Cela indique que lorsque l'individu se met en mouvement pour la première fois, il semble que ce soit pour réaliser un déplacement déterminant. Le coût énergétique élevé de ces déplacements pourrait donc inciter l'individu à concentrer ses dépenses en énergie sur une période spécifique, propice à l'accomplissement de certains besoins. Cela permet aussi de montrer qu'en dehors de ces périodes concentrées de mouvements, le brochet semble être peu mobile, voire sédentaire. De plus, il n'apparaît pas de relation entre le nombre de mouvements significatifs effectués par individu et une période de suivi spécifique. Ainsi, tous les individus suivis ne concentrent pas tous leurs efforts pour une même période, et donc pour un même besoin.

La classification qui a permis de discriminer les individus en quatre groupes (en ajoutant le groupe des individus sans mouvements) illustre ces différentes stratégies de déplacements.



Les besoins liés aux mouvements des individus du **groupe 1** qui ont majoritairement bougé avant la crue peuvent être de plusieurs natures. Comme évoqué dans la partie 4.4., il est possible que certains individus étaient encore désorientés à la suite du marquage, et que le besoin lié à ce déplacement était de retourner sur leur zone de vie habituelle. Ce besoin ne peut donc pas être qualifié de naturel, il est lié au dispositif méthodologique. Cela pourrait expliquer que certains individus n'ont ensuite pas effectué de mouvements durant la période de reproduction, en ayant déjà alloué une trop grande quantité d'énergie pour retrouver leur lieu de vie initial. Comme expliqué en partie 4.4., peut-être que certains individus ont également réagi à la première hausse du débit et à la baisse de la température en initiant un mouvement longitudinal afin de trouver des zones de reproduction. Ceci peut être interprété de deux manières, soit comme une simple « erreur » de temporalité de la part de l'individu, soit comme une anticipation de la période de reproduction, et des forts débits futurs qui rendront la nage compliquée. La première interprétation semble probable lorsqu'un mouvement de départ est observé à la hausse des débits, suivi d'un retour immédiat à sa localisation initiale. La deuxième interprétation n'est valable que dans le cas où l'individu n'a pas effectué de retour après son premier mouvement sur la période « avant_crue ». C'est le cas de l'individu n°43, qui a remonté la totalité du tronçon d'étude durant le mois d'octobre, et qui a effectué un mouvement de retour à la fin de la période de crue durant la décrue. Enfin, il est également fort probable que ces déplacements hors périodes de reproduction correspondent simplement à la recherche de zones d'habitats favorables, d'alimentation, ou de repos.

Les mouvements du **groupe 2 et 3** qui se sont majoritairement déplacés durant la crue semblent être en lien avec une recherche soit de zones de reproduction, soit de zones de refuges. Ces deux groupes comptent à eux deux 19 individus, ce qui est presque la moitié des individus étudiés. Comme évoqué dans la partie 4.3. et 4.4., c'est durant la période de crue que les conditions hydrologiques et thermiques pour la reproduction des brochets ont été réunies. Comme interprété dans la partie 4.3., les individus de ces deux groupes peuvent avoir réagi aux stimuli liés à la hausse des débits, et à la baisse des températures. Ce qui différencie ces deux groupes, est, que pour l'un les individus ont effectué seulement un mouvement de départ, alors que les autres ont tous effectué un mouvement de départ puis de retour à leur site initial. Plusieurs raisons peuvent expliquer cette différence. Tout d'abord, il est connu que la période de reproduction est périlleuse pour le brochet. Elle se déroule dans des zones submergées et connectées seulement temporairement avec le chenal principal, et ainsi des individus peuvent rester piégés (Gonzalez, 2018). Cela expliquerait une absence de retour de la part de certains individus décédés durant la crue, sachant que la baisse du niveau d'eau a été particulièrement forte cette année, 2021 (comme il peut l'être supposé pour les individus 14, 29 et 39). Une absence de retour au site initial pourrait aussi être expliquée par la présence d'habitats intéressants comme lieu de vie pour l'individu sur le même tronçon sur lequel a eu lieu sa reproduction supposée (comme il peut l'être supposé pour l'individu 20). Ainsi, les stimuli liés à la reproduction permettraient à certains individus de découvrir dans le même temps de nouveaux tronçons avec des habitats attrayants. Une autre hypothèse pourrait être que certains individus aient été prélevés par des pêcheurs avant d'effectuer leur RE, la pêche du brochet ouvrant le 24 avril. Il reste également l'éventualité qu'ils aient effectué un mouvement de retour durant les hautes eaux sans avoir été détectés par les récepteurs fixes. Pour les individus qui ont



effectué un mouvement de retour à leur zone initiale, l'hypothèse la plus probable est que ces individus adoptent une certaine forme de sédentarité et se sont absents de leur zone de vie de manière temporaire pour un besoin bien précis : la reproduction. Une fois ce besoin accompli, une bonne mémoire de l'espace (Braithwaite and De Perera, 2006a; Capra, Plichard, *et al.*, 2017a) leur permettrait de revenir directement sur leur zone de vie. La territorialité du brochet, ainsi que la sédentarité de certains individus hors période de reproduction ont été documentées lors de précédentes études (Fauer, Klipp and Arlinghaus, 2015). Cette sédentarité est probablement liée à la bonne qualité des habitats sur la zone de vie de l'individu, qu'il rejoint rapidement après avoir supposément participé à la reproduction avant qu'un autre individu adulte ne vienne occuper cette même zone. Il serait intéressant d'investiguer si un individu effectuant un mouvement de retour après une migration réadopte ce comportement chaque année ; ou alors, si les individus du groupe 2 et 3 s'interchangent selon les années.

Plusieurs explications sont plausibles concernant le non-mouvement des individus du **groupe 4**. La première est que ces individus n'avaient pas besoin d'effectuer de grands déplacements longitudinaux pour accomplir leurs besoins vitaux, ayant le nécessaire à proximité. La deuxième est que ces individus n'ont pas réagi aux différents stimuli environnementaux, pour des raisons inconnues. Une autre raison pourrait être que certains de ces individus sont morts avant de réaliser un MS. Enfin, il est possible que le mouvement de ces individus n'ait pas été détecté par les récepteurs fixes pour diverses raisons, notamment l'absence de batterie durant une certaine durée de la période de crue. Néanmoins, la détection des mouvements de nombreux individus durant la période de crue a été possible pour les autres groupes.

Ainsi, un regroupement des individus en catégories plus fines que simplement « mobile » ou « non-mobile » a été effectué. Il existe des différences majeures parmi les individus mobiles, et ces trois groupes sont une aide pour appréhender les différentes stratégies adoptées pour différents besoins. Néanmoins, chaque individu correspond à un schéma de déplacement qui lui est propre, difficiles à regrouper au sein de catégories exhaustives. Cela montre une fois de plus qu'il existe forte hétérogénéité comportementale inter-individuelle chez le brochet, qui semble être l'expression de différents besoins s'exprimant à différentes périodes. Ce travail pourrait être complété par d'autres études de suivi avec un maillage d'hydrophone plus fin permettant d'avoir une meilleure vision des schémas migratoire.

4.6. Caractéristiques des individus composant les quatre groupes de typologies de dynamiques migratoires

De manière générale, il semble ne pas exister de différences majeures dans les caractéristiques des individus composant les quatre groupes. Cela rejoint l'idée de la partie 4.2 selon laquelle les déplacements des brochets ne sont pas régis par des besoins particuliers liés à leur sexe, leur taille, leur poids, ou encore leur âge. Cette hétérogénéité s'expliquerait plutôt par des différences de « personnalité » entre individus, comme il a pu être mis en avant sur les truites arc en ciel avec des individus *shy* et *bold* (*Oncorhynchus mykiss* ; Sneddon, 2003), et bien d'autres espèces (Wilson *et al.*, 1993; Toms, Echevarria and Jouandot, 2010; Tariel, Plénet and Luquet, 2020).



Néanmoins, il existe quelques différences chez les individus du groupe 3 ayant effectué un mouvement distinct de départ puis de retour durant l'épisode de crue correspondant à la période de reproduction, comparé aux trois autres groupes. Aucun individu jeune et de moins de 1 kilogramme ne fait partie de ce groupe. Ce comportement pourrait être qualifié de « maîtrisé » et réalisé avec « assurance » dans un but précis et connu par l'individu. Il semble que ces individus se soient déplacés aux bons moments, vers les endroits qu'ils savaient adéquates pour la reproduction. Une fois la reproduction terminée, ils sont directement retournés sur des endroits précis qu'on suppose particulièrement adéquates à occuper comme lieu de vie, dont on peut penser qu'ils se rappelaient la localisation exacte. Ce retour sur ces zones précises leur permet peut-être de devancer les autres individus ayant pour but d'utiliser ce même espace de vie ; certaines études ayant montré que certains brochets sont fortement territoriaux (Eklov, 1992; Harvey, 2009). Il peut alors être interprété que l'âge permet aux individus d'acquérir l'expérience et la connaissance de leur environnement en rapport avec leurs besoins qui interviennent à différents moments de l'année. Ainsi, il semble que les individus avec le plus d'expérience et les meilleures capacités physiques (individus de poids supérieur à 1 kilogramme) peuvent concentrer leur énergie sur des déplacements efficaces, maîtrisés, et avec un objectif précis. Cela a déjà été mis en avant par Dodson, 1988 sur les espèces anadromes, expliquant que la précision des migrations de ces poissons était directement liée à leur expérience et leur histoire de vie. Au sein du même article, il est expliqué que les espèces holobiotiques peuvent aussi acquérir des mécanismes d'orientation basés sur le *spatial learning*, et notamment chez les espèces qui passent toute leur vie au sein d'un espace restreint, ou réalisant des allers-retours entre une zone d'alimentation et une zone de reproduction. Cela semble correspondre à la situation des individus observés au sein du groupe 3. Par ailleurs, il est possible que les individus les plus âgés aient également une meilleure expérience de la nage en condition de forts débits, et également du *timing* de sortie des zones submergées temporairement. Cette expérience leur permettrait ainsi d'avoir plus de réussite dans leur migration de reproduction.

Enfin, il existe un grand nombre de mâles chez les individus du groupe 2, et de femelles pour le groupe 3. Même si cela n'a jamais été démontré, une interprétation pourrait être que les individus femelles, généralement plus grands, adoptent un comportement de plus grande territorialité et sédentarité, et retourneraient ainsi rapidement sur leur lieu de vie après la reproduction. Les brochets mâles, quant à eux, devraient trouver un nouveau lieu de vie après la reproduction. Une autre explication pourrait être issue de leur comportement reproducteur. Un mâle pouvant féconder les ovules de plusieurs femelles pourrait de ce fait rester plus longtemps dans les frayères et ainsi se faire piéger plus facilement à la décrue. Les femelles auraient un temps de résidence dans les frayères plus restreint que les mâles. Ces hypothèses restent à démontrer, et de futures études visant à les tester devraient être menées.



4.7. Analyse de la fonctionnalité de l'annexe de Iles & comparaison avec les déclencheurs environnementaux de la mobilité longitudinale

L'hydrologie de la Seine a été caractérisée par trois pics de hauts débits (supérieur à 150 m³/S), au cours de l'étude. La période centrale de la phase de reproduction s'est trouvée au milieu des deux pics de crue, impliquant de très importantes variations de hauteurs d'eau. Les seuls jours potentiels de pontes ayant un pourcentage de réussite supérieur à 0 % au cours de cette période sont ceux ayant bénéficié de la hausse de débits à l'entame du dernier pic de crue. Les débits au cours des journées de ponte ayant les plus forts pourcentages de réussite étaient inférieurs au module, laissant présager que les substrats de pontes n'étaient pas optimaux et même limités en quantités. Pour cette gamme de débit, seules les zones d'eau calme du lit mineur et les annexes hydrauliques connectées en permanence disposent de substrat pouvant accueillir les œufs de brochets. Les gammes de débit donnant accès aux zones les plus favorables sont celles supérieures aux pleins bords. Pour que la reproduction des brochets puisse pleinement en bénéficier, il faut qu'ils se maintiennent de façon constante pendant les 250 degrés jours nécessaires au développement des larves. Pour améliorer la réussite des journées de ponte à bas débits, il faudrait optimiser l'accès aux milieux annexes sur ces gammes d'écoulements. La réouverture des annexes hydrauliques semble être une des solutions. Pour aller un peu plus loin, lors des restaurations de ce type de milieu, il pourrait être imaginé la mise en place de plateaux emboîtés permettant de maximiser les surfaces de ponte et de mettre à disposition le meilleur substrat pour chaque gamme de débit.

Outre l'accès aux habitats, cette discontinuité du débit au cours de la période de reproduction ne semble pas correspondre aux bons stimuli comportementaux. D'après la partie 4.3, d'importantes hausses ou baisses de débit sont synonymes de nombreux déplacements et sans doute moins de reproduction. Cette hypothèse, laisse penser que la principale période favorable à l'incubation des œufs n'était pas pour la ponte du point de vue comportemental des géniteurs. Laisant ainsi croire que le pourcentage de réussite de la ponte est bien moindre que les estimations issues de la fonctionnalité de la frayère en elle-même. Il semble que l'hydrologie de la zone d'étude était peu favorable à la reproduction si on combine l'aspect comportemental et les conditions environnementales nécessaires au développement des larves.

Toutefois, il est important de noter que cette analyse porte sur un jeu de données composé d'une seule année. Il conviendrait de multiplier ce type d'analyse pour vérifier la récurrence du phénomène. Cela serait d'autant plus pertinent que le débit de la Seine, sur le secteur d'étude, est contrôlé par les Grands lacs réservoirs.

Sur les 70 journées favorables à la ponte des brochets, une grande part n'a pas abouti à cause de la variation des débits (22 / 70). La totalité des journées estimées à 0 % de réussite se sont produites pour des débits supérieurs au plein bord. C'est l'intervalle de débit entre le plein bord et Q2 qui en compte le plus avec un ratio de 14 sur 22, mais c'est aussi celui qui compte le plus de journées potentielles, dont trois ont été estimées à 100 % de réussite. Malgré ces trois journées, le pourcentage moyen de réussite de cet intervalle de débit est de 20.4 %. Si on analyse ces chiffres, il paraît logique que le risque d'exondation des pontes augmente fortement sur les



débites au-delà du plein bord. Pour autant, ce sont eux qui permettent l'accès au substrat le plus favorable pour la ponte et optimisent le rendement lors de l'éclosion. La stabilité des hauts débits sur ces périodes est indispensable pour que les populations de brochet bénéficient d'un taux de rendement maximal lors de l'éclosion. Les aléas de développement des alevins sont très nombreux avec notamment la prédation et le comportement cannibale de l'espèce. Les estimations de survie retrouvées dans la bibliographie font état, pour un milieu fonctionnel, d'un taux survie de 2 % entre la ponte et les brochetons migrants (Chancerel, 2003). Il paraît ainsi très important d'agir sur les milieux pour maximiser le taux survie de cette espèce. L'exondation des pontes apparaît comme l'un des facteurs prépondérants de la mortalité des juvéniles. L'évolution des conditions climatiques associée à la régulation des débits et à l'occupation des sols qui favorise les ruissellements vont dans le sens d'une aggravation de ce facteur de mortalité.

Ce travail c'est porté uniquement sur une frayère, pour aller plus loin, il serait intéressant de mener ce type d'investigations sur la base de relevé LIDAR pour étudier le taux de réussite des reproductions à l'échelle du lit majeur.

5. Discussion générale et conclusion

Cette étude a permis d'analyser avec une grande fiabilité la mobilité longitudinale des brochets. Cela a été possible grâce à l'utilisation de la télémétrie acoustique, qui s'est révélée pertinente pour ce type de milieu relativement profond et vaste. Le grand nombre de brochets marqués a permis de suivre des individus diversifiés, et ainsi de bénéficier de données qui semblent représentatives des déplacements des brochets adultes au sein de ce type de milieu. Le nombre important de détections effectuées pour chaque brochet tout au long du suivi a permis d'utiliser les données de chacun d'entre eux ; ce qui n'avait pas toujours été le cas dans les précédentes études similaires (Grimaud, 2020). Ainsi, l'un des grands apports de ce travail a consisté en la production d'analyses incluant l'échantillon d'individus au complet, les rendant robustes et permettant de tester des hypothèses, là où les autres études s'étaient généralement arrêtées à des descriptions de mouvements individuels (Ovidio and Philippart, 2005; Gonzalez, 2018; Cormont, Gonzalez and Massard, 2020; Grimaud, 2020). La période de suivi s'établissant de début octobre à fin mai a permis de couvrir les déplacements longitudinaux d'une période majeure dans le cycle de vie du brochet : la reproduction. Ainsi, pour chaque individu, les déplacements lors de la période de reproduction ont pu être analysés en comparaison avec les périodes la précédant et la suivant. L'une des autres grandes contributions de ce travail consiste dans le fait que les mouvements ont été analysés dans un contexte de déplacements longitudinaux non contraints, et avec des zones d'habitats et de fraies disponibles sur l'ensemble du tronçon. Ainsi, cette étude peut servir de « témoin naturel » et prend tout son sens au sein du projet de connaissance porté par l'UFBSN en apportant une donnée complémentaire aux autres études.

Cette étude a tout d'abord permis de mettre en avant la forte mobilité longitudinale de nombreux individus, venant contraster l'idée largement admise selon laquelle les brochets sont sédentaires, et permettant de renforcer les études scientifiques déjà menées sur l'espèce



(Chapman and Mackay, 1984; Cook and Bergersen, 1988; Ovidio and Philippart, 2005; Vehanen *et al.*, 2006; Chizinski *et al.*, 2016). Ces résultats viennent mettre en avant le besoin de prendre en compte cette espèce dans les travaux de restauration de la continuité écologique longitudinale, en plus d'être l'espèce emblématique de la continuité transversale. Il semble qu'il y ait une tendance à ce que les grands individus soient particulièrement mobiles, renforçant l'idée selon laquelle il existe un besoin de protéger ces gros sujets.

Deux grandes questions ont animé cette étude, tout d'abord « est-ce que les brochets bougent ; et si oui, lesquels ? », ce qui a amené à la seconde question « quand bougent-ils ? ». D'un point de vue de la préservation de l'espèce, la première question permet de renseigner sur le besoin des brochets de se déplacer longitudinalement, et pour quels individus en priorité. La deuxième question permet de savoir quand et pour quelles conditions l'effort doit être concentré. La réponse est que les brochets semblent bouger en réaction aux fluctuations des variables environnementales, et notamment celles qui ont été testées durant cette étude : le débit et la température. Il a été trouvé que la plupart des individus se mettaient en mouvement pour la première fois lors de fortes fluctuations ascendantes du débit, et d'une baisse de la température sur les 7 et 15 derniers jours avant le déplacement. Lorsque les individus effectuent un mouvement de retour à leur site initial, la majorité d'entre eux l'ont initié pour des débits descendants, et des températures en hausses sur les 15 derniers jours. Cela semble indiquer que les brochets initient des mouvements longitudinaux en réaction à des stimuli liés à leur reproduction.

La temporalité de ces déplacements sur la période de suivi a été prise en compte afin d'affiner cette interprétation. Cela a permis de vérifier en grande partie l'hypothèse selon laquelle la majorité des déplacements longitudinaux étaient initiés en lien avec le besoin de reproduction, afin de supposément trouver des zones favorables à la fraie. Effectivement, la majorité des MS, des PMS et des RE ont été effectués au cours de la phase « crue », durant laquelle l'ensemble des conditions hydrologiques et thermiques étaient réunies pour la reproduction du brochet, venant confirmer les observations individuelles des précédentes études (Ovidio and Philippart, 2005; Gonzalez, 2018). Cette hypothèse semble encore plus probable en raison d'un nombre important d'individus ayant effectué une migration en direction de l'amont, où des zones de fraie du brochet sont présentes en grandes quantités (Cemagref, 2003; Le Pichon, Gorges and Tales, 2011). Aussi, ce sens préférentiel de la migration de reproduction en direction de l'amont suggère qu'une stratégie est mise en place par le brochet afin de compenser la future dérive des larves vers l'aval. Néanmoins, des déplacements hors période de reproduction ont tout de même été observés, relatant de la non-unanimité des réponses individuelles à un schéma migratoire unique, confirmant ainsi les résultats Ovidio et Philippart, 2005. De plus, ils ne sont pas uniquement mobiles en réaction à des stimuli environnementaux liés à la reproduction, mais aussi pour d'autres besoins à différentes périodes de l'année.

La classification de l'échantillon en plusieurs groupes d'individus a alors permis d'identifier, puis, de regrouper les individus au sein de schémas migratoires types. Il existe d'une part, les individus ayant bougé avant la période de crue, soit pour des besoins vitaux non liés à la reproduction, soit par anticipation de la période de reproduction, soit en raison d'une mauvaise



interprétation des stimuli environnementaux s'apparentant au début de la période de reproduction. D'autre part, des individus ont bougé durant la période de crue, probablement pour des besoins de reproduction. Ces individus sont scindés en deux groupes : ceux ayant seulement effectué un aller et ceux ayant effectué un mouvement d'aller, puis de retour à leur site initial. Ce schéma migratoire très caractéristique, avec un départ supposé vers une zone de reproduction, puis un retour vers une zone de vie semble être propre aux individus ayant acquis une certaine expérience de la reproduction, notamment grâce à leur âge. Ce processus d'apprentissage de la migration est déjà bien connu chez les oiseaux migrateurs (Fayet, 2020), et semble être également valable pour les poissons, capables de mémoriser avec précision les différents espaces présents au sein de leur milieu de vie (Odling-Smee and Braithwaite, 2003; Braithwaite and De Perera, 2006; Capra, Plichard, *et al.*, 2017). Enfin, il existe le groupe des individus qui n'ont effectué aucun mouvement significatif. Il peut être supposé que ces individus avaient d'ores et déjà à proximité les ressources et les espaces nécessaires pour répondre à leurs besoins ou que leurs mouvements non pas pu être détectés.

Outre le fait que de nombreux brochets sont fortement mobiles, la première grande conclusion de cette étude est que la mobilité latérale du brochet semble être précédée d'une migration longitudinale vers les zones de reproduction qui est initiée en réponse à des stimuli créés en partie par l'augmentation du débit et de la température. Le deuxième point essentiel de ce travail est que malgré les outils visant à décrire différentes typologies de déplacements, chaque brochet répond à un schéma migratoire qui lui est propre. Cela est dû à diverses stratégies mises en place pour répondre soit à différents besoins vitaux survenant à différents moments, soit à un même besoin (par exemple, la reproduction) mais de différentes manières.

Il manque désormais à ce travail la question « où bougent-ils ? ». Celle-ci permettrait de comprendre l'influence de la répartition spatiale des habitats dans le déplacement des individus. La connaissance combinée de ce que l'individu avait à proximité avant son départ, ce qu'il avait sur son lieu d'arrivée, et quand il a effectué ce mouvement permettrait d'attribuer de manière plus certaine un besoin particulier à ce déplacement. La compréhension du rôle des différents compartiments de l'hydrosystème aux différents moments de la vie du brochet, outre ses zones de fraies déjà connues, permettrait de renforcer les mesures de protection concernant ces espaces, et de mieux appréhender l'écologie de l'espèce de manière générale. Or, pour l'instant, peu d'études ont réussi à combiner les deux questions, « quand » et « où », pour la mobilité longitudinale de cette espèce. Afin de pouvoir répondre à cet enjeu, des compromis méthodologiques devront être faits. La technologie acoustique, avec un fonctionnement en « portail de détection » est très fiable pour comprendre à quel(s) moment(s) les individus effectuent des mouvements longitudinaux, mais est peu précise sur leur localisation. D'autres *designs* méthodologiques visent quant à eux à disposer des nombreux récepteurs au sein d'un espace restreint. Grâce à la superposition des champs de détections de chacun des récepteurs, cela permet de trianguler les émissions des individus, et ainsi de les localiser précisément (Walton-Rabideau *et al.*, 2020). Cependant, ces méthodes ne peuvent être mises en place qu'à l'échelle de petites portions de rivières, et ne sont ainsi pas en mesure de couvrir dans leur totalité certains grands mouvements longitudinaux.



La disposition spatiale des récepteurs rend difficile l'analyse quantitative des déplacements. La prise en compte ou non d'un mouvement dans sa totalité dépend de l'adéquation de son endroit de départ et d'arrivée avec la présence de récepteurs entre et à ces endroits. Par exemple, lorsqu'un individu quitte le tronçon d'étude, une seule partie de son mouvement est couvert, minimisant ainsi l'amplitude de ce déplacement. C'est pourquoi la transformation des données quantitatives en données qualitatives peut s'avérer pertinente. L'inconvénient majeur est que les données qualitatives, traitées de manière descriptive permettent difficilement de tester et de répondre à des hypothèses. L'avantage majeur est qu'elles permettent d'adopter une approche inductive des données, et ainsi de ne pas répondre de manière binaire à des résultats en réalité plus complexes. Ovidio et Philippart, 2005 disaient à propos des études visant à diviser les brochets en seulement deux catégories « migrants » ou « non migrants » : « *It is probably a direct consequence of data-collecting methodologies likely to highlight extreme situations but not always suitable in accounting for tactics of intermediate resource utilisation ... pike seems capable of developing a multitude of behavioural tactics* ».



Bibliographie

- Acou, A. *et al.* (2008) 'Migration pattern of silver eel (*Anguilla anguilla*, L.) in an obstructed river system', *Ecology of Freshwater Fish*, 17(3), pp. 432–442. doi:10.1111/j.1600-0633.2008.00295.x.
- Baker, R. (1978) *The Evolutionary Ecology of Animal Migration*. Hodder and Stoughton. London.
- Banque Hydro (2021) *Fiche QJM (Debits journaliers et mensuels) de la station de Pont-Sur-Seine*.
- Baras, E. and Lucas, M.C. (2001) 'Impacts of man's modifications of river hydrology on the migration of freshwater fishes: a mechanistic perspective', *Ecohydrology and Hydrobiology*, 1(3), pp. 291–304.
- Barnosky, A.D. *et al.* (2011) 'Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?', *Nature*, 471(7336), pp. 51–57. doi:10.1038/nature09678.
- Benitez, J.-P. *et al.* (2015) 'An overview of potamodromous fish upstream movements in medium-sized rivers, by means of fish passes monitoring', *Aquatic Ecology*, 49(4), pp. 481–497. doi:10.1007/s10452-015-9541-4.
- 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', p. 290.
- Billard, R. and Institut national agronomique Paris-Grignon (eds) (1983) *Le Brochet: gestion dans le milieu naturel et élevage: actes du colloque organisé à Grignon (I.N.A. Paris-Grignon), les 9 et 10 septembre 1982 et portant sur la pisciculture et la gestion des populations naturelles de brochet*. Paris: Institut national de la recherche agronomique (Hydrobiologie et aquaculture).
- Braithwaite, V.A. and De Perera, T.B. (2006) 'Short-range orientation in fish: How fish map space', *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 39(1), pp. 37–47. doi:10.1080/10236240600562844.
- Capra, H., Plichard, L., *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, pp. 109–120. doi:10.1016/j.scitotenv.2016.10.155.
- Capra, H., Pella, H., *et al.* (2017) 'Fish learned movements in a large regulated river', in. *10th Symposium for European Freshwater Sciences SEFS*, Olomouc, Czech Republic, p. 24.
- Capra, H., Pella, H. and 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(2), pp. 136–149. doi:10.1111/fme.12272.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F. and Hodgson, J.R. (1985) 'Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity', *BioScience*, 35(10), pp. 634–639. doi:10.2307/1309989.
- Carroll, S.P. and Fox, C.W. (eds) (2008) *Conservation biology: evolution in action*. Oxford ; New York: Oxford University Press.



Cemagref (2003) 'Evaluation de la fonctionnalité des habitats piscicoles dans la plaine de la Bassée'.

Chancerel, F (2003) 'Le brochet biologie et gestion', Conseil supérieur de la pêche.

Chapman, C.A. and Mackay, W.C. (1984) 'Versatility in habitat use by a top aquatic predator, *Esox lucius* L.', *Journal of Fish Biology*, 25(1), pp. 109–115. doi:10.1111/j.1095-8649.1984.tb04855.x.

Chizinski, C.J. *et al.* (2016) 'Different Migratory Strategies of Invasive Common Carp and Native Northern Pike in the American Midwest Suggest an Opportunity for Selective Management Strategies', *North American Journal of Fisheries Management*, 36(4), pp. 769–779. doi:10.1080/02755947.2016.1167141.

Clobert, J. *et al.* (2001) *Dispersal*. Oxford Univ Press. Oxford.

Cook, M.F. and Bergersen, E.P. (1988) 'Movements, Habitat Selection, and Activity Periods of Northern Pike in Eleven Mile Reservoir, Colorado', p. 9.

Cooke, S.J. *et al.* (2013) 'Tracking animals in freshwater with electronic tags: past, present and future', p. 19.

Cooper, J.E. *et al.* (2008) 'Potential effects of spawning habitat changes on the segregation of northern pike (*Esox lucius*) and muskellunge (*E. masquinongy*) in the Upper St. Lawrence River', *Hydrobiologia*, 601(1), pp. 41–53. doi:10.1007/s10750-007-9265-0.

Cormont, S., Gonzalez, G. and Massard, P. (2020) 'Étude comportementale du brochet en vallée de Meuse', p. 126.

Cousin, B. (2021) *Mise en place d'un dispositif de télémétrie acoustique en milieu lotique pour investiguer les déplacements transversaux et longitudinaux du brochet commun (Esox lucius)*. Université Lumière Lyon 2.

Crane, D.P. *et al.* (2015) 'Muskellunge and Northern Pike Ecology and Management: Important Issues and Research Needs', *Fisheries*, 40(6), pp. 258–267. doi:10.1080/03632415.2015.1038382.

Dodson, J.J. (1988) 'The nature and role of learning in the orientation and migratory behavior of fishes', *Environmental Biology of Fishes*, 23(3), pp. 161–182. doi:10.1007/BF00004908.

Donnelly, R.E., Caffrey, J.M. and Tierney, D.M. (1998) 'Movements of a bream (*Abramis brama* (L.)), rudd × bream hybrid, tench (*Tinca tinca* (L.)) and pike (*Esox lucius* (L.)) in an Irish canal habitat', *Hydrobiologia*, 371/372, pp. 305–308. doi:10.1023/A:1017083423786.

Dynesius, M. and Nilsson, C. (1994) 'Fragmentation and Flow Regulation of River Systems in the Northern Third of the World', *Science*, 266(5186), pp. 753–762. doi:10.1126/science.266.5186.753.

Eklov, P. (1992) 'Group foraging versus solitary foraging efficiency in piscivorous predators : the perch, *Perca fluviatilis*, and pike, *Esox lucius*, patterns', *Animal Behaviour*, p. 14.



- Farrell, J.M. *et al.* (1996) 'Egg Distribution and Spawning Habitat of Northern Pike and Muskellunge in a St. Lawrence River Marsh, New York', *Transactions of the American Fisheries Society*, 125(1), p. 7.
- Fauer, F., Klipp, E. and Arlinghaus, R. (2015) 'Modellierungsansatz zur Entstehung von Territorien bei wilden Hechten', p. 42.
- Fayet, A.L. (2020) 'Exploration and refinement of migratory routes in long-lived birds', *Journal of Animal Ecology*. Edited by J. Gill, 89(1), pp. 16–19. doi:10.1111/1365-2656.13162.
- Fédération départementale de l'Aube pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique (2015) 'Recensement des annexes hydrauliques'.
- Fédération départementale de l'Aube pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique (en cours) 'PDPG - Plan départemental de protection du milieu aquatique et de Gestion des ressources piscicoles'.
- Fédération Départementale du Rhône et de la Métropole de Lyon pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique (2021) 'Fenêtre de capture', *Site internet de la Fédération de Pêche du Rhône et la Métropole de Lyon*. Available at: <http://www.peche69.fr/3322-fenetre-de-capture.htm>.
- Foubert, A. *et al.* (2019) 'Modeling the effective spawning and nursery habitats of northern pike within a large spatiotemporally variable river landscape (St. Lawrence River, Canada)', *Limnology and Oceanography*, 64(2), pp. 803–819. doi:10.1002/lno.11075.
- Foubert, A. *et al.* (2020) 'How intensive agricultural practices and flow regulation are threatening fish spawning habitats and their connectivity in the St. Lawrence River floodplain, Canada', *Landscape Ecology*, 35(5), pp. 1229–1247. doi:10.1007/s10980-020-00996-9.
- Frechette, D.M. *et al.* (2018) 'Understanding summertime thermal refuge use by adult Atlantic salmon using remote sensing, river temperature monitoring, and acoustic telemetry', *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 75(11), pp. 1999–2010. doi:10.1139/cjfas-2017-0422.
- Gleick, P.H. (2003) 'Global Freshwater Resources: Soft-Path Solutions for the 21st Century', *Science*, 302(5650), pp. 1524–1528. doi:10.1126/science.1089967.
- Gonzalez, G. (2018) 'Étude comportementale du brochet en vallée de Meuse'.
- Górski, K. *et al.* (2011) 'Fish recruitment in a large, temperate floodplain: the importance of annual flooding, temperature and habitat complexity: Fish recruitment in a large, temperate floodplain', *Freshwater Biology*, 56(11), pp. 2210–2225. doi:10.1111/j.1365-2427.2011.02647.x.
- Grimaud, M. (2020) *Étude du brochet (Esox lucius) et de ses frayères sur la Seine*. MONTEREAU SUR LE JARD: Fédération de Seine-et-Marne pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique.
- Hall, C.J., Jordaan, A. and Frisk, M.G. (2011) 'The historic influence of dams on diadromous fish habitat with a focus on river herring and hydrologic longitudinal connectivity', *Landscape Ecology*, 26(1), pp. 95–107. doi:10.1007/s10980-010-9539-1.



- Harvey, B. (2009) 'A Biological Synopsis of Northern Pike (*Esox Lucius*)', p. 39.
- Karp, C. (2014) 'Research Project: Summary of Freshwater Fisheries Telemetry Methods PRIORITAIRE', p. 24.
- Keith, P. *et al.* (2020) *Les poissons d'eau douce de France*.
- Keith, P. and Allardi, J. (1996) 'Endangered freshwater fish: The situation in France', in Kirchhofer, A. and Hefti, D. (eds) *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. Basel: Birkhäuser Basel, pp. 35–54. doi:10.1007/978-3-0348-9014-4_5.
- Kemp, P.S. and O'Hanley, J.R. (2010) 'Procedures for evaluating and prioritising the removal of fish passage barriers: a synthesis: EVALUATION OF FISH PASSAGE BARRIERS', *Fisheries Management and Ecology*, p. no-no. doi:10.1111/j.1365-2400.2010.00751.x.
- King, A.J., Humphries, P. and Lake, P.S. (2003) 'Fish recruitment on floodplains: the roles of patterns of flooding and life history characteristics', 60, p. 14.
- Kreitmman, L. (1932) 'La vitesse de nage des poissons', *Bulletin Français de Pisciculture*, (54), pp. 186–197. doi:10.1051/kmae:1932003.
- Le Pichon, Céline *et al.* (2017) 'Effets du réseau routier sur la connectivité des frayères du grand brochet (*Esox lucius*) au lac Saint-Pierre (fleuve Saint-Laurent, Canada)', *Le Naturaliste canadien*, 142(1), pp. 78–91. doi:10.7202/1042016ar.
- Le Pichon, C. *et al.* (2017) 'Summer use of the tidal freshwaters of the River Seine by three estuarine fish: Coupling telemetry and GIS spatial analysis', *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 196, pp. 83–96. doi:10.1016/j.ecss.2017.06.028.
- Le Pichon, C., Gorges, G. and Tales, E. (2011) 'Accessibilité des frayères à brochet dans une plaine alluviale de la Seine: La Bassée', *Zones Humides Infos*, pp. 8–9. doi:hal-02414582.
- Lê, S., Josse, J. and Husson, F. (2008) *FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis*.
- Lennox, R.J. *et al.* (2021) 'A role for lakes in revealing the nature of animal movement using high dimensional telemetry systems', *Movement Ecology*, 9(1), p. 40. doi:10.1186/s40462-021-00244-y.
- Lucas, M.C. and Baras, E. (2008) *Migration of Freshwater Fishes*. Blackwell Science. Osney Mead, Oxford.
- Magalhães Lopes, J. *et al.* (2018) 'Influence of rainfall, hydrological fluctuations, and lunar phase on spawning migration timing of the Neotropical fish *Prochilodus costatus*', *Hydrobiologia*, 818(1), pp. 145–161. doi:10.1007/s10750-018-3601-4.
- Mann, R.H.K. (1980) 'The Numbers and Production of Pike (*Esox lucius*) in Two Dorset Rivers', *The Journal of Animal Ecology*, 49(3), p. 899. doi:10.2307/4234.
- Massa, E.A. and Farrell, J.M. (2020) 'Improving Habitat Connectivity in a Typha-Dominated Wetland Shows Increased Larval Northern Pike Survival', *Wetlands*, 40(2), pp. 273–286. doi:10.1007/s13157-019-01177-4.



- McMichael, G.A. *et al.* (2010) 'The Juvenile Salmon Acoustic Telemetry System: A New Tool', *Fisheries*, 35(1), pp. 9–22. doi:10.1577/1548-8446-35.1.9.
- Meybeck, M. (2003) 'Global analysis of river systems: from Earth system controls to Anthropocene syndromes', *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. Edited by M. Falkenmark and C. Folke, 358(1440), pp. 1935–1955. doi:10.1098/rstb.2003.1379.
- Mingelbier, M., Brodeur, P. and 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(1), pp. 55–69. doi:10.1007/s10750-007-9266-z.
- Monfort, O. (1995) *Aide à la détermination d'un débit écologique de référence en milieu potamique par la modélisation de l'habitat d'une espèce-clé : le brochet*. Mémoire de Stage. Université Paris XII- Val de Marne, p. 72.
- Nathan, R. *et al.* (2008) 'A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(49), pp. 19052–19059. doi:10.1073/pnas.0800375105.
- Odling-Smee, L. and Braithwaite, V.A. (2003) 'The role of learning in fish orientation', *Fish and Fisheries*, 4(3), pp. 235–246. doi:10.1046/j.1467-2979.2003.00127.x.
- Oele, D.L., Derek Hogan, J. and McIntyre, P.B. (2015) 'Chemical tracking of northern pike migrations: If we restore access to breeding habitat, will they come?', *Journal of Great Lakes Research*, 41(3), pp. 853–861. doi:10.1016/j.jglr.2015.05.003.
- Ovidio, M. *et al.* (1998) 'Environmental unpredictability rules the autumn migration of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Belgian Ardennes', in Lagardère, J.-P., Anras, M.-L.B., and Claireaux, G. (eds) *Advances in Invertebrates and Fish Telemetry*. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 263–274. doi:10.1007/978-94-011-5090-3_30.
- Ovidio, M. *et al.* (2009) 'Movement behaviour of the small benthic Rhine sculpin *Cottus rhenanus* (Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005) as revealed by radio-telemetry and pit-tagging', *Hydrobiologia*, 636(1), pp. 119–128. doi:10.1007/s10750-009-9941-3.
- Ovidio, M. *et al.* (2013) 'A bit of quiet between the migrations: the resting life of the European eel during their freshwater growth phase in a small stream', *Aquatic Ecology*, 47(3), pp. 291–301. doi:10.1007/s10452-013-9444-1.
- Ovidio, M. and Philippart, J.-C. (2002) 'The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish', in Thorstad, E.B., Fleming, I.A., and Næsje, T.F. (eds) *Aquatic Telemetry*. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 55–69. doi:10.1007/978-94-017-0771-8_8.
- Ovidio, M. and Philippart, J.C. (2005) 'Long range seasonal movements of northern pike (*Esox lucius* L.) in the barbel zone of the River Ourthe (River Meuse basin, Belgium)', p. 12.
- Pauwels, I.S. *et al.* (2017) 'Habitat use and preference of adult pike (*Esox lucius* L.) in an anthropogenically impacted lowland river', *Limnologia*, 62, pp. 151–160. doi:10.1016/j.limno.2016.10.001.



- Peat, T.B. *et al.* (2016) 'Comparative thermal biology and depth distribution of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) and northern pike (*Esox lucius*) in an urban harbour of the Laurentian Great Lakes', *Canadian Journal of Zoology*, 94(11), pp. 767–776. doi:10.1139/cjz-2016-0053.
- Phelps, Q.E. *et al.* (2015) 'Temporary connectivity: the relative benefits of large river floodplain inundation in the lower Mississippi River', *Restoration Ecology*, 23(1), pp. 53–56. doi:10.1111/rec.12119.
- Poff, N.L. and Ward, J.V. (1989) 'Implications of Streamflow Variability and Predictability for Lotic Community Structure: A Regional Analysis of Streamflow Patterns', *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46(10), pp. 1805–1818. doi:10.1139/f89-228.
- Primack, R.B. (2012) *Biologie de la conservation: cours et applications*. Paris: Dunod.
- Quinn, T.P. and Adams, D.J. (1996) 'Environmental Changes Affecting the Migratory Timing of American Shad and Sockeye Salmon', *Ecology*, 77(4), pp. 1151–1162. doi:10.2307/2265584.
- R Core Team (2017) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. Available at: URL <https://www.R-project.org/>.
- Radinger, J. and Wolter, C. (2014) 'Patterns and predictors of fish dispersal in rivers', *Fish and Fisheries*, 15(3), pp. 456–473. doi:10.1111/faf.12028.
- Reichard, M., Jurajda, P. and Ondrackova, M. (2002) 'The effect of light intensity on the drift of young-of-the-year cyprinid fishes', *Journal of Fish Biology*, 61(4), pp. 1063–1066. doi:10.1111/j.1095-8649.2002.tb01866.x.
- Rooney *et al.* (2015) 'Behaviour of sea lamprey (*Petromyzon marinus* L.) at man-made obstacles during upriver spawning migration: use of telemetry to assess efficacy of weir modifications for improved passage', *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, 115B(2), p. 125. doi:10.3318/bioe.2015.14.
- Roscoe, D.W. and Hinch, S.G. (2010) 'Effectiveness monitoring of fish passage facilities: historical trends, geographic patterns and future directions', *Fish and Fisheries*, 11(1), pp. 12–33. doi:10.1111/j.1467-2979.2009.00333.x.
- Rosenfeld, J. (2003) 'Assessing the Habitat Requirements of Stream Fishes: An Overview and Evaluation of Different Approaches', *Transactions of the American Fisheries Society*, 132(5), pp. 953–968. doi:10.1577/T01-126.
- Schaeffer, E.M. *et al.* (2020) 'Muskellunge Spatial Ecology in the St. Louis River Estuary and Southwestern Lake Superior', *Transactions of the American Fisheries Society*, p. tafs.10265. doi:10.1002/tafs.10265.
- Schiemer, F. *et al.* (2001) 'The "inshore retention concept" and its significance for large rivers', *River Systems*, 12(2–4), pp. 509–516. doi:10.1127/lr/12/2001/509.
- Seine Grands Lacs, Etablissement Public Territorial de Bassin (2021) <https://www.seinegrandslacs.fr/>.



- Slavík, O. *et al.* (2012) 'Brown Trout Spawning Migration in Fragmented Central European Headwaters: Effect of Isolation by Artificial Obstacles and the Moon Phase', *Transactions of the American Fisheries Society*, 141(3), pp. 673–680. doi:10.1080/00028487.2012.675897.
- Sneddon, L.U. (2003) 'The bold and the shy: individual differences in rainbow trout: BOLD AND SHY TROUT', *Journal of Fish Biology*, 62(4), pp. 971–975. doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00084.x.
- Sonny, D. *et al.* (2006) 'Inter-annual and diel patterns of the drift of cyprinid fishes in a small tributary of the River Meuse', *Folia Zoologica*, 55(1), pp. 75–85.
- Swingland, I. and Greenwood, P. (1983) *The Ecology of Animal Movement*. Clarendon. Oxford, England.
- Tariel, J., Plénet, S. and Luquet, E. (2020) 'How do developmental and parental exposures to predation affect personality and immediate behavioural plasticity in the snail *Physa acuta* ?', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1941), p. 20201761. doi:10.1098/rspb.2020.1761.
- Thorstad, E.B. *et al.* (2008) 'Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts', *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18(4), pp. 345–371. doi:10.1007/s11160-007-9076-4.
- Thorstad, E.B. *et al.* (2014) 'The Use of Electronic Tags in Fish Research – An Overview of Fish Telemetry Methods PRIORITAIRE', *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 13(5). doi:10.4194/1303-2712-v13_5_13.
- Toms, C.N., Echevarria, D.J. and Jouandot, D.J. (2010) 'A Methodological Review of Personality-Related Studies in Fish: Focus on the Shy-Bold Axis of Behavior', *International Journal of Comparative Psychology*, p. 26.
- UICN Comité Français (2019) 'La Liste rouge des espèces menacées en France'.
- Vehanen, T. *et al.* (2006) 'Patterns of movement of adult northern pike (*Esox lucius* L.) in a regulated river', *Ecology of Freshwater Fish*, 15(2), pp. 154–160. doi:10.1111/j.1600-0633.2006.00151.x.
- Verneaux, J. (1973) *Cours d'eau de Franche-Comté (Massif du Jura). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de bioty-pologie*. Université de Besançon.
- Vörösmarty, C.J. *et al.* (2010) 'Global threats to human water security and river biodiversity', *Nature*, 467(7315), pp. 555–561. doi:10.1038/nature09440.
- Walton-Rabideau, S.E. *et al.* (2020) 'Spatiotemporal ecology of juvenile Muskellunge (*Esox masquinongy*) and Northern Pike (*Esox lucius*) in upper St. Lawrence River nursery bays during their inaugural fall and winter', *Ecology of Freshwater Fish*, 29(2), pp. 346–363. doi:10.1111/eff.12519.
- Westrelin, S. *et al.* (2018) 'Habitat use and preference of adult perch (*Perca fluviatilis* L.) in a deep reservoir: variations with seasons, water levels and individuals', *Hydrobiologia*, 809(1), pp. 121–139. doi:10.1007/s10750-017-3454-2.



Wickham, H. (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Available at: <https://ggplot2.tidyverse.org>.

Wilson, D.S. *et al.* (1993) 'Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait.', *Journal of Comparative Psychology*, 107(3), pp. 250–260. doi:10.1037/0735-7036.107.3.250.

Winter, J.D. (1983) *Underwater biotelemetry*. Nielsen, L. A. and Johnson, D. L. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society (Fisheries Techniques).

