



Doctorat ParisTech

THÈSE

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L'Institut des Sciences et Industries
du Vivant et de l'Environnement**

(AgroParisTech)

Spécialité : Sciences de l'Environnement

présentée et soutenue publiquement par

Gwenaëlle FAHRNER

le 9 décembre 2010

Typologie des impacts potentiels des ouvrages hydroélectriques sur les populations de truite situées en aval

Directeur de thèse : **Yves SOUCHON**

Co-encadrement de la thèse : **Véronique GOURAUD**

Jury

M. Armin PETER, directeur de recherche, group Restauration Ecology, EAWAG
M. Philippe BOËT, directeur de recherche, équipe Ecosystèmes Estuariens, Cemagref Bordeaux
Mme Agnès BARILLIER, Ingénieur expert, EDF CIH
M. Philippe BARAN, ingénieur de recherche, IMFT, ONEMA
Mme Véronique GOURAUD, ingénieur chercheur, LNHE, EDF R&D
M. Yves SOUCHON, directeur de recherche, LHQ, Cemagref Lyon

Rapporteur
Rapporteur
Examineur
Examineur
Co-encadrante
Directeur

Doctorat ParisTech

T H È S E

pour obtenir le grade de docteur délivré par

**L'Institut des Sciences et Industries
du Vivant et de l'Environnement**

(AgroParisTech)

Spécialité : Sciences de l'Environnement

présentée et soutenue publiquement par

Gwenaëlle FAHRNER

le 9 décembre 2010

**Typologie des impacts potentiels des ouvrages
hydroélectriques sur les populations de truite situées en aval**

Directeur de thèse : **Yves SOUCHON**

Co-encadrement de la thèse : **Véronique GOURAUD**

Jury

M. Armin PETER, directeur de recherche, group Restauration Ecology, EAWAG

M. Philippe BOËT, directeur de recherche, équipe Ecosystèmes Estuariens, Cemagref Bordeaux

Mme Agnès BARILLIER, Ingénieur expert, EDF CIH

M. Philippe BARAN, ingénieur de recherche, IMFT, ONEMA

Mme Véronique GOURAUD, ingénieur chercheur, LNHE, EDF R&D

M. Yves SOUCHON, directeur de recherche, LHQ, Cemagref Lyon

Rapporteur

Rapporteur

Examineur

Examineur

Co-encadrante

Directeur

REMERCIEMENTS

Voici enfin venu le moment de remercier tous ceux qui ont contribué de très près, d'un peu moins près ou d'un peu plus loin à l'aboutissement de cette thèse, et ils furent nombreux... !

Je voudrais commencer par quelqu'un qui y a contribué de très très près et sans qui ce travail n'aurait probablement jamais abouti. Véronique GOURAUD m'a accompagnée, conseillée et encouragée dans les moments les plus difficiles. Toujours à l'écoute, elle a su me guider et me faire bénéficier de son expérience tout en m'accordant sa confiance. Je suis sa première thésarde, et je peux d'ores et déjà affirmer que les prochains sur la liste sont de vrais chanceux. Véro, merci de ton soutien, de ta faculté à toujours voir les choses du bon côté, c'est tout ce dont j'avais besoin !

Je remercie également sincèrement Yves SOUCHON, mon directeur de thèse, qui a encadré ce travail d'un peu plus loin, mais en étant toujours très disponible. J'ai pu profiter de sa grande expérience et de ses conseils avisés pour mieux mettre en perspective mes travaux et sortir la tête du guidon, comme on dit !

Armin PETER et Philippe BOËT ont accepté d'évaluer mes travaux de recherche en étant rapporteurs de cette thèse, qu'ils en soient ici remerciés. Je suis aussi reconnaissante à Agnès BARILLIER et Philippe BARAN d'avoir accepté de faire partie de mon jury.

Je remercie les membres de mon comité de thèse, Alain POIREL, Alexis CHAMPIGNEULLE, Bertrand VILLENEUVE, Nicolas ROSET et Puy LIM qui, grâce à leurs compétences complémentaires, m'ont aidé à orienter mes travaux, ou se sont même directement investis dans mes recherches.

Je souhaite remercier Pascal POULHE, chef de groupe à EDF, qui m'a accueillie dans son équipe en me faisant sentir que j'y avais toute ma place.

Un grand merci aussi à l'équipe Mesures en nature, Paul, Lamine, Bruno et Gérard, avec qui j'ai partagé d'efficaces et agréables moments sur le terrain. Au bureau, c'est grâce aux filles de la pause thé/chocolat que les journées ont défilé dans la bonne humeur : merci à Julie, Sylvaine, Laure, Eve, Catherine, Anne-Sophie et Cécile. Je remercie en particulier Sophie, qui a partagé ses journées avec moi dans le bocal, au coin de notre aquarium ! Avant elle et au commencement, Laurence m'a accueillie, je lui suis sincèrement reconnaissante de m'avoir permis de m'intégrer aussi facilement à l'équipe grâce à son amitié mais aussi son enthousiasme pour l'hydrobiologie ; et puis merci de m'avoir laissé un petit coin de ton bureau à la fin !

Ce travail n'aurait pas été possible sans de nombreuses collaborations avec des personnes d'horizons diverses et variés : merci à Jean-Marc LASCAUX d'ECOGEA, à Marc DELACOSTE de la Fédé65, à toute l'équipe du LHQ, Nicolas, Martial, Laurent, Nolwenn, Hervé et André, à Eric SAUQUET et Frédéric GOB Cemagrefiens eux-aussi.

Oui mais voilà, ce travail de longue haleine a aussi nécessité des moments de détente et d'évasion. Et pour ça je dois bien le dire mettre la tête sous l'eau m'a bien aidée ! Mais surtout parce que je l'ai partagé avec David, Franz, Jon, Franky, Caro, Io, Anaïs, Mag,

Romain, Amir, Seb, Bruno et Clara... et tous les autres. Mille merci pour ces bons et beaux moments d'amitié et d'émerveillement partagés.

Un spécial thank à Johanne, mon amie de toujours, qui m'a offert un toit et des bons moments à Lyon à chacun de mes passages.

Je remercie mes parents du fond du cœur, pour leur soutien et leurs encouragements tout au long de ma thèse. Merci surtout de m'avoir appris à être curieuse de tout, ce qui m'a amené où je suis aujourd'hui.

Une pensée spéciale pour B. dont la présence a été un soutien plus qu'on ne pourrait l'imaginer.

Mes derniers remerciements, mais certainement les plus importants, seront pour YBB. Le remercier semble dérisoire tant il m'a encouragée et soutenue, tant il a été patient et compréhensif. Merci merci merci !

*A ma grand-mère Edith
A François, pour tout*

RESUME

Les recherches menées sur les populations de truite à l'aval des barrages ont mis en évidence l'influence de nombreuses contraintes naturelles. Ces contraintes agissent à différentes échelles spatio-temporelles. Partant de ce constat, une approche développée en 3 temps a été développée afin de mieux caractériser le contexte physio-géographique dans lequel sont implantés les tronçons court-circuités (TCC) à débit réservé ; cela permet une meilleure évaluation de l'impact relatif des ouvrages hydroélectriques.

Dans un premier temps, une analyse de la dynamique de 3 populations de truite (*Salmo trutta*), combinée à une analyse multi-sites (53 sites) des relations entre les populations et leur cadre d'habitat physique en TCC, ont mis en évidence différents éléments structurants. Le premier filtre est la largeur du cours d'eau. A cela se surimpose un forçage par les crues naturelles. En outre, le niveau de fragmentation du réseau hydrographique lié à la taille du barrage influence la variabilité du stade juvénile, tandis que le degré de reconstitution du débit le long du TCC détermine en partie l'abondance de truite.

Dans un second temps, le travail a consisté à caractériser pour l'ensemble du parc hydroélectrique EDF le cadre géophysique général dans lequel s'inscrivent les différents types de tronçons de cours d'eau salmonicoles soumis à l'influence d'ouvrages hydroélectriques. 15 types ont ainsi été définis sur la base de leur appartenance à l'un des trois massifs Alpes, Pyrénées et Massif Central, de la combinaison de 2 caractéristiques hydromorphologiques majeures (pente et module), et du régime hydrosédimentaire.

Finalement, le croisement des connaissances générales issues de la littérature sur les impacts des ouvrages sur les populations de truite, des connaissances spécifiques acquises via l'analyse multi-sites avec les types de situation ouvrages/milieu permet de tirer des enseignements généraux sur les sensibilités *a priori* des habitats des cours d'eau d'une région. Ces résultats permettent de construire un cadre d'évaluation des risques écologiques pour les populations de truite en TCC : ce cadre évalue le risque lié à un ouvrage donné qui se surimpose à des forçages physiques naturels préexistants définis par le type d'appartenance.

Mots clefs : truite commune, *Salmo trutta*, dynamique de population, habitat physique, typologie, tronçon court-circuité, débit réservé, cadre d'évaluation des risques écologiques

ABSTRACT

Research conducted on Brown trout populations downstream of impoundments has showed the influence of several natural constraints. Based on this evidence, a 3-steps approach was developed in order to better characterize the physical and geographic context of regulated reaches with minimum instream flow. This allows for a better assessment of hydroelectric facilities relative impact.

First, population dynamics analysis of 3 Brown trout (*Salmo trutta*) populations, along with a multiple-sites analysis (53 stations) of relationships between by-passed sections populations and their physical habitat template, showed several structuring factors. The first filter is stream width. On top of that, natural flood events constrain the populations. Furthermore, habitat fragmentation related to the size of each dam affects juveniles variability, while flow replenishment along the bypassed section partly determines trout abundance.

The second step consisted in characterizing the physical habitat in which the different salmonid regulated reaches are to be found, for the entire hydroelectric EDF (Electricité de France) facilities. 15 types were established, based on their mountain range (Alps, Pyrénées and Massif Central), on the combination of two major hydromorphological variables (stream gradient and mean annual streamflow), and on the flow-sediment regime.

Finally, literature general knowledge on impacts of impoundments on trout populations and specific knowledge from the multiple-sites analysis were combined with the different types of regulated reaches physical habitats. General knowledge on stream habitats sensitivity of a given area can be gained from this combination. Using these results, it is possible to build an ecological risk assessment framework for bypassed reaches trout populations : this framework assess the risk related to a given impoundment, risk which comes on top of preexisting physical natural constraints defined according to the type the reaches belong to.

Key words : Brown trout, *Salmo trutta*, population dynamics, physical habitat, typology, regulated reach, minimum instream flow, ecological risk assessment framework

AVANT-PROPOS : ORGANISATION DE LA THESE

Ce manuscrit comporte une synthèse des travaux menés suivis des articles publiés ou en préparation en relation avec ces travaux.

La synthèse est structurée autour des 3 axes principaux de la démarche: 1/ Analyse des facteurs physiques structurant les populations de truite au voisinage des ouvrages hydroélectriques, en lien ou non avec leur fonctionnement 2/ Construction d'une typologie des tronçons court-circuités EDF à l'échelle du territoire 3/ Caractérisation des sensibilités *a priori* des habitats des cours d'eau à la présence et au fonctionnement des ouvrages hydroélectriques. Les principaux résultats dans cette synthèse font référence aux 5 articles. L'axe 1 s'appuie sur les articles A1, A2, A3 et A4. L'axe 2 s'appuie sur les résultats de l'article A5. Le titre des chapitres inclue le numéro du ou des articles auxquels ils se réfèrent.

TABLE DES MATIERES

I. SYNTHÈSE.....	13
INTRODUCTION.....	15
1. RELATIONS ENTRE LES POPULATIONS DE TRUITE ET LE MILIEU PHYSIQUE EN TCC	19
1 Analyse de 3 sites à l'échelle locale : compréhension fine des mécanismes de régulation des populations de truite en TCC (A1 et A2).....	19
2 Analyse multi-sites des mécanismes de régulation des populations de truite en milieu naturel et en TCC.....	25
2.1 Variabilité observée des populations de truite dans les 3 massifs Alpes, Pyrénées, Massif Central (A3).....	25
2.2 Y'a-t-il un forçage extérieur commun aux populations étudiées, et qui les synchronise ? (A4).....	31
2.3 Comment les paramètres du milieu expliquent-ils la variabilité des populations ? (A3) 34	
2. CONSTRUCTION D'UNE TYPOLOGIE DES TCC SALMONICOLES EN FONCTION DE LEUR CADRE PHYSIQUE (A5).....	37
1 Données.....	37
2 Construction de la typologie des cadres physiques des TCC salmonicoles.....	39
3 Description des types obtenus.....	40
4 Description de la variabilité des ouvrages au sein de chaque type.....	41
3. TYPOLOGIE DES IMPACTS POTENTIELS DES OUVRAGES PAR TYPE DE TCC43	
1 Typologie des impacts potentiels des ouvrages sur les populations salmonicoles, en fonction de leurs caractéristiques propres et du milieu récepteur.....	43
1.1 Sensibilité du milieu récepteur.....	43
1.2 Nature et sévérité des perturbations induites par les ouvrages en fonction du type de milieu récepteur.....	44
2 Trame d'analyse pour l'étude de l'impact d'un ouvrage donné sur les populations de truite	47
2.1 Caractérisation du système d'étude	47
2.2 Identification des risques écologiques potentiels.....	47
2.3 Evaluation de l'impact et identification des leviers d'action.....	48
DISCUSSION - PERSPECTIVES.....	49
1 Fonctionnement des populations de truite : dynamique, résilience en lien avec les paramètres du milieu.....	49
2 Combinaison d'une analyse biologique multi-sites et d'une typologie abiotique pour définir un nouveau type d'approche.....	53
3 Perspectives : élargissement de la démarche à d'autres impacts hydroélectriques et à d'autres écosystèmes.....	54
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	55

II. ARTICLES 61

A1 : Long-term simulations of the dynamics of trout populations on river reaches bypassed by hydroelectric installations - analysis of the impact of different hydrological scenarios. Gouraud, V., Capra, H., Sabaton, C. , Tissot, L., Lim, P., Vandewalle, F., Fahrner, G. and Souchon, Y. (2008). *River Research And Applications*, 24: 1185–1205 63

A2 : Environmental flow regimes based on natural flow regime: myth or reality for trout population dynamics? Gouraud, V., Capra, H., Fahrner, G., Tissot, L. and Souchon, Y. (2009). In *Proceedings of the 7th International Conference on Ecohydraulics*, Concepcion, Chile. 87

A3 : Analyse multi-sites de la réponse de populations de truite à différents cadres d’habitat physique – quelle est la distorsion induite par les ouvrages hydroélectriques. Fahrner, G., Gouraud, V. et Souchon, Y. MS en préparation pour soumission à *River Research and Applications*. 101

A4 : Spatial scale and degree of synchrony in brown trout (*salmo trutta*) population dynamics. Fahrner, G., Villeneuve, B., Gouraud, V., Capra, H. and Souchon, Y. (2009). In *Proceedings of the 7th International Conference on Ecohydraulics*, Concepcion, Chile. . 123

A5 : Caractérisation et typologie des tronçons court-circuités salmonicoles en fonction du milieu physique et du degré d’altération induit par les ouvrages hydroélectriques. Fahrner, G., Gouraud, G. et Souchon, Y. MS en préparation pour soumission à *Hydroécologie appliquée*. 137

ANNEXES..... 153

Annexe 1 : Caractéristiques des 53 stations de suivi piscicole 155

Annexe 2 : Photos des stations de suivi piscicole 159

Annexe 3 : Détermination des seuils pente/module pour la construction de la typologie des TCC 163

Annexe 4 : Panorama de l’ensemble des ouvrages hydroélectriques EDF 165

Annexe 5 : Etude du débit seuil de mise en mouvement du substrat 167

I. SYNTHÈSE

INTRODUCTION

Les écosystèmes lotiques présentent un haut degré d'hétérogénéité qui résulte des nombreuses contraintes naturelles (débits liquides, débits solides, température) qu'ils subissent. Ces contraintes opèrent à différentes échelles spatio-temporelles. Dans ces systèmes organisés de façon hiérarchique, les processus à grandes échelles gouvernent les dynamiques et les caractéristiques physiques, et *a fortiori* biologiques, à plus petite échelle (Allen and Starr, 1982; Frissell *et al.*, 1986; Tonn, 1990; Townsend *et al.*, 2003). Ma thèse s'inscrit dans ce cadre d'organisation hiérarchique des échelles spatio-temporelles qui gouvernent les écosystèmes lotiques. Elle a pour objectif général de mieux caractériser le contexte physio-géographique dans lequel sont implantés la majorité des ouvrages hydroélectriques de haute chute, pour mieux en évaluer l'impact relatif.

Pour introduire et illustrer ces processus hiérarchiques, une représentation synthétique est proposée en figure 1. A l'échelle régionale, les conditions biogéographiques (géologie, topographie), et climatiques ainsi que le réseau hydrographique découlant de la situation géographique influencent le régime hydrique et sédimentaire ainsi que le sol et la végétation. S'y ajoutent des facteurs humains qui ont trait à l'utilisation historique des bassins versants : en fonction de l'occupation des sols, les effets sur le transport solide varient selon que les versants ont évolué entre des vocations pastorales et des vocations sylvicoles.

A l'échelle du tronçon, le cadre d'habitat physique des écosystèmes lotiques dépend fortement de la structure géomorphologique du bassin versant (Frissell *et al.*, 1986) et de la vallée (Hynes, 1975), du régime hydro-sédimentaire et du régime thermique : la forme de la vallée détermine la sinuosité et la pente ; la nature des roches et les débits morphogènes (crues de retour 2 ans en moyenne) conditionnent la largeur du cours d'eau. Le signal hydrologique détermine en partie la géomorphologie des cours d'eau en fonction de l'interaction avec une matrice sédimentaire héritée des temps géologiques. A l'échelle locale, l'hydrologie détermine les conditions hydrauliques : la répartition du débit dans cette structure morphologique définit en effet les conditions de vitesses, de hauteurs d'eau et de distribution du substrat.

L'ensemble de ce cadre d'habitat physique détermine les traits biologiques des populations ainsi que leurs adaptations stratégiques au milieu comme le définit la théorie de l'habitat templet (Southwood, 1977; Southwood, 1988). Les réponses biologiques des espèces qui utilisent cet habitat vont dépendre de sa qualité, de sa dynamique temporelle, de sa répartition spatiale, tant en quantité qu'en qualité, et de la façon dont les différents habitats sont reliés entre eux. A l'échelle locale (échelle ponctuelle ou de quelques m²), les poissons, invertébrés, plantes montrent des préférences marquées pour certaines valeurs de vitesse, hauteur d'eau et substrat. Ces relations ont été particulièrement bien étudiées chez les poissons (Bovee, 1982; Belaud *et al.*, 1989; Rubin *et al.*, 1991; Lamouroux *et al.*, 1999) et chez les invertébrés (Statzner *et al.*, 1988; Gore, 1989; Jowett *et al.*, 1991). A l'échelle du tronçon (quelques km), l'hydrologie est un élément clé du fonctionnement des écosystèmes lotiques (Cattaneo, 2002; Baran, 2008). Les variations inter-annuelles des conditions hydrologiques sont essentielles pour la réalisation complète du cycle de vie de nombreuses espèces (Poff and Ward, 1989). La biodiversité indigène des écosystèmes aquatiques se maintient en particulier grâce à toute la gamme des variations annuelles et interannuelles de l'hydrologie (Richter *et al.*, 1996). Pour apprécier le signal hydrologique dans toute sa dimension écologique, il doit être décrit par l'ensemble de ses composantes : intensité, durée, fréquence, saisonnalité (Poff *et al.*, 1997). Par ailleurs, la diversité des peuplements piscicoles est reliée à la diversité hydraulique. La succession et la proportion des différents types de faciès influencent la structure des communautés biologiques (Baran *et al.*, 1997; Lowe *et al.*, 2006). La présence de refuge durant les crues et les étiages détermine la survie des espèces

(Lowe *et al.*, 2006). A l'échelle régionale (quelques km²), les communautés d'invertébrés et de poissons s'organisent suivant un gradient amont-aval (Huet, 1949; Illies and Botosaneanu, 1963; Verneaux, 1976; Vannote *et al.*, 1980). Par ailleurs, Poff et Allan (1995) ont montré que l'organisation fonctionnelle des communautés piscicoles des cours d'eau étudiés dépendait de la variabilité hydrologique régionale de ces cours d'eau. Des effets régionaux sur la dynamique de populations ont aussi pu être mis en évidence (Cattaneo *et al.*, 2003; Poff and Zimmerman, 2009).

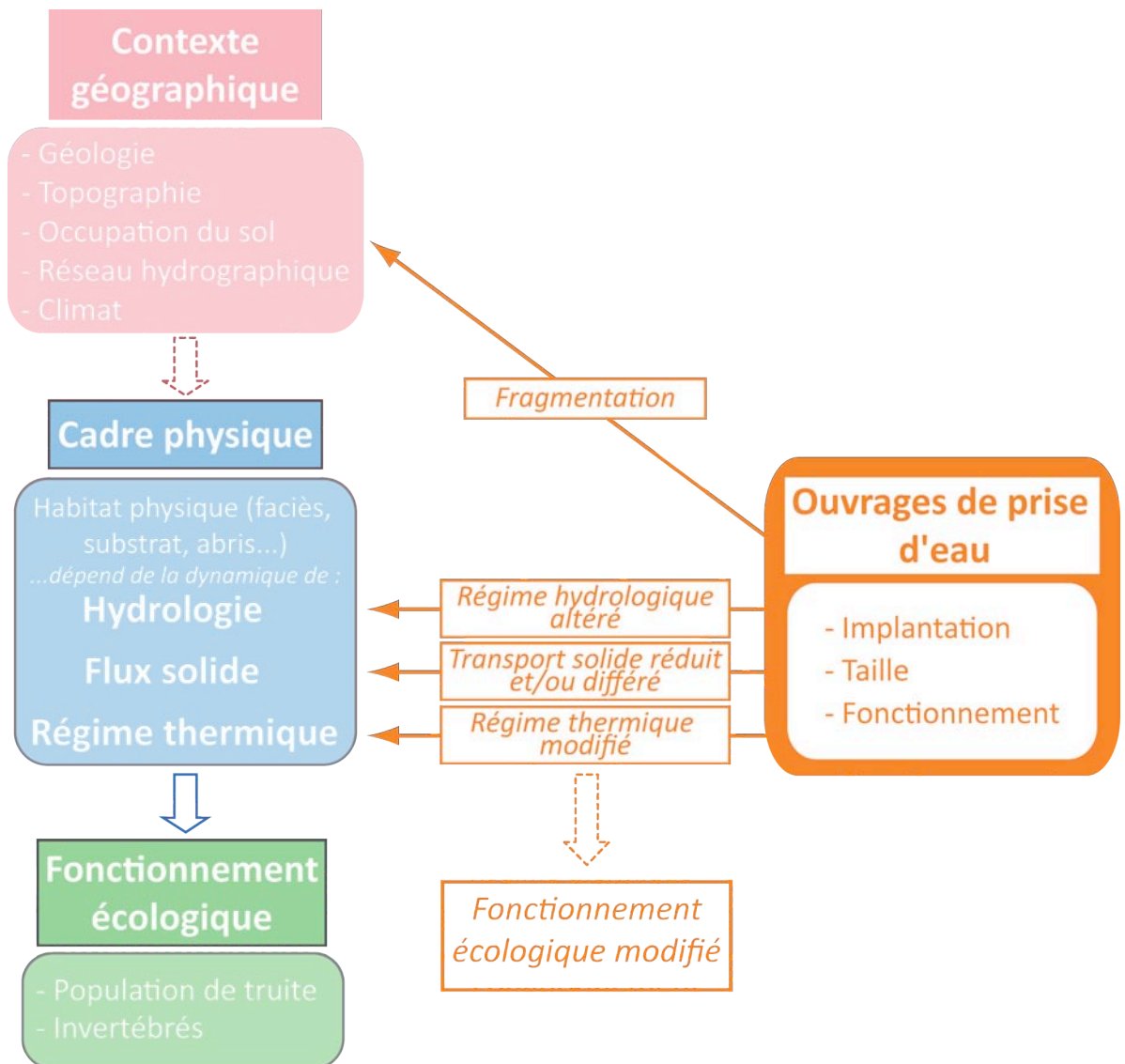


Figure 1. Représentation schématique des principaux processus biophysiques qui influencent le fonctionnement écologique d'un cours d'eau à truite, et comment ces processus sont susceptibles d'être modifiés par la présence et le fonctionnement d'ouvrages de prises d'eau

C'est l'ensemble de ce contexte écologique qui doit être pris en compte afin d'appréhender l'impact relatif des ouvrages hydroélectriques sur l'écosystème aquatique. La présence et l'exploitation des barrages perturbent à différents degrés le milieu physique des hydrosystèmes. Cette problématique a été largement étudiée (Ward and Stanford, 1979; Petts, 1984; Rosenberg *et al.*, 1997) à une échelle locale : à leur aval, les ouvrages ont un impact avéré sur l'hydrologie en lien avec le volume de leur retenue (Assani *et al.*, 2006; Graf, 2006), ils modifient la géomorphologie des cours d'eau lorsque la fraction sédimentaire grossière est

bloquée (Brandt, 2000) et pour certains le régime thermique en cas de stratification de la retenue (Ward and Stanford, 1979). Ces impacts sur le milieu physique entraînent à leur tour des réponses écologiques perturbées, et ce dans tous les compartiments de l'écosystème lotique (Poff and Zimmerman, 2009) : les populations piscicoles (Baran *et al.*, 1995; Ovidio *et al.*, 2008), les communautés d'invertébrés (Collier, 2002; Jackson *et al.*, 2007), le périphyton (Uehlinger *et al.*, 2003) et la végétation rivulaire (Burke *et al.*, 2009).

La préservation et la gestion durable des milieux aquatiques sont un enjeu environnemental majeur. Cette volonté de concilier le maintien des hydrosystèmes dans un état écologique satisfaisant et les différents usages de l'eau, dont l'hydroélectricité, s'est initialement traduite dans la législation française et étrangère par la mise en place de dispositions spécifiques aux tronçons court-circuités situés en aval des aménagements hydroélectriques. La « loi Pêche » de 1984 définit ainsi le débit réservé, débit qui doit «garantir en permanence la vie, la circulation et la reproduction des espèces peuplant le cours d'eau avant aménagement». Cette évolution réglementaire s'est accompagnée, de par le monde, de réflexions sur le développement d'outils qui ambitionnent d'objectiver le choix de ce débit seuil à l'aval des ouvrages. Les premières méthodes développées sont les méthodes dites hydrologiques, basées sur l'analyse des chroniques de débit ; elles utilisent par exemple des valeurs caractéristiques issues de courbes des débits classés (Tennant, 1976). Par la suite, on a cherché à prendre en compte les spécificités morphologiques des cours d'eau, ce qui a conduit à la mise au point de méthodes hydrauliques. Elles reposent sur des modèles permettant d'exprimer les variations des paramètres hydrauliques et/ou des surfaces mouillées en fonction du débit (Elser, 1972; Cochnauer, 1976; White, 1976; Nehring, 1979). Enfin dans les années 80 ont été développés des modèles d'habitat (IFIM/PHABSIM : Stalnaker, 1979; Bovee, 1982)) permettant de relier comportement hydraulique de la rivière et comportement biologique d'une espèce piscicole donnée. En France, de nombreux travaux menés par EDF et le Cemagref (Souchon *et al.*, 1989; Sabaton and Miquel, 1993; Ginot *et al.*, 1998) ont permis de valider et d'appliquer cette méthode – dite des micro-habitats – aux tronçons de rivières françaises en zone salmonicole. Ces modèles ont permis d'évaluer la quantité d'habitat disponible sur un tronçon donné, et ainsi de mettre en relation cette quantité d'habitat avec le potentiel piscicole (Jowett, 1992; Baran *et al.*, 1995). Cependant, Souchon et Capra (2004) ont estimé que seulement 50% des auteurs ayant étudié cette relation avaient mis en évidence un lien entre SPU (Surface Pondérée Utile) et biomasse de poissons. Dans un objectif de meilleure compréhension du système, des modèles de dynamique de population ont alors émergé afin de prendre en compte le fonctionnement dynamique du compartiment biologique (Cheslak and Jacobson, 1990; Bartholow *et al.*, 1993; VanWinkle *et al.*, 1996), en associant la démographie des poissons avec les événements hydrologiques traduits en termes d'habitats limitants (Gouraud *et al.*, 2004). Ce type d'outil de modélisation de la dynamique de population s'est avéré très précieux pour interpréter les tendances d'évolution des effectifs de truite de rivière (*Salmo trutta fario*) au cours du temps, notamment avant et après des modifications du débit réservé (Sabaton *et al.*, 2004; Sabaton *et al.*, 2008). Les différentes applications réalisées sur plusieurs sites (Oir en Normandie ; Neste d'Oueil et Neste d'Aure dans les Pyrénées ; Roizonne dans les Alpes ; Lignon du Forez dans le Massif Central) montrent que des forçages physiques autres que le seul niveau de débit et la quantité d'habitat disponible associé, interviennent (Gouraud *et al.*, 2001; Sabaton *et al.*, 2008). A ce propos, Souchon et Capra (2004) argumentent qu'il est en effet relativement simple de relier un débit à une quantité d'habitat potentiel disponible, alors que cela devient moins évident quand il s'agit de relier habitat potentiel et effectifs ou biomasses de poissons, puisque effectivement de nombreux facteurs limitants autres que l'habitat seul jouent un rôle (Orth, 1987; Pouilly and Souchon, 1995).

L'ensemble des études évoquées ci-dessus a été mené à des échelles spatiales locales (station, tronçon), et sur un nombre de sites restreint. Ces dernières années, des travaux traitant de l'impact des ouvrages à large échelle, ont émergé. Hart *et al.* (2002), dans le cadre de la problématique du démantèlement des barrages, mettent en avant le manque de connaissances globales sur les impacts écologiques des petits barrages dans leur ensemble, du fait du manque d'études à grande échelle en terme de couverture géographique et de nombre de sites. Pour pallier ce manque, ils proposent une démarche d'évaluation des risques permettant d'appréhender les relations entre les caractéristiques des ouvrages (principalement la hauteur de barrage) et leurs impacts potentiels. D'autres auteurs, s'intéressant à la question de l'altération des débits naturels, proposent un cadre harmonisé d'évaluation du débit écologique à maintenir, à une échelle régionale (Poff *et al.*, 2009).

L'objet de la thèse est d'appréhender l'impact des ouvrages hydroélectriques en combinant l'échelle locale avec une échelle étendue. Il s'agit de déterminer comment les facteurs physiques se combinent dans le temps et dans l'espace, comment ils interagissent avec la présence des ouvrages hydroélectriques et leur modalités de gestion hydraulique, comment les relier à un contexte géographique plus large, et comment cette combinaison de facteurs structure les populations de truite. Nous avons choisi la truite commune comme modèle biologique pour 2 raisons principales. D'une part, cette espèce a largement été étudiée en raison de son fort intérêt halieutique ; sans être exhaustives, les connaissances concernant sa biologie et son écologie sont donc nombreuses. D'autre part, notre étude s'intéresse spécifiquement à la problématique des ouvrages hydroélectriques. Or près de 80% de ces ouvrages sont situés sur des tronçons localisés en zone salmonicole, sur la partie amont et plus pentue des cours d'eau, dans des situations favorables pour le productible énergétique.

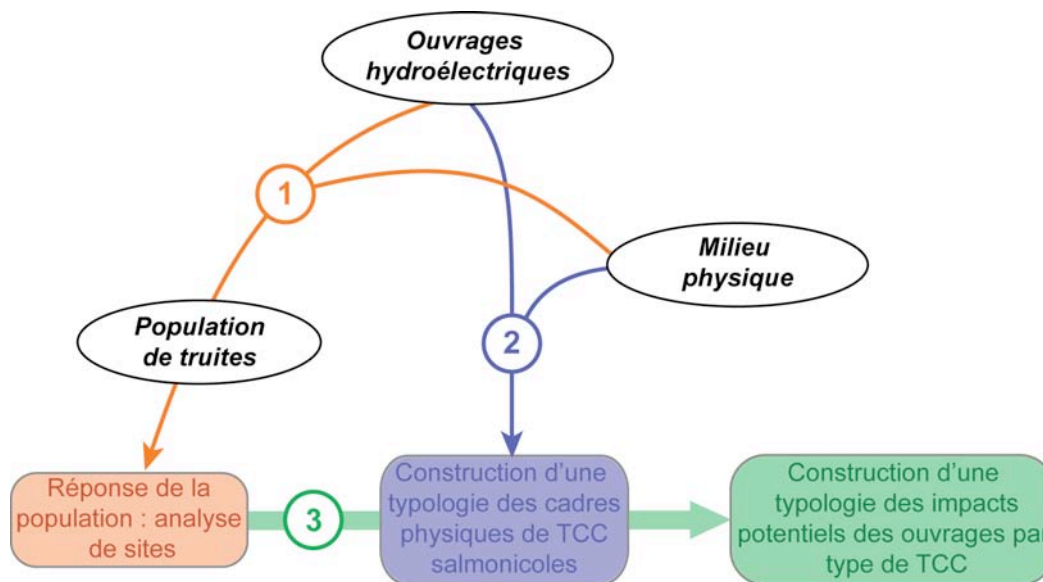


Figure 2. Représentation schématique des 3 principaux axes de développement de la thèse

La thèse s'articule autour de 3 axes majeurs (figure 2) :

1. Analyser la relation entre la structure des populations de truite et le milieu physique au voisinage des ouvrages hydroélectriques, afin de caractériser les facteurs physiques structurants liés ou non au fonctionnement de ces ouvrages

2. Caractériser le milieu physique dans lequel s'insère les tronçons court-circuités (TCC) et l'altération induite par les ouvrages : construction d'une typologie des TCC

3. Projeter les résultats de l'analyse des facteurs physiques structurant les populations de truite dans la typologie des ouvrages hydroélectriques afin de tirer des enseignements généraux sur les sensibilités *a priori* des habitats des cours d'eau régulés d'une région. L'objectif final est d'une part d'identifier les principaux déterminants physiques et caractéristiques des ouvrages influençant la structure des populations de truite et d'autre part de disposer d'éléments de contexte pour mieux appréhender le fonctionnement local des populations en place. Ces éléments ont pour vocation de développer une connaissance pour mieux interpréter les études *in situ* qu'il sera nécessaire de mener pour une bonne compréhension de l'écosystème.

1. RELATIONS ENTRE LES POPULATIONS DE TRUITE ET LE MILIEU PHYSIQUE EN TCC

Cette première partie rassemble les travaux réalisés pour déterminer les relations entre les caractéristiques des populations de truite et celles du milieu physique en tronçon court-circuité. Afin de comprendre, à une échelle locale, si la présence des ouvrages induit une distorsion de la réponse biologique et une modification/perturbation des relations avec le milieu physique, nous avons réalisé une série d'analyses combinant des données de suivi de populations de truite, des données caractérisant le milieu physique et des données descriptives des ouvrages. Nous sommes partis des données et des résultats acquis dans le cadre des travaux de la Cellule « Débit réservé », qui étaient axés sur le gain écologique lié au relèvement du débit réservé (voir encart ci-après). Deux types d'analyses complémentaires ont été conduits :

- les premières ont été réalisées à l'échelle du site afin d'acquérir une compréhension des évolutions temporelles des populations en fonction des paramètres du milieu. L'utilisation d'un modèle de dynamique de population a permis de simuler les effets de différents modes de gestion sur les populations de truite.
- les secondes ont été conduites à l'échelle de plusieurs sites afin d'identifier les différents « filtres » qui permettent d'expliquer le niveau d'abondance et la structure des populations en classe d'âge. Des traitements statistiques ont été effectués sur les niveaux moyens d'abondance et la variabilité des populations présentes sur chacun des sites et les paramètres du milieu correspondants. Pour cette analyse multi-sites, un effort a été fait afin de travailler sur un jeu de données considérablement élargi, en augmentant aussi bien la couverture spatiale que l'enveloppe temporelle.

1 Analyse de 3 sites à l'échelle locale : compréhension fine des mécanismes de régulation des populations de truite en TCC (A1 et A2)

• Sites et méthodes

Les travaux qui ont initié ce projet de thèse se sont intéressés à la compréhension des mécanismes de régulation des populations de truite à l'échelle locale, sur trois sites situés en TCC : Pont-Haut sur la Roizonne (station ROIP2 - Alpes), Beyrède sur la Neste d'Aure (station BEY2 - Pyrénées) et Rory sur le Lignon du Forez (station LIG1 - Massif Central) (figure 3). Les caractéristiques détaillées de ces sites sont données en annexe 1. Ces sites présentaient l'avantage d'être répartis dans 3 massifs montagneux distincts et d'avoir été échantillonnés plusieurs années consécutives. Les trois sites ont été échantillonnés 1 fois par

an à l'automne, au cours de 8 années à 11 années selon les sites sur la période 1990-2006. En complément, des mesures de débit et de température ont été effectuées sur chacun des 3 sites (débits et température moyens journaliers ; ROIP2 : 1990-2008; BEY2 : 1992-2002 ; LIG1 : 1994-2002 avec 2 années de données manquantes réparties sur la période).

Ces analyses ont mis en œuvre principalement 2 outils. Le premier est l'estimation sur les sites d'étude de l'habitat disponible pour chaque stade de développement alevin, juvénile et adulte, selon le protocole Phabsim (Milhous, 1979) adapté aux cours d'eau français (EVHA¹ pour la Roizonne et le Lignon (Ginot *et al.*, 1998), LAMMI² pour la Neste d'Aure (Sabaton and Miquel, 1993)). Le deuxième est la simulation de la dynamique des populations de truite à l'aide de MODYPOP³ (Sabaton *et al.*, 1997; Gouraud *et al.*, 2001), qui simule l'évolution des effectifs d'alevins, juvéniles et adultes au cours du temps en fonction de paramètres densités-dépendants (taux de survie des alevins qui augmente en cas de sous-occupation de la capacité d'accueil du milieu ; taux de mortalité/immigration des adultes qui augmentent en cas de surdensité par rapport à cette même capacité d'accueil) et densités-indépendants (taux de mortalité qui augmente en cas de crues, immigration d'individus $\geq 1+$ en cas de surverse au barrage) (Tableau 1).

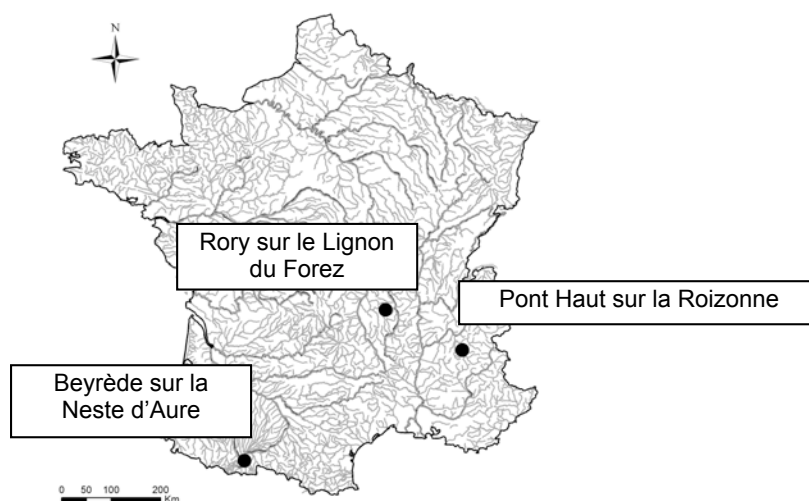


Figure 3 . Localisation des 3 sites de suivi

Le modèle a été calé pour chaque site à partir des effectifs observés sur la période 1990-2006, puis des simulations ont été effectuées sur les 30 années suivantes pour 2 modes de gestion différents (avec ou sans relèvement du débit réservé en 1998). 4 types de simulations ont été réalisés, sur la base de 4 fréquences de crues : fréquence nulle, faible, moyenne ou élevée. Pour chaque type, 10 scénarios hydrologiques distincts ont été testés, afin de couvrir des situations hydrologiques contrastées en termes de séquences de crues dans le temps, les valeurs de débit journalier étant toujours issues des chroniques disponibles par extraction aléatoire.

¹ EVHA : méthode et logiciel d'Évaluation de l'Habitat ; méthode combinant un modèle hydraulique permettant de simuler les différentes vitesses et hauteurs d'eau en fonction du débit (à partir de mesures hydrauliques et topographiques à un débit), et un modèle biologique basé sur les courbes de préférence d'habitat de l'espèce piscicole ciblée

² LAMMI : Logiciel d'Application de la Méthode des Microhabitats ; méthode combinant un modèle hydraulique simplifié obtenu par extrapolation de mesures hydrauliques faites à plusieurs débits, et un modèle biologique basé sur les courbes de préférence d'habitat de l'espèce piscicole ciblée ; cette méthode est spécifiquement adaptée à l'aval des ouvrages hydroélectriques où le débit peut être modulé pour les mesures

³ MODYPOP : Modèle de DYnamique de POPulation ; modèle déterministe de dynamique de population de truite, individu-centré

La Cellule Nationale « Débit réservé »

La législation française concernant l'aval des ouvrages de prises d'eau et notamment les tronçons de rivière court-circuités par les ouvrages hydroélectriques impose un débit réservé minimum permettant la préservation des espèces piscicoles (Loi sur l'Eau de 1992 et Loi sur l'Eau et les Milieux Aquatiques de 2006). Cette législation établit actuellement une valeur plancher minimale pour le débit réservé : au moins 1/40ème du module annuel pour tout aménagement, puis au moins le 1/10ème du module lors du renouvellement de la concession de l'ouvrage. De nouvelles dispositions légales seront applicables en 2014 ; elles concernent tous les ouvrages qui devront désormais respecter la règle du 1/10ème du module, sauf pour des installations stratégiques pour la production d'énergie et des exceptions typologiques. La loi repose sur le fait que les populations d'organismes aquatiques sont en partie influencées par les conditions d'habitat à bas débit, tant dans les tronçons de rivière naturels que dans les tronçons régulés. La méthode des microhabitats est largement utilisée en France pour appréhender les plages de débits répondant à cet objectif. Elle permet de quantifier (à l'aide du paramètre « Surface Pondérée Utile ») l'habitat offert aux poissons.

Pour apprécier la réponse biologique sur les peuplements de la mise en place des nouvelles valeurs de débit à réserver lors du renouvellement des titres, un groupe de travail national « Cellule Débits Réservés » a été mis en place par EDF (Mission Hydraulique - pilote -, R&D), rassemblant des représentants d'Organismes d'Etat et d'Organismes de recherche (Ministère de l'Environnement, CEMAGREF, Conseil Supérieur de la Pêche, Agences de l'eau, DIREN, Ecole Agronomique de Toulouse, Ministère de l'Industrie). Dans ce cadre, des suivis ont été effectués sur sept tronçons de rivière court-circuités (TCC) à l'aval d'aménagements hydroélectriques avant et après un relèvement du débit réservé susceptible de modifier les conditions d'habitat des populations de truite présentes. Trois de ces tronçons se situent dans les Alpes, deux dans le Massif Central et trois dans les Pyrénées. Les débits ont été en moyenne multipliés par 4 courant 98 ou 99. Le suivi de composantes sélectionnées de l'écosystème et plus particulièrement des

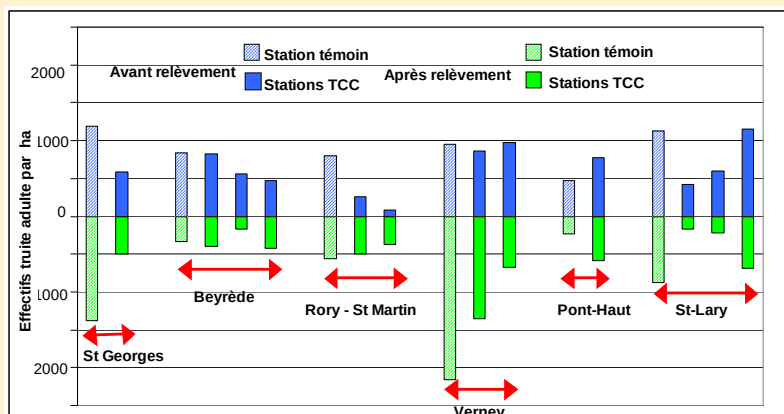
populations de truite a été effectué jusqu'à fin 2002. L'ensemble des suivis a été prolongé depuis, sauf pour le site du Verney.

La figure 1 synthétise pour l'ensemble des 19 stations de pêche les principaux résultats obtenus en terme d'effectifs de truite adultes. Avant augmentation des débits réservés la population du TCC est en moyenne inférieure à celle du tronçon témoin en amont dans 11 cas sur 13. Après augmentation des débits réservés, la population du TCC reste en moyenne inférieure à celle du témoin dans 9 cas sur 13. Après relèvement du débit réservé, 3 stations de pêche en TCC sur 13 enregistrent une réaction positive de la population de truite, 1 a peu évolué, et 9 ont vu leur population diminuer entre les deux périodes de suivi. Dans le même temps, 4 des 6 stations témoins voient aussi leur population adulte de truite diminuer entre les périodes pré (1995-1998) et post (1999-2002). Cela relativise les résultats précédents et montre que le suivi mis en place a bénéficié de conditions pré/post générales peu propices pour apprécier le seul effet de l'augmentation des débits réservés.

De nombreuses analyses statistiques de l'ensemble des données recueillies et des modélisations de la dynamique des populations étudiées, ont permis de mieux comprendre les résultats observés. En fait, l'accroissement finalement limité de la taille des population entre 1999 et 2002 peut s'expliquer :

- par un temps de latence de la population trop long par rapport à la durée du suivi qui s'avère donc trop courte,
- par l'impact des autres facteurs régulant les populations (épisodes hydrologiques sévères, crues, degré de fermeture des tronçons, pression de pêche, colmatage des zones de reproduction, manque d'abris pour les poissons...).

L'ensemble de tous ces facteurs rend difficile l'appréhension de l'incidence effective sur une population de truite de la seule augmentation du potentiel d'habitat ; ces facteurs n'agissent pas de façon indépendante sur l'aptitude saisonnière du milieu à satisfaire aux exigences de la truite. Un relèvement réussi du débit minimal implique donc de réunir toutes les conditions de fonctionnalités nécessaires à l'expression d'un gain écologique.



Effectifs de truite adulte par ha de rivière sur chacun des sites étudiés – Comparaison entre station témoin et stations du TCC avant et après relèvement du débit réservé

Tableau 1: Forçages biotiques et abiotiques retenus dans le modèle MODYPOP

	Hypothèses de forçage du modèle	Période	Stade	Lignon	Roizonne	Neste d'Aure
Processus abiotiques	Mortalité M si le débit journalier $> Q_{seuil}$ pendant n jours			$Q_{seuil} = 2.6 Q_{10}$ $n=1$	$Q_{seuil} = 2.2 Q_{10}$ $n=1$	$Q_{seuil} = 3.1 Q_{10}$ $n=4$
		Post-émergence	0+	$M=0.75$	$M=0.75$	$M=0.75$
		Eté	0+ 1+ >1+	-	-	0+ : $M=0.75$ 1+ : $M=0.75$ >1+ : $M=0.5$
		Automne	0+	$M=0.75$	$M=0.75$	-
	Mortalité M si une chasse dure plus d'un jour	Toute l'année	0+ 1+ >1+	-	-	0+ : $M=0.75$ 1+ : $M=0.5$ >1+ : $M=0.2$
Processus biotiques	Mortalité densité-dépendante des 0+ en fonction de la capacité d'accueil CA	Post-émergence	0+	$CA=30g/m^2$ de SPU	$CA=100g/m^2$ de SPU	$CA=65g/m^2$ de SPU
	Immigration d'individus en fonction du signal hydrologique	Printemps	1+	Immigration si débit journalier $> 10m^3/s$	-	-
	Immigration d'individus en cas de surverse ou d'arrêt d'usine	Printemps	>1+	Immigration en fonction du nombre de jours d'arrêt d'usine	-	-

Sur le site de la Roizonne (ROIP1), des modes de gestion supplémentaires ont été testés : (mode 1) avec un débit réservé égal au $1/10^e$ du module interannuel, (mode 2) avec un débit réservé égal au $1/5^e$ du débit naturel observé en amont de la prise d'eau, (mode 3) avec un débit réservé égal au $1/20^e$ du module d'avril à septembre, et au $1/5^e$ du débit naturel observé en amont de la prise d'eau d'octobre à mars, (mode 4) avec un débit réservé égal au $1/5^e$ du débit naturel observé en amont de la prise d'eau d'avril à septembre, et au $1/20^e$ du module d'octobre à mars (figure 5).

• Principaux résultats

Sur les trois sites, les processus biotiques et abiotiques retenus comme forçages en entrée du modèle permettent un calage assez fidèle sur les effectifs observés (exemple sur la Roizonne en figure 4). Certains de ces forçages sont communs aux 3 sites : la mortalité densité-dépendante des alevins en fonction de la capacité d'accueil du milieu, et l'effet des forts débits sur les alevins en période de post-émergence. Mais les seuils de débits et les durées sont variables : pour la Roizonne, il y a introduction d'une mortalité de 75% pour un débit journalier supérieur à $2.2m^3/s$ (équivalent au Q_{13} , soit le débit dépassé 12% du temps) pendant au moins un jour; pour le Lignon le seuil est fixé à $2.6m^3/s$ (équivalent au Q_8), pour la même durée minimum ; sur la Neste d'Aure, une mortalité de 75% est prise en compte pour au moins 4 jours consécutifs d'un débit journalier supérieur à $3.1 m^3/s$ (équivalent au Q_{25}). Ces quantiles de débit diffèrent d'un cours d'eau à l'autre car les forces exercées dépendent de la forme (en particulier largeur et pente) et de la nature géomorphologique des divers tronçons.

D'autres forçages sont plus spécifiques. Sur la Neste d'Aure, l'effet des chasses⁴ est aussi intégré lorsque l'opération dure plus d'une journée. Sur le Lignon du Forez, une immigration de juvéniles est prise en compte dès lors que le débit journalier enregistré atteint $10m^3/s$ (équivalent au Q_1).

⁴ Chasse : procédure d'évacuation des sédiments accumulés dans une prise d'eau ou une retenue par ouverture des vannes de fond, généralement en période de crue

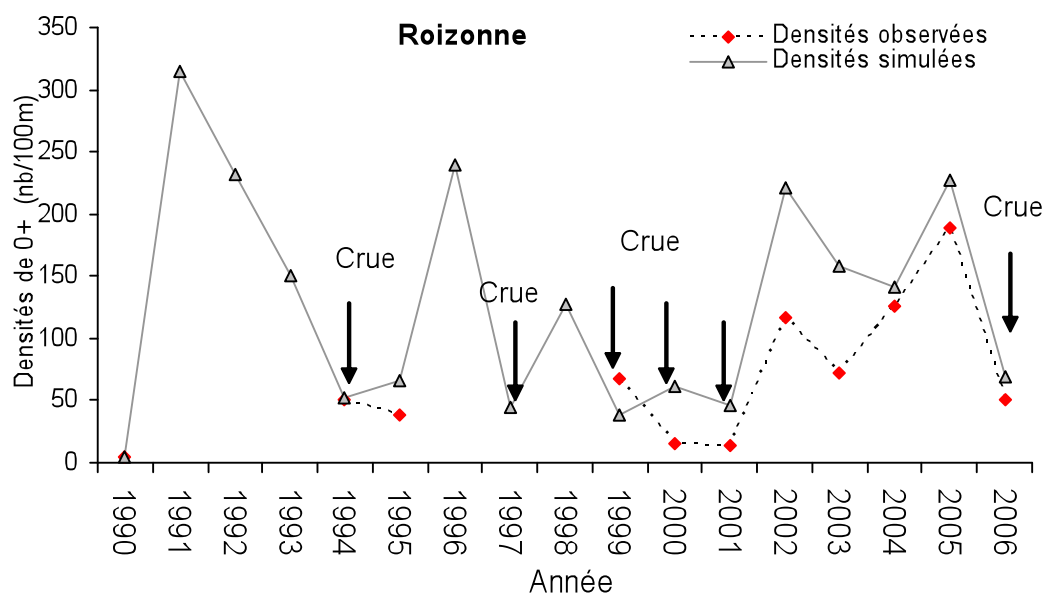


Figure 4. Evolution des densités observées et des densités simulées par le modèle sur le site de la Roizonne (ROIP2)

Les résultats des différents scénarios testés sur les 30 années futures indiquent que le mode de gestion n'influe que partiellement sur la réponse biologique : s'il y a eu relèvement ou modulation du débit, l'effet de crues est moindre, mais toujours bien présent (figure 5). Ce sont en fait les facteurs de régulation externes qui jouent un rôle prépondérant dans l'évolution des effectifs : l'effet des crues sur la mortalité des alevins et sur la dispersion des juvéniles, quel que soit le mode de gestion, est de première importance.

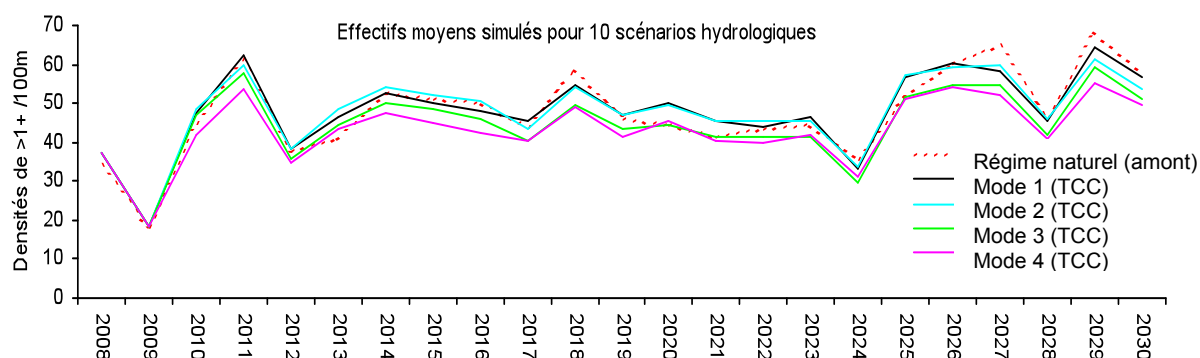


Figure 5. Evolution des densités simulées pour 4 modes de gestion distincts sur le site de la Roizonne (ROIP2)

• Discussion

Les analyses ont été réalisées sur des suivis long terme (> 11 ans). Ces résultats sont d'autant plus précieux qu'ils ont peu d'équivalent, car les études intégrant des suivis sur plusieurs années sont rares (Hunt, 1976; Elliott, 1985), et de moins en moins poursuivies (Bayley, 2002). La majorité des études ont été ou sont encore réalisées sur une durée très courte, ce qui ne permet pas d'en extraire des seuils de sensibilité des populations par rapport à des paramètres du milieu donnés.

Les résultats obtenus ici mettent en évidence :

- une variabilité importante des densités piscicoles observées, comme cela a souvent été reporté pour cette espèce (Crisp, 1993; Elliott, 1994; Waters, 1999),
- un temps de réponse des populations très long à une perturbation extérieure, potentiellement supérieur à parfois plus d'une décade (Sabaton *et al.*, 2004; Sabaton *et al.*, 2008),
- l'effet de multiples facteurs influant sur la dynamique de population.

Ces éléments plaident clairement en faveur de l'utilisation de suivis long-terme des populations pour avancer dans la compréhension des phénomènes mis en jeu en TCC, comme recommandé par Souchon *et al.* (2008). Dans notre analyse multi-sites qui fait suite à cette étude, nous veillerons donc à retenir des sites pour lesquels des chroniques de suivi longues (minimum 4 ans) sont disponibles.

De plus, cette étude de suivis long terme intègre une analyse du mode de gestion des ouvrages hydroélectriques mis en jeu : comparaison avant/après relèvement du débit réservé, et effet de la modulation de ce même débit réservé sur la dynamique des populations de truite. Très peu de protocoles similaires ont à ce jour été mis en place pour tester cette problématique (Harris *et al.*, 1991; Studley *et al.*, 1996; Jowett and Biggs, 2003). Dans notre étude, nous avons complété les données observées par des simulations afin de mieux évaluer la réponse biologique dans le temps. Il en ressort que le gain écologique lié au relèvement ou la modulation du débit réservé est difficilement perceptible en raison du long temps de latence de la population et des multiples facteurs impliqués.

Nos résultats mettent notamment en évidence le fort poids des crues et de la dispersion des individus sur les sites amont comme sur les sites en TCC, et cette similitude de processus apparaît clairement au travers de l'évolution synchrone des populations amont et aval. La qualité du substrat de reproduction est également une composante importante du fonctionnement de la population. Cette étude nous amène à retenir comme éléments clé expliquant la dynamique des populations échantillonnées : l'hydrologie, le transport solide (rôle des chasses et de la disponibilité en frayères), et la connectivité amont/aval barrage.

Enfin, malgré l'ampleur des suivis réalisés et de l'arsenal d'analyses déployées, ces travaux n'ont pas permis une généralisation des relations fonctionnelles entre paramètres du milieu et structure des populations. Cela s'explique par la combinaison temporelle complexe de facteurs limitants avec l'histoire de la population. Ces facteurs n'agissent de plus pas de façon indépendante sur l'aptitude du milieu à satisfaire aux exigences de la truite. Pour des communautés de poissons des grands fleuves, et pour la phase recrutement Piffady *et al.* (2010) ont pu montrer comment température et débit, analysés au cours de phases de développement ciblées, pouvait interagir pour conditionner la force des classes d'âge.

Aussi, afin de gagner en portée générale et de ne pas rester cantonné à des études de sites détaillées, il était nécessaire de chercher à typer de manière plus globale les sensibilités *a priori* des habitats des cours d'eau aux facteurs de forçage plus globaux. Il s'agira alors dans la suite du travail de relier des suivis long terme en milieu naturel et en milieu régulé, couvrant un grand nombre de sites, avec un contexte géographique, hydrologique, géomorphologique et piscicole plus large afin de gagner en enseignements généraux. Cette extension de l'échelle spatiale d'analyse à d'autres sites en TCC, ainsi qu'à des sites non influencés devrait permettre, en outre, de disposer d'éléments de comparaison pour une meilleure compréhension du rôle de la perturbation induite par l'ouvrage.

2 Analyse multi-sites des mécanismes de régulation des populations de truite en milieu naturel et en TCC

Après avoir cherché à comprendre les mécanismes fins de régulation des populations de truite via des analyses de site poussées, nous nous sommes dégagé de cette échelle locale dans un objectif de tirer des enseignements plus généraux et généralisables. Ici, nous avons cherché à identifier les différents « filtres » qui expliquent la réponse biologique observée, et l'éventuelle distorsion créée par la présence et le fonctionnement d'un ouvrage. Nos travaux se sont basés sur une analyse multi-sites, et comprenaient trois étapes :

- Décrire la variabilité des populations en milieu naturel, puis en milieu influencé en cherchant par comparaison à identifier une potentielle distorsion liée aux ouvrages
- Déterminer si les évolutions temporelles des effectifs sont synchrones et si oui, à quelle échelle spatiale, afin de détecter un éventuel forçage extérieur commun aux différentes populations, en tronçon naturel comme en tronçon influencé (ce qui constituerait un niveau de filtre plutôt supérieur)
- Relier le niveau d'abondance et la variabilité des populations naturelles à un certain nombre de paramètres du milieu ; connaissant ces relations, identifier si les ouvrages perturbent ou non les relations ; enfin déterminer si l'on peut relier les caractéristiques des populations en TCC aux caractéristiques des ouvrages

2.1 Variabilité observée des populations de truite dans les 3 massifs Alpes, Pyrénées, Massif Central (A3)

• Localisation des stations retenues

Un échantillon conséquent de stations d'inventaire piscicole a été constitué pour décrire la variabilité biologique observée et la relier aux paramètres du milieu et/ou aux caractéristiques des ouvrages hydroélectriques. Outre des critères méthodologiques retenus pour limiter les biais liés aux techniques d'inventaire piscicole, les sites devaient avoir été échantillonnés au moins 4 années sur la période 1996-2008. Les chroniques ainsi retenues devaient de plus comporter au moins une pêche avec plus de 80% de truite commune en abondance, ou au moins une pêche avec uniquement les espèces truite commune (*Salmo trutta fario*), chabot (*Cottus gobio*) et vairon (*Phoxinus phoxinus*).

Les données piscicoles ont deux origines. Il s'agit d'une part d'une base de données nationale regroupant 800 sites inventoriés chaque année à travers toute la France ('Réseau Hydrobiologique et Piscicole', constitué par l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques) ; et d'autre part de la base de données constituée dans le cadre de la Cellule Débit Réservé, regroupant des sites situés à proximité des ouvrages de production d'électricité (sites contrôles à l'amont de l'ouvrage et sites dans le TCC à l'aval de l'ouvrage) et qui a été complétée par d'autres sites pour la présente étude.

Compte tenu des critères de sélection assez sévères, on a pu constituer une base de 53 stations réparties sur 28 cours d'eau français en zone salmonicole⁵. Leurs caractéristiques détaillées sont données en annexe 1, ainsi que des photos en annexe 2. 10 de ces stations sont localisées dans les Alpes, 10 dans le Massif Central et 33 dans les Pyrénées (figure 6). Si la majorité sont situées en TCC (26), un certain nombre d'entre elles appartiennent à des tronçons de cours d'eau considérés comme naturels (NAT), c'est-à-dire sans influence anthropique, et 10 sont situés sur les tronçons en amont des stations en TCC et sont utilisées

⁵ Cet échantillon est vraisemblablement le plus important ayant été constitué à ce jour, qui inclut des suivis de populations longs (4 à 13 ans) et dont la moitié concernent des tronçons à débit régulé.

comme stations témoin (TEM). Les stations NAT ont été retenues afin de disposer d'un cadre biologique général, tandis que les stations TEM permettent une comparaison plus pertinente des observations en TCC par rapport à une situation non perturbée, dans la mesure où les conditions locales sont théoriquement très proches des conditions dans le TCC en aval en dehors des perturbations induites par la présence et le fonctionnement de l'ouvrage.

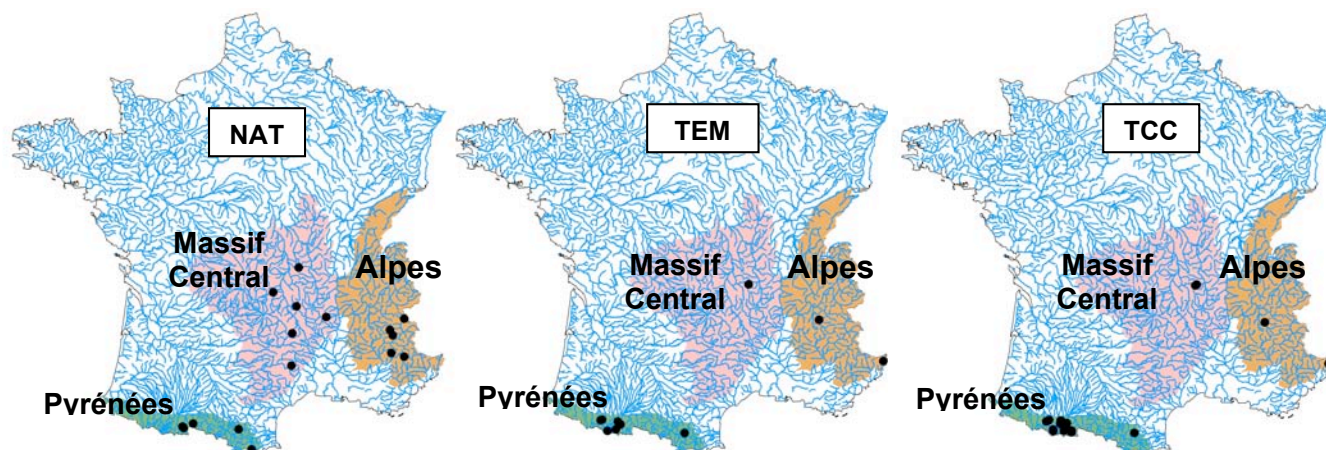


Figure 6. Localisation des 53 stations de pêche : naturelles à gauche, témoins au centre et TCC à droite

Les stations retenues ont été échantillonnées sur au moins 4 années, mais plus de la moitié ont été échantillonnées sur plus de 10 ans (figure 7). Il est également important de souligner que le jeu de données contient une large majorité de stations dans les Pyrénées pour les stations en TCC et leurs témoins associés, et cet élément doit être gardé en mémoire dans l'analyse des résultats et leur représentativité.

- *Caractéristiques physiques des stations*

Les caractéristiques géographiques couvrent globalement les mêmes gammes de valeur selon les massifs, mais il faut noter que les stations des Alpes sont localisées sur des cours de taille un peu plus importante que les stations des 2 autres massifs (moyenne Alpes : 9.4 m vs Massif Central : 7.4 m et Pyrénées : 6.8 m) (figure 8). Les stations en TCC des Pyrénées couvrent l'ensemble de la gamme des valeurs des caractéristiques physiques. En revanche, les 2 stations du Massif Central et les 3 stations alpines sont en nombre trop faible pour couvrir la gamme des stations non influencées correspondantes. Elles sont plutôt plus pentues, situées à des altitudes plus basses et sur des cours d'eau plus grands que la moyenne des stations non influencées.

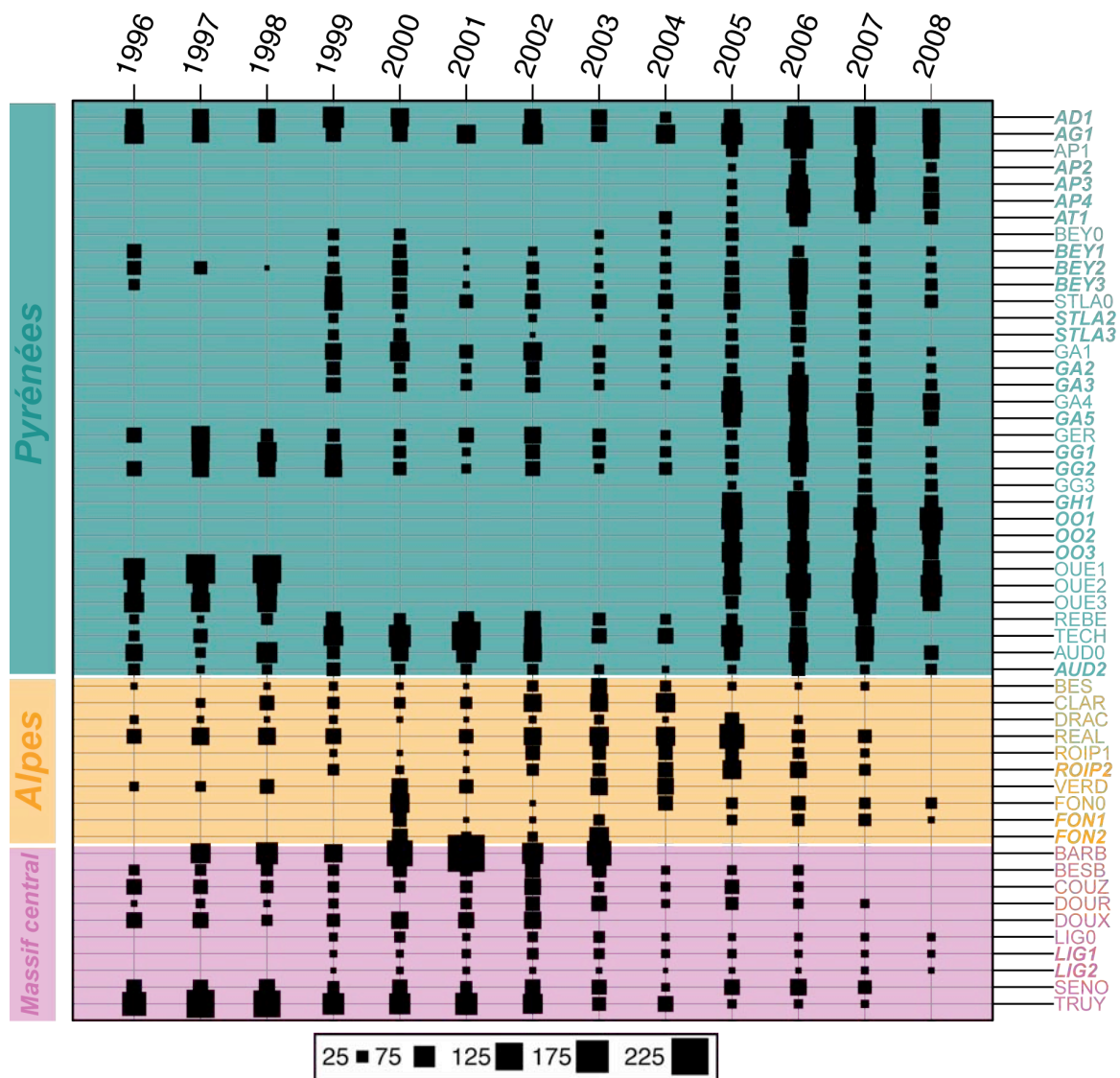


Figure 7. Plan d'échantillonnage sur les 53 stations de suivi, indiquant l'abondance totale chaque année (nb ind./100m²). Les stations situées en TCC sont indiquées en gras.

La pente est une composante essentielle du cadre d'habitat susceptible d'expliquer des différences de densités entre stations. Il nous a donc paru important de comparer les pentes des stations en TCC avec les pentes des stations témoins correspondantes, afin de voir dans quelle mesure les conditions amont/aval ouvrage étaient proches ou non. Les ouvrages hydroélectriques exploitent en effet des ruptures de pente, et nous pouvons légitimement faire l'hypothèse que nos stations en TCC sont plus pentues que leurs témoins correspondants. En fait, il n'y a pas de différence significative entre la pente des stations témoins et des stations en TCC (test de Wilcoxon apparié), ni en élargissant aux tronçons correspondants (l'intégralité du TCC pour les stations en TCC, et le tronçon défini par le système relationnel d'audit de l'hydromorphologie des cours d'eau SYRAH-CE (Chandesris *et al.*, 2007) pour les stations NAT et TEM). Il faut cependant signaler que la pente des stations en TCC est significativement plus faible que la pente du tronçon : la pente moyenne des stations en TCC est de 2,6% alors que la pente moyenne des tronçons est de 4,5% (au seuil $\alpha = 0.001$). Il en est de même pour les stations naturelles qui sont significativement moins pentues que le tronçon géomorphologique auquel elles appartiennent (2,5% versus 4,1% ; $\alpha = 0.001$). Seules les stations témoins ont des pentes sensiblement identiques à celles de leur tronçon (3,0% versus 3,5%). Ceci s'explique *a priori* par un choix des stations d'échantillonnage de façon à faciliter

les opérations de pêche électrique, même s'il y a toujours la volonté de choisir des stations qui représentent au mieux le tronçon environnant.

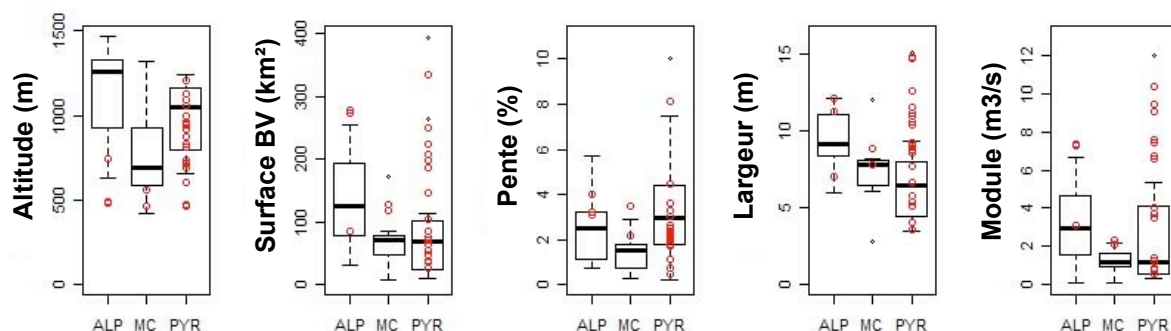


Figure 8. Distribution (boxplot) des caractéristiques physiques des stations naturelles et témoins. Les caractéristiques des stations en TCC sont superposées à ces distributions (points rouges).

- *Cadre : variabilité des populations de truite en France en milieu naturel (niveau moyen, par classe d'âge, structure, stabilité)*

Les stations naturelles et témoins (n=27) présentent une grande variabilité spatio-temporelle des densités sur la période étudiée : les densités totales moyennes inter-annuelles varient entre 13.2 et 82.3 ind/100m² pour une variabilité annuelle comprise entre 5.4 et 140.8 ind/100m² ; cette variabilité est caractéristique de la truite de rivière (Crisp, 1993; Elliott, 1994; Waters, 1999). De plus, les niveaux d'abondance et la variabilité par stade sont conformes à ce qui est habituellement observé chez cette espèce : le stade alevins présente les densités et les variabilités les plus élevées (rapport moyen de 1 à 40 pour les densités annuelles), alors que le stade adulte présente des densités et des variabilités plus faibles (rapport moyen de 1 à 4), les juvéniles ayant une position intermédiaire (rapport moyen de 1 à 10) (figure 9) (Elliott, 1994; Cattaneo *et al.*, 2002). D'un point de vue régional, les densités sont en moyenne plus élevées sur les stations des Pyrénées que sur les stations des 2 autres massifs, pour tous les stades de développement. Ces résultats régionaux, obtenus pour nos 27 stations peu ou pas influencés, reflètent ce qui a pu être observé par ailleurs (Demars, 1985; Melhaoui, 1985; Baran, 1995). Les densités d'alevins et de juvéniles sont comparables sur les stations des Alpes et du Massif Central, alors que pour les adultes les densités sont en moyenne plus faibles dans les Alpes.

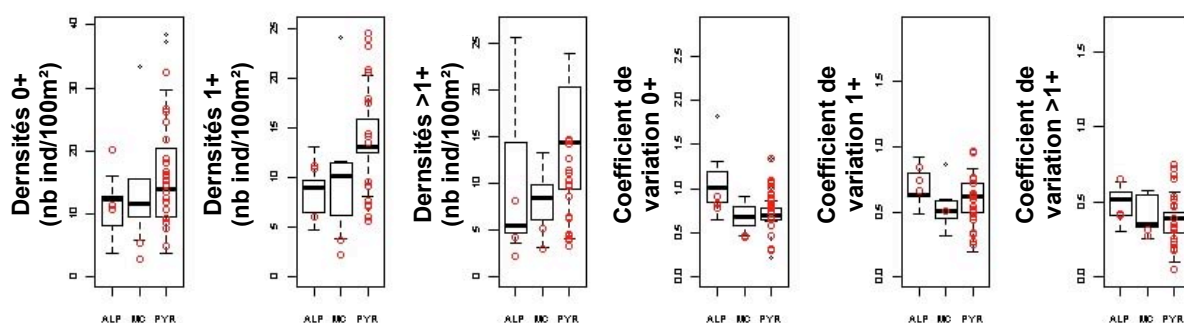


Figure 9. Boîtes à moustaches des densités moyennes inter-annuelles et des coefficients de variation sur les 27 stations de pêche naturelles ou témoins, par massif. La boîte représente l'espace interquartile, divisé en deux par la médiane ; les moustaches représentent le minimum et le maximum s'ils sont inférieurs à 1,5 fois l'espace interquartile. Les points rouges représentent les densités moyennes annuelles et les coefficients de variation des stations de pêche situées en TCC.

La structure des populations en classes d'âge a été déterminée à l'aide d'une analyse en composante principale (ACP) sur les effectifs moyens interannuels (voir article A3). Les résultats indiquent que les stations étudiées se distinguent les unes des autres en premier lieu par leur abondance totale : le premier niveau d'organisation des stations se fait selon le gradient de densité, opposant les stations aux densités très fortes de la Neste d'Oueil aux stations à faibles densités comme le Drac ou le Lignon du Forez. Dans un deuxième temps, c'est l'abondance en jeunes stades qui intervient : certaines stations sont plus riches en alevins et en juvéniles comme le Tech ou la Truyère, d'autres sont plus riches en adultes, tels le Ger ou le Réallon.

- *En TCC : y'a-t-il une réponse biologique singulière ?*

Afin de déterminer dans quelle mesure la présence d'un ouvrage hydroélectrique et le TCC qui en résulte peuvent modifier la réponse biologique observée, nous avons comparé les effectifs de truite par classe d'âge entre stations en TCC et stations témoins correspondantes. Nous avons ainsi calculé le taux de variation moyen interannuel des effectifs en TCC par rapport aux effectifs sur la station témoin associée (figure 10.a). Les résultats indiquent la tendance suivante : les stations en TCC présentent des densités de jeunes stades plus élevées, alors que les stations témoins présentent des densités d'adultes plus fortes. Cependant, peu de différences entre les densités moyennes en TCC et les densités moyennes en station témoin se sont révélées significatives, et elles sont pour la plupart en faveur du témoin, quel que soit le stade (densités sur le TCC inférieures de -35% à -75% en moyenne, selon les stades et les stations – figure 10.b).

La différence de structure de population entre station TCC et station TEM a été évaluée en projetant les stations en TCC comme individus supplémentaires dans le premier plan factoriel de l'ACP des stations NAT et TEM. De façon globale, le champ des structures observées en TCC couvre celui des structures rencontrées en milieu peu ou pas influencé (NAT ou TEM). Les différences de structure entre station TCC et sa station témoin sont faibles pour certains couples, ou très variables quand elles sont présentes pour les autres couples TCC/TEM, sans qu'aucune tendance de structure propre au TCC par rapport au témoin ne se dégage.

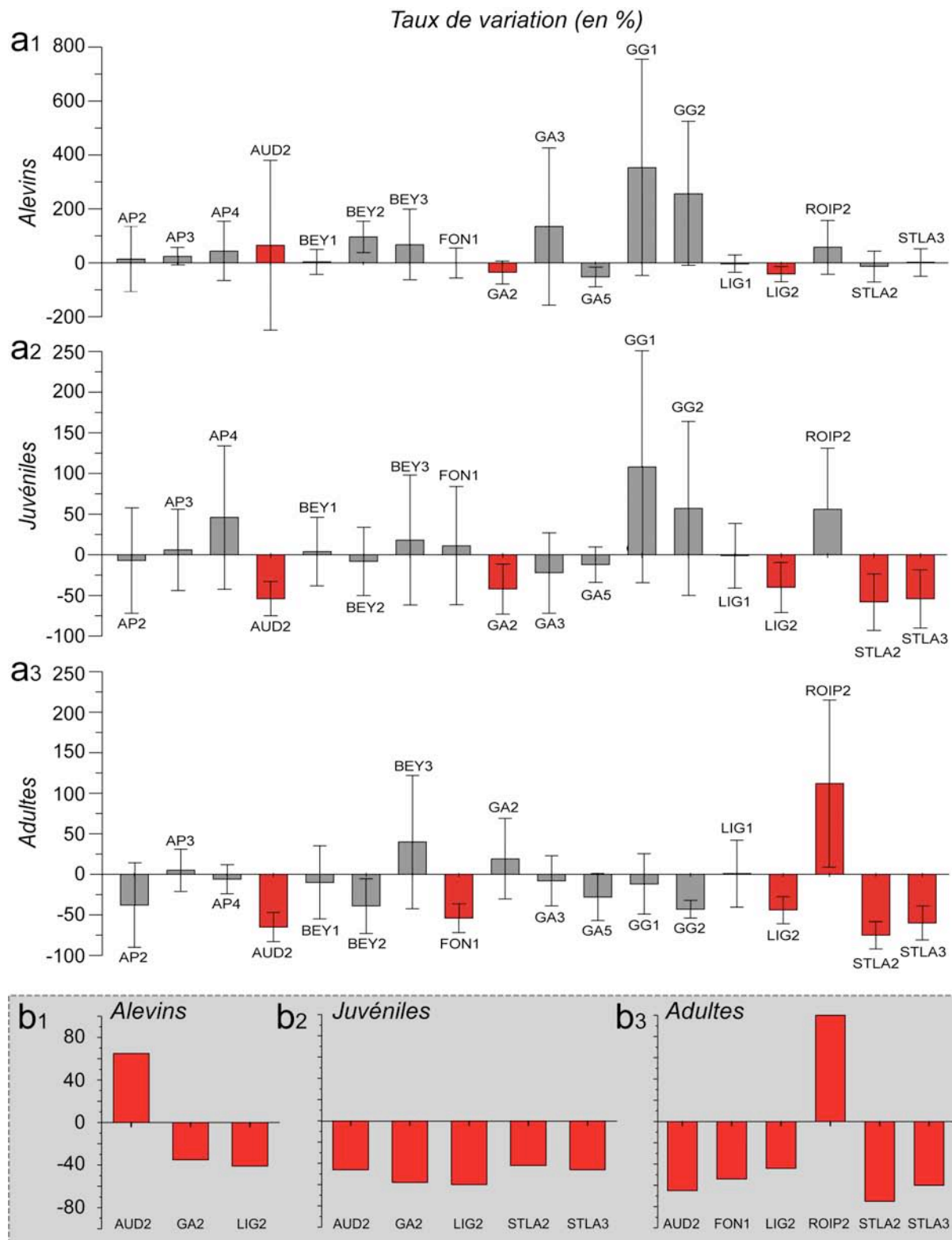


Figure 10. **a.** taux de variation moyen ($\pm$ écart-type) des densités en TCC par rapport au témoin correspondant (1 : alevins ; 2 : juvéniles ; 3 : adultes); **b.** détail des différences significatives (au seuil 0.05) entre TCC et témoin (test de Wilcoxon apparié).

• Conclusion

Le jeu de données analysé semble robuste : les stations se distinguent les unes des autres par leur abondance. Au niveau des structures de population, nos résultats indiquent

qu'elles ne semblent pas être différentes que l'on soit en milieu influencé ou non ; cependant cette interprétation est à prendre avec précaution car il y a une grande hétérogénéité de cadre d'habitat parmi nos stations, qui ne permet pas de comparaison fine. La tendance observée semble indiquer que les jeunes stades sont plus denses en TCC que sur le tronçon amont, alors que les densités en adultes sur le TCC sont plus faibles que sur le tronçon témoin. L'hypothèse pour expliquer ce constat repose sur la quantité d'habitat disponible : en TCC, du fait de la réduction du niveau de débit au débit réservé, la quantité d'habitat disponible (SPU) pour les adultes est réduite par rapport au tronçon amont en débit naturel. Alors que pour les jeunes stades, le faible débit étend les zones d'habitat qui leur sont favorables. Au niveau des densités, nous avons relevé que la quasi-majorité des différences significatives de densité entre TCC et TEM sont en faveur du témoin, pour des couples dont les suivis communs sont les plus longs (6 à 11 ans). Aucune différence significative pour les couples TCC/TEM ayant 4 ou 5 années de suivi en commun. Cela renforce l'hypothèse selon laquelle les densités sont plus fortes sur les stations témoins, hypothèse qu'une durée de suivi commun trop courte ne permet pas de tester de façon robuste.

2.2 Y'a-t-il un forçage extérieur commun aux populations étudiées, et qui les synchronise ? (A4)

• *Existe-t-il des synchronismes dans l'évolution des différentes classes d'âge ? A quelle échelle spatiale ?*

Pour cette analyse, nous avons utilisé un sous-échantillon de 31 stations parmi les 53 stations de notre échantillon original, de façon à ce que les stations retenues aient été échantillonnées sur une période commune d'au moins 5 années sur la période 1999-2007. Afin d'évaluer le degré de synchronisme entre sites, nous avons calculé le coefficient de corrélation de Spearman à partir des densités (nb ind/ha) de tous les couples de stations ayant au moins 5 années de suivi communes par classe d'âge. Le degré moyen de synchronisme est calculé en faisant la moyenne arithmétique de toutes les mesures deux à deux, pour différents groupes : tous sites confondus, par massif et par cours d'eau. A partir de ces résultats, nous avons pu tracer un corrélogramme pour chaque classe d'âge, qui représente tous les coefficients de corrélation entre deux stations, en fonction de la distance qui sépare ces paires de stations (figure 11). Nous avons ensuite ajusté un modèle de décroissance exponentielle pour évaluer l'échelle spatiale d'occurrence du synchronisme : $\rho(d) = \rho_0 e^{-d/v}$.

La corrélation moyenne pour l'ensemble des paires (n=405) est faible pour les 3 classes d'âge, indiquant un faible degré de synchronisme (alevins : $\rho = 0.18$, juvéniles : $\rho = 0.09$, adultes : $\rho = 0.12$). Ce degré est plus élevé au niveau régional pour les alevins et les juvéniles (Alpes : $\rho_{0+} = 0.40$, $\rho_{1+} = 0.32$; Pyrénées : $\rho_{0+} = 0.36$, $\rho_{1+} = 0.28$; Massif Central : $\rho_{0+} = 0.34$, $\rho_{1+} = 0.40$), et encore plus élevé sur un même cours d'eau pour les 3 stades (jusqu'à $\rho = 0.85$ sur la Roizonne). On remarque de plus que dans l'ensemble, le degré de synchronisme est le plus élevé pour les alevins et le plus faible pour les adultes.

L'échelle spatiale du synchronisme détecté chez les alevins et les juvéniles avoisine les 150km (Tableau 2).

Tableau 2. Estimation de l'échelle spatiale du synchronisme

Echelle de corrélation (km) donnée par	Alevins	Juvéniles	Adultes
$d = v$	156	118	-
d tel que $\rho(d) = \rho_{moyen}$	182	198	-

- *La présence des ouvrages atténue-t-elle ces synchronismes ?*

Nous avons déterminé le degré moyen de corrélation pour toutes les paires TCC/témoin, afin de détecter si le synchronisme mis en évidence pour l'ensemble des stations est aussi présent pour les stations séparées par un ouvrage. Il est de 0.52 pour les alevins, 0.40 pour les juvéniles et 0.04 pour les adultes, soit du même ordre de grandeur que le synchronisme régional détecté chez les jeunes stades. La présence d'un ouvrage ne modifie donc pas l'effet du forçage extérieur qui synchronise les populations régionalement.

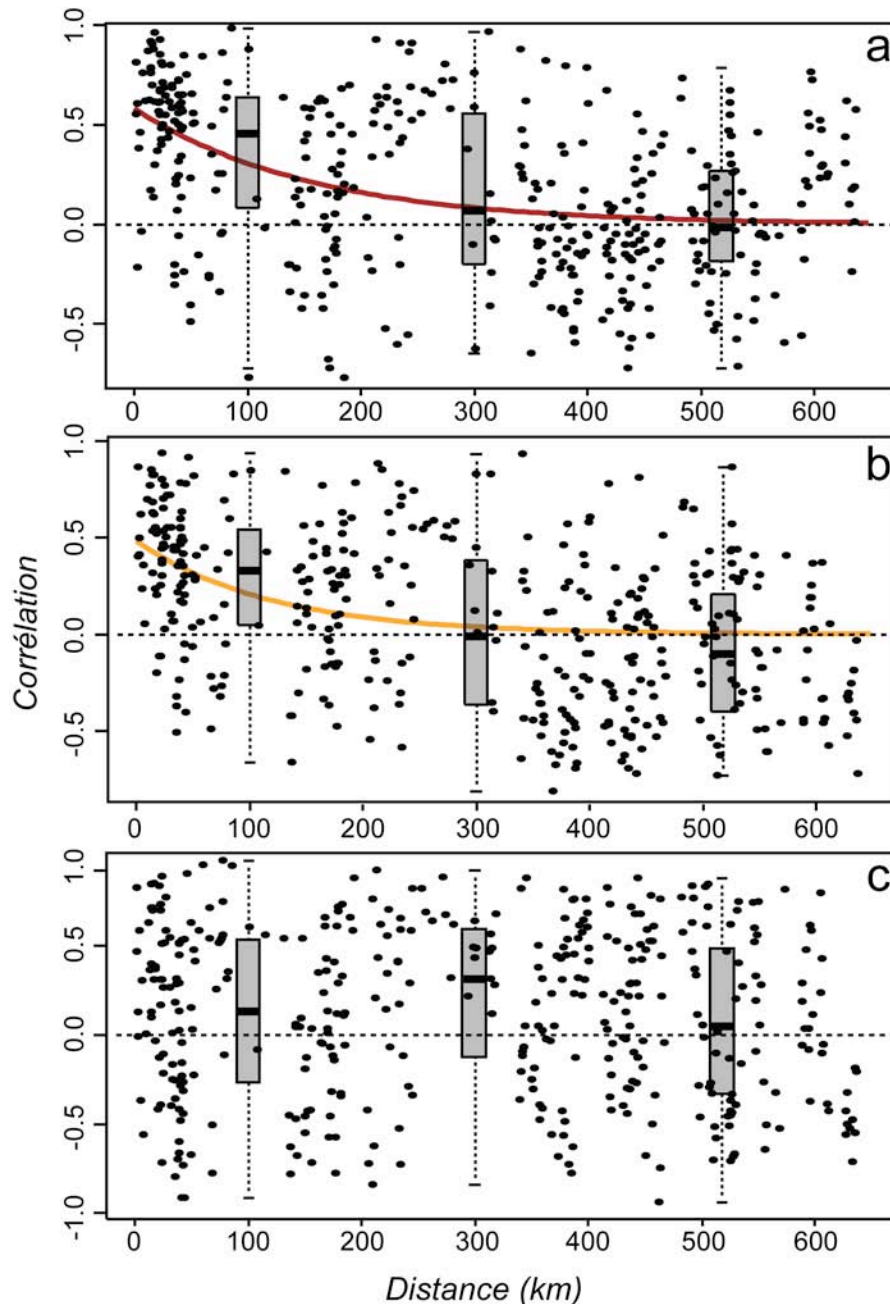


Figure 11.
Corrélations (Spearman) des densités de poissons (a : alevins ; b : juvéniles ; c : adultes) entre paires de stations en fonction de la distance qui les sépare (km), résumées sous forme de boîtes à moustache par classe de distance (0-200 km, 200-400km et 400-637km). La boîte représente l'espace interquartile, divisé en deux par la médiane ; les moustaches représentent le minimum et le maximum s'ils sont inférieurs à 1,5 fois l'espace interquartile. La courbe représente l'ajustement du modèle $\rho(d) = \rho_0 \cdot e^{-d/v}$ aux données.

- *Les couples les plus synchrones sont-ils proches en terme de cadre physique ?*

Afin de tester dans quelle mesure la proximité en terme de contexte physique joue sur le degré de synchronisme entre stations, outre la distance qui les sépare, nous nous sommes intéressés aux stations dont le coefficient de corrélation est supérieur à 0.8. Ces stations, dont le degré de synchronisme est très élevé, ont-elles des caractéristiques semblables ? Nous

avons retenu les 3 caractéristiques pente, altitude et largeur, à partir desquelles nous avons réalisé une ACP sur l'ensemble des 31 stations (figure 12). Nous avons ensuite visualisé la distance séparant les stations les plus synchrones dans le premier plan factoriel (inertie projetée 77%). La grande majorité des distances est faible, ce qui veut dire que les synchronismes les plus forts sont obtenus pour des stations proches non seulement géographiquement mais également au niveau de leurs caractéristiques physiques. 2 couples cependant ont des distances plus élevées : STLA2/BEY2 et STLA3/BEY1 ; ces deux paires concernent des stations de la Neste d'Aure, avec pour chacune une station dans le TCC de St Lary et une station dans le TCC de Beyrède. Or ces deux TCC sont morphologiquement très différents : le premier est plus pentu, plus étroit, avec un substrat bien plus grossier que le second. Mais on peut supposer que du fait de la continuité amont-aval, le forçage qui synchronise les 2 couples est tout de même très marqué.

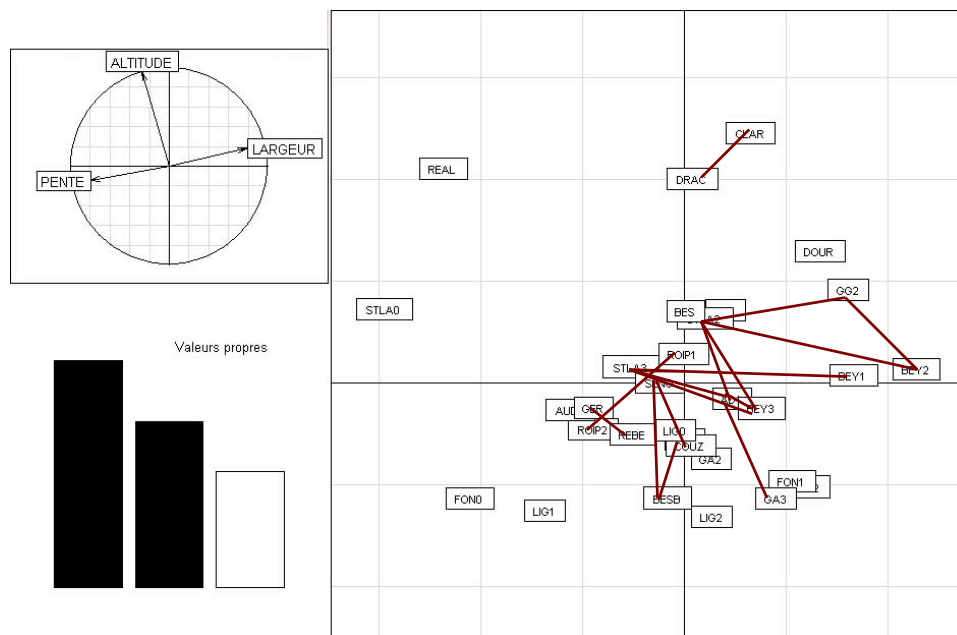


Figure 12. ACP des stations d'échantillonnage piscicoles en fonction des 3 caractéristiques d'habitat altitude, largeur et pente. Les traits relient les stations dont les densités ont un coefficient de corrélation supérieur à 0.8.

• Discussion

Nos résultats mettent en évidence un synchronisme régional chez les alevins et les juvéniles, encore plus marqué chez les alevins, avec une échelle de l'ordre de 150 km. Nous pouvons émettre l'hypothèse qu'il s'agit là d'un « effet Moran » lié à l'hydrologie : les populations étudiées sont synchronisées par les crues, dont l'origine climatique implique qu'elles sont corrélées à l'échelle des massifs. La température peut également être un facteur de synchronisme, étant elle aussi sous forçage climatique. Les travaux de Cattaneo *et al.* (2003) avaient cependant mis en évidence pour des stations proches des nôtres que le degré de synchronisme des alevins était corrélé au degré de synchronisme hydrologique, et non au synchronisme observé pour la température, même s'il est probable que ces deux facteurs agissent de concert. Les facteurs climatiques sont susceptibles de synchroniser des populations sur de grands espaces, ce phénomène étant aujourd'hui appelé « effet Moran » (Royama, 1992). Moran (1953) a montré que des populations régulées par des phénomènes

densités-dépendants identiques sont susceptibles d'être synchronisées par un facteur climatique qui serait corrélé sur une région étendue.

De plus, nos résultats indiquent un degré de synchronisme non négligeable entre stations amont et aval d'un ouvrage hydroélectrique pour les jeunes stades. Nous pouvons donc supposer que le forçage régional par l'hydrologie est commun aux stations de type NAT, TEM ou TCC. Cela renforce l'idée que nous avons déjà avancée, selon laquelle le forçage externe par l'hydrologie est prépondérant par rapport à l'impact de l'influence de l'ouvrage, dans le cas de notre échantillon d'ouvrages dont les dimensions (hauteur de barrage de 2 à 13 m) semblent suffisamment petites pour ne pas modifier le signal synchroniseur. Nous l'avons déjà mis en évidence par nos analyses de sites, et ce forçage est ici toujours présent et partagé par un grand nombre de sites. Enfin, nos résultats soulignent aussi qu'il est important de considérer que les caractéristiques du milieu récepteur sont susceptibles de renforcer l'effet de ce forçage externe : plus deux stations sont physiquement proches, et plus l'impact des crues sur leurs populations sera similaire.

2.3 Comment les paramètres du milieu expliquent-ils la variabilité des populations ? (A3)

Dans cette partie, il ne s'agit plus de s'intéresser à l'évolution temporelle des effectifs mais au niveau moyen des populations et à leur variabilité. Avant de relier l'état d'une population à un instant t aux paramètres du milieu, existe-t-il au sein des populations de truite des déterminants physiques agissant comme un 1^{er} filtre et expliquant le niveau d'abondance et la structure des populations ?

- *Les densités par classe d'âge et la variabilité associée peuvent-elles être reliées à des caractéristiques physiques générales, à l'habitat favorable, à l'hydrologie moyenne ?*

Afin de déterminer si et comment les paramètres du milieu expliquent la variabilité des populations étudiées, nous avons calculé le degré de corrélation entre les densités (densités moyennes interannuelles sur la période d'étude, par classe d'âge) et leurs coefficients de variation d'une part, et un certain nombre de descripteurs du milieu au niveau de chaque station d'autre part (Tableau 3). Ces descripteurs du milieu caractérisent le contexte géographique et le cadre physique (hydrologie, habitat). Nous avons de plus séparé les analyses entre les stations naturelles et témoins d'une part, et les stations en TCC d'autre part, afin d'évaluer l'influence des ouvrages.

Tableau 3. Descripteurs retenus pour le calcul des corrélations avec les densités de truite

Caractéristiques physiques générales	Hydrologie	Habitat disponible
• Altitude • Pente • Surface du bassin versant • Largeur moyenne • Module • Distance à la source	• <u>Forts débits</u> : Q_{05}, Q_{10}, nombre moyens de crues par an, moyenne des crues maximales annuelles • <u>Faibles débits</u> : Q_{90} • <u>Degré de contraste du régime hydrologique</u> : α (indice de concavité de la courbe des débits classés) $\alpha = (Q_{99} - Q_{10}) / (Q_1 - Q_{10})$ • <u>Descripteurs normés</u> par le débit médian Q_{50}	• Valeur d'habitat (VHA) pour les 3 stades de développement

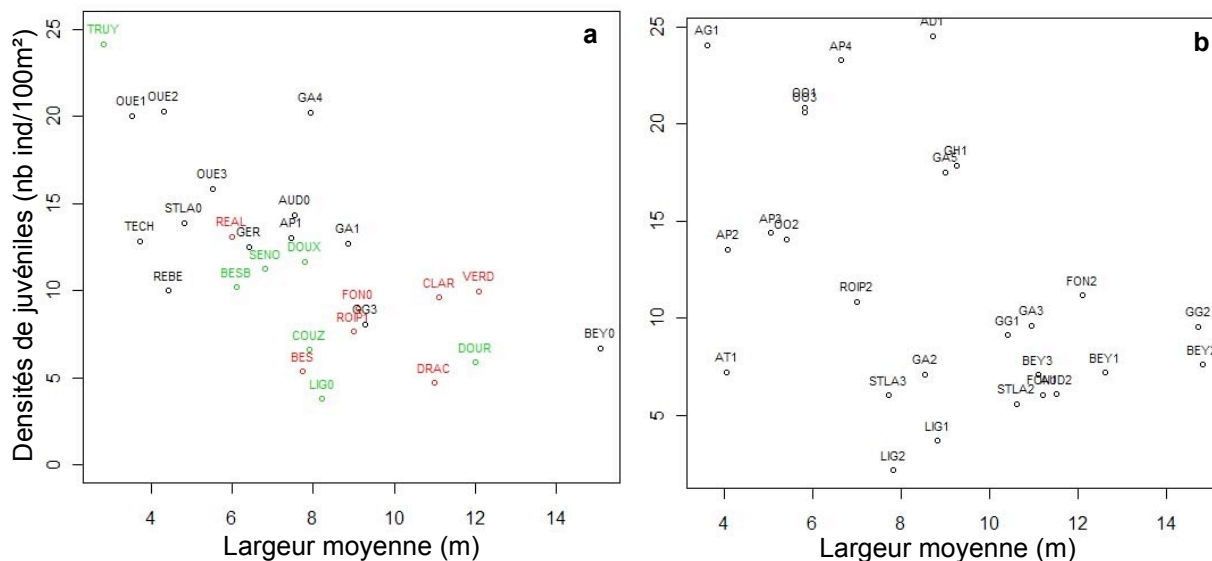


Figure 13. Relations entre la densité de juvéniles et la largeur moyenne de la station d'échantillonnage : a. stations naturelles et témoins ; b. stations en TCC. En noir : Pyrénées ; en rouge : Alpes ; en vert : Massif Central.

Les résultats indiquent que pour notre échantillon de stations naturelles et témoins, les densités de truite sont négativement corrélées à la largeur moyenne de la station, et ce quel que soit le stade (figure 13). De plus, les densités d'adultes sont positivement corrélées à la pente. Concernant les variables hydrologiques, les densités de juvéniles sont négativement corrélées avec les quantiles représentatifs des forts débits (voir article A3). On observe la même tendance chez les alevins. Enfin la variabilité des densités d'alevins est positivement corrélée avec alpha, ce qui indique que régime contrasté et variabilité des effectifs d'alevins vont de pair. Aucune corrélation n'a été trouvée avec les variables hydrologiques normées.

• *Peut-on relier les densités en TCC aux caractéristiques de l'ouvrage en amont ?*

Le degré de corrélation entre les densités de truite en TCC, la variabilité associée et plusieurs caractéristiques de l'ouvrage à l'amont du TCC a été évalué de la même manière. Les caractéristiques retenues sont les suivantes (Tableau 4):

- hauteur du barrage,
- degré de reconstitution du débit le long du TCC, évalué par le % de BV capté par l'ouvrage par rapport au BV total en fin de TCC,
- densité totale d'obstacles (ouvrages, seuils,...) sur le BV du TCC.

Tableau 4. Perturbations potentielles engendrées par la présence et le fonctionnement des prises d'eau, et paramètres retenus pour évaluer le degré de perturbation attendue

Type de perturbation	Variable retenue
Modification du régime hydro-sédimentaire	Hauteur du barrage (m)
	Degré de reconstitution du débit en fin de TCC (%)
Fragmentation du milieu	Hauteur du barrage (m)
	Densité d'ouvrages (nb/km cours d'eau)

Les densités sont fortement corrélées avec le % de BV influencé en fin de TCC, quel que soit le stade ($r = 0.6$ au seuil 0.01 pour les alevins, $r = 0.67$ au seuil 0.01 pour les juvéniles, $r = 0.64$ au seuil 0.001 pour les adultes) : plus le degré de reconstitution le long du TCC est faible, plus les densités observées sont faibles (figure 14.a). De plus, on détecte une relation forte entre la variabilité des juvéniles et la hauteur de barrage ($r = 0.66$ au seuil 0.001) (figure 14.b). Enfin, la variabilité des alevins est corrélée à la densité d'ouvrages sur le bassin versant ($r = 0.46$ au seuil 0.1).

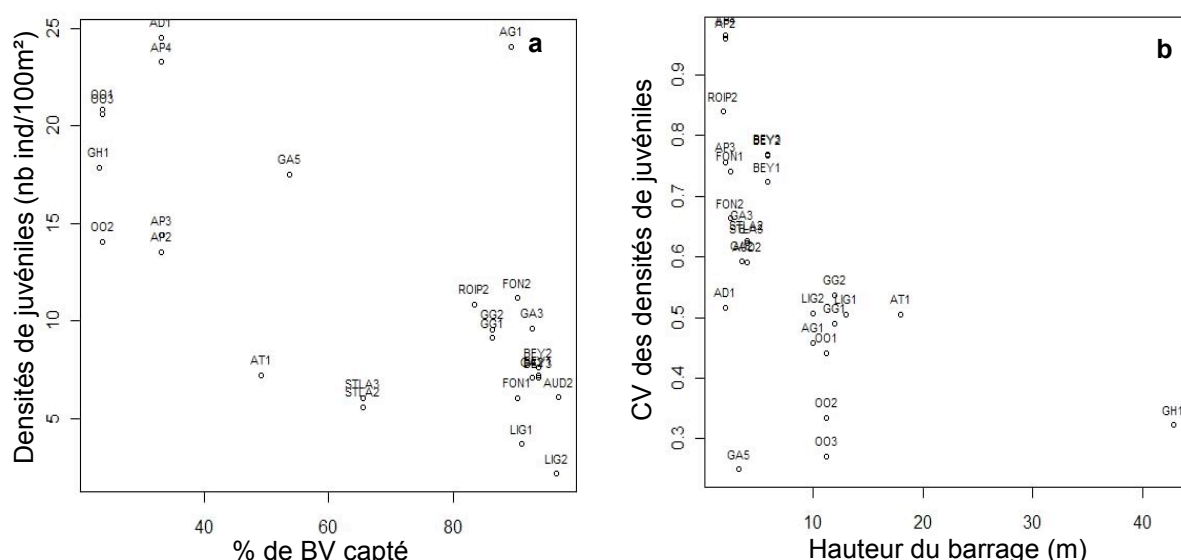


Figure 14. Relation entre a. la densité de juvéniles et le degré de reconstitution du débit en fin de TCC (% de BV capté par l'ouvrage par rapport au BV total en fin de TCC) ; b. le CV des densités de juvéniles et la hauteur du barrage amont

• Conclusion

Nous avons mis en évidence une relation négative forte entre les densités de truite et la taille du cours d'eau (largeur moyenne), quel que soit le stade et que l'on soit en tronçon régulé ou non. Cette relation avait été évoquée dès le début du 20^e siècle dans les travaux de Léger (1909) : pour les cours d'eau de largeur moyenne supérieure à 5 m, les densités décroissent avec la largeur. Son hypothèse était que la productivité d'une rivière n'augmente pas de façon linéaire avec sa taille, car l'effet relatif d'apport nutritif des berges diminue avec ce même facteur. Plus récemment, Lanka et Wesche (1987) ont observé cette corrélation négative sur 91 populations de truite dans les Montagnes Rocheuses. Nous pouvons suggérer 2 hypothèses pour expliquer cette relation surprenante et rarement observée auparavant. Premièrement, conformément aux prévisions théoriques de Léger, nous pouvons supposer que les cours d'eau les plus petits bénéficient d'un effet de berge et sont plus productifs : les apports exogènes d'invertébrés seraient plus importants sur les cours d'eau de tête de bassin, améliorant ainsi la productivité de truites. Pour la plupart, nos stations les moins larges sont en effet situées en zone de prairie, avec berges attenantes, et les stations de taille plus importante sont situées en fond de vallée glaciaire, avec une zone riparienne plus éloignée du lit mouillé. Or les apports exogènes peuvent constituer une part non négligeable du régime alimentaire des truites (Romaniszyn *et al.*, 2007). Notre deuxième hypothèse concerne l'hydrologie : en effet, les cours d'eau les plus grands subissent les débits de crue les plus élevés (sur nos 53 stations, corrélation $r=0.82$ entre la largeur et le Q05, significatif au seuil $\alpha = 0.001$). L'effet négatif des crues sur les jeunes stades de truite a été largement décrit dans la

littérature (Latterell *et al.*, 1998; Jensen and Johnsen, 1999; Cattaneo *et al.*, 2002). On peut donc supposer que les cours d'eau les plus grands, qui subissent donc les crues les plus fortes en terme d'intensité, ont des densités plus faibles. Nos résultats montrent justement une corrélation négative entre les densités de jeunes stades et le niveau des crues, ce qui tendrait à confirmer cette hypothèse. Cependant on n'observe pas cette relation pour les adultes. Finalement on peut supposer que c'est une combinaison de nos 2 hypothèses qui opèrent : une productivité plus forte en amont, et un effet des crues plus important en aval. Cet effet des crues pourrait être renforcé en TCC du fait de la forte corrélation négative entre la taille du cours d'eau et le degré de reconstitution du débit le long du TCC : plus un TCC est situé en aval du réseau hydrographique, moins bonne est la reconstitution. En conséquence, l'impact des forts débits est potentiellement plus important puisque l'écart entre débit de crues et débit de base est plus important. Il faut cependant être prudent quant à la généralisation de cette hypothèse dans la mesure où cette relation est essentiellement valable pour les Pyrénées dans notre échantillon, puisque les autres massifs sont sous-représentés en TCC.

Cependant, notre connaissance approfondie de plusieurs sites où des analyses fines de l'évolution temporelle des effectifs en lien avec les paramètres du milieu nous conforte dans notre interprétation des résultats obtenus pour cette analyse multi-sites car elle nous permet de vérifier si les tendances détectées ont du sens.

2. CONSTRUCTION D'UNE TYPOLOGIE DES TCC SALMONICOLES EN FONCTION DE LEUR CADRE PHYSIQUE (A5)

Afin de déterminer de façon pertinente quels sont les facteurs clés de régulation des populations de truite en TCC, ainsi que l'impact potentiel des ouvrages, il est nécessaire de connaître le cadre physique des TCC. Pour couvrir le maximum de situations, nous avons construit une typologie des cadres physiques de TCC. Cette typologie a deux vocations :

- dresser un panorama de l'ensemble des situations rencontrées sur le territoire (cela permettra de mieux appréhender les types de milieu concernés et la représentativité des sites échantillonnés biologiquement, cela permettra également de déterminer si à un type de milieu correspond un type d'ouvrages),
- et servir de cadre référentiel pour les études d'impact écologique plus locales et plus détaillées.

1 Données

• Origine des données

Les données utilisées pour construire la typologie des TCC proposée ici sont d'origines diverses et nombreuses. Concernant les caractéristiques des ouvrages EDF, 3 bases de données ont été principalement utilisées :

- la base Dorémhy, référentiel de l'hydraulique d'EDF, qui recense toutes les caractéristiques des ouvrages hydroélectriques
- la base de données « Environnement » (BDENV), qui recense la majeure partie des études environnementales réalisées sur les ouvrages, ainsi que leurs principales caractéristiques

- la base de données du CIH (Centre d'Ingénierie Hydraulique d'EDF), qui contient les positions géographiques de tous les ouvrages

Les données géographiques et physiques utilisées sont des couches SIG. Les principales couches utilisées sont :

- le modèle numérique de terrain de résolution 50 m (topographie),
- la base Corine Land Cover (couverture au sol),
- les couches géologiques du BRGM (Bureau de Recherches Géologiques et Minières),
- la couche des rangs de Strahler.

Des données ont été calculées à partir de ces couches (par exemple la pente) et/ou de modèles (par exemple le module).

• *Sélection des TCC*

Le référentiel Dorémhy recense 959 prises d'eau EDF sur le territoire français métropolitain (hors Corse). Il a donc fallu sélectionner les ouvrages correspondant à notre problématique. Cette sélection est le résultat de la prise en compte de plusieurs éléments (figure 15). D'une part, notre modèle d'étude étant la truite, nous n'avons retenu que les ouvrages situés sur des tronçons à enjeu salmonicole stricte. Notons que ce choix a d'emblée écarté certains bassins versants où les ouvrages se situent en contexte piscicole intermédiaire (Bretagne, Normandie, Morvan notamment). D'autre part, le type d'influence étudié est précis : il s'agit des tronçons court-circuités à débit réservé. A partir des ouvrages de prises d'eau ainsi sélectionnés ont ensuite pu être délimités les TCC, sur la base de quelques règles simples en fonction du schéma hydraulique. Nous avons en particulier traité de façon individuelle les TCC situés en aval de retenues de grande dimension (n=36), dont le temps de séjour est supérieur à 14 jours (min = 14 j, max = 544 j), considérant que ces ouvrages peuvent avoir une empreinte plus loin en aval, au-delà de la restitution. Finalement, 281 TCC salmonicoles ont été retenus pour construire la typologie.

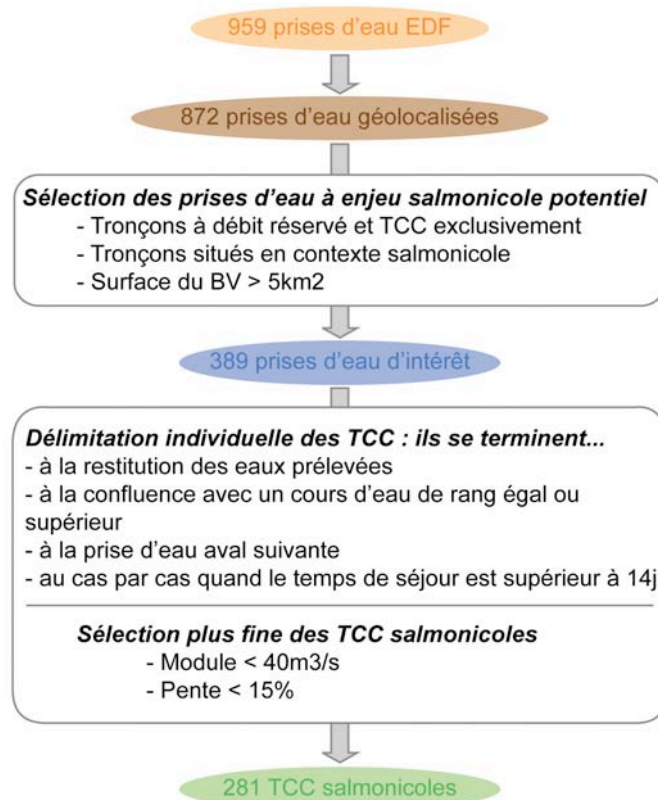
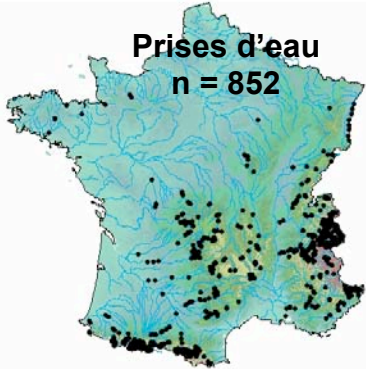
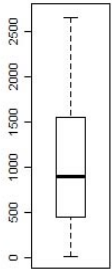
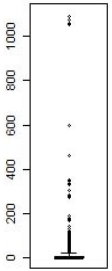
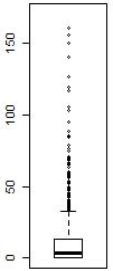
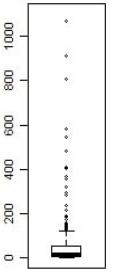
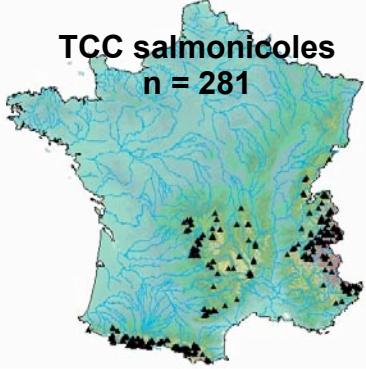
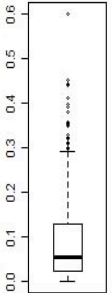
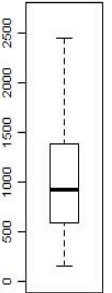
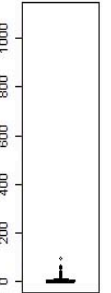
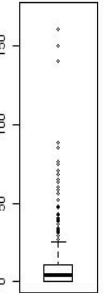
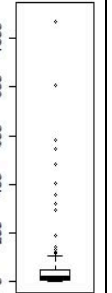


Figure 15. Schéma de la démarche de sélection de l'échantillon de TCC utilisée pour construire la typologie

- *Caractéristiques générales des TCC*

Les caractéristiques des TCC sélectionnés ont été comparées à celles de l'ensemble des prises d'eau. Elles couvrent globalement les mêmes gammes de valeur (Tableau 5). Un panorama plus détaillé est donné en annexe 4.

Tableau 5. Localisation de l'ensemble des prises d'eau EDF et des TCC salmonicoles retenus dans l'étude, et distribution de leurs caractéristiques principales.

Localisation	Caractéristiques				
	Pente	Altitude	Module	Hauteur de barrage	Puissance max
					
					

2 Construction de la typologie des cadres physiques des TCC salmonicoles

Notre première démarche a tout d'abord été inductive : nous avons cherché à construire une typologie sans *a priori* des TCC, en utilisant conjointement des données descriptives de l'ouvrage et du cadre physique de chaque TCC. Notre hypothèse de départ était en effet qu'il existe des associations « type » d'ouvrages donnés avec un milieu physique donné. Nous avons alors utilisé des méthodes de classification automatique pour définir les meilleurs regroupements possibles de nos TCC. Cette première démarche n'a cependant pas donné de résultats satisfaisants, car c'est essentiellement la composante altitudinale qui gouvernait la formation des classes, au détriment de variables bien plus importantes pour notre problématique piscicole, comme la pente, la taille du cours d'eau ou encore la taille de l'ouvrage.

Nous nous sommes donc orientés vers une démarche plus déductive, cherchant à construire un cadre théorique basé sur nos connaissances du fonctionnement des cours d'eau salmonicoles dans les régions auxquelles nous nous intéressons. Par ailleurs, nos premières

analyses nous ayant permis de faire le constat que la diversité des types d'ouvrages pour un même milieu était très grande, nous avons choisi de revoir notre hypothèse de départ, et de construire une typologie des cadres physiques des TCC, sans prendre en considération les caractéristiques des ouvrages. Nous avons ainsi retenu 4 filtres majeurs pour discriminer nos différents types. Premièrement le massif d'appartenance (Alpes, Massif Central ou Pyrénées), deuxièmement la combinaison de 2 caractéristiques hydromorphologiques majeures (pente et module, cf. annexe 3), troisièmement le niveau de transport solide, et dernièrement le régime hydrologique (figure 16). Finalement 15 types ont pu être définis à partir des ces critères.

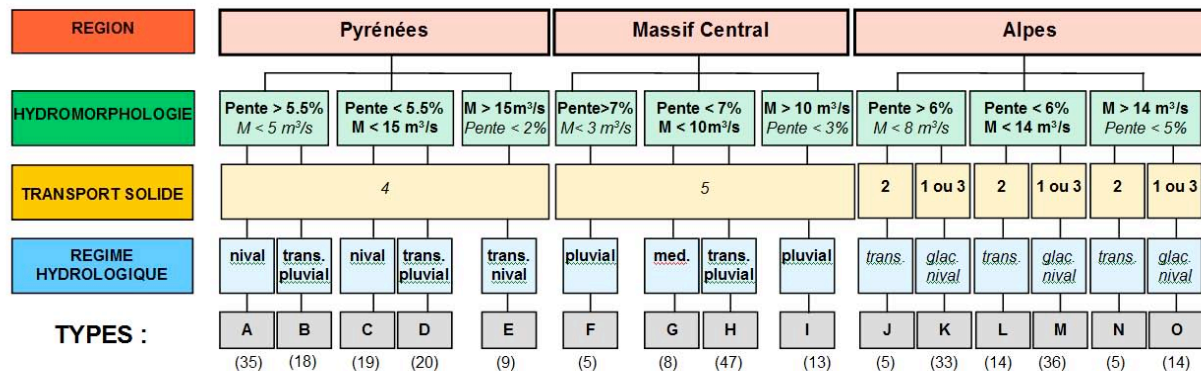


Figure 16. Schéma d'obtention de la typologie des TCC salmonicoles. En gras sont représentés les critères ayant permis la discrimination des groupes, en italique les informations complémentaires. Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de TCC affectés à chaque groupe.

La figure 17 donne les cartes de répartition spatiale des types de cadres physiques de TCC obtenus. On remarque que la composante altitudinale est marquée pour les types pyrénéens. Dans le Massif Central, un type est prédominant (type H).

3 Description des types obtenus

Le détail des caractéristiques des 15 types obtenus sont donnés dans l'article A5. En dehors des caractéristiques retenues comme critères de discrimination pour construire la typologie, les TCC présentent des caractéristiques physiques et géographiques assez variables au sein d'un même type. On peut cependant remarquer quelques grandes tendances pour certains types. Conformément à notre observation sur la localisation des types pyrénéens, l'altitude des TCC diminue tandis que leur largeur de fond de vallée augmente, lorsqu'ils appartiennent à des types caractérisés par une pente plus faible et un module plus important : le gradient altitudinal est marqué. Les types du Massif Central sont globalement ceux qui ont les eaux les plus pauvres (forts pourcentages de roches à faible charge ionique sur le bassin versant). Ce sont aussi les TCC les plus longs. Les TCC des Préalpes du Nord se singularisent quant à eux par des eaux potentiellement très productives, un réseau hydrographique plus dense ; ils tendent aussi à être plus courts que la moyenne.

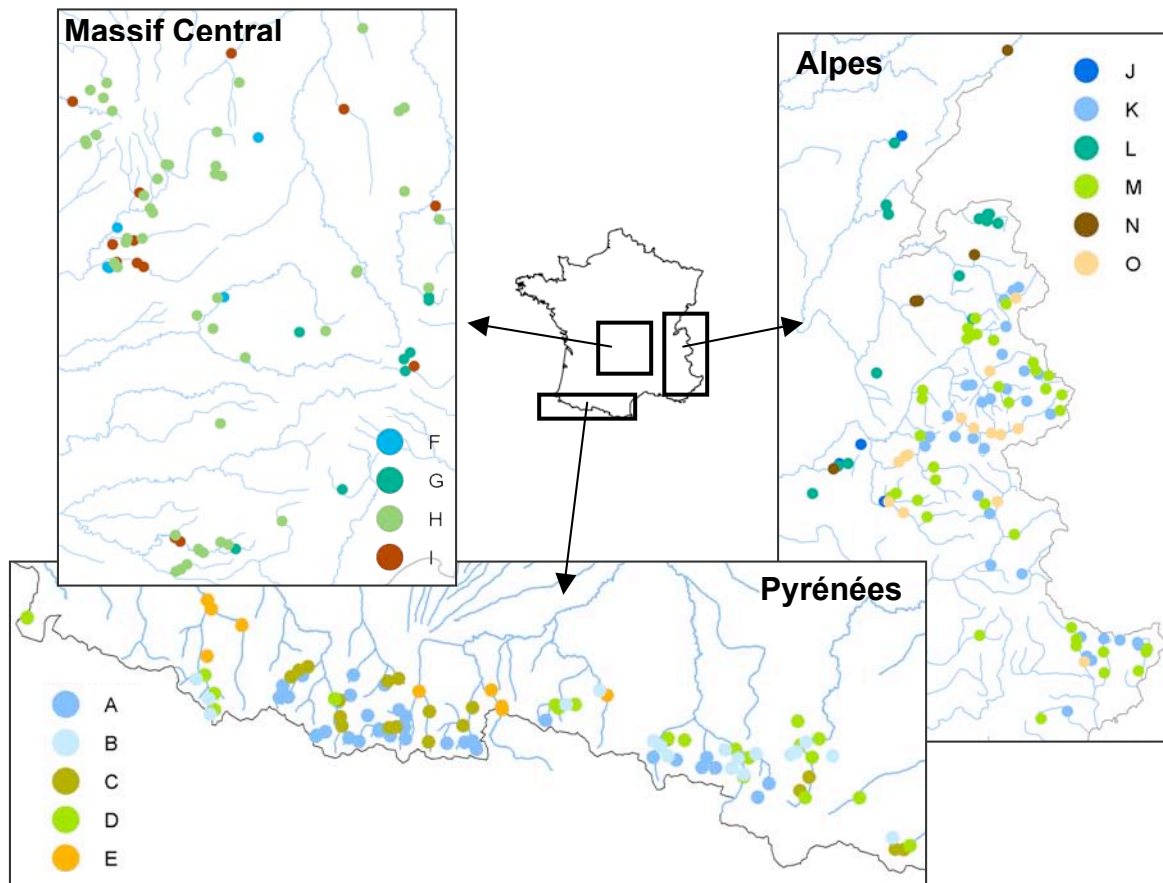


Figure 17. Localisation des types de cadres physiques obtenus dans chacune de leur région d'appartenance

4 Description de la variabilité des ouvrages au sein de chaque type

Le premier constat est que les ouvrages appartenant à un même type ont des caractéristiques très variables en terme de taille (hauteur du barrage), de degré de reconstitution du débit (% de BV capté par l'ouvrage par rapport au BV total en fin de TCC) et d'influence cumulée (densité totale d'obstacles sur le BV du TCC) (figure 18). Les résultats montrent tout de même que les ouvrages sont dans l'ensemble de taille plus importante dans le Massif Central. Les types des Préalpes du Nord se caractérisent par une petite taille de l'ouvrage, une reconstitution partielle du débit le long du TCC et une fragmentation élevée du réseau hydrographique du bassin versant. Dans les Pyrénées, l'échelonnement par rapport à l'altitude s'observe de nouveau pour le degré de reconstitution du débit : les types les plus hauts dans le réseau hydrographique sont ceux dont le débit se reconstitue le mieux en fin de TCC.

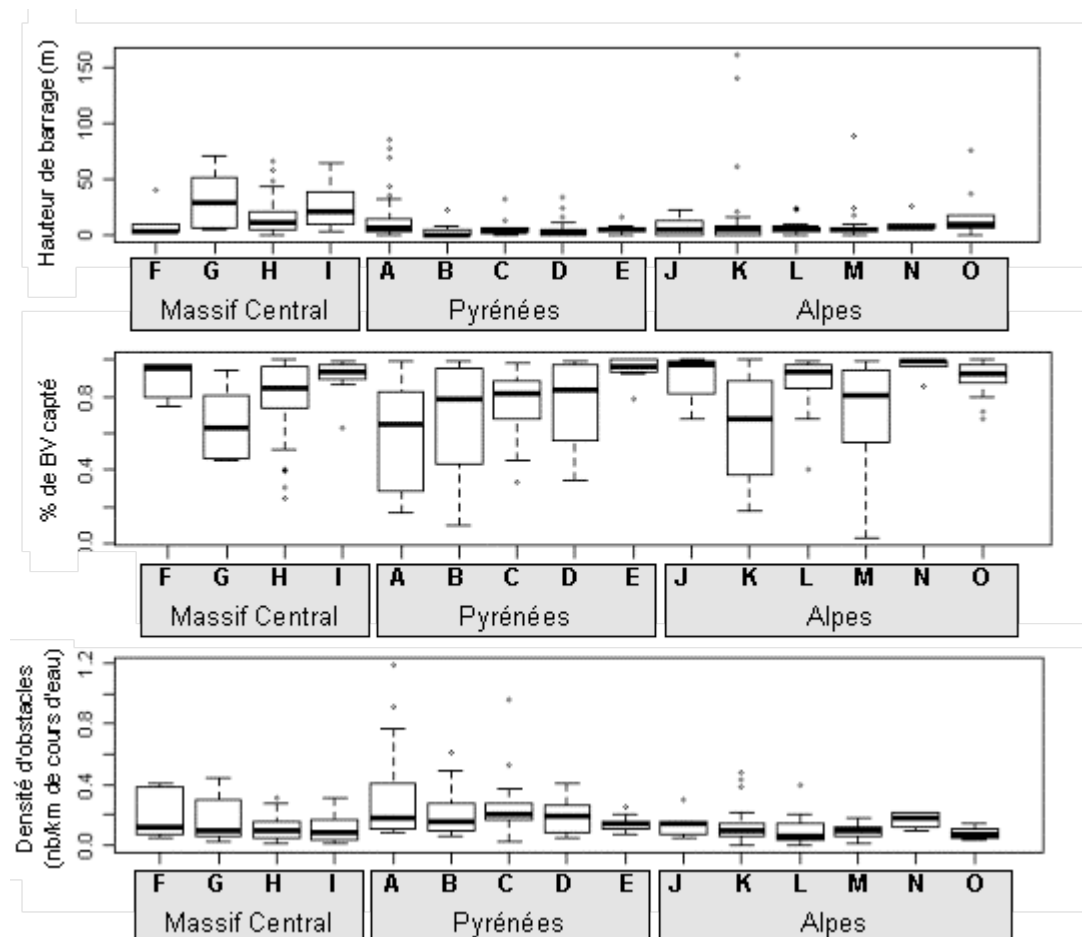


Figure 18. Variabilité des 3 variables représentant l'impact potentiel des ouvrages (hauteur de barrage en m, degré de reconstitution du débit en fin de TCC exprimé en % de BV influencé sur l'ensemble du BV du TCC, et densité d'ouvrages en nombre d'ouvrages par km² de bassin versant de TCC) sous forme de boxplot par type de TCC

• Conclusion

La construction de cette typologie des cadres physiques de TCC a permis de dresser un panorama réellement original des TCC français en zone salmonicole, complet et d'ampleur puisqu'il concerne les 3 plus grands massifs montagneux du pays. Il en ressort que l'appartenance au massif est fortement discriminante puisque nous l'avons retenue comme première clef de discrimination de nos types, ce qui tient principalement au fait que chaque massif est caractérisé par un régime hydrosédimentaire singulier. Les variables retenues pour définir les types ont en effet été choisies pour leur intérêt comme cadre d'habitat aquatique : chaque type représente donc un cadre d'habitat donné, et fournit ainsi une base solide pour la compréhension des mécanismes de régulation des populations. Nos travaux ont également mis en évidence que pour un même cadre d'habitat physique, il existe une grande variabilité des caractéristiques physiques autres que celles qui discriminent les types. Enfin nos résultats ont permis de répondre à l'une de nos questions initiales : est-ce qu'à un type de milieu physique donné correspond un type d'ouvrage ? La réponse est non ; au sein d'un même type, on rencontre des ouvrages aux caractéristiques très variables (variables choisies pour décrire la nature et l'intensité de l'altération induite par l'ouvrage).

Nos travaux remplissent l'objectif initial : nous disposons désormais d'un cadre référentiel qui couvre l'ensemble des TCC salmonicoles, et qui sera notre support pour caractériser les impacts potentiels des ouvrages sur les populations de truite.

3. TYPOLOGIE DES IMPACTS POTENTIELS DES OUVRAGES PAR TYPE DE TCC

Nos analyses des relations entre les populations de truite et les paramètres du milieu physique, et de la distorsion induite par les ouvrages, nous ont permis d'enrichir les connaissances sur le fonctionnement des systèmes régulés. Dans un deuxième temps, nos travaux ont abouti à la caractérisation des différents cadres d'habitat physique des TCC. Nous disposons désormais des éléments nécessaires pour typer les impacts potentiels des ouvrages en fonction des différents types de TCC et de la sensibilité du milieu récepteur.

Dans un 1^{er} temps, nous décrirons la typologie à laquelle nous sommes arrivés et qui constitue une base sur laquelle s'appuyer pour réaliser une étude d'impact local.

Dans un 2nd temps, on développera une trame d'analyse sur laquelle s'appuyer pour réaliser une étude d'impact des ouvrages hydroélectriques sur les populations de truite situées en TCC.

1 Typologie des impacts potentiels des ouvrages sur les populations salmonicoles, en fonction de leurs caractéristiques propres et du milieu récepteur

Nous avons cherché à caractériser les impacts potentiels des ouvrages sur les populations de truite. Ces impacts résultent de l'influence des caractéristiques physiques naturelles plus ou moins contraignantes, à laquelle se surimpose l'influence des ouvrages. L'impact est évalué par le croisement de la sensibilité du milieu récepteur et du type de perturbation engendrée par l'ouvrage (Tableau 4). On décrit ci-dessous ces 2 composantes.

1.1 Sensibilité du milieu récepteur

La première étape a consisté à évaluer la sensibilité *a priori* du milieu récepteur en fonction de ses caractéristiques physiques naturelles. La typologie remplit ici pleinement son rôle : chaque milieu, chaque tronçon de rivière est unique, mais en regroupant des milieux sur la base de caractéristiques communes ou proches, choisies pour leur importance dans l'écologie de la ou des espèces d'intérêt, il est possible d'évaluer une sensibilité potentielle par grande famille de cadre d'habitat. Cette évaluation est possible grâce aux connaissances que l'on a de l'écologie du modèle biologique choisi, ou à une échelle plus large de l'écosystème étudié. Dans notre cas, nous nous intéressons à la truite commune. Les analyses menées ici nous ont permis de dégager un certain nombre d'éléments de compréhension des phénomènes qui régulent les populations de truite. Nous les avons associés aux connaissances décrites dans la littérature, afin de finalement évaluer la sensibilité de nos 15 types de cadres physiques en TCC. Quatre éléments caractéristiques du milieu physique ont été retenus. Ces éléments ont été traduits en éléments de sensibilité biologique ; leur degré de sensibilité a été évalué en fonction du type de cadre physique :

- le niveau de débit solide détermine le risque potentiel de déficit de frayères fonctionnelles ; d'une part la charge grossière conditionne la disponibilité en substrat de reproduction, et d'autre part la fraction fine influe sur le niveau de colmatage des frayères,
- le régime hydrologique détermine le risque potentiel de crues violentes en période particulièrement à risque dans le cycle de la truite (post-émergence),
- la taille du cours d'eau conditionne la sensibilité des jeunes stades au niveau des crues,
- la pente détermine la sensibilité des jeunes stades aux événements de crue également.

Par exemple, les niveaux élevés de débit solide présentent notamment dans les Alpes (types M et N) sont susceptibles d'induire des colmatages du substrat. Ou encore, les populations des TCC situés sur les cours d'eau les plus grands dans chaque massif (types E, I, N et O) risquent de présenter des niveaux moyens d'abondance en alevins et juvéniles faibles du fait du niveau élevé des débits de crues.

1.2 Nature et sévérité des perturbations induites par les ouvrages en fonction du type de milieu récepteur

La deuxième étape a consisté à surimposer à ces types de milieu l'impact potentiel d'un ouvrage donné, en identifiant la nature et la sévérité de la perturbation, et les conséquences physiques et biologiques induites. Nous avons tout d'abord évalué les impacts potentiels génériques de l'ouvrage par type de perturbation : modification de l'écoulement, modification du transit sédimentaire et modification du degré de fragmentation du milieu. Cette évaluation s'est faite au travers de 3 descripteurs de l'ouvrage et du TCC associé : la hauteur du barrage, le niveau du débit réservé et le degré de reconstitution de débit en fin de TCC.

Nous avons cherché à évaluer le ou les impacts potentiels d'un ouvrage donné sur la population de truite du TCC en aval, en fonction du type de cadre physique dudit TCC.

1.3 Produits finaux

Typologie des impacts potentiels

Finalement, dans une dernière étape, nous avons croisé la sensibilité a priori de chaque type de TCC avec les différents impacts potentiels des ouvrages, afin d'évaluer le risque potentiel associé à chaque ouvrage en fonction du milieu récepteur.

Le résultat final se présente sous la forme d'un tableau qui croise les types de TCC avec les caractéristiques des ouvrages (Tableau 6). Afin d'évaluer les risques écologiques pour la population de truite du TCC auquel on s'intéresse, il faut d'une part déterminer le type d'appartenance du TCC, et d'autre part les caractéristiques de l'ouvrage concerné. On peut alors, par croisement, obtenir une évaluation du risque potentiel d'impact de l'ouvrage par rapport à un type de perturbation donné. Il est à noter que l'impact est évalué pour chaque croisement type de TCC/caractéristique de l'ouvrage, mais nous ne proposons pas d'évaluation de l'impact cumulé car nous ne disposons pas d'éléments qui permettraient de pondérer de façon fiable les différents impacts.

Base informatique

La construction de la typologie des cadres physiques des TCC a aussi permis la constitution d'une base de données très complète de recensement des TCC salmonicoles et de leurs caractéristiques physiques (coordonnées géographiques, altitude, pente, module naturel, surface du bassin versant naturel, largeur de fond de vallée, rang de Strahler,...), ainsi que des caractéristiques de l'ouvrage hydroélectrique associé (valeur du débit réservé, hauteur du barrage, capacité d'entonnement quand elle est disponible, caractéristiques de la centrale,...).

Ces produits finaux constituent une base sur laquelle s'appuyer pour réaliser une étude d'impact locale d'un ouvrage sur une population de truite. La figure 19 synthétise la démarche entreprise.

Tableau 6. Typologie des impacts potentiels des ouvrages

Eléments de sensibilité du milieu récepteur					Types de TCC																
					Pyrénées					Massif Central				Alpes							
Physiques		Biologiques			A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O		
Niveau de débit solide		Potentiel déficit de frayères fonctionnelles			●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●		
Régime hydrologique		Potentielle violence des crues en période sensible			●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●		
Taille du cours d'eau (module)		Populations de cours d'eau plus grands plus sensibles à l'effet des crues sur les jeunes stades			●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●		
Pente		Jeunes stades des populations des cours d'eau plus pentus sont plus sensibles			●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●		
Impacts génériques potentiels liés à l'élément perturbateur					Types de TCC																
					Pyrénées					Massif Central				Alpes							
Type de perturbation	Descripteur	Valeur descripteur	Impact physique	Conséquences biologiques	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O		
Modification de l'écoulement	Hauteur de barrage	< 5 m	Crues naturelles maintenues	Mortalité des jeunes stades	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=		
		5 - 15 m	Crues naturelles maintenues	Mortalité des jeunes stades	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=		
		> 15 m	Crues écrêtées	Mortalité des jeunes stades potentiellement réduite	++	+	++	+	+	+	+	+	+	+	+	++	+	++	+	+	
	Degré de reconstitution du débit	bonne	Crues partiellement rétablies	Mortalité des jeunes stades	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	
			Habitat partiellement restauré	Capacité d'accueil	-	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	
	mauvaise	Habitat réduit à celui permis par le Qr	Capacité d'accueil	--	--	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
		Valeur du débit réservé	1/40°	Habitat très réduit	Capacité d'accueil	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
			1/10°	Habitat réduit	Capacité d'accueil	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
			1/40°	Fort gradient des crues	Mortalité des jeunes stades	---	--	--	--	--	--	--	--	--	--	---	--	--	--	--	--
	1/10°		Gradient des crues plus modéré	Mortalité des jeunes stades	--	-	--	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	--	-	-	-
Modification du transport solide	Hauteur de barrage	< 5 m	Destockage intermittent fréquent – potentiel colmatage	Colmatage ponctuel des frayères	-	-	--	--	--	-	--	--	--	-	-	--	--	--	--		
		5 - 15 m	Destockage intermittent occasionnelle	Déficit de frayères	-	-	--	--	--	-	--	--	--	-	--	-	---	-	---		
		> 15 m	Interruption de transit sédimentaire - pavage	Déficit de frayères	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	
	Degré de reconstitution du débit	bonne	Déficit sédimentaire partiellement compensé	Déficit de frayères	-	-	-	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	
		mauvaise	Déficit sédimentaire non compensé	Déficit de frayères	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	---	--	---	--	---	

Degré de fragmentation	Hauteur de barrage	< 5 m	Obstacle mais potentielles surverses	Echange réduit mais possible apport de juvéniles par l'amont	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		5 - 15 m	Obstacle mais potentielles surverses	Echange réduit mais possible apport de juvéniles par l'amont	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		> 15 m	Pas de surverses	Aucun échange	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Degré de reconstitution du débit	bonne	Affluents potentiellement nombreux	Recolonisation et refuge possible	-	-	-	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=	=
		mauvaise	Isolement du TCC	Pas de recolonisation possible	--	--	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Densité d'ouvrages	faible	Réseau hydrographique peu interrompu	Recolonisation possible	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		élevée	Réseau hydrographique très fragmenté	Recolonisation difficile	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--

Légende :

Sensibilité du milieu récepteur par type de cadre physique de TCC :

-  Sensibilité faible des populations du type de TCC correspondant
-  Sensibilité moyenne des populations du type de TCC correspondant
-  Sensibilité élevée des populations du type de TCC correspondant

Impact potentiel de l'élément perturbateur (prise d'eau/barrage) par type de cadre physique de TCC :

- potentiel impact négatif marqué sur les densités de truites en aval de l'ouvrage
- potentiel impact négatif marqué sur les densités de truites en aval de l'ouvrage
- potentiel impact négatif modéré sur les densités de truites en aval de l'ouvrage
- = potentiel impact négligeable sur les densités de truites en aval de l'ouvrage
- + potentiel impact positif modéré sur les densités de truites en aval de l'ouvrage
- ++ potentiel impact positif marqué sur les densités de truites en aval de l'ouvrage

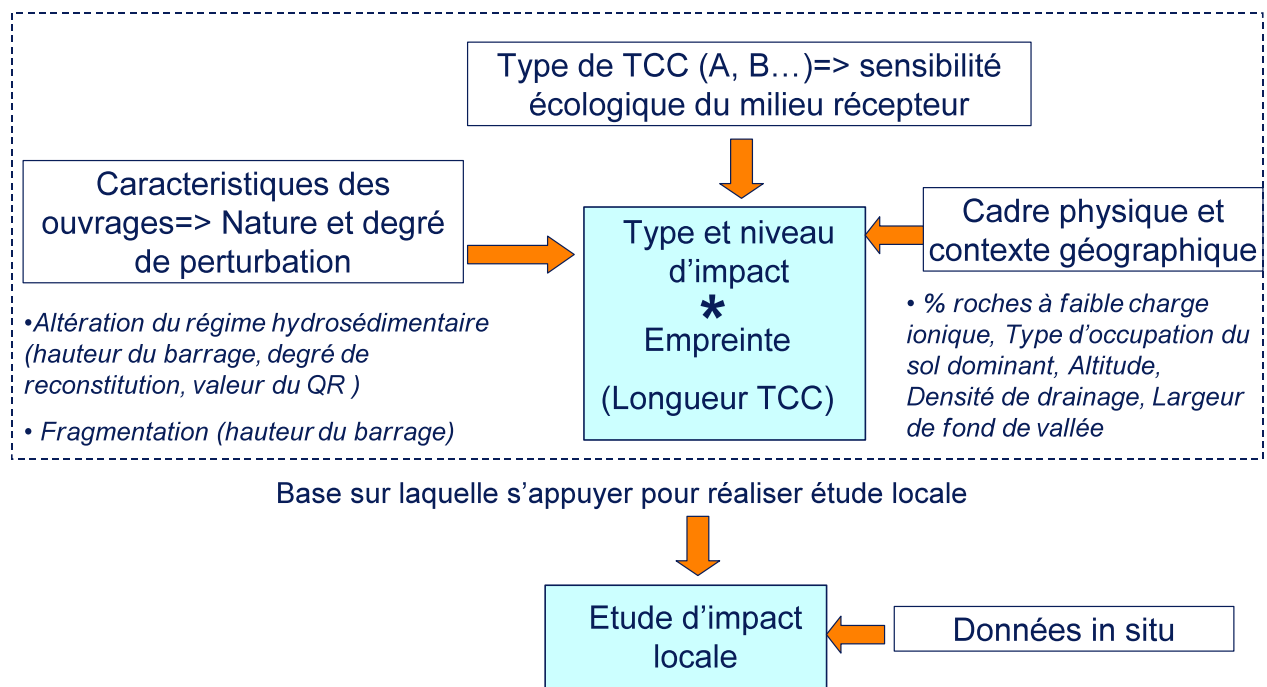


Figure 19. Démarche préalable à l'étude d'impact d'un ouvrage hydroélectrique donné

2 Trame d'analyse pour l'étude de l'impact d'un ouvrage donné sur les populations de truite

Les différentes étapes de l'analyse du ou des risques potentiels dans un TCC à débit réservé sont proposées ici.

2.1 Caractérisation du système d'étude

La première étape consiste à caractériser le système d'étude :

- quelle est la localisation de la zone d'étude (coordonnées géographiques) : vérifier que ce tronçon appartient ou non à un TCC salmonicole recensé dans la base,
- déterminer le type de TCC auquel il appartient, et recueillir ou déterminer les principales caractéristiques du tronçon d'étude : pente, module, régime hydrologique, régime sédimentaire,
- recueillir ou déterminer les caractéristiques physiques complémentaires du tronçon : altitude, rang de Strahler, présence d'obstacles, surface du bassin versant, géologie du bassin versant, occupation du sol du BV, ...,
- recueillir les caractéristiques de l'ouvrage en amont : hauteur du barrage, degré de reconstitution du débit en fin de TCC, valeur du débit réservé, capacité d'entonnement.

2.2 Identification des risques écologiques potentiels

Les risques écologiques potentiels sur le tronçon d'étude sont évalués tout d'abord à partir du Tableau 6: en fonction du type de TCC (cadre physique) et des caractéristiques de

l'ouvrage hydroélectrique qui ont été déterminés au préalable, les différents impacts potentiels attendus et leur sévérité sont listés pour chaque type de perturbation : modification de l'écoulement, modification du transit sédimentaire, degré de fragmentation du milieu.

Ensuite, il est essentiel de bien définir l'empreinte de l'ouvrage, c'est-à-dire la longueur de linéaire soumise aux impacts potentiels précédemment identifiés. Il s'agit *a priori* de la longueur du TCC définie dans la base de données des TCC salmonicoles, mais il est important à ce stade de bien valider cette longueur en fonction des impacts potentiels attendus et des autres données caractéristiques de la zone d'étude.

Enfin, les différents impacts potentiels identifiés devront être mis en perspective par rapport aux autres éléments connus du système étudié : il s'agit ici de proposer un fonctionnement potentiel de l'écosystème dans un cadre élargi : le degré de fragmentation du bassin versant est-il important ? y a-t-il des possibilités de refuges dans des affluents du TCC ? quelle est la productivité des eaux dans la zone d'étude ? y'a-t-il des sources de pollution ? A la lumière de ces éléments, les impacts potentiels et leur sévérité pourront être affinés, afin d'avoir une image pertinente du fonctionnement de l'écosystème en réponse à la perturbation induite par l'ouvrage et des risques écologiques associés.

2.3 Evaluation de l'impact et identification des leviers d'action

L'identification des risques écologiques potentiels va permettre d'orienter les études à mener localement sur un site pour évaluer l'impact de l'ouvrage sur les populations de truite et ainsi d'identifier les leviers d'actions. Nous proposons ici les leviers de mitigation pouvant être envisagé en fonction de différents impacts couramment identifiés à l'aval des ouvrages (Tableau 7).

Tableau 7. Proposition d'études et de leviers d'action possibles en fonction de l'impact potentiel attendu

Impact potentiel attendu	Etudes locales	Levier d'action
Capacité d'accueil réduite	- évaluer la quantité et la qualité d'habitat disponible (méthode des microhabitats) - évaluer la quantité et la qualité des abris (végétation, sous-berges, embâcles)	- débit réservé
Colmatage du substrat	- bilan sédimentaire - mesures granulométriques - détermination de la pente - détermination de l'état de surface des berges - présence ou non d'une ripisylve	- gestion des chasses - lâchers d'eau claire - apport exogène de substrat
Pavage du substrat	- bilan sédimentaire - mesures granulométriques	- gestion des chasses - apport exogène de substrat
Connectivité restreinte	- états des affluents - évaluation des possibilités de dévalaison lors des surverses	- passe à poisson

Remarque :

Bien que sur la plupart des cours d'eau à truite exploités pour la production, les paramètres liés à la qualité de l'eau (oxygène dissous et température notamment) et à la disponibilité en ressources (faune benthique) ne sont généralement pas des facteurs limitants, on vérifiera tout de même qu'il n'existe pas d'éventuels problèmes de qualité d'eau (eutrophisation, pollution,...).

DISCUSSION - PERSPECTIVES

1 Fonctionnement des populations de truite : dynamique, résilience en lien avec les paramètres du milieu

• *Représentativité des résultats*

L'originalité de nos travaux réside dans le fait d'avoir pu combiner un nombre élevé de sites de suivis piscicoles (53) avec des durées importantes des chroniques (4 à 13 ans). Nous avons consenti à cet effort, car nombre d'auteurs pensent que de tels jeux de données sont susceptibles d'apporter de nouveaux enseignements sur les dynamiques long terme et leurs forçages. Statzner et Resh (1993) ont montré l'importance des jeux de données multi-sites et multi-années pour tester des relations écologiques. Cela est même primordial lorsque l'on s'intéresse à l'étude de la réponse biologique des populations en tronçon régulé (Souchon *et al.*, 2008). Concernant la truite plus spécifiquement, de récents travaux ont montré que le temps de réponse des populations à des changements de débit réservé est long (au moins supérieur à la décennie) (Sabaton *et al.*, 2008). A notre connaissance, aucune autre étude n'intègre autant de sites avec des suivis à long terme, comprenant pour moitié des sites en tronçon régulé. Les stratégies de recherche s'appuient soit sur des approches diachroniques, c'est-à-dire l'observation généralement en un seul site de l'évolution temporelle d'une population ou d'un peuplement (Elliott, 1985) ; soit sur des approches synchroniques, basées sur un grand nombre de stations dont on analyse la variation spatiale inter-sites de la structure des peuplements ou des populations sur un temps court simultané.

Notre échantillon de stations peu ou pas influencées (naturelles et témoins) nous a permis de mener nos analyses spécifiques aux TCC en ayant au préalable établi quel était le cadre biologique général dans les 3 massifs Alpes, Pyrénées et Massif Central, en termes d'abondance et de variabilité naturelles observées. Ce cadre a été précieux dans l'interprétation de l'impact relatif des ouvrages. Les stations témoins ont dans un deuxième temps permis des comparaisons ciblées, en fournissant une référence ayant des conditions physiques locales proches de celle de la station en TCC correspondante, hormis l'influence de l'ouvrage. Cependant si la représentativité de nos stations en TCC est bonne pour les Pyrénées, elle est limitée pour les autres massifs du fait du nombre restreint de stations des Alpes et du Massif Central. Si l'on souhaite compléter notre échantillon afin d'améliorer la représentativité des résultats, notre typologie des cadres physiques de TCC peut s'avérer être un bon outil pour sélectionner des stations complémentaires.

Les 26 stations d'inventaire piscicole de notre échantillon situées en TCC appartiennent à 6 des types de cadre physique de TCC que nous avons définis. Du fait du déséquilibre de l'échantillon en faveur des Pyrénées, 4 des 5 types pyrénéens sont représentés. Dans les Alpes et le Massif Central, 1 seul type est représenté, respectivement sur les 6 et 4 types existants. Il s'agit cependant dans les 2 cas du type de TCC le plus fréquent (figure 20). Notre échantillon de stations piscicoles a donc une représentativité limitée des différents types de situations rencontrées en TCC en terme de cadre physique, puisque 9 types ne sont pas représentés. Cependant la couverture est déjà importante, et dans chaque massif le type comportant le plus grand nombre de TCC est représenté. Dans le Massif Central, ce type (H) correspond à des TCC situés sur des cours d'eau de taille petite à moyenne ($module < 10 m^3/s$), de pente moyenne à forte ($< 7\%$) et avec un régime hydrologique pluvial, caractéristique de ce massif. Dans les Alpes, la majorité des TCC appartiennent au type M, qui correspond lui aussi à des cours d'eau de taille faible à moyenne ($M < 14 m^3/s$) et de pente moyenne à forte ($< 6\%$), mais avec un régime hydrologique nival, et en outre subissant un niveau de transport solide

élevé. Dans les Pyrénées, nos stations de suivi couvrent tous les types sauf le type B : TCC situés sur des cours d'eau pentus (>7%) mais en régime pluvial, donc correspondant aux parties occidentale et orientale de la chaîne montagneuse.

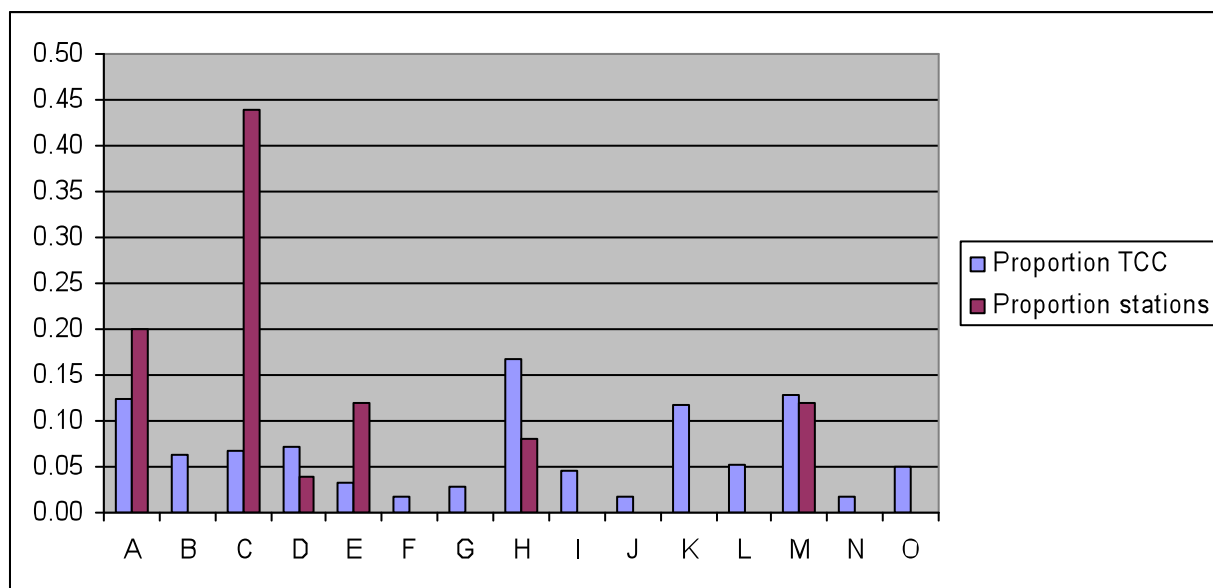


Figure 20. Proportion de TCC dans chaque type par rapport à l'échantillon de 281 TCC, et proportion de stations de suivi piscicole dans chaque type par rapport au nombre total de stations en TCC (26)

- *Variabilité de la population en lien avec les paramètres du milieu*

En accord avec la théorie de l'habitat temple (Southwood, 1977) qui soutient que les caractéristiques de l'habitat forgent les traits biologiques des espèces occupant cet habitat, l'influence de différents paramètres a pu être testée. Il en ressort que la largeur est le premier niveau de filtre expliquant la variabilité des niveaux d'abondance observés.

Le second filtre est l'effet des crues : nous avons mis en évidence le rôle des crues (niveau absolu) sur le recrutement, d'une part au niveau interannuel par nos analyses locales, et d'autre part au niveau spatial par nos analyses multi-sites des synchronismes. En revanche, nous n'avons pas décelé de relation entre la variabilité du recrutement et la variabilité du débit de crue, ni de gradation dans l'effet des crues entre sites. Nous aurions pourtant pu attendre ce résultat, comme cela a déjà été montré par différents auteurs auparavant (Cattanéo et al., 2002; Lobon-Cervia and Rincon, 2004; Lobon-Cervia, 2009), et qui est en adéquation avec la théorie des perturbations (Ward and Stanford, 1983). D'après ces auteurs, lorsque les crues sont fréquentes, la biodiversité est plus faible et ce sont les espèces à cycle vital court et à forte capacité d'expansion qui sont favorisées. Lorsque les crues sont plutôt rares, les espèces non concurrentielles sont éliminées. Enfin, la diversité biologique est maximale quand la fréquence de la perturbation est moyenne. Pour aller plus loin dans la compréhension des mécanismes mis en jeu lors du forçage par les crues, il serait pertinent de réduire la fenêtre temporelle d'observation à l'échelle saisonnière pour corroborer les résultats antérieurs (Cattanéo et al., 2002; Lobon-Cervia, 2004) ; cela n'a pu être testé ici faute de données hydrologiques suffisantes.

Enfin, il nous a semblé important d'étudier le rôle du transport solide sur les populations. L'impact de ce facteur a largement été étudié, que ce soit pour la fraction fine ou la fraction grossière. Concernant les matières en suspension, leur effet sur les populations piscicoles a été largement étudié et Newcombe (1994) en a proposé une échelle de gravité.

Selon la concentration en MES et la durée d'exposition, les conséquences vont d'une modification du comportement à un stress physiologique grave (abrasion des branchies) puis à la mort. Le stade œuf est lui plutôt affecté par la sédimentation qui suit un taux de MES élevé dans le cours d'eau, car le phénomène perturbe l'oxygénation des embryons et l'évacuation des déchets métaboliques (Lisle, 1989). L'impact du charriage, quant à lui, doit être envisagé à différentes échelles. A l'échelle du cycle de vie de la truite, la profondeur, la durée et la fréquence de mise en mouvement du substrat affecte directement les conditions de vie des populations (Lisle, 2005). En période de crue, le charriage peut avoir pour conséquence des dommages physiques aux œufs et aux alevins. Il peut de plus entraîner un comblement des frayères et bloquer ainsi la phase d'émergence (Jensen and Johnsen, 1999). A une échelle plus large, le charriage est un élément indispensable de la dynamique morphologique des cours d'eau puisqu'il permet la formation de structures telles que les alternances radier/mouille (Lisle, 2005) et la nécessaire régénération du substrat. Ce phénomène de transport solide est cependant difficile à quantifier : à quelle fréquence se renouvelle-t-il ? Quelle est la taille des éléments charriés ? Petit *et al.* (2005) proposent l'utilisation de la puissance spécifique comme variable permettant d'évaluer la puissance nécessaire à la mise en mouvement de la charge de fond. Cette variable est calculée en fonction du débit, de la largeur du cours d'eau et de sa pente, et permet d'évaluer la puissance spécifique critique nécessaire à la mise en mouvement d'éléments de diamètre donné. Au travers de ces 3 éléments, cette variable prend donc en compte l'hydrologie d'une part (débit), et la morphologie d'autre part (pente et largeur), ce qui semble indispensable à la lumière des résultats de Poff *et al.* (2006): le régime nécessaire à la mise en mouvement du substrat dépend du régime hydrologique lui-même, mais également des caractéristiques géomorphologiques du lit. Il est donc primordial d'intégrer hydrologie et morphologie pour caractériser un 'régime de perturbation' et ses conséquences écologiques. Nous avons donc initié des travaux en ce sens, en cherchant à déterminer la fréquence de remobilisation du substrat sur les stations où nous disposons de données granulométriques ou *a minima* de données descriptives du substrat *via* les mesures de microhabitat. Cependant le lien avec les populations n'a pu être étudié de façon aussi poussée que pour les autres paramètres du fait d'une part d'une absence de données granulométriques concomitantes de chroniques hydrologiques longues sur plus de la moitié des stations, et d'autre part du fait des nombreuses incertitudes liées à la méthode employée. Malgré tout ces premières analyses fournissent des éléments pour poursuivre les investigations et la réflexion sur le rôle du charriage sur les sites de suivis (voir un descriptif synthétique de la méthodologie en annexe 5).

D'une manière générale, pour compléter nos travaux, il serait intéressant d'introduire la composante dynamique du système dans nos analyses multi-sites, afin de tester les relations entre dynamique de populations et chroniques de débit, d'habitat et de remise en mouvement du substrat. Cette dynamique est imposée par la variabilité hydrologique et il serait donc également important de replacer les années d'observation dans un contexte hydrologique plus large afin d'évaluer si cette période de suivi correspond à une situation hydrologique moyenne, ou plus sèche, ou plus humide. En outre, d'autres descripteurs biologiques tels que la biomasse semblent importants à prendre en compte, afin d'appréhender la question de la croissance.

- *Résilience des populations*

La capacité de résilience des populations de truite après des événements déstructurants majeurs a été mise en évidence par de nombreux auteurs (Beaudou *et al.*, 1995; Cattaneo, 2002; Lobon-Cervia, 2009). Il s'agit d'un mécanisme central qui soutient toute la dynamique de population. Toute la question est maintenant de savoir dans quels types de situations cette

capacité de restauration de la population peut être altérée. Car, si la truite est une espèce qui semble présenter une forte capacité d'adaptation, la littérature rapporte plusieurs cas de déclin de populations au cours des dernières années. Ainsi en Suisse une forte réduction des captures de truites a été observée dans de nombreux cours d'eau au cours des 20 dernières années (Burkhardt-Holm *et al.*, 2002). La maladie rénale proliférative (MRP) a été identifiée comme une cause probable de ce déclin sur un certain nombre de sites, même si l'on peut imaginer que sur la plupart des sites plusieurs facteurs conjoints ont conduit à cette réduction drastique des abondances (Burkhardt-Holm and Scheurer, 2007). Un déclin dramatique a également été rapporté dans le nord-ouest de l'Espagne au début des années 2000, suivi d'un retour à des niveaux d'abondance élevés dans un laps de temps très court, sans que la cause du déclin n'ait pu être clairement identifiée (Lobon-Cervia, 2009). L'auteur a cependant pu cerner un certain nombre de facteurs susceptibles d'agir comme mécanismes de résilience permettant la restauration rapide de la population dans des conditions environnementales favorables : de fortes relations entre le recrutement et l'hydrologie, un cycle de vie court, la survie de quelques femelles pouvant frayer une seconde fois notamment.

- *Et l'impact des ouvrages ?*

En terme d'abondance, nos analyses n'ont mis en évidence que peu de différences significatives entre station en TCC et station témoin associée. Nous avons vu que ce résultat était cependant à prendre avec précaution dans la mesure où nous avons remarqué que les quelques différences significatives ont été décelées lorsque les chroniques biologiques sont plus longues (> 6 ans).

L'effet « taille » du cours d'eau a été mis en évidence de façon tout aussi prononcée pour les tronçons régulés. L'effet des crues également ; il est cependant important de noter que nos stations en TCC se situent en aval de barrages de faible hauteur, dont la capacité à écrêter les crues est donc réduite. Si notre échantillon devait être élargi à un plus grand nombre de stations, il nous semble essentiel d'inclure des stations situées en aval d'ouvrages importants en terme de hauteur de barrage afin de tester dans quelle mesure ce facteur influence la relation entre forts débits et recrutement, et de valider ainsi les hypothèses que nous avons avancées dans notre analyse de risques concernant cet élément. Nous avons également mis en évidence le rôle important du degré de reconstitution du débit.

Les populations de nos stations en TCC semblent présenter la même résilience qu'en système naturel, mais leur résistance à une perturbation donnée paraît être moins forte, dans la mesure où nous avons pu mettre en évidence une gradation de l'effet des crues entre sites en TCC, contrairement aux sites naturels. Nos simulations à long-terme, qui montrent de faibles différences de réponses des populations pour diverses modulations du débit réservé, mettent en évidence l'importance de la capacité de résilience en TCC : ces faibles différences sont justement liées à la capacité de restauration des populations après des événements perturbateurs, cette capacité étant fonction de la capacité d'accueil du milieu. Ainsi la résistance des populations à une perturbation externe et leur résilience suite à cette même perturbation sont deux composantes clefs de leur dynamique (Lévêque, 2001). Il paraît donc essentiel d'identifier les facteurs susceptibles de moduler leur importance : la résistance des populations est fonction des capacités de refuges ainsi que de l'habitat disponible, tandis que la résilience dépend du degré de fermeture du système (capacité de recolonisation des populations voisines) et de la fréquence et de l'intensité des perturbations.

Nous nous sommes intéressés dans cette étude à l'impact relatif des ouvrages hydroélectriques, mais n'oublions pas que selon les sites, d'autres facteurs anthropiques peuvent être mis en jeu, qui influencent potentiellement la résistance et la résilience des populations. Il a notamment été montré dans une étude concernant la gestion halieutique par

repeuplement que la capacité de restauration des populations naturelles est supérieure aux populations maintenues artificiellement par alevinage (Caudron *et al.*, 2009).

2 Combinaison d'une analyse biologique multi-sites et d'une typologie abiotique pour définir un nouveau type d'approche

• *Originalité de la démarche*

L'ensemble de mes travaux de thèse a permis d'atteindre les objectifs scientifiques et opérationnels fixés initialement : les résultats apportent d'une part des éléments pour une meilleure compréhension des processus de régulation des populations en milieu influencé, et fournissent d'autre part un outil de gestion pour orienter les études d'impact. Ces travaux ont mis en oeuvre une approche originale : nous avons en effet couplé une analyse biologique multi-sites à une analyse typologique des cadres d'habitat aquatiques, de façon à pouvoir étendre les résultats obtenus sur les sites pour lesquels on dispose de suivis biologiques aux TCC appartenant au même type. *In fine* la combinaison de ces résultats a permis de proposer un cadre d'évaluation des risques écologiques pour les populations de truite en TCC, basé sur une typologie des impacts potentiels des ouvrages.

L'utilisation de classifications en hydroécologie n'est pas récente (Ricker, 1934). On a depuis longtemps cherché à classer les écosystèmes lotiques en fonction de caractéristiques communes, qu'elles soient biotiques (approche bottom-up) ou abiotiques (approche top-down) (Ferréol *et al.*, 2005). La classification de ces écosystèmes intervient à toutes les échelles, depuis l'échelle locale avec la définition des faciès d'écoulement par exemple (Delacoste *et al.*, 1995) jusqu'à l'échelle régionale à laquelle ont été définies les hydroécorégions (Wasson *et al.*, 2002), en passant par l'échelle du tronçon et du bassin versant (Frissell *et al.*, 1986). Les approches typologiques connaissent actuellement un nouvel essor en Europe en réponse à la mise en œuvre de la Directive Cadre sur l'Eau (2000). Le système d'évaluation des écosystèmes aquatiques appliqué dans ce cadre est basé sur la notion de conditions de référence, à partir desquelles est évalué le statut écologique des masses d'eau. Cette démarche est réalisée dans un cadre typologique des écosystèmes. Des travaux ont ainsi été menés afin de définir des hydroécorégions, et des études complémentaires utilisant des suivis biologiques spatialisés ont cherché à tester si les peuplements étaient correctement discriminés par ces types écologiques régionaux (Wasson *et al.*, 2002; Moog *et al.*, 2004). Nous pouvons faire le parallèle entre ces approches et la notre qui couple également analyse biologique multi-sites et typologie abiotique. Cependant, elle diffère en ce sens que nos analyses biologiques n'ont pas pour objectif principal de valider la typologie des cadres physiques de TCC, mais bien de fournir des éléments de compréhension du fonctionnement des populations de truite, éléments que l'on étend par la suite aux TCC du même type pour évaluer la sensibilité écologique potentielle du type en question. Quoi qu'il en soit, il serait intéressant de projeter les mesures d'habitat (SPU) dont on dispose sur l'ensemble des TCC pour voir si on retrouve des concordances avec les 15 types. Par ailleurs, la nécessité de se baser sur des suivis biologiques dans un but d'évaluation des risques écologiques est soulignée par Karr et Chu (1999).

• *Utilisation de la démarche à des fins opérationnelles*

Il est important de rappeler ici que notre outil doit être utilisé comme cadre à l'évaluation des risques, il ne donne pas de réponse locale toute faite aux impacts effectivement mis en jeu sur le TCC d'intérêt. Il répond aux préconisations faites par un nombre croissant d'auteurs qui soulignent que l'évaluation d'un impact donné doit prendre en

compte un contexte plus large au lieu de se limiter au seul tronçon de cours d'eau régulé (Poff and Zimmerman, 2009).

Les résultats obtenus ici peuvent être utilisés de deux manières :

- A une échelle locale, pour s'appuyer sur une base référentielle qui permette d'identifier les paramètres clés de régulation des populations en TCC ; en effet, une fois que l'on dispose de ce cadre, on pourra faire appel à tous les outils d'analyse locale de façon plus pertinente, comme la méthode des microhabitats, la mesure des surfaces d'abris, les bilans sédimentaires, etc.

- A large échelle, pour identifier et comparer la sensibilité *a priori* des habitats afin de déterminer où porter l'effort.

- *Utilisation de la démarche à des fins de recherche*

La typologie des cadres physiques de TCC est un outil de premier plan pour le choix de stations représentatives des situations rencontrées sur l'ensemble du parc hydroélectrique en zone salmonicole. Cela pourrait par exemple être utile pour choisir des stations dans le cadre d'une étude de la problématique de la gestion sédimentaire en aval des retenues.

3 Perspectives : élargissement de la démarche à d'autres impacts hydroélectriques et à d'autres écosystèmes

La démarche que nous proposons ici nous a permis de construire un cadre d'évaluation des risques en TCC salmonicoles à débit réservé. Cette démarche, de par son fort intérêt notamment au vu de l'évolution réglementaire actuelle en matière de protection et de gestion des écosystèmes lotiques, mériterait d'être appliquée dans d'autres cadres. Il serait en particulier intéressant de typer les impacts potentiels de la gestion par éclusées, ces impacts ayant été déjà largement étudiés (Valentin *et al.*, 1994; Lauters *et al.*, 1996; Saltveit *et al.*, 2001).

Il serait également pertinent d'utiliser notre approche pour les TCC situés sur les cours d'eau cyprinicoles. Car, bien que la majorité des ouvrages hydroélectriques soit située en zone salmonicole, les ouvrages localisés en zone cyprinicole retiennent l'attention du fait de la grande vulnérabilité des cours d'eau soumis à de multiples contraintes anthropiques.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (2000). Directive 2000/60/CE du Parlement européen et du Conseil du 23 octobre 2000 établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau, Journal Officiel des Communautés Européennes: 72.
- Allen, T. F. H. and T. B. Starr (1982). Hierarchy: perspectives for ecological complexity. Chicago, University of Chicago Press.
- Assani, A. A., E. Stichelbout, et al. (2006). "Comparison of impacts of dams of the annual maximum flow characteristics in three regulated hydrologic regimes in Quebec (Canada)." Hydrological Processes.
- Baran, P. (1995). Analyse de la variabilité des abondances de truites communes (*Salmo trutta* L.) dans les Pyrénées centrales françaises. Influence des échelles d'hétérogénéité de l'habitat, Institut National Polytechnique de Toulouse: 147.
- Baran, P. (2008). "The flow regime : a key 'driver' for the health of freshwater ecosystems. Assessment of the alterations and the opportunities for restoration." Houille Blanche-Revue Internationale De L Eau(6): 26-33.
- Baran, P., M. Delacoste, et al. (1995). "Effects of reduced flow on brown trout (*Salmo trutta* L.) populations downstream dams in French Pyrenees." Regulated Rivers: Research and Management **10**: 347-361.
- Baran, P., M. Delacoste, et al. (1997). "Variability of mesohabitat used by brown trout populations in the french central Pyrenees." Transactions of the American Fisheries Society **126**(5): 747-757.
- Baran, P., M. Delacoste, et al. (1995). "Approche multi-échelles des relations entre les caractéristiques d'habitat et les populations de truite commune (*Salmo Trutta* L.) dans les Pyrénées centrales." Bulletin Francais de la Pêche et de la Pisciculture **337/338/339**: 399-406.
- Bartholow, J. M., J. L. Laake, et al. (1993). "A salmonid population model with emphasis on habitat limitations." Rivers **4**(4): 265-279.
- Bayley, P. B. (2002). A review of studies on responses of salmon and trout to habitat change, with potential for application in the Pacific Northwest. Report to the Washington State Independent Science Panel. Washington: 29 p. + appendices.
- Beaudou, D., D. Baril, et al. (1995). "Recolonisation d'un cours d'eau corse dévasté : contribution respective des truites sauvages et domestiques." Bull. Fr. Pêche Piscic.(337-338-339): 259-266.
- Belaud, A., P. Chaverroche, et al. (1989). "Probability-of-use curves applied to brown trout (*Salmo trutta fario* L.) in rivers of southern France." Regulated Rivers : Research and Management **3**: 321-336.
- Bovee, K. D. (1982). A guide to stream habitat analysis using the Instream Flow Incremental Methodology. Fort Collins, Colorado, U.S.D.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services: 248.
- Brandt, S. A. (2000). "Classification of geomorphological effects downstream of dams." Catena **40**(4): 375-401.
- Burke, M., K. Jorde, et al. (2009). "Application of a hierarchical framework for assessing environmental impacts of dam operation: Changes in streamflow, bed mobility and recruitment of riparian trees in a western North American river." Journal of Environmental Management **90**(Supplement 3): S224-S236.
- Burkhardt-Holm, P., A. Peter, et al. (2002). "Decline of fish catch in Switzerland. Project Fishnet: A balance between analysis and synthesis." Aquatic Sciences **64**: 36-54.
- Burkhardt-Holm, P. and K. Scheurer (2007). "Application of the weight-of-evidence approach to assess the decline of brown trout (*Salmo trutta*) in Swiss rivers." Aquatic Sciences **69** 51-70.
- Cattaneo, F. (2002). Influence de l'hydrologie sur les populations et assemblages piscicoles : mythes et réalités, Cemagref UR Bely/LHQ, Université Toulouse III - Paul Sabatier, U.F.R. "Sciences de la Vie et de la Terre": 37 p + articles.
- Cattaneo, F., B. Hugueny, et al. (2003). "Synchrony in brown trout, *Salmo trutta*, population dynamics: a "Moran effect" on early-life stages." Oikos **100**(1): 43-54.

- Cattaneo, F., N. Lamouroux, et al. (2002). "The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **59**(1): 12-22.
- Caudron, A., A. Champigneulle, et al. (2009). "Evidence of two contrasting brown trout *Salmo trutta* populations spatially separated in the River Borne (France) and shift in management towards conservation of the native lineage." Journal of Fish Biology **74**(5): 1070-1085.
- Chandesris, A., J. R. Malavoi, et al. (2007). "Le SYSTème Relationnel d'Audit de l'hydromorphologie des cours d'eau (SYRAH CE) : un outil multi-échelles d'aide à la décision pour la gestion des cours d'eau." Ingénieries - Eau Agriculture & Territoires **50**: 77-80.
- Cheslak, E. F. and A. S. Jacobson (1990). "Integrating the Instream Flow Incremental Methodology with a population response model." Rivers **1**(4): 264-288.
- Cochner, T. (1976). Instream flow techniques for large rivers. Instream flow needs symposium. O. J.F. and C. H. Allman, American Fisheries Society. **Volume II**: 387-399.
- Collier, K. J. (2002). "Effects of flow regulation and sediment flushing on instream habitat and benthic invertebrates in a New Zealand river influenced by a volcanic eruption." River Research and Applications **18**(3): 213-226.
- Crisp, D. T. (1993). Population densities of juvenile trout (*Salmo trutta*) in five upland streams and their effects upon growth, survival and dispersal. Oxford, ROYAUME-UNI, Blackwell.
- Delacoste, M., P. Baran, et al. (1995). "Classification et clé de détermination des faciès d'écoulement en rivières de montagne." Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture **337/338/339**: 149-156.
- Demars, J. J. (1985). Repercussions of small hydroelectric power stations on population of Brown trout (*Salmo trutta*) in rivers in the French Massif Central. . FAO EIFAC: 53-61.
- Elliott, J. M. (1985). "Population dynamics of migratory trout, *Salmo trutta*, in a lake district stream, 1966-83, and their implications for fisheries management." Journal of Fish Biology **27**(Supplement A): 35-43.
- Elliott, J. M. (1994). Quantitative ecology and the brown trout. Oxford GBR, Oxford University Press.
- Elser, A. A. (1972). A partial evaluation and application of the "Montana method" of determining stream flow requirements. Instream Flow Requirement Workshop, Portland, Oregon.
- Ferréol, M., A. Dohet, et al. (2005). "A top-down approach for the development of a stream typology based on abiotic variables." Hydrobiologia **551**(1): 193-208.
- Frissell, C. A., W. J. Liss, et al. (1986). "A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context." Environmental Management **10**(2): 199-214.
- Ginot, V., Y. Souchon, et al. (1998). Logiciel EVHA 2.0. Evaluation de l'habitat physique des poissons en rivière, Cemagref BEA/LHQ et Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement: 82.
- Gore, J. A. (1989). Models for predicting benthic macroinvertebrate habitat suitability under regulated flows. Alternatives in Regulated River Management. G. J. A. P. G.E. Boca Raton, CRC Press Inc.: 253-265.
- Gouraud, V., J. L. Baglinière, et al. (2001). "Factors regulating brown trout populations in two French rivers: Application of a dynamic population model." Regulated Rivers: Research & Management **17**(4-5): 557-569.
- Gouraud, V., C. Sabaton, et al. (2004). "Role of habitat variability in trout populations dynamics: Application of a dynamic population model to three french rivers." Hydroécologie Appliquée **14**(1): 221-244.
- Graf, W. (2006). "Downstream hydrologic and geomorphic effects of large dams on American rivers." Geomorphology **79**: 336-360.
- Harris, D. D., W. A. Hubert, et al. (1991). "Brown trout population and habitat response to enhanced minimum flow in Douglas Creek, Wyoming." Rivers **2**(4): 285-294.
- Hart, D. D., T. E. Johnson, et al. (2002). "Dam removal: Challenges and opportunities for ecological research and river restoration." Bioscience **52**(8): 669-681.
- Huet, M. (1949). "Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes." Zeitschrift für Hydrologie **11**(3-4): 332-351.
- Hunt, R. L. (1976). "A long-term evaluation of trout habitat development and its relation to improving management-related research." Transaction of the American Fisheries Society **105**(3): 361-364.

- Hynes, H. B. N. (1975). "The stream and its valley." Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie **19**: 1-15.
- Illies, J. and L. Botosaneanu (1963). "Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique." Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie **12**: 1-57.
- Jackson, H. M., C. N. Gibbins, et al. (2007). "Role of discharge and temperature variation in determining invertebrate community structure in a regulated river." River Research and Applications **23**: 651-669.
- Jensen, A. J. and B. O. Johnsen (1999). "The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*) and Brown Trout (*Salmo trutta*)." Functional Ecology **13**(6): 778-785.
- Jowett, I. G. (1992). "Models of the abundance of large brown trout in New Zealand rivers." North American Journal of Fisheries Management **12**(3): 417-432.
- Jowett, I. G. and B. Biggs (2003). The effectiveness of habitat-based minimum flow assessments - six case studies. International Symposium on Ecohydraulics: Aquatic Habitats: Analysis and Restoration, Madrid, Spain.
- Jowett, I. G., J. Richardson, et al. (1991). "Microhabitat preferences of benthic invertebrates and the development of generalised *Deleatidium* spp. habitat suitability curves, applied to four New Zealand rivers." New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research **25**: 187-199.
- Karr, J. R. and E. Chu (1999). Restoring life in running waters: better biological monitoring. Washington, DC, Island Press.
- Lamouroux, N., H. Capra, et al. (1999). "Fish habitat preferences in large streams of southern France." Freshwater Biology **42**(4): 673-687.
- Lanka, R. P., W. A. Hubert, et al. (1987). "Relations of geomorphology to stream habitat and trout standing stock in small Rocky Mountain streams." Transactions of the American Fisheries Society **116**: 21-28.
- Latterell, J. J., K. D. Fausch, et al. (1998). "Relationship of trout recruitment to snowmelt runoff flows and adult trout abundance in six Colorado mountain streams." Rivers **6**: 240-250.
- Lauters, F., P. Lavandier, et al. (1996). "Influence of hydropeaking on invertebrates and their relationship with fish feeding habits in a Pyrenean River." Regulated Rivers: Research and Management **12**(6): 563-573.
- Leger, L. (1909). "Principles de la méthode rationnelle du peuplement des cours d'eau a salmonides."
- Lévêque, C. (2001). Écologie. De l'écosystème à la biosphère. Paris, Masson Sciences, Dunod.
- Lisle, T. E. (1989). "Sediment transport and resulting deposition in spawning gravels, north coastal California." Water Resources Research **25**(6): 1303-1319.
- Lisle, T. E. (2005). Bed mobility: A Key Linkage Between Channel Condition and Lotic Ecosystems. American Geophysical Union, Spring Meeting 2005, New Orleans.
- Lobon-Cervia, J. (2004). "Discharge-dependent covariation patterns in the population dynamics of brown trout (*Salmo trutta*) within a Cantabrian river drainage." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **61**(10): 1929-1939.
- Lobon-Cervia, J. (2009). "Why, when and how do fish populations decline, collapse and recover? the example of brown trout (*Salmo trutta*) in Rio Chaballos (northwestern Spain)." Freshwater Biology **54**(6): 1149-1162.
- Lobon-Cervia, J. and P. A. Rincon (2004). "Environmental determinants of recruitment and their influence on the population dynamics of stream-living brown trout *Salmo trutta*." Oikos **105**(3): 641-646.
- Lowe, W. H., G. E. Likens, et al. (2006). "Linking scales in stream ecology." BioScience **56**(7): 591-597.
- Melhaoui, M. (1985). Eléments d'écologie de la truite de lac (*Salmo trutta* L.) du lac Léman dans le système lac-affluents. Biologie Animale. Paris, Université Pierre et Marie Curie: 127.
- Milhous, R. T. (1979). The PHABSIM system for instream flow studies. Summer Computer Simulation conf., Toronto, Ontario, Society for computer simulation, La Jolla, CA.
- Moog, O., A. Schmidt-Kloiber, et al. (2004). "Does the ecoregion approach support the typological demands of the EU Water Framework Directive?" Hydrobiologia **516**(1-3): 21-33.

- Moran, P. A. P. (1953). "The statistical analysis of the Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology." Australian Journal of Zoology **1**: 291-298.
- Nehring, R. (1979). Evaluation of instream flow methods and determination of water quantity needs for streams in the state of Colorado. Fort Collins, Colorado Division of Wildlife: 144.
- Newcombe, C. P. (1994). Suspended sediment in aquatic ecosystems: ill effects as a function of concentration and duration of exposure. Victoria, British Columbia Ministry of Environment.
- Orth, D. J. (1987). "Ecological considerations in the development and application of instream flow-habitat models." Regulated Rivers: Research and Management **1**: 171-181.
- Ovidio, M., H. Capra, et al. (2008). "Regulated discharge produces substantial demographic changes on four typical fish species of a small salmonid stream." Hydrobiologia **609**: 59-70.
- Petit, F., F. Gob, et al. (2005). "Critical specific stream power in gravel-bed rivers." Geomorphology **69**(1-4): 92-101.
- Petts, G. E. (1984). Impounded rivers. Perspectives for Ecological Management. Chichester, John Wiley & Sons.
- Piffady, J., Y. Souchon, et al. (2010). "Quantifying the effects of temperature and flow regimes on cyprinid recruitment using Bayesian hierarchical modelling on a 26-year dataset: the example of the upper Rhône river." Freshwater Biology **Early view**.
- Poff, L. N., B. D. Richter, et al. (2009). "The ecological limits of hydrologic alteration (ELOHA): a new framework for developing regional environmental flow standards." Freshwater Biology: 1-24.
- Poff, L. N. and J. T. F. Zimmerman (2009). "Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows." Freshwater Biology: 1-12.
- Poff, N. L. and J. D. Allan (1995). "Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability." Ecology **76**(2): 606-627.
- Poff, N. L., J. D. Allan, et al. (1997). "The natural flow regime. A paradigm for river conservation and restoration." BioScience **47**(11): 769-784.
- Poff, N. L., J. D. Olden, et al. (2006). "Placing global stream flow variability in geographic and geomorphic contexts." River Research and Applications **22**(2): 149-166.
- Poff, N. L. and J. V. Ward (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**: 1805-1818.
- Poff, N. L. and J. K. H. Zimmerman (2009). "Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows." Freshwater Biology **55**(1): 194-205.
- Pouilly, M. and Y. Souchon (1995). "Méthode des microhabitats : validation et perspectives." Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture **337/338/339**: 329-336.
- Richter, B. D., J. V. Baumgartner, et al. (1996). "A method for assessing hydrologic alteration within ecosystems." Conservation Biology **10**(4): 1163-1174.
- Ricker, W. E. (1934). An ecological classification of certain Ontario streams, Université Toronto Studies: 114.
- Romaniszyn, E. D., J. J. Hutchens, et al. (2007). "Aquatic and terrestrial invertebrate drift in southern Appalachian Mountain streams: implications for trout food resources." Freshwater Biology **52**(1): 1-11.
- Rosenberg, D. M., F. Berkes, et al. (1997). "Large-scale impacts of hydroelectric development." Environmental Review **5**: 27-54.
- Royama, T. (1992). Analytical population dynamics. London, Chapman and Hall.
- Rubin, S. P., T. C. Bjornn, et al. (1991). "Habitat suitability curves for juvenile chinook salmon and steelhead development using a habitat-oriented sampling approach." Rivers **2**(1): 12-19.
- Sabaton, C. and J. Miquel (1993). "La méthode des microhabitats : un outil d'aide au choix d'un débit réservé à l'aval des ouvrages hydroélectriques. Expérience d'Electricité de France." Hydroécologie Appliquée **5**(1): 127-163.
- Sabaton, C., L. Siegler, et al. (1997). "Presentation and first applications of a dynamic population model for brown trout (*Salmo trutta*): aid to river management." Fisheries Management and Ecology **4**: 425-438.

- Sabaton, C., Y. Souchon, et al. (2008). "Long-term brown trout populations responses to flow manipulation." River Research and Applications **24**: 476-505.
- Sabaton, C., Y. Souchon, et al. (2004). "The "Guaranteed Flow Working Group ": A french evaluation of microhabitat component of IFIM based on habitat and brown trout population monitoring." Hydroécologie Appliquée **14**(1): 245-270.
- Saltveit, S. J., J. H. Halleraker, et al. (2001). "Field experiments on stranding in juvenile atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) during rapid flow decreases caused by hydropedaking." Regulated Rivers: Research and Management **17**: 609-622.
- Souchon, Y. and H. Capra (2004). "Aquatic habitat modelling: biological validations of IFIM/Phabsim methodology and new perspectives." Hydroécologie Appliquée **14**(1): 9-25.
- Souchon, Y., C. Sabaton, et al. (2008). "Detecting biological responses to flow management: missed opportunities; future directions." river Research and Applications **24**: 506-518.
- Souchon, Y., C. Sabaton, et al. (2008). "Detecting biological responses to flow management: missed opportunities; future directions." River Research and Applications **24**: 506-518.
- Souchon, Y., F. Trocherie, et al. (1989). "Les modèles numériques des microhabitats des poissons : application et nouveaux développements." Revue des Sciences de l'Eau **2**(4): 807-830.
- Southwood, T. R. E. (1977). "Habitat, the templet for ecological strategies?" Journal of Animal Ecology **46**(16): 337-365.
- Southwood, T. R. E. (1988). "Tactics, strategies and templets." Oikos **52**(1): 3-18.
- Stalnaker, C. B. (1979). The use of habitat structure preferenda for establishing flow regimes necessary for maintenance of fish habitat. The Ecology of Regulated Streams. J. V. Ward and J. A. Stanford. New York: 321-337.
- Statzner, B., J. A. Gore, et al. (1988). "Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications." Journal of the North American Benthological Society **7**(4): 307-360.
- Statzner, B. and V. H. Resh (1993). "Multiple-site and -year analyses of stream insect emergence: a test of ecological theory." Oecologia **96**(1): 65-79.
- Studley, T. K., J. E. Baldrige, et al. (1996). "Predicting fish population response to instream flows." Hydro Review **15**(6): 48-57.
- Tennant, D. L. (1976). Instream flow regimes for fish, wildlife, recreation and related environmental resources. Instream Flow Needs. J. F. Orsborn and C. H. Allman. Bethesda, Maryland, American Fisheries Society, Western Division. **2**: 359-373.
- Tonn, W. M. (1990). "Climate change and fish communities: a conceptual framework." Transactions of the American Fisheries Society **119**: 337-352.
- Townsend, C. R., S. Doleddec, et al. (2003). "The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: description and prediction." Freshwater Biology **48**(5): 768-785.
- Uehlinger, U., B. Kawecka, et al. (2003). "Effects of experimental floods of periphyton and stream metabolism below a high dam in the Swiss Alps (River Spöl)." Aquatic Sciences **65**(3): 199-209.
- Valentin, S., Y. Souchon, et al. (1994). Evaluation of hydropedaking effects on fish community and habitat. Rehabilitation of Freshwater Fisheries. I. G. Cowx. Oxford, Blackwell Scientific Publications: 138-151.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, et al. (1980). "The River Continuum Concept." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **37**: 130-137.
- VanWinkle, W., H. I. Jager, et al. (1996). An individual-based instream flow model for co-existing populations of brown and rainbow trout. Palo Alto, CA, EPRI, Electric Power Research Institute.
- Verneaux, J. (1976). "Biotypologie de l'écosystème "eau courante". La structure biotypologique." Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris **228**(D): 1663-1666.
- Ward, J. V. and J. A. Stanford (1979). Ecological factors controlling zoobenthos with emphasis on thermal modification of regulated streams. The Ecology of Regulated Streams. J. V. Ward and J. A. Stanford. New York, Plenum Press: 35-56.
- Ward, J. V. and J. A. Stanford (1979). Symposium summary and conclusions. The ecology of regulated streams. J. V. Ward and J. A. Stanford, Plenum press, New York and London: 377-385.

- Ward, J. V. and J. A. Stanford (1983). The intermediate-disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. Dynamics of lotic ecosystems. T. D. Fontaine and S. M. Bartell. Michigan, Ann Arbor Science Publishers: 347-356.
- Wasson, J. G., A. Chandesris, et al. (2002). Les hydro-écorégions de France métropolitaine. Approche régionale de la typologie des eaux courantes et éléments pour la définition des peuplements de référence d'invertébrés. Lyon, Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable, Cemagref BEA/LHQ: 190.
- Waters, T. F. (1999). "Long-term production dynamics in Valley Creek, Minnesota." Transactions of the American Fisheries Society **128**: 1151-1162.
- White, R. G. (1976). A methodology for recommending stream resource maintenance flows for large rivers. Instream flow needs symposium. J. F. Orsborne and C. H. Allman, American Fisheries Society: 376-386.

II. ARTICLES

A1 : Long-term simulations of the dynamics of trout populations on river reaches bypassed by hydroelectric installations - analysis of the impact of different hydrological scenarios. Gouraud, V., Capra, H., Sabaton, C. , Tissot, L., Lim, P., Vandewalle, F., Fahrner, G. and Souchon, Y. (2008). River Research And Applications, 24: 1185–1205

LONG-TERM SIMULATIONS OF THE DYNAMICS OF TROUT POPULATIONS ON RIVER REACHES BYPASSED BY HYDROELECTRIC INSTALLATIONS—ANALYSIS OF THE IMPACT OF DIFFERENT HYDROLOGICAL SCENARIOS

V. GOURAUD,^{a*} H. CAPRA,^b C. SABATON,^a L. TISSOT,^a P. LIM,^c F. VANDEWALLE,^d
G. FAHRNER^a and Y. SOUCHON^e

^a *Electricité de France, Recherche & Développement, LNHE, 6 Quai Watier, 78401 Chatou, France*

^b *Cemagref, U. R. Biologie des Ecosystèmes Aquatiques, Laboratoire Dynam, 3 bis quai Chauveau, CP220, 69336 Lyon Cedex 09, France*

^c *ENSAT, Laboratoire Environnement Aquatique, Avenue de l'Agrobiopole, BP 107, 31326 Castanet Tolosan Cedex, France*

^d *ECOGEA, 10, avenue de Toulouse, 31860 Pins Justaret, France*

^e *Cemagref, U. R. Biologie des Ecosystèmes Aquatiques, Laboratoire d'Hydroécologie Quantitative, 3 bis quai Chauveau, CP220, 69336 Lyon Cedex 09, France*

ABSTRACT

Changes in a brown trout (*Salmo trutta* L.) population result from interaction among various mechanisms which are dependent on environmental conditions and biotic processes. In reaches influenced by the presence of dams, the instream flow in the bypassed section is not the only parameter which affects the population. Flood episodes, the general connectivity of the bypassed section, and the characteristics of the substrate which define the availability and quality of spawning grounds may also have a crucial impact. The design and fine-tuning of tools which take environmental parameters into account can improve our understanding of the dynamics of such influenced populations. In this perspective, a deterministic model (MODYPOP) has been developed in an attempt to integrate all these factors and to test the effect of different long-term scenarios of influenced flow regimes on the structure of trout populations. MODYPOP was applied to three populations and three reaches (on the Roizonne, Neste d'Aure and Lignon du Forez rivers in France). For each stream, experiments were carried out on a bypassed section downstream of a hydropower station, before and after an increase in the minimum instream flow due to relicensing. These experiments allowed integrating into MODYPOP local phenomena (impact of flood episodes, impact of flushing, impact of downstream migration of juveniles and adults) affecting the populations during the study period and then calibrating them. To estimate the change in the population due to the increase in minimum instream flow, different long-term simulations were run, selecting discharge patterns at random. These scenarios help to evaluate the time required for the population to return to a range close to habitat saturation after an improvement in the hydraulic habitat or following a flood event. These applications have enabled determining the relative importance of changes in population density due to different types of events. Copyright © 2008 John Wiley & Sons, Ltd.

KEY WORDS: long-term simulations; hydrological scenarios; minimum flow alteration; habitat modelling; brown trout population dynamics; hydropower plant; relicensing

Received 6 July 2007; Revised 7 February 2008; Accepted 14 February 2008

INTRODUCTION

Management options for minimum flow downstream of hydropower stations have been widely discussed in the literature for more than 30 years (Symposium and Speciality Conference on Instream Flow Needs, 1976). Introduction of the natural flow regime paradigm by Poff *et al.* (1997) reopened the debate on the ecological foundations of pre-existing methods such as Ifim/Phabsim (Milhous, 1979; Bovee, 1982; Bovee, 1986; Hardy, 1998), which is the most widely applied in the world in such situations (Castleberry *et al.*, 1996; Tharme, 2003). Experiments such as those of Richter *et al.* (1997) and Arthington (1998) have enriched the concept of environmental flows, essentially defined in hydrological terms. However, these methods are difficult to apply to existing hydropower installations (Biggs and Jowett, 2007); some authors have shown that the entire range of

*Correspondence to: V. Gouraud, Electricité de France, Research & Développement, LNHE, 6 Quai Watier, 78401 Chatou, France.
E-mail: veronique.gouraud@edf.fr

discharges is not always necessary for the restoration of a viable salmonid population (Jowett and Biggs, 2006). To advance the discussion, one would need data built up over the long term, related to the hydrological regime of the installation or to experimental modification of plant management modes (Studley *et al.*, 1995; Capra *et al.*, 2003; Souchon *et al.*, 2007); such experimentation has so far been unfortunately too rare (Bayley, 2002; Jowett and Biggs, 2006; Lamouroux *et al.*, 2006; Sabaton *et al.*, 2008). However, some methods of quantifying fish habitat as a function of discharge have indeed been developed (Milhous, 1979; Stalnaker, 1979; Bovee, 1982; Souchon *et al.*, 1989; Sabaton *et al.*, 1995). They are based on knowledge of the habitat of aquatic organisms in relation to morphodynamic conditions. They enable evaluating the potential habitat in a given reach as it varies with the discharge flowing through. However, the relationship between fish abundance and the available physical habitat remains difficult to determine. Various temporal, abiotic, biotic and geographical factors structure these populations in addition to the habitat (Orth, 1987; Pouilly and Souchon, 1995).

Moreover, generalization of habitat models and their extension to more species and to fish habitat guilds, as well as their biological validation, are promising avenues for enriching the gamut of methods available to study management of environmentally favourable discharge (Hatfield and Bruce, 2000; Lamouroux and Capra, 2002; Lamouroux and Souchon, 2002; Lamouroux and Jowett, 2005; Rosenfeld *et al.*, 2007).

The present study was based on data already available following experiments in France from 1994 to 2002 (Sabaton *et al.*, 2004; Sabaton *et al.*, 2008) in the framework of the 'National Minimum Instream Flow Working Group'. The aim of this work was to measure any improvement in trout populations (in terms of biomass, density, etc.) after an increase in habitat due to enhancement of instream flow. This study indicated that minimum instream flow was indeed not the sole factor regulating the populations; other mechanisms, indirectly related to the flow values maintained downstream of hydropower stations, were also influencing factors. Flooding, the extent and quality of the available spawning grounds, and possibilities for exchange among populations, in particular, played a preponderant role. The study highlighted, on the one hand, the central importance of these factors and, on the other, the need for longer term monitoring (more than the initially planned 4 years) to detect any positive response on the part of the populations.

Here, we analyse the dynamics over the long term of trout populations on three river reaches in different parts of France. Long-term monitoring of the populations first enabled local calibration of a deterministic population dynamics model (MODYPOP, Sabaton *et al.*, 1998; Gouraud *et al.*, 2001), using different limiting factors including minimum instream flow enhancement. We next simulated the effects of different discharge regime scenarios over the long term, to see how the populations and their characteristic parameters might be affected.

MATERIALS AND METHODS

Study sites

Three of the seven sites studied by Sabaton *et al.* (2004) were chosen for further biological monitoring from 2002 to 2005. The overall experiment involved five streams (seven different facilities), and 17 study sites in three hydroecoregions (Wasson *et al.*, 2004) where the majority of French hydropower stations are situated. We selected one site per hydroecoregion: one in the Massif Central region (Lignon du Forez), one in the Alps (Roizonne) and one in the Pyrenees (Neste d'Aure) (Figure 1 and Table I). The sites were chosen to reflect the geographical diversity of bypass sections (BPSs) downstream of Electricité de France (EDF) hydropower plants. The sites, located at altitudes between 560 and 740 m and with slopes that vary from 0.7 to 3.7%, are subject to different hydrological regimes: pluvial on the Lignon du Forez, nival on the Roizonne, and pluvio-nival on the Neste d'Aure. Annual mean flows on the Roizonne and Lignon are similar (respectively 2.4 and 2.9 m³ s⁻¹) while that of the Neste d'Aure is close to 20 m³ s⁻¹. When the minimum instream flow was increased due to a relicensing procedure, discharge through the bypassed reaches of the Lignon, the Roizonne and the Neste d'Aure was, respectively, multiplied by 3.2 (from 0.11 to 0.35 m³ s⁻¹ in October 1998), by 3 (from 0.11 to 0.33 m³ s⁻¹ in March 1999) and by 2.6 (from 0.7 to 1.8 m³ s⁻¹ in October 1998). The length of the BPS varied between 3 and 5 km (Table I). General characteristics of the facilities are given in Table II.

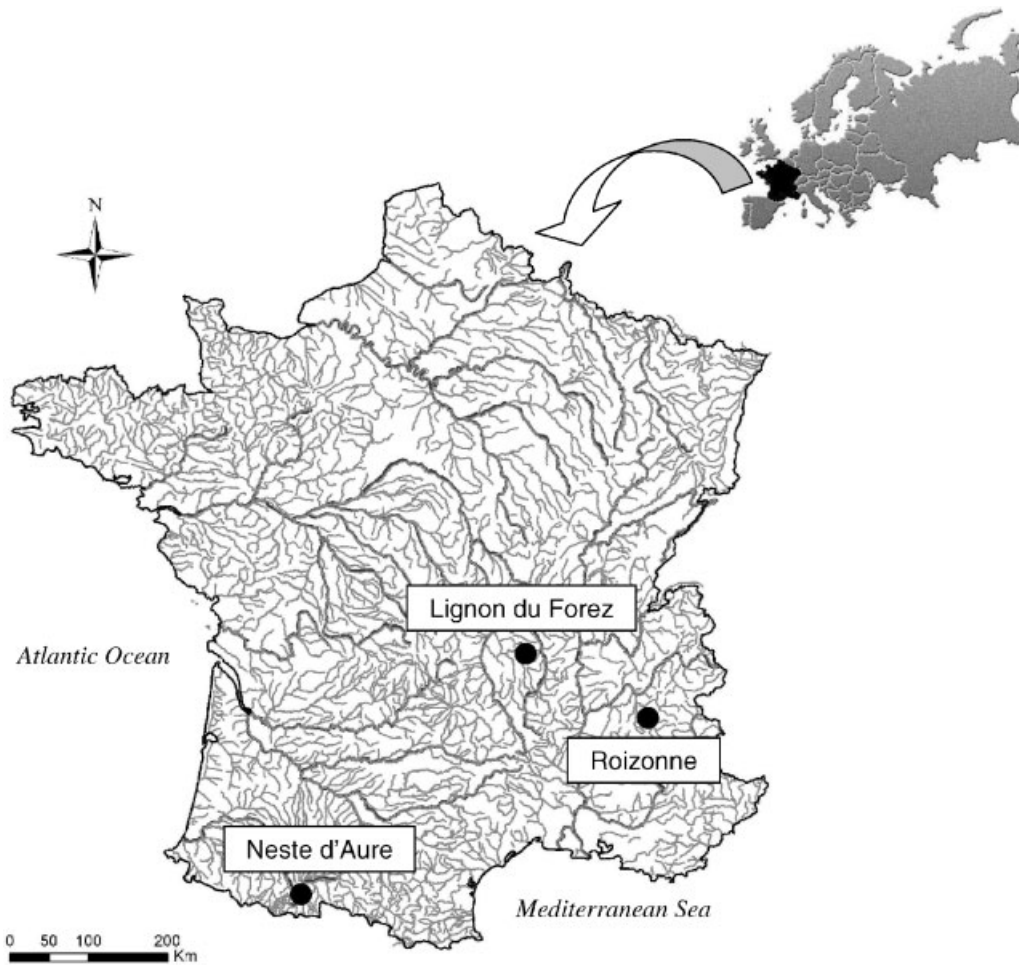


Figure 1. Location of the three streams

Table I. General characteristics of the streams. Q_1 = minimum flow before the increase, Q_2 = minimum flow after the increase

Stream	Facility	Altitude (m)	Slope (%)	Length of BPS* (m)	Study period	Hydrological regime	Annual mean flow ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$)	Q_1 ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$)	Q_2 ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$)
Lignon	Rory	560	2.42	3500	1994–2005	Pluvial	2.9	0.11	0.35
Roizonne	Pont-Haut	740	3.71	5000	1990–2006	Nival	2.75	0.11	0.33
Neste d'Aure	Beyrède	688	0.72	5000	1995–2005	Pluvio-nival	20	0.7	1.8

*Bypass section.

Monitoring of the environment and the populations

The choice of one representative monitoring site per BPS and one representative reference site on the upstream reach was guided by recognized geomorphological principles (Simonson, 1993; Ginot *et al.*, 1998) (Table III). The mesohabitat description (Malavoi, 1989; Chaverroche, 1990) was made at low flow. Each study site represents

Table II. General characteristics of the hydroelectric stations

Stream	Facility	Management mode	Maximum turbinéd flow ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$)	Intake water volume (m^3)	Head (m)	Height (m)	Period of storage (volume/AMF*)	Surface area of watershed at water intake (km^2)
Lignon	Rory	Run-of-the river	5	50 000	114.5	13.5	0.29	115
Roizonne	Pont-Haut	Run-of-the river	4.4	1000	206.75	1.8	0.004	89.9
Neste d'Aure	Beyrède	Run-of-the river	25	Faible	58.1	5.9	—	572

*Annual mean flow.

Table III. Characteristics of the monitoring sites

Stream	Monitoring site	Code	Length (m)	Dominant mesohabitat	Dominant granulometry
Lignon	Pont du Diable	LS1	135	Riffle (45%)	Bloc [26–102 cm]
Roizonne	Maison Durand	RS1	101	Rapid (70%)	Bloc [26–102 cm]
Neste d'Aure	Ardengost	BS2	149	Riffle (68%)	Small stones [2–10 cm]

approximately 12 times the width of the river and includes two sequences of the mesohabitats (i.e. morphological units) found in the reach. The sequences of morphological units (i.e. mesohabitats such as riffle, rapid, pool) in each study site (in proportion to surface area) were representative of the mesohabitat sequences in the entire stream section (natural or bypassed).

Habitat measurements and simulations were obtained for each site using the Phabsim protocol adapted to French streams (Sabaton *et al.*, 1995; Ginot *et al.*, 1998). The study period (12 years on average, Table I) covered the rise in minimum instream flow related, for each site, to a relicensing procedure at the upstream hydropower station.

For the entire study period, daily discharge and temperature time series were determined from recorders installed in the bypassed reaches and on the reach upstream of the dam. These time series were extrapolated where the recorders were unavailable using natural daily discharge time series and/or operation data for the power plants. The date and the magnitude of each power plant operation event (overtopping, flushing, plant shutdown) that occurred during the study period were determined. To describe discharge time series and to compare different sites, the main hydrological characteristics were calculated for each study site using the daily discharge time series over the whole study period. Q_{10} , Q_{50} (or median discharge) and Q_{90} were respectively defined as being the discharge exceeded 10, 50 and 90% of the time during the monitoring period. To compare flood episodes between streams, we selected two hydrological descriptors giving a good characterization of these episodes (frequency, magnitude): Q_{jxa1} and Q_{jxa3} , where Q_{jxa1} (Q_{jxa3}), representing the high flows, was the maximum daily discharge with a 1-year (3-year) average frequency. The amplitude of flooding during the period was determined using the ratio between Q_{jxa3} (maximum daily discharge with a 3-year average frequency) and the median discharge.

Habitat availability was represented with curves of weighted usable area (WUA, in m^2) in relation to discharge, for all 3-life stages of the brown trout (fry born during the year, juveniles and adults). For this long-term study, we extrapolated habitat simulations from the site scale to the reach scale, which is supposed to be an appropriate spatial scale for population dynamics analysis (Gouraud *et al.* (2001)). We thus extrapolated the WUAs for each life stage on the scale of the site to the reach as a whole, using the proportions of different mesohabitats in the study sections and in all of the bypassed reaches. WUA time series for the reaches were then reconstituted from the discharge time series.

An additional habitat description was the Percentage of Granulometry Favourable to reproduction (PGF). This had been measured to evaluate the potential spawning habitat availability. It corresponds to the ratio between the surface of the stream bed characterized by a granulometry favourable to trout reproduction, that is between 0.2 and

5 cm in diameter (Jones and Ball, 1954; Nihouarn, 1983; Crisp and Carling, 1989; Maisse and Baglinière, 1991; Kondolf and Wolman, 1993), and the entire wetted area of the study site (according to the protocol of Delacoste *et al.*, 1995).

Electrofishing was also carried out once a year in the fall (i.e. during the low-flow period) at the same sites (reference and into BPS), using a standard protocol (2-pass removal, De Lury, 1947; Carle and Strub, 1978) to determine stocks and structure of the trout populations and change over time. All the fish caught were identified, measured (total length in millimeters) and weighed (in grams). Habitat availability and population structure of the reference sites upstream of dams were used to describe the potential carrying capacity of this type of reach. Scale measurements coupled with an analysis of histograms enabled estimating the density and biomass of the main development stages (0+, 1+, >1+). As for the WUA, numbers and biomasses were extrapolated to the entire reach, using values estimated at the sites and knowledge of the percentage of different mesohabitats in the reach.

Maximum values for adult occupancy rate (defined as the ratio between maximum observed biomass and the amount of habitat available in low-water periods for that life stage) were estimated each year at the reference stations. These values observed at each site were taken to be representative of the local carrying capacity.

Description of the population dynamics model

The model, described in Sabaton *et al.* (1998) and Gouraud *et al.* (2001), is based on the Leslie matrix (Leslie, 1945). It simulates change in a trout population using biological parameters which are dependent on environmental conditions. The population is broken down into age classes, and the numbers in each age class are calculated over time with a monthly time step. Numbers in a given age class vary in accordance with monthly survival and growth rates and with displacement related to fluctuation in the habitat (using WUA time series). At the end of the year, survivors move up to the next age class. When eggs hatch (generally in February in France), the 0+ class is re-calculated based on eggs laid by mature females at the end of the year (generally in December in France). The demographic parameters (survival, fertility, growth rates, displacement) are dependent on temperature, trophic availability in the environment and carrying capacity (Bovee, 1982; Elliott, 1994).

The population is regulated by two types of mechanisms linked to habitat availability:

- An increase in the survival rate in the first months of life, to represent the capacity of the population to return to a size compatible with the habitat potential when the river is under-occupied;
- an adaptation of the population to the local carrying capacity, represented by displacement leading to mortality in cases of over-density (due to a decrease in carrying capacity due to droughts). We should note that carrying capacity rises as minimum flow increases due to the expansion in WUA.

Use of the model at the three sites

For each of the three streams, the demographic parameters of the populations were drawn either from knowledge gained from fish inventories or from the literature. The initial state corresponded to that of the populations at the time of the first inventories. The model was calibrated for the whole study period using observed or reconstituted temperature, discharge and WUA time series.

Calibration of local phenomena for the study period. To obtain a good representation of trout stocks observed in the different age classes, different phenomena affecting the populations had to be integrated into MODYPOP (Capra *et al.*, 2003; Gouraud *et al.*, 2004; Sabaton *et al.*, 2008). These related essentially to mortality due to flooding and flushing, and to immigration of $\geq 1+$ individuals in periods of overtopping. The parameters describing these limiting phenomena were calibrated (tuning to fit observed data) for each study site, while all other parameters of the population dynamics model remained constant.

Impact of flood episodes. The impact of flooding on the fish population was represented on the three streams by a 75% mortality rate added during the post-emergence phase when daily discharge was higher than a flood-threshold specific to each site.

The effect of autumn flooding on the 0+ cohort was also represented by a 75% mortality rate on the Roizonne and the Neste d'Aure. In addition, a summer flood episode occurred in 2001 on the Neste d'Aure, generating mortality estimated at 75% for fry and 50% for juveniles.

Impact of flushing. The impact of flushing (a maintenance operation which evacuates materials deposited in the upstream part of the reach and generates high concentrations of suspended sediment) on the Neste d'Aure was represented by mortality of 75% for fry, 50% for juveniles and 20% for adults. It did not appear necessary to integrate a limiting factor related to flushing on the Roizonne and the Lignon du Forez given the short duration or absence of such episodes on these sites.

Downstream migration of $\geq 1+$ individuals. On the Lignon du Forez, immigration from upstream of juveniles and adults, due to overtopping at the dam, was also factored in. On the one hand, the arrival of the 1+ cohort was simulated for upstream discharge in excess of $10 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. On the other, immigration of $>1+$ individuals was simulated as being proportional to the number of days of overtopping at the dam. A lower survival rate was applied in the emergence period to allow for the lesser availability of spawning areas, leading breeders to spawn in less favourable zones. We should note that the low recruitment, due in particular to poor reproduction zones, was offset by the arrival of these new individuals from upstream.

The possible arrival of individuals in overtopping episodes on the Neste d'Aure was not represented, as the configuration of the site was considered to be unfavourable to satisfactory downstream migration during these periods. On the Roizonne, additional data for overtopping periods would be needed to analyse the benefits of integrating and calibrating this phenomenon.

Simulation of population dynamics for different hydrological scenarios. Data already acquired on the three sites (Sabaton *et al.*, 2004) having shown the importance of hydrological events such as flooding, hydrological scenarios were developed for the coming 30-year period to test the long-term effect of this phenomenon. Available daily discharge time series were randomly picked. The scenarios chosen were those with four contrasting flood frequencies (nil, low, average, high) in terms of events that structured the populations, in order to simulate change in the three populations over these years with or without minimum flow enhancement. Flood frequency during the n years of monitoring is defined here as the ratio between the total number of flood episodes having a significant impact on the population during the study period and the number n of years. The level of these frequencies (nil, low, average, high) is relative to the intensity of the hydrological events observed on each site. It is either nil (no flooding), or considered equal to 0.7 times the mean frequency (qualified as low), or considered equal to the mean frequency, or considered equal to 1.3 times the mean frequency (qualified as high).

For each range of effective flood frequencies (low, average, high), 10 hydrological scenarios, which were contrasted in terms of flood sequence, were simulated to test the importance of these sequences (e.g. is one flood episode in four consecutive years followed by 4 years with no flooding equivalent to one flood episode every 2 years over a period of 8 years, etc.?).

To each simulated adult population in a given year in the month of the inventory (October or September, depending on the site), an abundance ranking of between 1 and 4 was attributed, in accordance with the size of the stock. These four classes of abundance (low density, mean density, high density, very high density) were defined as a function of the local carrying capacity (noted CC) and corresponded to densities in the following ranges: $[0-0.25]*\text{CC}$, $[0.25-0.5]*\text{CC}$, $[0.5-0.75]*\text{CC}$, $[0.75-1]*\text{CC}$.

RESULTS

Hydrology

The hydrological descriptors were similar for the three streams: the median discharge (respectively Q_{10} , Q_{90}) is 7–11 times (24–30 times; 0.7–1.8 times) lower than the mean annual flow.

Site LS1 on the Lignon du Forez is subject to a greater number of days of flooding than the other two stations studied (Table IV). BS2 on the Neste d'Aure has the lowest number of flood episodes. The ratio between Q_{ixa3} and the median discharge is very close for the sites on the Neste d'Aure and on the Lignon du Forez. It is much higher, however, at the sites on the Roizonne, where flooding is far more contrasted in relation to the median discharge. Similarly, the discrepancy between Q_{10} and Q_{50} is far greater on the Roizonne than on the other two streams. Flooding occurs primarily in spring and autumn at all sites, with some rare episodes in summer.

Table IV. Main hydrological characteristics

Stream	Station	Code	Annual mean flow (m ³ s ⁻¹)	Q_{10} (m ³ s ⁻¹)	Q_{50} (m ³ s ⁻¹)	Q_{90} (m ³ s ⁻¹)	Q_{jxa3} (m ³ s ⁻¹)	Q_{jxa3}/Q_{50}	No. of days with $Q > Q_{jxa1}$
Lignon du Forez	Pont du Diable	LS1	2.9	0.12	0.38	2.1	13.3	35.36	6
Roizonne	Maison Durand	RS1	2.75	0.11	0.31	3.79	16.59	53.4	5
Neste d'Aure	Ardengost	BS2	20	0.65	1.77	11.4	56.2	31.85	3

Table V. Number of days of spillage or plant shutdown between two inventories on the Lignon du Forez

Year n–Year n + 1	94–95	95–96	96–97	97–98	98–99	99–00	00–01	01–02	02–03	03–04	04–05
No. of days of spillage or plant shutdown	137	160	45	41	92	58	146	38	89	10	39

Operation of the facilities

The reservoir was flushed and drained for several days in April 1997 and in September 2001, beginning with the facilities upstream of the Beyrède BPS. Some flushing was carried out lasting less than a day, upstream of RS1 on the Roizonne in the flood period in 2000, 2001 and 2002. Flushing beginning at the 'Rory' facility upstream of LS1 on the Lignon was also brief and relatively infrequent.

Spillage occurred at 'Beyrède' on the Neste d'Aure and 'Pont-Haut' on the Roizonne in periods of strong flooding and winter melts. This overtopping is generally in a limited period between April and June. Conversely, spillage is regularly observed throughout the year at Rory on the Lignon du Forez (Table V), with the number of days varying from 10 to 160, depending on the year.

Habitat

The effective increase in the adult WUA after the increase in minimum instream flow is 38% on the Lignon du Forez, 42% on the Roizonne at the representative sites in the BPS reach and 32% on average for the three representative sites in the BPS reach on the Neste d'Aure (Sabaton *et al.*, 2006). The available habitat for adult trout still does not exceed 50% of the maximum WUA at the Neste d'Aure site, whereas it increases from 48 to 68% on the Roizonne and from 58 to 80 % on the Lignon du Forez.

The percentage of suitable spawning granulometry (Table VI) was relatively low at the Lignon du Forez station (<2%), resulting in limited availability in terms of spawning grounds. On the Neste d'Aure (28.1%) and the Roizonne (15.2%), the percentage is much higher. The surface areas covered by gravel and small stones suitable for trout reproduction never appear to be limiting factors in these study sectors.

Table VI. Percentage of granulometry favourable to reproduction

Stream	Station	Code	Mean percentage of suitable spawning granulometry (number of monitoring years)
Lignon du Forez	Pont du Diable	LS1	1.55 (2)
Roizonne	Maison Durand	RS1	15.2 (2)
Neste d'Aure	Ardengost	BS2	28.1 (5)

Table VII. Biological characteristics

Stream	Lignon du Forez				Roizonne				Neste d'Aure			
Age	Survival (%)	Weight (g)	Maturity (%)	Nb of ovules per kg	Survival (%)	Weight (g)	Maturity (%)	Nb of ovules per kg	Survival (%)	Weight (g)	Maturity (%)	Nb of ovules per kg
0+	3.4	5	0	0	4.1	5	0	0	3.4	8	0	0
1+	50	26	0	0	50	26	0	0	50	36	0	0
2+	40	68	100	2300	40	50	100	2800	40	96	80	2100
3+	40	109	100	2300	40	107	100	2800	40	163	100	2100
4+	40	185	100	2300	0	395	100	2800	10	253	100	2100
5+	0	319	100	2300	0	—	—	2800	0	385	100	2100

Characteristics of the trout populations and relationship with the habitat

Structure of the populations. The population structures (Table VII) were quite similar from one stream to another, though fish life cycles are shorter on the Roizonne (five age classes compared with six on the other two streams), while maturity occurs a little later and growth is more dynamic on the Neste d'Aure. The sex ratio is 0.5 for each site and fertility varies from 2100 to 2800 ovules kg^{-1} depending on the site.

Abundance levels. Mean densities from 1 year to another for the 0+ cohort were significantly higher at the site on the Neste d'Aure than for those on the other two streams (Figure 2). Mean year-to-year 1+ densities are similar on the Roizonne and the Neste d'Aure and lower on the Lignon. For the 0+ and 1+ classes, year-to-year variability is high everywhere; it is considerably lower for the >1+ class. The major fluctuations around these means show the very high year-to-year variability in abundance observed at the electrofishing stations.

Occupancy rates. The rates of occupancy calculated for the full monitoring period fluctuate from site to site and the discrepancy between minimum and maximum values is great, regardless of the site (Figure 3). The global carrying capacity of the BPS on the Lignon du Forez and the Roizonne were evaluated using the maximum values

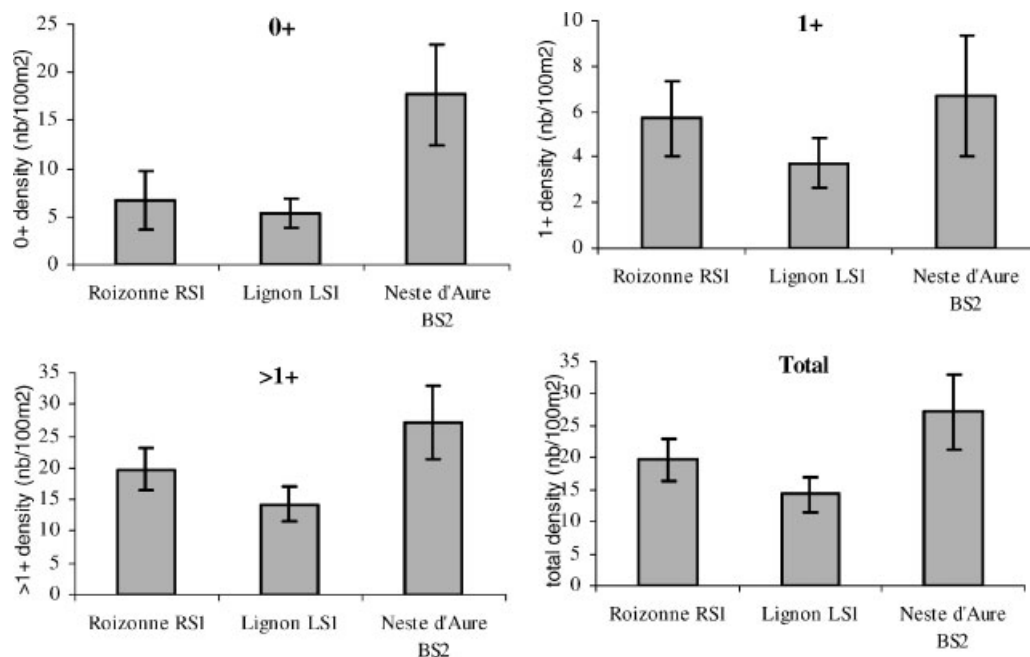


Figure 2. Mean year-to-year densities by site; standard deviation for the 0+, 1+, >1+ and the total population

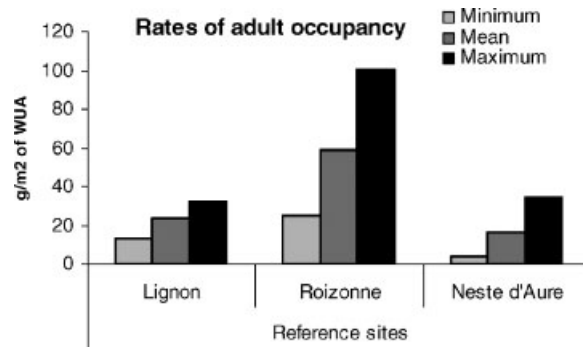


Figure 3. Rates of adult occupancy by site (minimum, mean and maximum values in the chronology)

observed at the reference sites, that is, respectively, 30 g of adult trout m^{-2} WUA and 100 g of adult trout m^{-2} WUA. For the Neste d'Aure, as the rates observed at the station upstream of the BPS are highly influenced by the facilities highest in the watershed (Sabaton *et al.*, 2008), the rate of 65 g of adult trout m^{-2} observed on a large number of rivers in the Pyrenees (Baran, 1995) was retained.

Calibration of local phenomena during the period of the study

The effect of flooding on the 0+ class was calibrated for all sites. In the post-emergence phase, a 75% mortality rate was added during this life phase when daily discharge rates exceeded a given threshold. The flood-thresholds retained were, respectively, on the Roizonne, the Neste d'Aure and the Lignon: $8.5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, $35 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ and $5.5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. On the Neste d'Aure, the effect of flooding is noticeable only when the daily discharge exceeds this threshold for at least 4 days whereas, on the Roizonne and the Lignon, it is visible within 1 day.

The considerable fluctuations in 0+ stocks due to flooding were therefore obviously well represented. The results are presented, for the purpose of illustration, for the Roizonne (Figure 4). These fluctuations in turn affect the other development stages (1+ and >1+). On the Neste d'Aure, the combined effect of flushing and floods on all three stages is also well reproduced (Figure 5). On the Lignon du Forez, the simulated immigration of 1+ and >1+ individuals during flood and/or overtopping episodes was also well calibrated (Figure 6). Table VIII summarizes all forcing hypotheses adopted for each of the sites.

Hydrological scenarios

Over the period of the study, the frequency of flood episodes with an observed impact on the fish was 0.7 on the Lignon du Forez, 0.44 on the Roizonne and 0.42 on the Neste d'Aure. Floods affecting fish are therefore more frequent on the Lignon than on the other two sites.

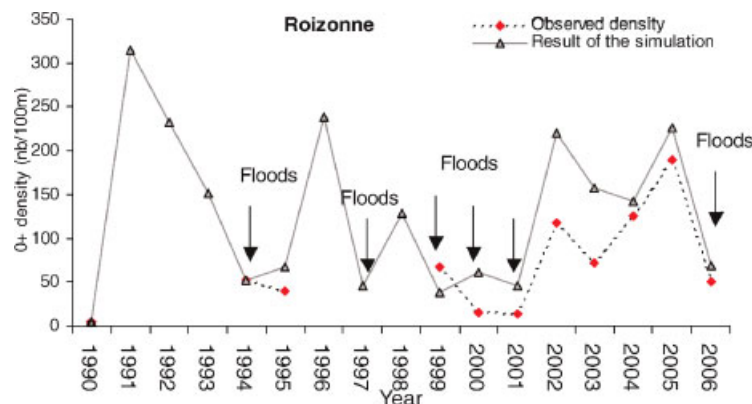


Figure 4. Effect of flooding on 0+ stocks in the Roizonne. This figure is available in colour online at www.interscience.wiley.com/journal/rra

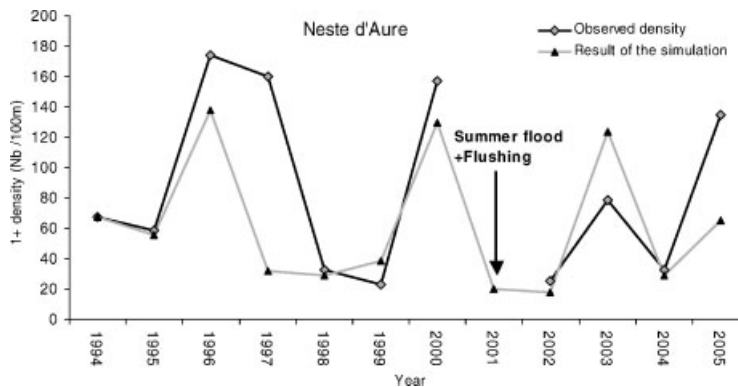


Figure 5. Effect of the dispersal of 1+ individuals in the Lignon du Forez

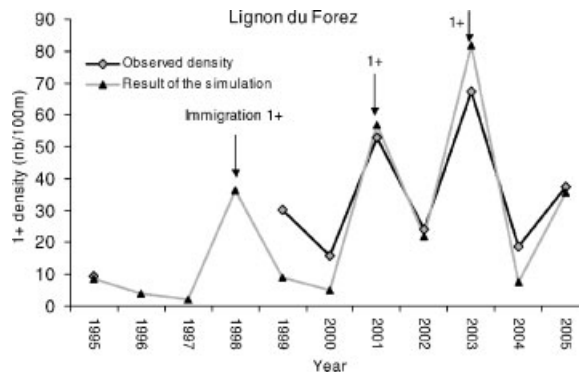


Figure 6. Effect of flushing on 1+ individuals in the Neste d'Aure

The sequences of flood occurrence in the hydrological scenarios adopted for the Lignon du Forez are given as an example in Figure 7.

Evolution in simulated stocks over time

Figures 8–10 show the results of simulations for the three sites. For the first years, using real discharge chronologies, simulations are compared with observations. The results of long-term simulation depend on the value of the minimum instream flow and the frequency of the structuring events described above.

Absence of structuring events. The population on the Lignon du Forez diminishes gradually in the absence of flooding and overtopping (Figure 8).

The populations in the Roizonne (Figure 9) and the Neste d'Aure (Figure 10) tend gradually to stabilize around stocks corresponding to the potential available habitat. The difference between the pre- and post-enhancement scenarios is far more noticeable on the Roizonne than on the Neste d'Aure. The WUA (and therefore the carrying capacity) increased by 40% on the Roizonne and only by 32% on the Neste d'Aure. In these streams, it takes between 7 and 10 years before the impact of the floods actually observed prior to 2005 ceases to be felt and for the difference between the two management scenarios to be noticeable.

Low-to-high frequency of events. On the three sites, change in the populations varies due to regular flood episodes, regardless of the value of the minimum instream flow. Recovery periods are relatively long and the adult population oscillates around a mean level of abundance.

Table VIII. Forcing hypotheses

	Forcing hypotheses	Period	Stage	Lignon	Roizonne	Neste d'Aure
Abiotic process	Mortality M if daily discharge $> Q_{\text{threshold}}$ during n days	Post-emergence Estival	0+	$Q_{\text{threshold}} = 2.6$ $Q_{10} (n = 1)$ $M = 0.75$	$Q_{\text{threshold}} = 2.2$ $Q_{10} (n = 1)$ $M = 0.75$	$Q_{\text{threshold}} = 3.1$ $Q_{10} (n = 4)$ $M = 0.75$
			0+	—	—	0+: $M = 0.75$
			1+	—	—	1+: $M = 0.75$
	Mortality M if flushing event period > 1 day	Autumnal All the year	>1	—	—	>1 : $M = 0.5$
			0+	$M = 0.75$	$M = 0.75$	—
			0+	—	—	0+: $M = 0.75$
Biotic process	0+ Mortality density dependant in function of the carrying capacity CC Immigration of individuals if hydrological signal Immigration of individuals if overtopping or plant shutdown	Post-emergence	1+	—	—	1+: $M = 0.5$
			>1	—	—	>1 : $M = 0.2$
		Spring	0+	$CC = 30 \text{ g m}^{-2}$ of WUA	$CC = 100 \text{ g m}^{-2}$ of WUA	$CC = 65 \text{ g m}^{-2}$ of WUA
			0+	Immigration if daily discharge $> 10 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$	—	—
		Spring	>1	Immigration in function of number of days of plant shutdown	—	—

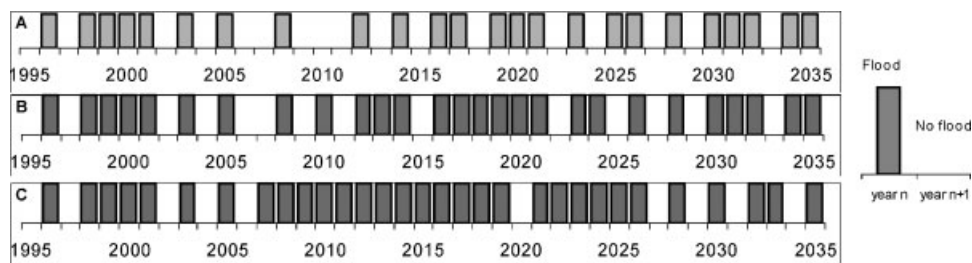


Figure 7. Example of flood sequence on the Lignon du Forez for three distinct flood frequencies: A = low, B = average, C = high. Hatched histograms correspond to the study period

Breakdown of simulated stocks into classes of abundance

Figures 11 and 12 illustrate the compounded effect of minimum instream flow enhancement and the rate of occurrence of flood episodes on the distribution of simulated trout densities among the four classes of abundance: very high density, high density, mean density, low density.

When mortality due to flooding was the major regulating factor identified in addition to the minimum instream flow (as was the case on the Roizonne and the Neste d'Aure), the response of the population was quite contrasted, depending on the management scenario and the hydrological scenario. This is illustrated by Figure 12, giving the

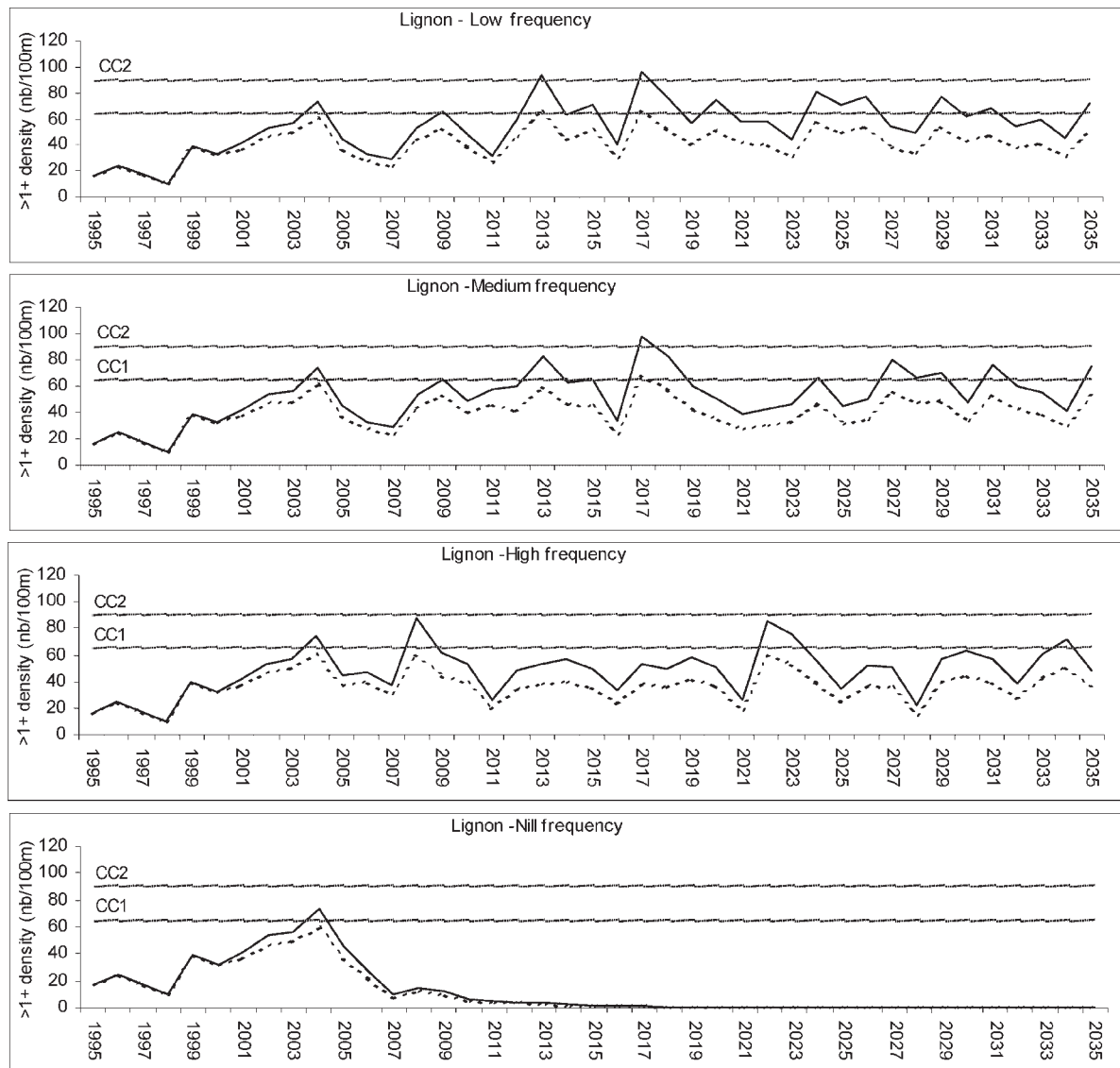


Figure 8. Long-term changes in adult fish stocks on the Lignon du Forez with (—) and without (.....) minimum instream flow enhancement for four flood frequencies (nil, low, average, high). CC1 = carrying capacity before the rise of the minimum instream flow, CC2 = carrying capacity after the rise of the minimum instream flow

results for the Roizonne. The more frequent the flood episodes, the greater the number of years in which low densities are found, regardless of the management scenario. In the absence of any rise in minimum instream flow, the number of years with mean densities decreases as the flood frequency rises. On the other hand, it remains almost constant, whatever the flood frequency, when minimum instream flow has been increased. Lastly, the number of years with good densities remains low, regardless of the flood frequency, if the minimum instream flow has not been increased. It is higher in the event of flow enhancement, and drops markedly as flooding becomes more frequent.

When flooding also causes immigration of new juveniles, the response of the population to the management and hydrological scenarios is less clear. The only major discrepancy found between the two management scenarios is as follows: the number of years with high or low densities in the presence of frequent flooding is greater when the minimum instream flow has been increased. Otherwise, generally speaking, one obtains the following results for the two management scenarios:

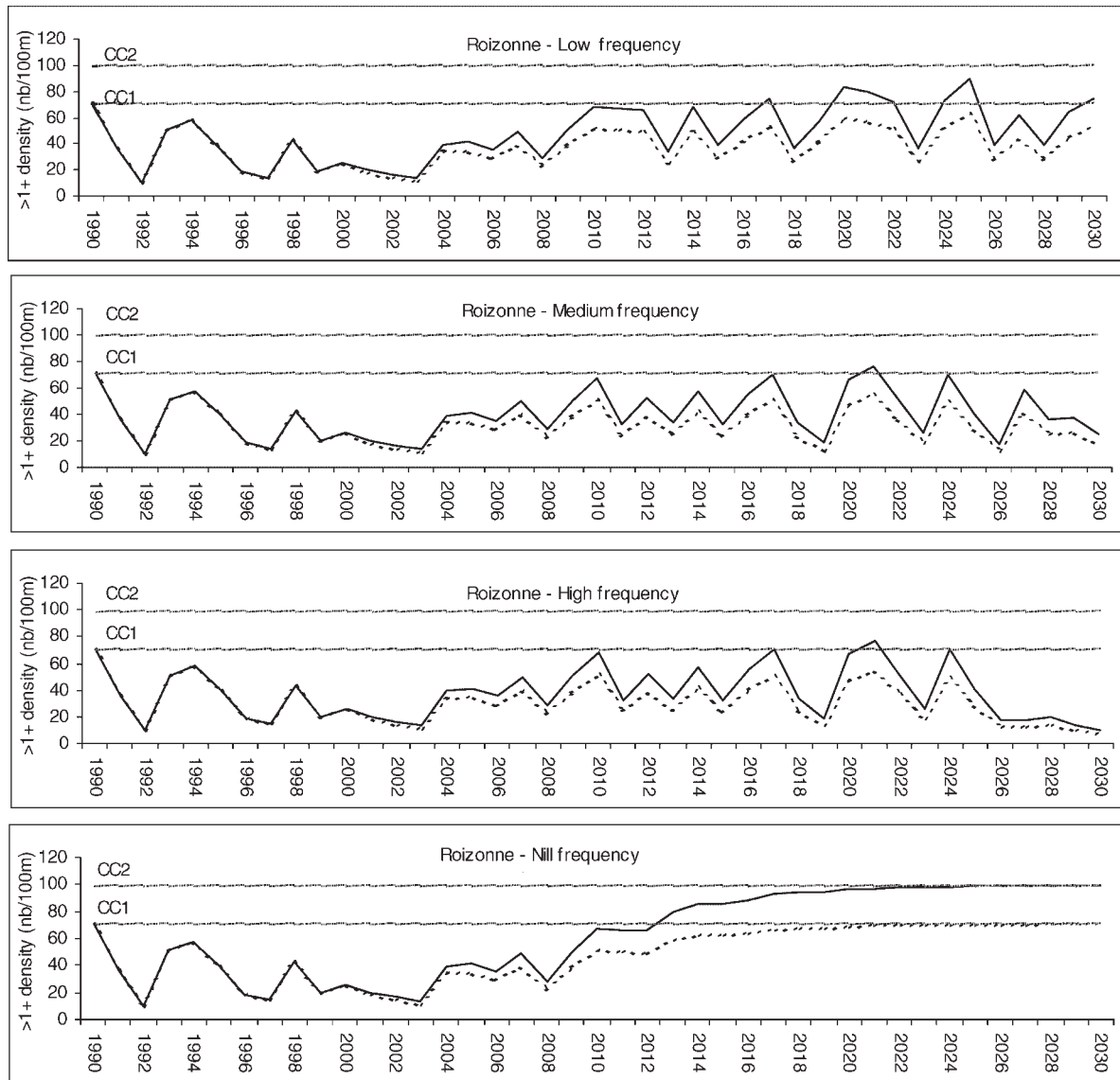


Figure 9. Long-term changes in adult fish stocks on the Roizonne with (—) and without (.....) minimum instream flow enhancement for four flood frequencies (nil, low, average, high). CC1 = carrying capacity before the rise of the minimum instream flow, CC2 = carrying capacity after the rise of the minimum instream flow

- The number of years with high to mean densities is high with both high and low flood frequency. Indeed, the considerable mortality caused by the floods is offset by the immigration of new 1+ and >1+ individuals.
- However, there are more years with very high densities when flood frequency is moderate to low than when it is high.

DISCUSSION

Spatio-temporal variability of populations

Many studies have highlighted the spatio-temporal variability of trout densities (Crisp, 1993; Elliott, 1994; Waters, 1999), as confirmed by the results at the sites studied in this paper. Fluctuations around the mean trout density observed during the study period (expressed in Figure 2 by the error bars) illustrate the very strong

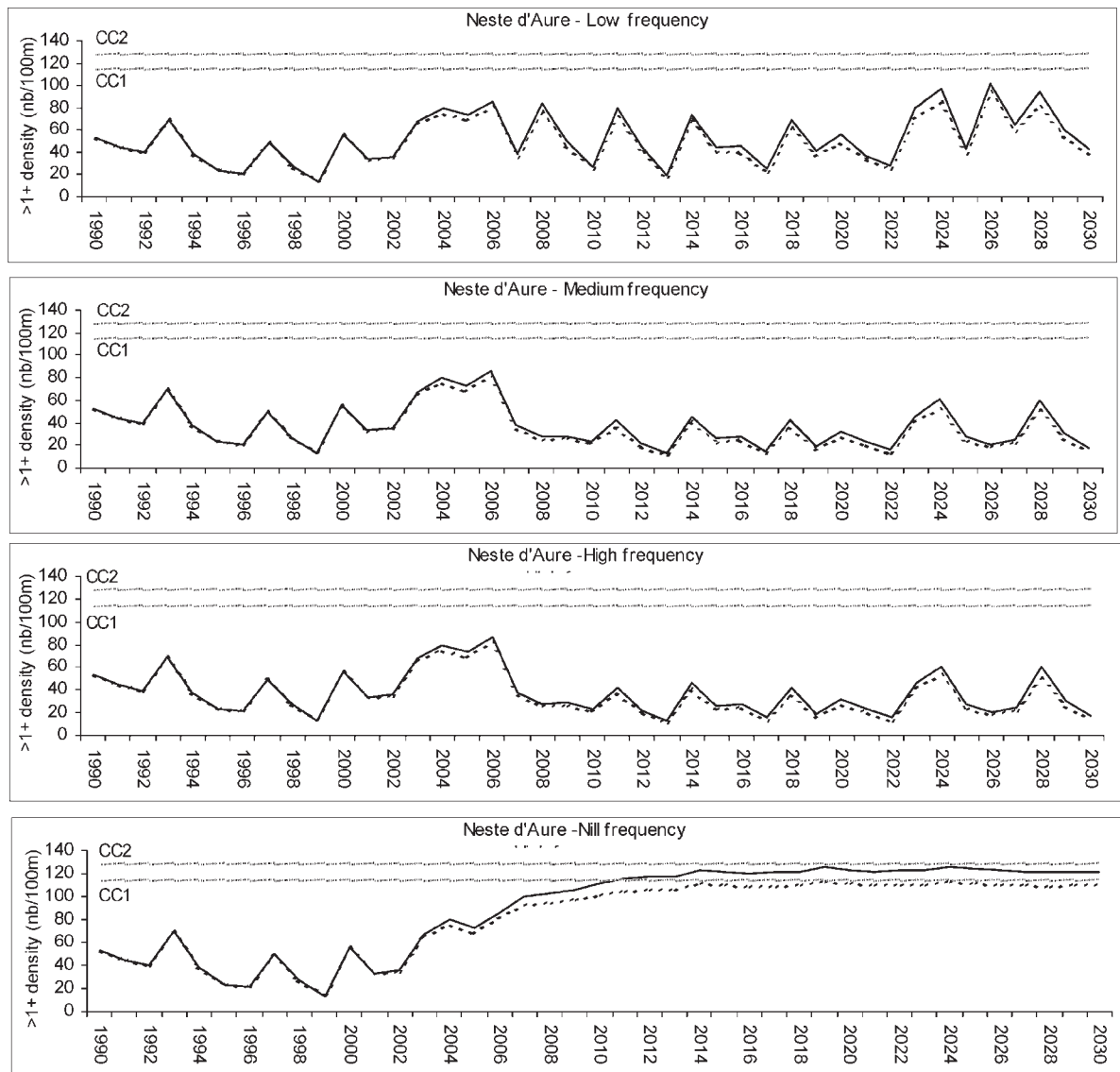


Figure 10. Long-term changes in adult fish stocks on the Neste d'Aure with (—) and without (....) minimum instream flow enhancement for four flood frequencies (nil, low, average, high). CC1 = carrying capacity before the rise of the minimum instream flow, CC2 = carrying capacity after the rise of the minimum instream flow

year-to-year variability in abundance observed at the monitoring sites. Greater variability is found for young age classes than for adults, as has already been pointed out by Elliott (1994). Furthermore, differences from one stream to another are more marked than the differences within a single stream. The trout population on the Neste d'Aure was more abundant than on the Lignon du Forez and the Roizonne ones. The inter-site comparison made by Sabaton *et al.* (2006) at several sites on the streams studied here has already pointed up characteristic features of the populations in terms of size and breakdown of the population into age classes strongly related to the stream in which they lived. Marked dissimilarities between populations in different streams are not always clearly identified in the literature. Indeed, greater temporal variations in abundance have sometimes been observed at a given site than those observed at an other site on the same stream or on a nearby stream (Milner *et al.*, 1993; Kelly-Quinn *et al.*, 1996).

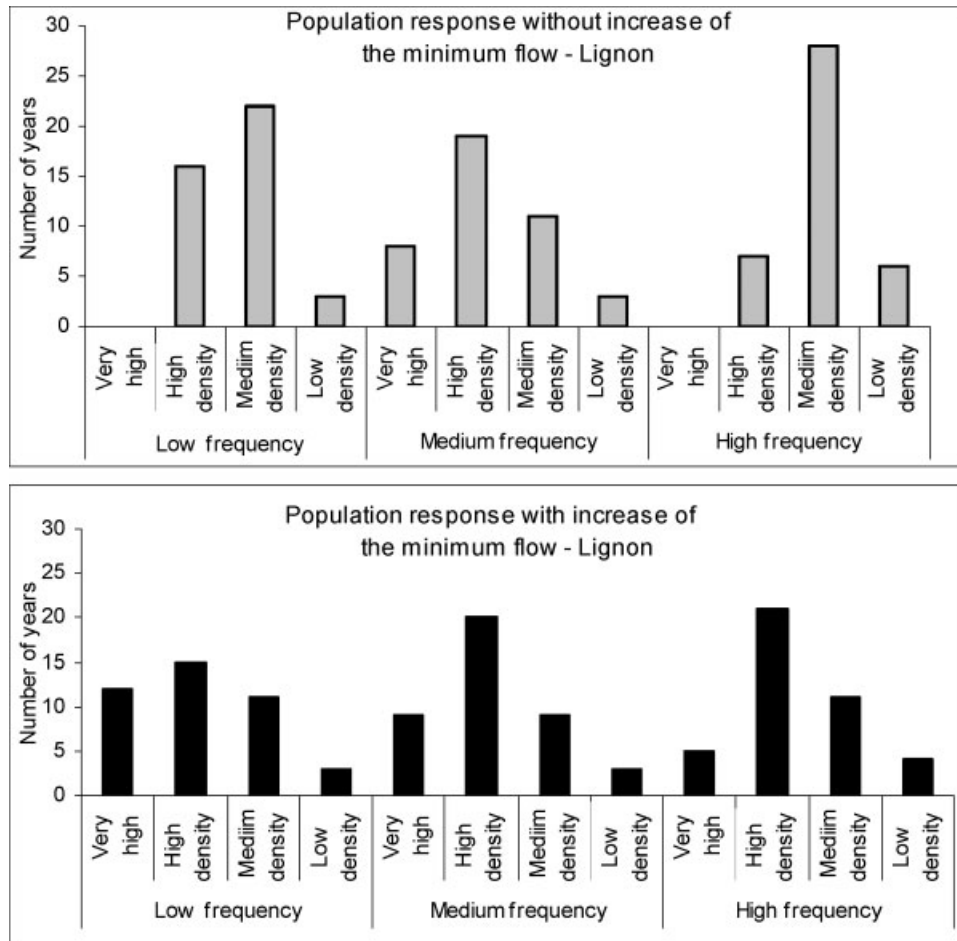


Figure 11. Compounded effect of the minimum instream flow enhancement and the rate of occurrence of flood on the distribution of simulated trout densities among the four classes of abundance: very high density, high density, mean density, low density—Lignon stream

Factors that can explain population fluctuations

Determining the factors involved in variations in population size and identifying factors linked to biodiversity are both important in ecology. Levels of trout abundance, in particular, are linked to hydrological events (Allen, 1951; Solomon and Paterson, 1980; Bovee, 1988; Jowett and Richardson, 1989; Nehring and Anderson, 1993; Jensen and Johnsen, 1999; Spina, 2001) and to physical habitat conditions (Souchon *et al.*, 1989; Jowett, 1992; Baran, 1995).

Impact of flooding. The impact of flooding in the post-emergence period is considerable on all three sites. This agrees with the results reported by Nehring and Anderson (1993); Latterell *et al.* (1998); Cattaneo *et al.* (2002). Autumn floods are less frequent on the sites of this study; their impact is most often masked by the spring floods that preceded them. The threshold discharges chosen to represent the effect of flooding could not be linked in any simple, uniform way to hydrological descriptors. Ranges of values can nonetheless be given. The value of the threshold discharge that affects trout populations varies, depending on the site, between 2 and 3 times the Q_{90} (i.e. the discharge exceeded 10% of the time) and between 1.5 and 2.5 times the $Q_{j\max 3}$ (maximum daily discharge with a 3-year average frequency). Similarly, the duration of the threshold discharge that affects trout populations varies, depending on the site, from 1 day for the Lignon du Forez and the Roizonne to 4 days for the Neste d'Aure.

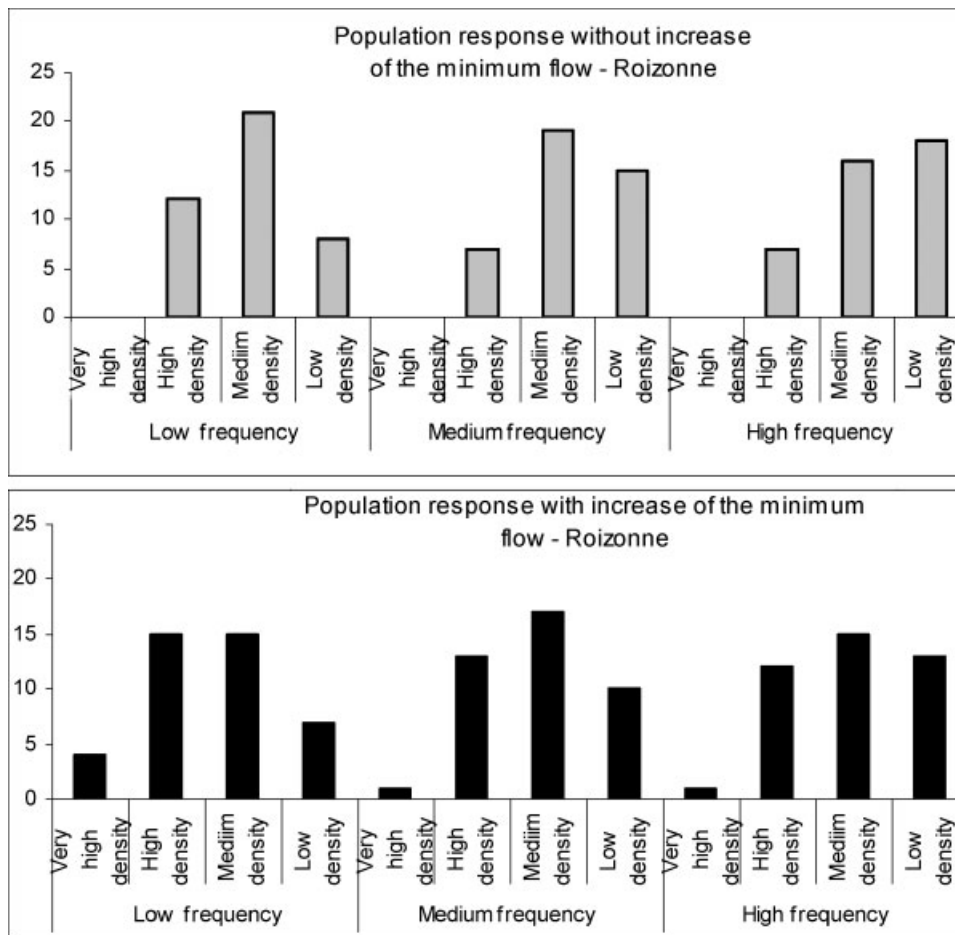


Figure 12. Compounded effect of the minimum instream flow enhancement and the rate of occurrence of flood on the distribution of simulated trout densities among the four classes of abundance: very high density, high density, mean density, low density—Roizonne stream

The need to choose a flood threshold specific to each site illustrates the complexity of the actual impact of flooding on young individuals and the difficulty in representing the phenomenon. Flow rates in episodes of strong discharge are probably one essential component of the phenomenon. Indeed, Heggenes and Traaen (1988) have shown that hydraulic conditions become unfavourable for post-emergence individuals when the proportion of low current velocities ($<0.05 \text{ m s}^{-1}$) is virtually nil and, conversely, if strong current velocities predominate (50% of flow rates $> 0.8 \text{ m s}^{-1}$). Tests were performed in our study to identify a discharge threshold which was limiting in the post-emergence phase but no conclusions could be drawn. At the Roizonne site, over $4.5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, there are no remaining zones with low velocities ($<0.05 \text{ m s}^{-1}$), which provide shelter for the young of the year, and the proportion of velocities over 0.8 m s^{-1} is greater than 50% (Capra *et al.*, 2003). Therefore, $4.5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ could also be considered as a lower threshold of strong discharge between March and May but no link was observed with the mortality rate for the young born in the year.

On this smaller scale, the combined effect of discharge and size of individuals should perhaps be considered. The work of Heggenes (1988) shows, in fact, that 0+ individuals ranging in length between 40 and 50 mm can tolerate current velocities in excess of 0.5 m s^{-1} . Similarly, brief increases in discharge trigger only slight emigration (primarily nocturnal) of individuals measuring more than 67 mm.

Furthermore, the morphology of the stream bed and the substrate through which the discharge transits can play a decisive part in the effect of flooding on young age classes (Poff *et al.*, 2006). The lack of stability of gravel and

small stones in periods of strong discharge may, however, may present a problem for survival of embryos and fry. The impact of the passage of thick sediment during flood episodes, for example might be worth studying on the Roizonne site. Methods for determining the threshold discharge for sediment transport (Petit *et al.*, 2005) could provide insights into this phenomenon. The general mechanisms explaining the effect of on river ecosystems changes in flows and sediment transport processes, and in channel morphology, have been described in the literature (Petts, 1984; Milhous, 1998). Nevertheless, research must be developed to quantify their effect locally.

To characterize the intensity of the effect of flooding on populations in different streams, it could be helpful to validate the role of duration (e.g. number of days) of flood events on a large number of sites. According to our results and our experience, the number of days during which discharge was higher than Q_{jax1} in the post-emergence period might be a useful variable. We are as yet unable, however, to propose a number of days in which discharge would exceed this threshold and which would negatively impact survival of young born during the year.

We should also note that the strong discharge episodes observed on the Lignon du Forez coincide with significant mortality in the 0+ cohort, on the one hand, and immigration of 1+ and >1+ individuals, on the other. This downstream migration concomitant with a hydrological signal does not seem to correspond to cyclical displacement to satisfy physiological needs but rather to be a real response to hydrological events.

Impact of habitat. Considerable variability was found between the maximum occupancy rates observed from one site to another in this study. This parameter retained to evaluate the local carrying capacity also varies between the different stations on a single stream (Gouraud *et al.*, 2004; Sabaton *et al.*, 2008). This variability in use of the habitat may be explained by the importance of the other environmental parameters involved in the overall notion of carrying capacity (shelter, slope, varying flow rates, temperature, trophic availability, etc.). The estimated carrying capacity of the environment was used here to determine the level of equilibrium of the population. It is clear that this level, based on conditions at minimum discharge, supposes that the population is regulated by habitat conditions which are limiting for adults in periods of low flow.

Short-term response of the population

Applying the model to the different sites allowed us to test the resilience of trout populations after a limiting event. This capacity of the population to restore itself is simulated in the model by means of a density-dependent mortality rate during the first months of life, a phenomenon observed by many authors studying young life stages (Allen, 1951; Le Cren, 1973; Euzenat and Fournel, 1976; Mortensen, 1977a,b,c; Heland, 1988; Elliott, 1994; Daufresne and Renault, 2006). Adjustment of the population to the carrying capacity of the local environment was not observed during the study period (due to the effect of flooding events), however; stocks remained below the size theoretically acceptable for the habitat.

Our lack of knowledge of the way the minimum instream flow interacts with the other limiting factors prevents a truly satisfactory representation, at the present time, of the complexity of the phenomena in play. We could, for example ask if mortality of young individuals during the spring floods is not dependent on the discharge level in the absence of flooding, and therefore on the minimum instream flow. This points to a new area in which to explore all the direct and indirect ecological factors linked to hydrology.

At the least, the possibility of linking habitat fluctuations to population dynamics opens up new horizons, both for estimating the short- to medium-term impact of climatic events and for ultimately understanding the effects of a change in river management mode.

Long-term response of the population to different hydrological scenarios

Building hydrological scenarios. A comparison of the principal characteristics of the discharge observed over the 12-year study period (1990–2002) with those observed in the preceding period (1977–1989) was made by Sabaton *et al.* (2008). This showed, in particular, that for the sites studied here, the study period did not differ significantly from the preceding period in terms of low- and high-water characteristics. The scenarios built for this study therefore reflect hydrological parameters over a period of two decades.

Response of the population to flood frequency and sequence. The response of a population to the different tested degrees of flood frequency differs from site to site.

In the absence of structuring events, the population on the Lignon du Forez declines with no flooding and overtopping. Despite the lack of mortality of the 0+ class in the post-emergence phase, poor reproduction on this site is no longer offset by the immigration of 1+ and >1+ individuals. On the other hand, the populations in the Roizonne and the Neste d'Aure tend gradually to stabilize around stocks corresponding to the potential available habitat. The time needed to reach saturation of the estimated potential habitat obviously depends on the state of the population in relation to a state of equilibrium at the time of the increase in minimum instream flow, and on the level around which one wants the population to stabilize (i.e. the post-enhancement carrying capacity).

As far as low to high frequencies of events are concerned, the differences between the pre- and post-enhancement periods are minor on the three sites in comparison with the fluctuations in population size, as the populations have not had time to stabilize around the new potential habitat capacity. On the Roizonne and the Neste d'Aure, densities diminish markedly with an increase in flood frequency. This clear trend is more accentuated in the absence of minimum instream flow enhancement. On the Lignon du Forez, densities are higher with a moderate flood frequency than with low or high frequencies. In this more open system, biomass is at its maximum when the frequency of disturbance is moderate. This is consistent with the theory of disturbance (Ward and Stanford, 1983). According to these authors, when flooding is frequent, biodiversity is less rich, and it is the species with a short life cycle and a high capacity for expansion that are favoured. When floods are relatively rare, non-competitive species are eliminated. Finally, biological diversity is at its maximum when the frequency of disturbance is moderate.

For each of the simulated flood frequencies, the 10 randomly selected scenarios of flood occurrence showed that while fluctuations in density change in accordance with flood occurrence sequences, the global level over the 30 years (in terms of distribution in each of the four age classes) is exactly the same (no dispersion). The response of the population to the sequences of flood occurrence is the same regardless of the site and the frequency of flooding. Indeed, the breakdown into classes of abundance over the period of simulation is totally independent of the sequence of flood episodes. This tends to indicate, for the long-term balance of the population, that the frequency of floods over a 30-year period is more important than the sequence according to which they occur over this same period.

Prospects

A first comparison with the population dynamics in the reach upstream of Pont-Haut on the Roizonne was made by Capra *et al.* (2003). That study pointed up the impact of flooding on the population in a non-influenced reach. It would be useful to pursue this comparison with the populations in place at non-regulated sites and to extend it to other sites. Building up longer time series of biological and hydrological data for sites with both influenced and non-influenced flow regimes will provide a clearer picture of the phenomena at work. This would enable identifying the importance of natural conditions in the environment in comparison with the presence and management of the power installation.

In line with what is presented for this study, simulations could be made of the population dynamics in the presence of different hydrological scenarios, reflecting natural flow regimes to varying degrees. This would provide elements for analysing the natural flow paradigm (Jowett and Biggs, 2006; Poff *et al.*, 2006), which has been so popular in recent years and has given rise to global methodologies based essentially on hydrology (King *et al.*, 2000).

Finally, having explored the temporal dimension, we come to the spatial dimension. In particular, the question arises of extrapolating the results of local studies to a larger scale. The fact of linking results obtained from a large number of sites to a broader geographical, hydrological and geomorphological context as well as to more fish populations would be very instructive. Pursuing studies on more sites over long periods would make it possible to express hydrological variability in terms of general substrate transport thresholds, critical habitat thresholds, and period of limiting habitat with, if necessary, consideration of seasonal differences so as to allow for the life cycle of the populations. To this end, research is currently under way to cross-reference geographical and hydrological characteristics with hydropower plant type, hydraulic management mode and fish stocks with a view to determining the probable sensitivity of the habitats in the streams of a given region.

ACKNOWLEDGEMENTS

Financial support was provided by Electricity of France, Cemagref, Water Agencies, French Ministry of Ecology. Lucy Stensland Laederich did the English translation. We thank Pierre Grès, Jean-Marc Lascaux and the many field researchers in the different river basins who have conducted field studies over the past 10 years, making this study possible. Thoughtful comments by anonymous reviewers on earlier versions have greatly improved this paper.

REFERENCES

- Allen KR. 1951. The Horokiwi stream: a study of a trout population. *New Zealand Marine Department Fisheries Bulletin* **10**: 1–238.
- American Fisheries Society. 1976. *Proceedings of the Symposium and Speciality Conference on Instream Flow Needs*. American Fisheries Society: Bethesda, Md.
- Arthington AH. 1998. Comparative evolution of environmental flow assessment techniques: review of holistic methodologies. Occasional Paper No. 26/98, Land and Water Resources Research and Development Corporation: Canberra, Australia.
- Baran P. 1995. Analyse de la variabilité des abondances de truites communes (*Salmo trutta* L.) dans les Pyrénées centrales françaises. Ph.D. Thesis, Ecole Nationale Supérieure Agronomique, Toulouse, France, pp. 132.
- Bayley PB. 2002. A review of studies on responses of salmon and trout to habitat change, with potential for application in the Pacific Northwest. Report to the Washington State Independent Science Panel, pp. 38.
- Biggs JF, Jowett IG. 2007. Application of the “natural flow paradigm” in a New Zealand context. In *Proceedings of the 6th International Symposium on Ecohydraulics*. New Zealand.
- Bovee KD. 1982. A guide to stream habitat analysis using the instream flow incremental methodology. FWS/OBS-82/26. U.S. Wildlife Service, Cooperative Instream Flow Service Group, Fort Collins, CO, pp. 248.
- Bovee KD. 1986. Development and evaluation of habitat suitability criteria for use in the instream flow incremental methodology. FWS/OBS-86/7 U.S. Wildlife Service, Cooperative Instream Flow Service Group, Fort Collins, CO, pp. 235.
- Bovee KD. 1988. Use of the instream flow incremental methodology to evaluate influences of microhabitat variability on trout populations in four Colorado streams. In *Proceedings of the Western Division American Fisheries Society*. Albuquerque, N.M. 10–13 July 1988.
- Capra H, Sabaton C, Gouraud V, Souchon Y, Lim P. 2003. A Population Dynamics model and habitat simulation as a tool to predict brown trout demography in natural and bypassed stream reaches. *Rivers Research and Applications* **19**: 551–568.
- Carle FL, Strub MR. 1978. A new method for estimating population size from removal data. *Biometrics* **34**: 621–630.
- Castleberry DT, Cech JJ, Erman DC, Hankin D, Healey M, Kondolf GM, Mangel M, Mohr M, Moyle PB, Nielsen J, Speed TP, Williams JG. 1996. Uncertainty and instream flow standards. *Fisheries* **21**: 20–21.
- Cattaneo F, Lamouroux N, Breil P, Capra H. 2002. The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 12–22.
- Chaveron P. 1990. Recherche sur les préférences d'habitat de la truite fario (*Salmo trutta fario* L.). Aide à la détermination de la valeur d'un débit réservé. Thèse de doctorat Université de Provence.
- Crisp DT. 1993. Population densities of juvenile trout (*Salmo trutta*) in five upland streams and their effects upon growth, survival and dispersal. *Journal of Applied Ecology* **30**: 759–771.
- Crisp DT, Carling PA. 1989. Observations on siting, dimensions and structure of salmonid redds. *Journal of Fish Biology* **34**: 119–134.
- Daufresne M, Renault O. 2006. Population fluctuations, regulation, and limitation in stream-living brown trout. *Oikos* **113**: 459–468.
- De Lury DB. 1947. On the estimation of biological populations. *Biometrics* **3**: 145–167.
- Elliott JM. 1994. *Quantitative Ecology and Brown Trout*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press: Oxford. New York and Tokyo. 286pp.
- Euzeat G, Fournel F. 1976. Recherches sur la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans une rivière de Bretagne, Le Scorff. Thèse 3ème cycle Biologie Animale, Université de Rennes. 215 p.
- Ginot V, Souchon Y, Capra H, Breil P, Valentin S. 1998. Logiciel EVHA 2.0. *Evaluation de l'habitat physique des poissons en rivière*. Cemagref BEA/LHQ et Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement: Lyon, France, pp. 82. <http://www.lyon.cemagref.fr/bea/lhq/evha.shtml>
- Gouraud V, Baglinière JL, Baran P, Sabaton C, Lim P, Ombredane D. 2001. Factors regulating brown trout populations in two French rivers: application of a dynamic population model. *Regulated Rivers: Research and Management* **17**: 557–569.
- Gouraud V, Sabaton C, Capra H. 2004. Role of habitat variability in trout populations dynamics: application of a dynamic population model to three french rivers. *Hydroécologie Appliquée* **14**: 221–244.
- Hardy TB. 1998. The future of habitat modeling and instream flow assessment techniques. *Regulated Rivers: Research and Management* **14**: 405–420.
- Hatfield T, Bruce J. 2000. Predicting salmonid habitat-flow relationships for streams from western North America. *North American Journal of Fisheries Management* **20**: 1005–1015.
- Heggenes J. 1988. Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) in riverine systems. *Nordic Journal of Freshwater Research* **64**: 76–90.
- Heggenes J, Traaen T. 1988. Downstream migration and critical water velocities in stream channels for fry of four salmonid species. *Journal of Fish Biology* **32**: 717–727.

- Heland M. 1988. Organisation sociale et territorialité chez la truite commune immature au cours de l'ontogenèse. "La truite, biologie et écologie". INRA (Eds).
- Jensen AJ, Johnsen BO. 1999. The functional relationship between peak spring floods and survival. *Functional Ecology* **13**(6): 778–785.
- Jones JW, Ball JN. 1954. The spawning behaviour of brown trout and salmon. *Animal Behaviour* **2**: 103–114.
- Jowett IG. 1992. Models of the abundance of large brown trout in New Zealand rivers. *North American Journal of Fisheries Management* **12**: 417–432.
- Jowett IG, Biggs BJF. 2006. Flow regime requirements and the biological effectiveness of habitat-based minimum flow assessment for six rivers. *International Journal of River Basin Management* **4**(3): 179–189.
- Jowett IG, Richardson J. 1989. Effects of a severe flood on instream habitat and trout populations in seven New Zealand rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **23**: 11–17.
- Kelly-Quinn M, Tierney D, Roche W, Bracken JJ. 1996. Distribution and abundance of trout populations in Moorland and afforested upland nursery streams in county Wicklow. *Biology and Environment Proceedings of the Royal Irish Academy* **96B**: 127–139.
- King JM, Tharme RE, De Villiers MS. 2000. *Environmental flow assessments for rivers: manual for the Building Block Methodology*. Water Research Commission Report TT 131/00, Pretoria, South Africa, pp. 339.
- Kondolf GM, Wolman MG. 1993. The sizes of salmonid spawning gravels. *Water Resources Research* **29**: 2275–2285.
- Lamoureux N, Capra H. 2002. Simple predictions of instream habitat model outputs for target fish populations. *Freshwater Biology* **47**: 1543–1556.
- Lamoureux N, Jowett IG. 2005. Generalized instream habitat models. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**: 7–14.
- Lamoureux N, Olivier JM, Capra H, Zylberblat M, Chandesris A, Roger P. 2006. Fish community changes after minimum flow increase: testing quantitative predictions in the Rhône River at Pierre-Bénite, France. *Freshwater Biology* **51**: 1730–1743. DOI:10.1111/j.1365-2427.2006.01602.x
- Lamoureux N, Souchon Y. 2002. Simple predictions of instream habitat model outputs for fish habitat guilds in large streams. *Freshwater Biology* **47**: 1531–1542.
- Latterell JJ, Fausch KD, Gowan C, Riley SC. 1998. Relationship of trout recruitment to snowmelt runoff flows and adult trout abundance in six Colorado Mountain streams. *Rivers* **6**: 240–250.
- Le Cren ED. 1973. The population dynamics of young trout (*Salmo trutta*) in relation to density and territorial behaviour. *Rapports et Procès Verbaux des Reunions Cons International Exploration de la Mer* **164**: 241–246.
- Leslie PH. 1945. The use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**: 183–212.
- Maisse G, Baglinière JL. 1991. Biologie de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans les rivières françaises. In *La truite, biologie et écologie*, Baglinière JL, Maisse G (eds). INRA Publishers: Paris; 25–46.
- Malavoi JR. 1989. Typologie des faciès d'écoulement ou unités morphodynamiques des cours d'eau à haute énergie. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **315**: 189–210.
- Milhous RT. 1979. The PHABSIM system for instream flow studies. In *Proceedings of the Summer Computer Simulation Conference*. Toronto, Ontario. The Society for Computer Simulation: La Jolla, CA; 440–446.
- Milhous RT. 1998. Modelling of instream flow needs: the link between sediment and aquatic habitat. *Regulated Rivers: Research and Management* **14**: 79–94.
- Milner NJ, Wyatt RJ, Scott MD. 1973. Variability in the distribution and abundance of stream salmonids and the associated use of habitat models. *Journal Fish Biology* **43**(supp A): 103–119.
- Mortensen E. 1977a. The population dynamics of young trout (*Salmo trutta* L.) in a Danish brook. *Journal of Fish Biology* **10**: 23–33.
- Mortensen E. 1977b. Population, survival, growth and production of trout *Salmo trutta* in a small Danish stream. *Oikos* **28**: 9–15.
- Mortensen E. 1977c. Density-dependent mortality of trout fry (*Salmo trutta* L.) and its relationship to the management of small streams. *Journal of Fish Biology* **11**: 613–617.
- Nehring RB, Anderson RM. 1993. Determination of population-limiting critical salmonid habitats in Colorado streams using the Physical Habitat Simulation system. *Rivers* **4**: 1–19.
- Nihouarn A. 1983. Etude de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans le bassin du Scorff (Morbihan): démographie, reproduction, migrations. Thèse de 3^{ème} cycle Ecologie, Univ. Rennes 1., 64 p.
- Orth DJ. 1987. Ecological considerations in the development and application of instream flow-habitat models. *Regulated Rivers: Research and Management* **1**: 171–181.
- Petit F, Gob F, Houbrechts G, Assani AA. 2005. Critical specific stream power in gravel-bed rivers. *Geomorphology* **69**: 92–101.
- Petts GE. 1984. *Impounded Rivers. Perspectives for Ecological Management*. John Wiley & Sons: Chichester.
- Poff NL, Allan JD, Bain MB, Karr JR, Prestegard KL, Richter BD, Sparks RE, Stromberg JC. 1997. The natural flow regime. A paradigm for river conservation and restoration. *Bioscience* **47**: 769–784.
- Poff NL, Olden JD, Pepin DM, Bledsoe BP. 2006. Placing global stream flow variability in geographic and geomorphic contexts. *River Research and Applications* **22**: 149–166. DOI: 10.1002/rra.902
- Pouilly M, Souchon Y. 1995. Méthode des microhabitats: validation et perspectives. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **337/338/339**: 329–336.
- Richter BD, Baumgartner JV, Wigington R, Braun DP. 1997. How much water does a river need? *Freshwater Biology* **37**: 231–249. DOI: 10.1046/j.1365-2427.1997.00153.x
- Rosenfeld SJ, Post John, Robins Geneva, Hatfield Todd. 2007. Hydraulic geometry as a physical template for the River Continuum: application to optimal flows and longitudinal trends in salmonid habitat. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **64**(5): 755–767.

- Sabaton C, Valentin S, Souchon Y. 1995. *La méthode des microhabitats. Protocoles d'application*. E.D.F Direction des Etudes et Recherches and Cemagref BEA/LHQ. Chatou, France, pp. 32.
- Sabaton C, Siegler L, Gouraud V, Baglinière JL, Manne S. 1998. Presentation and first applications of a dynamic population model for brown trout (*Salmo trutta*)—aid to river management. *Fisheries Management and Ecology* **4**: 425–438.
- Sabaton C, Souchon Y, Lascaux JM, Vandewalle F, Baran P, Baril D, Capra H, Gouraud V, Lauters F, Lim P, Merle G, Paty G. 2004. The Guaranteed Flow Working Group : A french evaluation of microhabitat component of IFIM based on habitat and brown trout population monitoring. *Hydroécologie Appliquée* **14**: 245–270.
- Sabaton C, Souchon Y, Capra H, Gouraud V, Lascaux JM, Tissot L. 2008. Long term brown trout populations responses to flow manipulation. *Rivers Research and Applications* **24**: 1–30. DOI:10.1002/rra.1130
- Simonson TD. 1993. Correspondence and relative precision of stream habitat features estimated at two spatial scales. *Journal of Freshwater Ecology* **8**: 363–372.
- Solomon DJ, Paterson D. 1980. Influence of natural and regulated stream-flow on survival of brown trout (*Salmo trutta* L.) in a chalk-stream. *Environmental Biology of Fishes* **5**: 379–382.
- Souchon Y, Trocherie F, Fragnoud E, Lacombe C. 1989. Les modèles numériques des microhabitats des poissons: application et nouveaux développements. *Revue des Sciences de l'Eau* **2**: 807–830.
- Souchon Y, Sabaton C, Deibel R, Kershner J, Lamb BL, Gard M, Katopodis C, Leonard P, Poff L, Miller WJ. 2007. Detecting biological responses to flow management: missed opportunities; future directions. In *Proceedings of the International conference on 'Riverine Hydroecology: Advances in Research and Applications'*. Scotland.
- Spina AP. 2001. Incubation discharge and aspects of brown trout population dynamics. *Transactions of the American Fisheries Society* **130**: 322–327.
- Stalnaker CB. 1979. The use of habitat structure preferenda for establishing flow regimes necessary for maintenance of fish habitat. In *The Ecology of Regulated Streams*, Ward JV, Stanford JA (eds). Plenum Press: New York, USA; 333–337.
- Studley TK, Baldrige JE, Wise LM, Spina AP, Railsback SF, McElravy E, Travanti L, Yuen TDF, Lindahl RB, Chase SD, Smith RW. 1995. Response of fish populations to altered flows project, volumes I-III, predicting trout populations from streamflow and habitat variables. *Pacific Gas and Electric Company, Report* 009.4-94.3, San Ramon, California.
- Tharme RE. 2003. A global perspective on environmental flow assessment: emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers. *River Research and Applications* **19**: 397–441.
- Ward JV, Stanford JA. 1983. The intermediate disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic systems. In *Dynamics of Lotic Ecosystems*, Fontaine TD, Bartell SM (eds). Ann Arbor Sciences: Ann Arbor, Michigan; 347–356.
- Wasson JG, Chandesris A, Pella H, Blanc L. 2004. Les Hydro-écorégions: une approche fonctionnelle de la typologie des rivières pour la Directive cadre européenne sur l'eau. *Ingénieries - Eau Agriculture Territoires* **40**: 3–10.
- Waters TA. 1999. Long-term trout production dynamics in Valley Creek, Minnesota. *Transactions of the American Fisheries Society* **128**: 1151–1162.

A2 : Environmental flow regimes based on natural flow regime: myth or reality for trout population dynamics? Gouraud, V., Capra, H., Fahrner, G., Tissot, L. and Souchon, Y. (2009). In Proceedings of the 7th International Conference on Ecohydraulics, Concepcion, Chile.

ENVIRONMENTAL FLOW REGIMES BASED ON NATURAL FLOW REGIME: MYTH OR REALITY FOR TROUT POPULATION DYNAMICS?

VERONIQUE GOURAUD¹, HERVE CAPRA², GWENAËLLE FAHRNER¹,
LAURENCE TISSOT¹, YVES SOUCHON²

¹ *Electricité de France, R&D, LNHE, 6 Quai Watier, 78401 Chatou, France.*

² *Cemagref, U. R. BELY, 3 bis quai Chauveau, CP220, 69336 Lyon Cedex 09, France*

Before and after relicensing of Pont-Haut hydropower station on the Roizonne (in the French Alps), fish monitoring surveys were conducted over a fifteen-year period, complemented by measurement of discharge and characterization of habitat. A model of the dynamics of the trout population (MODYPOP) was calibrated for the period to analyze the fluctuations in the different age classes upstream and downstream of the power plant. Several hydrological scenarios were developed over a twenty-year period on the basis of random picking from the available daily natural discharge time series. For the bypassed reach, four management modes were reconstituted, with MIF(i) constant throughout the year, (ii) varying in accordance with the discharge upstream of the water intake, and (iii) varying in accordance with the season (high in winter and low in summer, or the opposite). The corresponding habitat time series were reconstituted and compared. The response of the population to these different scenarios and dam operation options was tested with the aid of MODYPOP simulations, combining two hypotheses of population regulation as a function of the habitat: i) density-dependent mortality, which tends to push the population toward a size compatible with the local carrying capacity in a hydrologically typical year under low-flow conditions, and ii) adjustment of the adult biomass to the local carrying capacity using a one-month time step. The results of the simulations of population dynamics are compared with the results obtained on the upstream reach under natural flow conditions. This comparison is helpful to a discussion of the natural flow regime paradigm adopted in global instream flow methodologies that are based essentially on hydrology.

INTRODUCTION

The richness and productivity of aquatic ecosystems are largely dependent on natural hydrological variability (Poff *et al.* [1]; Pyron and Lauer [2]). Many studies based essentially on hydrological factors (Richter *et al.* [3]; Arthington *et al.* [4]; Richter *et al.* [5]; Tharme [6]) advocate a return to quasi natural hydrological regimes. It is true that all of the components of the hydrological regime of a river (discharge values, rhythm, frequency, duration, stability) can influence the dynamics of an aquatic ecosystem (Poff *et al.* [1]). Recommendations are based on this concept of hydrological regime, which enables preserving the variability of the minimum instream flow (MIF) and supporting

the ecological processes in aquatic systems (protection of the biodiversity and resilience of the ecosystems) (Richter *et al.* [5] [7]; Poff *et al.* [8]; Baran and Leroyer-Gravet [9]). While it is relatively easy to evaluate the degree to which hydropower installations change the hydrological regime of a river, it is considerably more complex to identify the impact on the biological communities of such a change in regime. Indeed, the links between biodiversity, population dynamics and hydrology are not simple. On the one hand, the hydrological regime involves indirect relationships. It is determined by the full set of all modifications in discharge, habitat, morphology, nature of substrate, degree of armoring or silting, water quality and temperature. On the other, correlation between biological communities and the hydrological regime is not instantaneous, as the physical environment and the living organisms continue to be affected by past events. Here again, all of the components in the regime can play a role (intensity, duration, frequency, season). Lastly, biological communities can develop various strategies to deal with fluctuations in the hydrological regime. Some authors have already shown that the entire range of discharges is not always necessary for restoration of a viable salmonid population (Jowett and Biggs [10]). Moreover, studies by Stalnaker [11] and Bovee [12] have demonstrated the influence of hydraulic characteristics on fish communities and their functional structure. What has not yet been determined is the relative influence of fluctuations in MIF compared to other regulating factors.

Biological monitoring data must now be acquired over the long term, linked to the hydrological operating modes of power installations or to experimental situations in which the management mode is modified (Souchon *et al.* [13]), in order to better understand the impact on biological communities of such changes in instream flow. This type of experimentation is unfortunately far too rare (Bayley [14]; Jowett and Biggs [10]; Lamouroux *et al.* [15]; Sabaton *et al.* [16]). A study in France from 1994 to 2002 (Sabaton *et al.* [17], [16]) in the framework of the “Minimum Instream Flow” Working Group pointed up the important role of multiple regulating factors, on the one hand, and the need for a long monitoring period to detect a positive response on the part of the population to an increase in instream flow, on the other. Therefore, to incorporate these two aspects in the response of a population, we shall analyze the long-term dynamics of a trout population in an Alpine stream (France) with the help of a deterministic population dynamics model (MODYPOP). Having calibrated the model, we shall then analyze the response of the population to different methods of managing instream flow combined with different possible hydrological scenarios.

MATERIALS AND METHODS

Study site and monitoring of the ecosystem

The Roizonne is a river found at an altitude of 1100 m in the Alps. It is characterized by a nival regime with annual mean flow of 2.9 m³/s, a slope of 3 to 4 % and a mean width of 6 m. The geology is predominantly crystalline terrain. A dammed lake at an altitude of 792 m enables diverting a maximum discharge of 4.4 m³/s to a hydropower plant located at Pont Haut. Following a relicensing procedure, discharge through the bypassed reach of

the Roizonne rose by a factor of 3 (from 0.11 m³/s to 0.33 m³/s in March 1999). The bypassed reach (BPR) is 3 km in length. A site representative of the BPR and a control site on the upstream reach were selected in accordance with recognized geomorphologic principles (Simonson *et al.* [18]; Ginot *et al.* [19]). Habitat measurements were taken in accordance with the Phabsim protocol adapted to French streams (Sabaton *et al.* [20]; Ginot *et al.* [19]). Daily discharge and temperature time series were obtained from sensors installed at each study site. We also have curves for Weighted Usable Area (WUA) as a function of discharge, for all three stages in the life cycle of the brown trout (0+, 1+, >1+). WUA time series for each of the two reaches were then built up from the monthly discharge time series over the entire period of monitoring.

The same sites were also sampled by means of electrofishing, using a standard protocol (successive removal with 2-pass - Carle and Strube [21]), once a year in the autumn, to study the structure of the trout communities (numbers in each life stage as defined above) and year-to-year change. Scale measurement coupled with a study of the histograms of total length of trout captured enabled estimation of abundance and biomass for each life stage (0+, 1+, >1+) and for each year of monitoring.

Modeling of population dynamics

We used the MODYPOP trout population dynamics model described by Sabaton *et al.* [22] and Gouraud *et al.* [23]. This model, based on the Leslie matrix (Leslie [24]), simulates change in a trout population using biological parameters which are dependent on environmental conditions. The population is broken down into age classes, and the abundance of each age class is calculated over time with a one-month time step. Two mechanisms of population regulation as a function of the habitat are integrated: i) density-dependent mortality, which tends to push the population toward a size compatible with the local carrying capacity in a typical hydrological year under mean-flow conditions, and ii) adjustment of the adult biomass to the local carrying capacity using a one-month time step. In the bypassed reach, the carrying capacity is linked to the value of the MIF, which determines the amount of available habitat (WUA).

The biological characteristics of the population were based on data acquired in fishing surveys. The model was calibrated using inventories available between 1990 and 2007. The impact of flooding in the post-emergence stage (Cattanéo *et al.* [25]; Capra *et al.* [26]) was simulated by adding 75% mortality in this cohort whenever daily discharge exceeded a given threshold (8.5 m³/s, which is indeed exceeded 2% of the time). Downstream migration of juveniles was simulated in the years following a year with no flooding (years with a high potential for recruitment). The number of 1+ individuals immigrating was assumed proportional to the number of individuals recruited in the preceding year (30% of total recruitment). The values of the parameters for mortality linked to higher discharge (75%) and rate of immigration (30%) were calibrated by comparing simulations of trout stocks obtained from models and numbers of trout actually observed in the inventory month (September or October).

Long-term simulation with different management modes and hydrological scenarios

In order to determine what, in the longer term, might have been the effect of a modulation in MIF, simulations were run until 2030 (i.e. for 23 years) comparing different hydrological scenarios for the bypassed reach and the natural flow reach. To test the importance of sequences of theoretically structuring hydrological events (flooding and low-flow periods), ten hydrological scenarios covering periods of some twenty years were built, taking care to (i) retain the same seasonal frequency of hydrological episodes influencing the fish population dynamics as that observed during the period of monitoring, and (ii) to have contrasted sequences of hydrological events. For each of the ten hydrological scenarios, 4 management modes were simulated, in the bypassed reach only. The choice of these modes was based on the requirements of the new French Water Law of December 2006 and in order to obtain contrasted fluctuations in the MIF. Whatever the management mode tested, the MIF in one day was always greater than or equal to $1/20^{\text{th}}$ of the annual mean flow over the period, and the mean flow for the year was greater than or equal to $1/10^{\text{th}}$ of the annual mean flow over the period. The mode 1 corresponded to a MIF equal to $1/10^{\text{th}}$ of the annual mean flow (a value taken from the work of Tennant [27]); the mode 2 to a MIF equal to $1/5^{\text{th}}$ of the discharge upstream of the water intake; the mode 3 to a MIF equal to $1/20^{\text{th}}$ of the annual mean flow from April to September and to $1/5^{\text{th}}$ of the discharge upstream of the water intake from October to March ; the mode 4 to a MIF equal to $1/5^{\text{th}}$ of the discharge upstream of the water intake from April to September and to $1/20^{\text{th}}$ of the annual mean flow from October to March.

For each management mode, the level of equilibrium in the population (the numbers toward which the population will tend) was calculated from the local carrying capacity, corresponding to the WUA in a summer low-flow period in an average year ($1.95\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$). This carrying capacity was expressed in m^2 of habitat favorable for adults per 100 m.

For each hydrological scenario, the response of the population to the different management modes was simulated with MODYPOP (this corresponded to 40 simulations). The results of the simulations of population dynamics were compared, analyzing only the results relating to numbers of adults ($>1+$). The mean number of adults obtained with the 10 hydrological scenarios was represented as a function of the year for each of the 4 management modes. The change was compared with that found on the upstream reach. Finally, a class of abundance was attributed to each simulated number of adults in a year, in the bypassed reach and in the natural flow reach. These classes, from 1 to 4, were defined on the basis of the highest carrying capacity for the ecosystem (CC), obtained in a low-flow period at mean hydrological conditions between the upstream and downstream reaches, with different management modes. The thresholds of the 4 classes of abundance were defined as the number of individuals in 100 m of the reach, as follows: $[0 - 0.25]*\text{CC}$, $[0.25 - 0.5]*\text{CC}$, $[0.5 - 0.75]*\text{CC}$, $[0.75 - 1]*\text{CC}$, where CC is expressed as the number of individuals per 100m.

RESULTS

Monitoring of the environment and model calibration

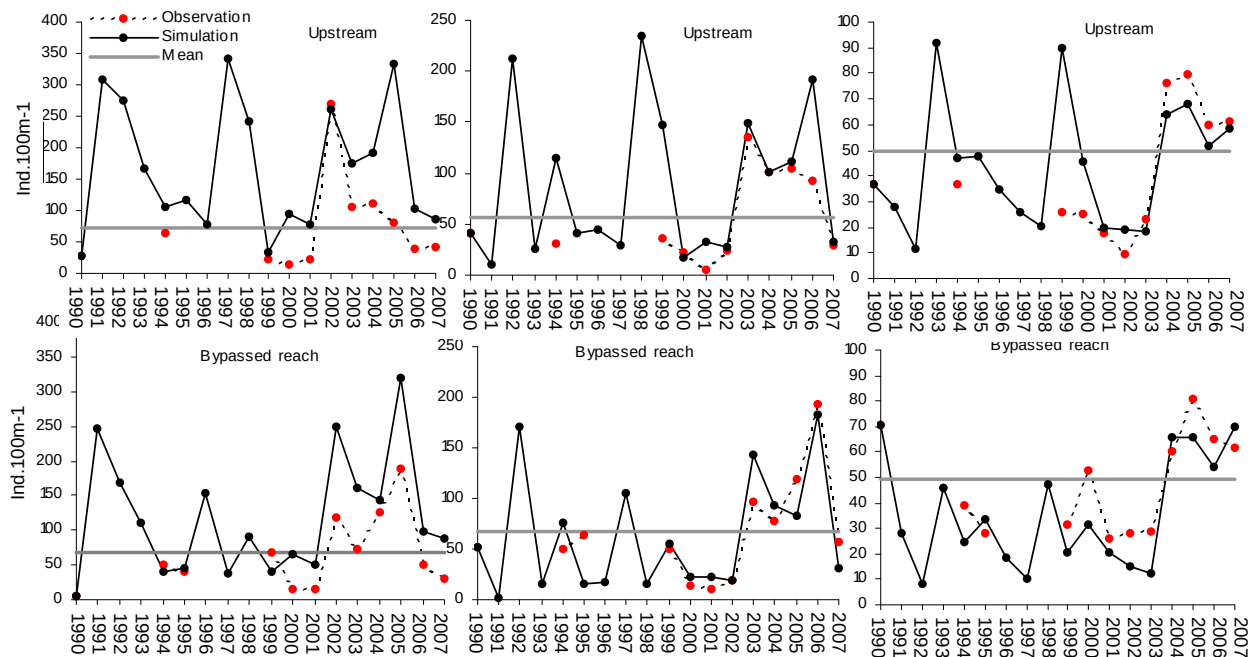


Figure1. Calibration of the MODYPOP model with observed trout abundance in the upstream reach (natural flow) and in the downstream reach (instream flow).

Figure 1 shows the changes in simulated and observed densities, together with the mean year-to-year density for the upstream reach and for the bypassed reach and for all 3 life stages. There is considerable year-to-year variability in abundance for all 3 stages. Upstream, the mean year-to-year densities drop as age increases (0+ to >1+). In the bypassed reach, these values are virtually the same for the 0+ and the 1+ cohorts. The sampled years in which the 0+ densities were lower than the mean year-to-year value correspond to years with higher spring discharge (exceeding $8.5\text{m}^3\text{s}^{-1}$): 1994, 1995, 1999, 2000, 2001, 2006 and 2007. These years are identical upstream and downstream of the power plant. Hydrological conditions during the spring were different in the upstream and bypassed reaches only in 1996 and 1997 (when there was no sampling). The simulated recruitment data therefore diverge between upstream and downstream in those years, whereas it is synchronous in the other years. Fluctuations in 0+ stocks combined with immigration of 1+ individuals in years with no high-discharge episodes have a repercussion on the other cohorts (1+ and >1+). The fluctuations in 0+ and 1+ stocks are quite well reproduced by the model.

Habitat response to the different management modes in a typical year

While the low summer discharge value is much higher in the upstream reach, the carrying capacity is quite similar upstream and downstream. In the bypassed reach, the highest carrying capacities ($\text{m}^2 \cdot 100\text{m}^{-1}$) are found with mode 2 (imitating natural flow) and mode 4 (higher discharge in summer and low in winter – table 1). The lowest carrying capacity is found with mode 3 (low discharge in summer and higher in winter). The carrying capacity with mode 1 (discharge equal to $1/10^{\text{th}}$ of the annual mean flow) is intermediate.

Reach	Upstream reach	Bypassed reach			
Flow regime	Natural flow	Mode 1	Mode 2	Mode 3	Mode 4
Flow ($\text{m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$)	2.1	0.3	0.5	0.2	0.5
WUA ($\text{m}^2 \cdot 100\text{m}^{-1}$)	64.2	59.3	69.8	49	69.8

Table 1. Value of the low summer discharge flowing through the upstream reach and in the bypassed reach, and the carrying capacities (CC) corresponding to 4 modes

Results from long-term simulations

Figure 2 represents the mean simulated densities of adults for the 10 hydrological scenarios from 2008 to 2030. Adult stocks simulated with modes 1 and 2 are greater than with modes 3 and 4 throughout the period. Densities simulated upstream varied in ranges close to those of the stocks in the bypassed reach (regardless of the management mode), and depend on the year (values slightly higher or lower in certain years). Despite a higher level of equilibrium in the population, mode 4 gives mean densities lower than those found with the other scenarios. In any event, the simulated numbers vary within very similar ranges, no matter what the management mode. If we look at the results on a larger scale (analysis by class of abundance rather than exact level of abundance), the results obtained are identical, whatever the hydrological scenario. In other words, the distribution of the number of years in the 4 classes of abundance as a function of the management mode is the same, no matter what the hydrological scenario. Figure 3 shows this distribution for the 4 management modes tested in the bypassed section and with a natural flow regime in the upstream reach. The response of the population to the different

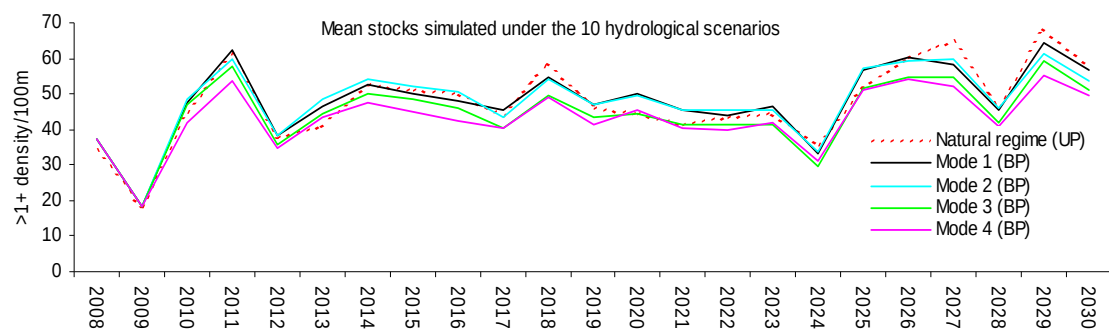


Figure 2: Results for the upstream (UP) and bypassed (BP) reaches for the 4 modes

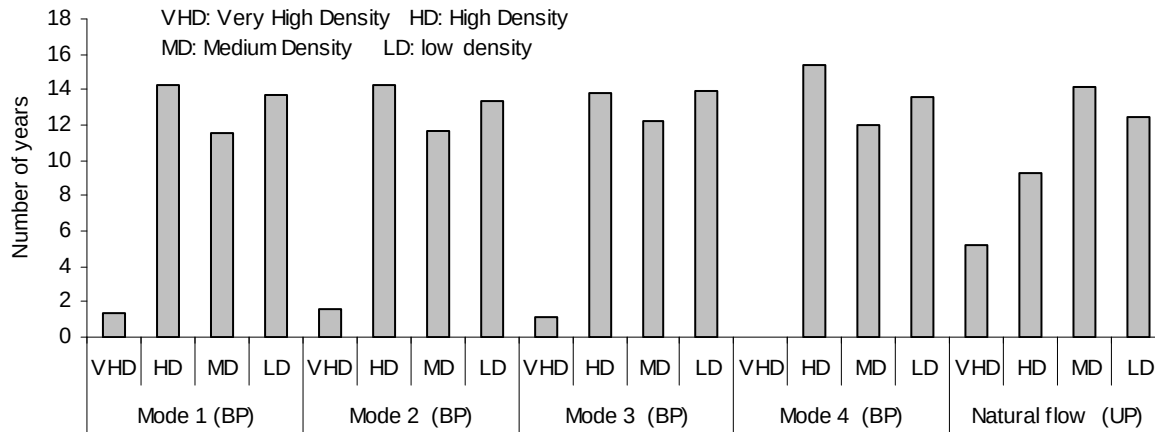


Figure 3: Distribution of the number of years in the 4 classes of abundance as related to the management mode in the bypassed reach (BP) and in the upstream reach (UP).

management modes is very similar. The bypassed reach shows many years with high densities whereas the upstream reach shows more years with very high densities.

DISCUSSION

Significant variability in densities for all 3 life stages is found over the monitoring period. This great variability has been observed by numerous authors (Crisp [28]; Elliott [29]; Cattaneo *et al.* [25]; Sabaton *et al.* [16]). Despite this variability, synchronous trends are found in the communities upstream and downstream of the power plant. These synchronisms can be explained by density-dependent mechanisms (such as dispersion of individuals) as well as by density-independent mechanisms (e.g. climatic factors) (Bjornstad *et al.* [30]). These regulating factors were represented in the population dynamics model used here and their calibration helps to explain the trends in the densities observed.

The immigration simulated in the model, for example, enables obtaining densities in the 0+ stage close to the 1+ levels and therefore approaching the structure of the population actually observed. This imbalanced structure of the population points up the open nature of the system studied. The importance of immigration in structuring communities has been pointed out by many authors (Riley and Fausch [31]; Gouraud *et al.* [23], [32]). The fluctuations in habitat availability observed upstream of the study zone might encourage immigration, most particularly by juveniles because of the dry areas in the Roizonne basin.

The simulated effect of higher spring discharge allows for a good representation of the years with low recruitment. The impact of higher discharge is represented in the model by an added mortality in the 0+ cohort together with density-dependent mortality in this same age class. This effect of fluctuations in discharge on density is pointed up by various authors (Lobon-Cervia and Rincon, [33]; Einum, [34]; Daufresne and Renault,

[35]). The capacity for recovery modeled here is therefore greater or lesser depending on the stocks still in place after the hydrological event, in relation to the local carrying capacity. The higher this local capacity, the greater the capacity for recovery on the part of the population. This hypothesis is confirmed by the work of Hilderbrand [36], who shows that the risk of extinction of a population drops as the carrying capacity increases. Carrying capacity was estimated here using the amount of available habitat in low-flow periods. The structuring effect of this low discharge has been demonstrated by a number of authors (Souchon *et al.* [37]; Bell *et al.* [38]). Jowett *et al.* [39] further demonstrated, in 3 years of monitoring of a fish community in a small New Zealand river, that the 2 principal hydrological factors that explain variations in abundance of fish are flood periods, on the one hand, and the amplitude and duration of low-flow periods, on the other.

Furthermore, simulating a limitation of the adult biomass by the local carrying capacity, on a one-month time step, produces a better match between a simulated population and a monitored population when levels of abundance are high. The same is not true when densities are low. This phenomenon of adjustment of the population has been demonstrated by Baran [40], Gouraud *et al.* [23] on rivers in the Pyrenees, and by Souchon *et al.* [37].

All of the regulating factors described here affect the response of the population to the different management modes. The densities simulated were essentially arrived at by combining the value for the low summer discharge (which determines the level of balance in the population), the frequency of hydrological episodes, and monthly limitation of the population by the carrying capacity. Despite a higher level of balance in the population, mode 4 gives mean densities lower than those found with the other scenarios. They illustrate the fact that the differences observed among the 4 management modes are the result of restoration of the communities during periods not limited by hydrological events. The years with higher spring discharge, however, do show declines in 0+ cohorts which are later reflected in the other life stages; these limitations are the same, regardless of the management mode. This is due to the greater limitation of the biomass by the carrying capacity in spring than that simulated for the other management modes. In any event, the simulated numbers vary within very similar ranges, no matter what the management mode. The multiplicity and combinability of these regulating factors make the response of the population to the different management modes quite complex. The adopted hypotheses concern only the effects on the demography of the population and not the effect on the diversity and productivity of macroinvertebrates. Therefore, with these hypotheses, the results obtained seem to indicate that adopting a flow regime closer to the natural regime would not necessarily produce a positive response of the trout population.

These results are conditioned, however, by the different processes chosen for the model, given our current understanding of these processes. The influence of the management mode on population response is represented in the model first via the capacity of the population to return to a level of equilibrium (assuming the equilibrium

determined by the amount of available habitat in low-flow periods), and second, via limitation of the population by the carrying capacity, using a one-month time step. The impact of the management mode on other key regulating factors could also be represented. Mortality of the 0+ class, for example, due to greater or lesser flooding, compared with the base discharge above which flooding is considered to occur, could be integrated. Similarly, varying levels of immigration in response to the hydrological signal and the local carrying capacity might be represented. Generally speaking, the issue is to identify, on a seasonal cycle, the relative or combined influence on the different life stages of the fish of a) habitat, b) the timeframes for different life cycles, and c) hydrological episodes (flooding, low-flow). Given that objective, long-term monitoring of the living organisms and the physical environment before and after introduction of a minimum-flow regime would enable better identification of the influence of such regimes on the ecological mechanisms in play. Finally, the response of the population to the different management modes was examined here using frequencies of hydrological episodes in line with what has been observed in the past. The question of climate change and global trends should also be explored to analyze a population's response to different scenarios that integrate the changes which are now to be expected.

REFERENCES

- [1] Poff N.L., Allan J.D., Bain M.B., Karr J.R., Prestegard K.L., Richter B.D., Sparks R.E. and Stromberg J.C., "The Natural Flow Regime. A paradigm for river conservation and restoration", *Bio Science*, Vol. 47, No. 11, (1997), pp 769-784.
- [2] Pyron M. and Lauer T.E., "Hydrologic variation and fish assemblage structure in the middle Wabash River", *Hydrobiologia*, Vol. 525, No. 1-3, (2004) pp 203-213.
- [3] Richter B.D., Baumgartner J.V., Wigington R. and Braun D.P., "How much water does a river need ?", *Freshwater Biology*, Vol. 37, (1997), pp 231-249.
- [4] Arthington A.H., "Comparative evolution of environmental flow assessment techniques: review of holistic methodologies", *Land and Water Resources Research and Development Corporation Occasional Paper No. 26/98*, (1998), 46 pp.
- [5] Richter B.D., Mathews R., Harrison D.L. and Wigington R., "Ecologically sustainable water management: Managing river flows for ecological integrity", *Ecological Applications*, Vol. 13, (2003), pp 206-224.
- [6] Tharme R.E., "A global perspective on environmental flow assessment: emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers", *River Research and Applications*, Vol. 19, (2003), pp 397-441.
- [7] Richter B.D., Warner A.T., Meyer J.L. and Lutz K., "A collaborative and adaptive process for developing environmental flow recommendations", *River Research and Applications*, Vol. 22, No. 2, (2006), pp 297-318.
- [8] Poff N.L., Allan J.D., Palmer M.A., Hart D.D., Richter B.D., Arthington A.H., Rogers K.H., Meyers J.L. and Stanford J.A., "River flows and water wars: emerging science for environmental decision making", *Frontiers in Ecology and the Environment*, Vol. 1, No. 6, (2003), pp 298-306.
- [9] Baran P. and Leroyer-Gravet F., "*Le débit, élément-clé de la vie des cours d'eau*" Collection Focus, Edition CSP (2007).

- [10] Jowett I.G and Biggs B.J.F, "Flow regime requirements and the biological effectiveness of habitat-based minimum flow assessment for six rivers", *International Journal of River Basin Management*, Vol. 4, No. 3, (2006).
- [11] Stalnaker C.B., "The use of habitat structure preferenda for establishing flow regimes necessary for maintenance of fish habitat", in "*The ecology of regulated streams*", Ward J.V. & Stanford J.A. (Eds.), (1979), pp 326-337.
- [12] Bovee K.D., "A guide to instream habitat analysis using the instream flow incremental methodology", *Paper No. 12*, US Fish and Wildlife Service, (1982).
- [13] Souchon Y., Sabaton S., Deibel R., Reiser D., Kershner J., Gard M., Katopodis C., Leonard P., Poff N.L., Miller W.J. and Lamb B.L., "Detecting biological responses to flow management: missed opportunities; future directions", *River Research and Applications*, Vol. 24, (2008), pp 506-518.
- [14] Bayley P.B., "A review of studies on responses of salmon and trout to habitat change, with potential for application in the Pacific Northwest", *Report to the Washington State Independent Science Panel*, (2002), pp. 38.
- [15] Lamouroux N., Olivier J.M., Capra H., Zylberblat M., Chandesris A. and Roger P., "Fish community changes after minimum flow increase: testing quantitative predictions in the Rhône River at Pierre-Bénite, France", *Freshwater Biology*, Vol. 51, (2006), pp 1730-1743.
- [16] Sabaton C., Souchon Y., Capra H., Gouraud V., Lascaux J.M. and Tissot L., "Long-term brown trout population responses to flow manipulation", *River Research and Applications*, Vol. 24, (2008), pp 476-505.
- [17] Sabaton C., Souchon, Merle G., Lascaux J.M., Capra H., Gouraud V., Baran P., Baril D., Lim P., Suard G. and Lauters F., "Groupe de travail national "Cellule Débits réservés" Synthèse des expérimentations", *Rapport EDF*, HP-76/04/060A, (2005).
- [18] Simonson T.D., "Correspondence and relative precision of stream habitat features estimated at two spatial scales", *Journal of Freshwater Ecology*, Vol. 8, (1993), pp 363-372.
- [19] Ginot V., Souchon Y., Capra H., Breil P. and Valentin S., "Logiciel EVHA 2.0. Evaluation de l'habitat physique des poissons en rivière", *Cemagref BEA/LHQ and Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement*, (1998), pp. 82.
- [20] Sabaton C., Valentin S. and Souchon Y., "La méthode des microhabitats. Protocoles d'application", *E.D.F Direction des Etudes et Recherches and Cemagref BEA/LHQ*, (1995), pp. 32.
- [21] Carle F.L. and Strub M.R., "A new method for estimating population size from removal data", *Biometrics*, Vol. 34, (1978), pp 621-630.
- [22] Sabaton C., Siegler L., Gouraud V., Baglinière J.L. and Manne S., "Presentation and first applications of a dynamic population model for brown trout (*Salmo trutta*) - aid to river management", *Fisheries Management and Ecology*, Vol. 4, (1998), pp 425-438.
- [23] Gouraud V., Baglinière J.L., Baran P., Sabaton C., Lim P. and Ombredane D., "Factors regulating brown trout populations in two French rivers: application of a dynamic population model", *Regulated Rivers: Research and Management*, Vol. 17, (2001), pp 557-569.
- [24] Leslie P.H., "The use of matrices in certain population mathematics", *Biometrika*, Vol. 33, (1945), pp 183-212.

- [25] Cattaneo F., Lamouroux N., Breil P. and Capra H., "The influence of hydrological and biotic processes on brown trout population dynamics", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 59, No. 1, (2002), pp 12-22.
- [26] Capra H., Sabaton C., Gouraud V., Souchon Y., and Lim P., "A population dynamics model and habitat simulation as a tool to predict brown trout demography in natural and bypassed stream reaches", *River Research and Applications*, Vol. 19, (2003), pp 551-568.
- [27] Tennant D.L., "Instream flow regimes for fish, wildlife and recreation and related environmental resources", *Fisherie*, Vol. 1, No. 4, (1976), pp 6-10.
- [28] Crisp D.T., 1993. Population densities of juvenile trout (*Salmo trutta*) in five upland streams and their effects upon growth, survival and dispersal. *J. Appl. Ecol.* 30: 759-771.
- [29] Elliott J.M., "*Quantitative Ecology and the Brown Trout*", Oxford University Press, (1994), 286 p.
- [30] Bjørnstad O.N., Ims R.A. and Lambin X., "Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony", *Trends in Ecology & Evolution*, Vol. 14, No. 11, (1999), pp 427-432.
- [31] Riley S.C. and Fauch K.D., "Trout population response to habitat enhancement in six northern Colorado streams", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 52, (1995), pp 34-53.
- [32] Gouraud V., Capra H., Sabaton C., Tissot L., Lim P., Vandewalle F., Fahrner G. and Souchon Y., "Long-term simulations of the dynamics of trout communities on river reaches bypassed by hydroelectric installations - analysis of the impact of different hydrological scenarios", *River Research and Applications*, Early View, (2008).
- [33] Lobon-Cervia, J. and Rincon P. A., "Environmental determinants of recruitment and their influence on the population dynamics of stream-living brown trout *Salmo trutta*", *Oikos*, Vol. 105, (2004), pp 641-646.
- [34] Einum S., "Salmonid population dynamics: stability under weak density dependence?", *Oikos*, Vol. 110, (2005), pp 630-633.
- [35] Daufresne M. and Renault O., "Population fluctuations, regulation and limitation in stream-living brown trout", *Oikos*, Vol. 113, No. 3, (2006), pp 459-468.
- [36] Hilderbrand, R.H., "The roles of carrying capacity, immigration, and population synchrony on persistence of stream-resident cutthroat trout", *Biological conservation*, Vol. 110, (2003), pp 257-266.
- [37] Souchon Y., Trocherie F., Fragnoud E. and Lacombe C., "Les modèles numériques des microhabitats des poissons: application et nouveaux développements", *Revue des Sciences de l'Eau*, Vol. 2, (1989), pp 807-830.
- [38] Bell V. A., Elliott J. M. and Moore R. J., "Modelling the effects of drought on the population of brown trout in Black Brows Beck", *Ecological Modelling*, Vol. 127, (2000), pp 141-159.
- [39] Jowett I. G., Richardson J. and Bonnett M. L., "Relationship between flow regime and fish abundances in a gravelbed river, New Zealand", *Journal of Fish Biology*, Vol. 66, No. 5, (2005), pp 1419-1436.
- [40] Baran P., "Analyse de la variabilité des abondances de truites communes (*Salmo trutta* L.) dans les Pyrénées centrales françaises", Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Toulouse, (1995), 157 pp.

A3 : Analyse multi-sites de la réponse de populations de truite à différents cadres d'habitat physique – quelle est la distorsion induite par les ouvrages hydroélectriques. Fahrner, G., Gouraud, V. et Souchon, Y. MS en préparation pour soumission à River Research and Applications.

ANALYSE MULTI-SITES DE LA REPONSE DE POPULATIONS DE TRUITE A DIFFERENTS CADRES D'HABITAT PHYSIQUE – QUELLE EST LA DISTORSION INDUITE PAR LES OUVRAGES HYDROELECTRIQUES ?

INTRODUCTION

Les impacts locaux des barrages sur le milieu physique aval ont été largement décrits dans la littérature au cours des 3 dernières décennies (Ward and Stanford, 1979; Petts, 1984; Rosenberg *et al.*, 1997; World Commission on Dams, 2000). La présence des ouvrages affecte les débits solide et liquide des cours d'eau, ce qui potentiellement modifie, à l'aval, le régime hydrologique naturel, les caractéristiques des crues, ou encore le transport solide (Brandt *et al.*, 1992; Graf, 1999). L'intensité des crues, leur fréquence, ou encore leur date d'occurrence dans l'année hydrologique sont modifiées par les ouvrages avec divers degrés d'altération selon les sites (Assani *et al.*, 2006; Burke *et al.*, 2006; Graf, 2006). L'hydrologie étant un élément clé du fonctionnement écologique des cours d'eau (Poff *et al.*, 1997; Cattaneo, 2002; Baran, 2008), l'altération de ce paramètre n'est pas sans incidence sur les communautés biologiques (revue de Poff and Zimmerman, 2009). Les différents types d'altération hydrologique rencontrés (en terme d'intensité, fréquence, saisonnalité) induisent notamment une grande variété de réponses écologiques (Bunn and Arthington, 2002). Aussi, la compréhension de l'impact des ouvrages sur les communautés aquatiques nécessite une bonne connaissance du lien entre l'hydrologie et la réponse biologique associée. Cela a conduit à l'émergence de nombreuses méthodologies destinées à une gestion des débits qui permette la conservation des écosystèmes et la protection des ressources (Tharme, 2003). Les différentes méthodologies développées ont permis d'évaluer les conditions hydrauliques ou hydrologiques traduites en conditions d'habitat favorables pour les biocénoses, essentiellement pour le poissons. La modélisation hydraulique des habitats potentiels d'espèces cibles en fonction des débits a vu le jour dans la littérature au tournant des années 80 (Milhous, 1979; Bovee, 1982) et a inspiré nombre de travaux dans la discipline de l'écohydraulique (Leclerc *et al.*, 1996). Il est ainsi possible de caractériser un risque d'impact à l'aval des ouvrages pour les populations piscicoles observées (Baran *et al.*, 1995; Lopes *et al.*, 2004).

Par ailleurs, la complexité de la relation entre la dynamique des populations de poissons et les conditions du milieu physique favorables aux poissons a été soulignée par de nombreux travaux. L'ensemble de ce cadre d'habitat physique détermine les traits biologiques des populations ainsi que leurs adaptations stratégiques au milieu comme le définit la théorie de l'habitat templet (Southwood, 1977; Southwood, 1988). Les réponses biologiques des espèces qui utilisent ce cadre d'habitat vont dépendre de sa qualité, de sa dynamique temporelle, de sa répartition spatiale, tant en quantité qu'en qualité, et de la façon dont les différents habitats sont reliés entre eux. Sabaton *et al.* (2004) ont ainsi montré le rôle de la connectivité amont/aval, le rôle des crues printanières ou encore de la quantité d'habitat favorable à la reproduction. La combinaison de ces nombreux facteurs conditionne l'impact des ouvrages sur les communautés. D'une façon plus large, en dehors de toute perturbation, il est de plus en plus reconnu que le fonctionnement des écosystèmes aquatiques lotiques dépend de facteurs multiples, opérant à différentes échelles spatiales et temporelles (Schlosser, 1991; Angermeier and Winston, 1998; Townsend *et al.*, 2003). En particulier, certains auteurs soulignent l'importance du contexte géographique dans la réponse écologique à une altération hydrologique donnée (Arthington *et al.*, 2006; Poff and Zimmerman, 2009), dans la mesure où le régime hydrologique dépend du climat (précipitations et température), et du contrôle de l'écoulement via les caractéristiques du bassin versant (hypsométrie, géologie,

couverture du sol). Poff et al. (2006) ont ainsi suggéré l'importance de stratifier les études impliquant la variabilité hydrologique par bassin, même s'ils ont montré que les cours d'eau de tête de bassin présentent des régimes hydrologiques en général plus proches entre eux que des cours d'eau situés plus en aval.

Par ailleurs, la mise en évidence des temps de réponse longs des populations (Gouraud *et al.*, 2008) est un élément essentiel à prendre en compte dans la compréhension de la dynamique des populations. Or la littérature manque aujourd'hui cruellement de suivis biologiques à long terme, permettant d'apprécier la réponse des communautés biologiques au degré d'altération du milieu et notamment au mode de gestion des débits (Souchon *et al.*, 2008). Ces différents éléments plaident en faveur d'analyses multi-sites avec une échelle temporelle longue et une échelle spatiale élargie. C'est l'originalité de l'étude présentée ici.

En France, la majorité des barrages hydroélectriques sont situés dans les 3 principaux massifs montagneux : les Alpes, le Massif Central et les Pyrénées. Les cours d'eau de ces massifs sont quasi exclusivement des cours d'eau salmonicoles, dont l'espèce clé est la truite commune, *Salmo trutta*. C'est l'espèce que nous avons retenue comme modèle biologique dans la présente étude, pour tester l'impact des ouvrages hydroélectriques dans un cadre d'habitat donné. Dans un premier temps, nous cherchons à définir si la réponse d'une population de truite varie en fonction de son cadre d'habitat physique, en dehors de tout impact. Dans un deuxième temps, à la lumière de la connaissance de cette réponse, nous avons cherché à déterminer dans quelle mesure la présence d'un ouvrage hydroélectrique peut modifier cette réponse.

MATERIEL ET METHODES

Données utilisées

Sites d'étude

Les 53 sites retenus dans le cadre de cette étude sont localisés dans les trois principaux massifs montagneux français : les Alpes (10), le Massif Central (10) et les Pyrénées (33) (Figure 1) ; ils sont situés sur 28 cours d'eau distincts.

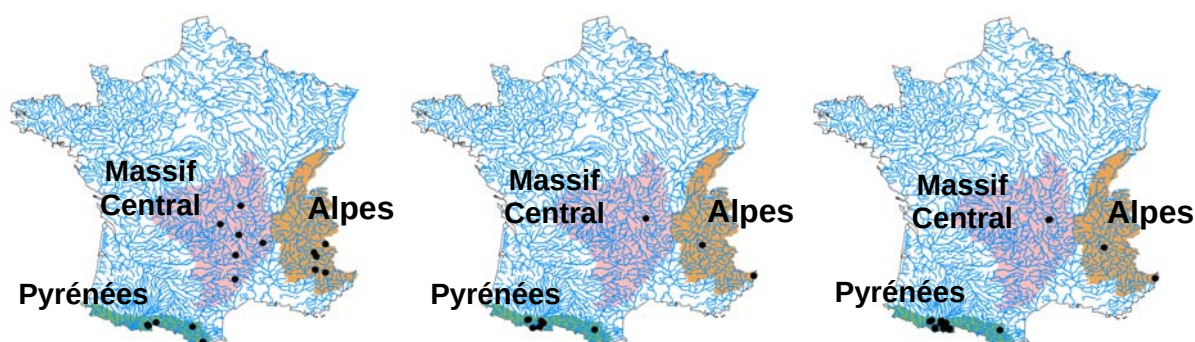


Figure 1. Localisation des 53 stations de pêche : naturelles à gauche, témoins au centre et TCC à droite

Ils couvrent une grande diversité d'habitat de la truite commune (Figure 2), à des altitudes comprises entre 420 et 1465 m ; leur largeur moyenne varie de 2.8 m à 15.1 m, avec des pentes faible à forte (0.3-10.0 %). Au droit des stations, les cours d'eau appartiennent à 7 régimes hydrologiques différents sur les 12 décrits par Sauquet *et al.* (2008), de nival à pluvial avec les régimes intermédiaires. Les stations d'études sont situées en tête de bassin

hydrologique, avec des bassins versants dont la taille est comprise entre 8 et 605 km². Sur ces 53 stations, 17 sont situées sur des tronçons de cours d'eau considérés comme naturels (pas d'influence anthropique), 26 sont situées en tronçon court-circuité à l'aval d'ouvrages de production d'hydroélectricité, et 10 sont situées directement à l'amont de l'ouvrage et sont utilisées comme stations témoins. On dispose ainsi de 19 paires de comparaison amont/TCC aval, réparties sur 8 cours d'eau. Les stations naturelles sont elles localisées sur des bassins versants indépendants des bassins versants des TCC.

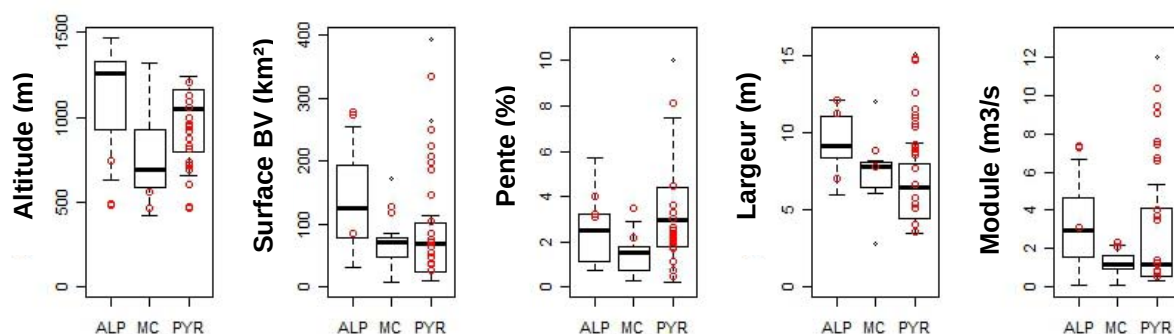


Figure 2 . Distribution (boxplot) des caractéristiques physiques des stations naturelles et témoins. Les caractéristiques des stations en TCC sont superposées à ces distributions (points rouges) pour comparaison.

Suivi interannuel des populations de truite

Les données piscicoles ont deux origines. Il s'agit d'une part d'une base de données nationale regroupant 800 sites inventoriés chaque année à travers toute la France ('Réseau Hydrobiologique et Piscicole', constitué par l'Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques) ; et d'autre part de la base de données constituée dans le cadre de la Cellule Débit Réserve (Sabaton *et al.*, 2004), regroupant des sites situés à proximité des ouvrages de production d'électricité (sites contrôles à l'amont de l'ouvrage et sites dans le TCC à l'aval de l'ouvrage) et qui a été complétée par d'autres sites pour la présente étude. Les sites ont été retenus pour l'étude sur la base de plusieurs critères. Tout d'abord la pêche annuelle doit avoir été réalisée en été ou en début d'automne lorsque le débit est faible afin de permettre une bonne efficacité de pêche étant donné que les densités estimées tendent à diminuer lorsque le débit augmente (Jensen et Johnson, 1988). Cette période permet en outre une bonne capturabilité de tous les stades, en particulier des alevins dont la taille est alors suffisamment grande pour qu'ils soient pêchés avec une bonne efficacité. De plus, l'échantillonnage devait être réalisé toujours à une même période de l'année pour un même site pour limiter un éventuel biais lié à la date d'échantillonnage. Par ailleurs, les sites devaient avoir été échantillonnés au moins 4 années sur la période 1996-2008. Les chroniques ainsi retenues doivent comporter au moins une pêche avec plus de 80% de truite commune en abondance, ou au moins une pêche avec uniquement les espèces truite commune (*Salmo trutta fario*), chabot (*Cottus gobio*) et vairon (*Phoxinus phoxinus*). Enfin le protocole de pêche doit comprendre deux passages successifs afin de pouvoir estimer la densité réelle des poissons sur les stations.

Les poissons ont été échantillonnés par pêche électrique selon le protocole à deux passages permettant l'application de la méthode Carle et Strub (1978) pour estimer les densités. A partir des histogrammes de taille, nous avons défini pour chaque site et chaque année les 3 classes d'âge alevins (0+), juvéniles (1+) et adultes (>1+). Nous obtenons ainsi les densités annuelles estimées pour chaque site et chaque classe d'âge, exprimées en nombre d'individus par 100 m². Le plan d'échantillonnage est présenté en Figure 3; plus de la moitié des stations (27) ont été échantillonnées sur une période supérieure ou égale à 10 ans.

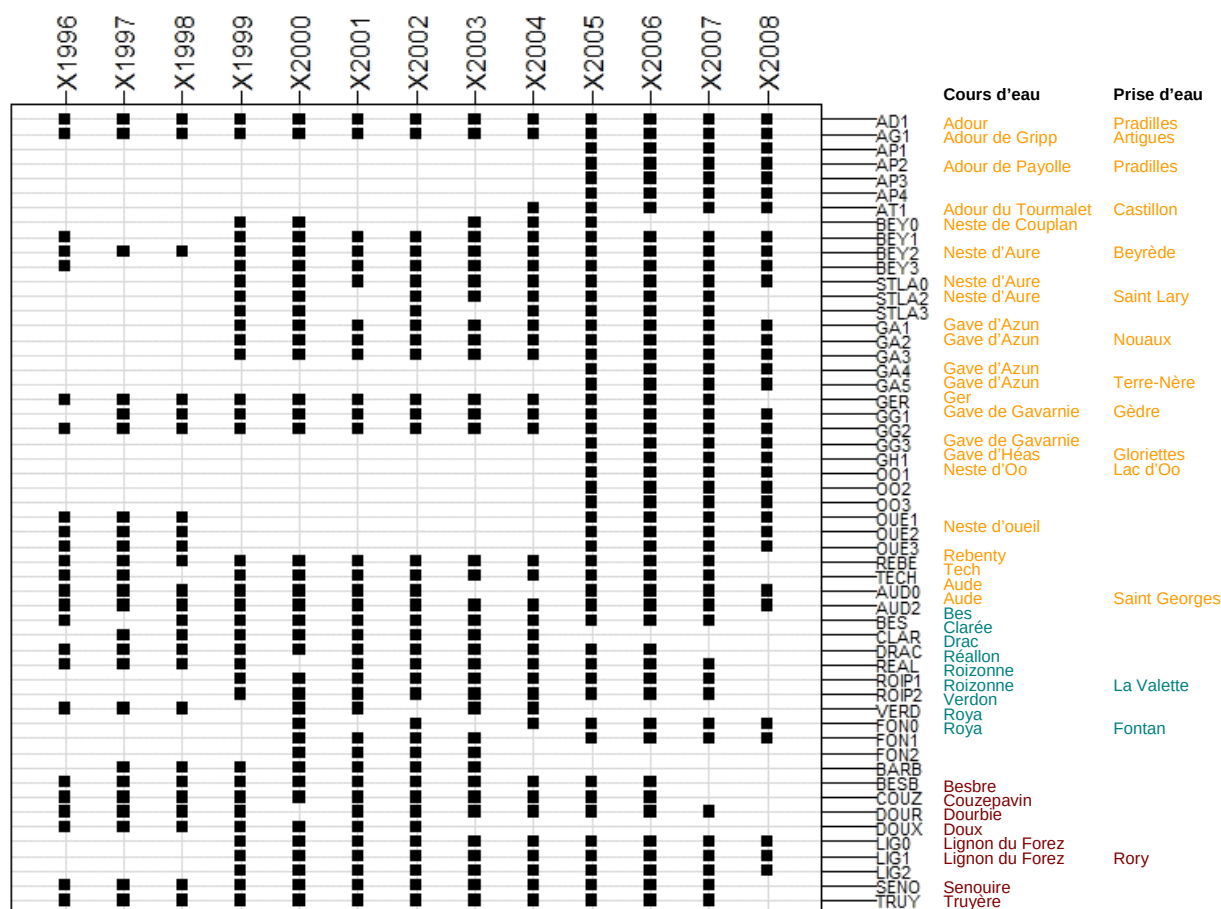


Figure 3 . Plan d'échantillonnage : chaque carré représente une pêche d'échantillonnage d'une station une année donnée. En orange : stations des Pynénées ; en bleu : stations des Alpes ; en violet : stations du Massif Central.

Détermination des caractéristiques des stations d'étude

Les variables ont été déterminées de la façon suivante :

- Altitude (m) : déterminée par extraction à partir d'un modèle numérique de terrain de résolution 50m
- Pente moyenne de la station (%) : déterminée soit par mesure topographique sur le terrain, soit par extraction à partir d'un modèle numérique de terrain de résolution 50 m
- Surface du bassin versant (km²): le bassin versant de chaque station est tracé sous SIG à partir d'un modèle numérique de terrain de résolution 50 m, la surface du polygone obtenu calculée
- Largeur moyenne (m): moyenne des largeurs mouillées relevées au moment de chaque échantillonnage
- Module (m³/s) : estimé selon la méthode développée par Sauquet et al.
- Distance à la source (km) : estimée par SIG
- Valeur d'habitat : calculée à partir de mesures de microhabitat effectuée au débit de base sur l'ensemble des stations, d'après 2 protocoles selon les stations (protocole R&D (Sabaton *et al.*, 1993) ou protocole EVHA (Ginot *et al.*, 1998))
- Rang de Strahler : extraction par SIG

- Degré d'anthropisation du bassin versant : % de surface anthropisée (territoires artificialisés et terres arables dans la nomenclature Corine Land Cover)

Pour décrire l'hydrologie, nous avons utilisés les variables suivantes :

- Q05, Q10, Q50, Q90 (m³/s): débits caractéristiques de fréquence de dépassement 5%, 10%, 50%, 90%
- Alpha : indice de concavité de la courbe des débits classés, calculé selon la formule $\alpha = (Q99 - Q10) / (Q1 - Q10)$
- nombre moyen de crues par an : moyenne du nombre de crues annuelles dont le débit maximal dépasse le Q05
- moyenne des crues maximales annuelles (m³/s): moyenne de l'ensemble des crues annuelles maximales sur la totalité de la chronique disponible

Réponse des stations naturelles ou témoins

Analyse de la variabilité des densités moyennes interannuelles de truite

Les densités moyennes interannuelles totales et par stade de développement sont calculées pour chaque station et exprimées en nombre d'individus par 100 m². Le coefficient de variation correspondant est aussi calculé pour chaque station pour chaque stade.

Il s'agit ici d'évaluer la variabilité de l'ensemble des stations étudiées. Puis de tester l'hypothèse que la réponse d'une population possède une composante régionale en l'absence de perturbation, en terme de niveau moyen d'abondance mais aussi de variabilité (absolue et relative).

Analyse de la structure des populations

Afin de déterminer comment les populations des stations se structurent en classes d'âge, nous avons réalisé une ACP sur les densités moyennes d'alevins, juvéniles et adultes (n=27). L'hypothèse testée est de déterminer s'il existe des types de structure de population, et si ces types correspondent ou non à un déterminisme régional (par massif).

Analyse des relations entre les densités de truites et les caractéristiques du milieu

Afin de déterminer s'il existe des relations entre les densités de truite et les caractéristiques du milieu physique, nous avons calculé les coefficients de corrélation de Spearman entre les densités moyennes interannuelles par stade et les variables suivantes : altitude, pente, largeur, surface du bassin versant, module, distance à la source, % de bassin versant anthropisé (territoires artificialisés et agriculture intensive), rang de Strahler, VHA (valeur d'habitat) pour les 3 stades. Nous avons également regardé les corrélations avec les variables hydrologiques suivantes : Q5, Q10, Q50, Q90, alpha, nombre moyen de crues par an, moyenne des crues maximales annuelles. Dans un deuxième temps, nous avons calculé les coefficients de corrélation avec les mêmes variables hydrologiques mais normées par le débit médian Q50.

L'hypothèse testée ici est d'évaluer si le niveau d'abondance et la variabilité des populations de truite peuvent être reliés aux caractéristiques du milieu physique. De nombreux auteurs ont en effet montré l'influence de l'habitat physique (géomorphologie, hydrologie, ...) sur les stocks de truites (Lanka *et al.*, 1987; Cattaneo *et al.*, 2002; Armstrong *et al.*, 2003). Nous avons ici aussi été attentifs à l'existence d'un « effet massif » dans les relations détectées.

Réponses des stations en TCC

Comparaison du niveau d'abondance avec la station témoin correspondante

Afin de comparer le niveau d'abondance de chaque station en TCC avec sa station témoin, nous avons calculé les taux de variation annuels pour chaque TCC et chaque stade de développement selon la formule :

Taux de variation = (densité TCC – densité TEM) / densité TEM exprimé en %

Nous avons ensuite déterminé le taux moyen de variation interannuelle en calculant la moyenne arithmétique des taux de variation annuels. En complément, le test de Mann-Whitney apparié a été utilisé pour détecter les différences significatives d'abondances entre station TCC et station témoin associée.

L'hypothèse testée est de déterminer si la perturbation induite par l'ouvrage entraîne une réduction ou une augmentation des densités observées selon les stades de développement.

Structure de population

Afin de comparer la structure des populations en TCC avec leur station témoin correspondante, nous avons projeté les stations TCC comme individus supplémentaires dans l'ACP sur les densités moyennes interannuelles des stations naturelles et témoins.

L'hypothèse testée ici est de déterminer si la perturbation induite par l'ouvrage entraîne une modification de la structure de la population en classes d'âge.

Analyse des relations entre les densités de truites et les caractéristiques du milieu

Nous avons calculé les coefficients de corrélation de Spearman entre les densités moyennes interannuelles par stade et les mêmes variables que pour les stations naturelles et témoins. Il s'agit ici de tester l'hypothèse selon laquelle la présence de l'ouvrage perturbe les relations existantes entre les populations de truite et les caractéristiques du milieu physique.

RESULTATS

Les stations peu ou pas perturbées (stations naturelles et témoin) : quel est la structure biologique observé ?

Les 27 populations étudiées montrent une grande variabilité spatio-temporelle sur la période étudiée : les densités totales moyennes inter-annuelles varient entre 13.2 et 82.3 ind/100 m². Le stade alevins est celui qui présente la plus grande variabilité, avec des densités interannuelles moyennes variant selon les stations entre 2.1 et 28.5 ind/100 m² pour une variabilité annuelle comprise entre 0.1 et 105.2 ind/100 m². Cette variabilité est moins importante chez les juvéniles, avec des densités interannuelles moyennes comprises entre 1.2 et 20.8 ind/100m² pour une variabilité annuelle comprise entre 0.6 et 64.4 ind/100 m². Chez les adultes, la variabilité est encore plus faible avec des densités interannuelles moyennes qui varient entre 1.1 et 15.9 ind/100 m² pour une variabilité annuelle comprise entre 1.1 et 51.3 ind/100 m².

Analyse des densités moyennes de truite : quelle variabilité régionale ?

Les densités observées sont en moyenne plus élevées dans les Pyrénées, quel que soit le stade (Figure 4). Les densités d'alevins et de juvéniles sont comparables pour les stations des Alpes et du Massif Central. Pour les adultes en revanche, les densités semblent globalement les plus faibles dans les Alpes, mais associé à une grande variabilité. Les stations alpines présentent en effet la variabilité la plus importante. Les stations du Massif Central et des Pyrénées ont des niveaux de variabilité comparables pour les trois stades.

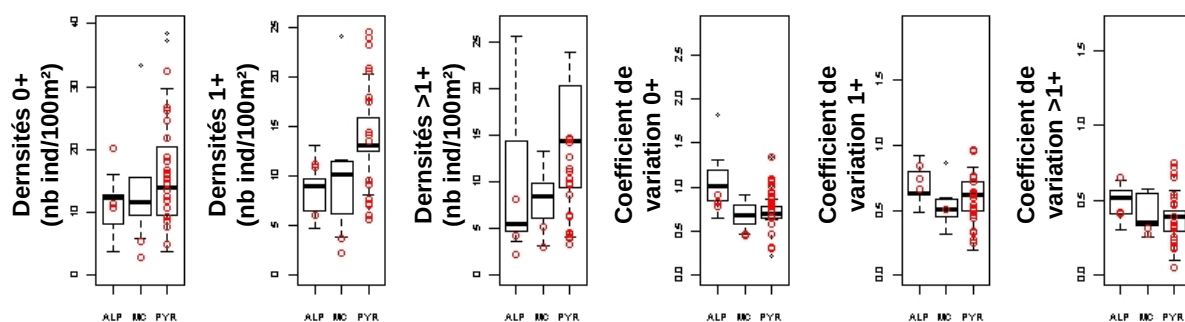


Figure 4. Boîtes à moustaches des densités moyennes inter-annuelles et des coefficients de variation sur les 27 stations de pêche naturelles ou témoins, par massif. La boîte représente l'espace interquartile, divisé en deux par la médiane ; les moustaches représentent le minimum et le maximum s'ils sont inférieurs à 1,5 fois l'espace interquartile. Les points rouges représentent les densités moyennes annuelles et les coefficients de variation des stations de pêche situées en TCC.

Analyse de la structure des populations

Ce qui distingue les stations en premier lieu, c'est l'abondance totale : il y a les stations à forte densité, et les stations à faible densité (Figure 5). Les densités par stade sont ainsi toutes très corrélées entre elles (alevins/juveniles : $r=0.79$, juvéniles/adultes : $r=0.71$, adultes/alevins : $r=0.45$; significatif dans les 3 cas au seuil $\alpha = 0.001$). Dans un deuxième temps, l'abondance des jeunes stades versus le stade adulte discrimine les stations.

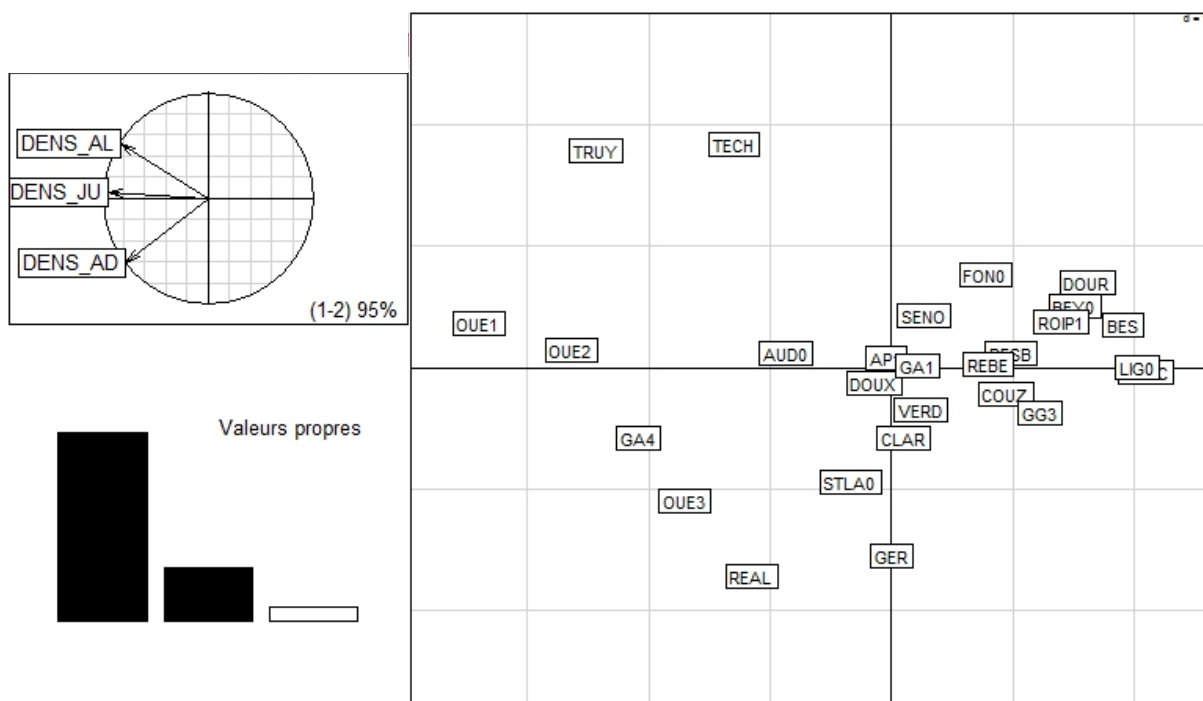


Figure 5. ACP des densités moyennes interannuelles des stations naturelles et témoin (n=27)

Les stations naturelles de la Nest d'Oueil sont toutes caractérisées par de fortes densités. En revanche, les deux stations témoin du Gave d'Azun se distinguent : GA4 présente des densités élevées tandis que les densités de GA1 sont plus faibles. Il en est de même pour la Neste d'Aure : la station témoin BEY0 présente de faibles densités comparée à la station témoin STLA0 située en aval.

Les stations peu ou pas perturbées (stations naturelles et témoin) : peut-on relier les densités observées aux caractéristiques du milieu ?

Toutes les variables reflétant la taille du cours d'eau sont corrélées entre elles (taille du BV, distance à la source, largeur moyenne, module, rang de Strahler) (Figure 6). L'altitude et la pente ne sont corrélées à aucune autre variable. Les valeurs d'habitat pour les 3 stades sont fortement corrélées entre elles, indiquant que les stations échantillonnées ont globalement soit un bon habitat, soit un habitat médiocre pour les 3 stades.

En milieu peu ou pas influencé, les densités de truites sont négativement corrélées à la largeur moyenne du cours d'eau, quelque soit le stade (au seuil 5%) (Figure 8.a). On remarque également que les densités d'adultes sont positivement corrélées à la pente.

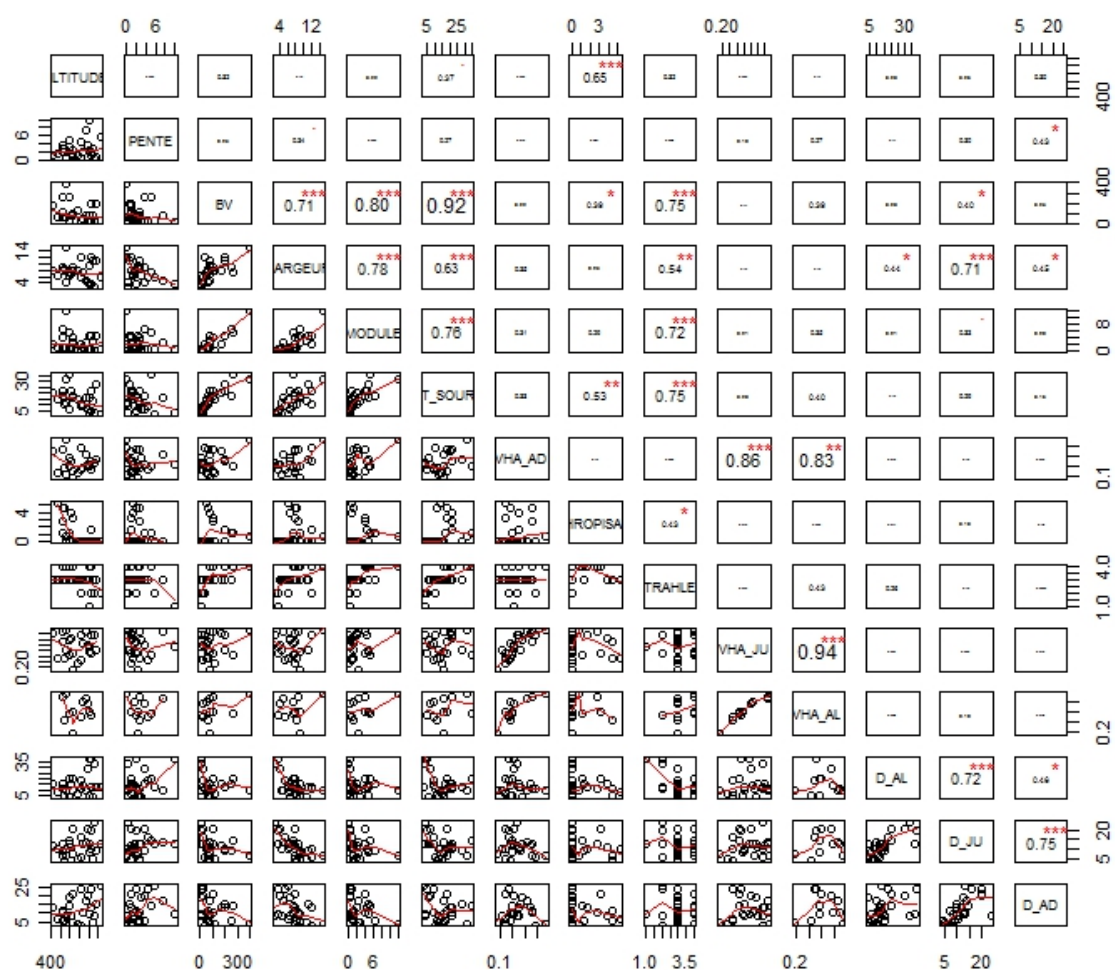


Figure 6 . Corrélations entre les densités de truites (0+, 1+, >1+) et les variables du milieu décrivant le contexte physique local (stations naturelles et témoins). Les étoiles rouges indiquent le seuil de significativité (* 5%, ** 1%, *** 0.1%)

Seules les densités de juvéniles sont significativement corrélées avec les forts débits (Q05, Q10) : les stations ayant des débits de crues élevés ont des densités de 1+ moins importantes (Figure 8.b). La relation existe aussi pour les alevins mais n'est pas significative. Pour les adultes, la relation est plus floue (Figure 7).

La variabilité des densités d'alevins (CV) est positivement corrélée avec alpha : plus le régime est contrasté, et plus la variabilité des effectifs d'alevins est élevée.

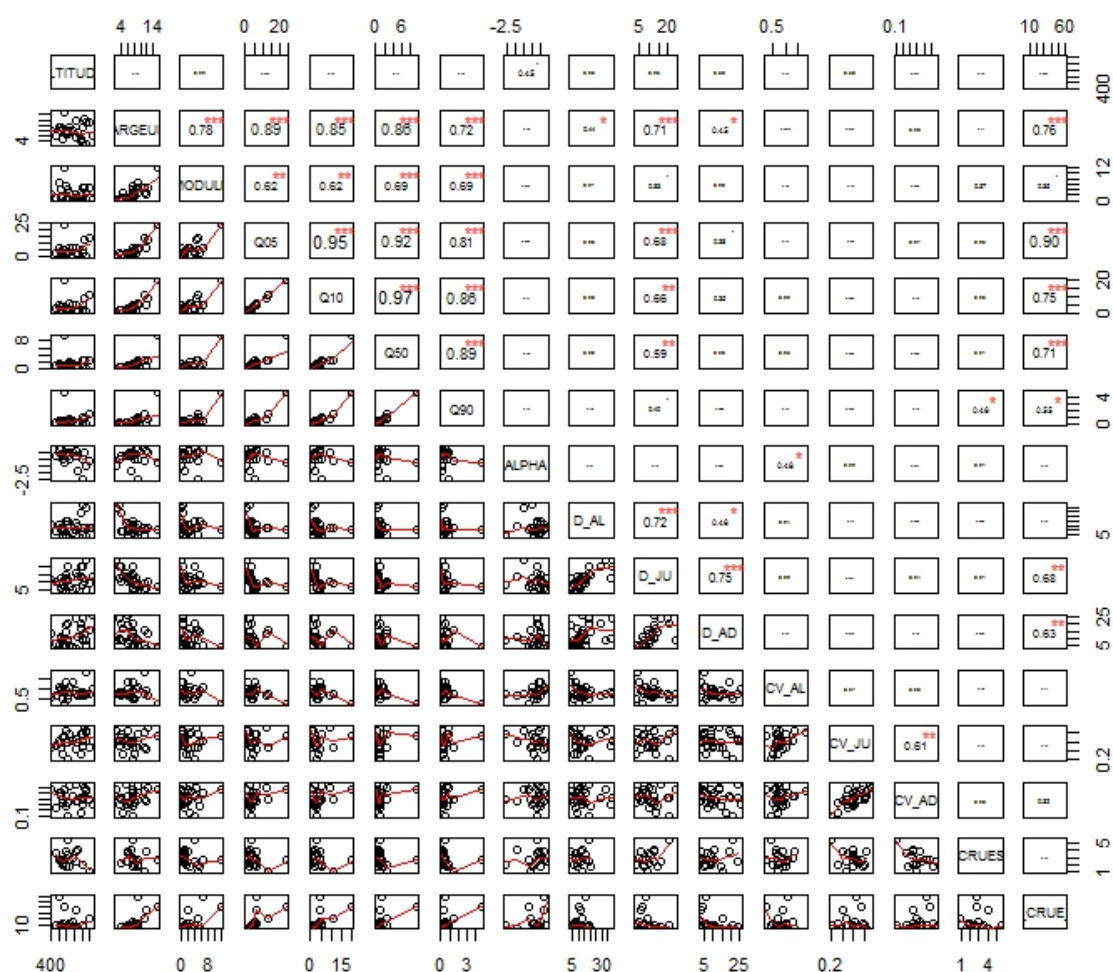


Figure 7. Corrélations entre les densités de truites (0+, 1+, >1+), leur coefficient de variation, et les variables du milieu décrivant l'hydrologie (stations naturelles et témoins). Les étoiles rouges indiquent le seuil de significativité (* 5%, ** 1%, *** 0.1%)

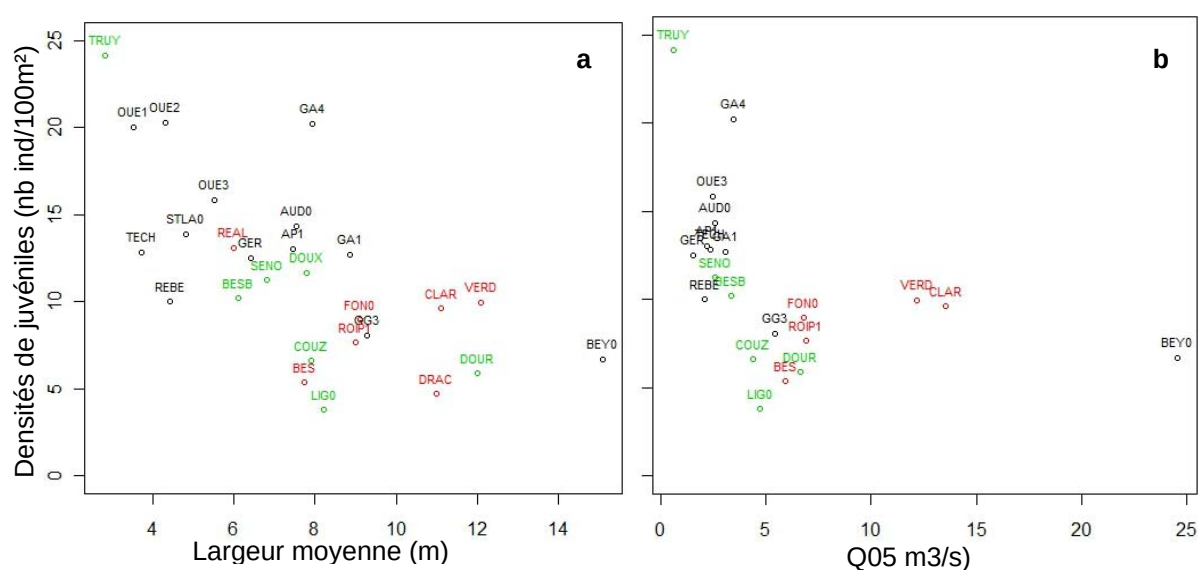


Figure 8. Relation entre la densité de juvéniles et a. la largeur moyenne de la station d'échantillonnage ; b. le débit caractéristique Q05 (stations naturelles et témoins). En noir : Pyrénées ; en rouge : Alpes ; en vert : Massif Central.

Les stations en TCC : la présence de l'ouvrage induit-elle une distorsion de la structure de la population de truite?

Niveau d'abondance

Les 26 populations en TCC montrent une grande variabilité spatio-temporelle sur la période étudiée : les densités totales moyennes inter-annuelles varient entre 3.2 et 59.9 ind/100 m². Le stade alevin est celui qui présente la plus grande variabilité, avec des densités interannuelles moyennes variant selon les stations entre 1.3 et 35.8 ind/100 m² pour une variabilité annuelle comprise entre 0.2 et 96.2 ind/100 m². Cette variabilité est moins importante chez les juvéniles, avec des densités interannuelles moyennes comprises entre 1.1 et 22.5 ind/100 m² pour une variabilité annuelle comprise entre 0.3 et 57.3 ind/100 m². Chez les adultes, la variabilité est encore plus faible avec des densités interannuelles moyennes qui varient entre 1.1 et 15.9 ind/100 m² pour une variabilité annuelle comprise entre 0.6 et 35.7 ind/100 m².

Le taux de variation moyen entre une station en TCC et la station témoin en amont de l'ouvrage varie fortement d'un couple à l'autre (Figure 9.a) : le niveau moyen d'abondance en TCC peut donc être très proche de la station témoin pour certains couples (0,4% de différence au minimum), ou très éloigné (353% au maximum). Les différences les plus grandes sont observées pour le stade alevin avec une forte variabilité selon les années, jusqu'à un rapport proche de 1/10 en faveur du TCC (station GG1). Ces différences sont moins importantes pour les juvéniles, et encore moins pour les adultes. Les taux de variation moyens les plus élevés s'accompagnent d'une forte variabilité : la différence de densité varie en effet beaucoup d'une année à l'autre sur ces sites.

Quel que soit le stade, on observe des couples où la station en TCC a un niveau moyen d'abondance supérieur, et des couples où la station en TCC a un niveau moyen d'abondance inférieur. La majorité de ces différences ne sont pas significatives. Seuls 3 différences significatives sont observées pour les alevins (AUD2, GA2, LIG2), 5 pour les juvéniles (AUD2, GA2, LIG2, STLA2, STLA3) et 6 pour les adultes (AUD2, FON1, LIG2, ROIP2, STLA2, STLA3) sur les 19 couples étudiés. La majorité de ces différences significatives est à l'avantage de la station témoin où on observe un niveau moyen d'abondance supérieure à celui en TCC (Figure 9.b). Ces différences significatives sont observées dans les 3 massifs étudiés.

Structure de population

Les stations en TCC se projettent dans l'ensemble du plan factoriel de l'ACP des densités moyennes des stations naturelles et témoins (Figure 10). D'une façon générale, la structure des populations en TCC ne semble donc pas être différente des différentes structures généralement observées. De façon plus précise, les couples de stations TCC/TEM sont pour certains projetés dans un espace proche (LIG0 et LIG1, LIG2 ; FON0 et FON1, FON2 ; pour d'autres plus éloigné (AP1 et AP4 ; STLA0 et STLA2, STLA3). Ainsi, comme pour les niveaux d'abondance, certaines stations en TCC ont une structure proche de celle de leur station témoin, alors que d'autres ont une structure différente.

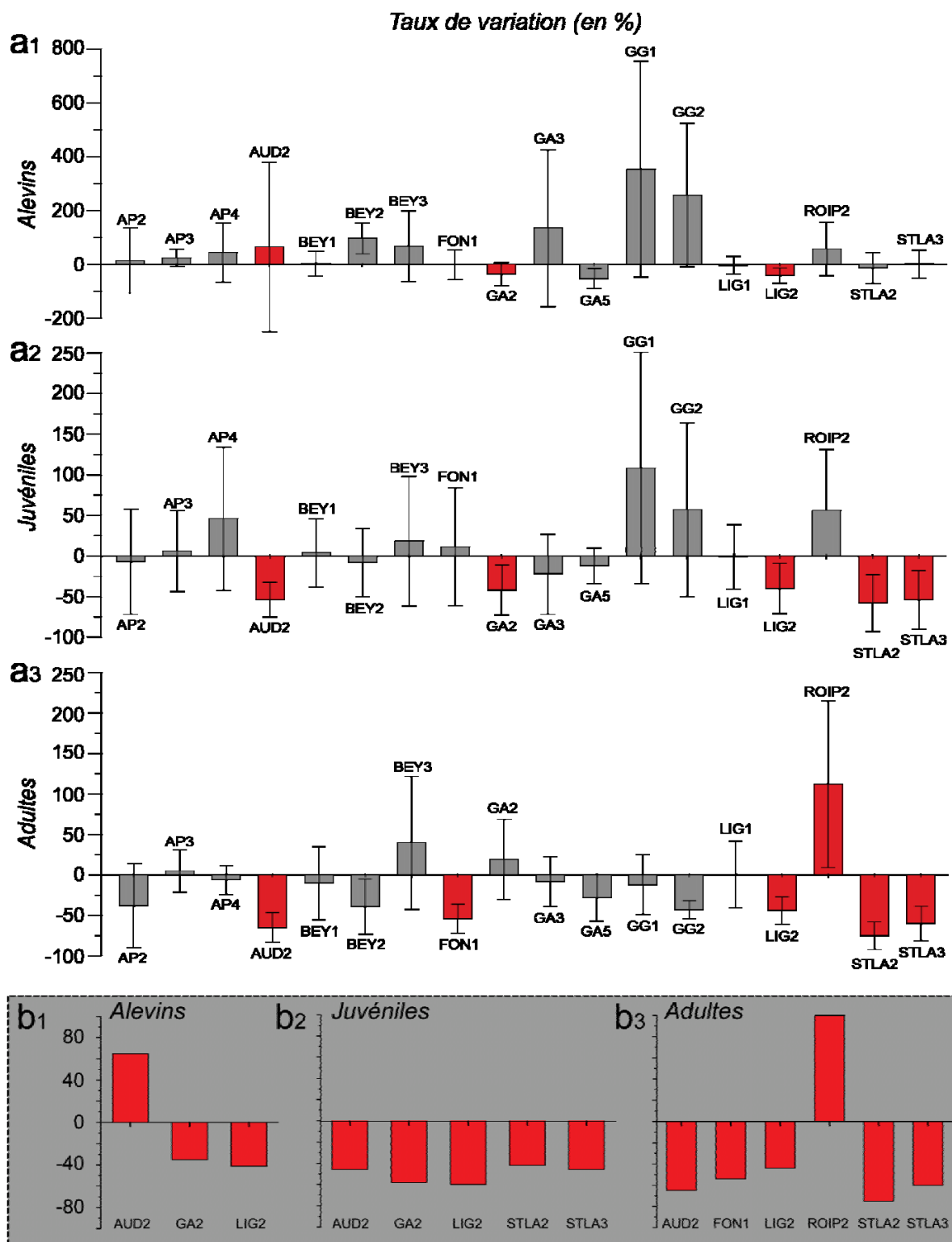


Figure 9. **a.** taux de variation moyen (+/- écart-type) des densités en TCC par rapport au témoin correspondant (1 : alevins ; 2 : juvéniles ; 3 : adultes); **b.** détail des différences significatives entre TCC et témoin (test de Wilcoxon apparié).

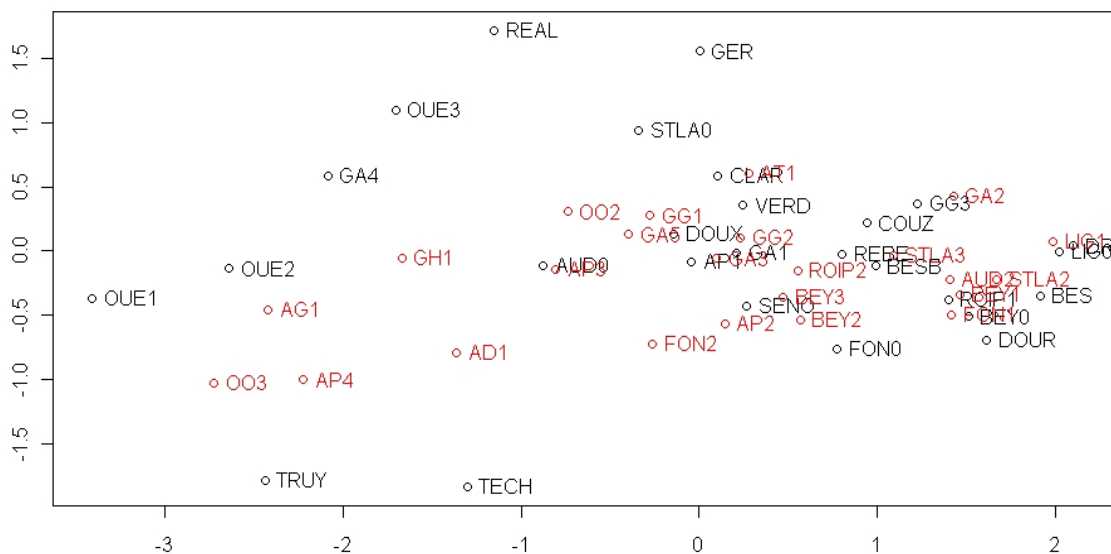


Figure 10. Projection des stations en TCC (rouge) comme individus supplémentaires dans l'ACP des densités moyennes des stations naturelles et témoins

Les stations en TCC : peut-on lier les densités observées aux caractéristiques du milieu et/ou à la présence d'un ouvrage donné ?

Comme pour les stations naturelles et témoins, les variables reflétant la taille du cours d'eau sont corrélées entre elles (Figure 11). En outre, elles sont corrélées à l'altitude. On observe également une forte corrélation positive entre les valeurs d'habitat des stations pour les 3 stades. De plus, les VHA mesurées en TCC sont du même ordre de grandeur que les VHA mesurées sur les stations naturelles et témoins.

Les densités de truite des stations en TCC sont, comme les stations naturelles et témoins, négativement corrélées à la largeur moyenne du cours d'eau, mais seulement pour les stades adultes et juvéniles (au seuil 5%). Le lien avec la taille du cours d'eau existe cependant également pour les alevins dont les densités sont corrélées avec la taille de bassin versant ou la distance à la source. Pour ces stations, on observe également une corrélation marquée avec l'altitude, que l'on n'observait pas en milieu naturel. En réalité, cette relation tient à notre échantillon de stations en TCC où taille du cours d'eau et altitude sont fortement corrélées (0.62, $p < 0.1\%$).

Concernant les relations avec les descripteurs hydrologiques, comme pour les stations naturelles et témoins, on observe une corrélation négative entre les densités de juvéniles et les forts débits (Figure 12). La relation est également significative chez les adultes. Pour les alevins, la tendance est la même sans être significative.

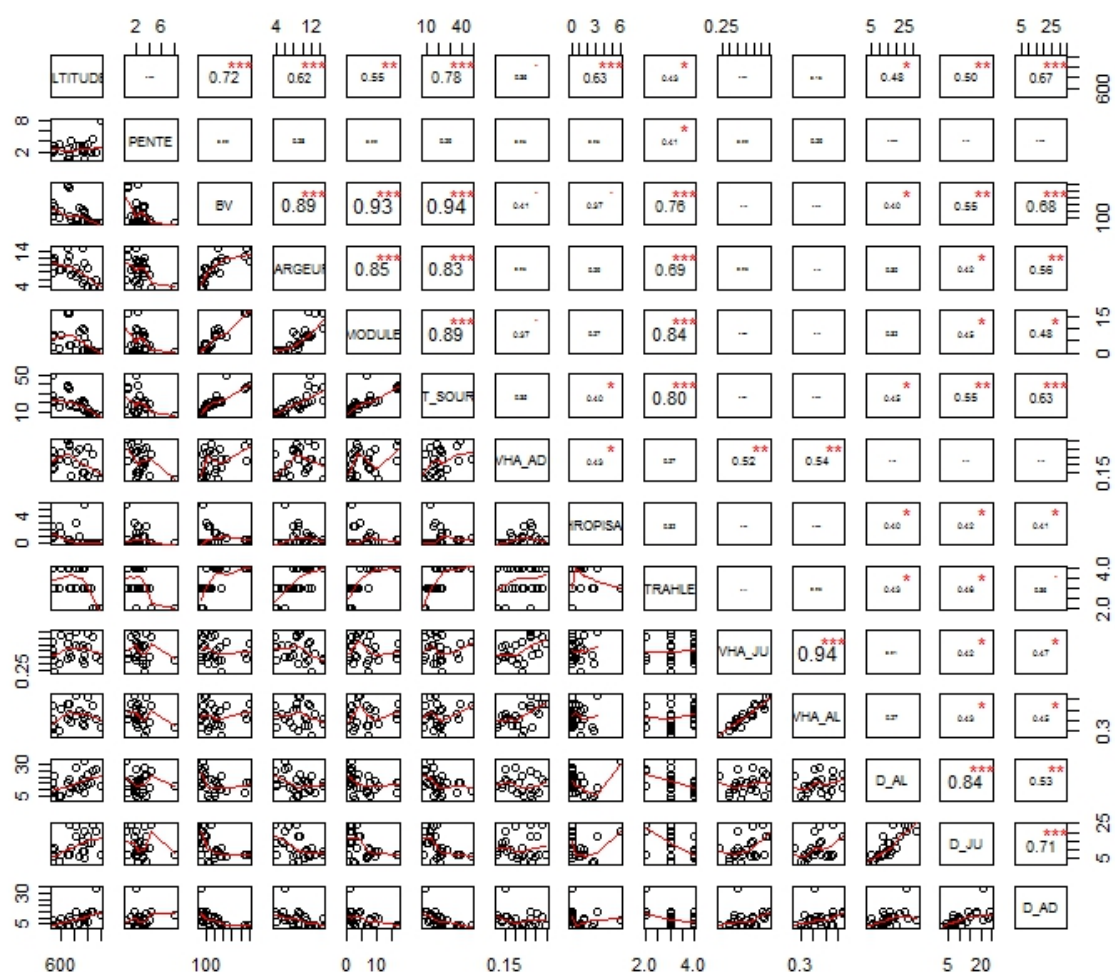


Figure 11. Corrélations entre les densités de truites (0+, 1+, >1+) et les variables du milieu décrivant le contexte physique local (stations en TCC). Les étoiles rouges indiquent le seuil de significativité (* 5%, ** 1%, *** 0.1%)

Les densités sont fortement corrélées avec le % de bassin versant influencé en fin de TCC, quel que soit le stade ($r = 0.6$ au seuil 0.01 pour les alevins, $r = 0.67$ au seuil 0.01 pour les juvéniles, $r = 0.64$ au seuil 0.001 pour les adultes) : plus le degré de reconstitution le long du TCC est faible, plus les densités observées sont faibles (Figure 13). De plus, on détecte une relation forte entre la variabilité des juvéniles et la hauteur de barrage ($r = 0.66$ au seuil 0.001). Enfin, la variabilité des alevins est corrélée à la densité d'ouvrages sur le bassin versant ($r = 0.46$ au seuil 0.05).

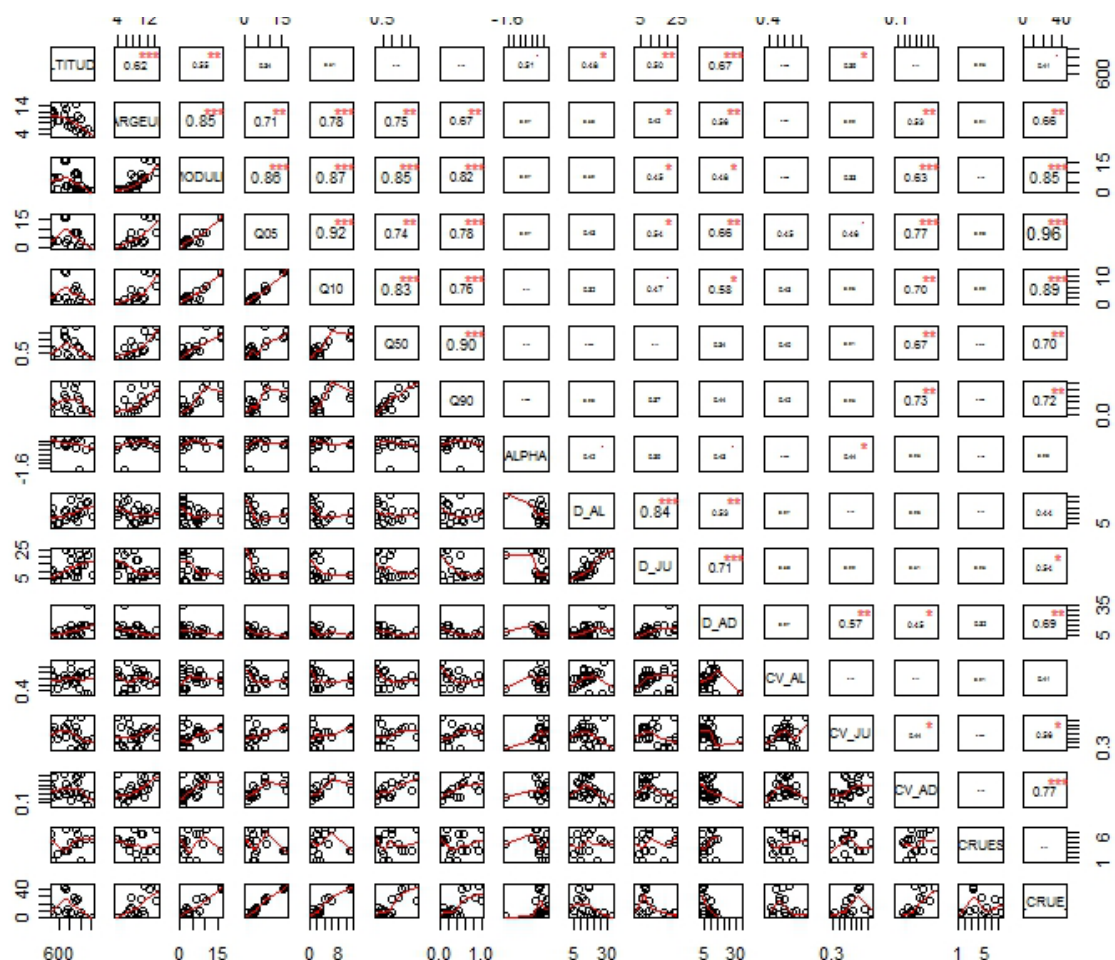


Figure 12. Corrélations entre les densités de truites (0+, 1+, >1+), leur coefficient de variation, et les variables du milieu décrivant l'hydrologie (stations en TCC). Les étoiles rouges indiquent le seuil de significativité (* 5%, ** 1%, *** 0.1%)

DISCUSSION

L'étude de populations de truite échantillonnées sur 53 stations réparties dans les 3 principaux massifs montagneux français, dont la moitié est située en TCC, a révélé que :

- en situation pas ou peu influencée, le niveau d'abondance et la variabilité des populations dépend du massif d'appartenance ; en dehors de ce constat, on n'observe pas de différence de structure marquée d'un massif à l'autre
- en TCC on observe des niveaux d'abondance et de variabilité comparables à ceux observés en tronçon non régulé, par massif ; un faible nombre de stations ont des densités significativement plus faibles que leur station témoin associée
- la structure des populations en TCC est comparable à celle observée en station pas ou peu influencée
- la taille du cours d'eau influe directement sur les densités observées : plus le cours d'eau est petit, plus les densités de truite sont fortes, et ce quel que soit le stade de développement ; l'effet semble plus marqué en tronçon influencé
- il existe une relation négative entre le niveau des crues et les densités de juvéniles, et la même tendance est observée pour les alevins ; cet effet semble également plus marqué en TCC
- on observe une relation négative entre la pente et la variabilité des alevins
- on observe une relation négative entre la hauteur de barrage et la variabilité des juvéniles



Figure 13. Corrélations entre les densités de truites (0+, 1+, >1+), leur coefficient de variation, et les variables décrivant les caractéristiques des ouvrages (stations en TCC). Les étoiles rouges indiquent le seuil de significativité (* 5%, ** 1%, *** 0.1%)

Du fait de notre approche multi-sites et multi-échelles, il nous paraît pertinent et intéressant de discuter les résultats obtenus selon un modèle conceptuel proposé dans la littérature (Tonn, 1990; Lévêque, 2001). Ce modèle explique que la composition des peuplements ichthyologiques est le résultat de facteurs opérant à des échelles de temps et d'espace différents, et qui constituent une série de filtres (continental, régional, bassin, local). Pour la présente étude, nous proposons une lecture des résultats selon un emboîtement des facteurs, en analysant à chaque niveau la pression exercée par les ouvrages.

Massif

Il ressort de nos résultats que le niveau d'abondance et la variabilité des populations de truite en milieu peu influencé possèdent une composante régionale : la réponse biologique observée dépend du massif. Notre étude par massif est donc pertinente et répond aux recommandations de plus en plus nombreuses qui incitent à une meilleure prise en compte d'un contexte environnemental spécifique dans la compréhension des relations entre altération du débit et réponse biologique (Konrad *et al.*, 2008; Poff *et al.*, 2009). Dans ce cadre, la réponse biologique observée sur nos stations en TCC (intensité et variabilité) semble être dans

la même gamme de valeurs que la réponse en milieu non régulé. Cependant notre échantillon de station en TCC est déséquilibré en faveur des Pyrénées, et il est donc difficile de trancher clairement sur ce point ; il faudrait augmenter la taille de l'échantillon, en particulier dans les Alpes et le Massif Central, pour confirmer que la composante régionale est forte et s'observe de la même façon en TCC qu'en milieu non influencé. A une échelle plus locale, la comparaison entre les stations en TCC et leurs stations témoins associées indiquent des niveaux d'abondance et des structures de population proches, même s'il faut souligner que sur quelques stations une différence significative d'abondance moyenne sur la période de suivi est détectée, quasiment toujours en faveur de la station témoin.

Tronçon

Les densités de truite observées dans le cadre de notre étude montrent une grande variabilité inter-sites et inter-annuelle, comme c'est souvent le cas pour cette espèce lorsque l'on s'intéresse à un grand nombre de sites sur une longue période (Cattanéo *et al.*, 2002; Sabaton *et al.*, 2008). Ces densités ont pu être reliées à différentes caractéristiques du milieu. En particulier nous avons mis en évidence une relation négative forte entre les densités et la taille du cours d'eau, quel que soit le stade et que l'on soit en tronçon régulé ou non. Cette relation avait été évoquée dès le début du 20^e siècle dans les travaux de Léger (1909) : pour les cours d'eau de largeur moyenne supérieure à 5m, les densités décroissent avec la largeur. Son hypothèse était que la productivité d'une rivière n'augmente pas de façon linéaire avec sa taille, car l'effet relatif d'apport nutritif des berges diminue avec ce même facteur. Plus récemment, Lanka et Wesche (1987) ont observé cette corrélation négative sur 91 populations de truite dans les Montagnes Rocheuses. Nous pouvons suggérer 2 hypothèses pour expliquer cette relation. Premièrement, conformément à la règle empirique de Léger, nous pouvons supposer que les cours d'eau les plus petits bénéficient d'un effet de berge et sont plus productifs : les apports exogènes d'invertébrés seraient plus importants sur les cours d'eau de tête de bassin, améliorant ainsi la productivité de truites. Pour la plupart, nos stations les moins larges sont en effet situées en zone de prairie, avec berges attenantes, et les stations de taille plus importante sont situées en fond de vallée glaciaire, avec une zone riparienne plus éloignée du lit mouillé. Or les apports exogènes peuvent constituer une part non négligeable du régime alimentaire des truites (Romaniszyn *et al.*, 2007). Cette hypothèse est tout à fait conforme à la théorie du continuum fluvial développée par Vannote *et al.* (1980). Notre deuxième hypothèse concerne l'hydrologie : en effet, les cours d'eau les plus grands subissent les débits de crue les plus élevés (sur nos 53 stations, corrélation $r = 0.82$ entre la largeur et le Q05, significatif au seuil $\alpha = 0.001$). L'effet négatif des crues sur les jeunes stades de truite a été largement décrit dans la littérature (Latterell *et al.*, 1998; Jensen and Johnsen, 1999; Cattanéo *et al.*, 2002). On peut donc supposer que les cours d'eau les plus grands, qui subissent donc les crues les plus fortes en terme d'intensité, ont des densités plus faibles. Nos résultats montrent justement une corrélation négative entre les densités de jeunes stades et le niveau des crues, ce qui tendrait à confirmer cette hypothèse. Cependant on n'observe pas cette relation pour les adultes. Finalement on peut supposer que c'est une combinaison de nos 2 hypothèses qui opère : une productivité plus forte en amont, et un effet des crues plus important en aval. Cet effet des crues pourrait être renforcé en TCC du fait de la forte corrélation négative entre la taille du cours d'eau et le degré de reconstitution du débit le long du TCC : plus un TCC est situé en aval du réseau hydrographique, moins bonne est la reconstitution. En conséquence, l'impact des forts débits est potentiellement plus important puisque l'écart entre débit de crues et débit de base est plus important. Il faut cependant être prudent quant à la généralisation de cette hypothèse dans la mesure où cette relation est essentiellement valable pour les Pyrénées dans notre échantillon, puisque les autres massifs sont sous-représentés en TCC. Un autre type d'altération hydrologique présente un

mécanisme semblable : l'effet des éclusées sur les peuplements aquatiques dépend fortement de la valeur du débit plancher (Lauters, 1995; Valentin *et al.*, 1995).

En revanche, on ne distingue pas en moyenne sur la période d'étude des effets des crues plus ou moins marqués selon les stations : nous pouvons supposer que notre échantillon ne couvre pas une gamme de valeurs de crues (Q05/Q50) suffisamment large pour détecter un tel effet.

Habitat local

Ces facteurs ont d'autant plus leur rôle à jouer que la quantité d'habitat disponible au débit d'étiage ne semble pas être un facteur fortement limitant sur nos stations. En effet aucune corrélation n'a pu être détectée entre la valeur d'habitat et les densités de truite en milieu non influencé, et en TCC seule la quantité d'habitat de juvénile apparaît comme corrélée à la densité de juvénile. Il faut cependant rappeler que nous nous sommes limités à une évaluation ponctuelle de l'habitat (au débit de base), donc sans le prendre en compte dans toute sa dynamique. Si Jowett (1992) a montré que la SPU est un facteur expliquant l'abondance de la truite adulte, la difficulté de relier habitat et état de la population a été soulignée par de nombreux auteurs. Souchon et Capra (2004) ont estimé que seulement 50% des auteurs ont obtenu une corrélation positive entre la SPU et la biomasse de truite adulte. De nombreux facteurs autres que le seul habitat minimum régulent en effet structurellement ou dynamiquement la population d'un cours d'eau.

Perspectives

Finalement, notre étude apporte des éléments nouveaux dans la compréhension du fonctionnement des populations de truite en TCC. En outre nous nous sommes attachés à suivre les recommandations émises dernièrement par la communauté scientifique. Nous avons notamment utilisé des suivis biologiques longs (plus de la moitié des stations ont été échantillonnées sur une période supérieure ou égale à 10 ans) car, comme le soulignent certains auteurs (Milner *et al.*, 2003; Souchon *et al.*, 2008), les études à long terme sont nécessaires pour améliorer notre compréhension des mécanismes de régulations des populations. Par ailleurs, Fausch *et al.* (1988) ont mis en avant le fait que la plupart des modèles de prédiction d'abondance de poissons étaient difficilement transposables d'un cours d'eau à un autre, ce qui par conséquent remettait en question leur pertinence écologique ; ils ont ainsi souligné l'importance de prendre en compte une grande diversité de situations afin de renforcer la validité écologique des relations détectées. En ce sens, notre étude montre un intérêt fort puisqu'elle s'intéresse à des cours d'eau couvrant de grande gamme de situations géographiques et physiques (de par leur localisation, altitude, pente, largeur, ...). Cependant ce point pourrait encore être amélioré dans la mesure où nos stations en TCC sont mal représentées dans les Alpes et le Massif Central. Il sera intéressant de replacer les résultats obtenus ici dans la typologie des TCC français (Fahrner *et al.*, in press). Cette typologie décrit les principaux cadres d'habitat physique rencontrés en TCC. Les stations de la présente étude situées dans les Pyrénées, par exemple, représentent bien la forte composante altitudinale de ce massif mise en évidence dans la typologie.

REFERENCES

- Angermeier, P. L. and M. R. Winston (1998). "Local vs. regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia." *Ecology* - ms.
- Armstrong, J. D., P. S. Kemp, et al. (2003). "Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams." *Fisheries Research* **62**(2): 143-170.

- Arthington, A. H., S. E. Bunn, et al. (2006). "The challenge of providing environmental flow rules to sustain river ecosystems." Ecological Applications **16** (4): 1311-1318.
- Assani, A. A., E. Stichelbout, et al. (2006). "Comparison of impacts of dams of the annual maximum flow characteristics in three regulated hydrologic regimes in Quebec (Canada)." Hydrological Processes.
- Baran, P. (2008). "The flow regime : a key 'driver' for the health of freshwater ecosystems. Assessment of the alterations and the opportunities for restoration." Houille Blanche-Revue Internationale De L Eau(6): 26-33.
- Baran, P., M. Delacoste, et al. (1995). "Effects of reduced flow on brown trout (*Salmo trutta* L.) populations downstream dams in French Pyrenees." Regulated Rivers: Research and Management **10**: 347-361.
- Bovee, K. D. (1982). A guide to stream habitat analysis using the Instream Flow Incremental Methodology. Fort Collins, Colorado, U.S.D.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services: 248.
- Brandt, S. B., D. M. Mason, et al. (1992). "Spatially-explicit models of fish growth rate." fisheries **17**(2): 23-31.
- Bunn, S. E. and A. H. Arthington (2002). "Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity." Environmental Management **30**(4): 492-507.
- Burke, M., K. Jorde, et al. (2006). Spatial distribution of impacts to channel bed mobility due to flow regulation, Kootenai River, USA. Proceedings of the Eighth Federal Interagency Sedimentation Conference.
- Carle, R. T. and M. R. Strub (1978). "A new method for estimating population size from removal data." Biometrics **34**(4): 621-630.
- Cattanéo, F. (2002). Influence de l'hydrologie sur les populations et assemblages piscicoles : mythes et réalités. Toulouse, Université Toulouse III: 320.
- Cattanéo, F., N. Lamouroux, et al. (2002). "The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **59**: 12-22.
- Fausch, K. D., C. L. Hawkes, et al. (1988). Models that predict standing crop of stream fish from habitat variables: 1950-85, U.S. Department of Agriculture, Forest service, Pacific Northwest Research Station: 54.
- Ginot, V., Y. Souchon, et al. (1998). Logiciel EVHA 2.0. Evaluation de l'habitat physique des poissons en rivière, Cemagref BEA/LHQ et Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement: 82.
- Gouraud, V., H. Capra, et al. (2008). "Long-term simulations of the dynamics of trout populations on river reaches bypassed by hydroelectric installations - Analysis of the impact of different hydrological scenarios." River Research and Applications: 21.
- Graf, W. L. (1999). "Dam nation : a geographic census of american dams and their large-scale hydrologic impacts." Water resources research **35**(4): 1305-1311
- Graf, W. L. (2006). "Downstream hydrologic and geomorphic effects of large dams on American rivers." Geomorphology **79**(3-4): 336-360.
- Jensen, A. J. and B. O. Johnsen (1999). "The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*) and Brown Trout (*Salmo trutta*)."
Functional Ecology **13**(6): 778-785.
- Jowett, I. G. (1992). "Models of the abundance of large brown trout in New Zealand rivers." North American Journal of Fisheries Management **12**(3): 417-432.
- Konrad, C. P., A. M. D. Brasher, et al. (2008). "Assessing streamflow characteristics as limiting factors on benthic invertebrate assemblages in streams across the western United States." Freshwater Biology **53**(10): 1983-1998.
- Lanka, R. P., W. A. Hubert, et al. (1987). "Relations of geomorphology to stream habitat and trout standing stock in small Rocky Mountain streams." Transactions of the American Fisheries Society **116**: 21-28.
- Latterell, J. J., K. D. Fausch, et al. (1998). "Relationship of trout recruitment to snowmelt runoff flows and adult trout abundance in six Colorado mountain streams." Rivers **6**: 240-250.

- Lauters, F. (1995). Impacts sur l'écosystème aquatique de la gestion par éclusées des ouvrages hydroélectriques. Etude de quelques cours d'eau et analyse des phénomènes mis en jeu, Un. P. Sabatier Toulouse.
- Leclerc, M., H. Capra, et al. (1996). 2nd International Symposium on Habitat Hydraulics / 2e Symposium International sur l'Hydraulique et les Habitats. Québec, June / Juin 1996, INRS-Eau, FQSA, IAHR.
- Leger, L. (1909). "Principles de la méthode rationnelle du peuplement des cours d'eau a salmonides."
- Lévêque, C. (2001). Ecologie. De l'écosystème à la biosphère. Paris, Masson Sciences, Dunod.
- Lopes, L. F. G., J. S. A. Do Carmo, et al. (2004). "Hydrodynamics and water quality modelling in a regulated river segment: application on the instream flow definition." Ecological Modelling **173**(2-3): 197-218.
- Milhous, R. T. (1979). The PHABSIM system for instream flow studies. Summer Computer Simulation conf., Toronto, Ontario, Society for computer simulation, La Jolla, CA.
- Milner, N. J., J. M. Elliott, et al. (2003). "The natural control of salmon and trout populations in streams." Fisheries Research **62**(2): 111-125.
- Petts, G. E. (1984). Impounded Rivers: Perspectives for Ecological Management. Journal of the North American Benthological Society **5**: 86-87.
- Poff, L. N., J. D. Olden, et al. (2006). "Placing global stream flow variability in geographic and geomorphic contexts." River Research and Applications **22**(2): 149-166
- Poff, L. N., B. D. Richter, et al. (2009). "The ecological limits of hydrologic alteration (ELOHA): a new framework for developing regional environmental flow standards." Freshwater Biology: 1-24.
- Poff, L. N. and J. T. F. Zimmerman (2009). "Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows." Freshwater Biology: 1-12.
- Poff, N. L., J. D. Allan, et al. (1997). "The natural flow regime : a paradigm for river conservation and restoraton." Bioscience **47**(11): 769-784
- Romaniszyn, E. D., J. J. Hutchens, et al. (2007). "Aquatic and terrestrial invertebrate drift in southern Appalachian Mountain streams: implications for trout food resources." Freshwater Biology **52**(1): 1-11.
- Rosenberg, D. M., F. Berkes, et al. (1997). "Large-scale impacts of hydroelectric development." Environmental Review **5**: 27-54.
- Sabaton, C., P. Gosse, et al. (1993). Hydrobiologie et choix d'un débit réservé. Expérience d'électricité de France. Chatou, Electricité de France, Direction des Etudes et Recherches: 13.
- Sabaton, C., Y. Souchon , et al. (2008). "Long-term brown trout populations responses to flow manipulation." River Research and Applications **24**: 476-505.
- Sabaton, C., Y. Souchon, et al. (2004). "The "guaranteed flow working group": A French evaluation of microhabitat component of IFIM based on habitat and brown trout population monitoring." Hydroécologie appliquée **14**(1): 245-270
- Sauquet, E., L. Gottschalk, et al. (2008). "Estimating mean monthly runoff at ungauged locations : an application to France." Hydrology Research **39**(5-6): 403-423.
- Schlosser, I. J. (1991). "Stream fish ecology: a landscape perspective." BioScience **14**(10): 704-712.
- Souchon , Y., C. Sabaton, et al. (2008). "Detecting biological responses to flow management: missed opportunities; future directions." River Research and Applications **24**: 506-518.
- Southwood, T. R. E. (1977). "Habitat, the templet for ecological strategies?" Journal of Animal Ecology **46**(16): 337-365.
- Southwood, T. R. E. (1988). "Tactics, strategies and templets." Oikos **52**(1): 3-18.
- Tharme, R. E. (2003). "Global perspective on environmental flow assessment : emerging trends in the development and application of environmental flow methodologies for rivers." River Research and Applications **19**: 397-441.
- Tonn, W. M. (1990). "Climate change and fish communities: a conceptual framework." Transactions of the American Fisheries Society **119**: 337-352.
- Townsend, C. R., Dol, et al. (2003). "The influence of scale and geography on relationships between stream community composition and landscape variables: description and prediction." Freshwater Biology **48**: 768-785.

- Valentin, S., J. G. Wasson, et al. (1995). "Effects of hydropower peaking on epilithon and invertebrate community trophic structure." Regulated Rivers: Research and Management **10**: 105-119.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, et al. (1980). "The River Continuum Concept." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **37**: 130-137.
- Ward, J. V. and J. A. Stanford (1979). Symposium summary and conclusions. The ecology of regulated streams. J. V. Ward and J. A. Stanford, Plenum press, New York and London: 377-385.
- World Commission on Dams (2000). Dams and development: a new framework for decision-making. London and Sterling, VA, Earthscan Publications Ltd: 399.

A4 : Spatial scale and degree of synchrony in brown trout (*salmo trutta*) population dynamics. Fahrner, G., Villeneuve, B., Gouraud, V., Capra, H. and Souchon, Y. (2009). In Proceedings of the 7th International Conference on Ecohydraulics, Concepcion, Chile.

SPATIAL SCALE AND DEGREE OF SYNCHRONY IN BROWN TROUT (*Salmo trutta*) POPULATION DYNAMICS

GWENAELE FAHRNER¹, BERTRAND VILLENEUVE², VERONIQUE GOURAUD¹, HERVE CAPRA², YVES SOUCHON²

¹*Electricité De France, R&D, LNHE, 6 quai Watier
78400 Chatou, France*

²*UR BELY, Cemagref, 3 bis quai Chauveau
69336 Lyon, France*

Spatio-temporal variability of the physical conditions in streams is known to influence freshwater population dynamics. However, the complex relationship between these physical factors (mainly available habitat, water temperature, discharge, sediment transport) and the biological response is not yet clearly understood in either natural or regulated streams. In order to investigate this relationship, it is essential to understand how the influences of these physical factors differ in time and space.

In the present study, we analyzed the spatio-temporal patterns of fluctuation in 31 brown trout populations spread across France, in both natural and regulated (*i.e.* bypassed sections downstream of hydroelectric water intakes) sites. This data is a result of annual fish monitoring surveys carried out continuously over a minimum of 5 years. Using statistical methods, we estimated the degree of synchrony among brown trout cohort densities (young-of-the-year, juveniles and adults) and evaluated the spatial scale at which synchrony is best identified. We also investigated whether synchrony patterns differ between natural and regulated sites. Results are then discussed according to fluctuations in local physical factors. This study demonstrates the utility of multi-site approaches for a better understanding of freshwater population dynamics. It is indeed of major importance to identify the most structuring physical factors at regional or local scales, in order to design consistent management schemes.

INTRODUCTION

Identifying the factors that regulate populations and how they influence fluctuations in population density is of crucial importance in ecology. It becomes a major challenge when natural factors are compounded by potential anthropic influences such as the presence of hydropower plants. The ecological impact of such plants on downstream reaches of the river has been widely studied (Petts [1]; Rosenberg *et al.* [2]). Studies on fish populations were particularly facilitated by the development in the Eighties of habitat models (IFIM/PHABSIM: Stalnaker [3]; Bovee [4]) which made it possible to link the amount of available habitat as a function of discharge to the level of fish abundance. The need for biological validation of these models, however, rapidly became evident. The models of population dynamics that emerged in the Nineties (Sabaton *et al.* [5]) indeed pointed out the fact that the relationship between biology and available habitat is not simple and that other controlling factors, particularly environmental factors, are also at

play. This fact was especially clear in the work of the Guaranteed Flow Working Group on populations of brown trout (Sabaton *et al.* [6] ; Sabaton *et al.* [7]).

Some authors have pointed out that the study of spatial synchrony, or synchronous fluctuation in the levels of two or more populations, is one possible approach to better understanding the mechanisms of population regulation (Ranta *et al.* [8]). Moreover, it is recognized that synchronisms are attributable to two types of phenomenon: on the one hand, density-dependent mechanisms such as dispersion of the individuals, and on the other, density-independent mechanisms, which are typically climatic factors (Bjørnstad *et al.* [9]). It is possible that each of these mechanisms influences several populations in a shared space similarly. The first, however, generally impact more limited spatial scales than the second (Ranta *et al.* [10]). Climatic factors can, in fact, synchronize populations over large areas through what is known as the “Moran effect” (Royama [11]). Moran [12] demonstrated that populations regulated by identical density-dependent phenomena can be synchronized by a climatic factor which is correlated over an extended area.

To our knowledge, few studies have investigated the scale on which synchrony is found in freshwater fish populations, particularly in lotic ecosystems (Grenouillet *et al.* [13]; Myers *et al.* [14]), and more particularly among brown trout (Cattanéo *et al.* [15]). Our aim here was to study 31 brown trout populations distributed across the three main mountain ranges of France, the Alps, the Massif Central and the Pyrenees. The ecosystems studied were both in totally or almost totally natural reaches and in by-passed sections (BPS) linked to hydropower production facilities. While a Moran effect has already been detected in a set of populations studied at sites with natural flow regimes (Cattanéo *et al.* [15]), our objective here was to determine at what scale it occurs, and whether or not that effect is still found if regulated sites are included in the study.

MATERIAL AND METHODS

Study sites

The 31 sites chosen for this study are situated in the three main mountain ranges of France, the Alps, the Massif Central and the Pyrenees (Fig. 1), and on 18 different streams. They represent a wide diversity in habitat for the brown trout (Table 1), at altitudes ranging from 460 to 1465 m. Their mean width varies from 4.4 m to 14.8 m, with gentle to steep slopes (0.3-10.0 %). At the level of the monitoring sites, the streams are subject to 5 different hydrological regimes out of the 8 in the classification established by Sauquet *et al.* [16] according to Pardé [17], from nival to pluvial with intermediate regimes. The monitoring stations were at the head of the hydrologic basin, at

Table 1. Physical characteristics of the study sites

Physical characteristics	Minimum	Mean	Maximum
Elevation (m)	460.0	798.0	1465.0
Basin area (km ²)	18.0	185.0	613.0
Mean width (m)	4.4	9.1	14.8
Reach slope (%)	0.3	2.8	10.0
Distance from the source (km)	2.0	21.0	49.0

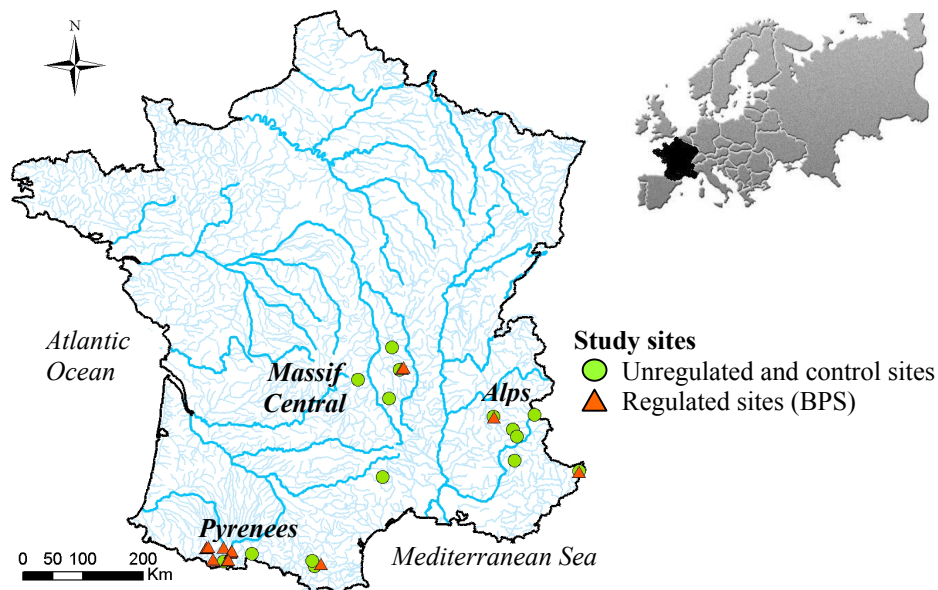


Figure 1. Location of the 31 study sites in France

distances between 2 and 39 km from the source, in watersheds ranging in size from 17 to 605 km². Of the 31 sites, 15 were on streams considered to be little or not at all influenced by hydropower installations, and 16 were in by-passed sections downstream of hydropower plants.

Year-to-year monitoring of trout populations

Fish data came from two different sources : first, a national database held by the Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques (ONEMA) grouping about 800 stream reaches sampled annually across France; second, the database built up in the framework of the Guaranteed Flow Working Group (Sabaton *et al.* [7]) which includes sites near hydropower production facilities (control sites upstream of the hydroelectric facilities, and BPS sites downstream of the facilities) and which was augmented for the present study. The study sites were selected for the study using different criteria. First, the annual inventory had to be in summer or early autumn when discharge is low to get a good count since estimations of densities tend to drop when flow increases (Jensen and Johnson [18]). In addition, it is quite easy at that time of the year to capture all life stages, particularly the young-of-the-year, which are large enough in summer/early fall to be efficiently caught. A further consideration was always to perform the sampling on a given site at the same time each year, to avoid any bias linked to the sampling date, and inventories had to have been conducted at the site at least 5 times over the period from 1999-2007. The time series chosen in light of these criteria then had to have at least one inventory showing more than 80% brown trout, or at least one with only brown trout (*Salmo trutta fario*), bullhead (*Cottus gobio*) and common minnow (*Phoxinus phoxinus*). Lastly, the fishing protocol required two successive passes, for efficient estimation of the real fish density at each site.

Fish were sampled by means of two-pass electrofishing, enabling application of the Carle and Strub method [19] to estimate real densities. Using size histograms, we determined the 3 age classes – fry (0+), juveniles (1+) and adults (>1+) - for each site and each year which gave us estimated annual densities expressed in number of individuals per 100m² for each site and each cohort.

Analysis of spatio-temporal variation in densities

Spatio-temporal variations in density were examined using standardized data so as to simplify comparison between the monitoring stations. For each age class, the densities observed were distributed over three equidistant classes: the lower third, the median third and the upper third. These three classes successively reflect a level of abundance that is below the mean, at the mean, and above the mean at a given site.

Analysis of synchronisms

To evaluate the degree of synchrony between sites, we calculated the Spearman rank correlation coefficient using densities (nb ind.100m⁻²) for all pairs of sites for which common inventories were available for at least 5 years per age class. For this analysis, density data was not transformed. So as to avoid measuring any synchrony linked to dispersion, we voluntarily eliminated pairs of sites between which migration of individuals was possible; dams were all considered as barriers. The overall average synchrony was estimated by computing the arithmetic mean of any of the pairwise correlation coefficients (Buonaccorsi *et al.* [20]) for different groups : all sites pooled together, for each geographical region, and for each stream. We also computed the average synchrony for all BPS/control site pairs. For the site pairs ultimately selected, we also calculated the great circle distance between them. Using these results, we traced a correlogram for each age class, representing the correlation coefficient as a function of distance. We then fitted a model of exponential decrement (Myers *et al.* [14]) (Eq. 1) to evaluate the spatial scale of occurrence of the synchronism :

$$\rho(d) = \rho_0 \cdot e^{-d/v} \quad (1)$$

Coefficients ρ_0 and v were evaluated using the least square method.

The quality of the model fit to the data was evaluated by linear regression between the values predicted by the model and the observed values. In addition, to visually evaluate the real general trend in the data, we synthesized the information by distance class: 0-200 km, 200-400 km and 400-637 km, in the form of box-and-whisker plots.

We estimated the spatial scale of synchrony according to two methods. It is either given readily by the v parameter of the model, which corresponds to the distance over which the correlation $\rho(d)$ is reduced by a factor e^{-1} (Myers *et al.* [14]). Or it is given by the distance over which the correlation $\rho(d)$ equals the overall mean pairwise correlation (Bjørnstad *et al.* [9]).

RESULTS

Spatio-temporal variations in density for the 3 age classes

Considerable spatio-temporal variability was found in the 31 populations over the study period, particularly in the case of fry: their mean year-to-year densities vary, depending on the site, from 0.7 to 21.4 ind.100m⁻² for an annual variability of between 0.1 and 56.3 ind.100m⁻². This variability for juveniles is of the same order, with mean year-to-year densities between 0.7 and 39.2 ind.100m⁻² for an annual variability between 0.1 and 57.3 ind.100m⁻². For adults, variability is slightly lower with mean year-to-year densities varying from 0.5 to 24.6 for an annual variability between 0.3 and 31.8 ind.100m⁻².

In 2006, most of the Pyrenees sites reached a level of abundance higher than the mean (78%, n=14) (Figure 2). In 1999, 95% (n=13) of the Massif Central and Alps sites had low abundance levels. Similarly, in the Pyrenees in 2003 and 2007, all but one site for which data are available had a low relative level of abundance (93%, n=14). Such clear results are not found for juveniles and adults, for which there do not seem to be parallel trends in density except for sites located on the same stream.

The Spearman rank correlation coefficient was calculated for 411 site pairs with 5 years of monitoring in common. Six of these pairs corresponded to sites on the same stream with a possibility of migration, and were eliminated, reducing our sample to 405 pairs. The overall mean correlation coefficient for these 405 pairs is low for all 3 age classes (fig. 2a-b-c), thus indicating low synchrony. At a regional scale, the degree of synchrony is higher for fry and juveniles, and even higher when looking at a same stream for the 3 age classes. Furthermore, the degree of synchrony is generally higher for fry than for adults. These statements are however not true for the Massif Central. For this particular region, regional mean correlation coefficients are higher than at the stream scale, and are the highest for adults. Regarding correlations between BPS sites and control sites located upstream, they are 0.52 for fry, 0.40 for juveniles and 0.04 for adults in average.

Table 2. Estimates of the spatial scale of synchrony

Correlation scale (km) given by	Fry	Juveniles	Adults
d = v	156	118	-
d such as $\rho(d) = \rho_{\text{mean}}$	182	198	-

Analysis of the scale of synchrony

The correlograms (Figure 3) show significant dispersion in the scatter diagram, with no clear general trend. The distances between the study sites vary from 1.3 to 637 km. The degree of correlation varies from -0.77 to 0.98 for fry, from -0.81 to 0.93 for juveniles, and from -0.94 to 0.98 for adults, for mean correlations of 0.18, 0.09 and

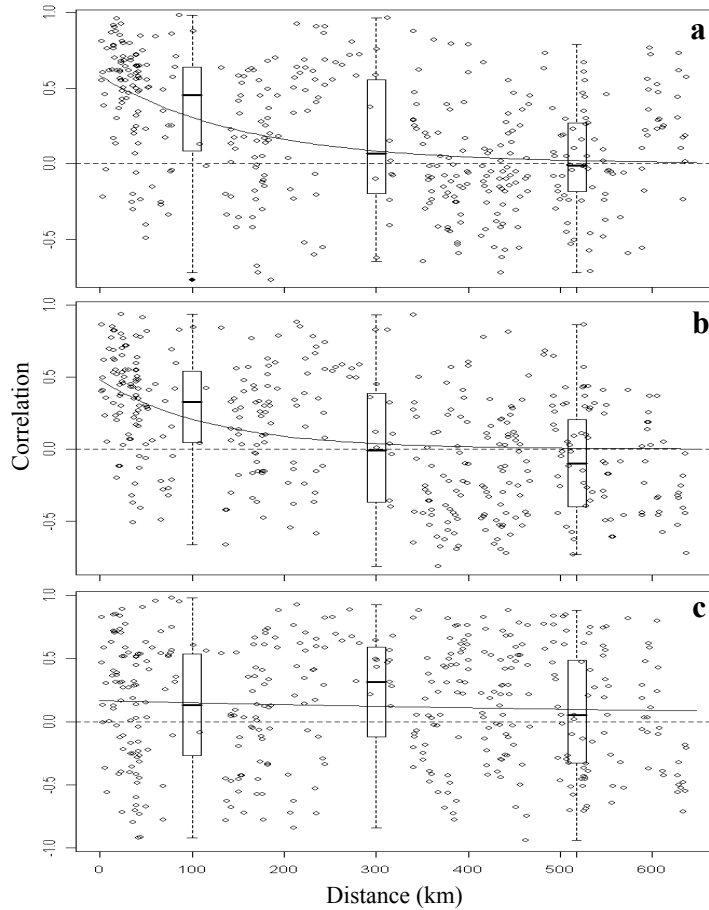


Figure 3. Correlations of fish densities (a : fry, b : juveniles, c : adults) between pairs of sites as a function of the distance between them (km), summarized in the form of box plots for each distance class (0-200 km, 200-400 km and 400-637 km).

The box represents the interquartile distance divided in two by the median; the whiskers represent the minimum and maximum if they are less than 1.5 times the interquartile distance. The outliers are represented by ●.

The curve represents the model fit :

$$\rho(d) = \rho_0 \cdot e^{-d/v}$$

0.12 respectively. The box plots give a better picture of the overall downward trend for fry and juveniles. The fit of the exponential decrement model is significant for these two age classes (at the $\alpha=0.01$ threshold). The model explains respectively 18 and 17% of the total variability in data. On the other hand, no trend is found for adults, and the model fit is not significant ($p=0.30$). The 2 methods used to estimate the scale of synchrony give close results (table 2). For fry, the scale is 156km using first method, and 182km using the second one; for juveniles, correlation scale is 118 and 198km respectively. There is no result for adults as the model did not fit the data.

DISCUSSION

Annual trout densities observed during this study vary widely from one year to another and from one stream to another, as is often the case for this species when monitored over a long period and on a large number of sites (Cattanéo *et al.* [21]; Sabaton *et al.* [7]).

Despite this variability, our study shows patterns of spatio-temporal trends in densities common to several sites when they are situated on the same stream. For the young of the year, these patterns may even be common to entire geographical regions. In particular, levels of abundance higher or lower than the mean for the period of monitoring are often reached synchronously at the majority of sites in a single mountain range. In the case of fry, the mean degree of synchrony within each range is greater than the mean synchrony for all populations taken together (Ranta [22]). For adults, we also find patterns in spatio-temporal density trends common to several sites on a single stream, but the phenomenon is not as marked on the scale of an entire mountain range. Among juveniles, we find that high relative levels of abundance are found on most of the sites in the Alps and Massif Central in 2003, and in the Pyrenees in 2007. In each of these three cases, observations in the preceding year had pointed out high relative levels of abundance for the 0+ fishes. We can suppose that the degree of synchrony within an age class in year n is responsible for a certain degree of synchrony in the next higher age class in year $n+1$. Indeed, it has been shown that the abundance of juveniles in one year is in part linked to the abundance of fry in the preceding year (Gouraud *et al.* [23]; Cattaneo *et al.* [21]). These results show the importance of studying phenomena of synchrony in any type of population by age class. The different cohorts in the life cycle of rheophilic fish species have different habitats, and the mechanisms regulating the corresponding age classes are thus most probably also different, with the result that the phenomena of synchrony differ in terms of both the form they take and their spatial scale (Reyjol *et al.* [24]).

A regional synchrony was also highlighted by Cattaneo *et al.* [15] in France, but not for the same geographical regions. In our case, the synchrony is still noticeable despite the fact that regulated sites (BPS) were also taken into account. Furthermore, our results suggest a certain degree of synchrony between sites located upstream and downstream of hydroelectric facilities for early-life stages. We can reasonably suppose that some of the factors regulating these age classes and which are responsible for the observed synchrony are the same in regulated and unregulated streams. The next step is to determine what could have caused this regional synchrony. Dispersion could be a factor responsible for synchrony but in our case, we voluntarily eliminated that possibility by eliminating the pairs of sites between which migration was possible. The synchrony observed would rather seem to be caused by a disruptive influence which similarly affected the entire region. According to Cattaneo *et al.* [15], this Moran effect is related to hydrology. Indeed, climatic events (rise in temperature, spring melt, rain, etc.) produce similar regional hydrological signals, particularly in the case of flood episodes. The effect of flooding on young age classes of trout has been widely demonstrated (Nehring and Andersen [25]; Latterell *et al.* [26]; Jensen and Johnsen [27]; Cattaneo *et al.* [21]; Sabaton *et al.* [6]).

With respect to our study of the spatial scale of synchrony, our results point out a general trend toward a declining correlation between sites as distance between them increases for young of the year and juveniles. This trend is not found with adults, however, which is consistent with the patterns of spatio-temporal density trends for this

age class, which are not common to several sites unless they are situated on the same stream. The number of site pairs concerned (22) is, however, probably insufficient for such to be detectable in relation to the total number of pairs studied (406). This fact is all the more true in that site pairs where migration was possible from one to the other were eliminated from the study, although they show similar trends. For fry and juveniles, our results indicate a spatial scale of correlation on the order of 150 km. This scale is consistent with a synchronizing effect attributable to climatic events and tends to confirm the idea that a Moran effect is influencing the young age classes. The scale we posit is greater than that proposed by Myers [14] for other freshwater species, but close to that found by Grenouillet [13] for roach (*Rutilus rutilus*). The latter author, however, conducted his study on populations distributed throughout a single stream.

Surprisingly, our analyses showed a strong correlation between populations distant from each other, at all life stages. We also found negative correlations. One possible reason for this is, in the case of some site pairs, too few years of monitoring in common (minimum 5). Complete and longer time series might better highlight the pairs of sites which really show synchronous trends, particularly since densities vary considerably at all sites. It would be interesting to eliminate the effect of local variability linked to available habitat (Jowett [28]) in order to determine whether the synchrony becomes more evident.

Next steps in this study will be to search for the possible causes of the observed synchrony : spring hydrological conditions, bedload mobilisation frequency,... Moreover, as our results suggested that synchrony operates at a regional scale, it would be more consistent to identify the response of trout populations according to the regional context of their stream (reach slope, hydrological regime, distance from the source,...).

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Nicolas Roset from the ONEMA, Puy Lim from the Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse (ENSAT), Martin Daufresne from Cemagref, Marc Delacoste from the Fédération de Pêche des Hautes-Pyrénées and Jean-Marc Lascaux from Ecogea for the fish data. Lucy Laederich did the English translation.

REFERENCES

- [1] Petts G.E., "*Impounded rivers. Perspectives for ecological management*", John Wiley & Sons: Chichester, (1984).
- [2] Rosenberg D.M., Berkes F., Badaly R.A., Hecky R.E., Kelly C.A., Rudd J.W.M., "Large-scale impacts of hydroelectric development", *Environmental Review*, Vol. 5, (1997), pp 27-54.
- [3] Stalnaker C.B., "*The use of habitat structure preferenda for establishing flow regimes necessary for maintenance of fish habitat*", in "*The Ecology of Regulated Streams*", Ward J.V. & Stanford J.A. (Eds), (1979), pp 326-337.
- [4] Bovee K.D., A guide to stream habitat analysis using the Instream Flow Incremental Methodology, *Instream Flow Information Paper* n°12, FWS/OBS 82/86, Western Energy and Land Use Team, U.S. Fish and Wildlife Service: Fort Collins, Colorado, (1982).

- [5] Sabaton C., Siegler L., Gouraud V., Baglinière J-L., Manné S., "Presentation and first applications of a dynamic population model for brown trout, *Salmo trutta* L.: aid to river management", *Fisheries Management and Ecology*, Vol. 4, (1997), pp 425-438.
- [6] Sabaton C., Souchon Y., Lascaux J-M., Vandewalle F., Baran P., Baril D., Capra H., Gouraud V., Lauters F., Lim P., Merle G., Paty G., "The "Guaranteed Flow Working Group ": A french evaluation of microhabitat component of IFIM based on habitat and brown trout population monitoring", *Hydroécologie Appliquée*, Vol. 14, (2004), pp 245-270.
- [7] Sabaton C., Souchon Y., Capra H., Gouraud V., Lascaux J-M., Tissot L., "Long-term brown trout populations responses to flow manipulation", *River Research and Applications*, Vol. 24, (2008), pp 476-505.
- [8] Ranta E., Kaitala V., Lindström J., Linden H., „Synchrony in Population Dynamics”, *Proceedings: Biological Sciences*, Vol. 262, (1995), pp 113-118.
- [9] Bjørnstad O.N., Ims R.A., Lambin X., "Spatial population dynamics: analyzing patterns and processes of population synchrony", *Trends in Ecology and Evolution*, Vol. 14, (1999), pp 427-432.
- [10] Ranta E., Kaitala V., Lundberg P., "Population variability in space and time: the dynamics of synchronous population fluctuations", *Oikos*, Vol. 83, (1998), pp 376-382.
- [11] Royama T., "*Analytical population dynamics*", Chapman & Hall: London, (1992).
- [12] Moran P.A.P., "The statistical analysis of Canadian lynx cycle. II. Synchronization and meteorology", *Australian Journal of Zoology*, Vol. 1, (1953), pp 291-298.
- [13] Grenouillet B., Hugueny B., Carrel G., Olivier J-M., Pont D., "Large-scale synchrony and inter-annual variability in roach recruitment in the Rhône River: the relative role of climatic factors and density-dependent processes", *Freshwater Biology*, Vol. 46, (2001), pp 11-26.
- [14] Myers R.A., Mertz G.A., Bridson J., "Spatial scales of interannual recruitment variations of marine, anadromous, and freshwater fish", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 54, (1997), pp 1400-1407.
- [15] Cattaneo F., Hugueny B., Lamouroux N., "Synchrony in brown trout (*Salmo trutta* L.) population dynamics: a 'Moran effect' on early-life stages", *Oikos*, Vol. 100, No. 1, (2003), pp 43-54.
- [16] Sauquet E., Krasovskaia I., Leblois E., "Mapping mean monthly runoff pattern using EOF analysis", *Hydrology and Earth System Sciences*, Vol. 4, (2000), pp 79-93.
- [17] Pardé M., "*Fleuves et rivières*", Colin : Paris, (1955).
- [18] Jensen A.J., Johnsen B.O., "The effect of river flow on the results of electrofishing in a large Norwegian salmon river", *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Limnologie*, Vol. 23, (1988), pp 1724-1729.
- [19] Carle F.L., Strub M.R., "A new method for estimating population size from removal data", *Biometrics*, Vol. 34, (1978), pp 621-630.
- [20] Buonaccorsi J., Elkinton J.S., Evans S.R., Liebhold A.M., "Measuring and testing for spatial synchrony", *Ecology*, Vol. 82, (2001), pp 1668-1679.
- [21] Cattaneo F., Lamouroux N., Breil P., Capra H., "The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics", *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Vol. 59, (2002), pp 12-22.
- [22] Ranta E., Kaitala V., Lindström J., "Spatially autocorrelated disturbances and patterns in population synchrony", *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, Vol. 266, (1999), pp 1851-1856.
- [23] Gouraud V., Baglinière J-L., Baran P., Sabaton C., Lim P., Ombredane D., "Factors regulating brown trout populations in two french rivers: application of a dynamic population model", *Regulated Rivers: Research and Management*, Vol. 17, (2001), pp 557-569.
- [24] Reyjol Y., Tedesco P., Lim P., "Stage-dependent spatial synchrony revealed for fish populations in the Garonne River (SW France)", *Aquatic Sciences - Research Across Boundaries*, Vol. 70, (2008), pp 179-185.

- [25] Nehring R.B., Anderson M.A., "Determination of population-limiting critical salmonid habitats in Colorado streams using the physical habitat simulation system", *Rivers*, Vol. 4, (1993), pp 1–19.
- [26] Latterell J.J., Fausch K.D., Gowan C., Riley S.C. "Relationship of trout recruitment to snowmelt runoff flows and adult trout abundance in six Colorado Mountain streams", *Rivers*, Vol. 6, (1998), pp 240-250.
- [27] Jensen, A.J., Johnsen B.O. "The functional relationship between peak spring floods and survival and growth of juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*) and Brown Trout (*Salmo trutta*)", *Functional Ecology*, Vol. 13, (1999), pp 778-785.
- [28] Jowett I.G. "Models of the abundance of large brown trout in New Zealand rivers", *North American Journal of Fisheries Management*, Vol. 12, (1992), pp 417-432.

A5 : Caractérisation et typologie des tronçons court-circuités salmonicoles en fonction du milieu physique et du degré d'altération induit par les ouvrages hydroélectriques. Fahrner, G., Gouraud, G. et Souchon, Y. MS en préparation pour soumission à Hydroécologie appliquée.

CARACTERISATION ET TYPOLOGIE DES TCC SALMONICOLES EN FONCTION DU MILIEU PHYSIQUE ET DU DEGRE D'ALTERATION INDUIT PAR LES OUVRAGES

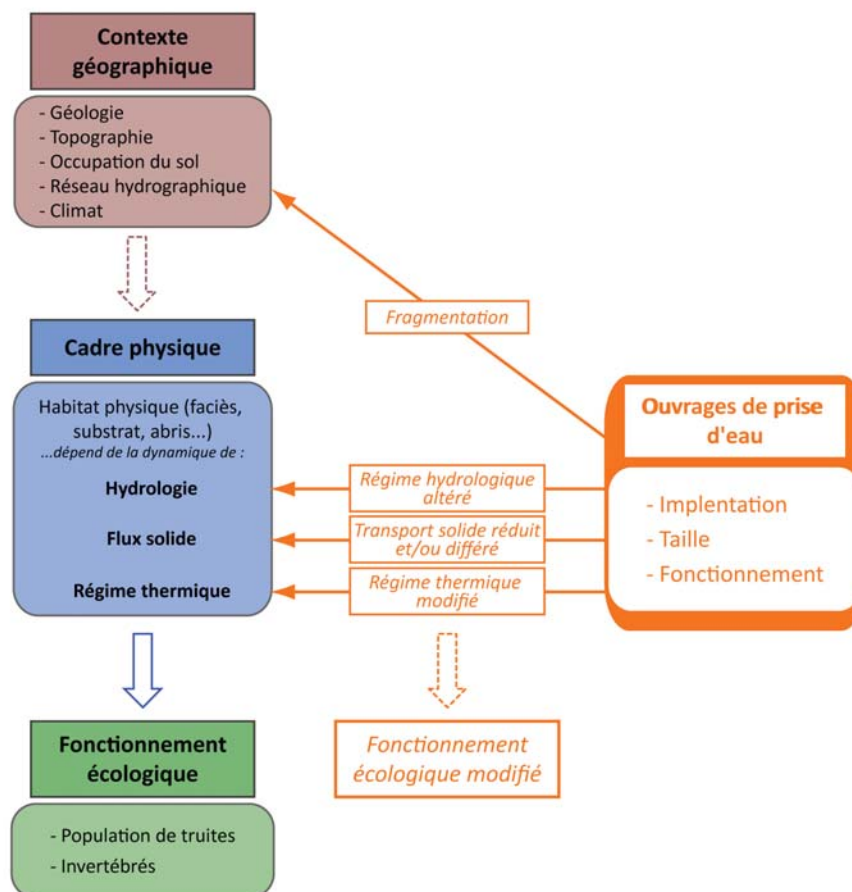
INTRODUCTION

Parmi les déterminants clefs du fonctionnement des écosystèmes, le cadre d'habitat occupe une place centrale. Celui-ci détermine les traits biologiques des populations ainsi que leurs adaptations stratégiques au milieu, comme le définit la théorie de l'habitat temple (Southwood, 1977; Southwood, 1988). Elle a été appliquée aux écosystèmes aquatiques par de nombreux auteurs, que ce soit pour les écosystèmes lenticques (Herbst, 2001; Wissinger *et al.*, 2009), ou les écosystèmes lotiques (Poff and Ward, 1990; Townsend and Hildrew, 1994; Townsend *et al.*, 1997), dont les propriétés sont liées à la structure morphologique et à l'influence dynamique de l'hydrologie, régissant les flux liquides et solides (Figure 1).

A bien des égards, l'hydrologie est l'élément clé de ce fonctionnement (Hynes, 1970; Cattaneo, 2002). Poff et Ward (1989) ont ainsi montré que les variations inter-annuelles des conditions hydrologiques sont essentielles à la réalisation complète du cycle de vie de nombreuses espèces. De la même manière, Richter *et al.* (1996) ont conclu que la biodiversité indigène des écosystèmes aquatiques se maintient en particulier grâce à toute la gamme des variations annuelles et interannuelles de l'hydrologie. Cependant, le rôle de l'hydrologie sur les populations aquatiques n'est pas direct : il conditionne le fonctionnement physique des hydrosystèmes, dont dépendent à leur tour les populations. En effet, le signal hydrologique détermine en partie la géomorphologie des cours d'eau en fonction de l'interaction avec une matrice sédimentaire héritée des temps géologiques, et plus localement, les conditions hydrauliques (vitesse, hauteur). Il est important de préciser que pour apprécier ce signal dans toute sa dimension écologique, il doit être décrit par l'ensemble de ses composantes : intensité, durée, fréquence, saisonnalité (Poff *et al.*, 1997). A l'interface entre la dynamique et la structure physique, l'habitat aquatique correspond enfin à l'espace utilisé par les organismes pour y accomplir leur cycle de vie, complet ou partiel, et dépend donc de la dynamique sédimentaire, de la structure morphologique locale du cours d'eau, et de la répartition hydraulique du débit dans cette structure. En conséquence, les réponses biologiques des espèces qui utilisent cet habitat vont donc dépendre de sa qualité, de sa dynamique temporelle, de sa répartition spatiale et de la façon dont les différents habitats sont reliés entre eux.

Or cet habitat est modifié par la présence des barrages, puisque ces ouvrages perturbent à différents degrés le cadre physique décrit ci-avant. Cette problématique a été largement étudiée (Petts, 1984) : à leur aval, les ouvrages ont un impact avéré sur l'hydrologie (Assani *et al.*, 2006; Graf, 2006), ils modifient la géomorphologie des cours d'eau et le transport solide (Brandt, 2000) et pour certains le régime thermique (Ward and Stanford, 1979). Ces impacts sur le milieu physique entraînent à leur tour des réponses écologiques perturbées, et ce dans tous les compartiments de l'écosystème lotique (Poff and Zimmerman, 2009) : les populations piscicoles (Baran *et al.*, 1995; Ovidio *et al.*, 2008), les communautés d'invertébrés (Collier, 2002; Jackson *et al.*, 2007), le périphyton (Uehlinger *et al.*, 2003) et la végétation rivulaire (Burke *et al.*, 2009).

Figure 1 . Représentation schématique des principaux processus biophysiques qui influencent le fonctionnement écologique d'un cours d'eau à truite, et comment ces processus sont susceptibles d'être modifiés par la présence d'ouvrages de prises d'eau



Malgré la somme de connaissances disponibles, il reste difficile de répondre au besoin d'analyse de risque écologique à l'échelle d'ensemble de bassins versants, besoin qui s'exprime dans les sphères de gouvernance de niveau régional (e.g. programmation, réglementation). Un cadre référentiel définissant les caractéristiques naturelles des cours d'eau salmonicoles, équipés pour des besoins de production hydroélectrique, croisé avec une typologie des ouvrages existants faciliterait non seulement ce type d'analyse, mais pourrait également être un support précieux pour aider à l'interprétation d'études d'impact écologique (Poff and Hart, 2002) plus locales et plus détaillées.

Dans la présente étude, notre objectif est de caractériser pour la France le cadre géophysique général dans lequel s'inscrivent les différents types de tronçons de cours d'eau salmonicoles soumis à l'influence d'ouvrages hydroélectriques. Nous décrivons d'abord les différents types de tronçons identifiés, puis nous présentons une typologie des caractéristiques des ouvrages (en terme d'impact écologique potentiel).

MATERIEL ET METHODES

• Définition et localisation des tronçons d'étude

Les prises d'eau

Dans notre étude, une prise d'eau désigne un ouvrage permettant de prélever de l'eau en rivière ou en réservoir, vers les ouvrages d'amenée, les groupes de production d'électricité ou un autre réservoir. Le référentiel de l'hydraulique d'EDF (base de données décrivant de façon exhaustive les caractéristiques techniques des ouvrages hydroélectriques gérés par EDF) en recense 959 (382 en rivière, 577 en réservoir). Le Tableau 1 montre la localisation de ces ouvrages.

Les tronçons court-circuités

Un tronçon court-circuité (TCC) est théoriquement le tronçon de cours d'eau situé entre une prise d'eau et le lieu de restitution de l'eau turbinée, pour les cas majoritaires. Cependant de nombreuses autres configurations plus complexes coexistent avec ce cas simple (transfert de bassin, succession de prises d'eau,...). Nous avons donc dû fixer des règles pour déterminer les limites amont et aval des TCC. La limite amont se situe toujours au niveau de la prise d'eau. Concernant la limite aval, le TCC se termine à la restitution des eaux prélevées par la prise d'eau dans les cas simples ; dans les autres cas, il se termine lorsque la première des 3 situations suivantes se présente:

- à l'intersection avec le prochain cours d'eau de rang de Strahler (Strahler, 1957) équivalent ou supérieur,
- à la prise d'eau aval suivante,
- à la prochaine restitution, même s'il ne s'agit pas de l'eau prélevée par la prise d'eau au niveau de laquelle le TCC commence,

et au cas par cas pour les prises d'eau rattachées à une retenue dont le temps de séjour est supérieur à 14 jours (ce qui concerne 36 ouvrages, pour des temps de séjour allant de 14 j à 544 j).

Sélection des TCC situés en zone salmonicole

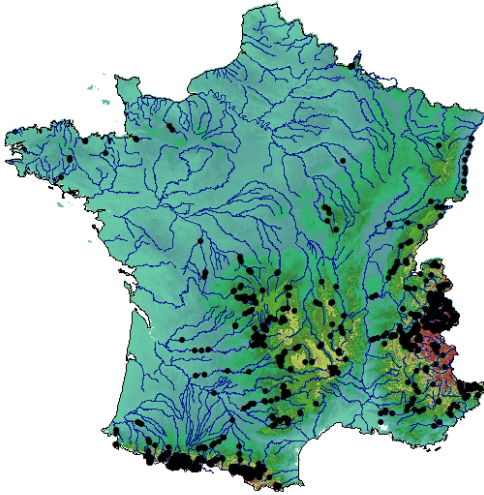
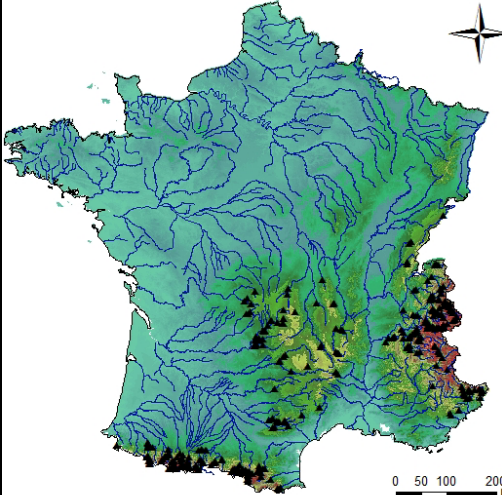
La cible écologique étant la truite, nous avons sélectionné les tronçons court-circuités situés en zone salmonicole sur la base de 4 critères : contexte piscicole, taille du bassin versant, module et pente. En premier lieu, l'ouvrage doit être situé en contexte salmonicole tel que défini par l'ONEMA (CSP, 2005): les limites des contextes piscicoles sont basées sur l'utilisation de données hydromorphologiques et physico-chimiques, interprétées par des méthodes de zonation classiques (Huet, 1959; Verneaux, 1977), conduisant à une typologie simplifiée à 3 niveaux : salmonicole, intermédiaire et cyprinicole. Les TCC situés en contexte salmonicole mais ayant un module supérieur à $40 \text{ m}^3/\text{s}$ ne sont pas retenus ; la truite n'y est en effet pas l'espèce dominante. Ces deux premiers critères nous ont permis de définir la limite aval des tronçons d'intérêt. Pour définir la limite amont, nous avons cherché à éliminer les milieux trop extrêmes (forte variabilité hydrologique et/ou forte énergie) : nous avons retenu comme critère de sélection une surface de bassin versant naturel supérieure à 5 km^2 et une pente inférieure à 15%.

• Construction d'une typologie des TCC salmonicoles retenus en fonction de leur cadre physique

Les variables retenues pour la construction de la typologie sont les suivantes :

1. le massif montagneux d'appartenance (Massif Central, Pyrénées ou Alpes), justifié par un contexte géographique global fortement discriminant d'un massif à l'autre, en termes de climat, de relief, de géologie, et de régime hydro-sédimentaire associé ; le cadre physique qui en découle est lui aussi différent,
2. le contexte géomorphologique, caractérisé par la combinaison pente/module :
 - la pente est obtenue pour l'ensemble des TCC sous SIG, à partir de l'altitude amont et aval de chaque TCC (extraite à partir d'un modèle numérique de terrain (MNT) de résolution 50m), et de sa longueur ; il s'agit donc de la pente moyenne du tronçon,
 - les données de module proviennent du référentiel de l'hydraulique d'EDF,

Tableau 1 . Localisation de l'ensemble des prises d'eau EDF et des TCC salmonicoles retenus dans l'étude. Le tableau présente respectivement pour les 2 ensembles les percentiles 0, 25, 50, 75 et 100% des caractéristiques principales des prises d'eau et du milieu où elles se situent.

	Prises d'eau (n = 959)					TCC salmonicoles sélectionnés (n = 281)				
										
Percentiles	Min	25%	Med	75%	Max	Min	25%	Med	75%	Max
Altitude (m)	13	453	909	1557	2660	156	601	926	1395	2460
Pente (%)						0.1	2.3	5.6	13.1	59.9
Module (m3/s)	0.002	0.255	1.24	10	1090	0.14	0.64	1.8	6	98
Capacité utile (hm3)	0	0	0	0.57	1030	0.0	0.0	0.0	0.1	224
Hauteur barrage (m)	0	0	3.5	13	160	0.0	0.0	4	11	160
Puissance max (MW)	0	6	20	54	1070	0.2	6	18	50	1070

3. la nature et la quantité de transport solide,

L'ensemble de la zone d'étude est catégorisée en 5 types de substrats dominants, caractérisés par des estimations des volumes de matériaux transitants (Figure 3 et Tableau 2) (d'après Poirel, 2007). Cette catégorisation est basée sur les hydroécorégions de rang 1 établies par Wasson *et al.* (2002).

4. le régime hydrologique

Le régime hydrologique des cours d'eau au droit des TCC est obtenu à partir d'estimation des débits moyens mensuels interannuels (Sauquet *et al.*, 2008), qui sont ensuite comparés à des hydrogrammes types (Figure 2).

Dans cette étude, le régime thermique n'a pas été pris en compte par manque de données disponibles pour décrire ce paramètre de façon homogène pour l'ensemble des TCC.

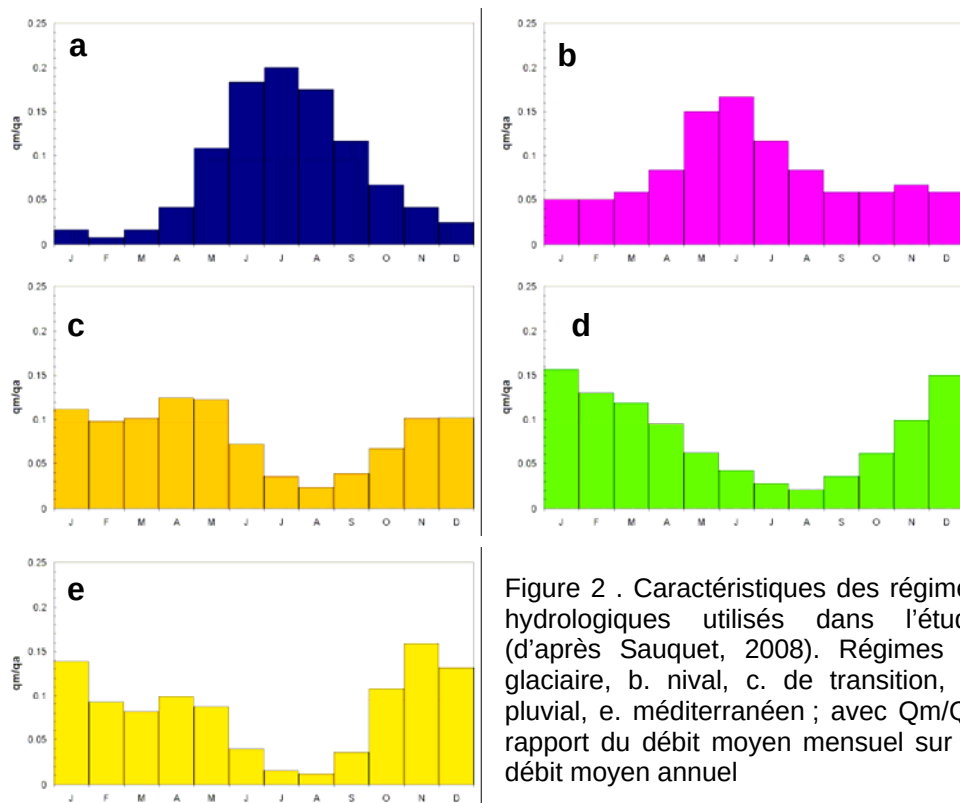


Figure 2 . Caractéristiques des régimes hydrologiques utilisés dans l'étude (d'après Sauquet, 2008). Régimes a. glaciaire, b. nival, c. de transition, d. pluvial, e. méditerranéen ; avec Q_m/Q_a rapport du débit moyen mensuel sur le débit moyen annuel

Sur la base des 4 variables citées précédemment, et dans l'ordre où elles ont été présentées, nous avons construit la typologie des TCC salmonicoles sélectionnés comme suit. Le premier niveau de distinction entre types est le massif d'appartenance. Ensuite nous avons cherché à définir pour chaque massif des groupes de TCC homogènes en terme d'hydromorphologie locale du cours d'eau. Nous avons utilisé pour cela des graphes représentant la pente en fonction du module, à partir desquels nous avons fixé des seuils pour ces 2 variables, afin de regrouper les TCC. Le transport solide a ensuite permis de distinguer les différents types alpins, tandis que le régime hydrologique a été utilisé pour discriminer les types pyrénéens et du Massif Central. Pour ces deux critères, nous avons parfois choisi de regrouper certaines modalités proches afin d'une part de limiter le nombre de types, et d'autre part de ne pas avoir des types trop faiblement représentés.

Tableau 2. Description des 5 types de substrat dominants dans la zone d'étude, auxquels correspondent des flux potentiels de matériaux grossiers, sables et MES (matières en suspension) exprimés en t/km²/an ; les HER (hydroécorégion) de rang 1 correspondant à chaque type sont indiquées. D'après Poirel, 2007.

	Type substrat dominant	Massif	Grossier	Sable	MES	HER1
1	Gros galets fortement colmatés	Alpes Internes (cristallines et schisteuses)	100	50	500	Alpes internes
2	Graviers Galet peu colmatés	Préalpes Nord-Jura (marno-calcaires)	50	10	100	Jura - Préalpes du Nord
3	Substratum et graviers galets fortement colmatés	Préalpes Sud (marno-calcaires)	50	10	1000	Préalpes du Sud
4	Blocs et sables	Pyrénées (cristallines)	10	100	50	Pyrénées
5	Cailloutis et sables	Massif Central Granitique (cristallines)	10	50	50	Massif central nord - Massif Central Nord - Cévennes

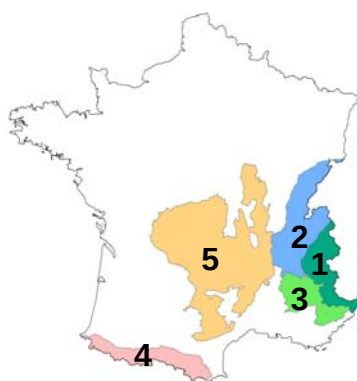


Figure 3. Localisation des 5 types de substrat décrit dans le tableau 2

• Description des types obtenus

Chacun des types obtenus est décrit à l'aide de variables permettant de caractériser le cadre physique et le contexte géographique :

- l'altitude, obtenue pour chaque TTC à partir du référentiel de l'hydraulique d'EDF ; elle indique l'altitude du point le plus amont du TTC,
- le rang de Strahler, qui caractérise la situation de chaque TTC le long du réseau hydrographique ; il est obtenu sous SIG par croisement entre la carte des TTC et la carte du réseau hydrographique français ordonné selon la méthode de Strahler,
- la largeur de fond de vallée alluvial LFDV (lit majeur), qui complète le module et la pente pour décrire la géomorphologie du tronçon ; cette variable estimée par SIG, à partir de cartes géologiques, est définie par la couche des alluvions modernes (Valette *et al.*, 2008). Pour chaque TTC, des perpendiculaires à l'écoulement sont tracées tous les 100m sous SIG, de façon à obtenir une valeur de largeur de fond de vallée par perpendiculaire. La valeur retenue pour un TTC est la médiane de toutes les valeurs le concernant,
- le % de roche à faible charge ionique dans le bassin versant du TTC (bassin versant à l'exutoire du TTC). Cette variable permet d'évaluer la capacité du bassin versant à produire des eaux pauvres en carbonates, et donc d'apprécier le degré de productivité potentielle du tronçon. Pour chaque TTC, la surface de roches à faible charge ionique est déterminée sous SIG par croisement du bassin versant et de la couche géologique donnant la répartition en 3 classes des roches en fonction de la composition chimique des eaux qui les traversent. Ces 3 classes sont issues des travaux de Wasson *et al.* (2002), basés sur les résultats de Meybeck (1986),
- la densité de drainage dans le bassin versant du TTC. Cette variable indique la densité du réseau hydrographique dans le bassin versant intermédiaire (bassin versant qui alimente le TTC, ne comprenant pas le bassin versant en amont de la prise d'eau) ; elle est exprimée en km de réseau par km de bassin versant. Elle permet une évaluation de la capacité de refuge offerte aux poissons du TTC, ainsi que le degré de reconstitution du cours d'eau (en termes de flux liquide et solide). Pour la calculer, nous avons déterminé la longueur totale de réseau hydrographique dans le bassin versant intermédiaire, à laquelle nous avons soustrait la longueur du TTC ; cette valeur est ensuite divisée par la surface du bassin versant intermédiaire,
- la longueur du TTC, qui permet d'évaluer l'empreinte de l'ouvrage. Cette variable est obtenue par calcul automatique sous SIG, à partir de la couche des TTC,

- le type d'occupation du sol dominant (en surface) dans le bassin versant du TCC. Cette variable est obtenue par croisement sous SIG du bassin versant de chaque TCC avec la couche CORINE Land Cover (CLC 2006, Service de l'Observation et des Statistiques)

- **Description de la variabilité des caractéristiques des ouvrages au sein de chaque type de TCC salmonicole**

Les variables retenues pour décrire l'impact potentiel de chaque ouvrage de prise d'eau représentent 2 types de perturbation : la modification du régime hydro-sédimentaire et la fragmentation du réseau hydrographique (Tableau 3).

Tableau 3. Perturbations potentielles engendrées par la présence et le fonctionnement des prises d'eau, paramètres retenus pour évaluer le degré de perturbation attendue

Type de perturbation	Variable retenue
Modification du régime hydro-sédimentaire	Hauteur du barrage (m)
	Degré de reconstitution du débit en fin de TCC (%)
Fragmentation du milieu	Hauteur du barrage (m)
	Densité d'ouvrages (nb/km cours d'eau)

Ces variables ont été obtenues comme suit :

- la hauteur de barrage provient du référentiel de l'hydraulique d'EDF,
- le degré de reconstitution du débit en fin de TCC : il est exprimé par la proportion de bassin versant dit « influencé » par rapport au bassin versant total à l'exutoire du TCC (exprimée en %) ; plus la valeur est proche de 1, et moins le degré de reconstitution est élevé,
- la densité d'ouvrages dans le bassin versant : elle est évaluée par le rapport du nombre total d'ouvrages ou seuils sur la longueur totale du réseau hydrographique dans le bassin versant ; elle est exprimée en nombre d'ouvrages par km de cours d'eau.

La modification par les ouvrages de la qualité d'eau à l'aval (température, physico-chimie) n'a pas été prise en compte dans cette étude.

RESULTATS

- **Construction d'une typologie des TCC salmonicoles en fonction de leur cadre physique**

Compte-tenu des critères que nous avons retenus, 281 TCC situés en rivière à truite ont été sélectionnés. 38% d'entre eux sont situés dans les Alpes, 36% dans les Pyrénées et 26% dans le Massif Central. Ils représentent respectivement 27%, 41% et 41% de l'ensemble des ouvrages localisés dans ces 3 massifs.

15 types de cadres physiques ont pu être définis sur la base des éléments de discrimination choisis (Figure 4). Ces types se distinguent les uns des autres par leur massif d'appartenance, leur hydromorphologie et leur régime hydro-sédimentaire. Le massif des Alpes regroupe le plus grand nombre de types distincts (6), car c'est d'une part le massif où le nombre de tronçons est le plus important, et d'autre part le massif le plus divers. A l'opposé, le Massif Central possède le nombre de types le plus faible (4) ; on y trouve la plus faible proportion de TCC sur l'ensemble des 3 massifs étudiés, mais c'est aussi le massif le plus homogène en

terme de cadres physiques rencontrés. Un seul et même type y est prépondérant (type H, n=47 soit 12,5% de l'ensemble des TCC). Certains types sont au contraire très peu représentés, comme les groupes F, J et K qui regroupent chacun 5 individus.

Les critères de pente et de module définis pour chaque massif sont différents d'un massif à l'autre, mais globalement homogènes (respectivement 5.5%, 7% et 6% ; 15 m³/s, 10 m³/s et 14 m³/s).

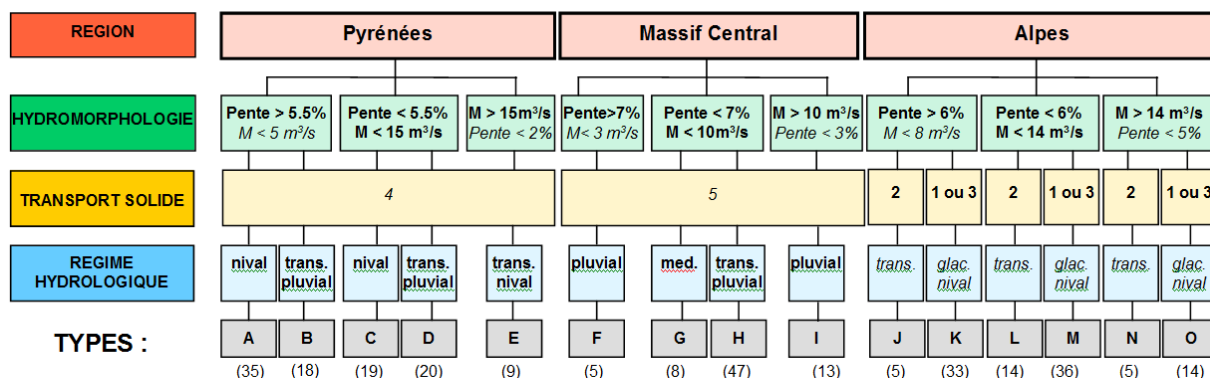


Figure 4. Schéma d'obtention de la typologie des TCC salmonicoles. En gras sont représentés les critères ayant permis la discrimination des groupes, en italique les informations complémentaires. Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de TCC affectés à chaque type.

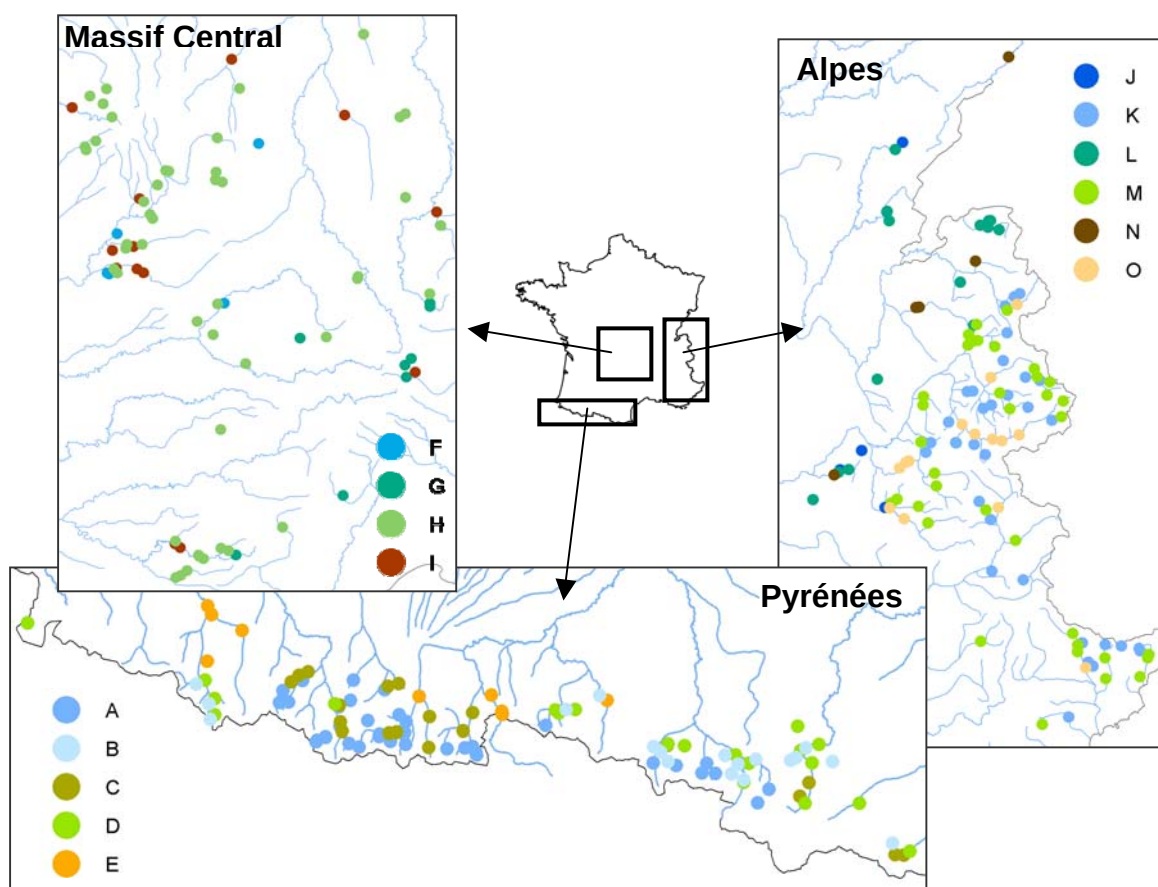


Figure 5. Localisation des types de cadres physiques obtenus dans chacune de leur région d'appartenance

La Figure 5 donne les cartes de répartition spatiale des types de cadres physiques de TCC obtenus. On remarque que la composante altitudinale est marquée pour les types pyrénéens. Dans le Massif Central, un type est prédominant (type H).

• Description des types obtenus

Dans l'ensemble, il subsiste une variabilité de caractéristiques plus locales des TCC aux sein des types constitués (Tableau 4). Dans les Pyrénées, l'altitude des TCC diminue lorsqu'ils appartiennent à des types caractérisés par une pente plus faible et un module plus important ; il en est de même pour la largeur du fond de vallée qui elle augmente. On observe donc un gradient altitudinal fort. Ceci est beaucoup moins marqué pour les deux autres massifs : on peut y trouver des TCC situés à haute altitude et pourtant appartenant à des types à faible pente et module important.

Concernant le potentiel « carbonates » des eaux des TCC, les types du Massif Central sont globalement ceux aux eaux les plus pauvres, ceux des Pyrénées sont légèrement plus riches et ceux des Alpes sont au contraire plutôt chargés ioniquement. Plus particulièrement les types F et H sont caractérisés par des eaux très pauvres, donc *a priori* peu productives ; à l'opposé, les types appartenant aux Préalpes du Nord possèdent des eaux potentiellement très productives car riches en carbonates.

Tableau 4. Description du cadre physique et du contexte géographique des 15 types obtenus (moyenne $\pm$ écart type)

Massif	Types	Altitude (m)	Strahler	LFDV (m)	% roches à faible charge ionique	Densité de drainage (km/km ²)	Longueur (m)	Type d'occupation du sol dominant
PYRENEES	A	1504 $\pm$ 449	1.7 $\pm$ 0.7	109 $\pm$ 70	44 $\pm$ 42	0.16 $\pm$ 0.28	2172 $\pm$ 1688	Espaces ouverts
	B	373 $\pm$ 94	5.2 $\pm$ 0.4	2104 $\pm$ 2376	50 $\pm$ 25	0.43 $\pm$ 0.34	4312 $\pm$ 2774	Forêts et arbustes
	C	1385 $\pm$ 374	2 $\pm$ 0.7	123 $\pm$ 57	84 $\pm$ 24	0.47 $\pm$ 0.59	4446 $\pm$ 3211	Forêts et arbustes
	D	1075 $\pm$ 274	1.8 $\pm$ 0.6	131 $\pm$ 92	86 $\pm$ 22	0.22 $\pm$ 0.27	2804 $\pm$ 2223	Forêts
	E	923 $\pm$ 277	3.3 $\pm$ 0.8	254 $\pm$ 206	76 $\pm$ 12	0.45 $\pm$ 0.31	5924 $\pm$ 3361	Forêts et arbustes
MASSIF CENTRAL	F	733 $\pm$ 270	2.9 $\pm$ 0.9	203 $\pm$ 151	79 $\pm$ 26	0.4 $\pm$ 0.3	4212 $\pm$ 3093	Agriculture de faible intensité
	G	441 $\pm$ 157	3.7 $\pm$ 0.5	386 $\pm$ 479	54 $\pm$ 33	0.42 $\pm$ 0.33	4183 $\pm$ 4544	Forêts et arbustes
	H	545 $\pm$ 213	2.4 $\pm$ 0.5	113 $\pm$ 30	94 $\pm$ 9	0.36 $\pm$ 0.56	1670 $\pm$ 1135	Forêts et agriculture de faible intensité
	I	783 $\pm$ 254	3.1 $\pm$ 0.4	199 $\pm$ 173	63 $\pm$ 35	0.58 $\pm$ 0.41	9827 $\pm$ 3985	Forêts et agriculture de faible intensité
ALPES	J	610 $\pm$ 192	2.6 $\pm$ 1	157 $\pm$ 164	92 $\pm$ 17	0.37 $\pm$ 0.4	7936 $\pm$ 7863	Forêts
	K	376 $\pm$ 81	3.7 $\pm$ 0.9	107 $\pm$ 57	82 $\pm$ 17	0.78 $\pm$ 0.2	8090 $\pm$ 7790	Espaces ouverts
	L	664 $\pm$ 114	2.4 $\pm$ 1.1	81 $\pm$ 14	2 $\pm$ 4	0 $\pm$ 0	1805 $\pm$ 1943	Forêts
	M	1378 $\pm$ 437	2.4 $\pm$ 0.9	140 $\pm$ 118	29 $\pm$ 34	0.48 $\pm$ 0.32	5080 $\pm$ 3097	Espaces ouverts, forêts et arbustes
	N	632 $\pm$ 164	2.7 $\pm$ 1.1	109 $\pm$ 111	0 $\pm$ 0	0.21 $\pm$ 0.26	3042 $\pm$ 2108	Forêts
	O	957 $\pm$ 539	3.1 $\pm$ 1	171 $\pm$ 102	32 $\pm$ 27	0.54 $\pm$ 0.29	5928 $\pm$ 3251	Espaces ouverts

La densité de drainage est dans l'ensemble très variable au sein de chaque type. On peut cependant noter qu'elle est globalement plus élevée dans les Pyrénées sauf pour le type B. Dans les Alpes, elle semble être particulièrement faible pour les types situés dans les Préalpes du Nord.

La longueur totale du linéaire influencé par les TCC pris en compte dans cette étude est de 1541 km, répartie de façon quasi-égale entre les 3 massifs : 565 km pour le Massif Central, 441 km pour les Pyrénées, et 535 km pour les Alpes. Cependant le Massif Central comporte moins de TCC (26% des 375 TCC), et c'est dans ce massif que le linéaire influencé est le plus important ; les TCC y sont en effet plus longs. Dans les Alpes encore une fois, les types Préalpes du Nord se distinguent des autres types, avec des longueurs de TCC plutôt plus faibles.

• Description de la variabilité des ouvrages au sein de chaque type de TCC salmonicole

Globalement, les ouvrages sont très variés au sein d'un même type de cadre physique au regard des trois paramètres retenus pour les décrire (Figure 6). On peut tout de même noter que les TCC du Massif Central sont dans l'ensemble associés à des ouvrages de grande taille. Les ouvrages les plus importants sont cependant situés dans les Alpes. De plus, toujours dans les Alpes, les ouvrages des types J, L et N (Préalpes du Nord) sont de petite taille, la reconstitution du débit le long de leur TCC est partielle et les densités d'ouvrages sont élevées. Dans les Pyrénées, on observe de nouveau un gradient, pour le degré de reconstitution du débit le long du TCC : plus le TCC appartient à un type à pente forte et module faible, et plus le degré de reconstitution est élevé.

DISCUSSION

Notre étude a permis de définir 15 types de cadres physiques pour les TCC salmonicoles sélectionnés. A notre connaissance, ces résultats donnent une première vision d'ensemble claire et quantifiée des différents types de cadres physiques dans lesquels sont implantés les tronçons à débit réservé français, les types ayant été créés à partir de variables choisies pour leur intérêt comme cadre d'habitat aquatique. Malgré la complexité de certains schémas hydrauliques français, nous avons délimité l'empreinte longitudinale de chaque TCC afin de pouvoir au mieux quantifier nos résultats, en nous reposant sur des critères les plus pertinents possibles, appliqués individuellement à chacun des tronçons retenus. La littérature n'offre que peu de points de comparaison, car les études qui s'intéressent à l'empreinte longitudinale des TCC se limite souvent à l'étude de l'évolution de l'impact en aval du barrage perturbateur en quelques points du tronçon régulé du fait des difficultés d'échantillonnage (Jakob et al., 2003; Sabaton et al., 2004), mais ne quantifie pas la distance à laquelle l'ouvrage est encore considéré comme ayant un impact significatif (Brandt, 2000; Growns et al., 2009). Par le passé, d'autres études ont cherché à dresser une typologie des aménagements hydroélectriques français. Cependant ces approches ont souvent été partielles : Vivian (1986) et Peiry et Marnezy (2000) se sont limités aux ouvrages alpins et à leur impact sur l'hydrologie du massif. Grégoire (1982) a construit une typologie des 185 retenues hydroélectriques françaises les plus significatives (capacité utilise de plus de 1 hm³). Son objectif était de construire une typologie des retenues basée sur les caractéristiques physiques connues pour leur action sur l'évolution de la qualité de l'eau. Il s'agit donc d'une approche bien différente de la nôtre, puisque l'objet étudié est la retenue et non le tronçon régulé en aval, et qu'elle concerne l'ensemble du territoire français, et non les seules zones à truites. Notre étude permet donc de dresser un panorama vraiment original des TCC français en zone salmonicole,

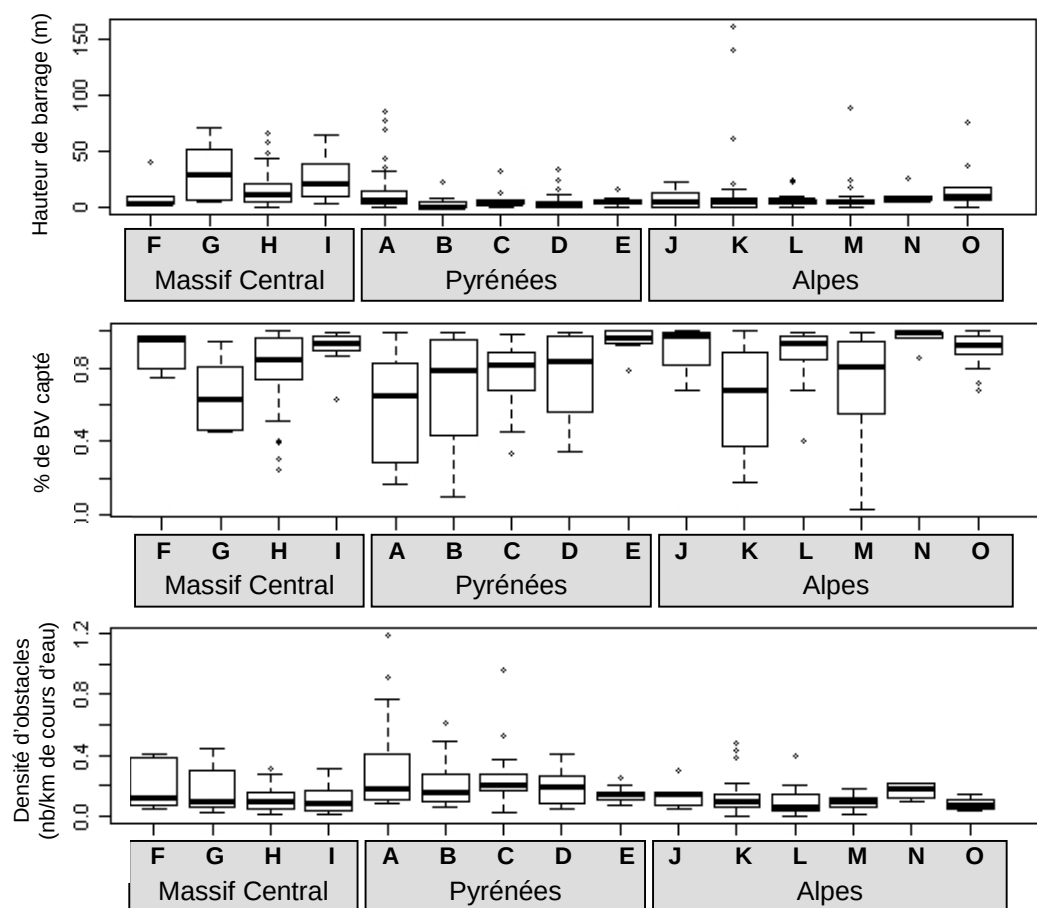


Figure 6. Variabilité des 3 variables représentant l'impact potentiel des ouvrages (hauteur de barrage en m, degré de reconstitution du débit en fin de TCC exprimé en % de BV influencé sur l'ensemble du BV du TCC, et densité d'ouvrages en nombre d'ouvrages par km² de bassin versant de TCC) sous forme de boxplot par type de TCC

complet et d'ampleur puisqu'il concerne les 3 plus grands massifs montagneux du pays.

Au cours de travaux préliminaires, nous avons testé des méthodes de classification automatique pour construire notre typologie, mais sans succès. En effet, la très grande diversité des ouvrages et des milieux physiques dans lesquels ils s'insèrent rend difficile la discrimination de groupes homogènes de façon satisfaisante. Même en limitant les variables aux déterminants physiques essentiels, les types obtenus n'étaient pas homogènes ; des TCC à la pente forte et au module faible étaient classés avec des TCC de pente faible et module important. C'est en fait la composante altitudinale qui gouvernait la formation des types. Notre choix s'est donc porté sur une classification manuelle, toujours en ne retenant que les déterminants physiques majeurs. Une variable d'intérêt cependant n'a pu être prise en compte dans la construction des différents types, il s'agit du régime thermique des tronçons. Or l'importance du rôle de ce facteur sur les peuplements aquatiques n'est plus à démontrer aujourd'hui (Patrick, 1974; Markarian, 1980; Jensen, 1990; Ebersole *et al.*, 2003), y compris en tronçon régulé (Lessard and Hayes, 2003; Jackson *et al.*, 2007). Ne disposant pas de mesures homogènes sur un échantillon de sites aussi important, nous pensons malgré tout tenir indirectement compte de ce facteur par la région d'appartenance d'une part, étant donné que les 3 massifs de notre étude ont des climats et des gammes d'altitudes en partie distincts ; et par la taille du cours d'eau d'autre part, qui conditionne en partie le régime thermique des cours d'eau.

Sur l'ensemble des tronçons étudiés, certains peuvent être proches de par leurs propriétés morphologiques tout en appartenant à différents massifs. Cependant, du fait de régimes hydro-sédimentaires fort différents d'une région à l'autre, il n'existe pas de type qui regrouperait des TCC localisés dans différents massifs. Un seul TCC (rattaché à la prise d'eau de Navacelles) situé dans le Massif Central calcaire, est plus proche des tronçons des Préalpes du Nord et pourrait être intégré au type K ; il s'agit cependant d'un cas très particulier. Par ailleurs, les types obtenus, s'ils sont globalement homogènes d'un point de vue géomorphologie et régime hydrosédimentaire, n'en sont pas moins variés d'un point de vue du contexte géographique environnant (altitude, largeur de fond de vallée, trophie). En outre la répartition des tronçons par type est très inégale, comme c'est souvent le cas pour des typologies de ce genre (Grégoire, 1982; Kolada *et al.*, 2005). Les types de cadres géographiques obtenus ne semblent pas correspondre à des types d'ouvrages donnés. En effet, nous avons observé une variabilité importante des caractéristiques des ouvrages (en terme d'impact potentiel) pour un type donné. On peut donc s'attendre à une variabilité également importante des impacts dans chaque type, même si le cadre physique inhérent à chaque type fournira une base pertinente pour évaluer les impacts potentiels. Il semble cependant possible de dresser quelques lignes forces régionales. Les types du Massif Central regroupent des TCC situés à l'aval d'ouvrages de taille importante, dont l'influence est forte (degré de reconstitution faible) mais dont la densité est plus faible que dans les autres massifs. Les types des Pyrénées semblent être gouvernés par un gradient altitudinal marqué : le type aux plus fortes contraintes (pente et altitude élevées, module faible) est celui où les ouvrages aux plus grandes tailles coexistent avec de nombreux petits ouvrages, où ils sont plus denses mais où le degré de reconstitution du débit est globalement le meilleur. Ensuite, plus l'altitude moyenne des types diminue et plus ils correspondent à de petits ouvrages dont la densité est plus faible, avec un degré de reconstitution plus faible également (mais tout de même avec une forte variabilité). Dans les Alpes, les ouvrages des types situés dans les Préalpes du Nord se distinguent nettement (petits ouvrages, reconstitution du débit très partiel à l'aval) ; en revanche les ouvrages des autres types alpins sont beaucoup plus variés.

Au regard de notre objectif initial, nos résultats devraient permettre de construire un raisonnement de type risque potentiel d'impact de l'ouvrage en fonction du type de TCC, c'est-à-dire un risque qui se surimpose à des forçages physiques naturels préexistants définis par le type d'appartenance.

REFERENCES

- Assani, A. A., E. Stichelbout, et al. (2006). "Comparison of impacts of dams of the annual maximum flow characteristics in three regulated hydrologic regimes in Quebec (Canada)." Hydrological Processes.
- Baran, P., M. Delacoste, et al. (1995). "Effects of reduced flow on brown trout (*Salmo trutta* L.) populations downstream dams in French Pyrenees." Regulated Rivers: Research and Management **10**: 347-361.
- Brandt, S. A. (2000). "Classification of geomorphological effects downstream of dams." Catena **40**(4): 375-401.
- Burke, M., K. Jorde, et al. (2009). "Application of a hierarchical framework for assessing environmental impacts of dam operation: Changes in streamflow, bed mobility and recruitment of riparian trees in a western North American river." Journal of Environmental Management **90**(Supplement 3): S224-S236.
- Cattanéo, F. (2002). Influence de l'hydrologie sur les populations et assemblages piscicoles : mythes et réalités. Toulouse, Université Toulouse III: 320.

- Collier, K. J. (2002). "Effects of flow regulation and sediment flushing on instream habitat and benthic invertebrates in a New Zealand river influenced by a volcanic eruption." River Research and Applications **18**(3): 213-226.
- CSP (2005). Réseau d'Observation du Milieu (ROM). Synthèse nationale des données sur l'état des contextes piscicoles, Conseil Supérieur de la Pêche, Direction Scientifique et Technique: 27 p.
- Ebersole, J. L., W. J. Liss, et al. (2003). "Thermal heterogeneity, stream channel morphology, and salmonid abundance in northeastern Oregon streams." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **60**(10): 1266-1280.
- Graf, W. (2006). "Downstream hydrologic and geomorphic effects of large dams on American rivers." Geomorphology **79**: 336-360.
- Grégoire, A. (1982). "Contribution à l'étude hydrobiologique d'une rivière aménagée : le Verdon. Les lacs de barrage et les tronçons de cours d'eau à débit régulé." Cahier du Laboratoire d'Hydrobiologie de Montereau **13**: 1-172.
- Growns, I., I. Reinfelds, et al. (2009). "Longitudinal effects of a water supply reservoir (Tallowa Dam) on downstream water quality, substrate and riffle macroinvertebrate assemblages in the Shoalhaven River, Australia." Marine and Freshwater Research **60**(6): 594-606.
- Herbst, D. (2001). "Gradients of salinity stress, environmental stability and water chemistry as a templet for defining habitat types and physiological strategies in inland salt waters." Hydrobiologia **466**(1): 209-219.
- Huet, M. (1959). "Profiles and biology of western European streams as related to fish management." Transactions of the American Fisheries Society **88**: 155-163.
- Hynes, H. B. N. (1970). The ecology of running waters. Liverpool GBR, Liverpool University Press.
- Jackson, H. M., C. N. Gibbins, et al. (2007). "Role of discharge and temperature variation in determining invertebrate community structure in a regulated river." River Research and Applications **23**: 651-669.
- Jakob, C., C. T. Robinson, et al. (2003). "Longitudinal effects of experimental floods on stream benthos downstream from a large dam." Aquatic Sciences **65**(3): 223-231.
- Jensen, A. J. (1990). "Growth of young migratory Brown trout *Salmo trutta* correlated with water temperature in Norwegian rivers." Journal of Animal Ecology **59**(2): 603-614.
- Kolada, A., H. Soszka, et al. (2005). "Abiotic typology of Polish lakes." Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters **35**(3): 145-150.
- Lessard, J. L. and D. B. Hayes (2003). "Effects of elevated water temperature on fish and macroinvertebrate communities below small dams." River Research and Applications **19**(7): 721-732.
- Markarian, R. K. (1980). "A study of the relationship between aquatic insect growth and water temperature in a small stream." Hydrobiologia **75**: 81-95.
- Meybeck, M. (1986). "Composition chimique des ruisseaux non pollués de France." Bulletin de la Société Géologique de France **39**(1): 3-77.
- Ovidio, M., H. Capra, et al. (2008). "Regulated discharge produces substantial demographic changes on four typical fish species of a small salmonid stream." Hydrobiologia **609**: 59-70.
- Patrick, R. (1974). Effects of abnormal temperatures on algal communities. Thermal Ecology, Augusta (Georgia), U.S Atomic Energy Commission.
- PEIRY, J.-L. and A. MARNEZY (2000). Les barrages et réservoirs hydroélectriques des Alpes Françaises et leurs impacts sur les cours d'eau. Les régions françaises face aux extrêmes hydrologiques : gestion des excès et de la pénurie 191-209.
- Petts, G. E. (1984). Impounded rivers. Perspectives for Ecological Management. Chichester, John Wiley & Sons.
- Poff, L. N. and J. Ward (1990). "Physical habitat template of lotic systems: Recovery in the context of historical pattern of spatiotemporal heterogeneity." Environmental Management **14**(5): 629-645.
- Poff, N. L., J. D. Allan, et al. (1997). "The natural flow regime. A paradigm for river conservation and restoration." BioScience **47**(11): 769-784.
- Poff, N. L. and D. D. Hart (2002). "How dams vary and why it matters for the emerging science of dam removal." Bioscience **52**(8): 659-668.

- Poff, N. L. and J. V. Ward (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**: 1805-1818.
- Poff, N. L. and J. K. H. Zimmerman (2009). "Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows." Freshwater Biology **55**(1): 194-205.
- Poirel, A. (2007). Gestion des aménagements hydrauliques en fonction du transit sédimentaire. Colloque Hydroécologie, Tours, France.
- Richter, B. D., J. V. Baumgartner, et al. (1996). "A method for assessing hydrologic alteration within ecosystems." Conservation Biology **10**(4): 1163-1174.
- Sabaton, C., Y. Souchon, et al. (2004). "The "Guaranteed Flow Working Group ": A french evaluation of microhabitat component of IFIM based on habitat and brown trout population monitoring." Hydroécologie Appliquée **14**(1): 245-270.
- Sauquet, E., L. Gottschalk, et al. (2008). "Estimating mean monthly runoff at ungauged locations : an application to France." Hydrology Research **39**(5-6): 403-423.
- Southwood, T. R. E. (1977). "Habitat, the templet for ecological strategies?" Journal of Animal Ecology **46**(16): 337-365.
- Southwood, T. R. E. (1988). "Tactics, strategies and templets." Oikos **52**(1): 3-18.
- Strahler, A. N. (1957). "Quantitative analysis of watershed geomorphology." Transactions of the American Geophysical Union **38**(6): 913-920.
- Townsend, C. R., S. Doledec, et al. (1997). "Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: A test of habitat templet theory." Freshwater Biology **37**(2): 367-387.
- Townsend, C. R. and A. G. Hildrew (1994). "Species traits in relation to a habitat templet for river systems." Freshwater Biology **31**(3): 265-275.
- Uehlinger, U., B. Kawecka, et al. (2003). "Effects of experimental floods of periphyton and stream metabolism below a high dam in the Swiss Alps (River Spöl)." Aquatic Sciences **65**(3): 199-209.
- Valette, L., A. Chandesris, et al. (2008). SYstème Relationnel d'Audit de l'Hydromorphologie des Cours d'eau : Principes et méthodes de la sectorisation hydromorphologique. Lyon, MEEDDAE: 22.
- Verneaux, J. (1977). "Ecologie : biotypologie de l'écosystème eau courante . Déterminisme approché de la structure biotypologique." Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris **284**(D): 77-79.
- Ward, J. V. and J. A. Stanford (1979). Ecological factors controlling zoobenthos with emphasis on thermal modification of regulated streams. The Ecology of Regulated Streams. J. V. Ward and J. A. Stanford. New York, Plenum Press: 35-56.
- Wasson, J. G., A. Chandesris, et al. (2002). Définition des Hydro-écorégions françaises métropolitaines. Approche régionale de la typologie des eaux courantes et éléments pour la définition des peuplements de référence d'invertébrés, Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Cemagref Lyon BEA/LHQ: 190.
- Wasson, J. G., A. Chandesris, et al. (2002). "Typology and reference conditions for surface water bodies in France: the hydro-ecoregion approach." TemaNord **566**: 37-41.
- Wissinger, S. A., H. Greig, et al. (2009). "Absence of species replacements between permanent and temporary lentic communities in New Zealand." Journal of the North American Benthological Society **28**(1): 12-23.

ANNEXES

Annexe 1 : Caractéristiques des 53 stations de suivi piscicole

Caractéristiques générales

Station	Code	Cours d'eau	X Lamb 2	Y Lamb 2	Massif	Longueur (m)	Largeur moyenne (m)
Adour au Pont d'Arteil	AD1	Adour	426205	1779460	PYR	79	8.7
Adour de Gripp	AG1	Adour de Gripp	426183	1772585	PYR	53	3.6
AP1	AP1	Adour de Payolle	431323	1773605	PYR	85	7.44
AP2	AP2	Adour de Payolle	430215	1774695	PYR	40	4.08
AP3	AP3	Adour de Payolle	429008	1776380	PYR	53	5.05
AP4	AP4	Adour de Payolle	428048	1778280	PYR	64	6.64
Adour du Tourmalet	AT1	Adour du Tourmalet	425405	1771665	PYR	50	4.05
Confluence Bruyante	AUD0	Aude	579540	1748440	PYR	118	7.53
Le Clat	AUD2	Aude	588896	1752211	PYR	100	11.5
Bes	BES	Bes	914113	1925847	ALP	210	7.73
Besbre	BESB	Besbre	708600	2114740	MC	150	6.1
Grézian	BEY0	Neste d'Aure	437650	1767910	PYR	184	15.1
Aval Arreau	BEY1	Neste d'Aure	438550	1770270	PYR	158	12.6
Ardengost	BEY2	Neste d'Aure	439300	1772600	PYR	149	14.8
Escalère	BEY3	Neste d'Aure	439710	1773790	PYR	195	11.1
Clarée	CLAR	Clarée	942912	2001843	ALP	310	11.1
Couze Pavin	COUZ	Couze Pavin	651945	2060420	MC	137	7.9
Dourbie	DOUR	Dourbie	692608	1897785	MC	165	12
Doux	DOUX	Doux	770003	2005430	MC	125	7.8
Drac Blanc	DRAC	Drac Blanc	910799	1976660	ALP	154	11
Saint Dalmas	FON0	Roya	1020893	1908007	ALP	99	9.1
Amont Scarassaoui	FON1	Roya	1019761	1905259	ALP	108	11.2
Aval Scarassaoui	FON2	Roya	1019351	1904936	ALP	66	12.1
Confluence Estaing	GA1	Gave d'Azun	396835	1778443	PYR	62	8.85
Aval Nouaux	GA2	Gave d'Azun	398118	1778978	PYR	82	8.53
Arriulat	GA3	Gave d'Azun	400530	1780495	PYR	62	10.93
Confluence Boularic	GA4	Gave d'Azun	393615	1777215	PYR	85	7.93
Aval Terre-nèze	GA5	Gave d'Azun	394210	1777645	PYR	60	9
Ger	GER	Ger	474680	1769432	PYR	105	6.4
Relais d'Espagne	GG1	Gave de Gavarnie	409510	1758090	PYR	88	10.4
Amont Pragnères	GG2	Gave de Gavarnie	409145	1759690	PYR	64	14.7
Camping Pain de Sucre	GG3	Gave de Gavarnie	408450	1753560	PYR	70	9.27
Gave d'Héas	GH1	Gave d'Héas	409880	1756705	PYR	65	9.25
Pont Neuf	LIG0	Lignon du Forez	721450	2077370	MC	124	8.2
Pont du Diable	LIG1	Lignon du Forez	724480	2078460	MC	148	8.8
Vaux	LIG2	Lignon du Forez	727310	2080140	MC	122	7.8
Astau	OO1	Neste d'Oo	449456	1753423	PYR	144	5.8
Amont village Oo	OO2	Neste d'Oo	449818	1754404	PYR	156.5	5.4
Aval Village Oo	OO3	Neste d'Oo	450407	1756895	PYR	171	5.81
Cirès	OUE1	Neste d'Oueil	450967	1762661	PYR	150.5	3.5
Mayrègne aval	OUE2	Neste d'Oueil	452838	1761308	PYR	140.4	4.3
St Paul d'Oueil	OUE3	Neste d'Oueil	453437	1759594	PYR	177.8	5.5
Reallon	REAL	Reallon	917384	1965170	ALP	161	6
Rebenty	REBE	Rebenty	575574	1757248	PYR	150	4.4
Basse Valette	ROIP1	Roizonne	877870	1999050	ALP	150	9
Maison Durand	ROIP2	Roizonne	877990	1996640	ALP	101	7
Senouire	SENO	Senouire	703480	2028950	MC	170	6.8
Couplan	STLA0	Neste d'Aure	427060	1756340	PYR	82	4.8
Confluence Rioumajou	STLA2	Neste d'Aure	432580	1757260	PYR	146	10.6
Carrière Mir	STLA3	Neste d'Aure	434290	1758530	PYR	124	7.7
Tech	TECH	Tech	603953	1711921	PYR	100	3.7
Truyère	TRUY	Truyère	694222	1969572	MC	185	2.8
Verdon	VERD	Verdon	942540	1917390	ALP	136	12.1

Annexe 1 (suite)

Caractéristiques géographiques et physiques

Code	Altitude (m)	Pente moyenne (%)	BV drainé (km²)	Module naturel (m³/s)	Distance à la source (km)	Rang de Strahler
AD1	735	1.1	145	3.46	17.6	3
AG1	1089	4.5	47	1.28	8.3	2
AP1	1075	1.8	53	1.21	8.8	3
AP2	1000	2.3	63	1.26	10.5	3
AP3	920	2.6	71	1.44	13.2	3
AP4	815	3.3	76	1.44	15.5	3
AT1	1210	8.1	27	0.57	6.2	2
AUD0	800	5.0	264	5.35	35.2	4
AUD2	470	2.0	334	6.55	49.0	4
BES	980	1.0	124	0.12	15.0	3
BESB	535	1.5	60	0.94	14.0	3
BEY0	733	0.2	394	12.00	32.1	4
BEY1	715	0.7	555	16.55	35.3	4
BEY2	688	0.7	573	16.64	37.8	4
BEY3	688	2.4	605	16.98	39.3	4
CLAR	1370	0.7	192	4.73	28.0	3
COUZ	645	2.0	71	1.16	18.0	3
DOUR	1040	0.3	35	2.06	10.0	2
DOUX	420	1.1	173	2.20	20.0	3
DRAC	1290	2.7	79	2.94	13.0	3
FON0	630	3.7	254	6.64	17.0	3
FON1	493	3.1	273	7.27	21.0	3
FON2	483	3.2	278	7.36	22.0	3
GA1	660	2.9	113	4.11	21.5	4
GA2	600	2.0	198	7.42	23.2	4
GA3	460	2.5	207	7.63	27.2	4
GA4	841	1.1	101	3.98	18.0	4
GA5	830	1.7	103	4.03	17.2	4
GER	796	3.3	18	0.55	6.2	3
GG1	950	2.2	199	9.48	21.3	4
GG2	920	2.1	224	10.38	23.1	4
GG3	1215	2.4	86	4.78	16.0	4
GH1	995	3.6	84	3.76	12.9	3
LIG0	690	2.9	70	1.26	11.1	3
LIG1	560	3.5	117	2.11	15.6	3
LIG2	460	2.2	128	2.37	21.5	3
OO1	1129	2.0	35	0.80	8.1	2
OO2	1056	1.8	37	0.89	9.2	3
OO3	957	0.5	54	1.28	12.2	3
OUE1	1237	2.0	13	0.31	4.4	2
OUE2	1165	3.8	24	0.55	6.7	3
OUE3	1051	4.4	31	0.74	9.0	3
REAL	1465	5.7	30	0.47	2.0	2
REBE	716	0.6	68	1.13	12.0	3
ROIP1	870	2.5	76	2.59	15.4	3
ROIP2	740	4.0	86	3.09	18.3	3
SENO	820	1.5	84	0.87	22.0	3
STLA0	1155	7.5	77	2.50	16.1	3
STLA2	942	3.0	186	6.77	18.9	4
STLA3	872	3.0	250	9.10	21.2	4
TECH	1200	10.0	10	0.50	3.0	1
TRUY	1320	0.4	8	0.13	4.0	2
VERD	1256	1.3	194	4.62	22.0	4

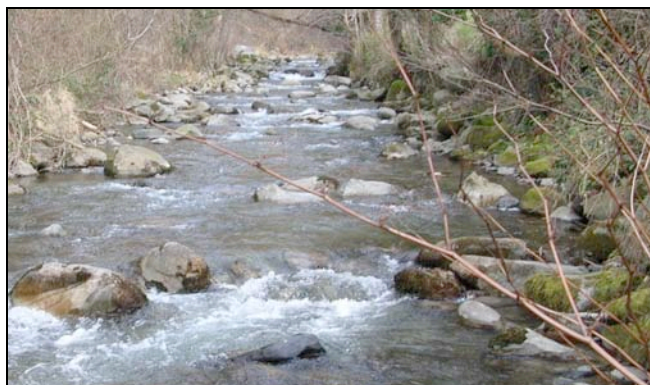
Annexe 1 (suite)

Caractéristiques des stations en TCC

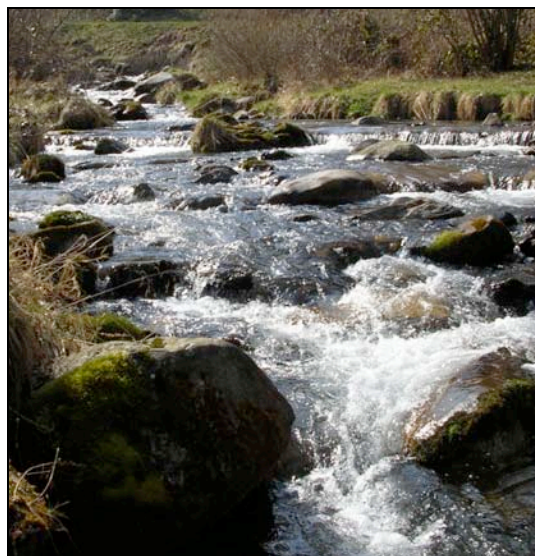
Code	Prise d'eau	Valeur du débit réservé (m ³ /s)	1/10° ou 1/40°
AD1	TCC de la prise de Campan à Gripp	0.7 du 01/06 au 15/09 et 0.075 du 16/09 au 31/05	10
AG1	TCC de la retenue d'Artigues	0.12	10
AP2	TCC de la prise d'eau de Pradilles	0.3 du 01/06 au 15/09 et 0.065 du 16/09 au 31/05	10
AP3	TCC de la prise d'eau de Pradilles	0.3 du 01/06 au 15/09 et 0.065 du 16/09 au 31/05	10
AP4	TCC de la prise d'eau de Pradilles	0.3 du 01/06 au 15/09 et 0.065 du 16/09 au 31/05	10
AT1	TCC de la retenue de Castillon	0.1 du 01/07 au 30/09 et 0.02 du 01/10 au 30/06	<10
AUD2	TCC de la prise d'eau de St Georges	0.192 avant 12/10/1998 et 0.630 depuis	10
BEY1	TCC de la prise d'eau d'Arreau	0.5 avant 22/10/1998, 1.5 après	<10 (M/13)
BEY2	TCC de la prise d'eau d'Arreau	0.5 avant 22/10/1998, 1.5 après	<10 (M/13)
BEY3	TCC de la prise d'eau d'Arreau	0.5 avant 22/10/1998, 1.5 après	<10 (M/13)
FON1	TCC de la prise d'eau de Fontan	0.2 avant 18/06/2003 et 0.62 depuis	10
FON2	TCC de la prise d'eau de Fontan	0.2 avant 18/06/2003 et 0.62 depuis	10
GA2	TCC de la prise d'eau de Nouaux	0.511 du 15/04 au 15/05 et 0.211 du 16/06 au 14/04	<10
GA3	TCC de la prise d'eau de Nouaux	0.511 du 15/04 au 15/05 et 0.211 du 16/06 au 14/04	<10
GA5	TCC de la prise d'eau de Terre-Nère	0.115	40
GG1	TCC de la prise d'eau de Gèdre	0.912	10
GG2	TCC de la prise d'eau de Gèdre	0.912	10
GH1	Fin de TCC	0.025 du 15/09 au 31/05, 0.050 du 01/06 au 14/09	<10
LIG1	TCC du barrage de Pontabouland	0.075 avant 15/10/1998 et 0.35 depuis	>10 (M/8)
LIG2	TCC du barrage de Vaux	0.085 avant 15/10/1998 et 0.27 depuis	<10 (M/12)
OO1	TCC de la prise d'eau du Lac d'Oo	0.131	10
OO2	TCC de la prise d'eau du Lac d'Oo	0.131	10
OO3	TCC de la prise d'eau du Lac d'Oo	0.131	10
ROIP2	TCC de la prise d'eau de la Valette	0.07 avant 01/03/1999 et 0.28 depuis	10
STLA2	TCC de la prise d'eau d'Eget	0.3 avant 22/10/1998, 0.6 après	10
STLA3	TCC de la prise d'eau d'Eget	0.3 avant 22/10/1998, 0.6 après	10

Annexe 2 : Photos des stations de suivi piscicole

Les stations pour lesquelles des photos sont disponibles sont présentées ici.



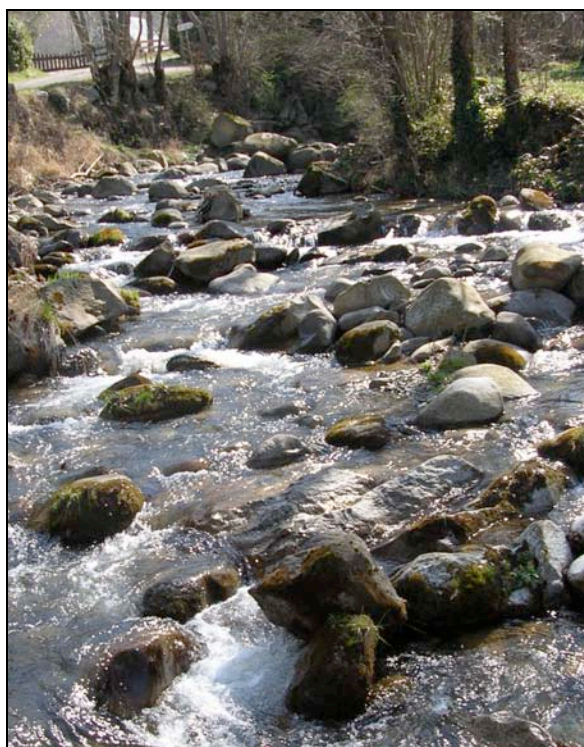
AD1 – Pont d'Arteil – Adour



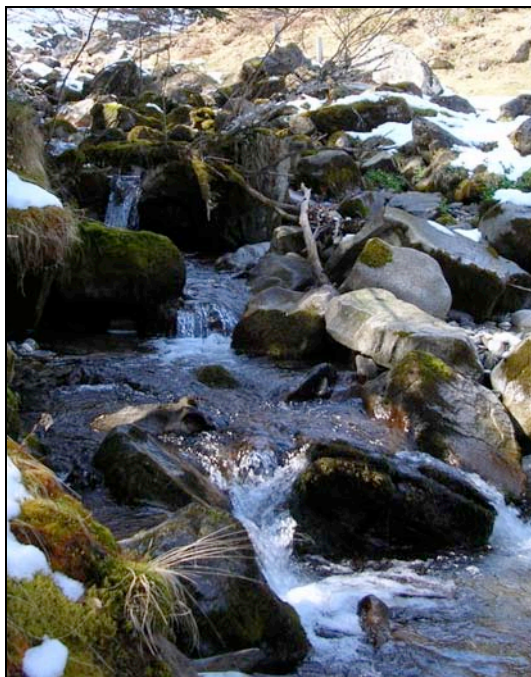
AG1 – Adour de Gripp



AP1 – Adour de Payolle



AP3 – Adour de Payolle



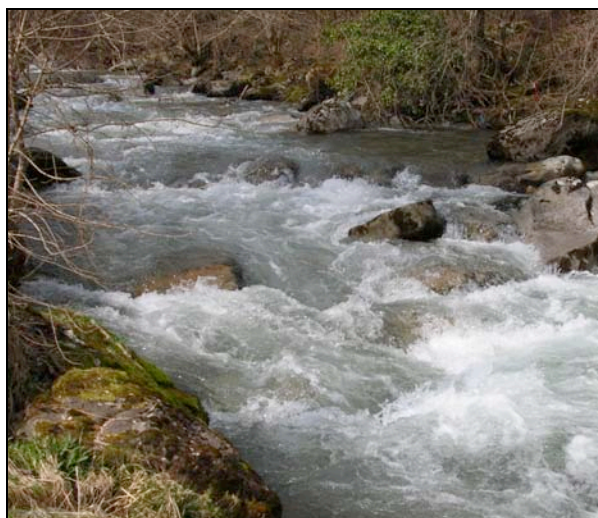
AT1 – Adour du Tourmalet



BEY0 – Grézian – Neste d'Aure



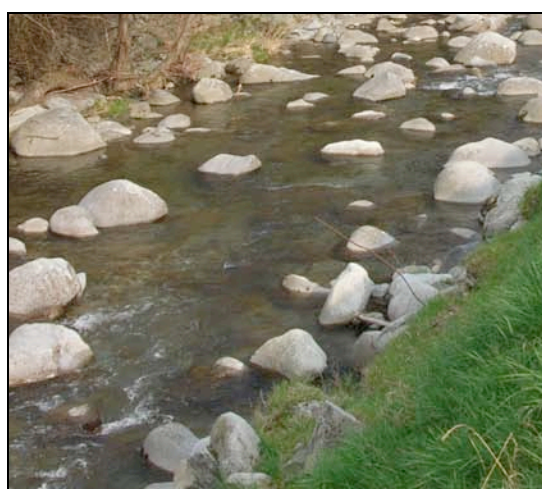
BEY1 – Aval Arreau – Neste d'Aure



GA1 – confluence Estaing – Gave d'Azun



GA2 – Amont Pragnères – Gave de Gavarnie



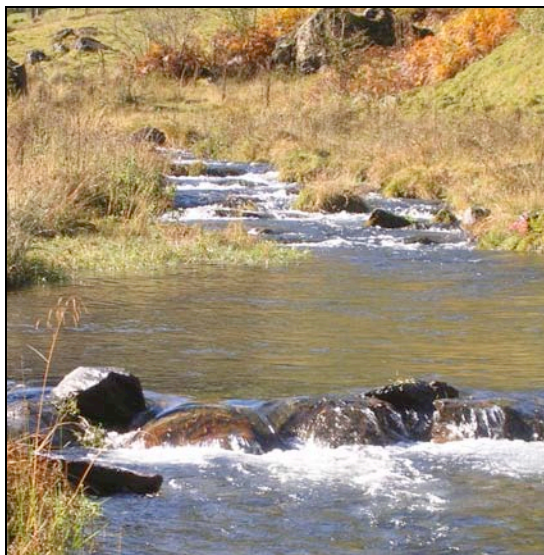
GA3 – Arrieulat – Gave d'Azun



GA5 – Aval Terre-Nère – Gave d’Azun



LIG1 – Pont du Diable – Lignon du Forez



OO1 – Astau – Neste d’Oo



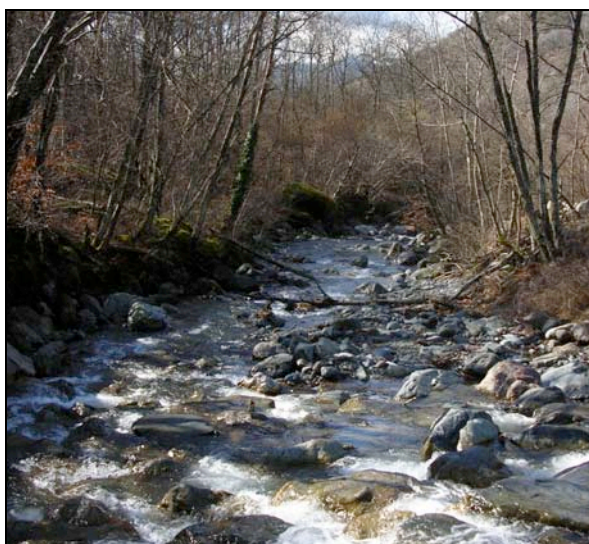
OO3 – Aval village Oo – Neste d’Oo



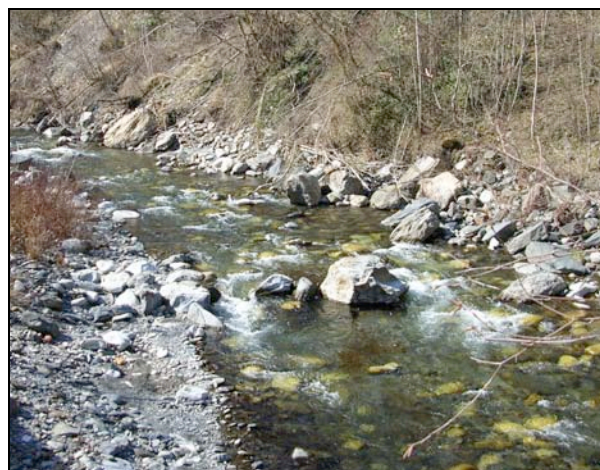
OUE2 – Mayrègne Aval – Neste d’Oueil



OUE3 – St Paul – Neste d’Oueil



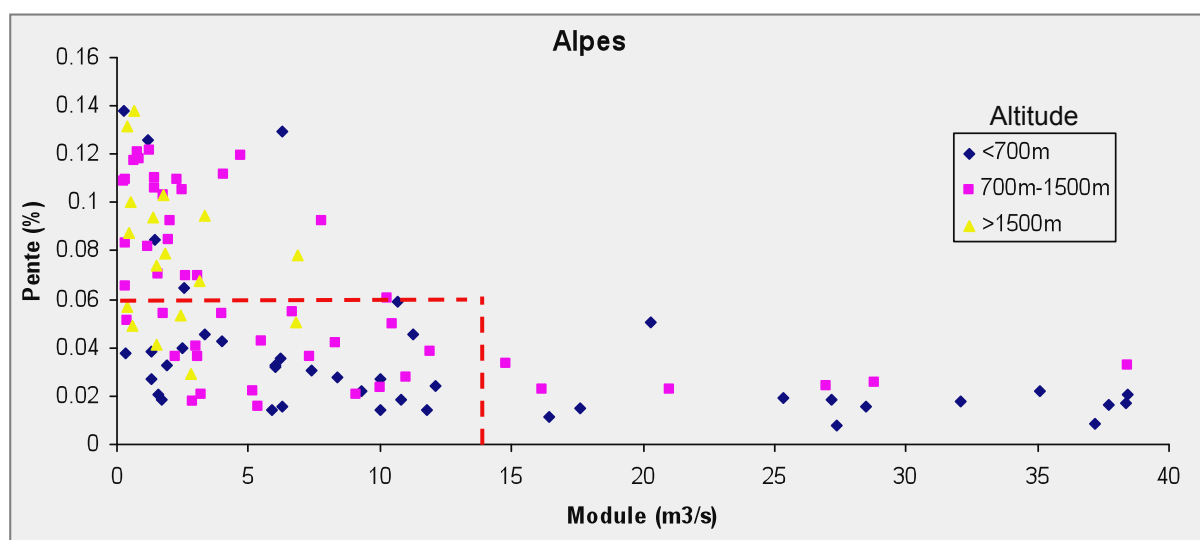
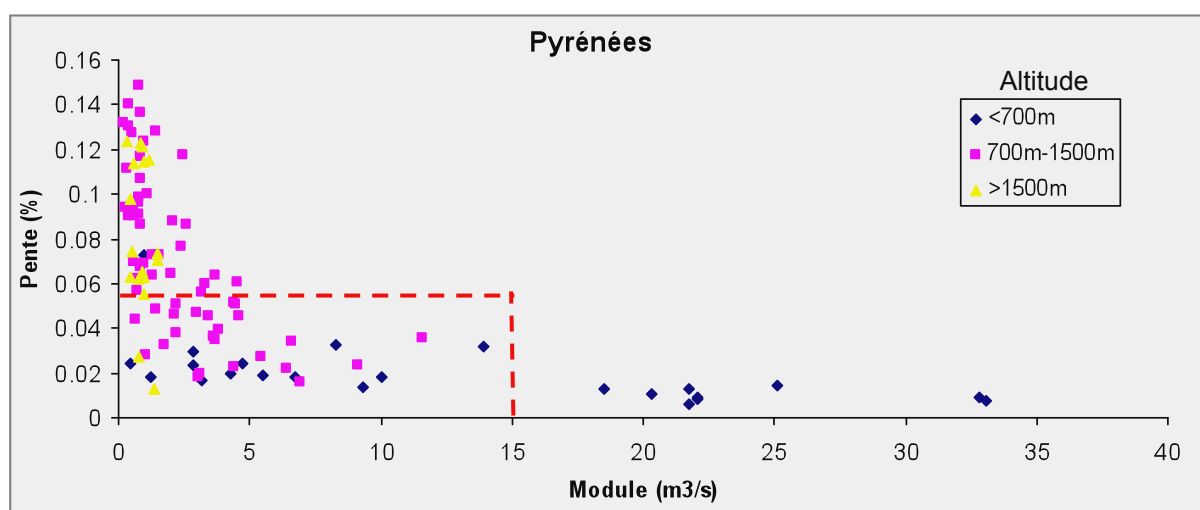
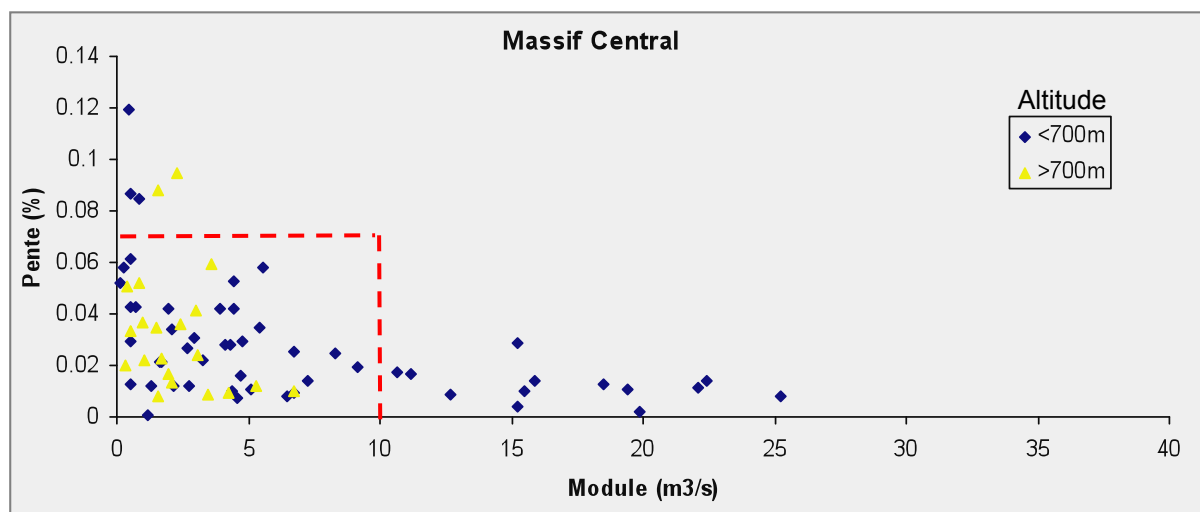
ROIP2 – Maison Durand - Roizonne



STLA3 – Carrière Mir – Neste d’Aure

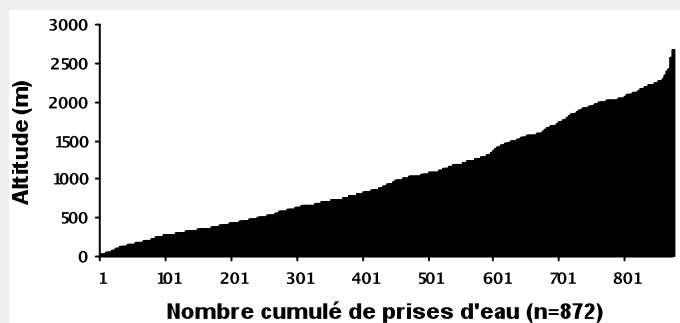
Annexe 3 : Détermination des seuils pente/module pour la construction de la typologie des TCC

Les seuils retenus sont représentés par les pointillés rouges.

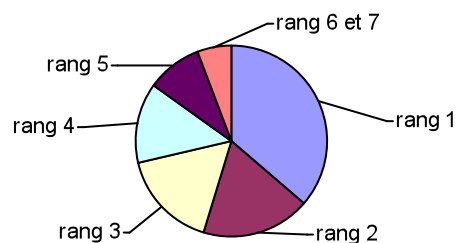


Annexe 4 : Panorama de l'ensemble des ouvrages hydroélectriques EDF

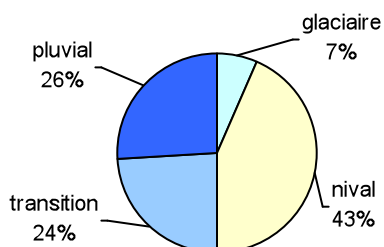
Caractéristiques géographiques



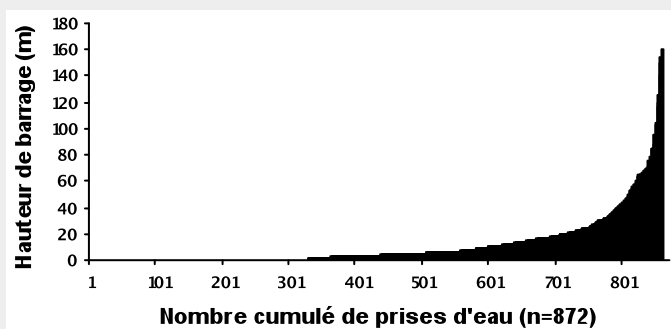
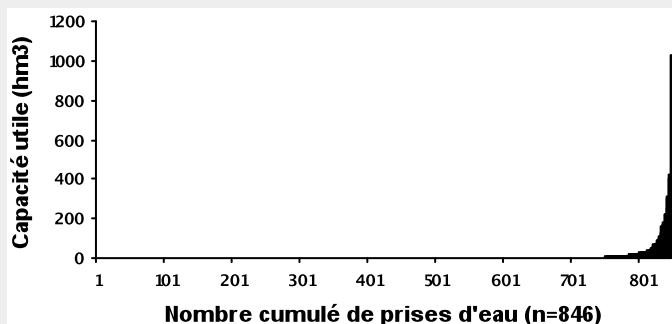
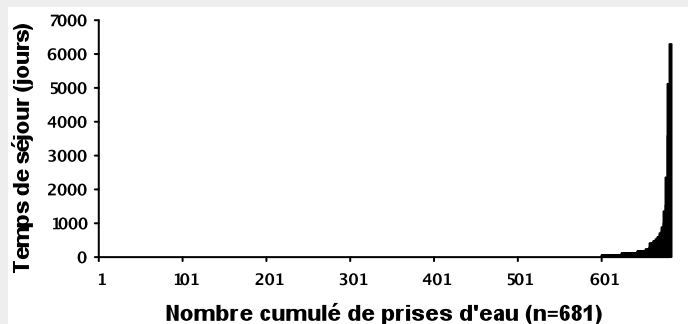
Répartition des prises d'eau en fonction de leur rang de Strahler (n=872)



Répartition des prises d'eau en fonction de leur régime hydrologique



Caractéristiques techniques



Annexe 5 : Etude du débit seuil de mise en mouvement du substrat

N.B. : Cette étude a été menée en partenariat avec F. Gob, géomorphologue (Cemagref).

Dans le cadre de cette étude, nous avons cherché à estimer le débit de seuil de mise en mouvement du substrat pour les sites sur lesquels nous disposons de données granulométriques. L'étude a ainsi initialement porté sur 36 des 53 sites de suivi.

Pour ces 36 sites, les courbes granulométriques ont été déterminées à partir des données de substrat issues des relevés de microhabitat (méthode EVHA, ESTIMHAB, ou LAMMI). Au préalable, des mesures de terrain ont permis de valider ce choix : sur le site de la Roizonne, les courbes granulométriques obtenus à partir de données EVHA sont proches de celle obtenue par des mesures de terrain utilisant une méthode géomorphologique de référence (méthode Wolman). Les données acquises pour EVHA (ou autre méthode de microhabitat) fournissent donc des résultats suffisamment précis pour être utilisés lors de la détermination des débits de mise en mouvement de la charge de fond.

A partir des courbes granulométriques, les valeurs des fractions médianes (D_{50}) et grossières (D_{90}) ont été extraites pour chaque site. La littérature propose alors des relations permettant le calcul de la puissance spécifique nécessaire pour la mobilisation d'une particule d'un diamètre donné (D_{50} ou D_{90}), et l'estimation du débit correspondant (voir par ex. Petit *et al.*, 2005). La fréquence de mobilisation de la charge de fond est ensuite estimée à partir des chroniques de débit. Ces relations de puissance spécifique critique sont malheureusement difficilement transposables d'une rivière à l'autre. Les valeurs proposées ne peuvent donc être considérées que comme des estimations et doivent dès lors être utilisées avec prudence. Le choix de la relation de puissance critique à utiliser est fonction des caractéristiques de la rivière étudiée. Les morphologies du lit et les spécificités du substrat (rapport D_i/D_{50}) entre la rivière étudiée et celle qui a servi à établir l'équation doivent être les plus proches possibles. Ici les deux relations empiriques utilisées, reliant taille du substrat mobilisé à la puissance spécifique critique, ont été établies sur la Hoëgne (rivière à blocs de l'est de la Belgique) et sur l'Ardèche (tête de bassin).

A partir de cette méthodologie, il a été possible d'estimer le débit nécessaire à la mise en mouvement des fractions D_{50} et D_{90} sur les 36 sites. Pour 19 de ces sites, des chroniques de débit suffisamment longues (> 10 ans) ont permis de déterminer une fréquence de remobilisation de la fraction médiane et grossière. Les valeurs obtenues pour la fraction grossière sont présentées dans le tableau ci-dessous.

Code Station	Cours d'eau	Pente moyenne (%)	Largeur moyenne (m)	D90	Débit seuil	Fréquence de remobilisation
BEY1	Neste d'Aure	0.72	12.6	980	37.57	0.5%
BEY2	Neste d'Aure	0.72	14.8	450	23.23	2.3%
BEY3	Neste d'Aure	2.40	11.1	800	8.40	14.6%
STLA3	Neste d'Aure	3.03	7.7	1000	5.55	8.9%
AUD0	Aude	5.00	7.53	900	28.17	0.0%
AUD2	Aude	2.00	11.5	900	11.51	0.6%
LIG0	Lignon du Forez	2.90	8.2	900	52.88	0.0%
LIG1	Lignon du Forez	3.50	8.8	900	47.02	0.0%
LIG2	Lignon du Forez	2.20	7.8	800	54.62	0.0%
ROIP1	Roizonne	2.50	9	650	39.40	0.0%
ROIP2	Roizonne	4.00	7	580	15.87	0.1%
BES	Bes	1.00	7.7	520	9.84	1.6%
CLAR	Clarée	0.74	11.1	160	7.22	17.0%
COUZ	Couze Pavin	2.00	7.9	530	5.11	3.5%
GER	Ger	3.30	6.4	500	2.39	1.4%
REBE	Rebenty	0.60	4.4	420	7.83	0.2%
SENO	Senouire	1.50	6.8	320	3.87	2.2%
TECH	Tech	10.00	3.7	800	5.70	0.5%
VERD	Verdon	1.30	12.1	500	11.47	5.9%

