

THESE

présentée devant

L'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD – LYON I –

Pour l'obtention du **DIPLÔME DE DOCTORAT**

(arrêté du 30 mars 1992)

par

Jacques LABONNE

Le 26 avril 2002

Contribution à la Conservation de l'Apron du Rhône (*Zingel asper*) :
Dynamique des Populations, Sélection de l'Habitat et Modélisation.

Jury : J. CLOBERT (rapporteur)

A. CRIVELLI

P. GAUDIN (directeur)

M. JARRY (rapporteur)

P. JOLY

F. MENU

Travaux réalisés dans l'équipe

« Fonctionnement des Populations et Conservation de la Biodiversité en Espace Fluvial »

UMR CNRS 5023 – Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux

« Il y a des millions d'années que les fleurs fabriquent des épines. Il y a des millions d'années que les moutons mangent quand même les fleurs. Et ce n'est pas sérieux, de chercher à comprendre pourquoi elles se donnent tant de mal pour se fabriquer des épines qui ne servent jamais à rien ? Ce n'est pas important la guerre des moutons et des fleurs ? Ce n'est pas plus sérieux et plus important que les additions d'un gros monsieur rouge ? Et si je connais, moi, une fleur unique au monde, qui n'existe nulle part, sauf dans ma planète, et qu'un petit mouton peut anéantir d'un seul coup, comme ça, un matin, sans se rendre compte de ce qu'il fait, ce n'est pas important ça ! »

Antoine de Saint-Exupéry

Remerciements

A toutes les personnes qui suivent :

A Philippe Gaudin, pour son humour, son encadrement et son investissement.

A l'équipe de recherche qui m'a accueilli et aidé.

A Olivia, qui m'a supporté et aidé pendant ces années.

A RNF, pour le financement, et à Karine Michéa, Stéphanie Mari, Jean-Michel Faton et Nicolas Pénéel, pour leur aide et collaboration.

A Jean-François Perrin, qui est à l'origine du programme d'étude de l'Apron du Rhône et sans qui cette thèse n'aurait pu voir le jour.

A Frédéric Menu, pour ses conseils avisés, et son ouverture sur la recherche dont il a su me faire part.

A Alain Crivelli, pour les discussions sur le futur de la Biologie de la Conservation devant le petit déjeuner à Albufeira.

A Arlette, Jean-Louis et leur famille pour l'hospitalité chaleureuse à Arleblanc.

A tous les étudiants, stagiaires et amis qui ont participé au travail de terrain.

A mes parents et ma famille, qui ont permis que je réalise mes rêves.

SOMMAIRE

Introduction	6
Chapitre 1 : Méthodologie.....	13
<i>1.1) Modèle biologique</i>	<i>13</i>
<i>1.2) Evolution de l'aire de répartition</i>	<i>17</i>
<i>1.3) Aménagement du bassin du Rhône.....</i>	<i>21</i>
<i>1.4) Site d'étude.....</i>	<i>21</i>
<i>1.5) Expérience préliminaire de marquage</i>	<i>22</i>
<i>1.6) Stratégie d'échantillonnage.....</i>	<i>23</i>
<i>1.7) Méthodes de modélisation.....</i>	<i>27</i>
Chapitre 2 : Utilisation de l'habitat.....	30
<i>2.1) Préambule</i>	<i>30</i>
<i>2.2) Sélection des micro-habitats (Publication acceptée).....</i>	<i>34</i>
<i>2.3) Définition du home-range par une nouvelle méthode de CMR (Publication en préparation)</i>	<i>50</i>
<i>2.4) Discussion.....</i>	<i>67</i>
Chapitre 3 : Estimation des paramètres démographiques	72
<i>3.1) Préambule.....</i>	<i>72</i>
<i>3.2) Estimation des paramètres démographiques par Capture-Marquage-Recapture (Publication en préparation).....</i>	<i>74</i>
<i>3.3) Discussion</i>	<i>90</i>
Chapitre 4 : Modélisation du fonctionnement des populations, apport à la gestion.....	95

4.1) Préambule.....	95
4.2) Modélisation du fonctionnement des populations dans un environnement stochastique spatialisé (Publication en préparation).....	97
4.3) Discussion	112

Chapitre 5 : Discussion générale..... 115

5.1) Synthèse des résultats.....	115
5.2) Hypothèse de régression.....	119
5.3) Apport à la gestion, éléments pour la réintroduction.....	120
5.4) Ecart entre modèle et réalité : conséquences et leçons.....	123
5.5) Conservation et éthique scientifique.....	128
5.6) Perspectives.....	131

Bibliographie citée.....134

Annexes.....147

- 1) Planche photographique
- 2) Exemple de fichier de données en capture-marquage-recapture
- 3) Exemple de fichier de programmation de modèles matriciels sous ULM
- 4) Méthodes statistiques d'estimation de paramètres en capture-marquage-recapture
- 5) Bibliographie sur les modèles structurés et matriciels en biologie de la conservation

Introduction

On considère généralement que la biologie de la conservation moderne voit son commencement effectif dans les années 1980 (Meffe & Carroll 1994, Shaffer 1981, Soulé 1987, Caughley 1994). Il est cependant acquis que ses fondements proviennent en grande partie des travaux de Mac Arthur et Wilson (1963, 1967), et du concept de « Island Biogeography » qui traitait de la dynamique des communautés. La biodiversité s'expliquait alors par les échanges entre des « îles » considérées comme des isolats relatifs, et un « continent » qui n'était pas soumis aux problèmes des petits effectifs. Les travaux de Levins (1970) jouirent à cette époque d'un succès moindre auprès des écologistes de terrain, et ne furent réellement valorisés en biologie de la conservation qu'à partir de 1985-90 (Hanski 1999). Le modèle de Levins s'appliquait au niveau spécifique, prenant en compte la structure spatiale des populations et leur morcellement, le terme alors utilisé étant celui de « métapopulation ». Parallèlement, les bases génétiques de la biologie de la conservation furent posées au cours des années 1980, avec les notions de taille efficace des populations, de distances génétiques entre les populations, et la prise en compte du rôle de la dérive génétique (Fisher 1930) et de la consanguinité (Wright 1978) dans le déclin de la biodiversité (Simberloff 1988). Au cours des dix dernières années, la génétique de la conservation s'est appuyée sur le développement des marqueurs hyper-variables pour tenter de mesurer le potentiel adaptatif des populations (Landweber & Dobson 1999).

Les implications de ces différents concepts ont amené les biologistes à focaliser leur attention sur deux cas d'études précis (les paradigmes): celui des petites populations, et celui des populations déclinantes (Meffe & Carroll 1994, Crivelli *et al.* 2000). Outre le fait que les petites populations sont sujettes aux phénomènes de dérive génétique et de consanguinité, elles sont souvent sensibles aux variations environnementales ou catastrophiques, du fait de leur aire de répartition restreinte. Les populations déclinantes, elles, font généralement l'objet de recherches afin de comprendre les mécanismes et les causes à l'origine de la diminution des effectifs (perte d'habitat ou de ressources, modification du cycle biologique, présence d'un compétiteur ou prédateur, etc.). Ces deux approches se retrouvent dans le concept de « Minimum Viable Population » (MVP Schaeffer 1980, Simberloff 1988, Caughley 1994), où l'on cherche à déterminer une hypothétique taille de population en deçà de laquelle l'extinction est certaine. Les phénomènes impliqués sont la stochasticité (démographique,

environnementale et catastrophique), les modifications physiologiques et éthologiques, la dérive génétique, la consanguinité et l'hybridation. Dans le même ordre d'idées, l'analyse de viabilité de population (PVA) consiste à étudier un ou plusieurs de ces phénomènes afin de démontrer une éventuelle influence sur le devenir des populations. En ces termes, la PVA est initialement une analyse des risques, donc probabiliste. Ces bases étant posées, la notion de « métapopulation » au sens de Levins a alors émergé au sein de la discipline, notamment parce que l'idée d'extinction locale était désormais acquise, et que l'évidence de la fragmentation du paysage (souvent liée à la perte d'habitat) rendait ce modèle plus adapté à la problématique de conservation. Plus récemment, au cours des années 1990, la prise en compte du facteur spatial, et donc de la dispersion, a rendu populaire l'approche métapopulationnelle, à tel point que plusieurs auteurs ont critiqué cet enthousiasme soudain, soulignant la nécessité de bien vérifier les conditions d'application du modèle (Doak & Mills 1994, Harrison 1994). Le besoin de réalisme et le facteur spatial ont aussi poussé les biologistes vers des modèles dits spatialement explicites (SEPM, Dunning *et al.* 1995), prenant en compte le paysage (avec l'aide de Systèmes d'Informations Géographiques). Ces modèles sont souvent individus centrés, et requièrent généralement de grandes quantités de données de bonne qualité (Dunning *et al.* 1995).

Parmi les champs thématiques et les applications de l'écologie actuelle, la biologie de la conservation constitue un vecteur privilégié du transfert des connaissances fondamentales. En effet, le délai entre le développement d'un outil et son utilisation à des fins appliquées doit être considérablement réduit. Les questions et les nécessités pressantes de gestion de la biodiversité et du patrimoine naturel amènent les scientifiques à tirer le meilleur parti de tous les outils de l'écologie. Les approches multidisciplinaires semblent les plus adaptées à la résolution des problèmes de conservation (Sutherland 1998), bien que cette démarche souffre actuellement du manque de liens fonctionnels entre les différentes disciplines (Hanski 1999). Les résultats des travaux scientifiques sont généralement mis à l'épreuve rapidement, et servent de base importante aux décisions et à la politique de gestion de la biodiversité. En ce sens, on peut dire que la biologie de la conservation rejette la dichotomie souvent faite entre science fondamentale et appliquée (Meffe & Carroll 1994). Les disciplines généralement impliquées dans la conservation sont la génétique des populations, la dynamique des populations, la biogéographie, l'écologie comportementale, mais aussi l'écologie des paysages. On y associe bien plus rarement des démarches sociologiques, anthropologiques ou économiques, ainsi que les disciplines géographiques. En revanche, les objectifs de la conservation ne sont pas toujours directement issus de considérations scientifiques. Les

intérêts socio-économiques orientent généralement les travaux vers des problèmes souvent isolés, aisément identifiables par le public, et les démarches intégrées restent rares. Par exemple, Sarrazin et Barbault (1996) citent les biais que l'on observe dans les opérations de réintroduction entre les différents groupes systématiques, dus selon eux à des facteurs socio-économiques (valorisation auprès du public et des financeurs). Il faut aussi noter que la conservation de la biodiversité possède différentes justifications philosophiques, et que la place de l'homme dans cette perspective peut varier. Citons principalement trois points de vues caricaturaux. Le premier est celui de l'*anthropocentrisme*, dans lequel l'homme doit gérer son environnement pour son propre bien-être, l'environnement est alors une pure ressource. Le second est celui du *biocentrisme*, où la valeur importante est l'individu, de quelque espèce soit-il, l'environnement est donc un ensemble d'individus à respecter en tant que tel. Le dernier point de vue est l'*écocentrisme*, dans lequel existe une hiérarchie emboîtée de l'espèce à la biosphère ; dans cette hiérarchie, le rôle de l'homme est de maintenir les équilibres (ou bien les déséquilibres) naturels de la sélection pour la persistance de l'ensemble (Meffe 1994, Matter & McPherson 2000).

Quels sont les objets de la biologie de la conservation ? Les plus connus sont le *taxon* et le *paysage*. L'*approche taxonomique* consiste à définir des critères de discrimination taxonomique, dont l'espèce représente un niveau. Mais les outils génétiques, systématiques et dynamiques ont poussé plus loin la discrimination, et l'on parle désormais de ESU (Evolutionary Significant Units, Fausch & Young 1995), basées sur des considérations de potentiel d'adaptation et d'évolution. Si le débat sur la mesure du potentiel d'adaptation reste complexe et parfois contradictoire, il alimente cependant les listes de taxons et entités à conserver pour les institutions nationales, internationales ou européennes. Ce travail permet notamment de monopoliser des financements sur des sujets qui ne sont pas a priori des objets de communication. Cette approche minutieuse reste cependant peu réaliste face à l'ampleur de la tâche : on ne peut envisager des recherches intensives sur chaque taxon, les financements et les délais ne l'autorisent pas. L'*approche paysagère* ou approche « habitat » tend à identifier des unités de fonctionnement écologique, pas forcément clairement liées à un écosystème. L'idée est plus empirique : on observe qu'à un type d'unité paysagère correspond une communauté. Si l'on peut conserver un bon fonctionnement du paysage, alors la communauté devrait perdurer. Les avantages de cette démarche sont multiples : il est possible d'intégrer facilement cette échelle spatiale aux préoccupations d'aménagement du territoire et de gestion des espaces. Les moyens financiers seraient aussi mieux utilisés, puisqu'à travers la préservation des paysages, on est censé œuvrer pour chaque taxon. Cependant, cette approche

rencontre ses limites pour certains écosystèmes (c'est le cas des hydrosystèmes fluviaux, où l'ensemble du bassin versant influe sur la rivière) ou pour des espèces dont le cycle biologique est éclaté dans l'espace. Le principe d'isolation de parcelles, quelles que soient leurs tailles, pose le problème des échanges qui se font à l'interface de l'espace protégé et de la zone périphérique, qui influent sur le paysage protégé et déséquilibrent à terme son fonctionnement. L'autre caractéristique de cette approche est qu'elle peut amener à conserver des paysages anthropisés, et les communautés associées : c'est le cas de la Camargue, de la Dombes, des prairies alpines. Si de tels paysages doivent être préservés, alors les pratiques humaines qui le façonnent doivent aussi perdurer. Dans ce cas, la notion de patrimoine naturel peut devenir ambiguë.

Dans le cas des poissons d'eau courante, l'approche paysagère dans ses modalités actuelles d'application semble inadaptée (Schlosser 1998). Le paysage de la rivière est en fait son bassin versant, car toute modification du bassin atteint à terme la rivière. Le conflit pour la ressource que représente l'eau est omniprésent, le milieu riverain accumule les problèmes de pollution chimique, organique, les problèmes d'irrigation et de réchauffement des eaux, et les aménagements qui visent à la régulation des débits ainsi qu'à la production d'électricité. Or, les communautés adaptées à ce milieu dépendent fortement des gradients physiques, thermiques et biologiques qui le régulent. Toutes les modifications précitées déstabilisent profondément cette organisation. Dans le cas de la communauté piscicole, il faut ajouter des introductions régulières d'individus issus de la captivité pour des intérêts halieutiques. La conservation est donc une notion compliquée et ambiguë dans ce cas, elle peut concerner le patrimoine naturel initial, mais aussi la ressource naturelle exploitée. La majeure partie des financements de projets de conservation et de restauration sont axés sur des espèces à valeur halieutique, car elles représentent une ressource directe. On peut penser que cela constitue un biais non négligeable pour le reste des espèces qui n'ont pas de valeur halieutique, et qui ne sont pas connues du public (Ricciardi & Rasmussen 1999). Pourtant, le pourtour méditerranéen accueille un grand nombre d'espèces, aux aires de répartition variables et parfois limitées, avec un endémisme prononcé (Crivelli & Maitland 1995, Maitland & Crivelli 1996, Blondel & Aronson 1999). La connaissance disponible sur ces taxons est bien souvent maigre, et ne permet pas de prévoir leur réaction aux modifications de l'environnement. L'urgence de certaines situations est pourtant reconnue, et des programmes ont été entrepris afin d'établir des connaissances nécessaires à la protection de ces espèces (Collares-Pereira *et al.* 2002).

C'est dans le cadre d'un programme européen LIFE que ce travail de thèse s'inscrit. Intitulé « Stratégie de conservation de l'Apron du Rhône (*Zingel asper*) » et supporté par Réserves Naturelles de France, ce programme pose justement la question de la gestion d'une espèce très peu connue et peu étudiée, endémique, et sans intérêt économique évident. La répartition de ce petit percidé benthique se limite au bassin rhodanien, et son écologie n'a fait l'objet que de rares études jusque là (Léger & Stankhovitch 1921, Perrin 1988). Il est cependant apparu que sa présence se faisait de plus en plus rare dans de nombreux cours d'eau du bassin, et qu'il était quasiment absent des inventaires piscicoles menés par le Conseil Supérieur de la Pêche. Partant de ce constat, il est devenu urgent d'acquérir les bases de fonctionnement des populations d'aprons. La découverte d'une population apparemment importante sur la rivière Beaume en 1997 a permis d'ériger les bases d'un programme d'étude et de conservation. La pierre d'angle de ce programme résidait dans les conditions d'étude particulièrement favorables de l'espèce sur cette rivière, ainsi qu'en la possibilité de développer une méthode efficace de marquage individuel. Une autre population importante a par la suite été signalée sur la Durance (Moullec *et al.* 2001).

Dans ce mémoire, nous présentons les résultats d'une partie des travaux effectués au sein du Programme LIFE. Dans le cadre d'une démarche empirique, nous avons cherché les causes de la régression de l'espèce dans le domaine de la dynamique des populations et de l'habitat, en mettant la priorité sur l'acquisition de connaissance en biologie des populations. La population étudiée est celle de la rivière Beaume, affluent de l'Ardèche au niveau de Ruoms.

Dans un premier chapitre, nous présenterons le modèle biologique, ainsi que les informations concernant sa répartition et sa régression. Nous détaillerons la méthodologie générale de notre travail, et les éléments communs à l'ensemble des études : procédés de repérage, de capture, marquage individuel et stratégie d'échantillonnage.

Le deuxième Chapitre portera sur l'étude des micro-habitats hydrauliques, ainsi que l'estimation du domaine vital (home-range) en relation avec le méso-habitat. L'étude des micro-habitats, réalisée en collaboration avec Stéphanie Allouche, est basée sur une méthode d'échantillonnage classique des variables hydrauliques sélectionnées par les poissons, ainsi que sur une évaluation de la disponibilité de l'habitat à partir d'un modèle hydraulique statistique (Lamouroux 1995). Afin de prendre en compte les problèmes liés à la distribution des densités, mais aussi pour permettre des tests robustes de facteurs externes, nous avons utilisé le modèle linéaire généralisé (GLM, MacCullagh & Nelder 1989) pour analyser la signification statistique des préférences. La variation des préférences en fonction de la saison

est envisagée, ainsi que la plasticité possible dans cette sélection d'habitat. Dans un deuxième temps, en collaboration avec Delphine Danancher et Roger Pradel, nous avons mis en place un protocole d'estimation de la fréquentation du méso-habitat, afin d'appréhender les notions de domaine vital et d'interactions entre individus. Les modalités d'utilisation et les dimensions du domaine vital ont été estimées en adaptant des techniques d'analyses de capture-marquage-recapture (CMR) concernant le temps de séjour moyen sur un site, développé initialement pour les oiseaux (Schaub *et al.* 2001), à la dimension spatiale linéaire du cours d'eau. Cette approche originale du domaine vital au niveau populationnel permet d'identifier la relation entre le méso-habitat et le home-range, à l'aide de l'outil d'analyse statistique des histoires de capture, et d'estimer la taille du home-range par méthode de Bootstrap (Choquet 2001). Nous nous sommes intéressés notamment à la variation du domaine vital en période de reproduction ou de croissance, ainsi qu'à une utilisation différentielle de l'espace en fonction du sexe pendant la période de reproduction.

La démographie de la population de la Beaume sera étudiée dans le troisième chapitre. Un suivi de CMR s'est étalé sur 42 mois et l'échantillonnage a été réalisé sur trois stations contiguës. Ce protocole permet d'estimer des paramètres démographiques saisonniers, et d'intégrer le facteur spatial. Des tests d'ajustement (GOF tests ou « Goodness of Fit Tests ») ont été effectués afin de détecter d'éventuels biais de transience ou de trap-dépendance dans le jeu de données. Nous nous sommes appliqués à estimer le taux de survie des adultes, mais aussi le taux de séniorité (Pradel 1996), qui correspond à l'ancienneté des individus sur un site. C'est une façon d'évaluer le recrutement et/ou l'immigration. A partir de ces deux paramètres (survie et séniorité), il est possible de calculer directement un taux de croissance démographique, sans passer par une phase de modélisation matricielle qui permet généralement d'estimer le taux d'accroissement démographique asymptotique (λ).

Dans un quatrième chapitre, nous proposerons une modélisation du fonctionnement théorique de la population de la Beaume. Dans le cadre de la modélisation matricielle stochastique, nous avons intégré l'ensemble des paramètres démographiques estimés, ainsi qu'une structure spatiale de type métapopulationnelle. Ce modèle prend notamment en compte des taux de dispersion élevés afin de comprendre le rôle de la transience sur le fonctionnement de la métapopulation. L'étude des probabilités d'extinction du système en fonction de paramètres démographiques et spatiaux devrait constituer une aide à la gestion des populations.

Les chapitres 2, 3 et 4 sont architecturés autour de publications en préparation ou acceptée dans des revues internationales, auxquelles nous adjoignons un préambule, et une

discussion en français. Nous ferons le lien entre ces différentes parties dans le cadre de la discussion générale. Des annexes proposent par ailleurs des compléments d'informations d'ordre méthodologique. Le lecteur y trouvera notamment un paragraphe synthétique sur les modèles d'estimations de paramètres démographiques en capture-marquage-recapture, mais aussi une version réduite de mon Diplôme d'Etudes Approfondies (DEA) décrivant les méthodes de modélisation structurées et des modèles matriciels en dynamique des populations et biologie de la conservation.

Signalons enfin que cette acquisition de connaissances biologiques dans divers domaines a été complémentée par des travaux parallèles à cette thèse dans le cadre du programme LIFE. Des travaux de génétique des populations à l'échelle du bassin du Rhône ont été initiés (Durand & Laroche, 2000), une étude scalimétrique des poissons de la Beauce (Danancher 2000), ainsi que des études expérimentales sur la reproduction en captivité, et des tests de franchissement dans le fluvarium de la Réserve Naturelle des Ramières du Val de Drôme. Nous ferons donc parfois référence à ces résultats publiés sous forme de rapport d'étude dans le programme LIFE. Hors du programme LIFE, des travaux menés par l'Université d'Aix-Marseille ont débuté sur la Durance, et concerne entre autres des aspects complémentaires de notre travail.

Chapitre 1 : Méthodologie

1.1) Modèle biologique

L'Apron du Rhône est un poisson de la famille des Percidae (sous-famille des Luciopercinae, Tribu des Romanichthyini, Tableau 1.1.1) dont la taille adulte varie de 10 à 20 cm en général (un individu de 25 cm ayant été mesuré sur la portion suisse du Doubs, et un autre de 22.5 cm sur la Beaume). Il occupe le cours supérieur des zones à barbeaux des rivières (Huet 1959). Son appartenance au genre *Zingel* est confirmée par ses adaptations morphologiques à la vie cryptique et benthique, mais aussi par les études génétiques (Song *et al.* 1998, Durand & Laroche, 2000). Bien qu'aucune étude éthologique du cycle nyctéméral de l'apron n'ait été entreprise, l'ensemble des observations que nous avons réalisées de jour et de nuit (observations directes en plongée, par caméra en 1997 sur le site d'Arleblanc par Perrin, ou en captivité dans le fluvarium de la réserve naturelle des Ramières de la Drôme) amènent à penser que les activités locomotrice et alimentaire sont essentiellement nocturnes. L'alimentation de l'Apron sur la Durance a été étudiée par le CSP 05 (Conseil Supérieur de la Pêche des Hautes-Alpes) et l'Université de Aix-Marseille, et se compose essentiellement de macro-invertébrés appartenant à la dérive ou au macro-benthos (Moullec *et al.* 2001). Chez l'apron, il est impossible de différencier les sexes en dehors de la période de reproduction. La fraie se déroule au cours du mois de mars dans la Beaume, lorsque la température de l'eau évolue entre 10 et 13°C. A l'éclosion, les larves d'une taille de 7 mm environ, présentent un comportement pélagique, jusqu'à la taille de 25 mm. Elles adoptent ensuite le mode de vie benthique des adultes (Léger & Stankovitch 1921, observations réalisées en captivité par Nicolas Péné, Guide de Gestion Life Apron 2002).

L'espèce est peu connue du public et des pêcheurs car naturellement rare, et ne présente actuellement aucun intérêt piscicole. Sa biologie générale est plutôt obscure, comme beaucoup d'espèces non-emblématiques.

Tableau 1.1.1 : Systématique de *Zingel asper*

Embranchement	:	Chordata
Sous-Embranchement	:	Vertebrate
Super-Classe	:	Gnathostoma
Classe	:	Osteichthyes
Sous-Classe	:	Actinoptergii
Sur-Ordre	:	Teleostei
Ordre	:	Perciformes
Sous-Ordre	:	Percoidea
Famille	:	Percidae
Sous-Famille	:	Luciopercinae
Tribu	:	Romanichthyini
Genre	:	Zingel (OKEN, 1817, CLOQUET, 1817)
Espèce	:	asper (LINNAEUS, 1758)

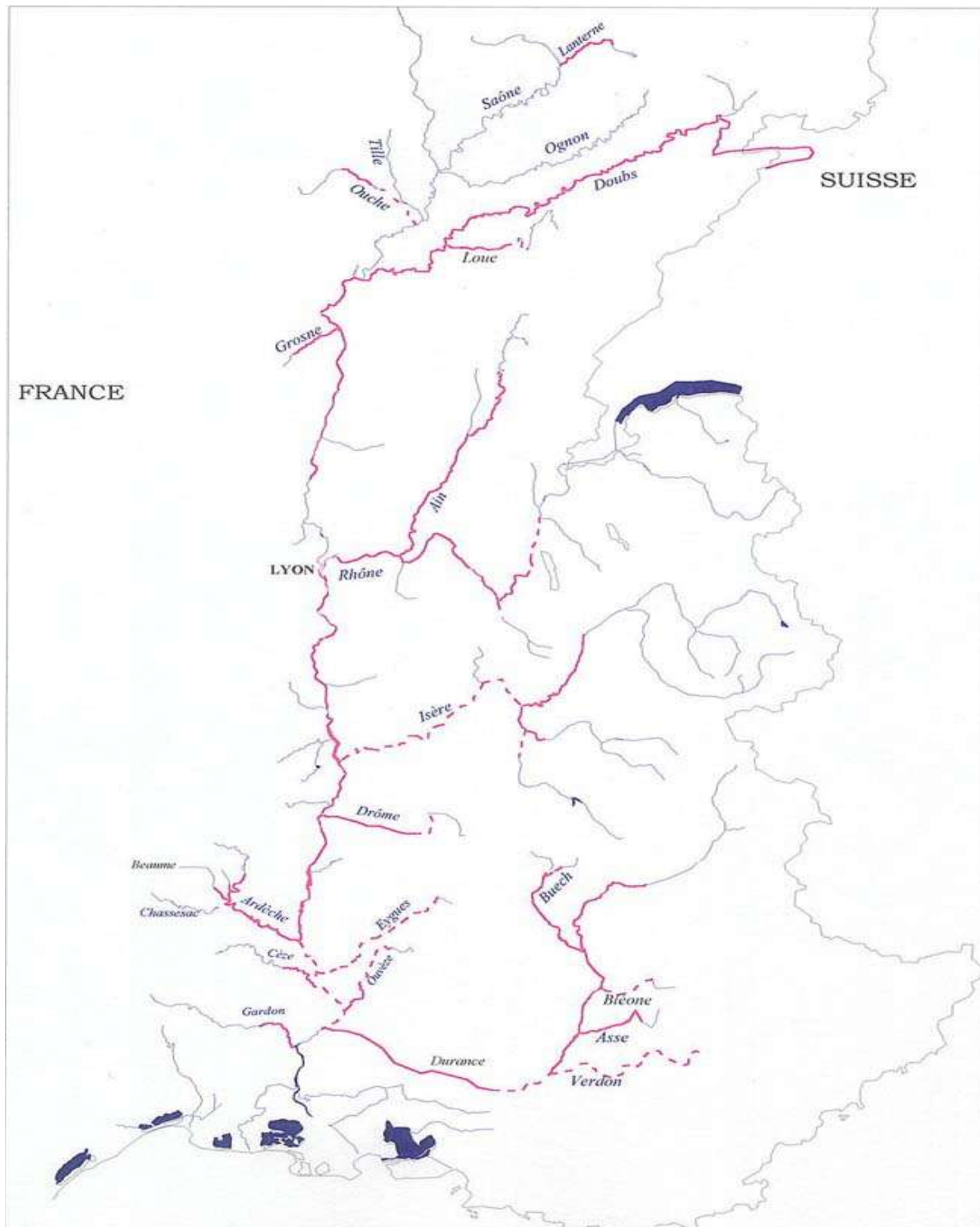


Figure 1.2.1 : Aire de répartition de *Zingel asper* (signifiée en trait épais) au début du siècle selon Boutitie (1984). 2200 km de linéaire étaient occupés par l'apron. On remarque que le Rhône était colonisé sur sa plus grande partie (document issu du Guide de Gestion, 2002).

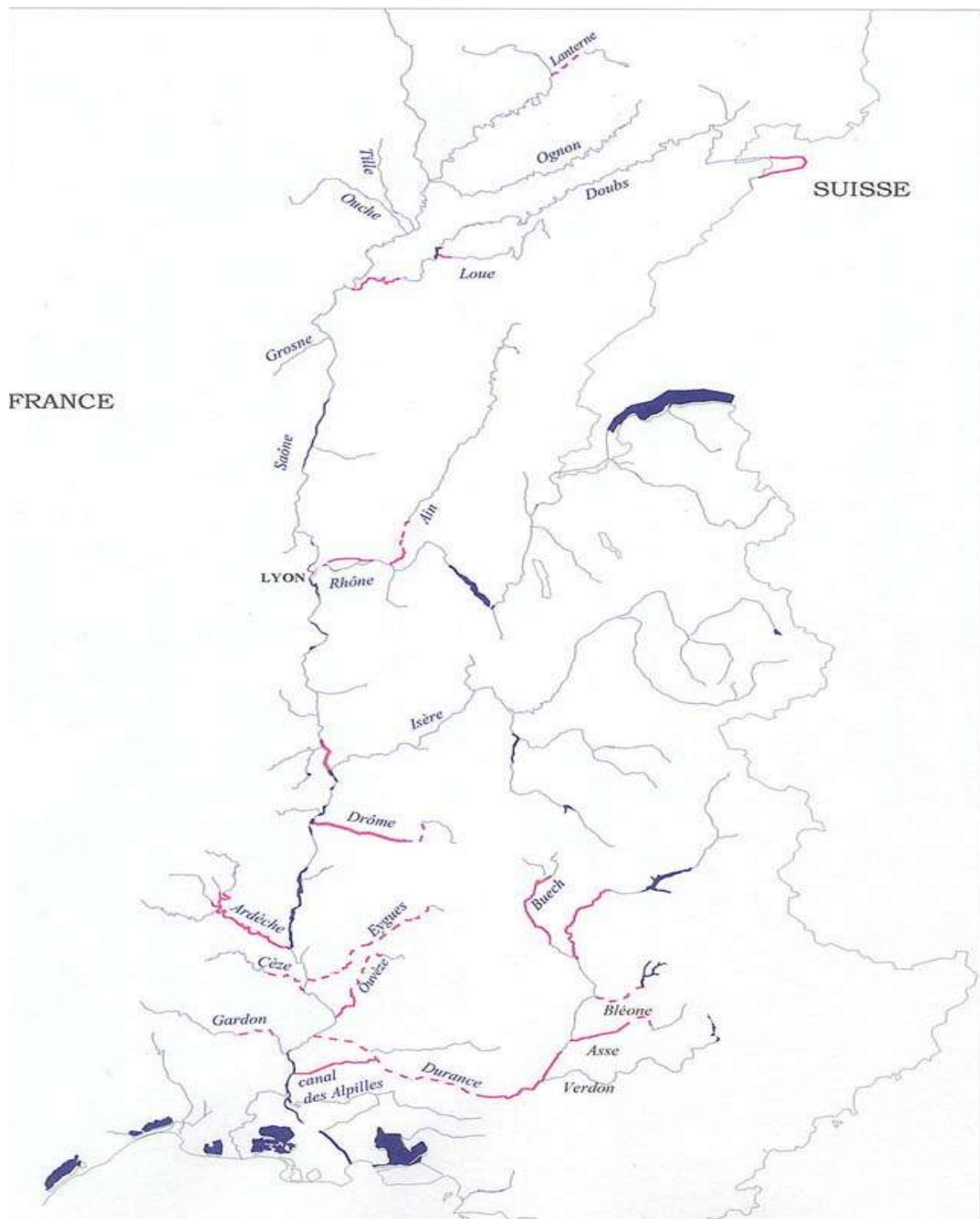


Figure 1.2.2 : Aire de répartition de *Zingel asper* (signifiée en trait épais) en 1984 selon Boutitie (1985). 380 km de linéaire étaient occupés par l'apron. On remarque que le Rhône n'est plus colonisé (document issu du Guide de Gestion, 2002).

1.2) Evolution de l'aire de répartition

Le Genre *Zingel* trouve ses origines dans le bassin du Danube, où les espèces *Z. Streber*, *Z. Zingel* et *Romanichtys valsanicola* résident encore (Banarescu 1964, Zauner 1996, Maitland & Crivelli 1996). Il est généralement admis que l'espèce *Z. asper* aurait colonisé le bassin rhodanien par le Doubs à la fin de l'ère tertiaire, lorsque le plissement jurassien sépara le Doubs du bassin du Danube (via l'Aar et l'actuel lac de Constance) en le rattachant au bassin rhodanien (Steimann 1938, Boutitie 1984, Perrin 1998). Le trajet de colonisation probable aurait ensuite emprunté la Saône, dont l'écoulement semble ne pas avoir subi de modifications au cours du quaternaire. Il n'existe pour autant aucune preuve tangible de cette voie de colonisation. Aucune autre espèce rhodanienne ne présente un scénario semblable à celui proposé par l'Apron du Rhône (Kottelat, com. pers.). D'autres scénarios sont envisageables : la plus grande partie des espèces méditerranéennes coloniseraient les bassins adjacents par des passages marins, ou des captures locales de bassins. L'espèce a été recensée dans la plus grande partie du bassin rhodanien depuis le début du siècle (Boutitie 1984, Fig. 1.2.1). Mais son aire de répartition géographique semble avoir considérablement diminué depuis 1900, puisqu'elle recouvrerait moins de 17% de l'aire originelle (Boutitie 1984, Fig. 1.2.2). Les données actuelles (Fig. 1.2.3 et Fig. 1.2.4) confirment une distribution très morcelée et la plupart des signalements sont isolés, aucune preuve de présence de population n'existant en dehors du cas de la Durance et de la Beaume, la Drôme ayant montré aussi des effectifs ponctuellement non négligeables (Genoud 2001).

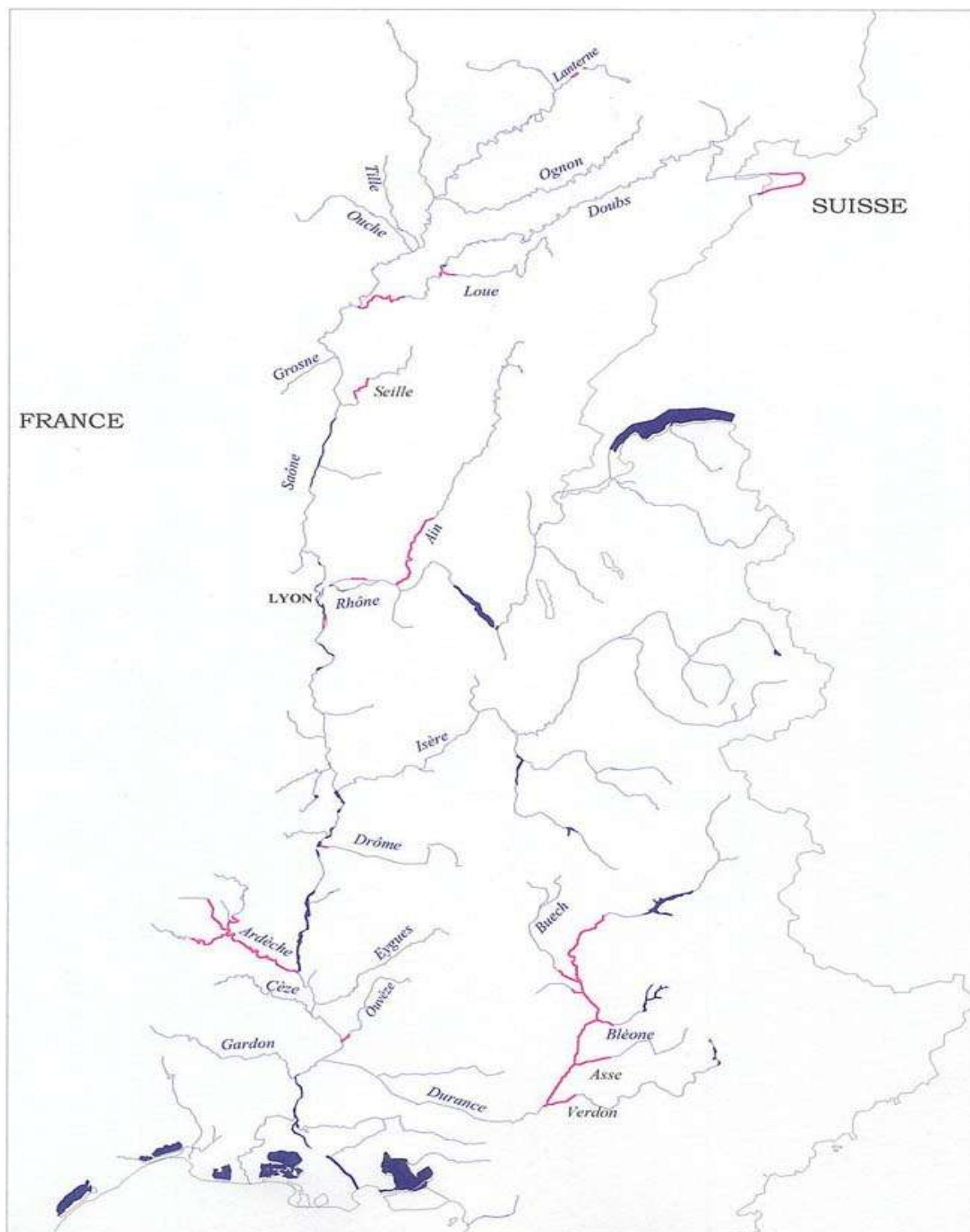


Figure 1.2.3 : Aire de répartition supposée de *Zingel asper* (signifiée en trait épais) en 1998 au début du programme LIFE (document issu du Guide de Gestion, 2001).

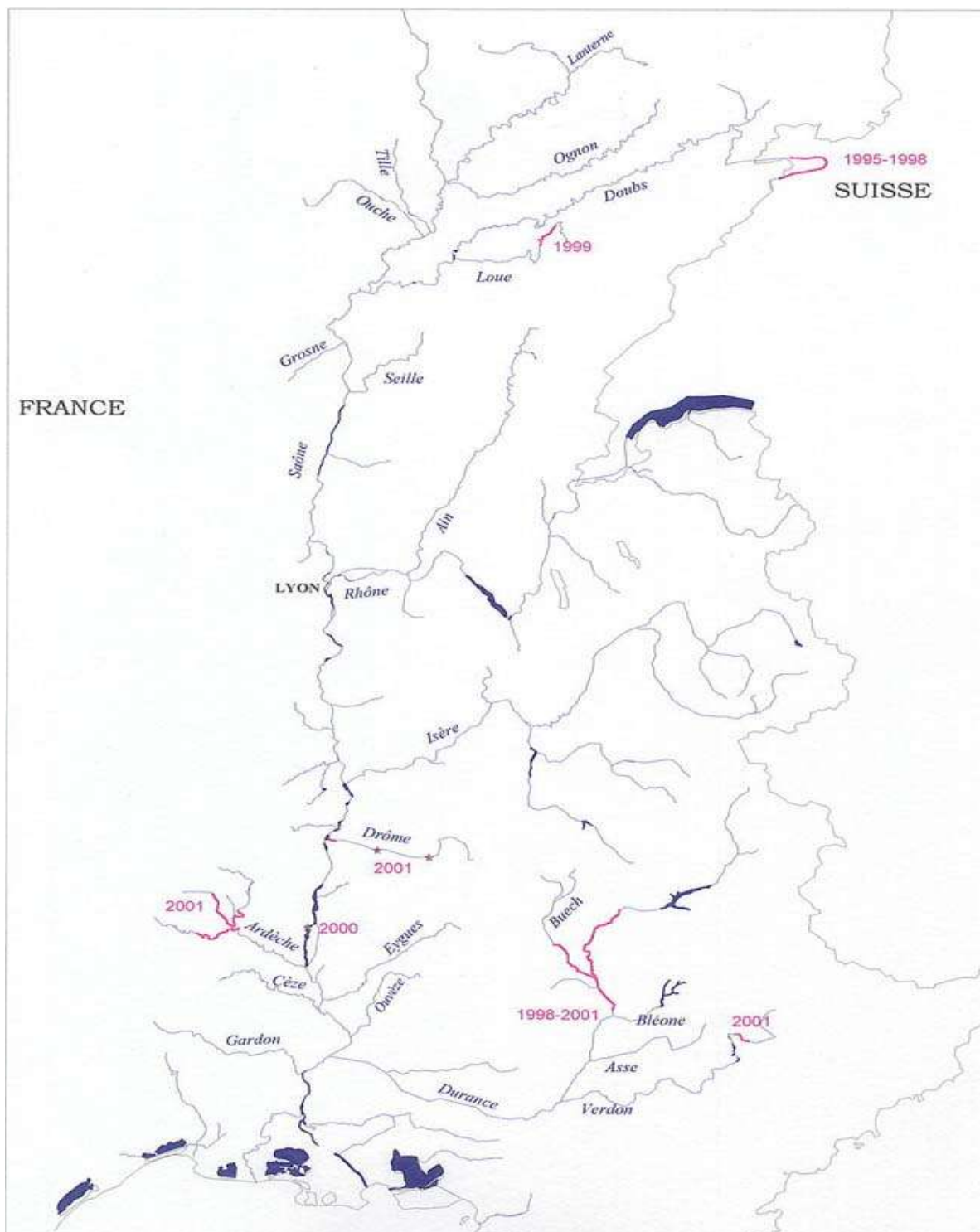


Figure 1.2.4 : Aire de répartition confirmée de *Zingel asper* (signifiée en trait épais) en 2001 à la fin du programme LIFE (document issu du Guide de Gestion, 2001).

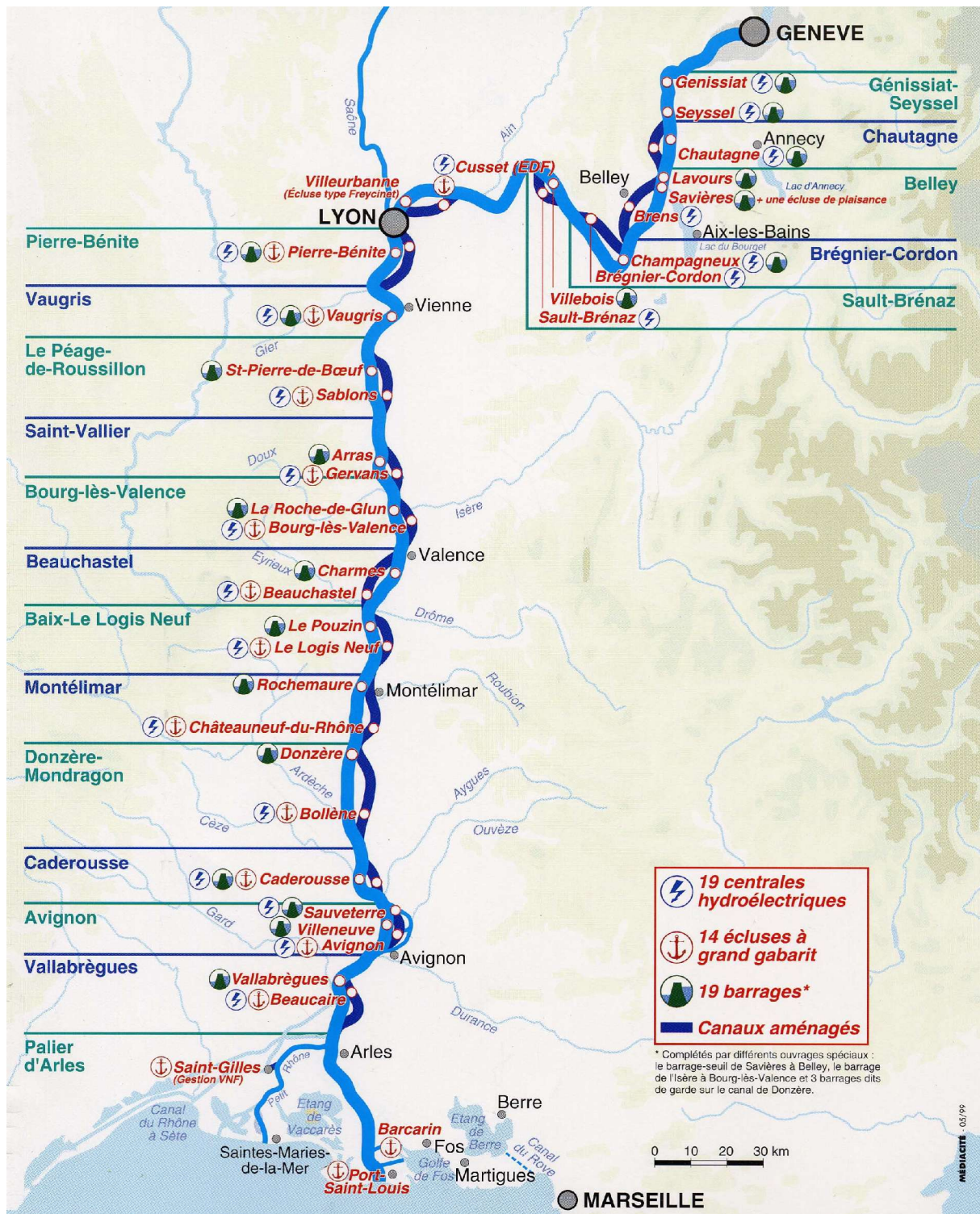


Figure 1.3.1 : Recensement des aménagements hydrauliques sur le Rhône Français.

1.3) L'aménagement du bassin du Rhône

Le commencement de l'aménagement lourd du bassin du Rhône remonte à 1930 (Fruget 1989), et cette évolution est allée de pair avec la régression de l'Apron du Rhône (Boutitie 1984). Le niveau de segmentation actuelle laisse environ 5% du linéaire initial en écoulement « naturel », bien que très influencé par la régulation des débits (Fig.1.3.1). L'aménagement des affluents est aussi très important, selon les secteurs. On recense des barrages, des seuils, des portions chenalisées ou dérivées sur la plupart des affluents majeurs du Rhône (DIREN 1998). L'essentiel de cette fragmentation date des soixante-dix dernières années. La pollution organique et chimique des eaux a des racines plus anciennes, mais a aussi fortement évolué dans la même période. Enfin, les modifications thermiques sont liées à la régulation des débits mais aussi à l'usage de l'eau par les collectivités et les industries.

1.4) Site d'étude

En Juin 1997, lorsque Jean-François Perrin de la DIREN Rhône-Alpes initia un projet sur l'étude et la sauvegarde de l'Apron du Rhône, la répartition de l'espèce était méconnue. Des explorations menées sur la Beaume, affluent de l'Ardèche, notamment dans sa partie amont ont montré la présence de densités relativement importantes. C'est sur ce site de la rivière Beaume que le travail de dynamique des populations a commencé en septembre 1997 (Fig.1.6.1). Les avantages de ce site sont entre autres les dimensions raisonnables de la rivière (largeur moyenne de 25 m), la transparence de l'eau dans la majeure partie des conditions hydrauliques, un débit non régulé, et une fragmentation nulle sur les 13 km aval (soit la zone occupée par la population). La rivière Beaume elle-même s'écoule sur différents socles géologiques, mais la zone aval est constituée de karst, et les communications entre la rivière et le réseau souterrain sont nombreuses. La communauté piscicole est dominée par les cyprinidés, et l'on recense une vingtaine d'espèces.

Les impacts anthropiques sur le fonctionnement de la rivière sont nombreux. La pollution organique y est importante, provoquant la prolifération d'algues colmatant le substrat parfois sur la totalité du fond de la rivière. Cette pollution est généralement due au mauvais fonctionnement de la station d'épuration de Joyeuse à l'amont du site d'étude, mais aussi aux effluents ponctuels de porcheries et caves viticoles, la présence de cultures participant à cette pollution. Il faut signaler le non-raccordement des campings à la station

d'épuration de Joyeuse, ces campings disposant de fosses septiques faisant office de filtre. Cela peut poser un problème en période estivale, car l'afflux touristique est très important. Quelques extractions de graviers ont lieu, ainsi que des remaniements de berges par les riverains, occasionnant des troubles dans la rivière, avec l'utilisation d'engins mécaniques lourds.

1.5) Méthodologie et expérience de marquage

Le suivi individuel exige de disposer d'un marquage fiable et individualisé, propre à générer des histoires de capture par l'entremise d'un protocole de Capture-Marquage-Recapture (CMR). Il faut aussi pouvoir s'assurer de l'innocuité du marquage sur la survie et le comportement des individus. Chez les poissons, des expériences multiples ont déjà été réalisées avec succès (Ombredane *et al.* 1998, Baras *et al.* 2000, Das-Mahapatra *et al.* 2001). Le cas de l'apron du Rhône nécessitait une attention particulière, étant donné son statut d'espèce en voie de disparition, et les faibles densités observées. Il n'était pas possible de généraliser les résultats obtenus sur des espèces non-parentes (et aux traits écologiques distants), mais il était de même hors de question de réaliser un prélèvement afin de mener des expériences rigoureuses en milieu contrôlé. Nous avons donc initialement envisagé deux types de marquage : un marquage sous-cutané par injection d'élastomère et un marquage intra-péritonéal par injection de transpondeur, que nous avons testés lors d'une expérience préliminaire chez le chabot (*Cottus gobio*), cottidé benthique vivant dans les zones à truite (Huet 1959). Cette expérience qui n'a pas fait l'objet de publication est décrite ci-dessous. Les résultats de ce premier test nous ayant permis de réaliser le choix du type de marquage, nous avons ensuite réalisé un test de marquage *in situ* sur l'apron qui sera décrit dans le chapitre 3.

Etude préliminaire du marquage chez le chabot (Cottus gobio)

Une expérience préliminaire ayant pour but d'évaluer la faisabilité du marquage de l'apron a été conduite du 1er Juillet au 31 Août de l'été 1997. Elle consistait à évaluer l'impact du marquage par transpondeur (intra-péritonéal) et par élastomère (sous-cutané) sur la survie chez un poisson benthique (ici le chabot), mais aussi à apprendre les gestes nécessaires à une bonne manipulation lors du marquage des poissons.

Le marquage sous-cutané est réalisé à l'aide d'élastomères fluorescents de diverses couleurs. La combinaison des couleurs et des emplacements de marquage peut éventuellement permettre un marquage individuel dans le cas d'effectifs réduits. Le marquage intra-péritonéal est réalisé avec un transpondeur, ou PIT-Tag (Passive Integrated Transponder). Composé d'une puce électronique et d'un solénoïde enserrés dans une pilule de verre inorganique (11 mm de longueur sur 2 mm de diamètre), il comporte un code unique, et bénéficie d'une durée de vie considérable (environ 10 ans). Une fois implanté dans un sujet, un simple contrôle au moyen d'un lecteur de transpondeur permet d'identifier l'individu : le champ magnétique du lecteur provoque un courant induit dans le solénoïde qui amplifie le signal de la puce, devenant lisible à faible distance (10 centimètres environ). Ce contrôle peut s'effectuer lors d'une capture, mais aussi *in situ*, à l'aide de récepteurs étanches évitant alors la capture des individus.

Soixante-neuf chabots ont été pêchés dans le ruisseau de Germagnat (affluent du Suran, 01), à partir desquels trois lots de 23 individus ont été constitués : un lot témoin, un lot marqué à l'aide d'élastomères et un lot marqué par transpondeurs. Les poissons ont été préalablement anesthésiés au phénoxyéthanol (0,3 ml/l), et la longueur totale et le poids relevés avant le marquage. Grâce à une seringue, les transpondeurs ont été injectés dans la cavité générale du poisson, en position ventrale, et les élastomères placés en position sous-cutanée dorsale ou ventrale. Le 01/07/97, les poissons ont été lâchés dans la rivière expérimentale du laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux (UMR-CNRS 5023) du campus de la Doua (40 mètres de longueur sur un mètre de large et 15 cm de profondeur moyenne, $V < 5$ cm/s). Le chenal était clos à l'amont et un piège placé à l'aval permettait de capturer les quelques poissons dévalant et de les réintroduire à l'amont des rivières expérimentales. Les poissons ont été recapturés par pêche électrique le 28/08/97. Quelques poissons restants furent capturés dans les deux semaines suivantes.

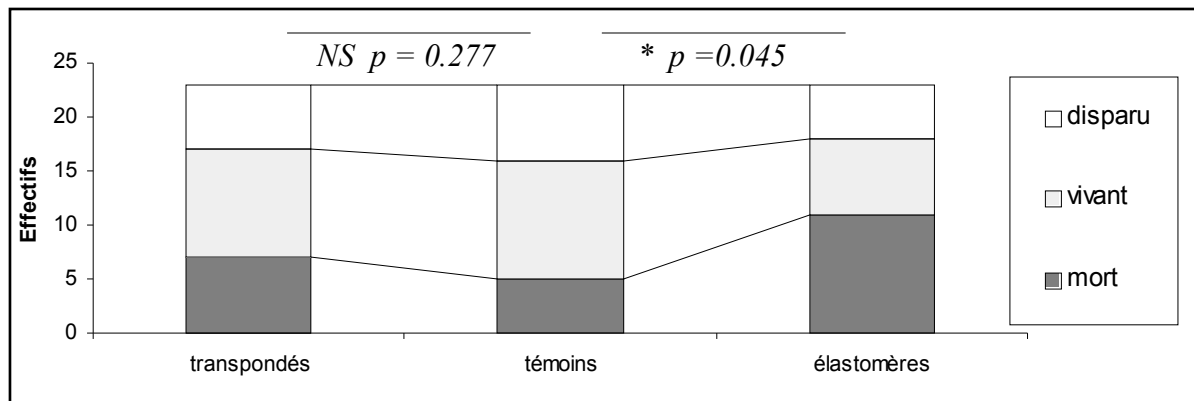


Figure 1.5.1: Résultats de l'expérience de marquage chez le chabot. Effectifs de poissons disparus, morts pendant l'expérience ou repêchés vivants (en italique, probabilités critique de rejeter H_0 à tort, tests de proportion unilatéral entre le lot témoin et chaque lot marqué).

Sur l'ensemble des soixante-neuf poissons marqués, 26% ont disparu (poissons enfouis sous le substrat ou capturés par des oiseaux prédateurs), 45% ont été retrouvés morts sur le fond de la rivière expérimentale ou dans les pièges à dévalaison. Ce fort taux de mortalité global pourrait être lié à des conditions thermiques parfois élevées dans les rigoles en été, corrélées à un développement algal excessif. Mais cette mortalité ne se distribue pas de façon homogène entre les lots. En effet, elle représente 61% de l'effectif repêché pour le lot marqué à l'élastomère contre respectivement 41% et 31% pour les lots transpondés et témoins. Le marquage par élastomère semble induire une mortalité supplémentaire, quoique la probabilité critique soit juste inférieure au seuil (Test de proportion unilatéral, $p = 0.045$). Le marquage par transpondeur ne semble pas avoir d'impact sur la survie à court terme chez le chabot ($p = 0.277$). Des autopsies réalisées sur les poissons ont néanmoins révélé que la mort par transpondeur pouvait être provoquée par occlusion intestinale lorsque le transpondeur était implanté de façon trop centrale dans la cavité générale. En revanche chez les individus marqués et bien portants, le transpondeur s'était logé dans le mésentère lorsqu'il avait été implanté de façon légèrement latérale. Nous avons donc retenu cette position ventro-latérale pour le marquage chez l'apron. Les effectifs réduits dont nous disposons pour cette expérience, ainsi que les importantes différences morphologiques et comportementales entre le chabot et l'apron, ont néanmoins rendu indispensable un test de marquage sur l'apron lui-même.

1.6) Protocole d'échantillonnage sur la rivière Beaume

La méthode d'échantillonnage des poissons est la clef de voûte de notre travail, et elle conditionne la majeure partie de nos résultats. Nous devons cette technique originale à Jean-Michel Faton (conservateur de la Réserve Naturelles des Ramières de la Drôme) et Jean-François Perrin (CEMAGREF de Lyon). Précisons ici qu'elle s'adapte parfaitement au cas de la Beaume, mais que sa transférabilité dépend du débit, de la profondeur et de la transparence de l'eau. Son principe est simple : l'apron est un poisson à l'activité essentiellement nocturne, et comme nombre d'animaux nocturnes, ses yeux reflètent fortement la lumière incidente. En se déplaçant à pied dans la rivière, équipé d'une lampe frontale (halogène de préférence), il est ainsi très facile de repérer les aprons dans un rayon de 2 à 7 mètres autour de soi. Ce repérage s'effectue en remontant la rivière vers l'amont, car les poissons cherchent souvent des refuges hydrauliques derrière les pierres sous le courant. On prendra néanmoins soin de balayer la rivière aussi derrière soi pour repérer les poissons qui se positionnent différemment. Sur la Beaume, une équipe de quatre personnes disposées en ligne perpendiculairement au courant permet d'atteindre une efficacité de repérage très importante (voir chapitre 3). Il est important de souligner qu'une partie de nos travaux (préférences d'habitat, home range) repose tout d'abord sur la localisation des poissons, et que la capture n'est nécessaire que pour le travail de CMR.

La capture elle-même s'effectue simplement à l'aide de deux épuisettes légères, au manche fin et long si possible. Les comportements de fuite sont rares, et l'efficacité de capture approche les 90% à partir du moment où le poisson est localisé. Cette méthode apparaît donc comme très efficace, et évite le choc de la pêche électrique classique. L'échantillonnage d'une station se fait dans une zone délimitée et fixe, avec un nombre de personnes au minimum égal à quatre, soient deux pêcheurs et deux porteurs de seaux. La station est échantillonnée d'aval en amont pendant deux heures, ce qui correspond généralement à deux passages de l'équipe de pêche.

Le protocole de marquage est le même que celui décrit pour le chabot. Les aprons sont mesurés, pesés au décigramme près. Quelques écailles sont prélevées pour des travaux de scalimétrie qui ne sont pas inclus dans cette thèse. Enfin, des morceaux de nageoires sont échantillonnés pour les travaux de génétique des populations réalisés par Jean-Dominique Durand et Jean Laroche. Durant les premières campagnes, les poissons étaient conservés dans

un vivier au sein de la rivière pendant douze heures pour vérifier leur bonne récupération après la manipulation. Par la suite, n'ayant observé que de très rares cas de mortalité (4 dont deux seulement dus à l'implantation d'un transpondeur), ils nous a semblé préférable de les relâcher de nuit, immédiatement après récupération de l'anesthésie.

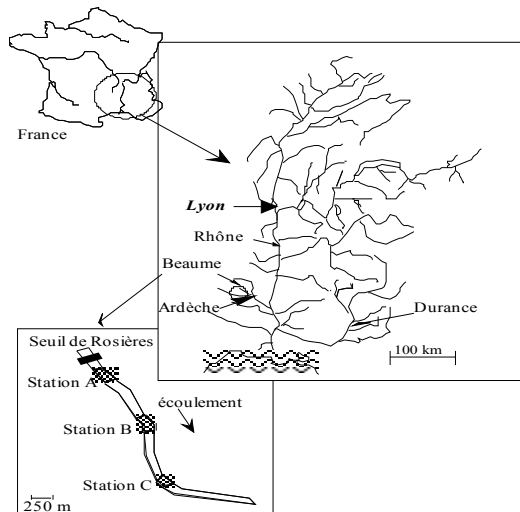


Figure 1.6.1 : Localisation des sites d'études sur la rivière Beauce.

Le choix des stations d'échantillonnage résulte de campagnes préliminaires d'observations, réalisées en septembre 1997. Au cours de ces campagnes, il est apparu que la grande majorité des poissons se rassemblait sur des séquences morphodynamiques particulières, les alternances fin de profond / plat / tête de radier (Malavoi 1989). Des campagnes de capture ultérieures ont confirmé ce fait, les captures d'aprons entre ces stations étant un événement rare. Dans un souci de rentabilité, mais aussi à cause de moyens limités en personnel, nous avons donc restreint nos zones d'échantillonnage à ces alternances, nommées stations. Les stations choisies initialement étaient de l'amont vers l'aval celles des Vernades, celle du Trou-Couderc, et une station bien plus à l'aval, au niveau du Pont de la Beaume. Ce choix a été modifié à partir de la troisième campagne de capture, car la station présentait des difficultés d'échantillonnage liées à la présence de fonds peu accessibles. Le choix s'est donc porté sur la station des Platanes, contiguë aux deux premières, ce qui permettait d'avoir une meilleure appréhension des éventuels échanges inter-stations, et de rendre plus efficace le protocole.

1.7) Méthodes de modélisation

Lorsque l'on étudie la dynamique des populations, l'intuition et la logique discursive sont rarement suffisantes pour cerner la complexité des mécanismes mis en jeu. Les données récoltées sur le terrain pour des questions précises requièrent des méthodes d'analyses adaptées. Ainsi, la CMR et son protocole d'échantillonnage impliquent des modèles statistiques particuliers. Les données démographiques ainsi estimées peuvent être utilisées dans des modèles de viabilité des populations. Pour ensuite observer l'évolution probable de populations dont on connaît les paramètres démographiques, il est nécessaire d'établir des modèles mathématiques dynamiques. Ces méthodes sont utilisées dans les différents chapitres qui composent cette thèse, il est donc important d'orienter le lecteur vers des ouvrages incontournables, après lui avoir décrit les grands principes sous-jacents à ces techniques.

En Annexe 4, une description des méthodes de base de la CMR et de quelques évolutions techniques plus récentes permettront de se familiariser avec ces statistiques un peu particulières. La plupart des grands travaux antérieurs aux années 1980 sont synthétisés par Seber (1986, 1992). La littérature est abondante dans ce domaine, car de nombreuses situations d'échantillonnage nécessitent des méthodes spécialement adaptées. De 1960 à 1990, les modèles en population fermée sont très utilisés, car ils requièrent généralement moins de

données et présentent des situations d'estimation plus faciles. Les hypothèses d'application de ces modèles étaient généralement assez contraignantes, et donc peu adaptées aux situations variées que l'on peut rencontrer en biologie de la conservation. Les quinze dernières années ont en revanche vu de nombreuses avancées dans le développement des modèles en population ouverte (Lebreton *et al.* 1992, Brownie *et al.* 1993, Pradel 1996). Là encore, les conditions d'application des modèles doivent être respectées, et des travaux dans ce sens sont présentés par Burnham *et al.* en 1987 dans le logiciel RELEASE (voir aussi Pradel *et al.* 1997). Les techniques d'estimations sont dans tous les cas inspirées de la méthode du maximum de vraisemblance (McCullough & Nelder 1989), et la sélection des différents modèles d'estimations est généralement basée sur les principes de parcimonie (Akaike 1985). De nombreux et différents programmes ont vu le jour depuis vingt ans qui permettent de réaliser les estimations de paramètres à partir de données issues de protocoles variés. Signalons le logiciel SURGE et ses évolutions ultérieures (Pradel 1989), le logiciel ESTIMATE (Brownie *et al.* 1985). Notons enfin le logiciel MARK (White & Burnham 1999) qui regroupe nombre de méthodes et programmes antérieurs, et se propose de faciliter le travail d'estimation au travers d'une interface utilisateur plus accessible. Ces logiciels ne sont pourtant pas destinés à tous les publics, car ils font l'objet de développements constants, et comportent des limites que seule l'expérience de l'utilisateur permettra d'identifier et de contourner.

L'analyse de viabilité des populations et plus généralement les systèmes dynamiques utilisés en biologie des populations représentent un champ de recherche encore plus vaste. Au cours de mon DEA, j'ai tenté d'effectuer une synthèse bibliographique dans ce domaine, afin de cerner les méthodes de modélisation les plus aptes à répondre aux questions posées par la biologie de la conservation. Cette synthèse disponible en Annexe 5 devrait éclairer le lecteur néophyte sur les différentes techniques et les progrès récents de la modélisation en dynamique des populations. On y traite de modèles structurés (dans l'espace et le temps) déterministes, mais aussi de modèles non linéaires (densité-dépendants) et de l'importance de la variation environnementale à travers les modèles stochastiques. Les théorèmes de base et les principaux résultats de la modélisation matricielle sont expliqués en détail. Quelques études de cas permettent au lecteur d'assimiler les étapes de la construction d'un modèle et l'analyse des résultats obtenus. Ce travail est fortement inspiré des travaux de Caswell (1989, 2000), de Tuljapurkar (1990, 1995), de Lebreton & Gonzalez-Davila (1993), de Gilpin (1995), de Ballou *et al.* (1995), de Tilman & Kareiva (1997) ainsi que de Ferrière *et al.* (1996). Le lecteur trouvera donc dans ces ouvrages des explications plus amples ainsi que toute la théorie

mathématique et biologique associée à l'utilisation de ces modèles. Signalons que si tous ces modèles dynamiques peuvent être programmés sous des logiciels de mathématiques classiques (comme MATHEMATICA voire même S-PLUS), le logiciel ULM (Legendre & Clobert 1996) est tout particulièrement destiné au public biologiste, que ce soit dans le domaine de l'évolution, de la biologie de la conservation ou encore de la dynamique des populations pure. Les techniques de modélisation abordées dans l'annexe 5 se cantonnent en revanche aux modèles populationnels. En effet, les modèles individus centrés (IBM) paraissent souvent trop gourmands en données et en hypothèses pour pouvoir remplir le besoin d'efficacité et de simplicité requis par la biologie de la conservation.

Chapitre 2: Utilisation de l'habitat

2.1) Préambule

L'habitat et les poissons

L'habitat est une notion difficile à cerner, et plusieurs auteurs conseillent de définir sa version de l'habitat avant de détailler une étude. Il est en effet difficile de s'accorder sur une seule et même définition, qui intègre le problème des échelles d'espaces et de temps, les différentes fonctions vitales du cycle biologique, la nature physique et biologique des paysages. Il est de même rarement précisé le référentiel utilisé : définit-on l'habitat par rapport à l'espèce, la population, l'individu? Dans ce dernier cas, Gaudin (2001) le définit comme suit: «*ensemble des éléments inertes et vivants d'un paysage dont les caractéristiques et les variations permettent à un organisme de s'installer, d'assurer sa survie et d'optimiser son succès reproducteur*». Cette définition assez large comporte plusieurs points importants. L'habitat est biotique et abiotique : nous aborderons essentiellement la partie abiotique ici, mais les interactions avec le reste de la communauté ichtyologique ainsi que la ressource alimentaire et les abris pourraient être envisagés dans d'autres travaux. Ensuite l'habitat est variable, cela ressemble à un euphémisme, mais cette notion ne fait pas pourtant l'unanimité dans les faits, elle est parfois négligée dans les modèles et les discussions. Enfin l'habitat est spatial («*s'installer*» quelque part) et interfère avec la démographie («*survie*») et la biologie évolutive («*optimiser son succès reproducteur*»). Mettre ces points en reliefs, c'est se rappeler que ces caractéristiques de l'habitat interfèrent avec l'évolution et l'adaptation de l'individu à son milieu (Schlosser 1995).

L'utilisation de l'habitat pour les poissons d'eau courante est une problématique déjà ancienne, car il est très vite apparu que le gradient physique qui structure les cours d'eau était une des caractéristiques majeures de l'habitat piscicole en milieu lotique. La distribution des variables physiques et les caractéristiques géologiques permettent d'expliquer une partie importante de la diversité spécifique des cours d'eau (Bovee 1982, Souchon *et al.* 1989, Lamouroux 1997, Lamouroux *et al.* 1999a, Lamouroux *et al.* 1999b). Dans ce cadre, la majeure partie des travaux sur l'habitat des eaux courantes porte sur la notion de micro-

habitat. La validation statistique des travaux sur la sélection du micro-habitat n'est cependant pas souvent assurée, ainsi que le test de facteurs externes (par exemple, l'influence du lieu d'échantillonnage sur la sélection). D'autres aspects de la relation entre l'habitat et les poissons ont fait l'objet d'un engouement moindre, comme le rôle du méso-habitat (Malavoi 1989), et les échelles d'habitat emboîtées (Poizat & Pont 1996). Les échelles d'espaces plus grandes que le microhabitat posent généralement le problème de l'efficacité de l'échantillonnage dans les eaux courantes. Pourtant, l'échelle du paysage apparaît comme structurante (Schlosser 1995, 1998) et elle se trouve en interface avec d'autres champs de recherche, comme celui de la dynamique des populations.

Approche par le micro-habitat

Durant ce travail, nous avons tout d'abord initié une étude prospective, en collaboration avec Stéphanie Allouche, sur les micro-habitats fréquentés par l'apron dans la Beaume. Au cours des campagnes de capture, un grand nombre de points de micro-habitat a été échantillonné, selon un protocole classique. Les variables hydrauliques prises en compte sont : la hauteur d'eau, la vitesse du courant, la granulométrie. L'analyse de ces données apparemment classiques soulève pourtant de nombreux problèmes, d'ordre méthodologique, mais aussi dans les hypothèses de la méthode. Les problèmes méthodologiques ont trait au biais dû à la méthode de capture : celle-ci est souvent sélective en fonction de la taille des poissons, mais aussi des conditions d'habitat régnant dans la modalité échantillonnée. L'hétérogénéité de l'habitat disponible n'est pas toujours prise en compte ou alors de façon simpliste : on ne peut en effet évaluer la sélection de l'habitat par une espèce que si l'on connaît la distribution de l'habitat dans l'espace. Par ailleurs, les hypothèses de distribution des données sont souvent très contraignantes, et peu d'études peuvent les respecter : il est rare de trouver des distributions de densités suivant des lois gaussiennes, et pourtant les méthodes d'analyse relèvent pour certaines des statistiques paramétriques classiques. Pour finir, la variation de préférence en fonction du site d'échantillonnage est rarement envisagée. Elle permet pourtant une approche de la plasticité dans la sélection de l'habitat, mais aussi de pondérer les résultats par la présence/absence de certaines modalités dans le jeu de données. Nous nous sommes donc attachés à la validation statistique des résultats, en utilisant les modèles linéaires généralisés, et la méthode de quasi-vraisemblance (voir 2.2). Le bien-fondé de l'analyse ne repose alors pas sur des hypothèses a priori, mais plutôt sur la distribution des

résidus à posteriori de l'analyse. La validité de l'analyse est remise en cause si cette distribution est trop dispersée, ou si une structure particulière peut y être détectée.

Approche par le méso-habitat

Dans un second temps, à partir des connaissances acquises par les micro-habitats et l'observation *in situ*, notre travail s'est porté sur le méso-habitat : cette échelle incorpore les notions d'espace, de paysage, de déplacements de faible amplitude, et donc une certaine approche du domaine vital (classiquement qualifié de home-range dans la littérature) et des interactions entre individus. Elle devait donc permettre de caractériser certains comportements mieux que l'approche des micro-habitats (lors de la fraie par exemple), et de préciser le rôle des faciès comme unité d'habitat. Les méthodes cartographiques sont classiquement privilégiées dans ce domaine, avec la définition de polygones convexes de présence. Cette méthode permet de calculer des aires représentatives du home-range de l'espèce en reliant les points extérieurs de la distribution de présence d'un individu (White & Garrot 1990). Le cas des cours d'eau est mal adapté à cette vision du domaine vital, car la dimension longitudinale est la plus structurante, et les berges et bancs de substrat biaisent les estimations de surface. Nous avons donc tenté en collaboration avec Delphine Danancher et Roger Pradel de développer une autre vision du home-range et de l'habitat à cette échelle intermédiaire, en adaptant les travaux de Schaub *et al.* (2001) à la dimension spatiale mono-dimensionnelle des cours d'eau. Ces travaux visent à estimer une durée moyenne de séjour (Stop Over Duration) pour des oiseaux sur des sites de nidifications à partir d'histoires de captures, en prenant donc en compte la dynamique de passage des individus. L'idée est que la durée de séjour minimum est connue par le délai entre le premier et le dernier repérage d'un oiseau sur le site, mais qu'en réalité, l'oiseau arrive un peu avant et repart un peu après ces dates d'échantillonnage, puisque la probabilité de capture n'est pas égale à un. En utilisant la méthode de Pradel (1996) pour estimer la séniorité et la survie, et en faisant l'hypothèse que l'échantillonnage est assez restreint dans le temps, les auteurs supposent que la survie correspond à de l'émigration, et le recrutement (soit (1-séniorité)) à de l'immigration. En sélectionnant le meilleur modèle et en estimant ces paramètres avec une procédure classique en CMR, ils réalisent ensuite un « bootstrap » à partir du jeu de données initial et ré-estiment les paramètres selon le modèle retenu précédemment. Ils en déduisent alors le temps de séjour moyen réel des oiseaux sur le site.

Le travail que nous présentons ici vise à définir un home-range à l'échelle de la population, basé sur l'unité d'habitat « faciès », en utilisant la méthode de Schaub *et al.*, grâce à une astuce très simple : remplaçons le temps par l'espace. Au lieu d'estimer la probabilité de transition d'un pas de temps à un autre (la survie), nous estimons alors la probabilité de transition d'une section de rivière à une autre, si nous nous plaçons sur un réseau linéaire discret. Le temps de séjour moyen devient alors le home-range, le taux de survie devient la probabilité de se déplacer à l'amont, la séniorité devient la probabilité de se déplacer à l'aval. Les outils statistiques développés en CMR autorisent alors le test de facteurs sur la structure du home-range

2.2) Etude de l'utilisation du microhabitat :

Use of a generalised linear model approach to test habitat preferences: an example with *Zingel asper*, an endemic endangered percid of the River Rhône.

(In press in *Freshwater Biology*)

JACQUES LABONNE, STÉPHANIE ALLOUCHE, PHILIPPE GAUDIN

Summary

- 1- A study of microhabitat preference was conducted for *Zingel asper*, an endemic endangered species of the Rhône catchment, in the River Beaume. A generalised linear model allowed us to statistically test the non-random habitat selection and the effect of season and site on this habitat selection.
- 2- The analysis detected significant preferences for the three physical variables considered: water depth, water velocity and substratum size.
- 3- A seasonal shift in the substratum size preference was found: preference for stones increased during the spawning season. Depth preference varied between sites, suggesting a possible plasticity in habitat selection. But further studies should consider other habitat scale and interfacing with conservation biology disciplines.
- 4- These results suggest that the availability of physical habitat plays a significant role in determining fish distribution in the River Beaume.
- 5- The conditions of application of the GLM method are described and discussed. Several biases of density analysis are pointed out.

Introduction

Since the early 1980s, many interesting approaches to physical habitat modelling have been developed to assess habitat use by riverine fish populations and assemblages (Bovee 1982, Souchon *et al.* 1989). A particular interest is the idea of coupling biological models and hydraulic predictions, with the assumption that a significant part of fish distribution could be explained by physical habitat (Souchon 1994, Lamouroux *et al.* 1999a). Most such models were built for species of the sub-family Salmoninae. The utility of such approaches for families with different life history strategies has been tested less often, though some recent studies extend the use of preference models to other species (Pouilly 1994, Pouilly & Souchon 1994, Sempeski & Gaudin 1995, Mallet *et al.* 2000, Lamouroux *et al.* 1999b).

At the same time, the biodiversity crisis (Meffe & Carroll 1994) dictates the necessity for a rapid assessment of species habitat requirements to understand the impact of ecosystem degradation by human activities. Recognized threats to river functioning mainly include habitat fragmentation via dams or weirs, modified flow regimes, river bed impoundment, gravel extraction, water pollution, abstraction and eutrophication (Gurnell *et al.* 1995). Many migratory species are vulnerable (Northcote 1998), but non migratory species which need habitat shift at lower scale during their life cycle (Gaudin 2001), may also be affected by habitat degradation and loss of connectivity (Maitland 1995, Persat 1988).

The case of the Rhône basin in France is an alarming example of hydrosystem modification and fragmentation. The building of numerous power plants during the last 50 years has reduced the naturally flowing portion of the river to 5% of its total length (Fruget 1989). The decline of *Zingel asper*, the only endemic species of the catchment, foreshadows the probable extirpation of several species of the Rhône fish assemblage. The distribution of the species (formerly the whole Rhône catchment) decreased dramatically during the last century as hydroelectric development increased (Mari *et al.* in press). Only two viable populations are known, one in the River Durance, a tributary of the River Rhône, and the other in the River Beaume, a tributary of the River Ardèche. This percid species is endangered (cited in the Habitats Directive of the European Commission, Annexes II and IV, and in the Bern Convention, Annex II) but little information is available on its biology, ecology and

habitat preferences. Such knowledge is essential to understand the reasons for its decline and to develop plans for habitat restoration or reintroduction of the species.

The aim of this paper is to describe micro habitat selection in *Zingel asper* using standard microhabitat sampling methods. We sampled habitat use in the Beaume population during two annual cycles and described habitat availability using a hydraulic model (Lamouroux 1997). The problem of numerous studies is the statistical assessment of habitat selection, and the possibility to test for external variable influence on this selection. To tackle this problem, we propose to analyse data using the quasi-likelihood method in the Generalised Linear Model (GLM, McCullagh & Nelder 1989). This flexible approach allows us to 1) make robust tests for preference, even with an uncompleted sampling design, 2) take into account temporal variation (season effect) and spatial variation (sampling station effect), and 3) to develop qualitative preference curves to highlight the basics of the species habitat.

Methods

Study species

Zingel asper is a benthic percid endemic of the Rhône catchment. Little is known on its biology and ecology as it is very inconspicuous and presents no fishing interest. This benthic predator of invertebrates, which presents a nocturnal activity, inhabits the grayling zone and the upper barbel zone (Huet zonation, Huet 1959). Fishes observed by snorkelling during day never showed any movement. Movement and activity were only observed during night. It reaches the adult stage at 1+ when it generally measures 11 to 13 cm total length (the greatest total length recorded in the River Doubs is 25 cm; Zaug *et al.* 1999). Populations occur at low densities, 30 to 100 fish per hectare (i.e. from 0.6 to 2 Kg per hectare in the Beaume).

Sampling sites

Zingel asper occurs in the River Beaume in the 13 km stretch from the confluence with the Ardèche to the weir of Rosières (Fig. 2.2.1). The geology of the studied zone is karstic, whereas some portions located upstream the study zone include granite substrata. Discharge is not regulated, and severe drought events occur in summer. Riverine habitat can be globally considered as in a nearly natural state although riparian cover has been partly removed. The fish assemblage is composed of 22 species, and cyprinids are dominant (Issartel & Vincent 1998). Our study sites were located on the 1.8-km-long upstream part (mean width was 25 m

and mean depth was 40 cm) where preliminary observations had shown that fish strongly concentrated in three hot spots, each including a natural morphodynamic succession (i.e. pool, run and riffle), which we called stations A, B and C. The cumulated length of these three stations was 850 m (A=350 m, B=250m and C=250m, Fig. 2.2.1). These zones were sampled during different campaigns all along the year, but meteorological or hydraulic conditions sometimes prevented us to sample all stations during one campaign.

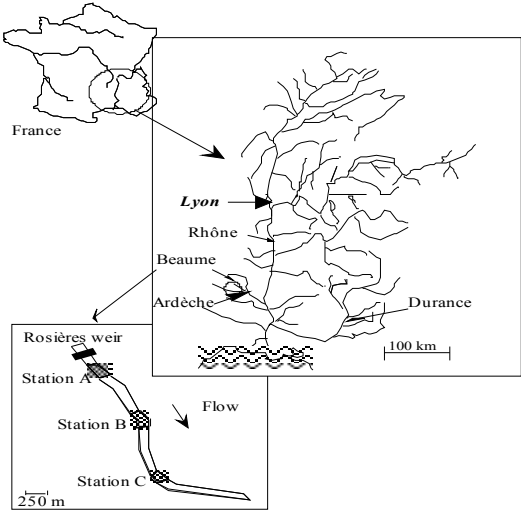


Fig. 2.2.1 Location of the River Beaume and the three sampled sites.

Habitat use sampling method

We used a visual census protocol. Fish were sampled at night using head-lamps because their eyes reflect the beam of light. They were easily located on sight, and a lead mark was set precisely at the focal point of each fish. Then, they were captured using two landing-nets, since they generally did not flee, adopting a cryptic motionless behaviour. This method was very efficient, as overall capture probabilities were estimated to be 0.5 to 0.8 (unpublished work in progress, Jacques Labonne & Philippe Gaudin). The total length of each fish was measured. 0+ fish, that were more difficult to catch and misrepresented in certain stations or seasons, were not included in this study. The morning after, the three traditional physical habitat variables used in fish habitat studies were measured at each mark. Water depth (in cm) was measured with a precision of ± 2.5 cm. Data were then classified into four modalities (< 0.25 m, $0.25 - 0.5$ m, $0.5 - 0.8$ m, > 0.8 m). Water velocity was measured with a Höntzsch current-meter (the propeller is integrated in a tube, and can measure instantaneous speed as well as averaged speed) at 0.2, 0.4 and 0.8 times water depth from the bottom, or only at 0.4 times depth if less than 25 cm deep. Then mean current velocity (in $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) was computed using the following equation: $V = 1/4*(V_{0.2})+1/2*(V_{0.4})+1/4*(V_{0.8})$ (Malavoi 1989). Data were then classified among four modalities (< 0.05 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, $0.05 - 0.2$ $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, $0.2 - 0.4$ $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$, > 0.4 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$). Water velocity at the focal point was also measured 2 cm above the river bed. The dominant substrate size (i.e. covering 50% of 1 m^2 around the fish) was recorded. Substrates were classified into five classes (modified from Malavoi 1989), as follows: sand (< 2 mm), pebbles (2 –16 mm), cobbles (16 – 64 mm), stones (64 – 256 mm) and boulders (> 256 mm). This classification also fits with other studies of fish preferences in the Rhône catchment (Lamouroux *et al.* 1999b).

Habitat use was sampled on eleven occasions for discharges ranging between 0.35 and 2.8 $\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$, which excludes high flood and severe drought events in the Beaume (Table 2.2.1). Data were gathered during three periods corresponding to the main phases of the biological cycle of this species: the growing season (from May to November), the maturing season (from December to February), and the spawning season (March and April). We did not sample at very low discharges (i.e. summer) because habitat modelling was not reliable for this range of discharge (the measure of very low discharge in a 40 m wide karstic river was not accurate enough).

Table 2.2.1: Numbers of fish sampled by date, discharge, season and station. Empty cells indicate unavailable modalities.

Sampling date	Discharge (m ³ .s ⁻¹)	Season	Station A	Station B	Station C	Sum
December 1997	2.14	Maturation		49		49
February 1998	2.77	Maturation	14	12		26
March 1998	1.52	Spawning	33	66		99
May 1998	2.31	Growth	42	35	37	114
June 1998	0.80	Growth	32	22	29	83
October 1998	0.77	Growth	39	17	11	67
December 1998	0.35	Maturation	32	20	13	65
May 1999	1.60	Growth	39			39
June 1999	1.60	Growth	31	33		64
July 1999	0.47	Growth	39			39
March 2000	0.50	Spawning	48			48
<i>Sum</i>			349	254	90	693

Habitat availability and the hydraulic model

In the lotic environment, availability of each variable is not homogeneous, as strong spatial and temporal variability is observed. As a consequence, habitat use has to be balanced by available habitat in order to produce habitat preferences (Heggenes 1996), and several methods are now available (see Souchon *et al.* 1989; and for a detailed review, Parasiewicz & Dunbar 2001). We used the statistical hydraulic Stathab models to estimate the availability of the physical variables along a given reach at different discharges (Lamouroux 1997). According to the procedure, in order to build a dataframe for the hydraulic model we sampled 200 points of available habitat in the 1.8 km long portion that included our study zones, using a transect design at two different discharges. Five equidistant points were sampled per transect, and river width was measured for each of the 40 transects. For each point, water depth and substratum size were recorded (with the same protocol used for habitat use) and from these data, the hydraulic model estimated water depth, substratum size, and water velocity availability.

For the water depth and substratum size variables, mean availability was computed for an area corresponding to the mean width of the reach multiplied by 1 metre of river length. We thus

obtained the area (in m²) corresponding to each modality of the variable considered. For water velocity, availability was computed for a volume corresponding to the mean width of the reach multiplied by the mean depth of the reach over 1 metre of river length. We thus obtained the volume (in m³) corresponding to each modality of water velocity. The mean precision of the model predictions was +/- 15% for the water velocity availability, less for water depth (Lamouroux *et al.* 1995). The hydraulic model did not allow to compute the availability of bottom water velocity so we could not build preferences for this variable but only study its use.

Statistical analysis

At each sampling date (i.e. for one given discharge), densities of fish in each habitat modality were estimated by dividing the number of fish found in it by its availability estimated by the hydraulic model. Since the hydraulic model gives mean availability over the whole reach, some modalities may sometimes be very rare. This was the case only for fast water velocities at low discharge. Thus unrealistic ranges of density variation (for instance, 2 fishes were found in the highest velocity modality that represented only 0.1% of the river volume) were occasionally obtained, limiting the efficiency and applicability of the statistical analysis (Heggenes 1996). To deal with this problem, we chose to linearise densities for this variable (using the log (1+density) transformation). High values were then smoothed while keeping a good resolution for low values.

In order to test for the significance of habitat preference but also for the effect and interaction of other external factors, we used a Generalised Linear Model (GLM) method (McCullagh & Nelder 1989). As non negative continuous number, density (the dependent variable) cannot be considered as gaussian or poisson distributions. We chose not to assume any prior data distribution by using quasi-likelihood estimations applied to the generalised linear modelling framework (McCullagh & Nelder 1989). So, the GLM estimates the parameters of a function of the mean response variable (the link function), where a classic linear model estimates the response variable. This link function can be written as a linear function of a set of predictors:

$$g(E(Y|x)) = \beta_0 + \sum_{i=1}^p \beta_i x_i \quad (1)$$

We only specified the expected function of variance for the residuals. In our case, the variance should approach the mean, as in a Poisson distribution, but can also be pondered by an overdispersion factor if needed. These choices provided robust results, because less is assumed on variance of data than in classic linear analyses. Estimating the link function instead of the response itself allowed to take into account possible empty cells (that are commonly met in non-experimental protocols). The classical process in GLM is to build all possible models using a step-down approach, sequentially implementing all the factors and their interactions. For each model, a deviance score (i.e. the distance to the saturated model, that has a number of parameters equal to the sample size) was computed. The fitting of the various models can be assessed by considering the dispersion of residual deviances relatively to the numbers of residual degrees of freedom. An ANOVA is then applied on model deviances for testing the main effect of each factor and their interactions. Tests were performed using the F -statistic for its low sensitivity to data overdispersion.

The density was the dependent variable. For the explanatory variables, we looked at the effects of the factors “season”, “station”, and “variable modality” on density. Other factors as discharge or fish size were not considered, as they would have generated too much empty cells in the analysis design. All factors must be chosen *a priori*, and there is a trade-off between the biological questions one wants to solve and the power of the statistical analysis. An effect of “variable modality” denotes a non-random habitat use. The effect of the season or the station on habitat selection is analysed through interactions between “variable modality” and “season” or “station”. An effect on density of the factor “season” or “station” alone will only reflect density difference in space or time (i.e. higher densities may have been recorded in a station whatever the modality of the variable considered). This difference can be explained by demographic processes or by sampling efficiency. To simplify the results analysis, and in order to keep a qualitative insight of the preference, we chose to present the linearised coefficients of the GLM, without back transformation to the data scale. The estimations of selection coefficients of the model for the three habitat variables are interpreted as follows: negative values mean avoidance, positive values denote active selection, and values near zero show no selection for the variable considered. An estimate can be considered as different from zero if its confidence interval does not include zero. Finally, as habitat availability could not be evaluated for bottom water velocity, we simply looked at the distribution of fishes for this variable.

Results

For the three habitat variables, the modality effect was strongly significant ($P < 0.0001$), showing strong preference of the fish in all cases (Table 2.2.2). Season and station effect were seldom significant, and simply reflected variation in sampling efficiency. The interaction season*modality was only significant for substratum size ($P < 0.05$), showing a seasonal shift for this variable. The interaction station*modality was only significant for water depth ($P < 0.001$), showing different preference between stations. The triple interaction was never significant (Table 2.2.2). The detailed ANOVA tables for each variable are available in the Appendix.

Table 2.2.2: Summary of ANOVA results on GLM analysis for the variables water depth, water velocity, and substratum size. Results involving microhabitat selection are in bold. Other significant results denote variation of density only due to the station or campaign. P-values are estimated for 5% error risk.

Term	Water depth	Water velocity	Substrate size
Season	NS	NS	$P < 0.05$
Station	NS	$P < 0.01$	NS
Modality	$P < 0.0001$	$P < 0.0001$	$P < 0.0001$
Season*Station	NS	NS	NS
Season*Modality	NS	NS	$P < 0.05$
Station*Modality	$P < 0.001$	NS	NS
Triple interaction	NS	NS	NS

Intermediate water depth modalities were selected whereas shallow depths were strongly avoided ($P < 0.0001$, Table 2.2.2, Fig. 2.2.2a). The interaction station*depth modality showed a stronger selection for high depths (> 80 cm) in station B, but this depth modality was very rare in stations A and C. The interaction season*depth modality was not significant ($P = 0.07$, Appendix), but the analysis of residuals showed a higher dispersion during the spawning season (Fig. 2.2.3). Hence, variance in depth preference tended to increase during the spawning season compared to the growing and maturation seasons.

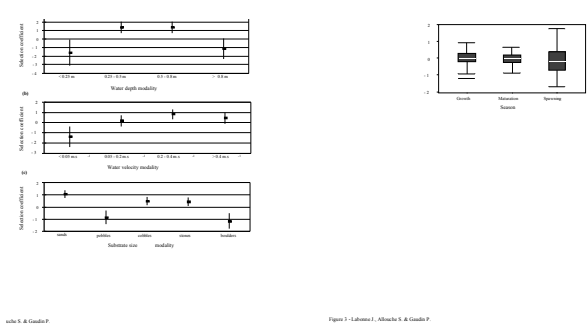


Figure 2.2.3 - Substrate size, Water velocity & Water depth

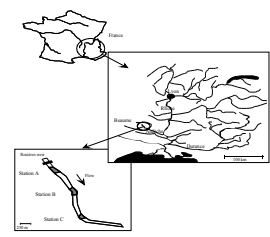
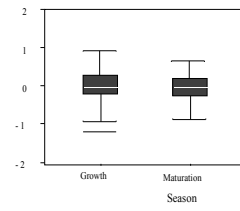
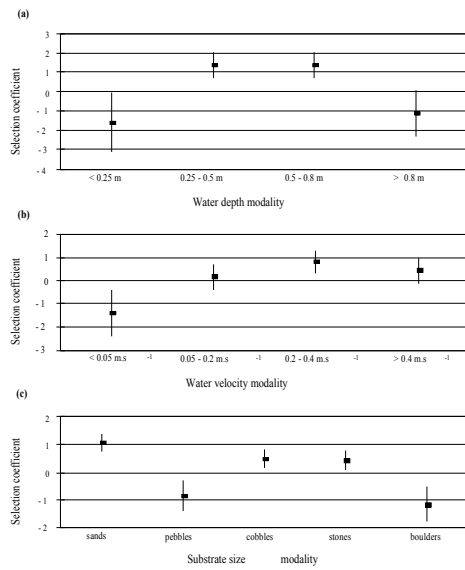


Fig. 2.2.3 Boxplot of general linear model residuals for the depth variable. In each box, the horizontal line represents the median, the upper and lower limit of the box are the 75th and 25th percentiles, the ends of the vertical lines show the smallest and the largest values that are not outliers.

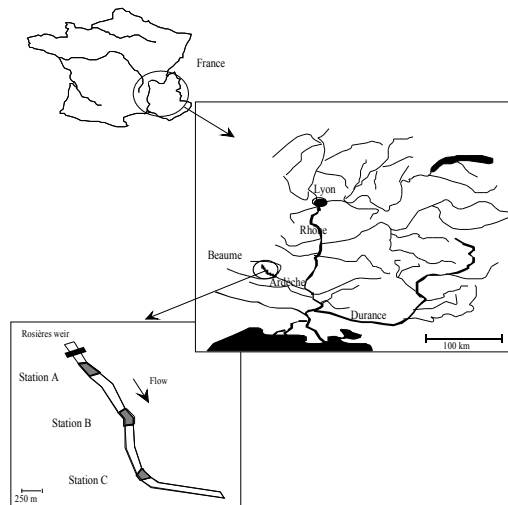
Fish preferentially selected intermediate to high velocities and strongly avoided very low values ($< 0.05 \text{ m.s}^{-1}$) ($P < 0.0001$, Table 2.2.2, Fig. 2.2.2b). No interaction term was significant for the water velocity variable. At the same time, a simple analysis of habitat use performed for bottom water velocity showed that 60% of the fish were found in values below 0.05 m.s^{-1} and 80% below 0.1 m.s^{-1} . As a consequence, the linear correlation between used bottom velocities and used mean water column velocities was significant ($R^2 = 0.196$), but very weak.

Sands, cobbles and stones were selected while pebbles and boulders were strongly avoided ($P < 0.0001$, Table 2.2.2, Fig. 2.2.2c). The interaction season*substrate size modality denoted a seasonal habitat shift as during the spawning period the selection for pebbles and stones increased ($P < 0.05$, Table 2.2.2).



e J., Allouche S. & Gaudin P.

Figure 3 - Labonne J., Allouche S. & Gaudin P.



me J., Allouche S. & Gaudin P.

Fig. 2.2.2 Selection coefficients for the three physical variables: (a) water depth, (b) water velocity, and (c) substratum size. Negative values mean avoidance, positive values preference, and values near zero random use. Vertical bars represent 95% confidence intervals of the coefficients.

Discussion

Methods and bias

The GLM method was chosen to analyse densities because of several reasons such as the scarcity of data in some cells, the unpredictable aspect of density distributions, and especially the robustness of the analysis. Compared to contingency tables or to the Kolmogorov-Smirnov approach (Mallet *et al.* 2000), GLM analysis also allows to test for spatial or temporal effect on preference, taking interaction terms into account. Little is assumed concerning the data, unlike in ANOVA type methods.

As we used a log transformation on data, the estimated coefficients can be used without back transformation to make qualitative predictions in order to compare suitability of different reaches. Back-transformed estimates theoretically allowed to make true density predictions from habitat availability data. However, as physical habitat variables can only explain a limited part of density variation in a species (Lamouroux *et al.* 1999a), we consider that the use of such coefficients must be limited to qualitative predictions and that quantitative predictions (i.e. density) should not be performed from these back transformed data, in management policies as well as in theoretical research.

This modelling approach can be applied as soon as one uses fish density estimates to assess the habitat selection, whatever habitat use sampling method (electrofishing, visual census, etc.). Habitat availability can be assessed using hydraulic models, or via direct sampling if possible. Biological questions have to be addressed *a priori*: the GLM robustness relies on the sampling design efficiency and clarity. One should prefer to test few factors and interactions, with few modalities. The less the degrees of freedom between two hypotheses, the more powerful is the statistical test.

A strong hypothesis commonly assumed is that the sampler has the same capture probability in each modality of each variable. This can often be untrue as typically one cannot sample with the same efficiency in different mesohabitat units (pool, riffle, or run). It is not a problem if the analysis only relies on presence/absence data, but analysis of densities or counts need more caution. For instance, in our study, we may have underestimated the density of fish in deep water and in turbulent water, as it could be more difficult to visually locate the fish in those areas. However, field observations by day (snorkelling) and night showed only accidental presence in these areas suggesting that occurrence of fish there was accidental. However, further studies could balance the density found in each habitat modality by the capture probability in this modality, hence providing unbiased estimates of density. Such a

problem could be solved using a mark-recapture approach, and testing for difference in capture probability among habitat modalities, using multistrata design for example (Brownie *et al.* 1993). Nevertheless our data set was not large enough to use this dynamic approach and to improve the quality of the prediction.

We are aware of another limit to the generalisation of our results since fish preferences may strongly differ at extreme conditions such as floods (Degraaf & Bain 1986, Pert & Erman 1994). However the range of discharge considered in this study corresponds to about 90% of the habitat conditions met by the fish in the River Beaume. We were not able to estimate preferences either during high flood events as our sampling efficiency was drastically reduced or during drought events as hydraulic predictions may not have been reliable. During drought, fish probably had a sheltering behaviour in pools, that could be selected because of the lack of available preferred habitat, and could also provide a thermal refuge.

Overall preferences

This benthic species displays strong habitat preferences in the Beaume, for each of the three classical hydraulic variables, as do numerous other riverine species (Lamouroux *et al.* 1999b). Sands, pebbles and stones were selected, showing the importance of heterogeneous substratum. Here the sand is probably associated with a hydraulic shelter provided by stones, since the Beaume cannot be considered as a sandy river. Intermediate velocities in water column were preferred any time of the year whereas recorded used bottom velocities were often very low. Selection for intermediate depths may partly be explained by a trade-off between feeding opportunities, swimming cost and avian predatory pressure (i.e. from diving and wading birds present on the site). Avoidance of low depths could also result from an adaptive behaviour due to the frequent and strong water level fluctuations on this Mediterranean river system.

From our field observations, the main habitat shift occurred during the spawning season when part of the fish moved to the riffles. Surprisingly this shift was statistically illustrated only by the significant increase in selection for stones, whereas mean depth and velocity in riffles are normally clearly different from those in runs or pools (Malavoi 1989). In fact, no significant change was found for mean water velocity probably because the two spawning season samples were collected during low discharge, making high velocities very rare. Shift in depth selection was not detected (but $P = 0.07$) due to the increase in depth selection variance at the spawning season, as illustrated by residuals analysis. Clearly, all fish did not move to the riffle area (i.e. the spawning site), and some were found in deeper habitats

than usual. As pointed out by Tyler & Gilliam (1995) and Pert & Erman (1994), individual strategies may explain a large amount of variance in data and the variance range in habitat selection can be an important tool to understand habitat selection processes. There may be a sexual component in habitat selection at this period but it was impossible to study as it was not possible to safely determine the sex of the fish. Preliminary home range data (Delphine Danancher, Jacques Labonne & Philippe Gaudin, unpublished data) show important seasonal shift in fish positions and movement patterns between adjacent mesohabitat units. Such a behaviour was not completely detected through the microhabitat approach. A mesohabitat approach would provide a more accurate scale for such an analysis and questions (Roussel & Bardonnnet 1997, Roussel & Bardonnnet 1999, Lonzarich *et al.* 2000).

Habitat approach in a conservation context

There is some plasticity in habitat selection, as pointed out by the significant interaction between station and depth. Fish may have preferentially used shallow areas, but could also accept deeper habitats. This result stresses that preferences cannot be considered universal and must be transferred with care (Heggenes & Saltveit 1990). Another population is known and monitored on the River Durance. Unfortunately, microhabitat results are not totally comparable with our study: electrofishing was used on the Durance because of high water turbidity. However, mesohabitat observations show that in this river, fishes seem to use exclusively riffles and the highest velocity areas ($>0.4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) whatever the season and avoid other areas where adequate substratum sizes are not available due to the river impoundment (Cavalli & Chappaz, Laurent.Cavalli@newsup.univ-mrs.fr, personal communication). Hence considering the former distribution of the species which was the major part of the grayling and the barbel zones (Huet 1959), *Zingel asper* plasticity for habitat selection could be quite high, making the use of different habitats possible depending on local conditions.

An obvious bias of this study is the spatially restricted sampling, especially because the population of the Beaume can be viewed as a boundary population, as the species was known to inhabit the Rhône before damming and regulation. But this problem will become frequent now that many researches are initiated on endangered species. Thus it is impossible to record the whole habitat plasticity of the species (Mallet *et al.* 2000), and one has to be aware of the possible weakness of predictions that can be made from such data. This clearly suggests that extending of our results to the species itself should be done carefully. This can also be a problem when assessing the value of potential habitats for reintroduction. Nevertheless, as the Beaume population appears viable, we can assume that the preferences

described here are minimum requirements for possible reintroduction. These habitat modalities may be limiting on the Rhône itself (because of discharge regulation and hydroelectric dams), but are still found on many of the tributaries of the basin. It appears that microhabitat availability alone cannot explain the regression of the species. The microhabitat may not be the biggest concern for conservation actions in *Zingel asper*.

Finally, if it is recognized that habitat (*sensus lato*) knowledge and preservation is a key for fish conservation, further studies should consider the nested multiscale aspect of fish habitat (microhabitat, mesohabitat, reach, river, and catchment scales) (Poizat & Pont 1996) in order to propose efficient management policies at each scale level. For instance, locally improving the availability of a favourable microhabitat would not solve the problem of connectivity between mesohabitat units. But modifying discharge at the catchment level may have a significant effect on local microhabitat availability at many sites. Moreover, this multiscale approach should allow a more efficient interface between habitat selection, population dynamics (estimation of survival and dispersion), and population genetics (gene flow, inbreeding, mating system) (Schlosser & Angermeier 1995).

Acknowledgments

First thank the numerous students implied in field data sampling. Nicolas Lamouroux from the CEMAGREF of Lyon gave useful advice on the philosophy of data analysis. Logistic and scientific support has been provided by the SEMA (an organism of the French Ministry of Environment) and the Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystemes Fluviaux of Lyon 1 University. This study was supported through the LIFE-Apron Nature Programme, managed by Reserves Naturelles de France.

Finally, many thanks to Jean-Louis and family for their warm hospitality in the camping site of Arleblanc.

Appendix

ANOVA on GLM results for the three physical variables: water depth, water velocity, and substratum size.

Term	<i>df</i> -residual	Residual deviance	<i>F</i> -value	<i>P</i> -value
<i>Water depth</i>				
Null model	91	116.01		

Season	89	115.95	0.067	0.935
Station	87	114.62	1.515	0.228
Modality	84	53.04	46.833	0.000
Season*Station	81	51.80	0.941	0.426
Season*Modality	75	46.34	2.076	0.069
Station*Modality	69	31.14	5.776	0.000
Triple interaction	60	27.65	0.885	0.543
<i>Water velocity</i>				
Null model	91	174.19		
Season	89	170.03	1.663	0.198
Station	87	157.17	5.148	0.009
Modality	84	114.10	11.492	0.000
Season*Station	81	110.35	1.000	0.399
Season*Modality	75	100.52	1.311	0.266
Station*Modality	69	90.89	1.285	0.278
Triple interaction	60	82.31	0.762	0.651
<i>Substratum size</i>				
Null model	114	407.51		
Season	112	393.59	4.542	0.014
Station	110	391.45	0.697	0.501
Modality	106	167.24	36.580	0.000
Season*Station	103	162.49	1.032	0.383
Season*Modality	95	136.14	2.149	0.041
Station*Modality	87	123.55	1.027	0.423
Triple interaction	75	116.68	0.373	0.969

2.3) Etude du Home-range

A capture-recapture method to estimate home range length of fish in riverine systems: case study on *Zingel asper*.

DELPHINE DANANCHER, JACQUES LABONNE, ROGER PRADEL and

PHILIPPE GAUDIN

Summary

Classical individual home range length estimation in stream fishes corresponds to the length separating the most upstream and downstream points where individual locations occur. In this study, capture-mark-recapture statistics were applied to spatial recapture histories in order to assess intensity of fishes restricted movements on the longitudinal axe of the river using "Survival and Recruitment framework" (R. Pradel. 1996. *Biometrics*. **82**: 852-859). Those movement probabilities were then used to estimate home range length at population scale adapting Schaub *et al* stopover estimation method (M. Schaub et al. 2001. *Ecology*. **82**: 852-859) to our spatial data. This method provides a new estimate of population home range including part of the river where no real location occurs but that are potentially used by fishes. Movements intensities and home range length of *Zingel asper* (percid) population of the river Beaume (Ardèche, France) were quantified using this method and taking account of the effects of different biotic or abiotic factors. Results showed differences in *Zingel asper* space use patterns among sexes, periods of biological and types of habitat.

Key words: stream fish, movement probabilities, new home range estimator, population scale, capture-mark-recapture analysis, spatial data.

Introduction

Over the past 20 years, it has become clear that spatial dimension and more particularly interactions between environmental heterogeneity and movements of individuals are essential to understand population and ecosystem dynamics. Patterns of distribution and movements of individuals within a given landscape depend on a set of complex phenomenon like resources distribution, intra or interspecies interactions that can be analyzed on numerous spatial and temporal scales. Most animals are nomadic but carry out their daily activities on a limited area commonly called home range (Gerking 1953, Boitani & Fuller 2000) enclosing all types of resources they need. These home range can enclose reproductive sites when considering larger temporal scales (month, year). In stream fish, home range is classically measured as the length of stream used by fishes separating the most upstream and downstream points where fish locations occur (Baras 1992, Ovidio 1999, Ovidio *et al.* 2000).

In the present work we chose to develop a new method adapted to the study and the estimation of restricted movements intensity and home range length of stream fish at the population scale. In order to estimate local fish movement probabilities we adapted capture-mark-recapture methods to spatial data. Mean home range length of stream fish populations was then estimated adapting the method developed by Schaub *et al.* (2001) to spatial data. Its initial purpose was to estimate stopover duration for migrating populations of birds on rest sites from capture-mark-recapture data.

We applied this dynamic method to the case of *Zingel asper*, an endangered fish, in order to illustrate method development. Information concerning space use modalities are essential to set up practical protection measures of *Zingel asper* and its habitat. Micro-habitat use of this benthic percid has already been studied (Labonne *et al.* in press) and results have shown that a method considering larger space scale could be more accurate to point up habitat shifts that occurs during its biological life cycle.

Methods

Principe of the method

Classical capture-mark-recapture survival analysis applied to temporal data allows to estimate simultaneously: survival rate (ϕ) between time t and t_{+1} and capture probability (p) at time t (Lebreton *et al.* 1992). In the same way, seniority analysis can be performed to estimate probability of presence at time t_1 given presence at time t (Pradel 1996), called seniority rate (γ). We chose to apply such analysis design to spatial capture histories in order to estimate transition from each patch to the contiguous upstream and downstream patches on a linear discrete succession of patches.

Classically, stopover duration was calculated as the time spent on the stopover site between first and last captures, a method strictly analogous to the traditional way of estimating stream fish home range from the most upstream and downstream locations of an individual fish. Indeed, because capture probability is undoubtedly below 1, stopover duration tend to be underestimated (some individuals may not be sampled immediately when arriving on the stopover site or during last days of their stopover period). Schaub *et al.* (2001) new method leads to an estimation of stopover duration enclosing the time a bird may have spent at the stopover site before first capture and after last recapture using survival and recruitment analysis. In the same way, probabilities of movements estimated by adapting capture-mark-recapture methods to spatial data can be used to estimate the entire home range including parts

of the river in which no real location occurs but that are potentially used by individuals outside the limits of their more upstream and downstream location points.

Estimation of movement probabilities using capture-mark-recapture statistics

Adaptation of the temporal method to spatial data and building of the dataset

Locations of fish in the river are sampled throughout several campaigns of recapture. Coordinates of their exact locations in the stream are projected on the main axis of the river (discarding temporal information) which is divided in several sections that can be arbitrarily designed, or can represent mesohabitat units (run, riffle, pool...see Malavoi 1989). All the campaigns of recapture are pooled in what we call a recapture session. A spatial capture history is then built for each fish monitored throughout a recapture session. For instance, in a river divided in 5 sections, the captures history of a fish that occupied sections 1, 2, 5 one time at least and that had never been detected on sections 3 and 4 during a recapture session would be [1 1 0 0 1]. The complete dataset to be analyzed is a matrix of n columns (n = number of sections) and m lines (m = number of fishes) and represents a recapture session.

Let be a reach divided in n sections (1 = the upstream section, n = the downstream section), transition and capture probabilities are denominated as follows:

π_i = Probability of capture on section i (with $1 < i < n$).

ϕ_i = Downstream probability: probability of frequenting section i_{i+1} when frequenting section i . This probability is estimated through survival analysis.

γ_i = Upstream probability: probability of frequenting section i_{i-1} when frequenting section i . This probability is estimated through seniority analysis.

Recapture campaigns should be realized in a very short period in order to fulfill two assumptions: 1) environmental conditions (discharge, temperature...) are constant during all the sampling period 2) we assume that the sampled population is closed, and hence respects Cormack-Jolly-Seber (CJS) model requirements. With a short sampling period, emigration and death events are negligible.

Goodness Of Fit tests (GOF tests)

In order to check the adequacy of data to CJS assumptions, GOF tests were carried out on the data in the classical way (Pollock *et al.* 1985, Lebreton *et al.* 1992) using program U-Care (Utilities-CApture REcapture, Version 1.1, February 2001) but the results of the tests had to be reinterpreted.

Tests 2.Ct and 3.Sr are used to detect capture heterogeneity among individuals whatever their previous capture histories. Those tests are carried out for each time interval with temporal data, for each section in our case. They may help detecting different space use strategies due to biological factors (different home range shapes in the population, migration of some individuals during the sampling period...) or due to sampling method (variability in capture effort...).

In test 2.Ct, the null hypothesis tested is that there is no difference in the probability of being captured on section $i+1$ between marked individuals captured or not on section i . This test detects any autocorrelated structure inside the dataset that is contrary to CJS assumptions. In test 3.Sr, the null hypothesis tested is that there is no difference in the probability of being recaptured downstream section i between individuals captured or not upstream section i . This test detect any variation in the probability of presence of fishes, and will point out an excess of fish located on one given section only.

In temporal analysis, Z statistics (signed statistic computed from chi-square GOF values) usefully complement the traditional chi-square statistics to detect global problems of trap dependence (Lebreton *et al.* 1992) or transience (heterogeneity in capture probabilities due to transient individuals, Pradel *et al.* 1997). A positive test may lead to the adoption of more appropriate alternative model (Lebreton 2001). In our case, positive Z tests would indicate heterogeneity in space use among individuals.

Model selection

The "Survival and Recruitment framework" (Pradel 1996) allows to test for external variables, group effect, or individual covariates on demographic parameters in classical analysis. The usual approach is to build the most complicated model integrating all the relevant factors, and to test for less complicated nested models against it. Such tests can also be performed to draw inference about biotic or abiotic factors that could influence transition probabilities in order to direct the selection and to test fewer models when number of variables is too high.

The selection of the best model is realized within program Mark (White & Burnham 1999) using the Akaike information criterion (AIC) which is commonly used in capture mark recapture studies (Lebreton *et al.* 1992, Clobert & Pradel 1993, Anderson *et al.* 1994, Reboulet *et al.* 1999). This criterion takes account of the number of parameters (parsimony) and the quality of the adjustment of the model to the data (deviance). The model with the lowest AIC is selected.

Estimation of the home range length

Estimation of the average home range length of the entire population is done using program SODA (StopOver Duration Analysis). This program allows the computation of an estimation of the home range length and of its accuracy for each section of the river using the bootstrap method (Reboulet *et al.* 2000). New virtual datasets are generated selecting capture histories at random from the initial dataset as many times as ones like and for each one, ϕ , γ and p are estimated under selected model. Schaub *et al.* formula (2001) is then used to calculate home range length for each resampling. From all those resamplings, mean stopover duration is estimated with a confidence interval of 95%.

Case study: Zingel asper

Biological model

Zingel asper is an endemic percid of the Rhone catchment, which inhabits the grayling zone and the upper barbel zone (Huet zonation 1959). This nocturnal fish reaches the adult stage at 1+ and generally measures about 10 to 15 cm. *Zingel asper* populations have very low densities (from 10 to 100 fish per hectare, Labonne 1998). Adult annual biological cycle can be summarized by three stages: a growing period from May to November, a maturing period from December to February and then a spawning period from March to April. During the spawning period it is possible to determine sex of fish because development of the gonads modify females body shape. No visual morphological difference between males and females can be observed during the other periods.

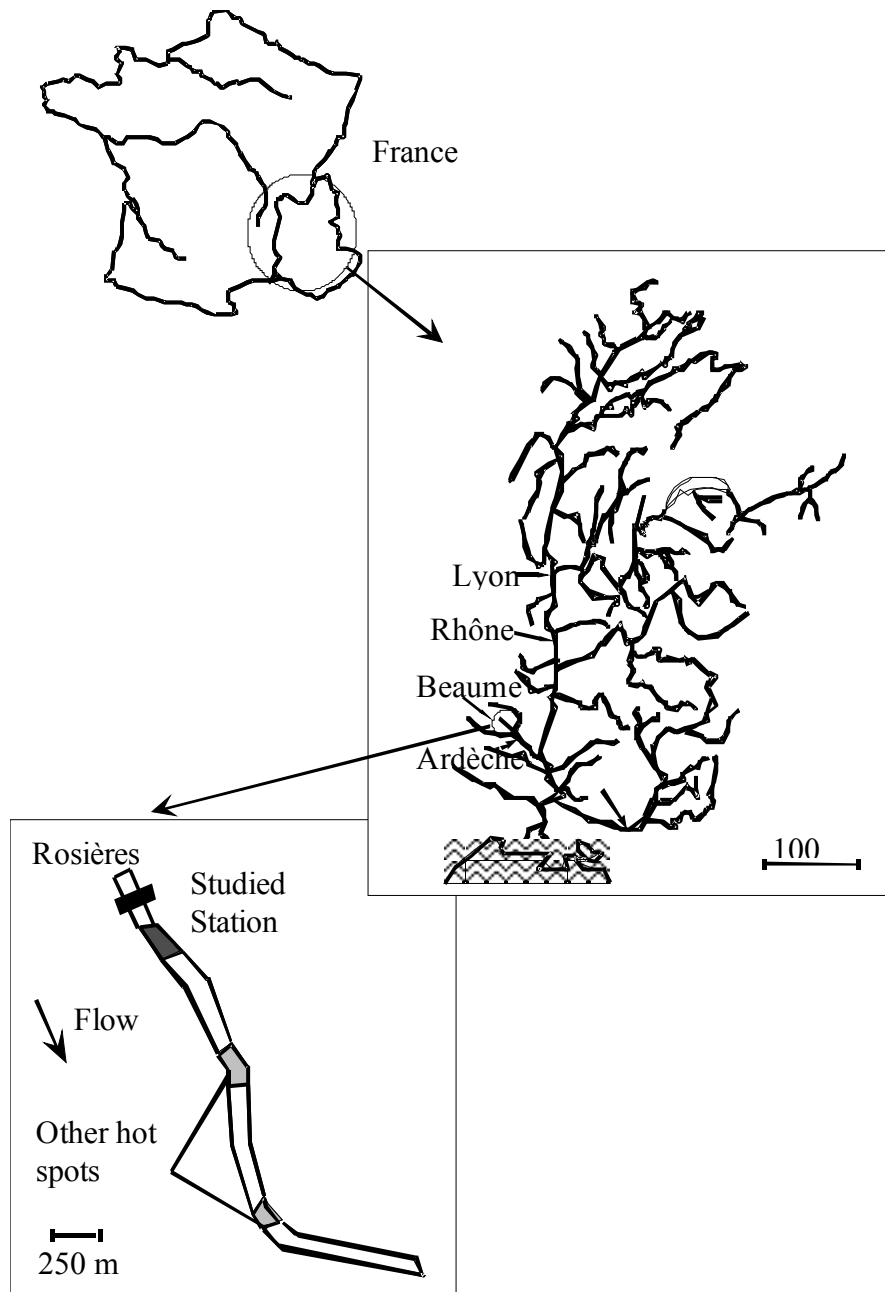


Figure 2.3.1: Sampling sites on the river Beume, tributary of the river Ardèche.

Sampling sites

At the beginning of this century, this species was found all over the Rhone catchment whereas nowadays it has lost about 80% of its original habitat essentially because of fragmentation of its habitat (due to weirs) but also because of hydraulic disturbance and pollution (Labonne *et al.* in press). Nowadays, only two viable populations remain in the Durance and the Beaume rivers. Our study focused on the upstream part of the population which was colonizing 13 km of the Beaume river from the confluence with the Ardèche river till the weir of Rosières (fig.

2.3.1). Preliminary observations showed that fish concentrated on hot spots, each one including a natural morphodynamic succession (i.e. pool, run and riffle, see Malavoi 1989) that we called station. Occurrence of *Zingel asper* in the portions of stream between the stations was rare (Labonne *et al.* in press). We sampled in the more upstream station just downstream the weir of Rosière. The length of this station was 344 m and its width ranged from 25 to 45 m. This station included a pool, a run and a riffle.

Sampling method: capture-mark-recapture

All the adults of the station were marked individually (PIT tag: length = 11 mm ; width = 2 mm). In the case of the growing period, the tagging was performed three weeks before the beginning of the sampling to avoid behavioral modifications (stress, avoidance). For the spawning period, fish were tagged three months before in order to avoid physiological problems in gonads development. Many studies have shown that fish tagging had no influence on mid-term survival (Baras *et al.* 2000, Boitani & Fuller 2000, Das Mahapatras *et al.* 2001, Labonne & Gaudin, chapter 3).

During sampling campaigns, fish were tracked by night using headlamps because their eyes reflect the light beam. During each recapture campaigns, two persons prospected the entire area of the station. Fish were only spotted but not captured (code of PIT tag was read using a submersible reader).

Sampling design

Two different sampling sessions were realized. The first session was made from the 7th to the 28th of march 2000 during the spawning period and the second one from the 27th of may to the 7th of june 2001 during the growing period.

- During the first sampling session 26 fishes (16 males and 10 females) were monitored throughout 12 campaigns of recapture. The exact location of each fish was defined using a theodolithe (accuracy of one meter).
- During the second one, 17 fishes (with no possible distinction of sex) were monitored throughout 10 campaigns of recapture. The exact location of each fish was defined using a GPS pro XRS (accuracy of one meter too).

During data analysis we considered different period of the biological cycle (b):

- First group: fishes during growing period (17 fishes).
- Second group: individuals during spawning period (26 fishes).

The second group can be subdivided according to the sex of individuals (16 males, 10 females) and the analysis can be performed on three groups differing by period of biological cycle but also by sex of individuals (p_s).

Two different types of division of the station were made. First type was an arbitrary division of the station into 20 sections of 17,2 meters long (s) in order to apply capture-mark-recapture methods to spatial analysis. The second one matched the natural distribution of the three types of habitats in the station: a pool (59 m long) in the upstream section, a run (236 m long) and then a riffle (49 m long). Sections were numerated from 1 to 20 from upstream to downstream and the type of habitat of each section (ha) was determined by the dominant habitat in the section: sections from 1 to 3 corresponded to pool, from 4 to 17 to run and from 18 to 20 to riffle.

Hypothesis

Our purpose was to analyze *Zingel asper* home range modalities and to determine biotic and abiotic factors that could influence movement probabilities and consequently home range length.

The global model we built took account of the period of the biological cycle (b_c) and of the section for which the estimation was realized (s) for space effect): $\varphi(b_c \times s)$ $p(b_c \times s)$ $\gamma(b_c \times s)$. We did not test every possible models and a selection procedure was developed taking account of different biological hypothesis concerning factors that could influence *Zingel asper* movements. First, the number of parameters concerning the capture probability (p) (correction parameter) was reduced (Crosbie & Manly 1985, Clobert & Pradel 1993, Lebreton *et al.* 1992). Habitat effect (ha) was tested against space effect (s) ($(b_c \times s)$ vs. $(b_c \times ha)$). The significance of the interaction between the period of the biological cycle and the type of habitat or the space was tested comparing additive ($(b_c + s)$ and $(b_c + ha)$) to multiplicative models ($(b_c \times s)$ and $(b_c \times ha)$). All the factors selected in the best model were then tested individually ((s) and (b_c) or (ha) and (b_c)) and also compared to the constant model denoted $(.)$. When an effect of the period of biological cycle was detected, the sex effect (p) was then tested after subdivision of the spawning period data set according to the sex of individuals. The same selection procedure was then successively applied to downstream (φ) and upstream probabilities (γ). The home range length was then estimated through SODA, following the pattern of the best model selected.

Results

Goodness of fit tests

Because of the low number of fishes (43) that were tagged at the beginning of the study and caught during our sampling sessions, GOF tests were realized on the whole data set without considering groups. We considered that the presence of four pseudoreplicats in the data set (four fishes that have been seen in 2000 and have been caught again in 2001) was not significantly opposed to the CJS assumptions concerning the population (Lebreton *et al.* 1992) which must be respected in a capture mark recapture study.

Our data fitted CJS model and no trap dependence (Z statistic P-level, two-sided test = 0,292) or transience (Z statistic P-level, two-sided test = 0,437) were detected. Tests 2.Ct and 3.Sr were not significant (with respectively $p = 0,949$ and $p = 0,995$) nevertheless, the statistical power of those tests may be weak due to missing degrees of freedom for some component of the tests (test 2. Ct: all the 38 components were tested ; test 3. Sr: 16 components not tested on 38).

Estimation of movements probabilities

Instead of using classical AIC in order to select the best model we decided to use the second order criterion AICc which is more appropriate to small samples (Anderson *et al.* 2001).

The best model selected in order to estimate movement probabilities was $\phi(p_s) p(.) \gamma(b_c \times ha)$ (Table 2.3.1). Downstream probability ($\phi(p_s)$) depended on the period of the biological cycle. This movement probability also depended on the sex of individuals during the spawning period. Upstream probability ($\gamma(b_c \times ha)$) varied among periods of the biological cycle and types of habitat but was not significantly different between sexes during spawning period. Recapture probability was constant whatever the type of habitat or individuals considered. Downstream movements were higher during spawning period than during growing period (table 2.3.2). During spawning period we also noticed that downstream movements were higher among males than among females. Intensity of upstream movements is quite difficult to interpret because some estimates are missing (non-estimated confidence intervals). Nevertheless, comparing upstream probability in the run between the different periods of biological cycle, upstream movements tended to be higher during growing period than during spawning period.

Table 2.3.1: Results of model selection.

Selection procedure	Model	AICc	Parameters	deviance
γ	$\varphi(p_s) p(.) \gamma(b_c \times ha)$	697,857	10	610,772
	$\varphi(p_s) p(.) \gamma(ha)$	701,397	7	621,016
	$\varphi(p_s) p(.) \gamma(b_c + ha)$	703,584	8	620,993
	$\varphi(p_s) p(.) \gamma(.)$	708,665	5	632,608
	$\varphi(p_s) p(.) \gamma(b_c)$	710,812	6	632,606
	$\varphi(p_s) p(.) \gamma(b_c + s)$	717,596	24	595,573
	φ	$\varphi(p_s) p(.) \gamma(b_c \times s)$	759,629	42
$\varphi(b_c) p(.) \gamma(b_c \times s)$		766,821	41	592,017
$\varphi(b_c + ha) p(.) \gamma(b_c \times s)$		768,405	43	586,447
$\varphi(.) p(.) \gamma(b_c \times s)$		769,757	40	598,446
$\varphi(ha) p(.) \gamma(b_c \times s)$		772,419	42	594,067
$\varphi(b_c \times a) p(.) \gamma(b_c \times s)$		775,031	45	585,687
$\varphi(b_c + s) p(.) \gamma(b_c \times s)$		816,730	59	568,089
p	$\varphi(b_c \times s) p(.) \gamma(b_c \times s)$	907,039	77	555,349
	$\varphi(b_c \times s) p(ha) \gamma(b_c \times s)$	910,074	79	544,366
	$\varphi(b_c \times s) p(b_c) \gamma(b_c \times s)$	913,413	78	554,789
	$\varphi(b_c \times s) p(b_c + ha) \gamma(b_c \times s)$	915,543	80	542,582
	$\varphi(b_c \times s) p(b_c \times ha) \gamma(b_c \times s)$	927,697	82	539,726
	$\varphi(b_c \times s) p(b_c + s) \gamma(b_c \times s)$	1046,582	97	519,12
	$\varphi(b_c \times s) p(b_c \times s) \gamma(b_c \times s)$	1323,710	116	504,026

Table 2.3.2: Estimated values of the different parameters of the selected model: $\varphi(p_s)$ $p(\cdot)$ γ ($b_c \times ha$) (NE: parameter not estimated). The confidence interval is 95%.

Parameters	Estimate	Standard Error	Lower	Upper
φ (growing period)	0,8422	0,0379	0,7532	0,9033
φ (females ; spawning period)	0,8645	0,0394	0,7673	0,9251
φ (males ; spawning period)	0,991	0,0195	0,6025	0,9998
p	0,4558	0,0352	0,3881	0,5252
<u>Growing period :</u>				
γ (pool)	0,3635	0,1374	0,1513	0,6465
γ (run)	0,9613	0,0316	0,8246	0,9924
γ (riffle)	NE	NE	NE	NE
<u>Spawning period:</u>				
γ (pool)	NE	NE	NE	NE
γ (run)	NE	NE	NE	NE
γ (riffle)	0,8737	0,0294	0,8039	0,9211
	NE	NE	NE	NE

Home range length

As program SODA could not integrate the complicated structure of the selected model (two different group effects, b_c and p_s , affecting two different parameters of the model, φ and γ), we treated each group separately. The global data set was separated in three different data sets corresponding to the growing period, the females during the spawning period and the males during the spawning period. For each of those three data sets, home range length was estimated using Schaub *et al.* equation (2001) under model $\varphi(\cdot)$ $p(\cdot)$ $\gamma(ha)$ which is exactly the restriction of the selected model to an isolated group.

Home range length, whatever the period of the biological cycle, the sex of individuals, the type of habitat and the section for which the estimation is realized, was smaller than the station length (table 2.3.3). Generally, *Zingel asper* home range was longer during spawning period than during growing period. During spawning period males home range was more often longer than females one except on the very downstream part of the station where males home range was reduced compared to females one.

Table 2.3.3: Estimation of the home range length (meters) for each section of the river. The confidence interval is 95%.

Section	Growing period		Females during spawning period		Males during spawning period	
	mean	Standard error	mean	Standard error	mean	Standard error
1	93	18,2	138	51,8	300	39,4
2	103	17,5	152	48,8	296	38,9
3	107	17,2	167	46,1	292	39,4
4	122	16,9	176	44,4	291	35,6
5	136	16,7	184	42,8	287	32,5
6	150	17	191	41,6	282	30,1
7	162	17,9	197	40,9	275	28
8	174	19,3	201	40,4	267	26,3
9	185	21,2	205	40,1	258	24,9
10	195	23,6	206	40,1	248	23,9
11	204	26,3	208	40,2	237	23
12	212	29,2	208	40,8	225	22,5
13	219	32,7	207	41,6	212	22,4
14	225	36,1	204	42,7	200	22,2
15	230	40	201	44	186	22,4
16	233	44	196	45,6	172	22,5
17	234	48,3	189	47,6	158	22,9
18	139	24,3	187	53,5	158	22,5
19	84	12	185	43,2	158	22,2
20	48	5,8	184	66,6	158	22

Using SODA it was possible to convert the estimation of the home range length into sections used by fish upstream and downstream the studied section. Figure 2.3.2 represents the different types of habitat used by the three groups of fish. Each vertical line of this graphical interpretation of our results represents the estimation of the sections which fish used under our model.

The downstream part of the station (riffle and downstream part of the run) was more often used during spawning period than during growing period. Inversely, the upstream part of the station (pool and upstream part of the run) was more used by fish during growing period than during spawning period. *Zingel asper* population moved from the upstream to the downstream part of the station during spawning period, hence changing its habitat use pattern.

During spawning period, habitat use was quite different among sexes. Males systematically used the riffle and the entire downstream part of the run. During this period, a more intensive use of the downstream part of the station was also observed among females but in lower proportions. Females located in the pool never used the riffle and vice versa. Inversely, males located in the upstream part of the station showed a higher probability to reach the riffle.

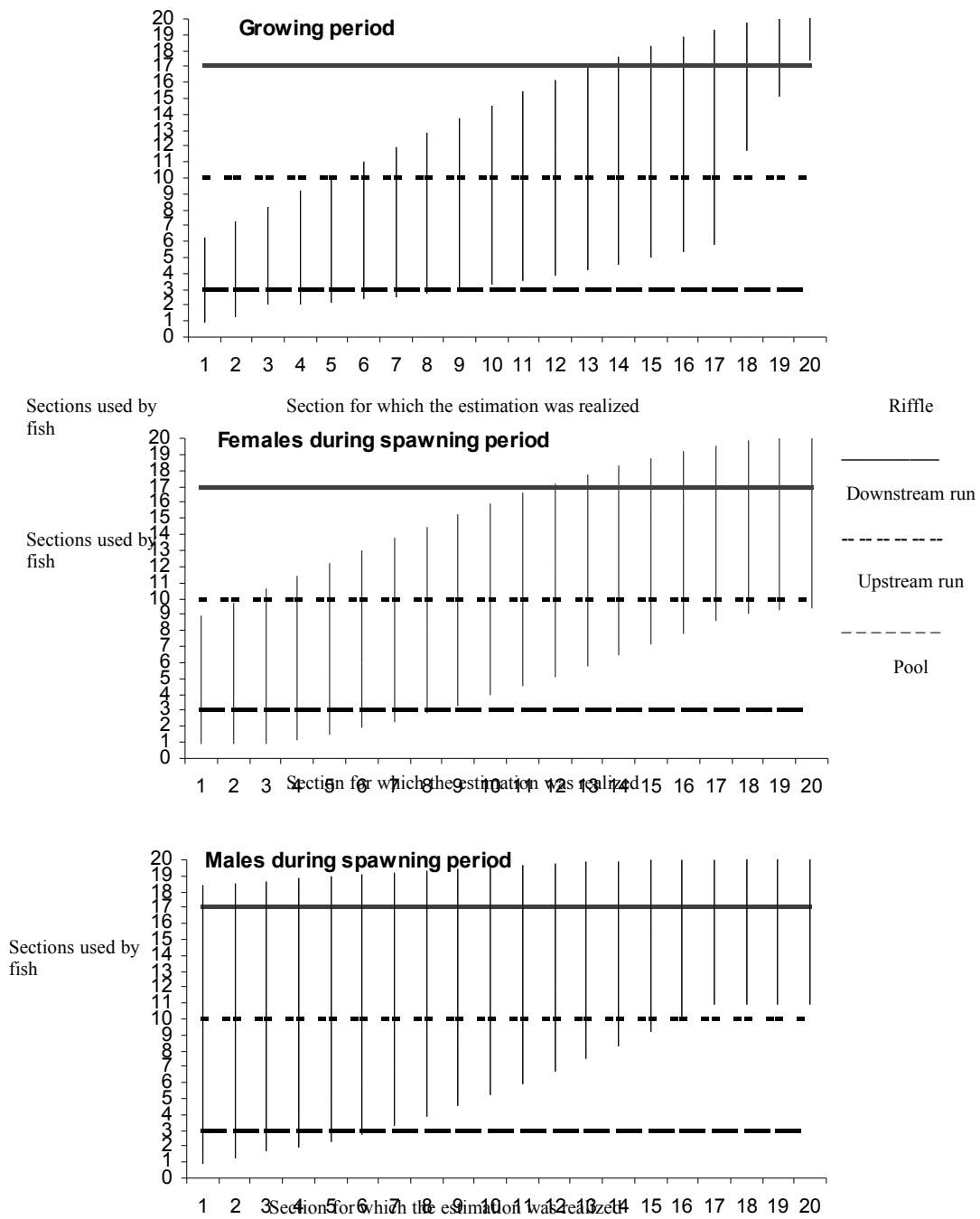


Figure 2.3.2: Graphical interpretation of SODA results about the different types of habitat that are potentially used by fish according to the different groups we have considered: individuals monitored during growing period, females monitored during spawning period and finally males monitored during spawning period. Those graphs are showing for each given section the number of sections that are potentially used upstream and downstream the section considered (vertical lines) and consequently

the type of habitat potentially used by fish. Horizontal lines represent limits between two different types of habitat.

Discussion

Methodological bias

Temporal scale is a central problem when studying spatial behavior because some methods are particularly suitable to short term studies whereas others can be used only in long term studies (Lucas & Baras 2000). In fact, in this type of study, one always has to reach a trade-off between the degree of disturbance of individuals under study, the quality of the information collected, the duration of the study and finally the number of individuals for which relevant information can be gathered.

We followed marked individuals which were supposed to keep on moving and behaving in their environment in a normal way, just like if they had not been marked (Kenward 1987, White & Garrott 1990, Crespin 1996). Several studies showed that fish species exhibit no significant impact of PIT tags on survival and growth (Ombredane *et al.* 1998, Baras *et al.* 2000, Boitani & Fuller 2000, Das-Mahapatra *et al.* 2001) but generally there is no available information about behavioral effects of marking. In *Zingel asper*, possible behavioral effects of the pit tags have not been tested yet but no survival decrease was detected when Labonne tested marks effect in 1998. Furthermore, simple handling of animals during physical controls is disturbing (Clobert & Pradel 1993) but we may also suspect that proximity between the experimenter and the animal could induce behavioral modifications like avoidance or use of shelters that could modify detection probability. Nevertheless, in the present work disturbances due to experimenter were minimized by the fact that there was no real recapture (light beam was supposed to cause low disturbance).

Zingel asper populations present naturally low densities making necessary to reach a compromise between the amount of data and the duration of the sampling period. More generally, the duration of the sampling period is dependent on the capture probability and the occurrence of individuals composing the studied population. The temporal abstraction we made in this work (campaigns of recapture are pooled in one session that correspond to one time interval) generated several problems. Aquatic ecosystem heterogeneity exists in a variety of temporal and spatial nested scales. Temporal abstraction leads to the ignorance of the smallest heterogeneity over the shortest time periods (days, weeks). For that reason, it was necessary to make a trade-off between the amount of data and the fineness of the temporal

scale. Temporal abstraction led as well to the loss of the information concerning the frequency of use of the different parts of the home range because occurrence of a fish on a given section was reduced to presence/absence data. There are several classical methods that allow defining home range size giving different weight to the different parts of it according to their frequenting (Anderson 1982, White & Garrott 1990). However this type of information remains quite difficult to interpret because parts of the home range that are more frequented are not necessarily the most important to ensure survival and reproduction.

Interest of this new home range estimator

Numerous classical methods give estimations of home range dimensions strongly dependent on the number of observations. For that reason, in order to have a precise estimation of individual home range dimensions, individuals have to be monitored throughout a very long period (convex polygon method, White & Garrott 1990). Sometimes, it is also necessary to make strong assumptions about the internal pattern of individual home range (bivariate normal ellipse method, White & Garrott 1990). Furthermore, when researchers want to assess home range at population scale using those methods it is essential to follow an important number of individuals which is time and money costly. Multi-strata models should be used to resolve those kind of problematic but they are also data costly. On the contrary, our method relies more on the number of fish monitored than on the number of occurrence per fish. Locations of individuals are not supposed to represent the entire home range but only a part of it as the entire home range length is estimated at population scale through statistical modelling.

More generally, in classical methods like minimum convex polygon for example, an arbitrary decision has to be made concerning the locations that could reasonably be enclosed in individual home range estimation. This selection of the data can be done using subjective criteria with biological basis defined by the researcher or using a probability level in the "utilization distribution" (Anderson 1982) that fixes the proportion of data that could be taken into consideration in home range estimation. Moreover, when studying home range at the population scale, another type of data selection is also used concerning individuals that are finally enclosed in the study. Individuals that have not been contacted often enough during the sampling period and for which consequently no robust estimation of the individual home range dimension has been realized are discarded. On the opposite, the method developed here does not require sorting the data because the estimation of the home range length is realized considering all the sampling points without any arbitrary selection of the data at the individual

scale. Consequently, individuals rarely contacted can be kept in the data set when estimating population home range.

Using capture-mark-recapture methods, we obtained an estimation of the population movements and home range length for a precise period, considering different factors (habitat, sex, period of biological cycle) and at the same time a robust statistical validation of the results. There are few studies and methods concerning environmental and social factors affecting movement or settlement patterns that could be used in a practical way in management plans (Caro 1999). The method presented here could allow those types of application especially in conservation biology of fish where population scale is the more adapted to practical applications. Furthermore, the interest of this method is obvious because it allows scientists to minimize the disturbance among fragile populations thanks to a shorter sampling period.

Finally, this new estimation technique provides new tools to analyze home range structure. For instance, the interpretation of the results of the GOF tests (if significant) could allow to discuss home range shape and structure and also to detect different space use strategies in the population.

This type of analysis is obviously particularly well adapted to home range studies in rivers and offers an alternative to classical methods used in stream fish home range studies. On the contrary, this method can not be used on terrestrial ecosystems where dispersion can occur in a multitude of directions. Now, if one wishes to better know the power of this new tool, it is essential to make some simulations of data sets to analyze effects of different home range structures on the results of the GOF tests (different individual strategies in the population, home range divided in several parts). We also have to consider the effect of the quantity of data on the estimations of movement probabilities and consequently on home range length. Finally, this new home range estimator has to be evaluated using a set of data from an animal from which the true home range is known in order to assess more precisely bias and precision (White & Garrott 1990).

Discussion about Zingel asper home range structure

Intensity of *Zingel asper* movements varied among period of the biological cycle, sex of individuals during spawning period but also according to the type of habitat considered. In this way, habitat use patterns and consequently home range length of *Zingel asper* varied among biological factors like sex or biological cycle but also among abiotic factors like types of habitat.

In *Zingel asper*, the riffle, which is only intensively used during spawning period, seems to be the reproductive habitat. This is coherent with the fact that fish spawning site must classically allow water percolation between gravel, oxygenation and must not be impounded (Crisp 1996). Nevertheless, during spawning period pool and run are also used. We can suppose that like in *Thymallus thymallus*, breeders need some calm habitats (deep habitats with low current) to rest between reproductive acts (Sempeski & Gaudin 1995). The trends of habitat use change are the same among males and females during spawning period but in lower proportion for females. Morphological changes for females are very important during spawning period. Gonads can represent about 30% of the weight of mature females. The enlargement of their abdomen should lead to a decrease of their resistance to the current modifying their hydrodynamism. Considering those elements, we can suppose that females are limiting their stay on the riffle as much as possible to reproductive acts while males stay longer in riffles to increase their “reproductive success”.

Finally, for *Zingel asper*, station scale seems to be pertinent for the study of home range structure. All the estimates of *Zingel asper* home range length are enclosed in the station length. This type of station can be defined for this species as a functional unit of habitat, that is to say a spatial unit that offers all the types of habitat needed by adults in order to realize all the stages of their biological cycle.

2.4) Discussion

Les biais de la méthode des micro-habitats

L'outil hydraulique permet de prévoir la distribution des variables disponibles (hauteur d'eau, granulométrie, vitesse du courant), et aussi de quantifier l'évolution du micro-habitat en fonction du débit (Bovee 1982, Lamouroux 1995). Ainsi, pour de nombreuses espèces qui montrent des préférences pour des variables telles que la hauteur d'eau, la vitesse du courant, la granulométrie (Lamouroux *et al.* 1999b), la mise au point de courbes de préférences permet de relier l'hydraulique et l'habitat des poissons. Cependant, la validité des courbes de préférences est souvent sujette à caution. Les analyses de densité posent de nombreux problèmes que nous avons soulevés dans le chapitre 2.2). Le problème méthodologique posé par l'échantillonnage reste un obstacle majeur à l'avancée des connaissances en sélection de l'habitat chez les poissons. Tant qu'il n'est pas possible de vérifier la probabilité de capture des individus dans les différentes modalités échantillonnées, les résultats comportent un gros biais. Dans notre cas, une analyse de type CMR aurait permis d'estimer ces probabilités, si elle avait été pensée pour cela initialement.

Mais l'ensemble de nos données micro-habitat ne sont pas intégralement reliées à des histoires de capture. De plus, le travail de CMR s'est concentré sur les habitats favorables, il aurait donc été biaisé de vouloir estimer les probabilités de capture par modalité dans ces seuls habitats. Enfin, l'estimation des probabilités de capture doit se faire sur un protocole d'échantillonnage restreint dans le temps, ce qui n'est pas compatible avec un protocole dédié à la démographie. Néanmoins, un tel travail reste envisageable à l'avenir, bien que coûteux en temps et en effort. Il devra être réalisé si l'on souhaite faire progresser les connaissances en matière de sélection d'habitat dans les milieux courants, et réellement prendre en compte la variabilité spatiale de l'habitat

Généralisation et plasticité

Il faut aussi être prudent quant à la généralisation des résultats concernant les microhabitats : le statu menacé de l'espèce implique qu'on ne la trouve que dans une faible proportion de son aire de répartition originelle, et que les rivières où l'espèce est connue actuellement ne représentent qu'une partie des conditions d'habitat initialement fréquentées.

En effet, les micro-habitats autrefois fréquentés dans le Rhône pourraient différer des microhabitats de la Beaume ou de la Drôme. L'habitat de la Durance, fortement modifié par la régulation des débits, n'est pas comparable à celui de la Beaume, et les poissons sélectionnent apparemment des vitesses de courant bien supérieures (observations et mesures non publiées). Dans la partie suisse du Doubs, l'apron est trouvé dans des profondeurs de plusieurs mètres (Zaugg *et al.* 1999).

Ainsi, l'espèce effectue bien une sélection de l'habitat dans la rivière Beaume, mais cette sélection est probablement la résultante d'un compromis entre les dépenses énergétiques, le gain alimentaire, et les interactions avec d'autres espèces dont la prédation avienne et piscicole. Lorsque l'une des composantes du compromis varie, la sélection de l'habitat doit s'adapter aux nouvelles conditions. A l'échelle de son aire originelle de répartition, l'apron présente donc probablement une grande plasticité dans la sélection de l'habitat, en liaison avec la thermie, la morphologie du lit de la rivière et sa granulométrie, et enfin les variations de débit et leur possible régulation. Pour information, l'espèce cousine *Z. streber* sélectionne des habitats très profonds dans le Danube, avec d'importantes vitesses de courant (Zauner 1996).

Il est probable que les préférences d'habitat estimées sur la Beaume ne représentent qu'une partie du spectre de microhabitat susceptible d'accueillir l'apron. Au sein même de la Beaume, cette étude a d'ailleurs mis en évidence la plasticité de la préférence entre les différentes stations d'échantillonnage. Il a aussi été montré une variation de la préférence pour la granulométrie, en fonction de la saison, au moment de la fraie. Nous attendions des changements de préférence pour les autres variables, mais la robustesse de l'analyse n'a pas retenu de tels effets. De plus, en période de reproduction, seule une partie des poissons utilise l'habitat d'une manière différente, ce qui a pour effet d'augmenter la variance, et de gommer les différences de moyennes. Les différences saisonnières de préférences ne sont donc pas très nettes, et l'outil micro-habitat ne permet pas de mettre réellement en évidence une grande variation dans l'exigence d'habitat en période de fraie.

La méthode paraît donc adaptée au cas par cas, et peut permettre d'évaluer l'impact de variations de débit sur la disponibilité de l'habitat favorable aux aprons dans une rivière, lorsque les préférences ont elles-même été estimées sur cette rivière. En revanche, la méthode ne permet pas directement d'estimer l'impact de perturbations physiques telles que la chenalisation ou l'extraction de substrat dans les rivières qui influent considérablement sur la disponibilité et la répartition des variables physiques : en effet, le modèle hydraulique

fonctionne dans le cas de rivières à l'écoulement non perturbé. De plus, les résultats sont fortement conditionnés par l'efficacité de l'échantillonnage, ce qui limite son utilisation aux systèmes de dimensions réduites, comme la Beauce ou la Drôme. Plus l'efficacité de capture est faible, moins les préférences estimées sont fiables.

Rappelons enfin que l'hypothèse initiale est qu'une partie de la variation de densité peut être expliquée par la structure de l'habitat. Cette hypothèse doit être testée statistiquement. Dans le cas de l'apron, nous avons privilégié la robustesse des résultats, en utilisant une approche de type modèle linéaire généralisé, et en réduisant le nombre de modalités par variable. Un résultat significatif renseigne sur les choix du poisson dans un cadre donné, et dans une mesure précise : la généralisation et la prédiction de la capacité d'accueil dans d'autres systèmes à partir de telles informations sont donc peu réalistes. Ainsi, les études de microhabitat contribuent à la connaissance de la biologie de l'espèce, mais restent d'un intérêt limité pour des mesures appliquées efficaces en conservation.

Les apports de l'estimation du home-range par CMR

Lorsqu'on observe la répartition des aprons dans la rivière, on note une densité faible, ainsi qu'une agrégation sur certaines zones, dans lesquelles les micro-habitats préférés sont les plus fréquents. Pourtant, on remarque aussi à une échelle plus fine une distance inter-individuelle minimale toujours respectée en dehors de la période de reproduction. En revanche, durant cette période, la détection d'un changement dans la sélection du microhabitat sur une des variables étudiées devrait aussi pouvoir être vérifiée à travers l'utilisation de l'espace. Ces observations amènent des questions sur les interactions entre individus, et leur relation avec la dimension spatiale de l'habitat.

L'échelle du mésohabitat, dont l'unité pour nous est le faciès d'écoulement (Malavoi 1989), correspond à un compromis entre les caractéristiques du paysage, la sélection de l'habitat par les poissons, et la donnée spatiale. Afin d'estimer le domaine vital à l'échelle du méso-habitat, les méthodes cartographiques prennent comme référentiel l'individu. Pour extrapoler les résultats à la population, on réalise des statistiques classiques sur les surfaces des polygones convexes estimées pour chaque individu séparément.

Pourtant, dans les systèmes lotiques, il n'est pas évident que la surface soit un bon indice du home-range. En effet, le gradient physique et le paysage ordonnent l'habitat principalement de façon longitudinale. De plus, les méthodes classiques de définition d'un home-range à partir de la seule présence des individus s'adaptent mal au format des rivières : la

largeur est variable en fonction du débit, et les variations de débit modifient perpétuellement le micro-habitat. Une méthode utilisant les polygones convexes pourra englober des portions d'habitats qui sont parfois hors eau. La distribution longitudinale de l'habitat est en revanche plus stable. Plusieurs auteurs privilégient l'estimation d'un home-range linéaire, parfois pondéré par l'habitat, soit l'agencement des faciès (Baras 1992, Ovidio *et al.* 2000). Le choix peut aussi dépendre de la largeur du système étudié, ainsi que des capacités de déplacement du modèle biologique. Mais le principal problème lié à l'étude du home-range est qu'il est basé sur une analyse individuelle et nécessite un grand nombre de points par individu. Cela implique souvent des études de radio-pistage, coûteuses en temps comme en argent. Le nombre d'individus est donc limité, et on ne peut pas vraiment extrapoler les résultats à la population. Les individus ne présentant pas assez d'occurrences sont généralement éliminés, ce qui constitue une présélection des données. Signalons enfin que les méthodes de home-range classiques sont une vision statique et ne prennent pas en compte le déplacement des individus : à l'extérieur du polygone convexe, le home-range s'arrête. Dans notre cas, la définition même du Home-range est dynamique, elle est basée sur le déplacement (probabilités d'aller à l'amont et l'aval) et la simulation de ces probabilités à l'aval et l'amont de la zone d'échantillonnage.

Ainsi, cette nouvelle approche du home-range nous paraît plus intéressante, car elle réunit plusieurs points forts: légèreté et souplesse de l'échantillonnage (relativement au suivi individuel du radio-pistage), estimation à l'échelle de la population, validation statistique robuste (cadre statistique des méthodes de CMR), simplification de la forme du home-range au bénéfice de la puissance statistique, inférence statistique des facteurs d'habitats dans l'estimation du home-range. Le travail réalisé dans le chapitre 2.3) nous a donc permis de dégager un nouveau point de vue sur le home-range, en lui donnant une échelle populationnelle. De part les méthodes utilisées, ainsi que l'échelle d'espace considérée, ces travaux se prêtent directement à la comparaison avec le travail de démographie présenté dans le chapitre 3. Les choix de stratégies différentes en fonction des saisons, des sexes pourront à terme être mis en relation avec les valeurs des paramètres démographiques correspondant aux mêmes facteurs.

Les modalités du domaine vital diffèrent entre la période de croissance et la période de reproduction, et il apparaît que le radier est utilisé moins fréquemment en période de croissance qu'en reproduction. De même, le profond est plus utilisé en période de croissance qu'en période de reproduction. Durant la reproduction, males et femelles montrent des différences : les males occupent préférentiellement l'aval de la station et donc le radier, alors

que les femelles restent plus vers l'amont, cette position étant tout de même différente de celle observée en période de croissance. D'autres facteurs que le sexe ou la période de croissance sont susceptibles d'intervenir sur les modalités du domaine vital, mais nous ne disposons pas de suffisamment de données pour les prendre en compte. Néanmoins, afin de mieux comprendre la répartition des individus dans l'espace, il serait profitable d'utiliser des variables comme les indices de conditions ou la taille des individus. Ces éléments pourraient mettre en évidence une organisation de la répartition des individus selon des critères de compétition, tout en tenant compte de la structure spatiale et hétérogène de l'habitat. De tels travaux permettraient de compléter nos premiers résultats sur la dispersion, en détaillant les stratégies individuelles de sélection d'habitat et les interactions entre individus, en période de croissance. Durant la reproduction, il pourrait être possible de lier les modalités du domaine vital au succès reproducteur des individus (grâce aux outils de marquage génétique). De telles études ouvriraient des perspectives intéressantes en biologie des populations, afin de lier stratégie et succès reproducteur, mais aussi pour comprendre l'organisation sociale de la population, et la distribution de la diversité génétique associée à cette organisation.

Chapitre 3 : Estimation des paramètres démographiques sur la population de la Beaume

3.1) Préambule

En Ichtyologie, la dynamique des populations s'avère une discipline difficile à exercer. Le principal problème rencontré par les chercheurs est l'obstacle méthodologique que constitue le milieu aquatique, et dans notre cas, le milieu des eaux courantes. L'échantillonnage y est souvent peu efficace et complexe, et les phases juvéniles sont souvent impossible à appréhender. Il faut aussi noter que l'approche souvent prônée est celle des stocks, car les espèces étudiées présentent la plupart du temps des intérêts halieutiques. Cela se traduit généralement par des travaux d'analyses de chroniques de densités, en relation avec l'évolution de variables environnementales. Dans le cas de l'Apron, nous avons pu changer un peu de point de vue, et disséquer un peu les mécanismes qui génèrent la variation de densité dans l'espace et le temps, en nous inspirant des travaux réalisés sur les autres groupes systématiques en biologie de la conservation (Sarrazin 1994, Baron 1997). Cette approche est nouvelle en ichtyologie (Crespin 1996, Crivelli *et al.* 2000, Olsen & Vollestad 2001), et devrait se généraliser avec l'amélioration des techniques de suivis des animaux. En effet, ce sont essentiellement les problèmes méthodologiques qui limitent l'application de ce type d'approche, même s'il est vrai que la communauté des ichtyologues est encore peu familiarisée avec ces domaines de la dynamique des populations animales. Dans notre cas, la population de la Beaume présente une relative facilité d'accès, les dimensions du milieu (largeur moyenne de 25 à 30 mètres) permettent une bonne appréhension des habitats. De plus, la méthode de capture originale autorise une excellente probabilité de capture. Il faut enfin ajouter que la réussite du marquage est un préalable indispensable à notre démarche.

Les objectifs de ce travail étaient d'estimer les paramètres démographiques de la population, en prenant en compte l'aspect saisonnier et la dimension spatiale de l'échantillonnage. En effet, la connaissance de ces paramètres et des traits d'histoires de vies en général est un préalable à toute action de conservation. L'étude des mécanismes qui

gènèrent les variations de densités fournit de nombreuses informations, à la fois sur le cycle de vie, mais aussi sur les modalités d'utilisation de l'espace et de l'habitat à l'échelle de la population. Les analyses de CMR estiment des taux de survies (Lebreton *et al.* 1992), mais aussi des taux de séniorité (probabilité d'avoir été présent à la campagne antérieure, qui informe donc sur le recrutement et l'immigration) ainsi que le taux de croissance démographique de la population échantillonnée (Pradel 1996). La dispersion entre les stations peut de même être mesurée et les développements récents en CMR (Pradel *et al.* 1997) permettent de détecter et modéliser des problèmes de transience et de trap-dépendance. La *transience*¹ apporte notamment une information supplémentaire sur la dispersion hors de la zone d'échantillonnage et sur la présence de stratégies alternatives d'utilisation de l'habitat.

Comme nous l'avons décrit dans le chapitre 1.6), notre protocole d'échantillonnage recouvrait trois stations contiguës, séparées par des zones de rapides ou de chenaux. A partir de cette structure d'échantillonnage, il existait alors différentes façons d'analyser les histoires de capture (Benetts *et al.* 2001). On peut choisir de traiter chaque station séparément ou bien constituer des groupes correspondant aux stations. Ces approches ne permettent pas d'estimer directement des flux d'individus entre les stations. Une approche multistrate est alors nécessaire, mais elle présente plusieurs inconvénients. Elle ne repose pas du tout sur le même modèle statistique que celui de Cormack-Jolly-Seber (CJS) classique, et il n'existe pas encore de batterie de tests d'adéquation (Goodness of Fit Test : GOF test) comme cela est le cas pour le CJS. Par ailleurs, le nombre de paramètres augmente de façon géométrique avec le nombre de strate dans ce modèle, il faut donc disposer d'un jeu de données très important, et de déplacements significatifs entre les stations pour l'utiliser, au risque de ne pouvoir estimer un grand nombre de paramètres. Dans notre cas, seulement quelques déplacements adultes ont été observés. Nous avons donc initialement retenu une approche de type CJS, en formant des groupes pour l'effet station. Des variantes du modèle étaient éventuellement élaborées, dans le cas où les GOF tests détectaient des problèmes de trap-dépendance ou de transience.

¹ La transience se définit biologiquement comme une stratégie nomade, adoptée par une partie de la population, pour un temps variable. On peut aussi la définir relativement à une zone d'échantillonnage, comme un flux d'individus traversant la zone de façon passagère (Pradel *et al.* 1997).

3.2) Estimation des paramètres démographiques par capture-marquage-recapture

Application of recent developments in capture-recapture methods: exploring patterns in population dynamics of an endangered fish (*Zingel asper* L.)

JACQUES LABONNE and PHILIPPE GAUDIN

Summary

1. *Zingel asper* is an endemic percid species of the Rhône catchment. Its distribution regressed dramatically during the last century.
2. A capture-recapture protocol was initiated in 1997 on the river Beaume, where one of the last populations resides. Three stations corresponding to favourable habitats were sampled. The demography of the population was analysed using recent capture-recapture statistical tools, which allow estimation of recruitment and demographic growth rate.
3. The annual survival rates of sedentary individuals were low (0.45 – 0.5). A significant level of transience was found, showing that some individuals exhibited alternative space and habitat use, or nomadic behaviour. The estimation of seniority rates also showed random recruitment between years, and immigration processes were detected.
4. The three stations had a similar variation pattern in all demographic parameters, but the upstream station acted like a source, while downstream stations were considered as sinks.
5. The advantages of individual tagging are discussed. The estimations of demographic parameters improved the understanding of population dynamics, and allowed to point out the mechanisms that affect population persistence. First guidelines for the conservation of the species and its habitat are given.

Key words: population dynamics, transience, survival, seniority, conservation biology

Introduction

Study of population dynamics in wild environment has been considerably developed the last twenty years with the use of individual tagging and monitoring. Such technical progress allows the test of theoretical model previsions (Bennetts *et al.* 2001), such as the correlation between spatial synchronism of population dynamics and the dispersion intensity (Tilman & Kareiva 1997, Lande 1999, Kendall *et al.* 2000), or the evolutive role of dispersal processes (Clobert *et al.* 2001, Dieckmann *et al.* 1999). But, there is still a strong lack of gates between theoretical and empirical approaches (Hanski 2001). For instance, it is important to carry out precise estimations of demographic components in conservation biology, because such results are an essential basis for population management and recovery actions (Meffe & Carroll 1994, Sarrazin & Barbault 1996, Sutherland 1998). These estimates are especially rare in fish population dynamics and conservation, where most studies rely on density analysis (Gowan *et al.* 1994, Schlosser 1998), and where dispersal is generally associated with migratory species (Northcote 1998).

Burnham *et al.*(1987) and Lebreton *et al.*(1992) gave the first guidelines for accurate capture-mark-release (CMR) data exploitation, and these methods are now generally applied in most cases to estimate classical survival parameters. Now, CMR protocols also provide tools to estimate recruitment and immigration processes (Pradel 1996), especially designed for bird recruitment and breeding problems. As a consequence, Pradel (1996) also showed how a demographic growth rate could be computed straight from CMR data, hence avoiding the usual demographic modelling stage. We think that these developments should also help in building useful data for species where demographic data at larval stages are not estimable, as in fish and amphibians. Nevertheless, many problems still bias the estimation of demographic parameter. Recent studies focused on the modelling of inadequate data (that do not fit the Cormack-Jolly-Seber model requirements) and its consequences in further estimations (Pradel *et al.* 1997). The main bias encountered concerns the problem of trap-dependence that can produce wrong estimates of the survival rate, and the recurrent phenomena of transience that leads to an underestimation of survival rate (Oro & Pradel 2000). Although it improves the survival estimation, we also think that the study of these problems can provide a better insight on population internal mechanisms. For instance, the evidence of transience can reveal

alternative dispersal strategies and allows to estimate the dispersal rate. As far as we know, very few field studies considered this last point while analysing capture history data

In this study, we used these improvements to explore the population dynamics of an endangered endemic fish species (*L. Zingel asper*, I.U.C.N. Red Data Book, 1996, quoted in the Habitats Directive of the European Commission (annexes II and IV) and in the Bern Convention (annex II)). Only 2 known viable populations are spotted in the distribution area (Rhône basin, France) though the presence of the species is reported in other locations. Basic characteristics of the population dynamics were not available at the beginning of the study. A spatial capture-mark-release protocol was initiated in 1997 on one of these two populations (in the river Beaume). The purpose of this study was to provide the first demographic estimates concerning survival rate, immigration rate, and dispersal processes, but also to investigate the pattern of variation in population dynamics. These first results were expected to enlighten the causes of the species regression.

Methods

Sampling site and method

The population was spread on a 13 kilometers long stretch of the river Beaume, from the confluence with the river Ardeche to the weir of Rosieres. Fishes were aggregated on peculiar sequences of morphodynamic units (riffle-pool alternance, (Labonne *et al.* 2002) that we called stations. In these stations, we proved that individuals could achieve the main functions of their life cycle (Danancher 2001, Danancher *et al.*, in prep). We selected the three upstream stations of the stretch as sampling sites (Fig 1). Upstream dispersal was not possible due to the presence of a weir. The stations were 200 to 350 m long and 25 to 50 m wide. Between these stations, habitat was not favourable for the species (Labonne *et al.* op.cit.), and preliminary samplings showed that individuals were rare, so it was not possible to develop a sustainable monitoring protocol in these areas. For each campaign, each station was sampled twice by 4 peoples during 2 hours at night. Fishes were located using head-lamps: as the eye of *Zingel asper* reflects incident light, it was fairly easy to catch them when located with two classical land-nets (the fish remained still because they adopted a mimetic behaviour). 11 campaigns were realised, spread on 42 months, from October 1997 to June 2000, with a seasonal time step varying from 2 to 5 months, depending on weather conditions (mainly water level and

transparency) and conservation context (particularly undisturbance of fish during period of maturation and spawning).

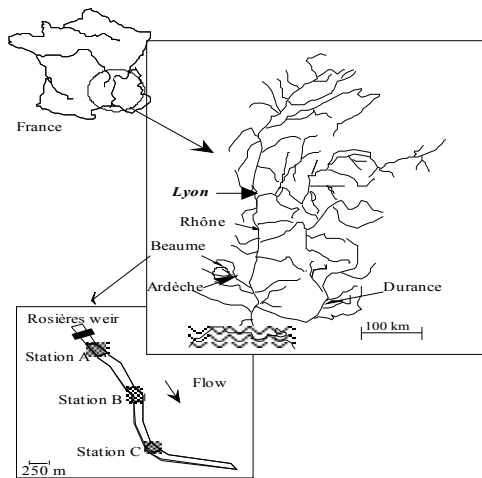


Figure 3.2.1: Location of the River Beume in the Rhône catchment, south eastern France. The three sampling stations (Vernades = station A, Trou-Couderc = station B and Platanes = station C) are located under the weir of Rosières, the upstream limit of the population spreading.

Tagging protocol

After preliminary trials performed on sculpins (*Cottus gobio*) and on perches (*Perca fluviatilis*), we chose to implant Passive Integrated Transponder tags (PIT tags) in anaesthetised fish (Phenoxy-ethanol, 0.2 ml.l⁻¹) in ventral position, below the scapularian belt. No suture stitch were performed. Only adult fishes over 85 mm total length (1+ and older) were tagged. The first two campaigns were first designed to test the impact of tagging, and were performed only in the two upstream stations. But the modelling of the station effect on capture probability (see further) permitted us to consider these campaigns with further campaigns for the demographic analysis. For this experiment, the first half of fishes (control group) was tagged by a small clipping of different fins depending on date and on station (fin clipping is innocuous for fish, but does not allow individual tagging). The other half of fishes was tagged using PIT-tags. Thus, for further analysis, we considered that our capture effort was reduced by 50% during these two first campaigns. The proportions of each tagging group captured during the second and third campaigns should not differ if the PIT-tagging process does not affect survival (assuming that capture probability is homogeneous between groups).

Choice of a modelling framework

The sampling design integrated the spatial dimension. Such protocol can be modelled using multistrata models (Brownie *et al.*, 1993) in order to estimate transition probabilities between strata. Nevertheless, only 15 (out of 771 capture events) individuals tagged in one station were found in another one, so it was purposeless to model transition probability with such a small number. Moreover, no Goodness-of-Fit tests are available at this time for multistrata design. We chose to analyse our data using the classic CJS approach, hence allowing previous GOF tests as recommended by Burnham *et al.* (1987). The station effect of the sampling was treated as a group effect (and will be referred as “g” later on, group 1 = Station A, group 2 = Station B, group 3 = Station C). We performed the checking of data adequacy with global trend tests, developed in the software U-care (Cochet *et al.* 2001). These tests were in fact Z-statistics realised on the chi-square values of GOF tests (tests 3SR, 3SM, 2CT, 2CM), and detected mainly global transience or trap-dependence problem. When such problem was detected, we adopted an ad-hoc modelling approach (Pradel *et al.* 1997), and it was also possible to estimate the proportion of transient individuals in the system, as follows:

$$P(\text{transient}) = - \ln (\varphi_{a1} / \varphi_{a2+})$$

With φ_{a1} the survival rate between first and second capture, and φ_{a2+} the survival rate after second capture.

Data were analysed twice, using the software MARK (White & Burnham 1999). A first analysis provided estimates for the survival rates (ϕ) through a classic survival analysis. For the second analysis, captures histories were analysed backward in order to estimate the seniority rates (γ), that is the probability that an individual present at time (t) was present at time ($t-1$) (Pradel 1996). From this point, the recruitment (including local recruitment and immigration) can be estimated as $(1-\gamma)$. The survival and seniority analysis could not be coupled, because as we explain later, the modelling for the survival did not follow the CJS design. Thus, the growth rates $\lambda(t)$ were estimated as the ratio between $\phi(t)/\gamma(t-1)$, and no confidence interval could be computed.

Models denominations and hypotheses

The CJS model is said to be a full-time dependent model, because the estimated parameters can vary with time. The typography was the following one:

$\{\phi(g^*t), p(g^*t)\}$ for the survival model

$\{\gamma(g^*t), p(g^*t)\}$ for the seniority model

With “g” for the group effect and “t” for the time effect. In the case of an age-structured model to take transience or trap-dependence into account, the model was denominated as follows: $\{\phi \text{ or } \gamma(a^*g^*t), p(a^*g^*t)\}$

With « a » modelling transient effect on survival or « a » modelling trap-dependent effect on capture probability. From this initial structure, we tested simplified model by dropping incrementally interactions and factors. The simplest model was then $\{\phi \text{ or } \gamma(\cdot), p(\cdot)\}$ with all parameters being constant through time and space. We also tested alternative hypotheses for each demographic parameters.

1) We assumed that capture probability was influenced by capture effort, which was reduced for the first two campaigns (due to the tagging experiment) and for the fifth campaign (due to a punctual pollution event, which reduced the water transparency). A nested model using dummy variables for these dates was tested against the time dependent model for capture probability, and was referred as $\{\phi \text{ or } \gamma(g^*t), p(g^*effort)\}$

2) We assumed that there could be a seasonal effect on survival and seniority rates. This hypothesis was also built as a nested model, using dummy variables (4 modalities corresponding to the 4 seasons) tested against the time dependent model (which means that variation of demographic rates is stochastic), and was referred as $\{\phi \text{ or } \gamma(g^*season), p(g^*t)\}$

The fittings of the various models were estimated with the maximum likelihood ratio method. We used the Akaike criterion (AIC) which takes into account the parsimony to select the best models (Anderson *et al.*, 1994).

Results

Table 3.2.1: Numbers of fish captured per station an per campaign.

Sampling date	Station A	Station B	Station C	Total per occasion
26/10/97	38	27	-	65
14/12/97	32	18	-	50
17/05/98	38	14	22	74
23/06/98	38	20	37	95
20/10/98	41	18	15	74
13/12/98	33	20	13	66
03/05/99	41	8	11	60
30/06/99	36	5	4	45
30/11/99	23	8	5	36
23/05/00	27	34	79	140
28/06/00	33	12	21	66
Total per station	380	184	207	771

469 different adult fishes were captured and tagged during the 11 campaigns (Table 3.2.1) and 771 captures were realised. A clear decrease in capture numbers was observed in 1999 on the two downstream stations B and C. Numbers were more stable on the upstream station A. The number of capture increased again the last year (2000). Movements were observed mainly during the year 1998 between the 3 stations (15 adult fishes, i.e. 3% of the total number).

Table 3.2.2: Numbers of fish tagged at the first campaign and recaptured at the second and third campaigns, in the control group (fin clipped fish) and tagged group (PIT-tagged fish).

	Station A		Station B	
	(Vernades)		(Trou-couderc)	
	Control	Tagged	Control	Tagged
	group	group	group	group
Number of fish tagged	38	38	25	27
(Oct.1997)				
Number of fish recaptured	12	12	5	7
(Dec.1997)				
Number of fish recaptured	5	5	5	5
(May.1998)				

The results of the tagging experiment during the first two campaigns did not show any impact of PIT-tagging on recapture probability in both stations (Table 3.2.2). Although this result may be biased, if for any reason, the PIT-tagging reduced the emigration and mobility capacity of the fish and so increased their capture probability, we think that such behaviour may only be observed on small time scale (i.e. some days). In our case, recaptures were realised two and six months later. Further and more accurate experiments could not be performed, as the species is rare and endangered. Now, other studies assessed the non significant impact of tagging on growth and survival of several fish species (Ombredane *et al.* 1998, Baras *et al.* 2000, Das-Mahapatra *et al.* 2001). Hence we assumed that pit-tags had no impact on survival rate of fish.

Overall fitting of the data

There was no effect of trap-dependence in groups 1 and 3 (signed statistic for trap-dependence, two sided test: $P = 0.83$, $P = 0.85$). Such an effect was detected though the GOF tests for the group 2 ($P = 0.032$), but it was not strong enough to be beneficially taken into account. At the opposite, the transience test was significant for each of the 3 groups (statistic for transient, two sided test: group 1: $P = 0.019$; group 2: $P = 0.041$; group 3: $P = 0.007$). The positive phenomena of transience indicates an excess of fish seen only once (i.e. never recaptured) in the data set. Such a bias prevented to use the CJS design for our demographic estimations. A 2-age classes model was then built to exclude the effect of first capture on survival, as described in Pradel *et al.* (1997). Hence, the initial models integrating all factors were $\{\phi(a^*g^*t), p(g^*t)\}$ for the survival analysis, and $\{\gamma(a^*g^*t), p(g^*t)\}$ for the seniority analysis, with “a” for the 2 age classes structure.

Model selection

The capture probability was time and group dependent, and consideration of capture effort and fifth campaign pollution event (p(g+effort)) improved the fitting of the model. The group effect was significant, meaning that capture probability cannot be considered as homogeneous among stations. This was mainly due to differences in capture effort at the beginning of the protocol, but capture probability was lower in station A (fig 2a). The estimates were fairly high (p = 0.65 in station A, 0.70 in station B and C in normal conditions), ensuring a good insight on dynamics although number of captures could be sometimes low.

Table 3.2.3 : Model Selection for the Survival analysis, including the age effect (a), the time effect (t), the station effect (g), the season effect (season) and the capture effort (effort): AIC criterion (number of parameter). The bold grey cell indicates the best value of AIC and the selected model.

	$\phi(a*g*t)$	$\phi a+(g*t)$	$\phi(a+g+t)$	$\phi(a+g+$ season)	$\phi(a+g)$	$\phi(a+t)$	$\phi(a)$
p(g*t)	1376.18	1323.08	1312.03	1312.73	1310.69	1322.38	1322.16
	(84)	(55)	(42)	(37)	(34)	(40)	(32)
P(g+t)	1354.10	1312.67	1290.41	1298.84	1299.06	1313.10	1312.41
	(68)	(42)	(24)	(19)	(16)	(22)	(14)
P(g+effort)	1342.77	1302.3	1283.72	1311.59	1321.67	1305.54	1334.12
	(61)	(35)	(17)	(11)	(8)	(15)	(6)
P(t)	1349.89	1309.81	1287.66	1295.50	1296.12	1309.39	1313.59
	(66)	(40)	(22)	(17)	(14)	(20)	(12)
P(g)	1352.50	1313.07	1293.08	1321.48	1323.71	1314.28	1335.76
	(60)	(34)	(16)	(10)	(7)	(14)	(5)
P(.)	1348.83	1309.99	1289.68	1317.55	1322.06	1310.93	1344.85
(constant)	(58)	(32)	(14)	(8)	(5)	(12)	(3)

For the survival analysis, the best model showed an additive pattern: $\{\phi(a+g+t) p(g+effort)\}$ (AIC=1283.72, table 3.2.3). The survival rate was time dependent, but did not follow a seasonal pattern. There was a significant difference in survival rates among stations: estimated values were higher in station A than in station B and C respectively, during the whole study (Fig. 3.2.2b). No interaction were significant, and variation of survival was thus spatially correlated. The last low values (Spring 2000) may not be reliable due to the low numbers of fish captured during the last campaign (and this estimate thus biased other

estimates for the same campaign, by increasing transience and decreasing growth rate). Depending on stations and year, the annual survival rate ranged from 0.35 to 0.5.

Table 3.2.4 : Model Selection for the Seniority analysis, including the age effect (a), the time effect (t), the station effect (g), the season effect (season) and the capture effort (effort): AIC criterion (number of parameter in parentheses). The bold grey cell indicates the best value of AIC and the selected model.

	$\gamma(a*g*t)$	$\gamma(a+(g*t))$	$\gamma(a+g+t)$	$\gamma(a+g+$ season)	$\gamma(a+g)$	$\gamma(a+t)$	$\gamma(a)$
P(g*t)	1243.57 (84)	1195.48 (55)	1182.49 (42)	1241.53 (37)	1240.08 (34)	1192.47 (40)	1260.32 (32)
P(g+t)	1224.38 (68)	1181.28 (42)	1177.52 (24)	1251.35 (19)	1248.57 (16)	1192.52 (22)	1280.69 (14)
P(g+effort)	1223.69 (61)	1182.47 (35)	1171.37 (17)	1267.40 (11)	1279.47 (8)	1195.70 (15)	1317.03 (6)
P(t)	1221.30 (66)	1178.27 (40)	1175.05 (22)	1248.67 (17)	1245.85 (14)	1190.19 (20)	1283.82 (12)
P(g)	1224.31 (60)	1183.35 (34)	1179.60 (16)	1265.66 (10)	1281.26 (7)	1197.65 (14)	1320.58 (5)
P(.)	1221.66 (58)	1180.74 (32)	1177.07 (14)	1263.47 (8)	1278.43 (5)	1193.55 (12)	1319.65 (3)

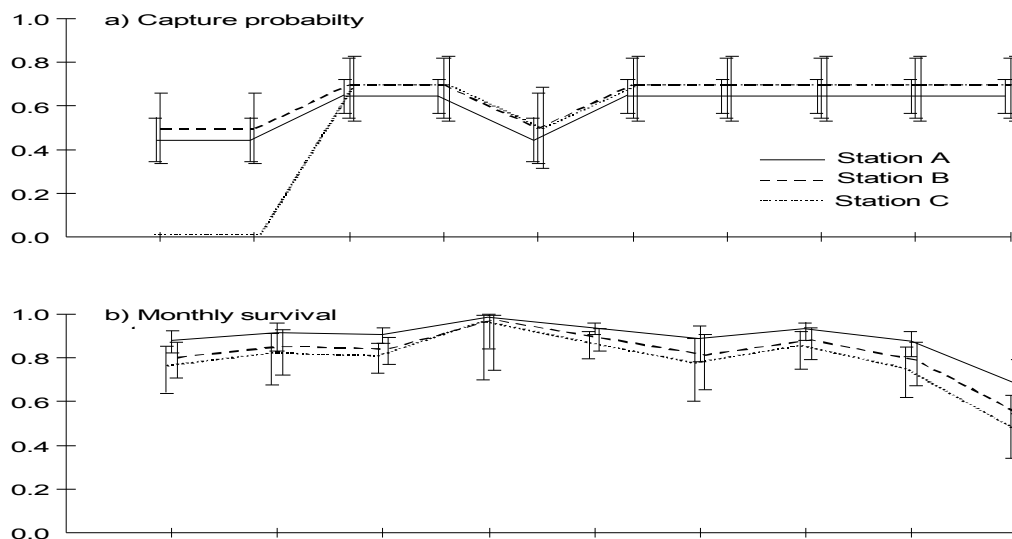
For the seniority analysis, the best model was $\{\gamma(a+g+t), p(g+effort)\}$ (AIC=1171.37, table 3.2.4), and thus followed the same pattern than the survival rate. Monthly seniority was often very high (up to 0.9) but seldom reached 1. This result may be due to the individuals not captured at their first presence in the station, but it can also underline a regular but low recruitment process probably due to immigration. Two low estimates were recorded during winter 1998 and winter 2000 (Fig. 3.2.2c). We noticed that these low seniorities were associated with a greater recruitment, due to a spawning success the year before. That spawning was observed simultaneously in other stations in the river Beaume.

Estimation of the demographic growth rate

The estimation of the growth rate between the first and the second capture occasion was not possible, as an unbiased estimator for survival was not available for this period. We computed growth rates per station and through time, following the selected pattern of survival and seniority rates. Growth rates showed values around 1 (i.e. stability) during the year 1998 (Fig. 3.2.2d). For the years 1999 and 2000, all values were under 0.95, showing a global decline of densities in the sampling area. Variation range in growth rate differed among stations. The Station A appeared to be more stable than station B and C. This result is mainly related to the number of fish captured in each station (higher variations are observed in low density station).

Quantification of transience

We quantified the amount of transience following the earlier patterns obtained for the survival and seniority rates (Fig. 3.2.2e). This estimation largely exceeded the observed movements of fish, as 5 to 25 percent of fish exhibited the transient behaviour, hence showing that dispersion was not negligible, and that several strategies of habitat use could be coexisting. The amount of transients was different among stations. The low transience in station A may be related to the presence of the weir, preventing fish to move upstream.



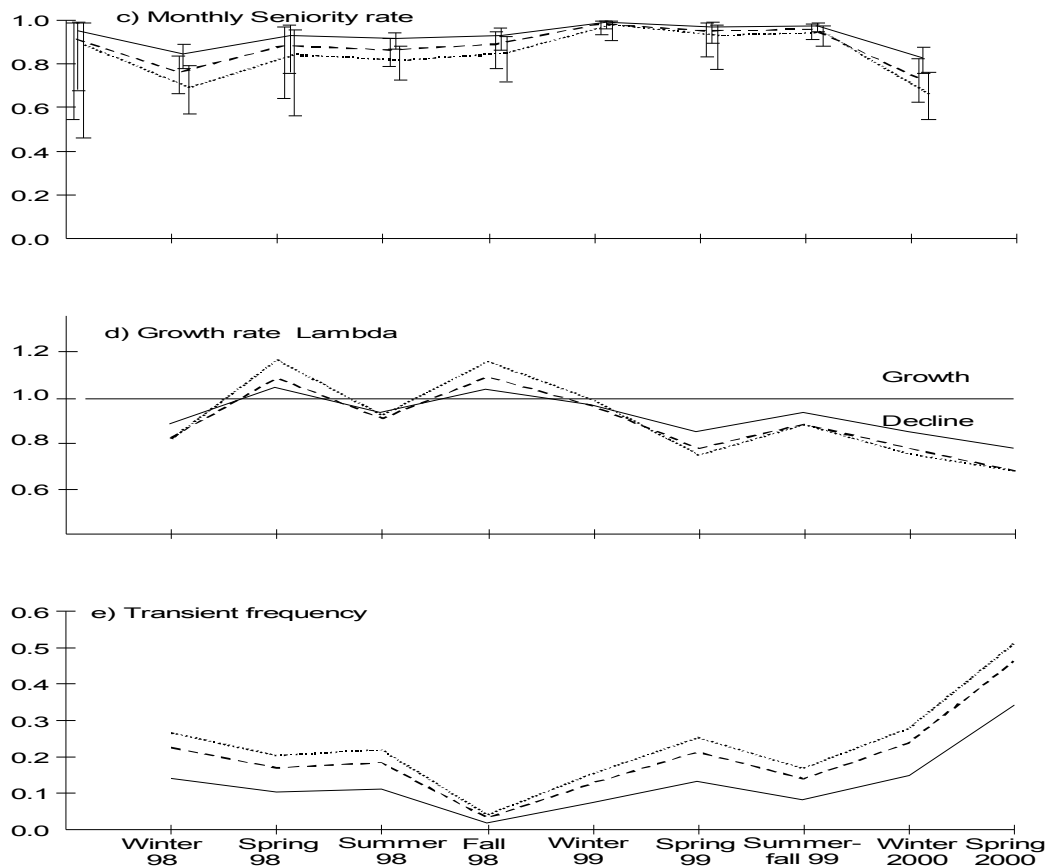


Figure 3.2.2: variation patterns of the capture probability (a), survival rate (b), seniority rate (c), demographic growth rate (d) , and transience frequency (e), for the station A (Vernades), B (Trou-couderc) and C (Platanes).

Discussion

Evidence of dispersal

One of the requirements for Cormack-Jolly-Seber model is the homogeneity of capture among individuals. In our case, strong heterogeneity was detected through GOF tests. The ad-hoc modelling allowed us to remove this bias from survival estimation, but the heterogeneity in capture probability also reflects dual dispersal strategies in the population (namely: sedentary and transient strategies). This transience phenomena can only be detected through GOF test applied on CMR data-set, using individual tagging. Density analysis generally do not permit to appreciate dispersal in fish population (Fausch & Young 1995) and have led to the Restricted Movement Paradigm (Gerking 1959), hence closing potential research paths in fish population dynamics (Gowan *et al.* 1994). This paradigm is also explained by a biological cycle point of view, but fish that do not include migration (*sensu* Northcote, 1998) in their life

cycle may nevertheless perform significant and frequent movements. A population approach (such as CMR study through individual tagging) allows to assess the importance of these movements. In addition, complete and cautious data analysis clearly improve our understanding of the ecological processes. For instance, a multisite model (Brownie *et al.* 1993) would appear as an obvious choice to analyse our spatial framework, but in fact it would have estimated very low dispersal rates. Here we demonstrated through the analysis of transience bias that 5 to 25 percent of fish adopt a nomad behaviour, whereas benthic species are usually considered as sedentary. Thus, though these transient fishes could be migrating out of our study zone, one can also consider that some of them may use non sampled habitats. Yet, the discrete aspect of spatial sampling was primarily based on the habitat and home-range knowledge. In these zones, we showed that the main biological functions of the life cycle were realised (growth and reproduction). (J. Labonne, S. Allouche & P. Gaudin, unpublished data; D. Danancher, J. Labonne, R. Pradel & P. Gaudin, unpublished data). In short, the amount of transience detected could reveal dual strategies in habitat use: some fish may follow an alternative life cycle, where dispersal processes could play a key role, and/or use less favourable habitats. The demographic rates for such strategies are not estimable, but they may play an important role at population (river)scale.

Patterns in dynamic

In both analysis, survival and seniority, additive models were selected. This result induces that transience rates, and population growth rates follow additive pattern too. Our study evidences for a strong spatial correlation of the demographic mechanisms: survival rate, recruitment and immigration, dispersal events. Even if our apprehension is limited in time and space, one has to remind that lifespan is very short in this species (2 to 4 years, if annual survival rate ranged from 0.35 to 0.5). We suspect higher correlation scale in spawning success and recruitment, as some observations on other stations suggested us (unpublished data). Many researches focus on the relation between dispersion intensity and density fluctuations (Ranta *et al.* 1997, Sutcliffe *et al.* 1996, Lande *et al.* 1999). It is asserted in many cases that correlation in dynamics increases with the rate and distance of dispersion. Now, few studies really explored the mechanistic aspects of the dynamics, but many rely on density analysis. Here, the correlated variation between demographic parameters suggests that environmental variation is the main factor influencing the fate of this population, during the period of our study. The linear structure of habitat and its physical gradient also imply a longitudinal correlation of physical factors (temperature, water turbidity, discharge). An earlier population genetics study

(Durand & Laroche *in prep*) showed that the river Beaume can be considered as a unique population. Our demographic approach matches this result: dispersion has been estimated as quite high, and covariation in survival and seniority was observed among sites.

Now, even if the variation pattern is the same among the three stations, we showed that the demographic parameters were different: survival rate is higher in station A than in station B and C respectively. The same order is obtained for the seniority rate, and growth rate is more stable in station A. There is probably a local component in demography, which can be attributed to external factors. Habitat requirements have been studied (Labonne *et al.* submitted), and the 3 stations differs in their habitat availability. Preferred habitat would be more frequent in station A. Moreover, upstream dispersion was not possible in station A. So, the upstream station A seems to act as a source station, whereas stations B and C can be considered as sinks (Pulliam *et al.* 1988).

Contribution to species knowledge and conservation

In order to explain the regression of the species, we must consider the weak points into population dynamics:

-The fishes present a clumped one-dimensional distribution linked with habitat, and in each habitat unit, density is low. The habitat preferences may be quite plastic, but fish aggregate on peculiar morphodynamic sequences, that represents only a small part of habitat availability.

-The low estimates of adult annual survival rates (0.45 to 0.5 in the station A) induce a short life span (usually 2-3years). This hypothesis is being confirmed by scalimetric readings (work in progress).

- Spawning occurs at the end of second years (gonads are mature in 1+ fish, but some observations of mature 0+ males have been performed in hatchery, V. Goubier, com. pers.). The last two points imply that each fish may spawn once, or twice in his life once reached the adult stage. Now, recruitment appeared to be highly stochastic during our study. Exact causes of recruitment failure or success are still unknown for this species. It can be due to environmental factors like discharge variation or alga development (due to eutrophication) which can influence hatching success or larval survival. But intrinsic regulatory mechanisms could also be involved, such as density dependence. Moreover, some gravid females (2+ and 3+) did not lay their eggs during spawning period, and were found one to two months later still gravid (but with resorbed eggs).

This association of the patchy structure of habitat, the random recruitment, the low survival rate and the low density in this species, suggest that local extinction (at the station

scale) could be quite frequent. Now, high dispersal rates were recorded, through transience and immigration. This result tends to confirm that the dispersal processes play a major role in populations persistence. Indeed, we estimated stable or negative demographic growth rates in our study, but theoretical results suggest that local growth rates can be negative if dispersal is strong enough in a metapopulation or patchy population model (Hanski *et al.* 1996). In that case, occasional local good recruitment could ensure population persistence when dispersal rates are high enough, as we observed the year 2000, where low seniority rates denoted high punctual recruitment of potential genitors. In natural environments, dispersal processes allow to ponder the effect of local resources variability, as well as demographic stochasticity in small populations. But the catchment of the Rhône River has been strongly fragmented, through water levels control and hydroelectric production during the last 50 years. This fragmentation would prevent dispersal processes, hence limiting genes flow and making local extinction phenomena a real threat for population persistence (Peter 1998, Schlosser & Angermeier 1995). The dynamic, genetic and evolutive consequences of the dispersal behaviour in *Zingel asper* might be the keys to population conservation. We still lack data on the juvenile stage (the first year). No demographic estimates are available for yearlings because their capture probability was very low, and tagging could have a negative impact on their survival. To explore the dispersal mechanisms of this stage of the life cycle, behavioural as well as genetic studies are needed and technically possible on the river Beaume or in controlled conditions.

We are currently working to integrate these first results and demographic data in a stochastic matrix model, also considering habitat and spatial aspects, in order to study the influence of the parameters on the population fate and persistence. This modelling of population dynamics would help us to enlighten the role of fish dispersal in the persistence of populations. While we cannot rely on models to make accurate predictions in Conservation Biology (Macdonald & Johnson 2001), we believe that such mathematical synthesis of known data and mechanisms allows to point out and to rank the main components of the system, and to decide which of them could be modified or restored, in order to ensure the sustainability of the population dynamics.

Acknowledgements

First, we would like to thank all the students who helped in field data sampling. Logistic and scientific support has been provided by the Laboratoire d'Ecologie des Hydrosystèmes Fluviaux of Lyon 1 University. This study was supported through the LIFE-Apron Nature Programme, managed by Reserves Naturelles de France. We also thank Jean-Paul Lena for his useful advises.

Finally, many thanks to Jean-Louis and family for their warm hospitality in the camping site of Arleblanc.

3.3) Discussion

Au cours des analyses des données de CMR, les choix que nous avons effectués nous ont amenés à détecter des biais par rapport aux hypothèses du modèle de CJS, et à en tenir compte dans notre modélisation statistique. La démarche ne consiste cependant pas simplement à éliminer un biais pour améliorer les estimations des taux de survie et de séniorité. Il est

primordial de comprendre d'où vient le biais, s'il est d'ordre méthodologique, ou bien s'il révèle une information sur le fonctionnement de la population.

La transience

L'analyse statistique des histoires de captures s'est montrée fructueuse dans le cas de l'apron. Les tests d'ajustement du modèle (Goodness Of Fit) ont mis en évidence un problème latent lié à la transience. La transience se traduisant par un excès d'individus attrapés une seule fois, il existe trois hypothèses quant à son origine :

- 1) La première hypothèse est que le marquage provoque une mortalité supérieure à court terme. Nos tests de marquage sur le chabot en captivité (Chapitre 1) et sur l'apron en milieu naturel réalisés dans le présent travail ne permettent pas d'accepter cette hypothèse. Notons qu'il est a priori impossible de tester l'effet du marquage pour un type de marque donné en milieu naturel. En effet, il faut pouvoir constituer un lot témoin, dont chaque individu doit quand même être identifié. On ne peut donc que tester un impact de marquage relatif entre deux types de marques. De plus, il est difficile de séparer l'effet de la marque et l'effet de la manipulation (anesthésie, mesure, maintien en condition de captivité).
- 2) La seconde hypothèse implique que les animaux marqués ont un comportement de fuite de la station d'échantillonnage. Nous n'avons pas pu tester clairement cette hypothèse, mais, sous réserve qu'on rejette la première hypothèse, la probabilité de capture des individus marqués doit alors être moindre après la première capture. Un tel effet n'a pas pu être mis en évidence dans nos données, et les tests de trap-dépendance n'ont pas montré de tendance claire (un effet à la limite de la signification est détecté sur la station du Trou-couderc, mais il serait plutôt lié à l'hétérogénéité de l'habitat dans la station).
- 3) La dernière hypothèse porte encore sur la probabilité de capture, mais sans effet du marquage sur cette probabilité : le modèle de CJS suppose que tous les individus ont la même probabilité de capture. Cette supposition implique qu'il n'existe qu'une seule stratégie d'utilisation de l'espace au sein de la population, dans la zone échantillonnée. Or, s'il existe deux stratégies, l'une plutôt sédentaire, et l'autre plutôt nomade par rapport à la zone d'échantillonnage, le CJS ne peut représenter correctement le système, ce

qui explique la détection d'un excès d'individus capturés une seule fois, par rapport au modèle statistique. Etant donné que les deux précédentes hypothèses ne sont pas vérifiées, cette dernière hypothèse paraît pour nous la plus probable, c'est celle que nous retiendrons pour la suite de notre travail.

La trap-dépendance

Le test de trap-dépendance n'est significatif que sur la station de Trou-Couderc ($p = 0.032$). Deux explications peuvent être proposées. La première est d'ordre méthodologique : la capture et le marquage modifient la probabilité de recapture d'un individu. Or, dans notre cas, ce test est positif : il conclut au phénomène de trap-happiness, et ceci au sein d'une seule station. Il est peu concevable que les individus trouvent un bénéfice quelconque lors de leur capture, on peut donc rejeter l'hypothèse du biais méthodologique direct. La seconde explication nous oblige à revenir aux hypothèses initiales du modèle de CJS : tous les individus ont la même probabilité d'être capturés et la capture d'un individu ne modifie pas sa probabilité de capture ultérieure. Il s'agit d'une hypothèse forte sur 1) l'homogénéité de la méthode de capture 2) le comportement des individus dans l'espace de capture. En effet, la méthode de capture doit avoir la même efficacité sur toute la zone prospectée. La station du Trou-Couderc est la seule des trois stations à comporter une zone profonde totalement inaccessible. Cela ne poserait pas réellement de problème si les poissons se déplaçaient aléatoirement dans l'espace. Le test significatif revient justement à indiquer que ce n'est probablement pas le cas : certains poissons occuperaient préférentiellement des zones où ils seraient facilement capturés, alors que d'autres se situeraient plus fréquemment en zone profonde. La pré-analyse du jeu de données constitue donc une étape cruciale pour comprendre les mécanismes internes à la population, qui, dans ce cas, sont en contradiction avec les hypothèses très strictes du CJS. L'étude du home-range que nous avons réalisée dans la station des Vernades nous a montré que certains individus sélectionnaient une zone très restreinte. Dans le cas de la station du Trou-couderc, il est probable que de tels comportements soient observés dans des zones où les probabilités de capture varient, ce qui expliquerait le résultat du test.

Les taux de survie

Les analyses de CMR ont permis d'établir des taux de survie, relativement faibles pour la population de la Beaume. Les valeurs annuelles obtenues oscillent entre 0.3 pour les mauvaises années et les mauvaises stations (Platanes), à 0.5 en moyenne pour la station des Vernades. La valeur de 0.3 est peu crédible, et elle est due à la plus faible appréhension que nous avons sur la station aval des Platanes, à cause de forts mouvements de migrations (transience et immigration). Cependant, cette valeur reflète aussi la difficulté qu'il y a à estimer un taux de survie dans une station où la sédentarité est faible. Il n'a pas été possible d'inférer le facteur âge dans cette analyse, car les modèles initiaux (qui comprennent tous les facteurs à tester) auraient été alors trop lourds compte-tenu de notre jeu de données. La construction d'un modèle prenant en compte l'âge de capture (c'est-à-dire le nombre de capture d'un individu, pour éliminer le biais de transience) retire une grande partie de la variation qui aurait pu être attribuée à l'âge réel. Cependant, la sénescence n'est pas un phénomène courant chez les poissons à notre connaissance; de plus, le faible taux de survie montre que 90% des poissons atteignant l'âge de 1 an mourront avant l'âge de 4 ans.

Les patrons de variations : fonctionnement source-puit ?

La structuration des modèles de survie fait apparaître une corrélation spatiale: l'évolution de la survie suit un patron semblable sur les trois stations d'échantillonnage. On note aussi une différence entre stations, la station amont des Vernades fournissant les meilleures valeurs. Ce gradient amont aval peut s'expliquer de deux façons. La première est méthodologique: la station des Vernades, par sa topographie, est échantillonnée efficacement, mais surtout de façon assez homogène. Ce n'est pas le cas de la station du Trou-couderc, dont l'habitat est assez diversifié, ou bien celle des Platanes qui présente aussi des radiers importants, ainsi que quelques fosses. Ces biais peuvent impliquer une sous-estimation du taux de survie, sans pour autant être détectés par les GOF tests, à cause d'effectifs trop faibles. Ainsi, la station amont pose moins de biais d'échantillonnage que les deux autres, et permet donc une meilleure estimation du taux de survie. La seconde explication est d'ordre biologique. Le concept du fonctionnement en source-puit à l'intérieur d'une métapopulation est désormais bien connu (Pulliam 1988). Les caractéristiques de la source sont généralement un taux d'accroissement supérieur à un, et l'émission d'individus vers d'autres populations. Le puits, lui, ne peut généralement pas assurer sa persistance par lui-même, et ne peut se maintenir que par l'apport d'immigrants. La station des Vernades présente un taux de survie supérieur aux deux autres, une transience moins forte, et un taux de croissance plus stable. De plus, les effectifs n'ont

jamais subi de réduction forte au cours de notre étude. Enfin, la dispersion vers l'amont est très vite limitée par la présence du seuil de Rosières. Elle présente donc les caractéristiques d'une station source, relativement aux deux stations aval, qui se rapprocheraient d'un fonctionnement puits, avec une dynamique plus aléatoire, et des événements de dispersion plus fréquents.

Le mouvement²

Finissons cette discussion en remarquant le fait que malgré un mode de vie considéré comme « sédentaire », les déplacements semblent jouer un rôle important dans le fonctionnement des populations d'aprons. La notion de déplacement chez les poissons est pourtant très dichotomique : on classe généralement les espèces d'eaux courantes en migrateurs/non migrateurs. Ce paradigme du mouvement restreint (« restricted movement paradigm » RMP, Gerking 1959) a conditionné une bonne partie de l'ichtyologie depuis plus de 40 ans, sous-entendant que si un poisson ne nécessitait pas une migration remarquable dans son cycle biologique, alors il ne se déplaçait pas ; le déplacement n'avait donc pas d'importance dans le fonctionnement des populations. Ce point de vue était conforté par l'observation de nombreux cas de sédentarité chez les poissons dits « non-migrateurs ». Notons que la définition que donne Northcote (1998) du mot « migration » inclut une causalité physiologique et ontogénétique à la migration, stimulée par des stress externes cycliques et prévisibles. Les travaux de Fausch & Young (1995) et Gowan *et al.* (1994) tendent à inverser la tendance, en démontrant simplement qu'il existe des déplacements sur des échelles d'espaces importantes et portant sur des effectifs significatifs de poissons, sans liaison attendue avec leur cycle biologique tel qu'il est connu. Le déplacement de grande amplitude (migration) n'est pas forcément une nécessité pour achever un cycle biologique, comme c'est le cas pour l'apron où la frayère est contiguë à l'habitat de croissance. En revanche, nos résultats montrent que des

² Nous définissons ici simplement 3 termes qui caractérisent le mouvement. Ces définitions permettront d'éviter les confusions dans la suite de nos discussions.

Migration : mouvement significatif, impliquant un changement d'habitat, ainsi que d'éventuelles adaptations physiologiques et comportementales, adopté par la majorité des individus, et nécessaire au cycle de vie.

Déplacement : mouvement d'amplitude variable observé sur une partie des individus, sans relation directe et évidente avec la réalisation du cycle de vie.

Dispersion : mouvement impliquant une rupture sociale (départ d'un patch ou d'un groupe) ayant pour but de trouver de nouvelles conditions d'habitats favorables pour s'y reproduire.

déplacements ont lieu. Ces déplacements influent sur le destin des individus, puisqu'un mouvement implique un coût, et un changement probable d'habitat. Le passage à la phase de modélisation devrait donc nous aider à démontrer l'importance de ces déplacements chez les poissons non-migrateurs, au niveau populationnel, et peut être remettre en question le point de vue de Northcote (1995), selon lequel la fragmentation, l'empêchement de circuler, atteint surtout les espèces dites « migratrices ».

Chapitre 4 : Modélisation du fonctionnement des populations, apport a la gestion

4.1) Préambule

Les travaux concernant l'habitat et la dynamique des populations sur le terrain ont permis de dégager les grandes caractéristiques du fonctionnement des populations, contribuant ainsi à une meilleure connaissance de l'espèce. Si l'habitat dans le cas de la Beaume ne semble pas limitant, il contraint néanmoins en partie la distribution des aprons dans l'espace. Cette distribution est agrégée, et il semble que la plus grande partie des aprons réside à l'intérieur des stations (alternance type : fin de profond, plat, début de radier). On retrouve ce patron à l'échelle de la rivière, comme le montre l'étude de Issartel & Vincent (1998). L'analyse des données de CMR nous a fourni les estimations de certains des paramètres démographiques qui régissent le fonctionnement à l'intérieur de chaque station³ (survie, recrutement, taux de croissance démographique), excepté la fécondité et le taux de survie juvénile. Un pourcentage d'individus transients a aussi été détecté, ainsi que quelques échanges directs entre stations.

A partir des ces paramètres et des différentes observations, la démarche de modélisation peut permettre d'aller plus loin dans la connaissance du fonctionnement d'une population. Elle est assez communément employée en biologie de la conservation (Sarrazin 1994, Baron 1997, Lacy 1993, Novellie *et al.* 1995, Ferrière *et al.* 1995, Caswell 2000). On attend généralement des modèles démographiques une estimation du taux de croissance démographique de la population étudiée. Dans notre cas, une estimation par CMR de ce paramètre est déjà disponible. En revanche, nous ne connaissons pas la viabilité du système,

³ Dans le cadre d'un modèle mathématique, nous désignerons par patch la station précédemment décrite en liaison avec l'unité d'habitat. Le patch est une simplification de la connaissance de l'habitat favorable, et l'on suppose que les processus démographiques se déroulent à l'intérieur du patch.

d'autant plus que les taux de croissances estimés varient autour de 1. De plus, les taux de transience rencontrés sont très importants, il semble donc logique de tester leur rôle dans la viabilité de la population. A partir de modèles matriciels, il est possible de modéliser de façon assez réaliste la dynamique de la population, en y incluant 1) la structure démographique 2) la structure spatiale 3) la variation environnementale (dont la variation catastrophique) 4) une densité-dépendance « vague » afin de limiter les effectifs (Strong 1986, Hanski *et al.* 1996). Pour les paramètres non estimés lors des travaux précédents, une partie de la paramétrisation du modèle repose sur des décisions arbitraires ou est supportée par les observations sur le terrain. Notons ici que la notion de déplacement prendra la forme de la *dispersion* : les individus qui changent de patch se reproduisent dans leur nouvel habitat. Si nos travaux de CMR ne permettent pas de vérifier directement cette hypothèse (la transience s'assimile à de la dispersion), les études génétiques de Durand & Laroche (2000) suggèrent que les échanges de gènes se font librement entre les stations sur l'ensemble de la rivière Beaume.

4.2) Modélisation du fonctionnement des populations dans un environnement spatialement variable.

Modelling population dynamics in spatially variable environments: contribution to the conservation of an endangered percid (*Zingel asper*).

JACQUES LABONNE and PHILIPPE GAUDIN

Abstract

Zingel asper is an endemic percid of the Rhône catchment. The demography and habitat use of this endangered benthic species has been studied in previous works. The species exhibits natural low densities and clumped distribution related to habitat distribution. Based on these results, the authors build a stochastic matrix model, integrating spatial structure and vague density dependence. The density, growth rates, and local extinction rates globally match the field results. The numerical sensitivity analysis on extinction probabilities shows that adult survival rate and spawning success (due to random events) are the key parameters of intra-patch dynamics. Low negative variations increase extinction probabilities. The number of available connected patches and the dispersal rate drive the population persistence at the inter-patch scale. Population persistence over 100 years is not ensured for dispersal rate below 0.1, or when the number of connected patches is below 12. These results enlighten the role of dispersal in non-migratory fish populations. River-damming and habitat losses increase the fragmentation of available habitat

Introduction

The main objects of Conservation biology are small populations and declining populations (Simberloff 1988, Ballou *et al.* 1995, Foose *et al.* 1995). To investigate the mechanisms that yield these situations, the conservationist generally considers several disciplines, like population genetics and dynamics, behavioural ecology, landscape ecology. Each of these scientific field may give a part of the answer to the problem, but the difficulty lies in the synthesis of these results. Now, the trick of the conservationist is : how should these different fields melt? For instance, there is still a theoretical gap between population genetic and dynamic approaches (MacDonald *et al.* 2001, Ferriere & Legalliard 2001), while strong emphasis has been set to study the joint problems of population dynamics and habitat spatial structure (Gilpin 1995, Tilman & Kareiva 1997, Lande 1991, Schlosser & Angermeier 1995). The use of mathematical modelling is one way to address the problem. It allows to use data from different research field, and to test hypotheses related to the growth rate, the effective population size, or the persistence probability. The matrix model arose as a useful tool to analyse the dynamics of population, as it could integrate detailed field data (demographic parameters estimates) in an implicit spatial structure, and predict the evolution of simulated populations (Caswell 1989, Lacy 1993, Caswell 2000, Ferriere *et al.* 1996, Legendre & Clobert 1996).

The demographic growth rate (λ) usually was the measure of population health for deterministic models, and it is still used into the stochastic framework (although it does not rely on the same estimator, Tuljapurkar 1990, Orzack & Tuljapurkar 2001). The elasticity analysis method, that allows to assess the influence of the life cycle parameters on λ , is now widely applied in conservation biology (Bro *et al.* 2000, Crowder *et al.* 1994, Hepell *et al.*, 1996, Ferriere *et al.* 1996, Kelly & Durand 1999), and there is a tendency to classify life histories based on these analysis in order to group the species that would exhibit the same sensitivity pattern (Saether *et al.* 1996) Several recent works deal about the accuracy of such elasticity analysis (Mills *et al.* 1999, Hepell *et al.* 2000), and some authors saw the need to precise the application conditions of such a tool (De-Kroon *et al.* 2000, Caswell 2000). Now, each conservation situation also need an adapted and realistic modelling approach, based on the biological knowledge available, and not only on the life cycle (McDonald *et al.* 2001). The model should include environmental variability, spatial structure, and also consider density-

dependence or threshold to population sizes. The density-dependence or limitation of population size is a realistic assumption (Strong 1986), and influences the model outputs (Middleton *et al.* 1995). The stochastic modelling provides a statistic insight of possible dynamics (through the extinction probability), and leads to a probabilistic decision for wildlife managers. With these additions (stochasticity and density limitation), λ may not be seen as a good measure of population health, as it is a priori constrained. Indeed, on a long term perspective (that is after the settlement of the population), the demographic growth rate should be close to one if the population persists, or under one if the population declines. Nevertheless, a positive growth rate in a variable environment does not ensure the population persistence (Tuljapurkar 1990), and the scale of conservation is not a long term one.

We applied the population viability analysis (PVA) to a population of endangered percid, *Zingel asper*. This endemic benthic fish is quoted in the I.U.C.N. Red Data Book since 1996, and is also listed in the Habitats Directive of the European Commission (annexes II and IV) and in the Bern Convention (annex II). The demographic parameters (adult survival rate, recruitment, dispersal, fecundity, excepted juvenile survival rate) were estimated in a previous study (Labonne & Gaudin *in prep*), as well as habitat structure and selection (Labonne *et al. in press*). This population exhibited a very low natural density with a clumped spatial distribution linked with favourable habitat availability. Adult survival was low, and the spawning success showed high variation. Finally, a high proportion of transient individuals (i.e. non sedentary) was detected. Measures of stable population growth rate were estimated from this data, using the method of Pradel (1996). We built a realistic matrix model, including environmental variability, spatial aspects, and some vague density dependence (Strong 1986, Botsford 1995). Our first goal was to check if the final model including the estimated parameters exhibited an realistic behaviour, and provided expected predictions. We then addressed 2 questions to this model: 1) some high dispersal rate were detected in the field. In metapopulation theory, low rate allow the persistence of the system (Levins 1970, Hanski 1991). Are such rates essential for the viability of our population? 2) What are the main factors influencing the extinction probability of the system ?

Methods

The matrix model

The essence of the matrix model is to formalise a discrete network of i equations, under precise conditions, in order to make advantage of the analytical properties of the matrix computation (Leslie 1945). The density vector at time $t+1$ is the product of a transition matrix A and the density vector at time t . In population biology, A is called the Leslie matrix, and include the demographic parameters (mostly survival S_i and fecundity F_i):

$$\begin{pmatrix} n_1 \\ \vdots \\ ni \end{pmatrix}_{t+1} = A \times \begin{pmatrix} n_1 \\ \vdots \\ ni \end{pmatrix}_t \quad \text{with} \quad A = \begin{pmatrix} 0 & F_2 & F_{i-1} & F_i \\ S_1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_2 & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & S_{i-1} & S_i \end{pmatrix}$$

Most of the time, more complicated designs are needed, and differ from the Leslie matrix. This the case of spatially structured models (Lebreton & Gonzales-Davilla 1993), where other entries of the matrix are used. The principal proprieties are still valuable. A spatially structured transition matrix can be designed as follow:

$$A = \begin{pmatrix} 0 & F_{2,1} & F_{i-1,1} & F_{i,1} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ S_{1,1}(1-m_{1,1}) & 0 & 0 & 0 & S_{1,2}(1-m_{1,2}) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_{2,1}(1-m_{2,1}) & 0 & 0 & 0 & S_{2,2}(1-m_{2,2}) & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & S_{i-1,1}(1-m_{i-1,1}) & S_{i,1}(1-m_{i,1}) & 0 & 0 & S_{i-1,2}(1-m_{i-1,2}) & S_{i,2}(1-m_{i,2}) \\ \hline 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & F_{2,j} & F_{i-1,j} & F_{i,j} \\ S_{1,j-1}m_{1,j-1} & 0 & 0 & 0 & S_{1,j}(1-m_{1,j}) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & S_{2,j-1}m_{2,j-1} & 0 & 0 & 0 & S_{2,j}(1-m_{2,j}) & 0 & 0 \\ \hline 0 & 0 & S_{i-1,j-1}m_{i-1,j-1} & S_{i,j-1}m_{i,j-1} & 0 & 0 & S_{i-1,j}(1-m_{i-1,j}) & S_{i,j}(1-m_{i,j}) \end{pmatrix}$$

with $m_{i,j}$ the dispersion rate of the i^{th} class of the j^{th} patch. Some analytic results are also validated when some stochastic parameters are included in the matrix (Tuljapurkar 1995), but for other results, such as the derivation of elasticities of the stochastic growth rate to the parameters require numerical estimations. The stochastic and density-dependent approaches have opened new perspectives in theoretical population biology, but it also fits the need of realism in Conservation Biology. While the use of the elasticity analysis in Conservation Biology has been much debated these last years (Mills *et al.* 1999, Hepell *et al.* 2000), and because the models become more and more realist, we propose in this paper to rely on a numerical analysis, essentially guided by biological considerations. We will use the extinction probability $P(e)$ as the main parameter of our analysis.

Demographic structure

Matrix models can integrate a stage classified structure representing the life cycle of the biological model. In our case, we divided the life cycle in two stages: juvenile stage and adult/reproductive stage (Fig. 4.21). The first stage corresponds to the first year of life (total length 9-11 cm). Then it becomes adult and able to spawn. The adult stage was not divided into age classes because there is no evidence of relationship between age and survival in adults in our data. Moreover, this choice allowed to avoid the effect of demographic stochasticity on results, i.e. a too low number of individuals in each class.

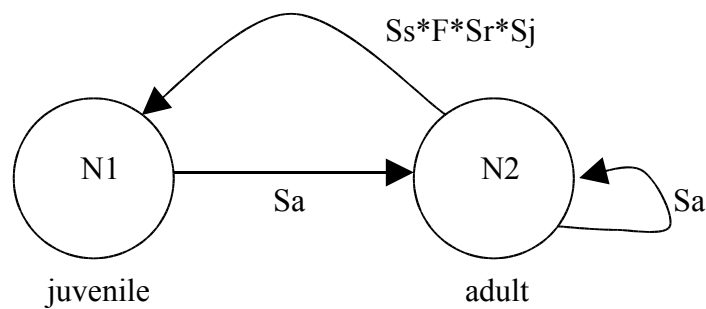


Figure 4.2.1: Life cycle design into a patch. N1 and N2 are the density of each stage (with Sa the adult survival rate, Ss the spawning success, F the fecundity, Sr the sex-ratio, and Sj the juvenile survival rate).

Adult survival rate

Capture-mark-release protocol (Labonne & Gaudin, submitted) allowed to estimate a realistic annual adult survival rate around 0.5. We kept this value for our model, integrating observed variance (mean adult survival rate = 0.5, standard deviation = 0.02). Field results showed that no more than 120 fishes (older than 6 months) could inhabit in the same patch. If stochastic variation can limit density and produce extinction, it still yields diverging trajectories which remain an unrealistic option. It may highly bias the persistence time (Middleton *et al.* 1995). We decided to integrate an upper limit in each patch (K), corresponding to 120 individuals in the initial model. If a trajectory jumped over this value, the survival rate of each adult age class was lowered to 0.3 (the lower survival rate that could be estimated in the field by Labonne & Gaudin, *in prep*), as long as the adult density exceeded K. This mechanism assumed a limited resource (without specifying it) and generated important local density variations, as observed in field.

Juvenile survival rate

This parameter cannot be estimated through field analysis in many fish species. In *Zingel asper*, alevins (0 to 2 months) were never found in natural environment. Now, recruitment and population growth rates have been estimated (see Labonne & Gaudin, submitted). It was then possible to deduce the mean yearlings survival rate that made the model match the observed population growth rate in the field (that was 0.8 to 1.2, without density limitation). This approach allowed to compute a mean value of 0.005 (with 95% CI : 0.00275 ; 0.00775). Thus, in our model, the yearlings survival rate was represented by a log normal probability distribution (mean = 0.005, standard deviation = 0.001). It integrated the hatching success rate, and the survival rate during the first year.

Fecundity rate

The fecundity is linked to the body size in fish. This parameter was not estimated in a previous study. Then, our estimation of fecundity relied on eggs count from 8 females (4 females from the Musée d'Histoire Naturelle de Lyon, 2 females from the collections of Université de Grenoble, and 2 females from the field). From the regression of eggs numbers on fish size ($N_{\text{eggs}} = 35,174 * L_t - 3283.8$), we estimated a mean number of eggs per female, based on fish size distribution in our population. Depending on dates and stations of sampling, fish distribution varied significantly, giving values of mean fecundity from 1117 to 1366. To simplify the results, a log-normal distribution ($\mu = 1200$, $\sigma = 300$) was used to compute the fecundity rates, in order to mimic the effect of the size distribution in the population. The sex-ratio estimation in the field was realised during two sampling campaign at the spawning season (when sex can be determined), and it was not different from 1. Thus, we considered an equilibrated sex-ratio in the model.

Spawning success

The spawning success was highly variable in the field, and total failures were observed in several stations (Labonne and Gaudin, submitted). To take this phenomena into account, we added a spawning success probability in the model. This parameter (S_s) followed a Bernouilly law with an initial probability of 0.5. If the spawning failed, no juvenile fish survived, whatever the juvenile survival rate value was.

Spatial structure

The spatial structure of the model is linear, as a stepping-stone model, with a varying number of patch. The initial model included 20 patches (this number corresponded to the maximum number of patches observed on the Beaume population by Issartel & Vincent (1998)). The patch was assimilated to a favourable habitat station (Labonne & Gaudin, submitted), where growth and spawning were possible. Field results exhibited dispersal rate ranging from 5 to 30 % per station, with no directional trend. The dispersal rate parameter in the model (E_m) was 0.2 in the initial model (Table 4.2.1), and ranged from 0 to 0.4 per station covering the range of dispersal estimated on the River Beaume. We allowed movements between the 4 nearest neighbours of each patch (2 upstream and 2 downstream neighbours, Fig. 4.2.2). The boundary patches, at the upstream or downstream extremes of the population, also emitted beyond the population limit, but did not receive any individual from the outside.

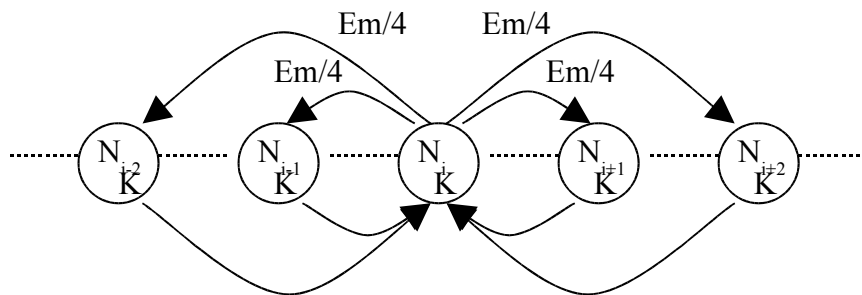


Figure 4.2.2: Spatial structure of the model. Each patch has a density N_i , a carrying capacity K , and a dispersal rate (E_m) to the 4 nearest neighbours.

Numerical sensitivity analysis

In the first part of the study, we looked at the influence of the matrix component acting on the stochastic demographic growth rate (λ) and extinction probabilities $P(e)$ inside a single patch (adult survival rate, juvenile survival rate, fecundity, carrying capacity, an spawning success). We also looked at the metapopulation structure parameters effects on $P(e)$ (Dispersal rate E_m an number of patch N_i). For each of the parameters, we computed the model outputs for a given range of variation of the mean parameter. The range was designed to match possible variation observed in wild environment. For example, the influence of adult survival rate (mean= 0.5) was analysed by computing extinction probabilities for values of adult survival rate between 0.45 and 0.55, that is a 10% variation range. Indeed, such a life history parameter

may not record high modification in a given environment. For the dispersal rate E_m , the variation range was larger (100%), because this parameter may be constrained by natural obstacle, or human activities. The range of variation for each parameter is described in the Table 4.2.2.

Result computing and outputs

The models were built using the program ULM (Legendre & Clobert 1996). The maximal dimension of the matrix was 40 (20 patches and 2 stages in the life cycle). Initial number of fish in each patch was 30, which is a reasonable number regarding average densities observed in the field (10 to 50 individuals per station). Stochastic models were run using a Montecarlo method, on 100 time-steps, and 200 or more trajectories with different algorithm seeds were used. Extinguished trajectories were not integrated in the estimation of the stochastic growth rate. Population success only relied on their extinction probability on hundred years. Indeed, the stochastic growth rate never really exceeded 1, because of the density-dependence. The whole population was considered as extinguished when population size went under $5 \cdot (i)$ individuals, with “ i ” the number of patch, until $i < 10$. If $i > 10$, then the extinction threshold was 50. We also looked at local temporary extinction rate, that provided an index of patch occupancy (we considered a threshold of 5 individuals under which the patch went extinguished).

Table 4.2.1: Mean, standard deviation, and probability laws of the parameters in the initial model.

Parameters	Probability law	Mean	Standard deviation
Adult survival rate (S_a)	Normal	0.5	0.02
Juvenile survival rate (S_j)	Log-normal	0.005	0.001
Fecundity (F)	Log-normal	1200	300
Carrying capacity (K)	Constant	120	-
Spawning success (S_s)	Bernouilly	0.5	-
Dispersion rate per patch (E_m)	Constant	0.2	-
Number of patch (i)	Constant	20	-

Table 4.2.2: Analyse of the model behaviour: variation range of the parameters for the sensitivity analysis.

Parameters	Minimal value	Maximal value	Variation range
Adult survival rate (Sa)	0.45	0.55	10%
Juvenile survival rate (Sj)	0.0025	0.0075	50%
Fecundity (F)	1080	1320	10%
Carrying capacity (K)	50	250	108%
Spawning success (Ss)	0.4	0.6	20%
Dispersion rate per patch (Em)	0	0.4	100%
Number of patch (i)	1	20	-

Results

General behaviour of the initial model

90% of the simulated population sizes were lower than 5000 fish after 100 years (Fig. 4.2.3a), but about 15% were between 2400 (that is the maximal size without density-dependence) and 5000. The occurrence of several consecutive good spawning years allowed some populations to overwhelm the threshold of density-dependence. $P(e)$ was not null (0.044): some simulated populations of the initial model went extinct before 100 years. The distribution of mean growth rates of populations after 100 years was sharpened around 1 (between 0.95 and 1.07) (Fig. 4.2.3b). The distribution of empty patch let appear that in nearly all cases, all available patches were not occupied. Most population exhibited 10 to 20 % of empty patches (Fig. 4.2.3c).

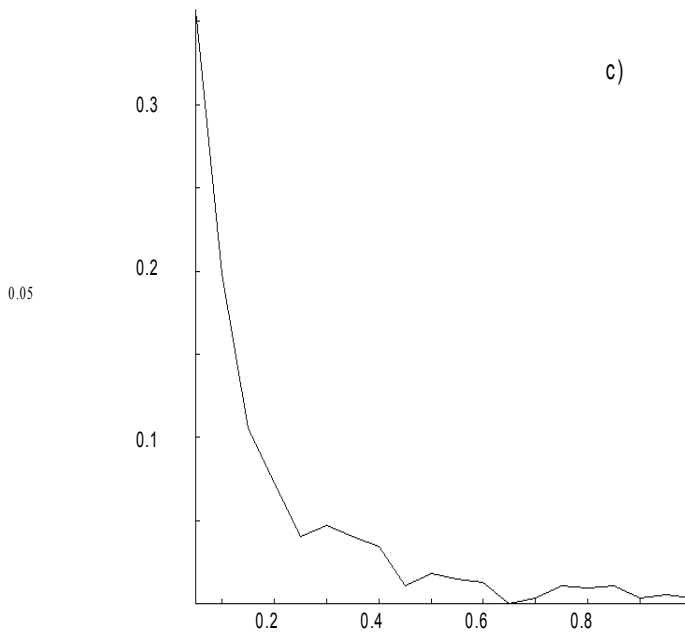
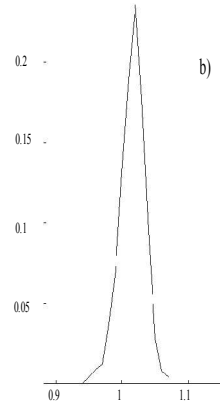
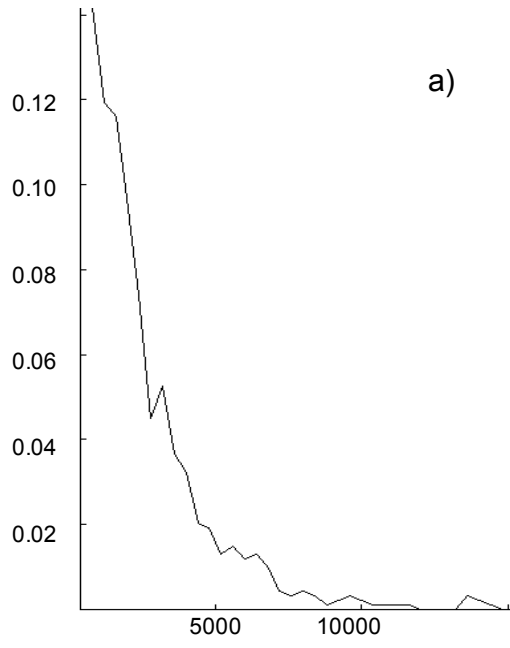


Figure 4.2.3: Frequency distributions for the population size (a), distribution of the mean stochastic growth rate after 100 years (b), and proportion of empty patch (c) after 100 years (Monte Carlo simulation, 1000 trajectories).

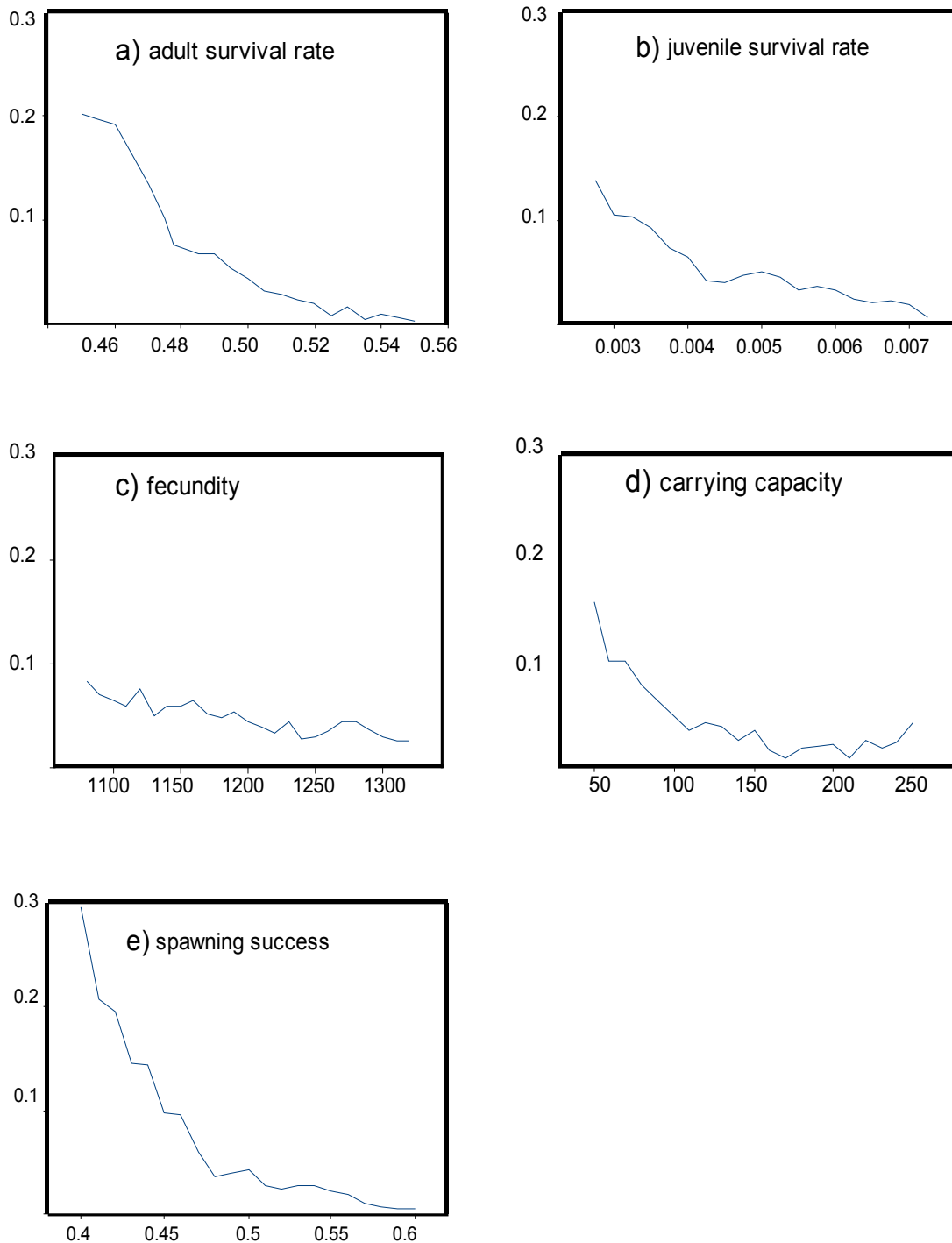


Figure 4.2.4: Plots of the extinction probability (vertical axis) as a function of the adult survival rate (a), the juvenile survival rate (b), the fecundity (c), the carrying capacity

(d), and the spawning success (e) (Monte Carlo simulation on 100 years, 500 trajectories).

Impact of intra-patch parameters (Fig. 4.2.4)

The adult survival rate influenced P(e) for values under 0.52, and the effect was even more sensible for values under 0.48. P(e) reached 0.2 for a negative 10% variation in adult survival rate (Fig. 4.2.4). The model was proportionally less influenced by the juvenile survival rate, as a 50% negative variation of this parameter only increased P(e) by 10%. The fecundity appeared to be the less influent parameter, and a 10% variation of the mean fecundity only increased P(e) by a few points. The carrying capacity (K) showed an effect for value under 100, but high values of K (250) did not ensure the total persistence of the population. The spawning success showed an important influence on P(e), especially for values under 0.45. For high values (0.6) of the spawning success, the P(e) on hundred years is null. So, considering these range of variation, and all other things being equal, we can rank the influence for these parameters:

(Adult Survival Spawning Success) > (Juvenile Survival = Carrying capacity) > (Fecundity)

Role of space and dispersal (Fig. 4.2.5)

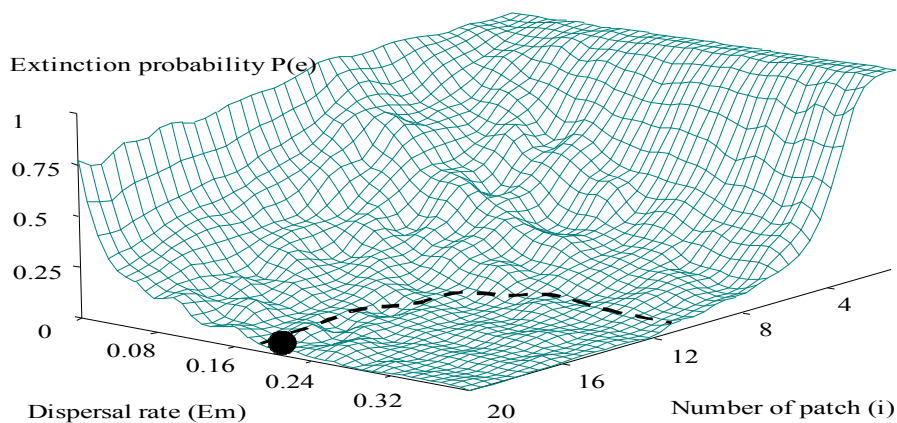


Figure 4.2.5: Extinction probability surface (vertical axis) as a function of the dispersal rate and the number of patch. The black dot locates the initial model ($E_m = 0.2$, $i = 20$). The broken line delimits the lower extinction rate zone (<5%). (Monte Carlo simulation, 200 trajectories).

The model was sensitive to the spatial and habitat parameters. The number of habitat patch influenced the $P(e)$ as soon as it went below 12, and the phenomena was stressed under 6 patches. The role of dispersal was clearly illustrated by these results: high rates are needed to maintain the population. The initial model (with $E_m=0.2$) lays on the limit of 5% EP curve. The results also showed an interactive effect between the dispersal rate and the number of habitat patch: for instance, $P(E)$ ($i=12$, $E_m=0.2$)=0.13 while $P.E.(i=12 ; E_m=0.4)$ =0.01 and $P.E.(i=20, E_m=0.2)$ =0.044.

Discussion

When performing a sensitivity analysis in a realistic model, one should be aware that it not only assesses the influence of each parameters on the model outputs, but it also gives a clue of the influence of estimate errors on the model. For instance, we estimated the fecundity parameter from the egg counts of 8 females only. The mean fecundity may exhibit high variation linked with the environment and resources. This limit is due to the statu of the species: it is not possible to sample more gravid females. The carrying capacity is also difficult to estimate, because this parameters changes with environment, and with the resource considered. We could only rely on the maximal density observed in a patch in the field. But, in both cases, these parameters did not really influence the model results. The choice of a minimal threshold for the extinction (here 5 individuals per patch) assumes that there is an implicit Allee effect in our model: there is a need of a minimal density for the biological function to be realised. This choice can be explained using spatial arguments (for instance, the encounter probability for spawning), but it will directly condition the results of the models for any species that shows low natural density. Hence, further research in this field are needed.

The estimation of dispersal in a previous study showed that high dispersal event could occur, and we could not link this phenomena to any environmental factor (but the appraisal in

the time was limited). Classic metapopulation models assume that dispersal even at low level can ensure population persistence (Levins 1970, Hanski 1999). In the case of the Beaume population, the model outputs showed that low dispersal rates (i.e. <5%) did not allow the persistence, and that high dispersal rates were necessary. This result can be attributed to several reasons. 1) The number of patch is finite, 2) the linear structure of habitat constrains the dispersal: there is only one way to travel from a place to another one, 3) the life history of the species in this environment include the dispersal as an evolutive luggage. Even if the dispersal is not a necessary stage of the life cycle, it is a necessary function at the population level, and should be considered as a plastic behaviour. The amount of dispersal between the favourable habitat should also draw the attention on the role of unfavourable habitat: in the reality: fish may stay a significant time lower quality habitat, hence experiencing different conditions, and this fact may influence their further behaviour, such as mating system. Finally, if some individuals live a significant time between favourable patches, then our appraisal of the stochasticity on the population may be too pessimistic (for a stochastic event will not have the same impact in different habitats), and we would overestimate $P(e)$. On the opposite, some total population sizes exceeded the density-dependence global threshold ($120 \times 20 = 2400$), showing that the survival rate (0.3) in those conditions may be too optimistic.

The initial model include many parameters estimated on the river Beaume. The functioning of this relict population can be assimilated to a boundary population, and may have developed adaptations to local conditions. First, the population size may be reduced, and genetic bottlenecks may have occurred, allowing the genetic drift to fix potential mutation, and so, life histories (Durand & Laroche 2000). The high mediterranean thermal conditions may explain the low survival (due to faster biological turn-over), and this parameter seems to highly influence the results. Such considerations should guide the manager to cautious predictions: there are many biological questions that need to be addressed when considering a local situation.

We showed that the model was sensitive to different parameters, at intra-patch and inter-patch scale. Classical elasticity analyses are based on life cycle parameters, that are intra-patch parameters, but these parameters can not all be controlled. It is difficult to imagine how to increase the adult survival rate or the spawning success. The only conservation measure here would be to limit anthropic impacts on the river (which are already regulated by the law), without being able to measure their real effect. Now, at the inter-patch scale, connectivity is a lever that can be worked: the fragmentation is reversible. There is a need to re-establish the continuity of the river to allow fish populations to persist. The other lesson is that

reintroduction protocol should first consider the length of connected river, as well as the number of favourable patch available. This point seems to remain true for large system (where K would be higher). These conclusions are pertinent for *Zingel asper*, but should also be considered for other “non migratory” fish species. This model as it is now can not be applied safely to simulate and predict the results of a reintroduction protocol, because some studies report reintroduction costs on the survival rate or the fecundity (Sarrazin 1994), and these costs are not known for *Zingel asper* yet. So, any reintroduction plan should take into account the problem of dispersal, connectivity, and available habitat. It should also be monitored in order to estimate possible costs on survival or fecundity.

MacDonald *et al.* (2001) suggested that general rules are useful but should be well balanced by accurate knowledge of the species and its characteristics. It is especially true in Conservation Biology, where demographic data have to be pondered by environmental and anthropic impacts. Classic elasticity analysis are based on demographic growth rate only. Conservation biology generally deals with declining population, or with reintroduction. In each of these case, the notion of risk dominates the malthusian point of view. The stochastic framework tells us that even with a positive growth rate, extinction is possible (and certain on the long term). On the term of conservation (50 or 100 years), a negative growth rate may be accepted if the persistence probability is high enough.. So, the management of conservation situation should first rely on the extinction probability of the model before considering the demographic growth rate (Caswell 2000). Here, the random spawning success, the low density, and the linear structure of the patchy habitat stresses the role of the spatial components in the persistence of the system. The fragmentation greatly increased the impact of environmental stochasticity on populations fate, and the question is “will the system go extinct” before “is the demographic growth rate positive?”.

4.3) Discussion

La méconnaissance de la phase juvénile dans les modèles

Le passage au stade de la modélisation en biologie de la conservation témoigne généralement d'une bonne compréhension du problème posé, et demande une connaissance déjà importante du modèle biologique. Dans notre cas, l'acquisition des données durant plus de trois années a porté ses fruits, et divers aspects de la dynamique sont désormais mieux analysés. Il reste cependant à faire certains choix plus ou moins arbitraires pour certains paramètres ou mécanismes. Le cas du taux de survie juvénile par exemple est délicat : chez les poissons, une estimation moyenne *réelle* de ce paramètre est ardue, voire impossible. En revanche, on sait que ce paramètre est hyper-variable (grâce aux études de cohortes), et fortement lié aux variations environnementales ou aux interactions biotiques comme la prédation. Etre capable d'estimer un taux de croissance démographique directement à partir des données de CMR permet de déduire une valeur théorique de survie juvénile. Cette méthode de Pradel (1996) est particulièrement intéressante pour les ichtyologistes, et la méthode mérite d'être promue et généralisée dans le domaine des eaux courantes, et plus généralement chez les espèces à forte fécondité, mais où la phase juvénile sera toujours difficile à étudier au niveau populationnel.

Mise en évidence du rôle de la transience

Un des résultats essentiels de ce travail réside dans la mise en évidence du rôle des déplacements sur les probabilités de persistance de la population. Si ce résultat pouvait être pressenti grâce aux estimations réalisées dans le chapitre 3.2), l'importance de leur rôle sur le devenir de la population est ici clairement démontrée. Cette démonstration ne peut être complète que si l'on assimile la transience à de la dispersion, mais les résultats de génétique semblent confirmer cette hypothèse. Au-delà d'un acquis primordial pour la conservation de l'espèce, c'est aussi un petit peu de cette conception dichotomique entre poissons

migrateurs/non migrateurs que nous effaçons ainsi. Il est clair que les déplacements, pour un poisson sédentaire benthique de petite taille comme l'apron, jouent un rôle capital pour le fonctionnement de la population. Si le rôle de la migration chez les salmonidés peut être compris en n'observant que quelques individus (ou en se basant sur leur cycle biologique), seules une approche populationnelle et l'utilisation de la modélisation peuvent permettre de 1) mesurer, 2) démontrer l'impact du déplacement chez une espèce non-migratrice comme l'apron.

Point de vue sur les méthodes utilisées

L'analyse de sensibilité ne répond pas seulement à la question de conservation «quels paramètres gouvernent la persistance de la population» mais aussi et d'abord à la question technique «quelle influence l'erreur d'estimation d'un paramètre peut-elle avoir sur les résultats du modèle». Si un paramètre apparaît comme très influent sur le modèle, et que ce paramètre montre une grande variance dans son estimation préalable, alors les conclusions du modèle ne seront pas fiables. Dans ce sens, le modèle permet d'orienter les travaux et de pointer du doigt les lacunes, mais aussi de ne pas consacrer trop d'effort à l'estimation de paramètres ayant peu d'influence sur le modèle. Par exemple, pour le cas du taux de fécondité, on peut douter de la validité de notre estimation : nous ne disposons que de 8 pontes, ce qui peut paraître insuffisant (mais il n'était pas question de sacrifier des individus matures). De plus, afin de calculer une moyenne, nous utilisons la distribution des tailles dans la population, en faisant l'hypothèse que celle des femelles ne diffère pas de celle des mâles (le sexe ne pouvant être différencié hors période de fraie). Mais la sensibilité du modèle à ce paramètre indique que malgré une variation de 10%, les probabilités d'extinctions varient très peu. Une erreur peut donc être tolérée dans l'estimation de ce paramètre. Nous pouvons aussi noter le cas de la capacité d'accueil, fixée arbitrairement à 120 individus par patch (en concordance avec les effectifs maximums observés sur le terrain), et au-delà de laquelle le taux de survie chute. Là encore, les probabilités d'extinction semblent peu influencées par ce paramètre, ce qui laisse penser que le choix d'un seuil de façon empirique ne mène pas à des conclusions erronées, s'il sert le réalisme du modèle (à savoir la limitation des effectifs). Par contre, le choix du type de relation de densité-dépendance peut aussi être discuté : un système de plafonnement strict des effectifs à 120 individus par patch pourrait amener des conclusions bien différentes, rendant le choix de la modalité densité-dépendante crucial pour les résultats du modèle.

Dans ce travail de modélisation, il était important d'évaluer les limites du modèle en matière de prédiction. Nous nous sommes interrogés sur les indices mathématiques (taux de croissance démographique, analyse d'élasticité classique, probabilités d'extinction) qui pouvaient être utilisés dans notre contexte, à savoir un modèle matriciel stochastique plutôt réaliste, incluant une fonction de densité-dépendance vague sur un paramètre (taux de survie adulte). Il nous est apparu que, dans notre cas, seule la probabilité d'extinction pouvait répondre aux questions posées par la biologie de la conservation (Coulson *et al.* 2001). En effet, le taux de croissance est contraint, et le fait qu'il soit supérieur à un ne signifie pas que la population va persister. Si nous avions construit un modèle déterministe et fait une analyse d'élasticité, nous aurions raisonné sur le taux de croissance démographique. Les conclusions auraient été fort différentes, et probablement erronées : les résultats du modèles auraient été sans équivoque (en opposition au résultats statistiques du modèle stochastique), ne laissant pas la place à la notion de risque dans la prédiction. Caswell (2000) avoue que lorsque l'on peut le faire, un modèle réaliste (probabiliste et incorporant une limitation des effectifs) en conservation est préférable à un simple modèle déterministe. En revanche, dans le cas de modèles stochastiques et densité-dépendants à la fois, il préconise d'utiliser la variable « temps moyen d'extinction » plutôt que la probabilité d'extinction. L'argument est qu'à terme, la probabilité d'extinction sera de 1. Il est étonnant de constater que l'auteur considère que les calculs d'un modèle réaliste en conservation puissent être réalisés sur des échelles de temps si importantes (de l'ordre de plusieurs milliers d'années). Il semble plus exact de limiter le temps choisi pour le calcul des probabilités d'extinction, en concordance avec des objectifs appliqués ou économiques. Dans ce cas la, même la durée de 100 ans que nous avons utilisée peut paraître trop importante. En effet, les conditions environnementales sur une telle période peuvent considérablement varier, il faut donc peut-être prévoir des objectifs à plus court terme.

En perspective de ce travail de modélisation, il apparaît qu'une analyse plus poussée du modèle serait souhaitable. En effet, que se passerait-il si nous refaisions l'analyse de sensibilité sur les paramètres intra-patch en modifiant les paramètres inter-patch initiaux ? Par exemple, en choisissant un nombre de patch plus restreint, en limitant aussi le taux de dispersion entre patch. En d'autres termes, si l'on augmente les effets de la fragmentation, l'influence des paramètres démographiques sur la persistance de la population reste-t-elle la même ou bien allons-nous observer un changement hiérarchique dans leur influence ? Ce type d'analyse est déjà décrit dans le cadre déterministe (Caswell 1996), mais l'approche

numérique pourrait se révéler très utile en conservation, afin d'étendre les résultats des modèles à des situations plus variées.

Chapitre 5 : Discussion générale

5.1) Synthèse des résultats

Tout au long de cette thèse, nous avons développé une approche exploratoire. Etant donné le peu de connaissance initiale, il ne pouvait en être autrement, et ce n'est que lorsque les premiers résultats ont été disponibles que des premières hypothèses ont pu être posées. Si toutes les voies possibles n'ont pas encore été explorées, nous disposons cependant maintenant de suffisamment d'éléments sur la population de la Beaume pour poser les premières hypothèses sur la situation actuelle de l'espèce.

Nous avons observé sur la Beaume de faibles densités naturelles en général (25 à 80 poissons à l'hectare, soit 0.6 à 2kg de biomasse). D'importantes variations de densité locale sont possibles (par exemple les captures ont oscillé entre 4 et 79 individus pour la station des Platanes). La distribution des habitats sélectionnés est hétérogène dans le milieu lui-même linéaire. La distribution des aprons est elle-même hétérogène puisqu'ils montrent des préférences pour les micro-habitats et les méso-habitats. On observe donc des regroupements sur des alternances profond / plat / radier fournissant des micro-habitats favorables, alors que les chenaux lenticules et lotiques, les zones de ralentissements isolées, et les substrats trop grossiers sont clairement évités. Ces zones de regroupement, appelées stations, semblent constituer une unité structurelle d'habitat. Les travaux d'estimation du domaine vital montrent en effet que dans cette unité se déroulent les phases de croissance et de reproduction, et qu'une grande partie des individus réduit son domaine vital à cette unité ou à une fraction de

cette unité. La fréquentation des frayères en période de reproduction permet de supposer qu'il existe une compétition entre mâles pour l'accès aux femelles, mais ses modalités restent indéterminées. Le nombre de géniteurs potentiels pourraient donc être encore plus faible dans chacune des stations.

La démographie semble fonctionner en flux tendu : la survie adulte est plutôt réduite (donc pas de « stock » de géniteurs à long terme), le recrutement est très variable selon les années et les stations. La fécondité peut être classée comme moyenne à faible relativement aux autres espèces piscicoles. La plupart des individus atteignant le stade adulte a donc probablement qu'une ou deux occasions de reproduction. Le succès de ces reproductions semble très aléatoires, car le recrutement présente de fortes variations, de type « oui / non ». Des recrutements très faibles peuvent être observés sur une station localisée, mais on observe généralement une corrélation sur l'ensemble des stations au même moment.

Il semble que deux stratégies de dispersion et d'utilisation de l'espace se dessinent. Une majeure partie de la population apparaît sédentaire, alors qu'une partie plus réduite (10 à 30% selon les occasions) se déplace plus fréquemment, et pourrait par ailleurs fréquenter des habitats différents et *a priori* moins favorables sur des périodes conséquentes. Les travaux de génétiques des populations (Durand & Laroche 2000) ne détectent pas de signes de dérive ou de consanguinité au sein de la population de la Beaume, ni de structure entre stations ou entre amont et aval de la rivière, ce qui revient à dire que les échanges de gènes se réalisent sans problèmes. Les « transients » participeraient donc à la reproduction de façon suffisante pour assurer le mélange des gènes au sein de la population, le phénomène peut être qualifié de « dispersion ». On peut donc appeler « population » l'ensemble des individus de la rivière Beaume. D'un point de vue dynamique, on observe aussi un parallélisme dans la dynamique des stations : les taux de survie et de recrutement évoluent dans la même direction pour chacune de nos stations entre deux campagnes de capture. Ce résultat implique soit une forte corrélation des conditions environnementales (ce qui est très probable, étant donné la proximité et le gradient amont-aval), soit une dispersion intense, de telle façon que les trois stations constituent un ensemble homogène d'individus, sans structure interne. En revanche, les stations ne semblent pas toutes constituer des « sources ». La station amont montre un taux de croissance démographique plus stable et un taux de survie plus élevé que les deux autres, qui s'apparenteraient plutôt à des stations « puits ». Cet effet dénote probablement le rôle des conditions locales d'habitat sur la survie et la reproduction des poissons.

Enfin, l'approche par les modèles dynamiques démontre que les chances de persistance de la population sont fortement liées aux taux de survie adulte, ainsi qu'au succès

de la reproduction. Ces phénomènes agissent à l'échelle du patch, au niveau local. A l'échelle de l'ensemble de la population, le nombre de patch connecté doit être au minimum d'une douzaine pour espérer de bonnes chances de persistance, mais la dispersion entre ces patches est aussi la condition *sine qua non* du maintien de la population, et sans un taux de dispersion relativement fort (de l'ordre de 0.1 au minimum), les processus d'extinction locale ne peuvent être contre-balancés par l'effet «rescue», soit la recolonisation. Les densités faibles et le milieu linéaire rendent donc la population particulièrement sensible aux événements stochastiques ainsi qu'au rôle de la dispersion. Il faut enfin songer aux interactions entre individus à l'intérieur de chaque patch, à la variabilité de l'utilisation de l'espace et de l'habitat en période de croissance et de fraie. L'importance du système d'appariement dans le maintien de la diversité génétique, ainsi que l'impact de la stochasticité démographique (que nous n'avons pas inclus dans notre modèle) pourraient amener à ré-estimer les probabilités de persistance à la baisse. En revanche, la présence éventuelle des processus démographiques possibles dans la matrice (entre les patches) pourrait au contraire amener à ré-évaluer les probabilités de persistance à la hausse.

5.2) Hypothèse de régression

A partir du travail de modélisation, nous montrons que selon les paramètres de dispersion, et le nombre de patches habitables, les taux d'extinctions à 100 ans sont non nuls (0.044) dans le cas de paramètres très favorables, et l'extinction devient certaine pour des jeux de paramètres limitant le nombre de patch et la dispersion. Cette échelle de temps correspond aux délais de l'aménagement du Rhône, débuté dans les années 1930, terminé en 1986. Les modifications physiques sont de deux types : la fragmentation, et la modification des habitats. Ces deux effets sont souvent interactifs, nous allons donc spécifier leurs rôles respectifs :

- Nous entendons par « fragmentation » la simple segmentation du milieu, empêchant le passage, et multipliant les isolats populationnels. La fragmentation (au sens conceptuel) *n'implique pas* une perte d'habitat en terme de surface totale disponible.
- Nous entendons par « modification de l'habitat » tout changement important des conditions d'habitats initiales de l'espèce. Généralement, cela se traduit donc par une *perte d'habitat favorable* en terme de superficie totale.

Il existe une confusion entre fragmentation et perte d'habitat. Dans le cas des milieux terrestres, la fragmentation est souvent considérée comme une perte significative de superficie d'habitat, créant ainsi des isolats d'habitat favorable. Pourtant, si la perte d'habitat est susceptible de provoquer la fragmentation (selon la répartition de l'habitat perdu), la réciproque est fautive à l'échelle de la superficie totale. Il est important de faire une distinction entre ces deux processus, car ils n'ont pas la même influence sur le devenir des populations. Par exemple, imaginons une espèce répartie dans une aire circulaire. Une perte d'habitat sans fragmentation implique une diminution des effectifs globaux, mais aucune modification de flux des gènes tant que les effectifs se maintiennent au-delà d'un seuil de dérive génétique. Une fragmentation sans perte d'habitat va créer plusieurs isolats populationnels, réduisant localement de façon drastique les effectifs par isolats (relativement au nombre d'individus connectés initialement), ce qui provoquerait à la fois des problèmes de dérive génétique pour des effectifs trop bas, mais aussi l'impossibilité de recolonisation d'un isolat après un événement stochastique de type catastrophique.

Dans le cas des eaux courantes, on observe un processus de fragmentation presque « propre » : les aménagements segmentent l'habitat de façon caricaturale, oblitérant toute possibilité de passage. Mais ils provoquent aussi une modification de l'habitat, fonction du type d'aménagement : souvent un rehaussement de la ligne d'eau et un ralentissement de l'écoulement. D'autres phénomènes sont susceptibles de modifier plus directement l'habitat, comme les extractions de substrat, qui augmentent les problèmes d'érosion. Ces zones représentent donc généralement une perte d'habitat pour les populations autochtones. Elles peuvent éventuellement intensifier la fragmentation même si elles n'empêchent pas totalement le passage, elles réduiront les possibilités de dispersion.

La modification de l'habitat riverain est un processus déjà ancien (digues, extraction), mais l'aménagement du Rhône et de ses affluents a accéléré ce phénomène (régulation des débits, ralentissement des écoulements, systèmes en « marches d'escaliers » dû aux nombreuses retenues), en y superposant la fragmentation. L'ensemble de ces modifications s'est étalé sur une cinquantaine d'années, pour se stabiliser il y a 15 ans environ. Les modifications imposées au fonctionnement des populations piscicoles dans ce cadre prennent effet simultanément, mais leurs conséquences s'étalent sur un terme plus long. En effet, chaque isolat subit désormais les variations de l'environnement en étant déconnecté des autres, et un ensemble de facteurs (dégradations de l'habitat, effectifs, capacités d'adaptation) décideront de sa persistance pour les années à venir. Il faut donc bien comprendre que ce que nous observons n'est pas un résultat figé et postérieur à l'aménagement du bassin rhodanien,

mais plutôt une situation transitoire. On justifie souvent la qualité d'un milieu par la présence de l'espèce étudiée. C'est une vision statique, et extrêmement tronquée de la réalité, puisqu'il existe souvent maintes autres situations semblables où l'espèce n'est plus présente. Il y n'a pas de raison crédible d'affirmer que la situation est stable, mais bien des raisons de penser que le processus est toujours en cours. La photographie obtenue par la cartographie des signalements d'aprons (Chapitre 1) pourrait exprimer en fait le résultat d'une expérience grandeur nature visant à tester l'impact de l'aménagement des cours d'eau sur les communautés piscicoles. Ce sont de nombreux isolats populationnels qui ont été créés, et après 70 ans, un très faible pourcentage de ces isolats persiste encore.

Or, quel est le dénominateur commun à l'évolution de tous les cours d'eau du bassin ? La fragmentation. En effet, ces cours d'eau ne sont pas tous pollués, certains le sont par des agents organiques ou par des agents chimiques, d'autres subissent des extractions de matériau, d'autres rivières ne sont soumises qu'à une régulation des débits. Mais ces conditions sont rarement à chaque fois toutes réunies. Elles ont probablement chacune un impact plus ou moins fort sur la communauté piscicole, mais c'est la fragmentation qui est la marque dominante de l'aménagement du Rhône. Son impact est logique : la réduction des effectifs, mais aussi du nombre d'habitats disponibles rendent les isolats logiquement plus sensibles aux variations environnementales, ainsi qu'aux autres atteintes anthropiques sur le milieu. Cette réduction d'effectif et la limitation du flux de gènes compromettent aussi les capacités d'adaptation de chaque isolat.

L'analyse à posteriori semble assez simple, mais la condition *sine qua non* pour élaborer ce raisonnement était qu'il fallait démontrer l'existence et le rôle des déplacements chez l'apron, en relation avec le reste de son cycle biologique. Notons que l'étude du cycle biologique par des analyses d'élasticité trouve ici sa limite : le raisonnement à l'échelle du cycle biologique est un point de vue individuel, et non populationnel. En effet, les déplacements ne figurent pas dans le cycle biologique d'une espèce telle que l'apron. Le cycle biologique résume le schéma logique de connexion des étapes biologiques majeures de la vie d'une espèce. Reasonner à partir de ce modèle pour une analyse d'élasticité, c'est omettre tous les mécanismes qui n'y figurent pas, comme la dispersion chez l'apron.

Comme nous l'avons souligné, avec ses faibles densités locales et sa répartition agrégée, l'apron était désigné pour être une des premières victimes de la fragmentation, parmi les espèces considérées comme non migratrices. Mais d'autres espèces sont aussi concernées. Par exemple, faisons varier les paramètres suivants: densité locale et taux de survie adulte. Si la densité locale augmente, les phénomènes d'extinctions locales sont susceptibles d'être

moins fréquemment observés, mais le caractère fermé du milieu riverain limite fortement le rôle de la densité sur la persistance des populations. On peut en effet penser que le milieu étant contraint longitudinalement, il existe moins de refuges contre les fortes variations environnementales, relativement à un écosystème terrestre classique, où le fait de pouvoir se déplacer dans toutes les directions permet d'éviter ces variations pour une partie des individus. De plus, le gradient amont aval des rivières provoque un étalement des phénomènes accidentels (pollutions chimiques, eutrophisation forte) sur de grands linéaires. Augmentons maintenant le taux de survie adulte, et nous trouvons une espèce dont les populations accepteront mieux les problèmes de soudaines variations environnementales, tant que la reproduction peut être ajournée. Cependant, les traits d'histoire de vies résultent de compromis évolutifs, et un taux de survie plus élevé est souvent synonyme d'une reproduction plus tardive. La phase pré-adulte prend donc de l'importance, et sa réalisation doit être pleinement assurée. Il pourrait paraître raisonnable de penser que les autres espèces non-migratrices sont à priori un peu moins sensibles à la fragmentation que l'Apron, mais ce n'est en fait que l'échéance qui est retardée, si l'on ne permet pas aux isolats d'échanger les uns avec les autres. Sur cette énorme expérience de fragmentation du bassin rhodanien, l'apron n'est pas la seule espèce touchée, elle est probablement la plus sensible et sa régression devrait faire office d'avertissement pour la gestion et la conservation des autres espèces en place.

5.3) Aide à la gestion

A partir de l'ensemble des résultats que nous avons exposé, il est déjà possible de formuler des conseils de gestion pour la conservation de l'espèce et de son habitat. Une grande partie de ces conseils est consignée dans le Guide de Gestion issu du programme LIFE «Stratégies de conservation pour l'apron du Rhône». Ce guide rassemble les connaissances accumulées au cours du programme, dans les domaines de l'habitat, la répartition, la dynamique et la génétique des populations, la reproduction et l'élevage en captivité, et les capacités de franchissement d'obstacles de l'apron. Il a été rédigé à l'attention des gestionnaires et des acteurs de l'environnement, et servira de base aux futures actions en faveur de l'apron et de la réhabilitation de la connectivité dans les eaux courantes. Nous raisonnerons donc ici plus

généralement, en réfléchissant davantage sur la démarche globale et à long terme de la conservation de l'espèce.

La connectivité

Au cours de nos travaux, nous avons tout d'abord mis en évidence le rôle d'une première échelle de connectivité, celle du faciès. La jonction entre les faciès permet d'assurer la réalisation des fonctions de croissance et de reproduction au sein d'une même station. Il est donc important de conserver l'alternance des faciès de la rivière et leur communication. Outre les barrages de petites tailles qui peuvent provoquer des ruptures de connexion temporaires, il faut aussi considérer les problèmes de chenalisation qui réduisent fortement la diversité des faciès et leur fréquence d'alternance. Si à une alternance plat-radier correspond une station potentielle, alors la chenalisation aura pour effet de diminuer drastiquement la quantité d'habitat disponible.

La seconde échelle clef de connectivité est celle de la communication entre les stations. Plus l'on dispose de stations connectées, meilleures sont les chances de persistance de la population. Rappelons que la capacité d'accueil de la station n'influe pas vraiment sur les résultats, à moins de descendre en dessous d'un seuil minimum. Le raisonnement qui est vrai pour la Beauce sera donc vrai pour des systèmes plus vastes. *En terme de gestion, et de développement durable, cela signifie aussi que la restauration de cette connectivité est un préalable à toute action de réintroduction, sous peine de voir les efforts de conservation réduits à néant.* En effet, rares sont actuellement les portions de rivières apparemment favorables à l'apron par leur habitat, et qui disposent d'un linéaire connecté avec suffisamment d'alternances de méso-habitat. En pratique, la situation sur le terrain est complexe et lourde : bien souvent, nous avons affaire à des aménagements importants de types barrages pour des centrales hydroélectriques ou encore des seuils de tailles variables construits pour maintenir des ouvrages et/ou limiter les problèmes d'érosion. Equiper ces ouvrages pour le franchissement de l'apron est une nécessité, mais ne créer des aménagements que spécifiques à l'apron serait une erreur : l'apron est un bon modèle de part sa sensibilité à la connectivité, il peut donc être le témoin de l'efficacité de la restauration du milieu pour l'ensemble des espèces. Il faut donc agir pour l'ensemble du peuplement piscicole. Si cette prise de conscience est réelle pour les poissons dits « migrants », elle doit devenir maintenant un réflexe pour toutes les autres espèces dites « sédentaires » comme l'apron : le mouvement est la clef de la persistance. Il faut donc réfléchir à des ouvrages de franchissements à large spectre pour un grand nombre d'espèce. Ces ouvrages doivent

permettre de disposer d'une large gamme de variables hydrauliques pendant la plus grande partie possible de l'année. Le projet initié par le programme LIFE sur le seuil de Livron vers la confluence Rhône-Drôme est en ce sens un premier pas, car il a pour but de fournir des conditions de passages optimales pour des débits variables. Des recherches dans ce sens doivent donc être supportées.

La réintroduction

La question de la réintroduction demeure en débat, la décision finale appartenant au gestionnaire. Deux idées s'opposent, dès lors que l'on peut prouver que la restauration de l'habitat et de la connectivité est effective. La première consiste à penser que la réintroduction est le moyen de retrouver rapidement une distribution de l'espèce plus ou moins proche de ce qu'elle était auparavant. Cette approche est confortée si la situation est jugée urgente : multiplier les « noyaux populationnels » revient à diminuer les risques d'extinction accidentelle pour l'espèce. Il faut alors 1) maîtriser la reproduction et le maintien en captivité, 2) mettre en œuvre une campagne de communication adaptée vers le public et les élus pour les sensibiliser à l'importance de l'action, 3) réaliser des réintroductions tests dans des systèmes permettant le suivi afin d'estimer d'éventuels coûts à la réintroduction et de résoudre les questions que les modèles laissent en suspens. Selon les résultats des premières réintroductions, il sera alors peut être envisageable d'élaborer un protocole pour répéter l'opération.

La deuxième idée s'oppose à la réintroduction en tant que méthode de gestion du milieu. La réintroduction n'est alors qu'un moyen de dernier recours pour parer à une situation urgente de risque d'extinction. Le raisonnement s'appuie sur le fait que si des populations sont encore en place, et que le milieu est restauré, alors la recolonisation naturelle devrait suffire à augmenter progressivement l'aire de répartition de l'espèce. Il est en effet assez délicat à l'heure actuelle de choisir la provenance et la souche génétique d'individus participant à une réintroduction : le scientifique n'a pas la réponse exacte à cette question. Il prône généralement le maximum de diversité génétique, pour augmenter en théorie le potentiel adaptatif de la population réintroduite. Le problème est que la diversité est mesurée sur des marqueurs hyper-variables, mais neutres : l'hypothèse est que la diversité de ces marqueurs est corrélée à celle des gènes sélectionnés⁴. Ces recommandations ne suffisent pas toujours au

⁴ ce sont sur ces outils que se basent les travaux de définition des Evolutionary significant Units (Fausch & Young 1995). D'autres hypothèses concernant les systèmes d'appariement pour le calcul des tailles de population efficaces, ou encore l'utilisation de systèmes à deux allèles pour modéliser la consanguinité ou la dérive, limitent souvent fortement la pertinence des prédictions (Hedrick 2001)

gestionnaire, qui n'a donc pas toujours les éléments pour savoir où prélever des individus pour une réintroduction. Il peut aussi être préjudiciable de prélever dans les populations naturelles de trop gros effectifs. Finalement, ce raisonnement revient à penser que la meilleure façon de laisser l'espèce augmenter son aire de répartition est de restaurer ses conditions d'habitat, en s'affranchissant ainsi de toutes les erreurs qui pourraient être commises lors de réintroduction (problèmes génétiques, pathogènes, impact sur les populations sources, coût de l'élevage, etc.).

Il faut enfin considérer que si le gestionnaire est généralement le décideur, la gestion d'une espèce menacée doit se faire de manière concertée sur l'ensemble de l'aire potentielle de répartition : la réintroduction et les opérations de conservation ne doivent pas seulement servir des intérêts locaux. La gestion d'une espèce ne se borne pas aux limites du département ou du pays, en aucun cas il est souhaitable de voir des projets de conservation basés sur une appréhension « nationaliste » du problème. Si l'aire de répartition recouvre plusieurs pays/régions, alors la gestion doit être concertée entre ces pays, afin de partager les coûts, le savoir et donner le maximum de cohérence scientifique au projet : *la réintroduction est une expérience* en soi, elle doit donc être suivie et étudiée.

5.4) Ecart entre le modèle et la réalité : conséquences en conservation

Le rôle du modèle

Dans toute science, l'utilisation de modèle permet de mettre en forme la théorie, et d'éprouver les différents concepts qui la composent. Il est entendu que le modèle est constitué par des hypothèses potentiellement fausses, il est une simplification de la réalité, rendant la réflexion et le calcul possibles. La remise en cause du modèle est une force motrice de la recherche : c'est en trouvant les erreurs du modèle que l'on fait progresser la connaissance. En physique, un modèle inexact aura pour conséquence une erreur de précision bien souvent mesurable, prévisible même. Ainsi, lorsqu'un concept arrive au stade de l'application, on est capable d'en fournir la fiabilité. En écologie, l'erreur prend une place autrement plus importante. La complexité des systèmes étudiés, et des échelles de temps et d'espaces abordées est encore mal mesurée et appréhendée. Le modèle joue pourtant toujours son rôle : c'est en comprenant ses erreurs que nous progressons lentement. Pourquoi tant de variations

et de complexité dans le monde du vivant ? Pourquoi explique-t-on mieux un mécanisme cellulaire qu'un mécanisme comportemental ? Peut-être parce que ces sujets se situent à différents degrés sur une échelle de complexité qui part des particules sub-atomiques pour aller jusqu'au vivant, la population, la biocénose. L'approche expérimentale est appliquée dans les deux disciplines, physique et biologie. On observe généralement que les expériences confirment différentes parties de la théorie, la confortant au fur et à mesure que la communauté scientifique adhère à cette théorie. Dès qu'une ou plusieurs expériences sérieuses sont en contradiction avec la théorie, celle-ci doit être remise en question, ou doit alors évoluer.

Les modèles de la biologie de la conservation

La biologie de la conservation revendique le titre de discipline scientifique (Sutherland 1998). On la décrit comme un faisceau de spécialités, à partir desquelles on recherche la causalité d'un seul fait observé (la régression par exemple). Pour expliquer ce fait, nous recherchons des éléments de réponses dans la génétique des populations (signe de consanguinité par exemple). Nous étudions les mécanismes de dynamique des populations pour détecter une éventuelle baisse de la survie ou du recrutement. Nous observons de potentielles évolutions comportementales causées par une modification de l'environnement.

Il n'est pas évident de pouvoir recouper ensuite ces différentes informations, surtout s'il n'existe pas de liens concrets entre les disciplines : comment traduire en terme dynamique et génétique un changement comportemental observé à l'échelle de l'individu ? Prenons un exemple de modification comportementale qui influencerait sur le système d'appariement, diminuant de ce fait le succès reproducteur. Si nous n'observons que l'aspect génétique de la population en cause, nous risquons de conclure à une diminution de la taille efficace de la population, et de recommander un renforcement de population, qui ne solutionnerait en aucun cas la modification comportementale induite par l'environnement. Il manque ici une démarche et un modèle interdisciplinaire et unificateur.

Des modèles ont pourtant été construits en biologie, et empruntés par les biologistes de la conservation, afin d'obtenir un schéma de cohérence entre ces disciplines. Les modèles « island biogeography » (MacArthur & Wilson 1963, 1967) ou les modèles de « métapopulation » (Levins 1970), plus récemment de « patchy population » (Harrison 1996, Wiens 1997) ont rencontré un grand succès auprès des biologistes de la conservation. Si ces théories se servaient d'exemples concrets pour appuyer leur démonstration, elles étaient

élaborées principalement dans des perspectives évolutives (Harrison 1996). Des échelles spatiales et temporelles y étaient associées initialement, ainsi qu'un lot d'hypothèses souvent fortes. Crivelli *et al.* (2000) expliquent qu'une des caractéristiques de la biologie de la conservation est de générer des théories et des modèles théoriques, applicables à des situations pratiques. Pourtant, les différents modèles utilisés, excepté les SEPM⁵, ne sont pas issus de la biologie de la conservation, mais bien de la biologie évolutive. L'appropriation de ces modèles par les biologistes de la conservation s'explique à la fois par la proximité des problématiques (dynamiques et spatiales) et par l'objectif de la « science » de la conservation : conserver (nous reparlerons de cette étonnante constatation en 5.5) : la biologie de la conservation a un but autre que l'acquisition du savoir). Au-delà de la partialité de ce comportement (sélectionner des modèles en fonction de l'adéquation de leur propriété avec les objectifs à atteindre en conservation), ce sont les conditions d'application du modèle qui posent problème : rarement l'influence des échelles d'espace et de temps est abordée, rarement démontre-t-on que le modèle spatial s'applique bien. Pourtant, les résultats théoriques ne sont pas universels, ils sont cantonnés au modèle qui les génère : le modèle n'est pas la théorie.

Le modèle métapopulationnel (Levins 1970) est actuellement très utilisé en conservation car il se superpose facilement à l'idée d'habitat fragmenté, ainsi qu'à un découpage dichotomique de l'espace, en habitat/non-habitat. Cette discrétisation de l'espace permet de justifier des limites méthodologiques, comme le manque d'appréhension que nous avons dans les zones définies comme non-habitat, et qui sont pourtant une composante du *paysage sélectif*⁶ de notre système. Ce découpage simpliste de l'espace coïncide aussi avec l'aspect appliqué de notre démarche qui consiste souvent à définir des zones de protection, et des zones exclues de toute protection. Hanski explique de façon optimiste: « In many cases this simplification is an entirely acceptable approximation, in some other cases something else might be needed ». Dans le modèle de Levins et ses évolutions, une des hypothèses clefs est que l'intensité des mécanismes démographiques est plus importante à l'intérieur des patches qu'entre les patches. Il est donc supposé que la dispersion est limitée, contrairement au modèle « patchy population » (Harrison, 1996). Or il apparaît que le modèle n'est en fait qu'une conséquence de l'échelle abordée : si l'on diminue l'échelle spatiale, on observe une autre

⁵ Spatially Explicit Population Models. Modèle prenant en compte un habitat géoréférencé en général hétérogène, et ayant pour unité l'individu (Individual Based Model). Ces modèles couplent généralement des données issus de Systèmes d'Information Géographique, et des règles dynamiques pour gérer le destin des individus dans le temps et l'espace.

⁶ J'entends par paysage sélectif l'ensemble des pressions biotiques et abiotiques qui influent sur la fitness des individus, ou leur chances de transmettre leur gènes.

structuration démographique, et bien souvent la dispersion entre les agrégats augmente. Ainsi, on parlera préférentiellement de métapopulation à l'échelle d'un bassin versant comme celui du Rhône par exemple, alors qu'on qualifiera la structure démographique au sein d'un de ses affluent de « patchy population ».

Le modèle métapopulationnel et l'Apron

Observons maintenant la démarche suivie dans le cas de l'apron. Les premiers relevés montrent que les aprons se rassemblent sur certaines portions de la rivière. Les hypothèses envisagées pour expliquer la distribution sont principalement liées à la sélection de l'habitat. L'étude des micro-habitats montre effectivement une sélection pour des variables physiques locales, mais elle révèle aussi la plasticité probable de cette sélection. Une deuxième approche au niveau du méso-habitat et du home-range démontre que le faciès a aussi une influence sur la distribution des individus. A partir de ces résultats (observations et étude de l'habitat), il semble qu'un modèle de type métapopulationnel convienne à décrire la situation. En effet, les groupes sont séparés par des habitats apparemment non favorables. Nous avons donc concentré nos efforts de capture sur ces « patches », et le résultat est fructueux puisque les probabilités de capture oscillent globalement entre 0.5 et 0.8 selon les stations et les périodes. Notre appréhension est cependant limitée dans l'espace à trois de ces patches. Si l'on observe les échanges inter-patch, ils sont très limités, de l'ordre de 1 à 3 % (15 déplacements d'individus de plus de un an, 10 déplacements de juvéniles marqués à la nageoire). La pré-analyse des histoires de captures témoigne en revanche d'une dispersion bien supérieure dans le système à travers la notion de « transience ». Etant donné que la structure de l'habitat est fortement contrainte, deux hypothèses sont possibles. Soit cet excès de dispersants va coloniser des stations de plus en plus lointaines à l'aval, en essaimant quelques individus par station, comme cela est observé entre nos patches. On se placerait alors plutôt dans le cas du modèle « patchy population ». Soit une partie de ces individus ne se déplace pas forcément d'un patch à l'autre mais reste dans la matrice pendant un certain temps, c'est à dire un habitat moins favorable. Dans ce cas, on voit émerger deux stratégies dans l'utilisation de l'espace : la première consiste en une sédentarité plutôt forte, sur des habitats de regroupements et de reproduction, la seconde en une activité de déplacement beaucoup plus significative dans l'espace et le temps, au travers d'habitat plus diversifié et moins peuplés. Ces habitats peuvent probablement autoriser une croissance, mais le succès reproducteur pourrait y être beaucoup plus faible et aléatoire.

Ainsi nous nous éloignons fortement du modèle initial, celui de la métapopulation. La matrice à sa densité propre, offre des caractéristiques d'habitats peut être moins optimales, mais nous ne pouvons pas vérifier clairement qu'aucune interaction significative ne s'y déroule, ce serait même étonnant d'accepter une telle hypothèse étant donné la proportion d'individus suivant cette « stratégie ». Cette seconde « stratégie » est, d'après notre travail de modélisation, la clef de la persistance de la population. Elle permet de coloniser des habitats disponibles, au sein même ou en périphérie de la population. Pourtant notre modèle, de par ses hypothèses, n'incorpore pas les autres éléments envisageables : la stratégie nomade permet l'échange des gènes, mais elle diversifie aussi les risques encourus par la population. L'impact d'une crue sera différent dans un habitat favorable (plat) et un autre habitat moins sélectionné (profond). De même, les problèmes d'étiages et de thermie auront des impacts différents selon l'habitat fréquenté.

Il y a donc deux étapes à franchir pour améliorer notre compréhension du système. La première est d'ordre méthodologique : il faut pouvoir disposer d'une meilleure connaissance de ces individus. Quel est leur taux de survie, leur croissance, leur sexe ? Les techniques actuelles ainsi que les financements ne permettent pas encore de poser ces questions de façon efficace, mais cela devrait être une de nos préoccupations futures. La deuxième étape est d'ordre conceptuel. La représentation en modèle de métapopulation n'est pas adaptée, dès lors que nous admettons que des processus démographiques durables ont lieu dans la matrice (entre les patches). C'est une question de point de vue évolutif : s'il y a véritablement différentes stratégies d'utilisation de l'espace, et que ces stratégies ont en fait chacune une utilisation donnée de l'habitat, alors les prévisions d'un modèle basé sur un seul point de vue spatial seront erronées. En particulier, le modèle fait l'hypothèse d'une densité nulle dans la matrice, puisque tous les individus sont censés se déplacer en moins d'un pas de temps. Notre évaluation du taux de croissance démographique et des probabilités d'extinction sera donc faussée. Par exemple, si la matrice constitue un refuge relatif à certaines perturbations, ne pas considérer cet effet revient à surestimer la probabilité d'extinction, et exagérer les variations du taux de croissance démographique. D'un point de vue théorique, les travaux sur la dispersion dans le cadre métapopulationnel devraient donc intégrer la notion de délai dans la matrice : un individu qui commence sa dispersion au temps t ne se retrouve pas nécessairement dans un nouveau patch au temps $t+1$. Cet apport pourrait aussi permettre de comprendre la relation entre la dispersion et les autres traits d'histoire de vie. Par exemple, si un individu passe un temps donné dans la matrice pendant sa dispersion, il ne se reproduit a priori pas pendant ce temps, et il réalise une croissance différente, ses interactions avec les

autres sont de même modifiées. Lorsqu'il arrive dans un patch, son comportement reproducteur est donc susceptible de varier fortement puisqu'il n'a pu se reproduire pendant un certain temps, et parce que son expérience des interactions individuelles diffère de celle des individus sédentaires. De telles hypothèses pourraient être vérifiées dans le cas de l'apron à partir de marqueurs moléculaires destinés à établir les relations de parenté entre les cohortes. Elle permettraient notamment de faire des progrès dans la compréhension de l'évolution de la dispersion, en considérant ce trait comme corrélé à d'autres, et non plus comme un trait indépendant (Olivieri & Gouyon 1997, Ronce *et al.* 2001).

5.5) Conservation et éthique scientifique

Durant les dix dernières années, la biologie de la conservation s'est avérée être une thématique très active en écologie. Outre un champ d'application important et direct, la conservation a aussi permis de poser de nouvelles questions aux autres disciplines de l'écologie, et a motivé de nouvelles approches. La prise de conscience de l'urgence du problème posé par l'érosion de la biodiversité a provoqué la mobilisation de nombreux acteurs économiques et sociaux, et l'intérêt grandissant pour l'environnement dans le domaine de la politique assure désormais des financements souvent considérables pour les sujets ayant trait à la biodiversité. Les écologistes ont trouvé là un champ d'application et de travail nouveau, et ont souvent adapté leur approche aux problèmes spécifiques de la conservation. Toutes les branches de l'écologie apportent leur lot de connaissance pour faire avancer la biologie de la conservation.

Cela fait-il de la biologie de la conservation une science nouvelle ?

Les arguments seraient plutôt négatifs sur ce point : la conservation ne propose pas de nouvelle théorie, elle emprunte et applique des concepts déjà connus. Elle repose principalement sur deux paradigmes (*declining populations and small populations*) ainsi que sur les problèmes d'invasions. La démarche scientifique en conservation est tout à fait critiquable sur de nombreux points. Le premier est de nature éthique : le but premier d'une science est l'acquisition d'un savoir. Le but premier de la biologie de la conservation est ... de conserver (Soulé 1987). Il est étonnant de constater que des scientifiques pratiquent une discipline avec un but final aussi clairement désigné. De cette considération découlent bien

des choix pas toujours objectifs : le choix des outils, le choix des modèles conceptuels, le choix des modèles biologiques. La seconde critique majeure réside dans la position du scientifique face à un problème philosophique : sa place dans l'évolution et la biosphère.

La conservation : une « science » qui agit avant de savoir

Les outils en biologie de la conservation doivent essentiellement permettre de communiquer : par exemple l'utilisation des SIGs permet de mettre en image les données, afin de leur conférer un impact plus fort. Les modèles de dynamique des populations dits « spatialement explicites » (SEPM) sont couplés à des SIGs. Pourtant, il est connu que ces modèles sont les plus exigeants en donnée (Ruckelshaus *et al.* 1997), et que les erreurs peuvent souvent empêcher toute prédiction, tant la base du modèle est réaliste (Ruckelshaus *et al.* 1999). Or, en conservation, il est très rare de disposer des données suffisantes pour ce type d'approche, étant donné que l'on travaille toujours dans l'urgence.

Comme nous l'avons expliqué précédemment, le choix des modèles conceptuels entraîne des biais sur les conclusions, biais qui sont souvent laissés de côté inconsciemment. Le choix initial est donc crucial, et l'éthique n'est pas toujours prise en compte à ce moment. Hanski (1999) retrace l'utilisation faite par les biologistes de la conservation des modèles de MacArthur et Wilson, de Levins, et enfin les concepts de Patchy population plus récents. Le modèle de Levins est apparu rapidement comme un concept pratique, car il avait notamment la propriété de justifier l'existence d'habitats favorables non colonisés. Un tel argument scientifique ne manque pas de resurgir lorsque l'on travaille sur la définition des habitats à protéger pour une espèce ou une communauté. Actuellement, la notion de dispersion prédomine en écologie comme en conservation, et nombre de travaux autant théoriques qu'empiriques tendent à démontrer sa prépondérance, ou à ré-estimer son importance. Dans ce cadre, le concept théorique de « patchy population » permet de défendre l'importance de la connectivité entre les habitats favorables, et l'on retrouve cet argument dans de multiples textes pour justifier la régression d'espèces, dont la biologie est pourtant mal connue. De nombreux auteurs soulignent l'importance de l'approche au cas par cas, car chaque espèce peut présenter des traits dont il faut tenir compte avant de modéliser le fonctionnement des populations. La généralisation de modèles théoriques à des cas d'espèces trouve malheureusement rapidement ses limites dans la gestion de la biodiversité. Les modèles théoriques non testés servent souvent de fer de lance à la protection des espèces : le débat n'est pas de savoir si c'est efficace, mais si c'est scientifiquement et moralement acceptable.

L'utilisation de concepts aussi généralistes et théoriques pour un cadre aussi restreint et appliqué ne se justifie pas d'elle-même. Clairement, l'implication morale du chercheur dans le domaine de la conservation pose la question de la validité de notre démarche scientifique. Si notre objectif est de conserver la biodiversité (et que cet objectif est admis alors qu'il ne relève pas de la pratique d'une science), nous devons pouvoir dire pourquoi et comment le faire d'un point de vue philosophique. Les écrits de Daly (1999) à propos de l'idée de « lurking inconsistency » étaient provocateurs, mais si l'on observe la rapidité des réponses et leur contenu, il apparaît que le biologiste de la conservation oscille perpétuellement entre une démarche purement scientifique, et une démarche militante, laquelle appartient plus ou moins aux trois caricatures que nous avons décrites en introduction. Beaucoup d'entre nous ont du mal à simplement livrer une idée du rôle de l'homme dans la biosphère et à la justifier, alors que ce premier pas est essentiel à toute démarche de gestion de la biodiversité. Dans la plupart des cas, nous utilisons le néo-Darwinisme comme cadre théorique de notre travail, pour finalement en combattre les effets au nom de principes plus théologiques que philosophiques. Le besoin d'une dichotomie entre l'homme et le reste du vivant, ainsi que d'une date initiale de la création de la vie (Matter & MacPherson 2000) ressemble fortement à la notion de l'homme comme berger du troupeau, et de la vie comme phénomène d'essence divine. Or, une politique de conservation change du tout au tout selon si l'homme se place en maître, berger, ou individu dans la biosphère. De même, accepter que l'homme seul puisse établir des objectifs, des plans (« purpose »), à la différence de toute autre forme de vie sur terre, c'est créer une justification pour que l'homme gère son environnement en maître. C'est ce que Callicott *et al.* (1999) nomment « compositionism » et l'opposent au « functionalism », en expliquant que le premier point de vue est un héritage antique et biblique. Mais le second (l'homme participe à l'évolution au même titre que tout autre taxon) est une façon d'utiliser le néo-Darwinisme pour prouver que le comportement de l'homme vis-à-vis de la biodiversité est totalement naturel et justifié (bien que pas forcément optimal).

En résumé, si nous admettons que la notion de « purpose » n'est que le résultat du travail de la sélection naturelle, c'est-à-dire un accident, alors il est difficile de défendre un plan de conservation contre cette sélection elle-même. Si l'avènement de la vie est considéré comme un accident, et que l'évolution n'est que le résultat de mutations aléatoires et de la sélection naturelle, comment justifier la préservation d'espèces auxquelles il est impossible de donner une valeur économique, puisqu'elles suivent le chemin tracé par la sélection ? En revanche, si nous faisons l'hypothèse que l'idée de « purpose » émerge de l'évolution comme la vie de la « soupe originelle » ou de l'espace, comment pouvons-nous continuer à gérer la

biodiversité selon des lois Darwiniennes puisque nous acceptons nous même de ne plus faire partie du champ d'application de la théorie ? Cette option amènerait alors plutôt l'homme à gérer son environnement par la «restauration» et le génie écologique, abandonnant ainsi la notion de «sauvegarde» de la biodiversité.

Chaque scientifique impliqué dans la conservation doit se poser cette question, extraire et afficher les fondements moraux de sa démarche. Pouvons nous véritablement conserver des centaines de milliers d'espèces alors que les règles du jeu évoluent perpétuellement, et que le néo-Darwinisme nous indique qu'avec notre civilisation, nous avons perdu d'avance la partie ? L'espace disponible se réduit, les paysages se simplifient, la démographie humaine ne ralentit pas, et surtout, la consommation d'énergie *per capita* augmente. Il sera bientôt temps de chiffrer le coût de la conservation de la Biodiversité, puisque nous sommes incapables de chiffrer celui de sa perte. Le prix de la conservation n'est pas uniquement financier, mais aussi social. Se poser la question de «comment et pourquoi conserver la biodiversité ? », c'est accepter le fait que notre discipline n'est pas qu'une branche de l'écologie, et qu'une réflexion philosophique est nécessaire avant de défendre un point de vue (exemple du débat de la conservation contre la restauration).

5.6) Perspectives

Le devenir de l'Apron

L'insertion de la préoccupation «Apron» dans les objectifs du Plan de Réhabilitation Décennal du Rhône implique une animation et un suivi de la part des scientifiques : il est important de vérifier l'impact de la restauration de la connectivité sur le fonctionnement des populations. Si des opérations de réintroduction sont envisagées, elles doivent être tout d'abord programmées dans des sites permettant un suivi précis, à l'aide des outils que nous avons utilisés et développés dans ce travail. Une discussion devra être menée sur les origines des souches à réintroduire, et un suivi génétique de l'opération paraît indispensable pour véritablement comprendre les processus de colonisation et d'éventuelles modifications du système d'appariement liées au passage en captivité, ou au déplacement d'adultes matures. Il est important d'expliquer que la réintroduction n'est pas une opération de routine, *mais une véritable expérience en milieu naturel*, dont nous ne contrôlons pas tous les facteurs. Dans

cette perspective, une réintroduction peut permettre de répondre à des questions biologiques, sur les capacités d'adaptation de l'espèce, sur le coût de la réintroduction en terme de survie et de fécondité et sur les modalités de la dispersion (stades et distances de dispersion).

Par exemple, le concept de MVP (Minimum Viable Population) suppose que l'on puisse estimer la taille efficace réelle d'une population, c'est-à-dire le nombre d'individus participant réellement à la reproduction. S'il existe des calculs théoriques permettant d'estimer ce chiffre à partir des fréquences alléliques, ils ne tiennent pas compte des différents modes d'appariements possibles. Dans le cas de l'apron, une estimation réelle est envisageable à travers l'étude du système d'appariement sur la Beaume, et une analyse génétique au niveau des relations de parenté. Combien de parents participent à chaque cohorte, quel est le biais dans la transmission des gènes dû à la compétition sexuelle ? De tels travaux permettraient de rapprocher les études d'écologie comportementale avec leur impact en génétique des populations, et ainsi de mieux diagnostiquer l'état d'autres populations à partir de résultats de suivis génétiques.

Les coûts de la réintroduction pourraient être estimés, en utilisant les données estimées sur la Beaume en comparaison avec les estimations réalisées au cours de la réintroduction. Parallèlement, il est possible d'évaluer la mobilité des individus en fonction du temps puisque les points de lâcher sont connus. Tous ces travaux nécessitent donc un site facile d'accès et une bonne appréhension de la population réintroduite.

Perspectives en biologie de la conservation

Nous avons souligné dans cette discussion la difficulté de développer un raisonnement scientifique en biologie de la conservation. La démarche exploratoire, souvent nécessaire, implique cependant des conclusions peu certaines, et génère peut être avec plus de difficultés des perspectives qu'un véritable raisonnement hypothético-déductif. Mon opinion est qu'il faut progresser dans ce domaine pour rendre les travaux plus rigoureux et robustes. Un raisonnement de qualité lorsqu'il peut être testé génère des résultats à la hauteur des théories. La biologie de la conservation doit bénéficier du même soin scientifique que les autres disciplines. Notre culture générale en biologie de la conservation nous permet désormais de pressentir des causes potentielles, et donc de se donner le moyen de tester ces hypothèses *a priori*. Ces hypothèses doivent bien sûr tenter de répondre à la question directe de la conservation, mais elles doivent aussi intégrer des éléments de théorie afin de les tester. En effet, la biologie de la conservation n'est pas seulement un domaine plutôt « appliqué » de la

biologie, elle fournit aussi de nombreux faits à la théorie darwiniste en vigueur : où donc se situe le résultat de l'évolution, si ce n'est dans les processus d'adaptation et d'extinctions des espèces (Turner 1992)? Soulé et Wilcox l'ont parfaitement compris lorsqu'ils éditent « Conservation Biology. An evolutionary-ecological perspective » (1980).

En effet, les modèles d'évolution, s'ils sont stochastiques dans leur appréhension de la mutation et de la dérive, font souvent abstraction de la variabilité environnementale, alors que nous mesurons pleinement son rôle actuel dans les processus d'extinction. La définition d'optimum en matière de traits d'histoire de vie est généralement simpliste, et les travaux considèrent souvent chaque trait comme indépendant des autres. Pourtant, si nos raisonnements nous amènent à découper le vivant en traits, et à les mesurer voire les singulariser afin de comprendre le sens et la force de la sélection naturelle, l'observation nous montre qu'une grande variété de phénotypes coexiste dans la nature, et que le passage par des étapes de réduction drastique d'effectifs pour une population ne signifie pas une perte totale de variabilité dans les traits. Une population abrite un panel de stratégies et de traits liés différemment les uns aux autres, et la sélection qui agit au niveau de l'individu change ses propres règles à chaque tour, le concept de fitness est donc ponctuel dans l'espace et le temps. Le « paysage sélectif » est en mouvement. On pourrait s'attendre à rencontrer une majorité de traits fixés si l'environnement et les pressions de sélection étaient constants. Force est de constater que ce n'est pas le cas, les traits sont variables, et si une stratégie présente une faible fitness relative à un moment, elle n'en est pas moins présente dans les générations qui suivent. La simple coexistence de stratégies observées dans la nature démontre qu'on ne peut réfléchir de façon déterministe aux mécanismes et effets de la sélection naturelle. Les biologistes de la conservation ont accepté depuis longtemps de travailler sur des objets dynamiques, structurés, mais en constante évolution, en liaison avec le caractère plus ou moins imprévisible de l'environnement : « Uncertainty is inherently part of ecology and conservation » (Meffe & Carroll 1994). Peut-être est-ce là une leçon qu'ils se doivent désormais de communiquer aux parties plus fondamentales de la biologie évolutive. Les notions d'équilibre et de climax ont été rejetées dans le cas des écosystèmes, grâce aux faits, mais aussi simplement parce qu'elles sont une singularité dans l'univers des possibles. Pourquoi alors accepterions-nous une singularité dans les mécanismes d'évolution des organismes vivants ? L'incertitude doit être aussi une part inhérente à la biologie évolutive, et ce postulat milite pour un rapprochement entre la Conservation de la Biodiversité et la Biologie Evolutive.

Bibliographie

- Anderson, D. J. (1982) The home range: a new non parametric estimation technique. *Ecology*, **63**: 103-112.
- Anderson, D.R., Burnham, K.P. & White G.C. (1994) AIC Model selection in overdispersed capture-recapture data. *Ecology*, **75**, 1780-1793.
- Anderson, D. R., Link, W. A., Johnson, D. H. & Burnham, K. P. (2001) Suggestions for presenting the results of data analyses. *J. Wild. Manage.* **65**: 373-378.
- Ballou D., Gilpin M., Foose T J. (1995) *Population management for survival and recovery: analytical methods and strategies in small population conservation* (eds D. Ballou, M. Gilpin & T.J. Foose). Columbia university press.
- Banarescu, P. (1964). Pisces-Osteichthyes. *Fauna repub. Pop. Rom.* 13 : 959 pp.
- Baras, E. (1992) Contribution à l'étude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez un poisson téléostéen dulcicole, le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). Etude par radiopistage, pêches électriques et observation directe, Thèse, université de Liège, Belgique, 214 pp.
- Baras, E., Malbrouck, C., Houbart, M., Kestemont, P. & Melard C. (2000) The effect of PIT tags on growth and physiology of age-0 cultured Eurasian perch *Perca fluviatilis* of variable size. *Aquaculture*, **185**, 159-173.
- Baron J P. (1997) Démographie et dynamique d'une population française de *vipera ursinii ursinii* (Bonaparte 1835). Thèse, ENS pierre et marie curie CNRS URA 258.
- Bennetts, R.E., Nichols, J.D., Lebreton, J.D., Pradel, R., Hines, J.E. & Kitchens W.M. (2001) Methods for estimating dispersal probabilities and related parameters using marked animals. *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols). Pp 9-22, Oxford University Press, Oxford.
- Blondel, J. & Aronson, J. (1999) *Biology and wildlife of the Mediterranean region*. Oxford University Press, Oxford.
- Boitani, L. & Fuller, T. (2000) *Research techniques in animal ecology: controversies and consequences*. Columbia University Press, New York, USA, 464pp.

- Botsford L W. (1995) Dynamics of populations with density-dependent recruitment and age structure. In: *Structured population models in marine, terrestrial and freshwater systems*. 371-408. Tuljapurkar, Caswell Eds.
- Bovee K.D. (1982) *A guide to stream habitat analysis using the Instream Flow Incremental Methodology*. Western Energy and Land Use Team, U.S. Fish and Wildlife Service, Fort Collins, Colorado.
- Bro, E., Sarrazin, F., Clobert J. & Reitz, F. (2000) Demography and the decline of the grey partridge *Perdix perdix* in France. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 432-448.
- Brownie, C., Hines, J.E., Nichols, J.D., Pollock, K.H. & Hestbeck J.B. (1993) Capture-recapture studies from multiple strata including non-Markovian transition probabilities. *Biometrics*, **49**, 1173-1187.
- Burnham, K P., Anderson, D.R., White, G.C., Brownie, C. & Pollock K.H. (1987) Design and analysis method for fish survival experiments based on release-recapture. *American Fisheries Society Monographs*, Maryland.
- Callicott J.B., Crowder L.B. & Mumford K. (2000) Normative concepts in Conservation Biology: reply to Willers and Hunter. *Conservation Biology*, **14**, 575-578.
- Caro, T. (1999) The behaviour-conservation interface. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 366-369.
- Caswell H. (1989) *Matrix population models* (ed H. Caswell). Sunderland.
- Caswell H. (1996) Second derivatives of population growth rates : calculation and applications. *Ecology*, **77**, 870-879.
- Caswell H (2000) Prospective and retrospective perturbation analyses: Their roles in conservation biology. *Ecology*, **81**, 619-627.
- Caswell H. (2000) *Matrix population models* (ed H. Caswell). Second edition, Sunderland.
- Caughley, G. (1994) Directions in Conservation Biology. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 215-244.
- Clobert, J. & Pradel, R. (1993) Modélisation de quelques paramètres démographiques dans les populations animales suivies par capture, marquage et recapture : revue et perspectives. In : *Biométrie et environnement* (eds Lebreton, J. D. et Asselain, B.), Masson, Paris, France, 332 pp.
- Choquet, R., Reboulet, A.M., Pradel, R. & Lebreton, J.D. (2001) U-care (Utilities Capture-Recapture) user's guide version 1.1, Word file, Montpellier, France (<ftp.cefe.cnrs-mop.fr/pub/biom/Soft-CR>).

- Collares-Pereira, M.J., Coelho, M.M. & Cowx, I.G. (2002) Conservation of freshwater fishes: options for the future. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Coulson, T., Mace, G.M., Hudson, E. & Possingham, H. (2001) The use and abuse of population viability analysis. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 219-221.
- Crespin, L. (1996) Sélection et dispersion dans la zone d'hybridation entre *Barbus barbus* et *Barbus meridionalis* (Cyprinidae): capture-recapture et marqueurs allzymiques. Thèse, Université de Montpellier II, CNRS.
- Crisp, D. T. (1996) Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects. *Hydrobiologia*, **323**: 201-221.
- Crivelli, A. J. & Maitland, P.S. (1995) Endemic freshwater fish species of the northern mediterranean basin : Status, taxonomy and conservation.. *Biological conservation*, **72**, 121-337.
- Crivelli, A., Poizat, G., Berrebi, P., Jesensek, D. & Rubin J.F. (2000) Conservation biology applied to fish : the example of a project for rehabilitating the marble trout (*salmo marmoratus*) in Slovenia. *Cybium*, **24**, 211-230.
- Crosbie, S.F. & Manly, B. F. J. (1985) Parsimonious modelling of capture-mark-recapture studies. *Biometrics*, **41**, 385-398.
- Crowder, L.B., Crouse, D.T., Heppell, S.S. & Martin T.H. (1994) Predicting the impact of turtle excluder devices on loggerhead sea turtle populations. *Ecological Applications*, **4**, 437-445.
- Daly, H.E. (1999) The lurking inconsistency. *Conservation Biology*, **13**, 693-694.
- Danancher D. & Gaudin P. (2000) Etude de la croissance de l'Apron du Rhône (*Zingel asper*). Maîtrise de biologie des populations et des écosystèmes. Univ. Lyon I. 18 p. + figures.
- Danancher, D. (2001) Etude du domaine vital de l'Apron du Rhône (*Zingel asper*) : intérêt de la modélisation à partir de données de capture-marquage-recapture. DEA, Université de Lyon.
- Danancher, D., Labonne, J., Pradel, R. & Gaudin P. (in prep) A capture-recapture method to estimate Home range in riverine system: case study on *Zingel asper*.

- Das-Mahapatra, K., Gjerde, B., Reddy, P.V.G.K, Sahoo, M., Jana, R.K., Saha, J.N. & Rye M. (2001) Tagging: on the use of passive integrated transponder (PIT) tags for the identification of fish. *Aquaculture Research*, **32**, 47-50.
- DeGraaf D.A. & Bain L.H. (1986) Habitat use by and preferences of juvenile Atlantic salmon in two Newfoundland rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, **115**, 671-681.
- De Kroon, H., Van Gronendael, J. & Ehrlén, J. (2000) Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology*, **81**, 607-618.
- Dieckmann, U., O'Hara, B. & Weisser W. (1999) The evolutionary ecology of dispersal. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 88-90.
- DIREN Délégation de bassin RMC. (1998) Reconquête des axes de vie des poissons migrateurs. *Document de travail SDAGE réalisé avec les bureaux d'étude RIVE et Graphies*, fascicule polychrome de 6 pages A3. (PERRIN J.F., coordonnateur).
- Doak, D.F & Mills, L.S. (1994) A useful role for theory in Conservation Biology. *Ecology*, **75**, 615-626.
- Dunning, J., Stewart, D.J., Danielson, B.J., Noon, B.R., Root, R.L., Lamberson R.H. & Stevens, E.E. (1995) Spatially explicit population models: current forms and future uses. *Ecological Applications*, **5**, 3-11.
- Durand J.D., Laroche J. (2000) *Structure génétique et conservation des populations d'Apron. Rapport de fin de travaux*. (Rapport du Programme LIFE), R.N.F, Univ. Lyon 1 , Quetigny : **22 p.**
- Fausch, K.D. & Young, M.K. (1995) Evolutionarily significant units and movement of resident stream fishes: a cautionary tale. In: *Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation* (eds J.L. Nielsen & D.A. Powers). Pp 360-370. American Fisheries Society Symposium 17, Bethesda, Maryland.
- Ferrière R., Sarrazin F., Legendre S. & Baron J.P. (1996) Matrix population models applied to viability analysis and conservation: theory and practice using the ULM software. *Acta Oecologica international journal of ecology*, **6**, 629-656.
- Ferrière R. & Le Galliard, J.F. (2001) Mathematics, genetics and demography ; how to combine them ? In: *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt, & J.D. Nichols). Pp. 361-374, Oxford University Press, Oxford.
- Fisher, R.A. (1930) *The genetical theory of natural selection* (1st edn). Clarendon Press, Oxford, UK.

- Foose T J., de Boer L., Seal U S., Lande E R. (1995) Conservation management strategies based on viable populations. In: *Population management for survival and recovery: analytical methods and strategies in small population conservation* (eds D. Ballou, M. Gilpin & T.J. Foose). Pp 273-294.
- Fruget J.F. (1989) *Amenagement du bas Rhône. Evolution du fleuve et influence sur les peuplements de macroinvertebres benthiques*. PhD thesis, University Cl. Bernard - Lyon 1.
- Gaudin, P. (2001) Utilisation de l'habitat par les poissons d'eau courante. Habilitation à Diriger des Recherches. Université Lyon1.
- Genoud D. (2001). Recherche de l'Apron du Rhône (*Zingel asper*) sur la rivière Drôme entre la confluence avec le Rhône et Die . (Rapport du Programme LIFE), CORA Drôme, 15 p. + cartes et annexes.
- Gerking, S.D. (1953) Evidence for the concepts of home range and territory in stream fishes. *Ecology*, **34**, 347-365.
- Gerking, S.D. (1959) The restricted movement of fish populations. *Biological Review*, **34**, 221-242.
- Gilpin M. (1995) Metapopulations and wildlife conservation : approaches to modeling spatial structure. In: *Metapopulations and wildlife conservation* (Ed Mc Cullough). Pp 11-27 .
- Gowan, C., Young, M.K., Fausch, K.D. & Riley, S.C. (1994) Restricted movements in resident stream salmonids: a paradigm lost? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**, 2626-2637.
- Gurnell A.M., Gregory K.J. & Petts G.E. (1995) The role of coarse woody debris in forest aquatic habitats: implications for management. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, **5**, 143-166.
- Guyot G. (1996) Biologie de la conservation chez la tortue d'Hermann française. Thèse, université de Paris 6.
- Hanski, I., Foley, P. & Hassell, M.P. (1996) Random walks in a metapopulation: how much density dependence is necessary for long-term persistence? *Journal of Animal Ecology*, **65**, 274-282.
- Hanski, I. & Simberloff, D. (1997) The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. *Metapopulation Biology* (Eds I.A. Hanski and M.E. Gilpin), pp 5-26, Academic Press, San Diego.
- Hanski, I. (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.

- Harrison, S. (1994) Metapopulations and conservation. In: *Large-scale ecology and conservation biology* (Eds P.J. Edwards, R.M. May. & N.R. Webb), pp 111-128. Blackwell Scientific Press, Oxford.
- Hedrick, P.W. (2001) Conservation genetics: where are we now? *Trends in Ecology and Evolution*, **16**, 629-639.
- Heggenes J. (1996) Habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) and young Atlantic salmon (*S. salar*) in streams: static and dynamic hydraulic modelling. *Regulated Rivers: Research & Management*, **12**, 155-169.
- Heggenes J. & Saltveit S.J. (1990) Seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in a Norwegian river. *Journal of Fish Biology*, **36**, 707-720.
- Heppell, S.S., Crowder, L.B. & Crouse D.T. (1996) Models to evaluate headstarting as a management tool for long-lived turtles. *Ecological applications*, **6**, 556-565.
- Heppell, S.S., Caswell, H. & Crowder L.B. (2000) Life histories and elasticity patterns: Perturbation analysis for species with minimal demographic data. *Ecology*, **81**, 654-665
- Huet M. (1959) Profiles and biology of Western European streams as related to fish management. *Transactions of the American Fisheries Society*, **88**, 155-163.
- Huntingford F.A., Metcalfe N.B. & Thorpe J.E. (1988) Feeding motivation and response to predation risk in Atlantic salmon parr adopting different life history strategies. *Journal of Fish Biology*, **32**, 777-782.
- Issartel G. & Vincent S. (1998) *L'Apron du Rhône (Zingel asper) sur les cours d'eau d'Ardèche méridionale (Répartition, effectifs, cartographie)*. DIREN Rhône-Alpes, Lyon, France.
- Kelly, M.J. & Durant, S.M. (1999) Viability of the serengeti cheetah population. *Conservation biology*, **14**, 786-797.
- Kendall B.E. (1998) Estimating the magnitude of environmental stochasticity in survivorship data. *Ecological applications*, **8**, 184-193.
- Kendall, B.E., Bjornstad, O.M., Bascompte, J., Keitt, T.H. & Fagan, F. (2000) Dispersal, environmental correlation, and spatial synchrony in population dynamics. *The American Naturalist*, **155**, 628-636.
- Kenward, R. (1987) Wildlife radio tagging : equipment, field techniques and data analysis. *Academic Press*, Orlando, USA, 217 pp.

- Labonne, J. (1998) Etude de la dynamique de populations d'un poisson patrimonial : l'apron du Rhône (*Zingel asper*). Premiers travaux de modélisation, Rapport technique de DEA, Université Lyon 1, Villeurbanne, France, 30 pp.
- Labonne, J., Allouche, S. & Gaudin, P., sous presse. Habitat selection in *Zingel asper*, an endemic endangered percoid of the River Rhône : use of general linear approach to test preferences. *Freshwater Biology*.
- Labonne, J. & Gaudin, P. (submitted) Application of recent developments in capture-recapture methods: exploring patterns in population dynamics of an endangered fish (*Zingel asper* L.).
- Labonne, J. & Gaudin, P. (in prep) Modelling of population dynamics in *Zingel asper*: pertinent demographic factors and role of dispersal for conservation actions.
- Lacy R C. (1993) VORTEX: a computer simulation model for population viability analyses. *Wildlife Research*, **20**, 45-65.
- Lamouroux N. (1995) Statistical models of the hydraulic habitat: tools for ecology. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **337/338/339**, 157-163.
- Lamouroux N., Souchon Y., & Hérouin E. (1995). Predicting velocity frequency distributions in stream reaches. *Water Resources Research*, **31**, 2367-2375.
- Lamouroux N. (1997) *Hydraulique statistique et prédiction de caractéristiques du peuplement piscicole: modèles pour l'écosystème fluvial*. PhD thesis, University Cl. Bernard - Lyon 1.
- Lamouroux N., Olivier J.M., Persat H., Pouilly M., Souchon Y. & Statzner B. (1999a) Predicting community characteristics from habitat conditions: fluvial fish and hydraulics. *Freshwater Biology*, **42**, 275-299.
- Lamouroux N., Pouilly M., Capra H. & Souchon Y. (1999b) Fish habitat preferences in large streams of southern France. *Freshwater Biology*, **42**, 673-687.
- Lande R. (1991) Population dynamics and extinction in heterogeneous environments: the Northern Spotted Owl. In: *Bird population studies: relevance to conservation and management* (Eds C.M. Perrins, J.D. Lebreton & G.J.M. Hirons). Pp 566-580.
- Lande, R., Engen, S. & Saether, B-E. (1999) Spatial scale of population synchrony: Environmental correlation versus dispersal and density regulation. *The American Naturalist*, **154**, 271-281.
- Landweber, L.F. & Dobson A.P. (1999) *Genetics and the extinction of the species*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Lebreton J.D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modelling survival and testing hypothesis using marked animals : a unified approach with cases studies. *Ecological monographs*, **62**, 67-118.
- Lebreton J D., Gonzalez-Davila G. (1993) An introduction to models of subdivided populations. *Journal of Biological Systems*, **1**, 389-423.
- Legendre S. & Clobert J. (1996) ULM, a software for conservation and evolutionary biologists. *Acta Oecologica international journal of ecology*, **6**, 817-834.
- Leger L. & Stankovitch S. (1921) Fécondation artificielle et développement de l'Apron. *Travaux du Laboratoire d'Hydrobiologie et de Pisciculture de Grenoble*: 335-338.
- Leslie P H. (1945) On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*. **33**, 183-212.
- Levins R. (1970) Extinction. In: *Some mathematical questions in biology* (ed R. Gerstenhaber), pp 77-107.
- Lonzarich D.G., Lonzarich M.R. & Warren M.L., Jr. (2000) Effects of riffle length on the short-term movement of fishes among stream pools. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**, 1508-1514.
- Lucas, M.C. & Baras, E. (2000) Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries*, **1**, 283-316.
- MacArthur, R.H. & Wilson E.O. (1963) An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, **17**, 373-387.
- MacArthur, R.H. & Wilson E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.
- McCullagh P. & Nelder J.A. (1989) *Generalized linear models*, 2nd edn. Chapman & Hall, London.
- MacDonald, D.W. & Johnson, D.D.P. (2001) Dispersal in theory and practice: consequences for conservation biology. In: *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt, & J.D. Nichols). Pp. 361-374, Oxford University Press, Oxford.
- Maitland P.S. (1995) The conservation of freshwater fish: past and present experience. *Biological Conservation*, **72**, 259-270.
- Maitland P.S. & Crivelli, A.J. (1996) *Conservation des poissons d'eau douce*, 1st edition. Tour du Valat, Arles.
- Malavoi J.R. (1989) Typology of flow features or morphodynamic units in high energy streams. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **315**, 189-210.

- Mallet J.P., Lamouroux N., Sagnes P. & Persat P. (2000) Habitat preferences of European grayling in a medium size stream, the Ain river, France. *Journal of Fish Biology*, **56**, 1312-1326.
- Matter, W.J. & McPherson G.R. (2000) No lurking inconsistency. *Conservation Biology*, **14**, 1204-1205.
- Meffe, G.K. & Carroll, C.R. (1994) Principles of Conservation Biology. Sinauer associates, Sunderland, USA.
- Middleton D A J., Veitch A R. & Nisbet R M. (1995) The effect of an upper limit to population size on persistence time. *Theoretical population biology*, **3**, 277-305.
- Mills, L.S., Doak, D.F. & Wisdom, M. (1999) Reliability of conservation actions based on elasticity analysis of matrix models. *Conservation Biology*, **13**, 815-829.
- Moullec P., Chappaz R., Cavalli, L. (2000) L'apron, *Zingel asper*, dans le bassin de la Durance sur l'axe Serre-Ponçon - Sisteron (Département des Hautes-Alpes). Biologie et répartition de l'espèce. *Rapport d'avancement. Université de Provence - Marseille* ; CSP Paris : 41 p. + annexes.
- Northcote T.G. (1998) Migratory behaviour of fish and its significance to movement through riverine fish passage facilities. In: *Fish Migration and Fish Bypasses* (eds M. Jungwirth, S. Schmutz & S. Weiss), pp. 3-18, Vienna, Austria.
- Novellie P A., Millar P S., Lloyd P H. (1996) The use of VORTEX simulation models in a long term program of reintroduction of an endangered large mammal, the Cape mountain zebra (*Equus zebra zebra*). *Acta Oecologica international journal of ecology*, **6**, 657-671.
- Olivieri, I. & Gouyon, P.H. (1997) Evolution of migration rate and other traits. In: *Metapopulation biology, ecology, genetics, and evolution* (eds I.A. Hanski, M.E. Gilpin). Pp 293-323. Academic Press, san Diego.
- Olsen, E.M. & Vollestad, L.A. (2001) Estimates of survival of stream-dwelling brown trout using mark-recaptures. *Journal of Fish Biology*, **59**, 1622-1637.
- Ombredane, D., Bagliniere, J.L. & Marchand, F. (1998) The effects of passive integrated transponder tags on survival and growth of juvenile. *Hydrobiologia*, **371**, 99-106.
- Oro, D. & Pradel, R. (2000) Determinants of local recruitment in a growing colony of Audouin's gull. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 119-132.
- Orzack, S.H. & Tujapurkar, S (2001) Reproductive effort in variable environments, or environmental variation is for the birds. *Ecology*, **82**, 2659-2665.
- Ovidio, M. (1999) Cycle annuel d'activité de la truite commune (*Salmo trutta* L.) adulte: étude par radio pistage dans un cours d'eau de l'ardenne belge. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **352**: 1-18.

- Ovidio, M., Philippart, J.C. & Baras, E. (2000) Methodological bias in home range and mobility estimates when locating radio-tagged trout, *Salmo trutta*, at different time intervals. *Aquatic Living Resources*, **13**, 449-454.
- Parasiewicz P. & Dunbar M.J. (2001) Physical habitat modelling for fish - a developing approach. *Large Rivers (Arch. Hydrobiol. Suppl. 135/2-4)*, **12**, 239-268.
- Perrin J F. (1988) Maintien en aquarium de l'Apron du Rhône, *Zingel asper* (L.), espèce menacée d'extinction. *Revue Française d'Aquariologie*, **15**, 17-20.
- Peter, A. (1998) Interruption of the river continuum by barriers and the consequences for migratory fish. *Fish Migration and Fish Bypasses* (eds J. Mathias, S. Schmutz & S. Weiss). Pp.99-112, Blackwell Sciences, Oxford.
- Poizat G. & Pont D. (1996) Multi-scale approach to species-habitat relationships: juvenile fish in a large river section. *Freshwater biology*, **36**, 611-622.
- Persat H. (1988) *De la biologie des populations de l'ombre commun Thymallus thymallus (L. 1758) à la dynamique des communautés dans un hydrosystème fluvial aménagé, le Haut-Rhône français. Éléments pour un changement d'échelles*. Thesis, University Cl. Bernard - Lyon 1.
- Persat H. & Eppe R. (1997) Stocking, pollution and river network partitioning in the genetic structures of fish populations: The European grayling, *Thymallus thymallus*, along the Rhône River section bordering Savoy, France. *Bulletin Francais de la Pêche et de la Pisciculture*, **345**, 287-299.
- Pert E.J. & Erman D.C. (1994) Habitat use by adult rainbow trout under moderate artificial fluctuations in flow. *Transactions of the American Fisheries Society*, **123**, 913-923.
- Pollock, K.H., Hines, J.E. & Nichols, J.D. (1985) Goodness-of-fit tests for open capture-recapture models. *Biometrics*, **41**, 399-410.
- Pouilly M. (1994) *Relations entre l'habitat physique et les poissons des zones à cyprinidés rhéophiles dans trois cours d'eau du bassin rhodanien: vers une simulation de la capacité d'accueil pour les peuplements*. Thèse, Université Claude Bernard - Lyon 1.
- Pouilly M. & Souchon Y. (1994) Physical habitat simulation of barbel (*Barbus barbus*, L. 1758): selection of biological models based on predictability criteria. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **334**, 213-225.
- Pradel, R., Hines, J.E., Lebreton, J.D. & Nichols, J.D. (1997) Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, **53**, 60-72
- Pradel, R. (1996) Utilization of Capture-Mark-Recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, **52**, 703-709.

- Pulliam, H.R. (1988) Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, **140**, 1000-1009.
- Ranta, E., Kaitala, V., Lindström, J. & Helle, E.. (1997) The Moran effect and synchrony in population dynamics. *Oikos*, **78**, 136-142.
- Reboulet, A.M., Viallefont, A., Pradel, R. & Lebreton, J.D. (1999) Selection of survival and recruitment models with surge 5.0. *Bird Study*, **46**, 148-156.
- Reboulet, A.M., Lebreton, J.D., Frederiksen, M., Pradel, R. & Viallefont, A. (2000) Analysis of capture-recapture data. The estimation of population parameters from data on marked animals. Cases studies : I. Directives for analyses, II. Comments and results, using MARK, U-CARE and SODA. Document Word. Montpellier, France, (<ftp.cefe.cnrs-mop.fr/pub/biom/Soft-CR>).
- Ronce, O., Olivieri, I., Clobert, J. & Danchin, E. (2001) Perspectives on the study of dispersal evolution. In: *Dispersal* (eds J. Clobert, E. Danchin, A.A. Dhondt & J.D. Nichols). Pp 9-22, Oxford University Press, Oxford.
- Roussel J.M. & Bardonnnet A. (1997) Diel and seasonal patterns of habitat use by fish in a natural salmonid brook: an approach to the functional role of the riffle-pool sequence. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **346**, 573-588.
- Roussel J.M., Bardonnnet A. & Claude A. (1999) Microhabitat of brown trout when feeding on drift and when resting in a lowland salmonid brook: effects on Weighted Usable Area. *Archiv Für Hydrobiologie*, **146**, 413-429.
- Ruckelhaus, M., Hartway, C. & Kareiva, P. (1997) Assessing the data requirements of spatially explicit dispersal models. *Conservation Biology*, **11**, 1298-1306.
- Ruckelhaus, M., Hartway, C. & Kareiva, P. (1999) Dispersal and landscape errors in spatially explicit population models. *Conservation Biology*, **13**, 1223-1224.
- Saether, B.E., Ringsby, T.H. & Roskaft, E. (1996) Life history variation, population processes and priorities in species conservation: towards a reunion of research paradigms. *Oikos*, **77**, 217-226.
- Sarrazin, F. & Barbault R. (1996) Reintroduction: challenges and lessons for basic ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 474-478.
- Sarrazin F, Bagnolini, C, Pinna, J.L, Danchin, E. & Clobert, J. (1994) High survival estimates of Griffon vultures (*Gyps fulvus fulvus*) in a reintroduced population. *Auk*, **111**, 853-862.
- Schaub, M., Pradel, R., Jenni, L. & Lebreton, J.D. (2001) Migrating animals stop over longer than usually thought: an improved capture-recapture analysis, *Ecology*, **82**: 852-859.

- Schlosser I.J. (1995) Critical landscape attributes that influence fish population dynamics in headwater streams. *Hydrobiologia*, **303**, 71-81.
- Schlosser I.J. & Angermeier P.L. (1995) Spatial variation in demographic processes of lotic fishes: conceptual models, empirical evidence, and implications for conservation. In: *Evolution and the aquatic ecosystem: defining unique units in population conservation* (ed J.L. Nielsen), pp. 392-401. American Fisheries Society Symposium 17, Bethesda, Maryland.
- Schlosser I. J. (1998) Fish recruitment, dispersal, and trophic interactions in a heterogeneous lotic environment. *Oecologia*, **113**, 260-268.
- Sempeski P. & Gaudin P. (1995) Habitat selection by grayling — I. Spawning habitats. *Journal of Fish Biology*, **47**, 256-265.
- Shaffer M L. (1981) Minimum population sizes for species conservation. *Biosciences*, **31**, 131-135.
- Shaffer M. (1987) Minimum viable populations : copying with uncertainty. In: *Viable populations for conservation* (ed M. Soule), pp. 69-86.
- Simberloff, D. (1988) The contribution of population and community biology to conservation science. *Annual review of ecology and systematics*, **19**, 473-511.
- Song C.B., Near T.J., Page L. M. (1998) Phylogenetic relations among percoid fishes as inferred from mitochondrial Cytochrome b DNA sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **10** (3), 343-353.
- 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.
- Soule, M. & Wilcox B.A. (1980) *Conservation Biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Soule, M. (1987) *Viable populations for conservation*. Soule M. Eds. Cambridge university press.
- Strong, D R. (1986) Density-vagueness: abiding the variance in the demography of real populations. In: *Community ecology* (Eds Diamond & Case).
- Sutcliffe, O.L., Thomas, C.D. & Moss, D. (1996) Spatial synchrony and asynchrony in butterfly population dynamics. *Journal of Animal Ecology*, **65**, 85-95.
- Sutherland, W.J. (1998) *Conservation science and action*. Blackwell Science, Oxford.
- Tilman, D. & Kareiva, P. (1997) *Spatial Ecology: the Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton.
- Tuljapurkar S. D., (1990) Population dynamics in variable environments. Tuljapurkar Eds.

Springer-Verlag.

- Tuljapurkar S. (1995) Stochastic matrix models. In: *Structured population models in marine, terrestrial and freshwater systems* (eds S. Tuljapurkar & H.Caswell). pp 59-87.
- Tuljapurkar, S. & Caswell, H. (1995) Structured population models in marine, terrestrial and freshwater systems. Population and Community Biology Series 18, Chapman & Hall.
- Turchin, P. (1998) Quantitative analysis of movement : measuring and modeling population redistribution in animals and plants. *Sinauer*, Sunderland, USA, 396 pp.
- Turner, J.R.G. (1992) Stochastic processes in populations. In: *Genes in Ecology* (eds R.J. Berry, T.J. Crawford & G.M. Hewitt). Blackwell Science, oxford, UK.
- Tyler J.A. & Gilliam J.F. (1995) Ideal free distributions of stream fish: a model and test with minnows, *Rhinichthys atratulus*. *Ecology*, **76**, 580-592.
- White, G.C. & Garrott, R.A. (1990) Analysis of wildlife radio-tracking data. *Academic Press*, London, England, 383 pp.
- White, G. & Burnham, K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* (suppl.), **46**, 120-139.
- World Conservation Union. (1996) 1996 IUCN Red List of Threatened Animals. IUCN, Switzerland, Gland : intro 70 + 368 p. + Annex 10.
- Wright, S. (1978) Evolution and the genetics of populations, Vol IV. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Zaugg C., Pedrolì J.C., Zaugg B. & Calvino C. (1999) *Concept de protection de l'apron (Zingel asper): Recensement des effectifs dans le Doubs*. O.F.E.F.P. (Office Fédéral de l'Environnement, des Forêts et du Paysage), Berne, Switzerland.