

Mémoire

Auteur : Jehaes, Géraldine

Promoteur(s) : Ovidio, Michaël

Faculté : Faculté des Sciences

Diplôme : Master en océanographie, à finalité approfondie

Année académique : 2022-2023

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/18507>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

Déplacements des juvéniles de saumons atlantiques (*salmo salar*) du stade de tacon jusqu'à leur migration vers la mer au stade de smolt



*Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du titre de Master
en Océanographie par JEHAES Géraldine*

Promoteur : Pr Ovidio Michaël

Co-promotrice : Renardy Séverine

Année académique : 2022-2023

Remerciements

Je remercie mon promoteur, le Professeur Michaël Ovidio pour m'avoir permis de rejoindre son équipe dans ses diverses activités durant cette année et pour avoir écouté mes envies lors de la mise en place de cette étude. Merci pour votre disponibilité, vos relectures attentives et vos conseils dans la rédaction.

Je remercie Séverine Renardy pour avoir accepté de m'encadrer et de me conseiller au long de ce travail. Pour l'accompagnement intensif sur le terrain durant les deux mois de suivi, ton implication m'a beaucoup touchée et je suis très heureuse d'avoir pu découvrir une partie du travail que tu réalises sur les saumons ainsi que tout le partage de tes connaissances. Je te remercie également pour ton aide dans la rédaction et pour tes réflexions sur mon travail.

Je remercie Jean-Philippe Benitez pour le partage si généreux de ses connaissances, sa passion contagieuse, pour les journées de terrain que ce soit aux échelles à poissons ou lors des pêches électriques. J'ai adoré découvrir concrètement le travail réalisé sur le terrain et pouvoir apprendre sur des sujets bien plus vastes que mon mémoire. Evidemment je ne peux que te remercier pour l'aide précieuse apportée durant le traitement de mes données, pour ta patience infinie et tout le temps consacré à mon travail.

Je remercie également Arnaud Dierckx et Justine Gelder pour les journées de terrain qui n'auraient pas eu la même saveur sans leurs présences.

J'ai également une pensée pour Marie, Sarah et Pauline qui réalisent leur mémoire en même temps que moi et qui ont apporté de la légèreté dans ce parcours.

Je termine en remerciant mon comité de lecture, Anne Goffart, Bruno Frédéric et Gilles Le-point pour avoir accepté de lire mon travail.

Résumé

Objectif : L'objectif général de ce travail est d'acquérir des données sur la mobilité des juvéniles de saumon atlantique (*salmo salar*) dans la Berwinne (rivière belge), en distinguant deux stades de leur développement : les tacons et les smolts.

Pour les smolts nous étudions leur déplacement lors de la dévalaison, grâce à une antenne de détection RFID (Radio Frequency Identification). Cela nous permet d'acquérir des données sur leur migration ainsi que sur les conditions environnementales qui y sont liées. Les déplacements des tacons sont objectivés grâce à un suivi manuel en télémétrie RFID afin d'acquérir des données sur ce stade de leur vie qui est encore assez peu connu dans ses détails les plus fins.

Matériel et méthode : entre le 2 et le 23 mars 2023, les smolts et les tacons ont été équipés d'un pit-TAG afin de pouvoir les détecter de deux façons : via l'antenne de détection automatique située à la fin de la Berwinne et via un suivi manuel effectué au sein d'un secteur de la Berwinne. Parallèlement, 200 smolts équipés d'un pit-TAG ont été déversés dans la Berwinne le 7 avril 2023. L'antenne de détection RFID fonctionne en continu afin de détecter les smolts en migration et le suivi manuel a été réalisé 2 fois par semaine du 29 mars au 2 juin 2023 pour obtenir des informations sur le déplacement des tacons durant ce stade de leur vie au sein de la rivière.

Résultats : sur les 220 smolts qui ont été marqués et suivis, 118 ont été détectés à Lixhe entre le 6 mars et le 22 avril 2023. Un lien a pu être établi entre la dévalaison et la température ainsi que le débit de la rivière. La vitesse de dévalaison des smolts varie de 0,02 à 0,04 m.s⁻¹ et semble être influencée par la température ainsi que par le débit de la rivière.

Sur les 41 tacons équipés d'un pit-TAG dans le secteur de prospection, 29 ont pu être identifiés, dont 5 sont morts ou ont perdu leur pit-TAG. Les tacons ont choisi un habitat de manière non aléatoire, le courant et la profondeur sont des éléments prédominants dans leur répartition au sein des différents radiers. Ils ont investi un domaine vital médian de 19,5m (de 0 à 136 m) et ont une distance totale parcourue qui varie de 0 à 433 m avec une valeur médiane de 71 m.

Conclusion : les méthodes de suivis utilisées dans cette étude sont adéquates pour obtenir des informations générales sur les déplacements des tacons et des smolts. L'initiation de la dévalaison des smolts est directement liée aux conditions environnementales, la vitesse de dévalaison est également dépendante d'éléments extérieurs aux smolts. En ce qui concerne la mobilité des tacons, nous avons mis en évidence une mobilité assez faible. Des mesures plus fines et à plus large échelle temporelle sont nécessaires afin d'affiner nos connaissances sur les déplacements des tacons au cours de la journée et sur les micro-habitats qu'ils exploitent ainsi que sur leur mobilité au cours de l'année.

Abstract

Objective: The general aim of this work is to acquire data on the mobility of juvenile Atlantic salmon (*salmo salar*) in the Berwinne (a Belgian river), distinguishing two stages in their development: parr and smolt.

In the case of smolts, we will be studying their movements during the downstream migration, using an RFID (Radio Frequency Identification) detection antenna. This will enable us to acquire additional data on their migration and related environmental conditions. The movements of parr are objectified by manual RFID telemetry tracking, in order to acquire data on this stage of their life, which is still relatively unknown in its finest details.

Materials and methods: between March 2 and 23, 2023, smolts and parr were fitted with a pit-TAG to enable them to be detected in two ways: via the automatic detection antenna located at the end of the Berwinne and via manual tracking carried out within a sector of the Berwinne. At the same time, 200 smolts fitted with a pit-TAG were released into the Berwinne on April 7, 2023. The RFID detection antenna operated continuously to detect migrating smolts, and manual monitoring was carried out twice a week from March 29 to June 2, 2023 to obtain information on the movement of parr during this stage of their life in the river.

Results: Of the 220 smolts tagged and tracked, 118 were detected at Lixhe between March 6 and April 22, 2023. A link was established between smolt migration and river temperature and flow. The speed at which smolts swim downstream varies from 0.02 to 0.04 m.s⁻¹ and appears to be influenced by river temperature and flow.

Of the 41 parr equipped with pit-TAGs in the survey area, 29 could be identified, 5 of which died or lost their pit-TAGs. The parr chose their habitat in a non-random way, with current and depth predominating in their distribution within the various riffles. They occupied a median home range of 19.5m (from 0 to 136m) and their total distance travelled varied from 0 to 433m, with a median value of 71m.

Conclusion: the monitoring methods used in this study are adequate for obtaining general information on parr and smolt movements. The initiation of smolt downstream migration is directly linked to environmental conditions, and the speed of downstream migration is also dependent on factors external to the smolt. As far as parr mobility is concerned, we found that it was fairly low. More detailed measurements on a wider time scale are needed to refine our knowledge of parr movements during the day, the micro-habitats they use and their mobility throughout the year.

Table des matières

Introduction.....	1
1. Revue de littérature.....	2
1.1. La migration.....	2
1.2. Le saumon de l’atlantique	2
1.2.1. Cycle biologique du Saumon de l’atlantique.....	3
1.2.2. La vie en eau douce : caractéristiques de l’habitat	4
1.3. Le stade de tacon	5
1.3.1. Les tacons sexuellement matures	5
1.3.2. La mobilité des tacons	6
1.4. Le smolt et la smoltification	8
1.4.1. Les déclencheurs de la smoltification	10
1.4.2. Phénomène d’imprégnation.....	10
1.5. La dévalaison	11
1.5.1. Facteurs déclenchants la dévalaison	11
1.5.2. Obstacles rencontrés lors de la dévalaison	12
1.6. Programmes de réintroduction du saumon atlantique	13
1.7. Question de recherche	14
2. Méthodologie	15
2.1. La Berwinne	15
2.1.1. Définition des secteurs de l’étude.....	16
2.2. Provenance des poissons	17
2.2.1. Déversement des alevins	17
2.2.2. Déversement des smolts	19
2.2.3. Marquages des tacons et des smolts.....	19
2.3. Récolte de données	20
2.3.1. Suivi automatique : la dévalaison des smolts.....	20
2.3.2. Suivi manuel : les tacons	21
2.4. Analyse des données et tests statistiques.....	24
3. Résultats	26
3.1. Suivi automatique - Dévalaison des smolts.....	26
3.1.1. Taux d’échappement de la dévalaison	26
3.1.2. Rythme nycthémeral de la migration.....	27
3.1.3. Vitesse de dévalaison pour les smolts du « LOT 2 – déversement ».....	28
3.2. Modèle de prédiction du pic de dévalaison des smolts dans l’Ourthe	29

3.3.	Suivi manuel - Tacons	31
4.	Discussion	36
4.1.	Méthodes utilisées	36
4.2.	Stratégies de vie du saumon atlantique.....	37
4.3.	Suivi automatique des smolts	38
4.3.1.	Période de smoltification	38
4.3.2.	Taux d'échappement.....	38
4.3.3.	La dévalaison et les conditions environnementales	41
4.3.4.	Rythme nycthéral de la dévalaison	42
4.3.4.	Vitesse de dévalaison des smolts	43
4.3.5.	Utilisation du modèle de prédiction de la dévalaison des smolts dans l'Ourthe.....	45
4.4.	Suivi manuel des tacons	45
4.4.1.	Habitats exploités par les tacons.....	45
4.4.2.	Mobilité des tacons	48
5.	Conclusion et perspectives	50
6.	Bibliographie.....	51

Introduction

Le saumon atlantique (*salmo salar*), poisson emblématique connu pour ses migrations entre la rivière et la mer, est une espèce historiquement très abondante en Belgique, dans le bassin versant de la Meuse. Il a disparu de nos cours d'eau dans les années 30 suite à différentes problématiques qui s'additionnent : fragmentation de l'habitat, obstacles à la migration, pollution, etc. Depuis les années 80 des programmes de réintroduction du saumon de l'atlantique sont menés dans le bassin versant de la Meuse. Actuellement, étant donné le faible nombre d'adultes qui remontent dans la rivière, il est toujours nécessaire de réaliser la reproduction des saumons atlantiques en milieu contrôlé et de pratiquer des repeuplements de juvéniles, alevins ou smolts pour soutenir les populations. Dans ce cadre, il est nécessaire de continuer l'amélioration de nos connaissances de l'espèce afin de soutenir son retour dans nos cours d'eau de façon adéquate.

Le travail présenté ici se concentre sur la mobilité des juvéniles de saumons à deux stades importants de leur cycle : les tacons et les smolts. Les tacons sont connus pour être plutôt sédentaires, solitaires et territoriaux, néanmoins diverses recherches semblent montrer que le comportement des tacons est bien plus riche et complexe que ce qu'il n'a longtemps été pensé. Les smolts, quant à eux, réalisent la dévalaison qui est une étape du cycle biologique du saumon durant laquelle il est particulièrement vulnérable. Cette migration vers la mer a été beaucoup étudiée dans l'Ourthe et la Meuse où la difficulté principale que rencontrent les smolts est la présence d'ouvrages hydro-électriques. La Berwinne est un plus petit cours d'eau avec moins d'obstacles et de bonnes qualités, notamment en termes de qualité de l'eau et de la disponibilité d'habitats qui en font un environnement potentiellement propice au retour des saumons dans les rivières belges. Les données sur les smolts dans ce cours d'eau sont peu abondantes. Il est donc intéressant d'y mener des études afin de voir si l'on retrouve les mêmes résultats que dans de plus grosses rivières ou si des différences significatives s'y marquent.

Ce travail démarre par une présentation générale du saumon atlantique (*salmo salar*), par un état de lieux des connaissances actuelles sur la mobilité de l'espèce lors de sa vie en rivière ainsi que du mécanisme amenant les individus à migrer vers la mer avec la grande métamorphose qu'implique ce passage de la vie en eau douce à la vie en mer : la smoltification. Ensuite, l'aspect expérimental de notre travail est présenté avec une description du protocole de l'étude, les résultats, la discussion et les conclusions qui s'en dégagent. En fin de document se trouve la bibliographie exhaustive.

1. Revue de littérature

1.1. La migration

Qu'ils soient terrestres ou aquatiques, de nombreux animaux réalisent des migrations au cours de leur vie. La migration est le déplacement d'une majeure partie de la population, de manière saisonnière, entre leur aire de reproduction et une aire d'hivernage (Northcote, 1998). D'après Dingle (2004), un déplacement peut être qualifié de migration s'il réunit ces critères : il se reproduit d'année en année, il est prévisible, il est lié à des comportements non-stéréotypés et des modifications physiologiques se produisent chez les individus en vue de la migration. La migration implique généralement un déplacement aller et retour, mais pas chez toutes les espèces. Ce comportement a été mis en place au cours de l'évolution afin d'optimiser au mieux l'utilisation des ressources naturelles qui fluctuent au rythme des saisons. Le déclenchement de la migration est sous contrôle génétique mais est également influencé par des facteurs environnementaux (Kallio *et al.*, 2002).

Chez les poissons en particulier, certaines espèces sont très connues être de grands migrateurs, on retrouve par exemple le thon rouge (*Thunnus thynnus*), l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*) ou le saumon atlantique (*Salmo salar*).

Parmi les espèces migratrices on retrouve d'une part les poissons holobiotiques, c'est-à-dire des poissons réalisant une migration au sein d'un même milieu (eau de mer ou eau douce). D'autre part, il y a les poissons amphibiotiques ou diadromes, c'est-à-dire des poissons vivant successivement en eau douce et en mer. On y distingue les espèces catadromes, qui vivent en eau douce et se reproduisent en mer ; des espèces anadromes, qui elles vivent en mer et se reproduisent en eau douce.

Ce travail se concentre sur une partie des déplacements que le saumon atlantique, *Salmo salar* L., réalise au cours de sa vie.

1.2. Le saumon de l'atlantique

Le saumon atlantique (*Salmo salar* L.) est un poisson majoritairement diadrome anadrome. En effet, bien que certaines populations soient non-anadromes, l'archétype du saumon atlantique est anadrome (Berg, 1985) et c'est sur ces individus que se concentre ce travail. L'aire de répartition du saumon atlantique englobe les mers, océans, lacs et rivières des régions tempérées et arctiques de l'atlantique Nord (Buoro et Prévost, 2018). C'est un poisson ovipare, il naît et passe le stade juvénile de sa vie en rivière, dans les eaux douces. Après un à deux ans, il migre vers le milieu marin pour trouver une nourriture plus abondante et terminer son développement. Il y reste généralement d'un à trois ans, pour ensuite retourner dans la rivière où il est né afin de se reproduire (Figure 1).

1.2.1. Cycle biologique du Saumon de l'atlantique

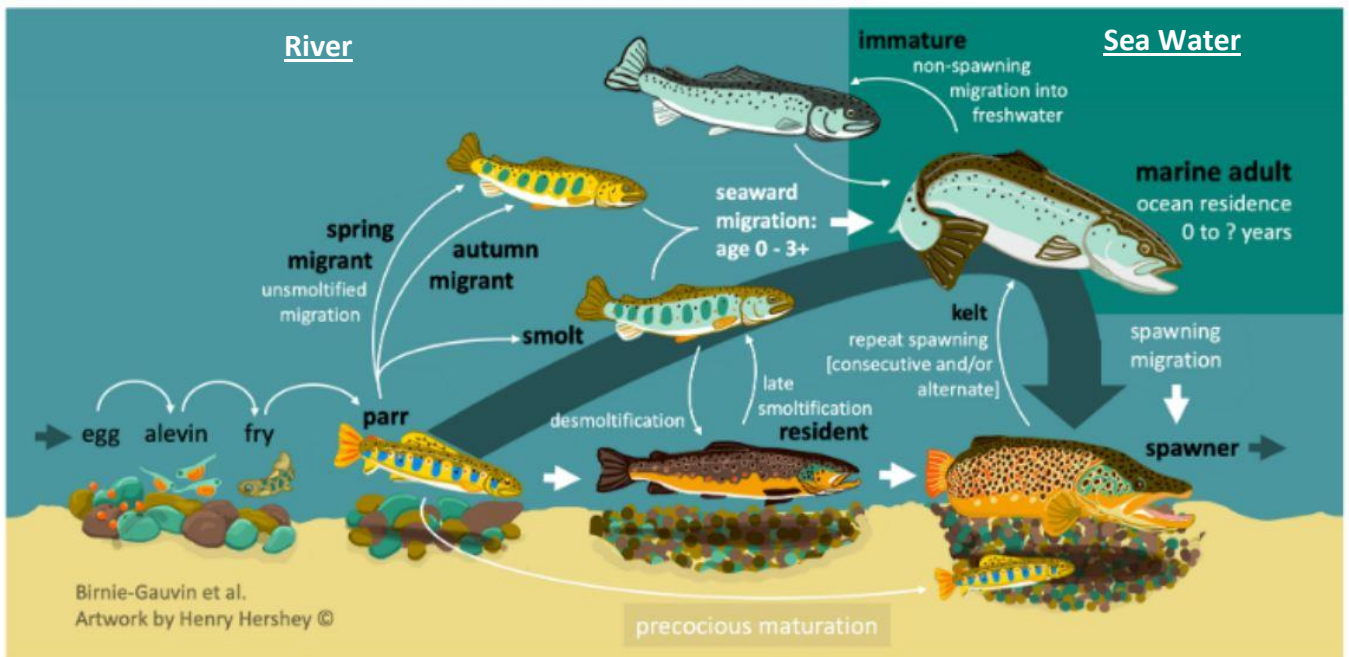


Figure 1 : cycle biologique du saumon atlantique (Birn-Gauvin *et al.*, 2019)

La période de reproduction du saumon atlantique a lieu de mi-novembre à janvier, elle se déroule dans les rivières. La femelle creuse le substrat des radiers, généralement des graviers ou des galets, à l'aide de sa nageoire caudale afin d'y déposer ses œufs (Bardonnnet et Baglinière, 2000). Les saumons forment des couples, les mâles défendent fermement leur femelle de l'approche des autres mâles. Lorsque la femelle dépose ses œufs dans la frayère, le mâle les féconde directement. Les œufs sont ensuite laissés sans soins parentaux, simplement protégés par une couche de gravier. Néanmoins, plusieurs mâles extérieurs au couple peuvent participer à la fécondation sur une même frayère, profitant du moment de la ponte pour féconder également les œufs (Jonsson, 2011).

Les œufs de saumon sont plutôt gros, ils mesurent 5-6 mm ce qui procure une réserve énergétique importante aux jeunes alevins qui sont capables de manger de petites proies, principalement des invertébrés, dès qu'ils ont épuisé les réserves de leur vésicule vitelline (Vassen, 1998). Dans un premier temps, les alevins vésiculés restent sous les graviers. Ils émergent de la frayère vers le milieu du printemps pour commencer à se nourrir de manière autonome lorsque leur vésicule est résorbée (Hanssen et Quinn, 1998).

Ils continuent de grandir et deviennent des tacons jusqu'à atteindre une taille de 12-15 cm, ce qui prend environ un à deux ans bien que cela dépende des régions et des conditions environnementales, en particulier thermiques. Les tacons sont établis dans les radiers, des zones de rivières où le courant est important.

Le tacon subit ensuite une métamorphose complète afin de se préparer à sa vie en mer : la smoltification. Les smolts sont adaptés tant physiologiquement que comportementalement à effectuer la migration vers la mer et à pouvoir vivre en mer (Klemetsen *et al.*, 2003).

Une fois en mer, ils continuent leur croissance en se nourrissant de petits poissons et de crustacés. Après une à trois années passées en mer, les saumons atteignent leur taille adulte, variant de 50 centimètres à 1 mètre. C'est à ce moment-là qu'ils retournent dans la rivière où ils sont nés pour se reproduire, ce phénomène est appelé le « homing » (Jonsson et Jonsson, 2011).

C'est souvent après la reproduction que le saumon meurt, d'épuisement. En effet, lors de la montaison le poisson arrête totalement de se nourrir. Toute son énergie est consacrée au développement de ses organes sexuels et gamètes ainsi qu'à son déplacement jusqu'à son lieu de naissance pour aller y pondre (Jonsson et Jonsson, 2011). Néanmoins, c'est une espèce itéropare c'est-à-dire capable de se reproduire plusieurs fois, en opposition aux espèces semelpares qui ne se reproduisent qu'une fois et meurent. S'il survit à la reproduction le saumon peut retourner en mer et vivre un second cycle de croissance et de reproduction, mais ce phénomène reste rare (Klemetsen *et al.*, 2003).

1.2.2. La vie en eau douce : caractéristiques de l'habitat

C'est durant la partie de sa vie en eau douce que le saumon atlantique vit le plus de transformations. Il est important de connaître avec précision cette partie de son cycle biologique et l'habitat dont il a besoin puisque c'est sur ces étapes-là que se focalisent les programmes de réintroduction et de conservation qui sont toujours en cours actuellement (Klemetsen *et al.*, 2003).

Comme les adultes, les œufs sont dans un environnement richement oxygéné, ils vivent en effet dans des zones de courant plus ou moins importants. On les retrouve en particulier au niveau des radiers, des zones de plus faible profondeur allant de 5 à 90 cm, où le courant est accéléré par rapport au reste du cours d'eau.

Selon sa taille, le saumon atlantique va choisir préférentiellement des habitats avec des caractéristiques différentes (Kennedy et Strange, 1982). Les plus petits individus (< 7 cm) préfèrent des zones moins profondes avec un courant plus faible tandis que les individus de taille moyenne (7-10 cm) ou grande (> 10 cm) n'ont pas de difficultés à résister à des courants importants et peuvent vivre confortablement dans des zones plus profondes (Allan et Ritter, 1977).

Un autre aspect important dans l'utilisation que fait le saumon de son habitat est la compétition inter-espèces pour l'espace et pour la nourriture. En particulier, la présence ou l'absence des truites (*Salmo trutta*) a une grande influence sur la répartition du saumon dans son environnement. Lorsqu'il n'y a pas de truite, les saumons utilisent une plus grande diversité d'habitats. En leur présence les saumons vont aller plus dans des zones de courants plus importants. La truite semblant être une espèce plus dominante que le saumon (Heggenes, 1990). Le risque de prédation incite les saumons à vivre dans des micro-habitats protégés, ils se cachent dans des zones plus fermées, telles que des lieux avec des branchages ou des racines par exemple (Huntingford *et al.*, 1988).

Les tacons sont souvent décrits comme solitaires et sédentaires, néanmoins cet aspect est à nuancer. L'utilisation qu'ils font de leur habitat durant cette partie de leur vie est encore à explorer dans ses détails les plus fins. En particulier leurs déplacements au sein de la rivière. Il a toutefois déjà été mis en évidence que la diminution de la température de l'eau entraîne un comportement d'hivernation chez le tacon qui va aller se cacher dans des endroits où il n'est pas visible de la surface et desquels il se déplacera très peu (Heggenes and Traaen, 1988). Il a également été mis en évidence que les saisons entraînent une modification du comportement des tacons mais également des smolts. Lorsque l'eau est plus froide, ils vont plutôt avoir une activité d'alimentation nocturne, tandis que lorsque les températures augmentent ils deviennent plus actifs la journée également (Ibbotson *et al.*, 2006).

1.3. Le stade de tacon

C'est sous la forme de tacon que le saumon passe la plus grande partie de sa vie en eau douce. Un des plus gros défis auquel il va devoir faire face est l'hivernation. En particulier dans les régions où les cours d'eau se couvrent de glace en hiver. Dans nos régions tempérées les conditions sont moins extrêmes mais selon les saisons il y a tout de même de grosses variations de leur environnement que ce soit au niveau de la température de l'eau ou du débit.

On peut donc imaginer qu'ils doivent s'adapter à la modification de ces conditions et parfois à la modification complète de leur micro-habitat. Il a par exemple été mis en évidence que les années où le débit du cours d'eau est plus élevé il y a une plus grande abondance des juvéniles de saumon. L'hypothèse principale pour expliquer cette variation est la plus grande diversité d'habitats que la rivière offre dans ces conditions de plus grand débit ainsi qu'une augmentation de la surface disponible (Cunjak *et al.*, 1998).

D'ailleurs, l'environnement dans lequel les tacons vivent leurs premières années a un impact sur leur reproduction à l'âge adulte. On observe notamment une variation inter-population concernant la taille et le nombre d'œufs pondus par les adultes. Une corrélation a ainsi pu être établie entre la taille des smolts et la taille ainsi que le nombre d'œufs que les individus pondent une fois adulte. La relation de causalité serait probablement liée aux possibilités de croissance qu'ils ont expérimentés dans leur rivière natale afin de donner le maximum de chance à leur descendance de survivre (Klemetsen *et al.*, 2003).

1.3.1. Les tacons sexuellement matures

Lors du cycle de vie classique du saumon atlantique nous avons vu qu'il se reproduit en rivière après une phase de croissance en mer. Néanmoins, certains saumons restent en rivière plus longtemps que ce cycle classique. Ces saumons, parfois appelés « matur parr », ont une croissance plus faible et donc une plus petite taille, en revanche ils développent leurs organes sexuels plus rapidement que les individus qui partent en mer. Leur stratégie est de se reproduire avant de migrer en mer où ils continueront leur croissance ou même sans jamais aller en mer (Hans et Gunnar, 1982 & Prince, 1998).

Le saumon atlantique est en effet une espèce pour laquelle on retrouve une très grande plasticité du point de vue de l'atteinte de la maturité sexuelle, en particulier chez les mâles. Une partie des individus terminent leur puberté au stade de tacons et sont capables de se reproduire (Ciani *et al.*, 2021). Ce phénomène existe chez les femelles également mais cela est plus rare et moins étudié (Baglinière et Maisse, 1985). D'ailleurs, le sexe ratio chez les poissons réalisant la smoltification est d'environ 60 femelles pour 40 mâles (Jonsson et Jonsson, 1993). Pour ces poissons la stratégie de reproduction est différente de celle mise en place chez les poissons qui reviennent de l'océan. En effet, ces « tacons matures » ne vont pas former des couples et défendre une femelle. Ils vont plutôt profiter du moment de ponte d'une femelle en couple pour aller déposer leur sperme sur les œufs, au même moment que le mâle du couple (Fleiming et Einum, 2010).

L'élément déterminant le choix de la stratégie de reproduction entre ces deux possibilités n'est pas entièrement élucidé. Cela pourrait être lié à l'existence d'individus sédentaires au sein d'une population migratrice, cette théorie est étayée par le fait qu'il y a des populations entières de saumons qui restent en eau douce toute leur vie (Thomaz *et al.*, 1997). Néanmoins, cela ne semble pas expliquer entièrement ce comportement étant donné que certaines études montrent que la majorité de ces poissons ont ensuite un cycle de vie tout à fait classique. C'est-à-dire qu'ils réalisent la smoltification, migrent vers la mer, grandissent puis reviennent en rivière pour se reproduire à nouveau (Baglinière et Maisse, 1985).

Deux autres hypothèses pourraient expliquer l'existence de cette stratégie reproductive. La première serait que cette stratégie existe afin d'assurer qu'un maximum d'œufs soient fécondés. En effet, si la reproduction ne s'effectue qu'entre les deux individus composant le couple il est probable qu'une partie des œufs pondus par la femelle ne soient pas fécondés. Le fait d'avoir un autre mâle qui dépose également sa semence augmente le pourcentage d'œufs fécondés (Thomaz *et al.*, 1997). La seconde hypothèse, émise par Myers *et al.*, (1986) est que la coexistence de deux stratégies distinctes de reproduction augmente les chances de survie à l'échelle de l'espèce. Ce phénomène est fréquent dans le monde animal et permet une plus grande adaptabilité à des conditions extérieures changeantes.

1.3.2. La mobilité des tacons

Pendant longtemps, les tacons ont été décrits comme peu mobiles, fidèles à un habitat fixe. Bien que la répartition des populations de tacons soit assez bien connue, obtenir des données sur le déplacement des individus en milieu naturel est une tâche plus ardue et moins documentée que le suivi des populations (Enders *et al.*, 2008). Armstrong *et al.* (1997) ont tout de même déjà observé la présence de trois profils de déplacement qui a été à nouveau mise en évidence en 2007 (Ovidio *et al.*, 2007). Une partie des individus ne se déplacent presque pas, d'autres se déplacent entre deux régions distinctes, tandis que d'autres encore se déplacent beaucoup plus, sans précision de la direction dans la première étude et vers l'amont de la rivière dans la seconde. La tendance à explorer de nouveaux habitats semble être liée à la

taille du poisson plutôt qu'au type d'habitat en lui-même. Cela pourrait également être lié au niveau de dominance de l'individu, à un trait de caractère individuel, mais cette explication est encore au stade d'hypothèse (Ovidio *et al.*, 2007).

Une autre étude a mis en évidence différents schémas de mobilité quotidien : stationnaires (poissons qui sont retrouvés en un seul endroit), errants (déplacement à l'échelle d'un tronçon d'une soixantaine de mètres), sédentaires (retrouvés entre quelques lieux, toujours les mêmes) et flotteurs (établis au sein d'un domaine dans lequel ils se déplacent régulièrement) (Roy *et al.*, 2013). Il semblerait que chaque poisson exprime les différents types de mobilité et que cela serait une réponse aux conditions extérieures, en particulier au débit, plutôt qu'un trait de caractère individuel. Durant ce suivi ils n'ont pas observé de différence selon la variation de température de l'eau, qui a varié de 6 à 14 °C durant le suivi.

Berland *et al.*, (2004) ont comparés la mobilité de deux groupes de tacons. Un groupe soumis à des conditions de débit variant naturellement et pouvant se déplacer librement dans la rivière et un groupe qui était restreint à une zone située en aval d'une station électrique et donc soumis à des débits d'eau variant de manière artificielle. Ils ont remarqué que la mobilité est beaucoup plus importante chez les poissons qui sont dans des conditions naturelles par rapport à ceux qui sont soumis à un débit plus variable et moins prévisible. Le groupe de tacons soumis au débit de la station électrique était restreint à une partie de rivière où certaines zones se retrouvent parfois à sec, une zone refuge toujours immergée était néanmoins disponible. L'étude a mis en évidence que les poissons en situation naturelle ne s'échouent jamais dans des zones de rivière qui se retrouvent à sec lorsque le débit d'eau diminue. D'une part, ils diminuent leurs mouvements lorsque le débit diminue et les augmentent lorsque le débit est plus important et d'autre part ils ont tous choisi un habitat qui est toujours immergé, y compris lorsque le débit de la rivière est au plus bas. Tandis que dans le groupe soumis aux variations artificielle cet équilibre est compromis. Ils investissent parfois un habitat qui se retrouve à sec dans les moments où la hauteur d'eau est la plus basse et il y a eu des poissons morts échoués au cours de l'étude. La modification artificielle des cours d'eau a donc un réel impact sur la survie des saumons et il est crucial de comprendre au mieux leurs besoins afin de préserver un habitat viable pour eux.

Actuellement nous sommes toujours soumis à des limites pratiques dans le choix du matériel de suivi des poissons. Comparativement aux suivis avec des marqueurs passifs ou semi-passifs (type RFID), les suivis par radio-télémetrie permettent un suivi sur de longues distances, à travers des habitats hétérogènes. Néanmoins ils sont limités à des smolts dont la taille est suffisante pour supporter l'émetteur (Ovidio *et al.*, 2007). Or la taille du poisson semble être un facteur important dans sa mobilité, il y a encore beaucoup de connaissances à acquérir sur les tacons les plus petits et il manque également des études sur un grand nombre d'individus.

1.4. Le smolt et la smoltification

Avant d'entamer la dévalaison, la migration de sa rivière natale vers la mer, le tacon subit une série de transformations, tant physiologiques, morphologiques que comportementales afin de devenir un smolt, c'est la smoltification. Cette métamorphose est une pré-adaptation à la vie en mer, elle se produit à la fin de l'hiver ou au début du printemps précédant la migration vers la mer. La métamorphose annonce les prémices indispensables à l'initiation du comportement de dévalaison (Heland et Dumas, 1994).

Alors que les tacons sont d'une couleur claire dans les tons de jaunes avec, comme chez tous les poissons, une certaine variabilité du patron de coloration selon leur habitat (Figure 2), les smolts acquièrent une couleur argentée adaptée à la vie océanique (Mc Cormick *et al.*, 1998).



Figure 2 : comparaison d'un tacon (en haut) et d'un smolt de saumon atlantique (en bas) (Mc Cormick *et al.*, 1998).

La couleur argentée typique des poissons marins est probablement une adaptation à la prédation du milieu pélagique. En effet, de nombreux animaux adoptent cette stratégie. Avoir le ventre clair permet de se confondre avec le ciel lorsqu'ils sont vus par en dessous et la partie supérieure du corps argentée permet de se confondre avec les nombreux reflets qu'il y a dans l'eau lorsqu'ils sont vus du dessus. Cependant, cette modification de coloration peut également être une adaptation à la vie dans un milieu hyper-osmotique. La couleur argentée est liée, entre autres, à des purines déposées au niveau de la peau du poisson. L'excrétion du nitrogène sous forme de purines consomme de l'eau, or dans le milieu océanique le challenge va être de maintenir l'eau à l'intérieur de l'organisme. Excréter ces purines au niveau de la peau permet de diminuer la consommation d'eau et donc d'en conserver plus facilement à l'intérieur du corps du poisson (Hoar, 1988).

Morphologiquement, outre la coloration qui est modifiée la forme générale est également différente et les smolts acquièrent une forme plus hydrodynamique que les tacons.

Physiologiquement de nombreuses adaptations sont nécessaires pour que l'organisme puisse supporter la modification de la pression osmotique entre l'eau douce et l'eau de mer (Figure 3).

La régulation ionique est l'élément principal à contrôler, cela se fait par différents biais. La régulation ionique est contrôlée principalement via les branchies, les reins et la vessie. Lors de la smoltification, on observe une modification à différents niveaux :

- Au niveau des branchies, il y a une augmentation de l'activité des pompes à Na^+/K^+ - ATPase. Les cellules excréant le sel deviennent plus actives et la tolérance au sel de l'organisme est ainsi augmentée (Tjomsmark *et al.*, 2009).
- La filtration rénale permet d'excréter une urine hypertonique, donc peu abondante mais très concentrée en sels afin de les excréter tout en économisant l'eau (Beyenbach, 1982).
- Au niveau de la paroi intestinale se trouvent des pompes à Na^+/K^+ -ATPase, de la même façon qu'au niveau des branchies, l'augmentation de leur activité modifie la perméabilité de l'intestin afin d'adapter l'excrétion et l'absorption de sels (Langdon et Thorpe, 1984).

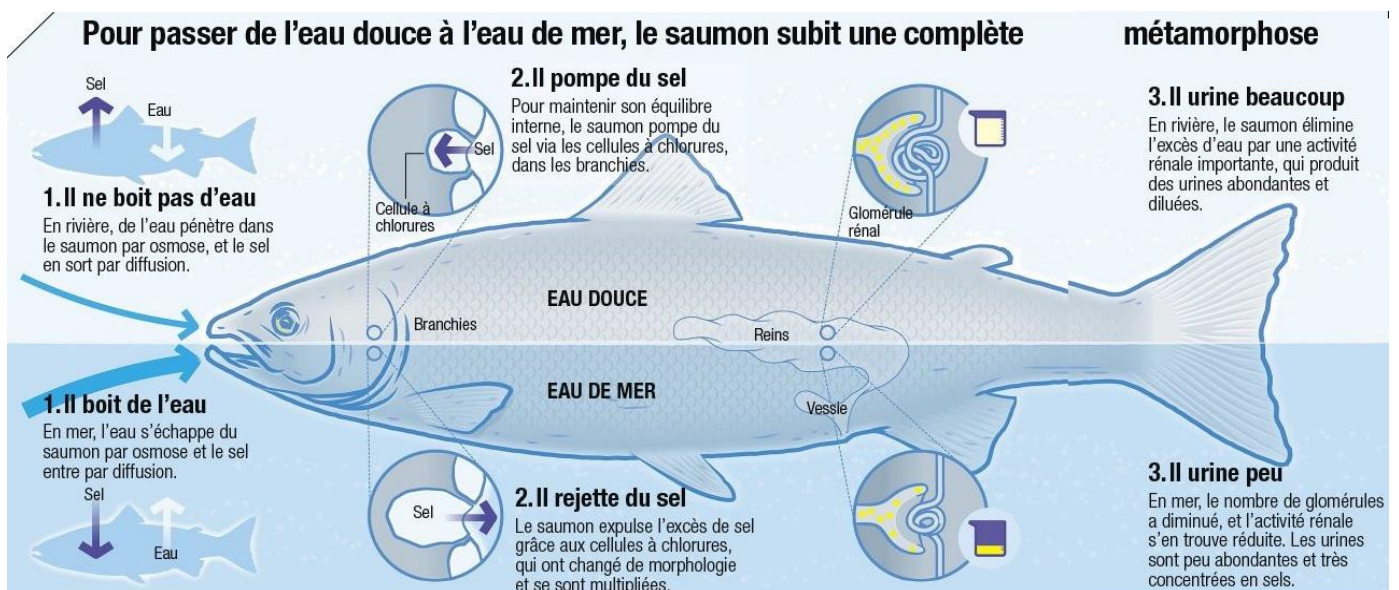


Figure 3 : Processus d'osmorégulation chez le saumon atlantique en eau douce et en mer (Sciences et vie)

Durant un certain temps, le smolt qui est encore en eau douce voit sa capacité de régulation ionique diminuée, s'il y reste plus de quelques semaines, il va se réadapter à la vie en eau douce, c'est la désmoltification. Un poisson qui aurait vécu ce changement devra attendre l'année suivante pour pouvoir à nouveau réaliser la smoltification et aller en mer (Lundqvist et Eriksson, 1985).

La vision du poisson se modifie également lors de cette métamorphose, les tacons sont sensibles aux rayons ultraviolets, les smolts perdent cette sensibilité et gagnent en sensibilité dans le spectre du bleu. Physiologiquement cela a été mis en évidence par la perte des cônes sensibles aux ultraviolets ainsi que par la modification des pigments pour aller de pigments dont la sensibilité est maximale dans le spectre du rouge (porphyropsine) vers un autre pigment qui est plus sensible aux teintes de bleus (la rhodopsine) (Dann *et al.*, 2003). Cette modification est également une adaptation à la vie en eau de mer dans laquelle les propriétés optiques sont différentes de celles retrouvées dans les rivières (Levine *et al.*, 1980).

Au niveau comportemental, ils perdent la rhéotaxie positive observée chez les tacons, c'est à dire une orientation contre le courant afin de ne pas se laisser entraîner vers l'aval. Lors de la smoltification, les poissons commencent à se positionner en direction de l'aval et lors de la dévalaison ils suivront le courant. Le comportement de territorialité et d'agressivité envers les congénères est également perdu afin de pouvoir former des bancs pour dévaler ensemble (McCormick *et al.*, 1998).

1.4.1. Les déclencheurs de la smoltification

Les éléments déclenchants la smoltification sont multiples. Le premier élément indispensable au déclenchement de la smoltification est la taille du poisson, en dessous d'une certaine taille il ne sera pas capable d'entamer sa métamorphose (Jonsson et Jonsson, 2011). Cette longueur critique est variable selon les populations et leur localisation. Pour donner un ordre d'idée de la longueur ainsi que de sa variabilité, dans différentes expériences, McCormick *et al.* (2007) ont mis en évidence une taille minimale variant de 8 à 12 centimètres.

Extérieurement au poisson, un des éléments principaux est l'allongement de la photopériode ainsi que l'augmentation de la température de l'eau au printemps (Jonsson et Jonsson, 2011). La modification de la photopériode va déclencher les réponses hormonales responsables de la smoltification, la température, quant à elle régule la période à laquelle ces modifications se produisent mais dans une mesure moindre (McCormick *et al.*, 2000).

1.4.2. Phénomène d'imprégnation

Afin de revenir dans la rivière où il est né le saumon passe par une phase d'imprégnation, il mémorise son lieu de naissance pour pouvoir le retrouver lorsqu'il viendra se reproduire. Cela est à prendre en compte dans le cadre de projet de réintroduction des poissons, si les juvéniles ne passent pas suffisamment de temps dans la rivière où l'on souhaite les réintroduire ils risqueraient de ne pas avoir pu s'imprégner de la rivière.

La reconnaissance du lieu passe principalement par des repères olfactifs, cette imprégnation olfactive peut être définie comme un apprentissage durant lequel des informations olfactives sont mémorisées afin d'être réutilisées plus tard dans la vie du poisson (Nevitt et Dittman, 2004). Comme tous les apprentissages qui s'opèrent au cours du développement, chez tous

les animaux, une période sensible est observée. Dans ce cas-ci l'imprégnation commence déjà au moment de la transformation du tacon vers le smolt mais la période sensible d'imprégnation a lieu entre 21 et 28 jours après le début de la smoltification (Morin *et al.*, 1989). Le système olfactif des smolts est d'ailleurs plus sensible et développé que celui des tacons (Bertmar, 1983). Des expériences ont été réalisées pour montrer que l'imprégnation peut être réalisée avec des odeurs artificielles et le lieu d'arrivée de la montaison peut être modifié en plaçant ces odeurs artificielles dans d'autres rivières que celle où l'imprégnation a eu lieu (Hasler et Scholz, 2012). Cela tend à confirmer la place prépondérante de l'olfaction dans l'orientation du saumon lors de sa migration reproductrice. Néanmoins, il semblerait que la mémorisation soit plus complexe que simplement l'odeur du lieu de naissance des juvéniles mais que différents endroits seraient mémorisés au fur et à mesure de la dévalaison et ce jusqu'à leur arrivée dans l'océan (Quinn *et al.*, 1989).

1.5. La dévalaison

Le phénomène de dévalaison fait partie de la seconde stratégie de reproduction de l'espèce *Salmo Salar*, celle où les poissons migrent en mer afin de continuer leur croissance. Cette migration a généralement lieu à partir de début mars et peut se produire jusqu'à début juin. Il semblerait que les smolts les plus âgés et les plus grands dévaleraient en début de saison migratoire (Ibbotson *et al.*, 2011).

En début de période migratoire la migration est majoritairement nocturne, ensuite il n'y a plus de distinction significative entre le jour et la nuit. D'après les observations d'Ibbotson *et al.* (2006) le seuil qui distingue ces deux périodes semble être la température de l'eau. En dessous de 12 °C la migration nocturne est préférée, au-delà il n'y a plus de différence significative.

1.5.1. Facteurs déclenchants la dévalaison

La métamorphose du tacon en smolt est l'élément précurseur indispensable à l'initiation de la dévalaison mais seul il est insuffisant à la déclencher. Différents éléments environnementaux régulent cette migration :

- La photopériode : constante d'une année à l'autre elle est prépondérante dans la smoltification et a donc un impact indirect dans le déclenchement de la dévalaison. En achevant la smoltification elle impacte la sensibilité des smolts à la température de l'eau et à l'intensité du débit du cours d'eau (Zydlewski *et al.*, 2014).
- La température de l'eau : les saumons sont ectothermes, c'est-à-dire qu'ils ne savent pas réguler leur température corporelle, elle est donc dépendante de leur milieu extérieur. La température de l'eau a un impact important sur les mécanismes internes du saumon. Notamment sur la vitesse de la réponse musculaire, qui est diminuée en cas de températures basses, ce qui entrave le comportement de fuite en cas de prédation (Moore *et al.*, 2013). La température modifie également la quantité de rhodopsine de la rétine du saumon et donc sa vision. Il voit mieux à faible luminosité lorsque les

températures sont faibles et son acuité visuelle en pleine lumière est améliorée lorsque les températures de l'eau sont plus élevées, ce qui correspond à une plus grande activité à la sortie de l'hivernation (Fraser *et al.*, 1993).

- Le débit du cours d'eau : l'augmentation du débit du cours d'eau stimule le départ de la migration. D'une part parce que les smolts combinent les nages actives et passives lors de la dévalaison, l'accélération de la vitesse de courant stimule en particulier la nage passive (Renardy *et al.*, 2020). Elle aide également les smolts à s'orienter en rhéotaxie négative, c'est-à-dire orienté dans le sens du courant et se déplaçant dans la direction du courant (Haro *et al.*, 1998).

Un modèle basé les conditions environnementales a été mis au point pour prédire le départ de la migration des smolts de saumon atlantique dans le bassin de la Meuse, sur l'Ourthe en particulier (Teichert *et al.*, 2020). D'après ce modèle les éléments principaux influençant l'initiation de la migration sont la température de l'eau, la photopériode et le débit de la rivière. Une modification artificielle d'un de ces éléments peut avoir un grand impact sur la survie des saumons effectuant la migration en entraînant un décalage entre le timing de la migration et la fenêtre optimale pour cette migration. Connaître précisément le timing de migration est un élément clef dans le soutien des populations ichtyologiques, puisque cela peut permettre de mettre en place des actions concrètes leur facilitant le passage comme par exemple un arrêt des turbines lors du pic migratoire.

1.5.2. Obstacles rencontrés lors de la dévalaison

La dévalaison est un phénomène durant lequel les saumons sont très vulnérables, ils quittent l'environnement relativement protégé dans lequel ils sont nés. Durant ce périple ils sont assez exposés à la prédation, notamment par les oiseaux piscivores ainsi que par d'autres poissons (Ibbotson *et al.*, 2011).

A ces dangers naturels, s'ajoutent des obstacles d'origine anthropique pouvant entraver leur migration. Ces obstacles ont largement contribué à la disparition des populations de saumon dans les rivières belges et actuellement ils impactent toujours négativement les projets de repeuplement.

La fragmentation des rivières causée par la construction de barrages, de voies navigables et par la présence d'ouvrages hydro-électriques a modifié radicalement l'environnement aquatique. Au point d'entraver l'accès, pour les espèces réalisant de grandes migrations, à des habitats adéquats et d'entraîner un déclin important des populations en limitant leur libre circulation (Ovidio *et al.*, 2017). La « connectivité écologique », c'est-à-dire les relations fonctionnelles entre les différents milieux d'un même écosystème, est un concept prépondérant dans les programmes de réintroduction d'espèces menacées ou disparues. Les rivières sont des écosystèmes très complexes et surtout très dynamiques. Il est important de comprendre l'impact de chaque variable sur l'ensemble de l'écosystème ainsi que les liens entre les nombreux habitats et micro-habitats composant ce système. Il apparait clairement qu'il est nécessaire

pour les espèces migratrices que la circulation soit la plus libre possible entre les différents habitats qu'ils utilisent au cours de leur vie (Fullerton *et al.*, 2010).

La présence des centrales hydro-électriques le long des routes de migrations est une problématique à part entière. Leur présence entraîne une dépense énergétique supplémentaire, des blessures et un taux de mortalité non négligeable pour les poissons qui ne savent pas toujours comment les traverser et tentent parfois de passer à travers les turbines. Des systèmes de contournement sont mis en place et il est indispensable de les étudier afin de les rendre le plus accessible et attractif possible aux poissons (Renardy *et al.* 2022).

La qualité physico-chimique de l'eau impacte également la survie de l'espèce, durant tout le cycle biologique bien sûr, la pollution peut altérer le développement des tacons et des smolts et menacer leur survie (Larinier et Travade, 2002). Mais également de façon plus précise durant la dévalaison. En effet, l'augmentation artificielle de la température de l'eau, notamment suite aux rejets des usines dans les rivières, peut provoquer une désmoltification en cours de migration et indirectement causer de la mortalité (Dierckx *et al.*, 2017).

Toutes ces difficultés rencontrées par les saumons sont à prendre en compte lors des programmes de réintroduction.

1.6. Programmes de réintroduction du saumon atlantique

Le Saumon atlantique est historiquement une espèce emblématique du bassin versant de la Meuse, très abondant il a pourtant été déclaré disparu de ces cours d'eau en 1935 (Philippart *et al.*, 2016 ; Prignon *et al.*, 1999). Sa disparition est liée, entre autres, à la fragmentation de son habitat, aux obstacles physiques entravant sa migration et à la pollution importante des cours d'eau. C'est une espèce utilisée comme bioindicateur des rivières, c'est parce qu'il a besoin d'une eau de bonne qualité, bien oxygénée, avec un courant rapide, d'une eau froide et d'un substrat non colmaté que sa présence donne une première indication générale sur la qualité de l'eau (Elliott et Elliott, 2010).

Depuis les années 1980, le projet « saumon 2000 » puis « Saumon Meuse » a pris place en Belgique avec pour objectif la réintroduction, entre autres espèces, du saumon atlantique dans des rivières où il était très abondant avant l'anthropisation de nos cours d'eau (Philippart *et al.*, 2022).

La Berwinne est une rivière où historiquement l'abondance du saumon était très forte et sa présence était vraiment emblématique dans la région. Lorsque la question de la réintroduction s'est posée il a fallu choisir avec soin les lieux dans lequel les repeuplements allaient prendre place. Suite à une étude de faisabilité, la Berwinne a été retenue, avec d'autres cours d'eau, comme rivière de réintroduction pour plusieurs de ses qualités (Ovidio et Philippart, 2007). Elle a une position stratégique pour la Wallonie. C'est en effet un des premiers cours d'eau potentiellement utilisable que le saumon rencontre en Wallonie lors de la remontée de la

Meuse (Ovidio et Philippart, 2007). C'est un cours d'eau avec peu de barrages ou autres obstacles infranchissables pour les poissons. D'importants aménagements ont été réalisés afin de restaurer une circulation la plus libre possible pour les poissons migrateurs (Benitez et Ovidio, 2022).

La qualité des eaux s'est beaucoup améliorée et la pollution a diminué suffisamment ces dernières années que pour que les saumons puissent y vivre, et ce notamment grâce à la mise en place de stations d'épurations le long du cours d'eau.

Réaliser un suivi RFID des tacons et smolts de saumons dans ce cours d'eau prend tout son sens puisque d'importants efforts de repeuplement y sont réalisés depuis plusieurs années. Le timing et les obstacles rencontrés lors de la dévalaison sur l'Ourthe et la Meuse ont été beaucoup explorés et de nombreuses solutions sont envisagées. Les données sur la Berwinne sont actuellement plus faibles, il serait intéressant de savoir si ce qui est applicable sur l'Ourthe l'est également dans la Berwinne ou si des différences significatives sont observées.

1.7. Question de recherche

Cette étude s'inscrit dans le cadre du projet Saumon – Meuse, un programme de réintroduction du saumon atlantique en Wallonie dirigé par le SPW-Service de la pêche et en soutien scientifique des Universités de Namur et de Liège.

L'objectif général de ce travail est d'acquérir des données fines sur la mobilité des juvéniles de saumon en distinguant deux stades du cycle biologique : les tacons et les smolts.

Dans la première partie du travail, l'objectif est d'obtenir (1) des données sur le profil de dévalaison des smolts de repeuplement dans la Berwinne, grâce à un suivi avec une antenne de détection RFID (Radio Frequency Identification) positionnée à Lixhe-Visé ; (2) de définir les variables environnementales qui impactent le départ de la dévalaison ; (3) de calculer le taux d'échappement lors de la dévalaison.

La deuxième partie de ce mémoire se concentre sur un suivi manuel en télémétrie RFID des tacons qui ne réalisent pas la dévalaison cette année. L'objectif de ce suivi est (4) d'obtenir des infos sur les micro-habitats exploités par les tacons ; (5) et d'établir un profil de déplacement des tacons au sein d'un radier ou entre les rades afin d'affiner nos connaissances sur leur mobilité durant ce stade plutôt sédentaire de leur vie.

2. Méthodologie

2.1. La Berwinne

La Berwinne (Figure 4) est une rivière située dans la région Liégeoise en Belgique, elle fait partie du bassin hydrographique de la Meuse aval, dont elle est un affluent direct. La Berwinne traverse les communes d'Aubel, Dalhem, Herve, Thimister-Clermont et Visé. Elle a une longueur totale de 25 km. Elle prend sa source à Thimister-Clermont et rejoint la Meuse à Lixhe (Benitez *et al.*, 2023). Quatre barrages y sont présents, de l'amont vers l'aval : Val-Dieu, Neuf-Chateau, Mortroux et Berneau. Sa température moyenne annuelle est d'environ 11°C avec des valeurs estivales atteignant 18°C et hivernales descendant jusqu'à 5°C. C'est une rivière avec un débit relativement faible, les moyennes mensuelles sont entre 0,2 et 4 m³/s. Néanmoins, des crues atteignant des valeurs dépassant 20 m³/s se produisent annuellement. Au niveau de la faune piscicole, c'est une rivière avec différentes zones théoriques, de l'amont vers l'aval on retrouve des zones à truites, ombres puis barbeaux (Ovidio et Philippart, 2007).

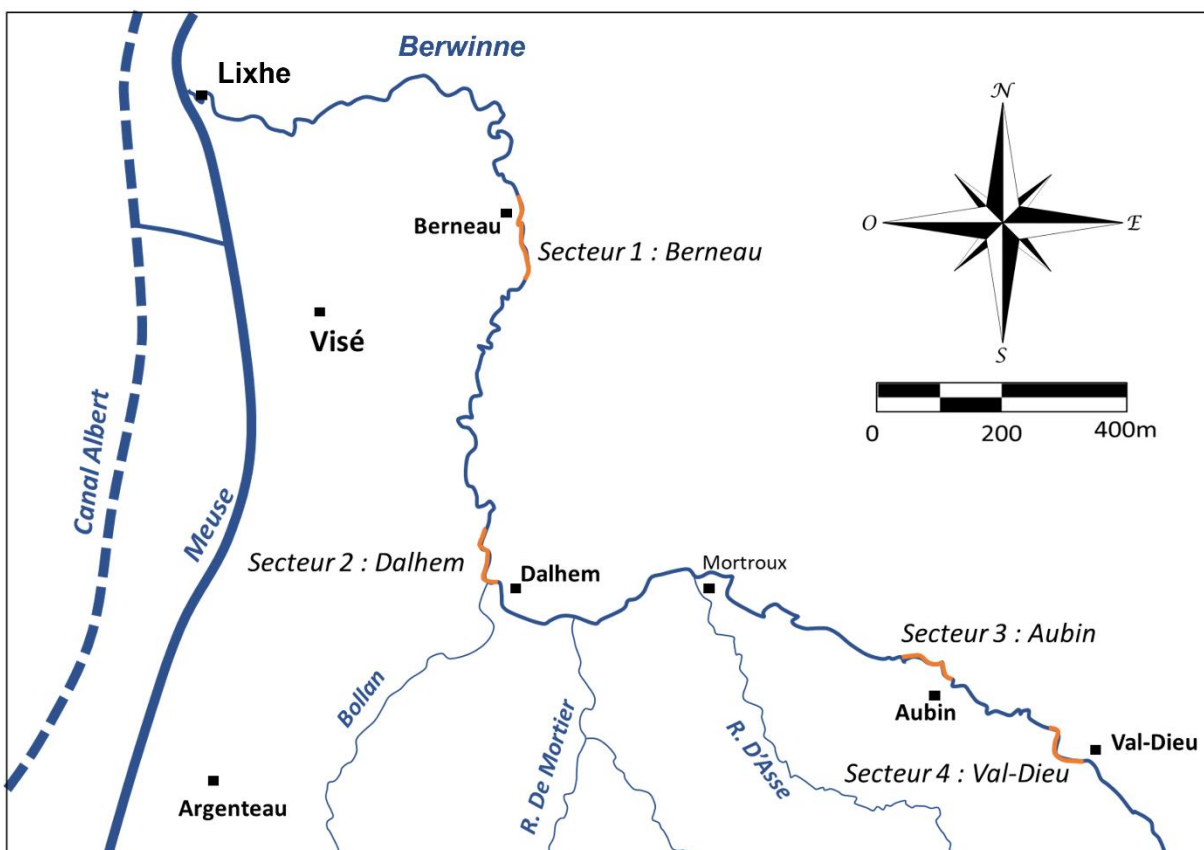


Figure 4 : La Berwinne, ses affluents principaux, les secteurs de l'étude et la localisation du barrage de Lixhe (Benitez *et al.*, 2023)

2.1.1. Définition des secteurs de l'étude

Les alevins et les smolts ont été déversés le long de la Berwinne en étant répartis sur quatre secteurs, numérotés de S1 à S4 (Figure 5). De l'aval vers l'amont il y a : Berneau, Dalhem, Aubin-Neufchâteau et Val-Dieu. Ils sont situés respectivement à 6,4 km, 10,6 km, 16,5 km et 18,4 km de la confluence de la Berwinne avec la Meuse.

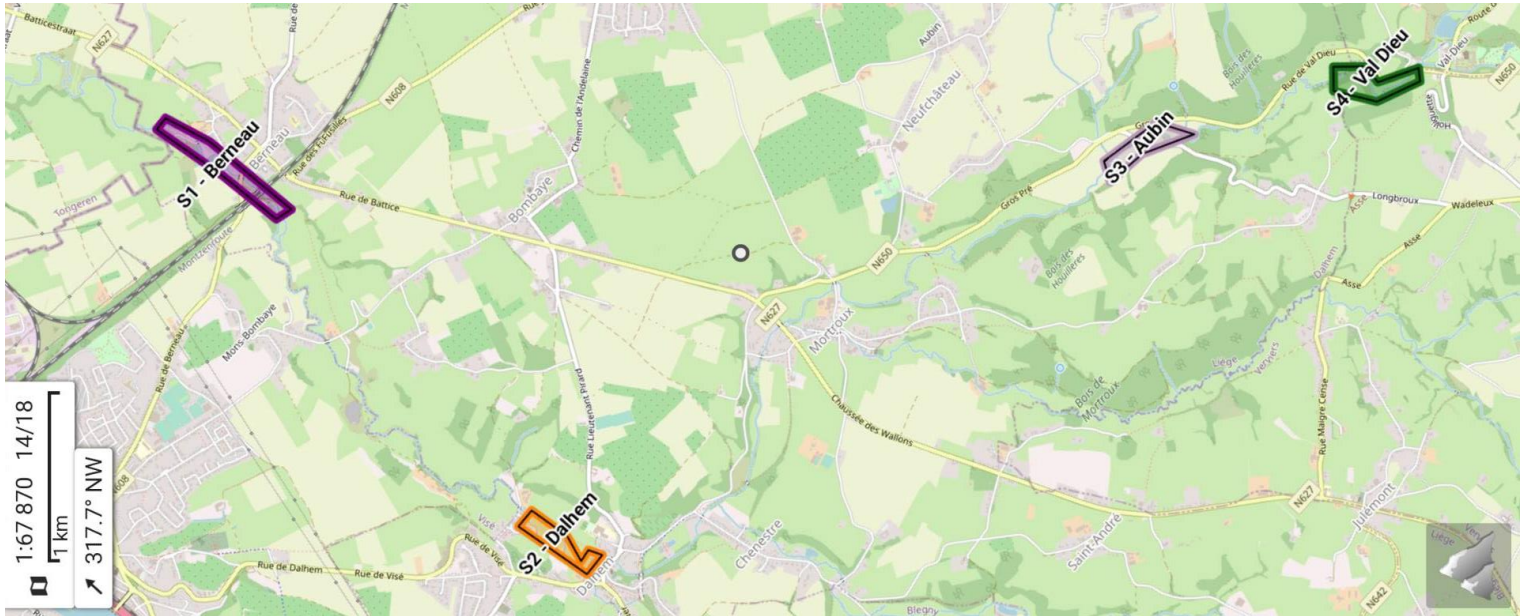


Figure 5 : Localisation des 4 secteurs d'étude de la Berwinne

Chaque secteur est composé de plusieurs radiers, il y en a 15 dans le secteur 1, 14 dans le secteur 2, 22 dans le secteur 3 et 14 dans le secteur 4 (Figure 6). Les 4 secteurs ont une longueur respective de 855 m, 655 m, 805 m et 605 m.

C'est dans le secteur 1 que nous avons choisi de réaliser le suivi manuel des tacons. Pister dans le secteur le plus en aval augmente nos chances de retrouver des tacons ou des smolts qui proviendraient des secteurs situés en amont et qui seraient soit en cours de migration, soit qui auraient effectués une pré-migration en allant en aval de leur secteur de déversement. Les radiers sont numérotés de 1 à 15, de l'amont vers l'aval du secteur (Figure 6).



Figure 6 : Localisation des radiers au sein des 4 secteurs composant la zone d'étude

2.2. Provenance des poissons

Les poissons utilisés dans cette étude proviennent de la pisciculture d'Erezée (CosMos) et sont issus de la souche Loire Allier. Ils sont nés durant l'année 2022. Un premier lot de poissons, nommé dans ce travail « LOT 1 – pêche », a été déversé dans la Berwinne en avril 2022 lorsque les individus étaient au stade d'alevin à vésicule résorbée. Le deuxième lot, nommé « LOT 2 – déversement », déversé en avril 2023, était composé d'individus au stade de smolts prêts à dévaler.

2.2.1 . Déversement des alevins

En avril 2022, 62 541 alevins ont été déversés dans la Berwinne. Ils ont été répartis sur les quatre secteurs de l'étude de la façon suivante :

Tableau 1 : déversement des alevins dans la Berwinne au cours de l'année 2022

Secteur	Berneau	Dalhem	Aubin-Neufchâteau	Val-Dieu
Date de déversement	19/04/2022	19/04/2022	15/04/2022	11/04/2022
Nombre d'individus	15747	15604	15153	16037
Nombre de radiers de déversement	5	5	6	5
Distance entre l'aval du secteur et l'antenne de Lixhe (Km)	6,4	10,6	16,5	18,4

Les alevins ont été déversés au stade d'alevin à vésicule résorbée, avec un poids moyen de 2,20 g (Figure 7). Ils ont été répartis en différents sacs et chaque sac a été déversé sur 2 à 3 radiers. Le nombre minimum d'individus dans un sac était de 1253, le maximum de 3989, avec une moyenne de 2978 individus par sacs.



Figure 7 : Alevin à vésicule résorbée déversé dans la Berwinne

Dans le courant du mois de mars 2023, des pêches électriques ont été réalisées dans les quatre secteurs, dans le but de retrouver les alevins déversés en avril 2022. Les pêches électriques ont eu lieu aux dates suivantes : le 2 mars 2023 pour le secteur 1, le 3 mars 2023 sur le secteur 2, le 21 mars 2023 sur le secteur 3 et le 23 mars 2023 sur le secteur 4. Lors des différentes pêches électriques, les tacons et les smolts capturés ont été marqués sur l'ensemble des quatre secteurs. Au total 20 smolts ont été marqués, et constituent le « LOT 1 – pêche ». 11 d'entre eux ont été marqués sur le secteur 1, 9 sur le secteur 2. Pour les secteurs 3 et 4 il n'y a eu aucun smolt capturé, seulement des tacons.

Lors des pêches, 104 tacons ont été retrouvés et marqués, 41 tacons ont été marqués sur le secteur 1, 19 sur le secteur 2, 29 sur le secteur 3 et 15 sur le secteur 4. C'est également de ces pêches que proviennent les tacons utilisés pour la réalisation du suivi manuel via la méthode de télémétrie RFID manuelle.

2.2.2. Déversement des smolts

200 smolts ont été déversés le 7 avril 2023 dans la Berwinne. Ils ont été répartis équitablement parmi les quatre secteurs définis ci-dessus. 50 smolts ont été déversés par secteur, sur un seul radier par secteur, directement en amont du premier radier de chaque secteur. Ces smolts déversés forment le « LOT 2 – déversement ».

3.2.3. Marquages des tacons et des smolts

Afin de pouvoir être identifiés individuellement les tacons et les smolts ont été marqués, via la méthode de télémétrie (RFID). Deux pit-TAG de tailles différentes ont été utilisées selon la taille et le poids du poisson. La plus petite mesure 12 mm pour un poids de 0,1 g, elle est utilisée pour des poissons faisant une taille maximale de 120 mm. La plus grande mesure 23 mm pour un poids de 0,6 g, et a été choisie pour les poissons d'une taille supérieure à 120 mm. En effet, afin de ne pas entraver les capacités de nage et la survie du poisson, le poids du marqueur ne doit pas dépasser 2% du poids total du poisson (Ovidio et Philippart, 2002). Les marques RFID ne sont pas équipées de batteries et ont donc une durée de vie illimitée. C'est le lecteur qui envoie de l'énergie à la marque pour la stimuler à transmettre son code individuel. Lors du marquage les poissons sont anesthésiés à l'aide de 0,3ml/l de Phénoxy-éthanol. Une incision de maximum 3 mm est réalisée entre les nageoires pelviennes et anales, la marque est insérée dans la cavité intra-péritonéale. Aucun point de suture n'est nécessaire. Les poissons sont ensuite placés dans une bassine jusqu'à ce qu'ils aient récupéré de l'opération avant d'être relâché dans la rivière.



Figure 8 : Mesure d'un smolt et représentation d'un pit-TAG de 23 mm

Avant d'être équipés d'un transpondeur RFID, les poissons du « LOT 1 – pêche », ont été capturés lors d'une pêche électrique. Les poissons du « LOT 2 – déversement » ont, eux, été marqués juste avant leur déversement, le 7 avril 2023.



Figure 9 : Illustration d'une pêche électrique réalisée dans le cadre des projets de repeuplement du saumon atlantique dans le bassin versant de la Meuse

2.3. Récolte de données

2.3.1. Suivi automatique : la dévalaison des smolts

Le suivi automatique est réalisé avec une antenne de détection RFID placée au niveau de Lixhe, juste avant la confluence de la Berwinne avec la Meuse (Figure 10). Cette antenne est connectée à une station automatique qui enregistre chaque détection d'un pit-TAG. La station enregistre la date et l'heure de passage, ainsi que le nombre de détections du pit-TAG. L'antenne fonctionne en permanence et les données enregistrées sont relevées deux fois par semaine.



Figure 10 : Antenne de détection RFID de Lixhe

Grâce aux détections enregistrées, nous pouvons calculer différentes métriques comportementales :

- Le taux d'échappement (%) : le pourcentage d'individus qui dévalent et qui sont enregistrés par l'antenne automatique par rapport au nombre d'individus présents dans la rivière.
- La vitesse de progression ($m.s^{-1}$) : est calculée en fonction de la distance parcourue entre le lieu de déversement et la première détection du smolt à l'antenne de Lixhe et du temps nécessaire au smolt. Cette vitesse ne peut être calculée que pour les smolts du « LOT 2 – déversement », en effet pour les smolts du « LOT 1 – pêche » nous n'avons pas de donnée quant au moment de l'initiation de leur dévalaison.

Nous allons également confronter le modèle de prédiction de la dévalaison des smolts de saumon, qui a été développé pour la migration des smolts dans l'Ourthe par Teichert *et al.* (2020), avec les données que nous aurons récoltées dans la Berwinne afin de voir si ce modèle est applicable à des cours d'eau avec des caractéristiques de débit plus faible que l'Ourthe.

2.3.2. Suivi manuel : les tacons

Le suivi manuel est réalisé du 29 mars 2023 au 2 juin 2023 à raison de deux suivis par semaine. Pour chaque journée de suivi, deux passages sont réalisés sur le secteur, un le matin et un l'après-midi. Deux personnes sont mobilisées, une dans l'eau qui scanne la rivière, l'autre reste sur la rive et consigne les informations relevées.

Ce suivi manuel est réalisé avec une antenne de la marque « Oregon », elle est reliée à une station de détection et à une batterie portable placées dans un sac à dos (Figure 11). Selon l'orientation du pit-TAG par rapport à l'antenne, le champ de détection de l'antenne varie de 15 à 50 cm et permet donc d'avoir une idée très précise de la localisation du tacon identifié.



Figure 11 : A. antenne Oregon (www.oregonrfid.com) B. Suivi RFID manuel dans la Berwinne

Lors du suivi sur le terrain, pour chaque tacon détecté par l'antenne, le **numéro du pit-TAG RFID** a été relevé par une transmission bluetooth ; les **coordonnées GPS** avec l'application « Alpine Quest » ; la **profondeur** de l'endroit précis où le poisson a été identifié a été mesurée grâce à une graduation de l'antenne de détection tous les 10 centimètres ; ainsi que le **type de substrats** : végétaux, sable, graviers ou galets.

Les types de **faciès d'écoulement** sont également notés, ils ont été définis sur base de la description faite par Malavoi et Souchon (2002) (Figure 12).

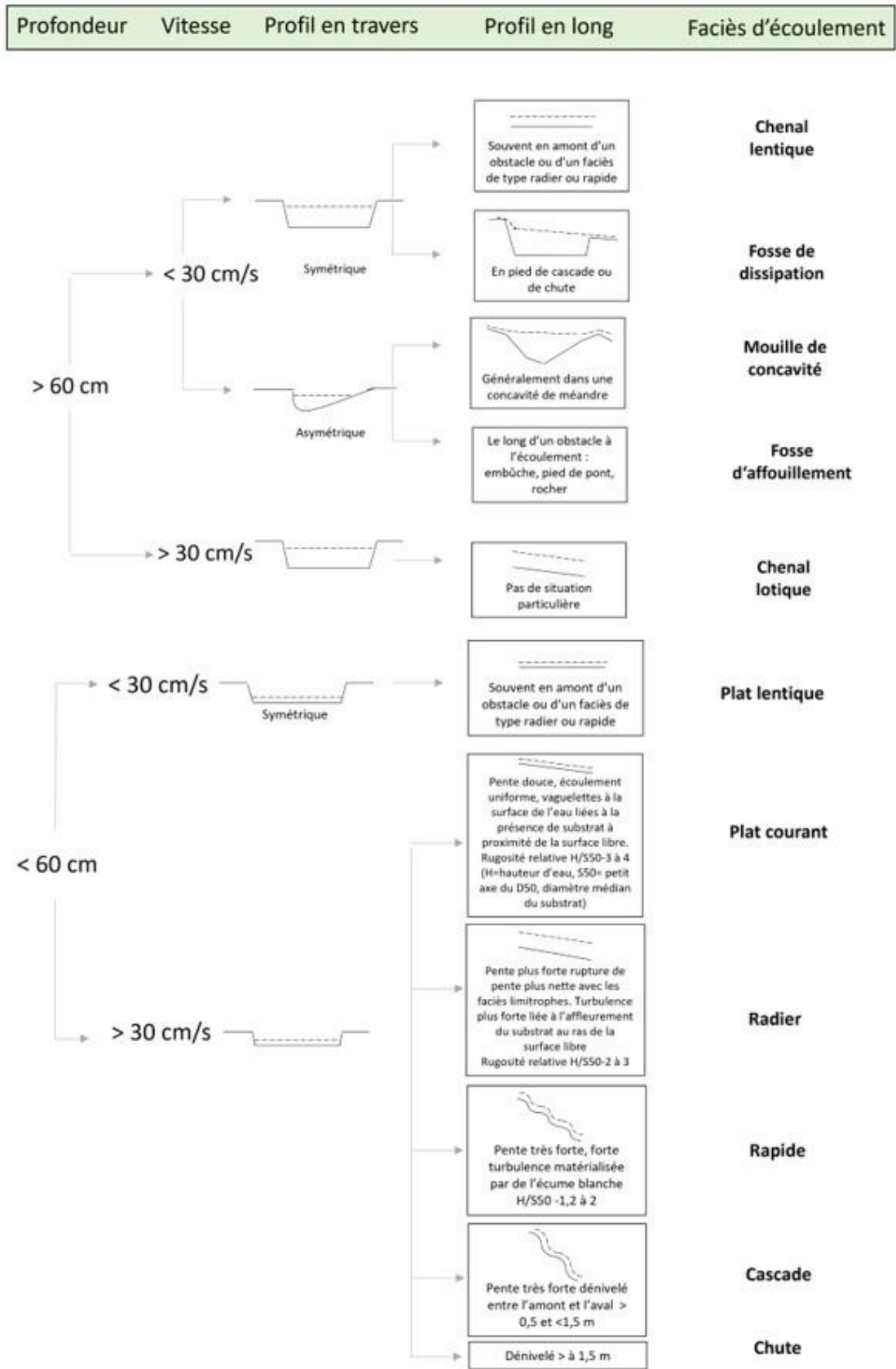


Figure 12 : Clé de détermination simplifiée des faciès d'écoulement, réalisée d'après Malavoi et Souchon

En plus de ces profils, il y a la **coulée** définie comme une accélération du débit de manière asymétrique dans la largeur de la rivière, faisant par exemple suite à un obstacle.

En plus de ces paramètres, le **débit** de la Berwinne a été relevé pour chaque jour de suivi sur le site hydrométrie de la région wallonne, en tenant compte de la station de détection « Dalhem L6390 » dont les coordonnées GPS sont les suivantes : 50.71953°N 5.72295°E.

La **température** de l'eau est suivie quotidiennement avec un récepteur situé dans la Berwinne. Pour chaque tacon différentes données sont mesurées et calculées.

- Le nombre de détections par tacon.
- La distance parcourue entre le point de déversement, c'est-à-dire l'endroit où il a été pêché lors de la pêche électrique de marquage et puis où il a été remis après le marquage, et le point où il a été détecté pour la première fois lors du suivi manuel.
- Le domaine vital utilisé par le tacon lors des deux mois de suivi réalisés, c'est la distance linéaire entre le point le plus en amont et le point le plus en aval auxquels le tacon a été détecté. Le point de déversement n'est pas pris en compte dans ce calcul.
- La distance maximale parcourue par un tacon entre deux détections consécutives.
- La distance totale parcourue : l'addition de toutes les distances parcourues entre deux détections, sans tenir compte de la distance entre le point de déversement et la première détection.
- La distance nette : la distance parcourue entre deux détections.

2.4. Analyse des données et tests statistiques

Pour l'analyse du suivi automatique de la dévalaison des smolts, réalisé à l'antenne de Lixhe, nous avons observés différents éléments. Tant pour les smolts du « LOT 1 – pêche » que pour ceux du « LOT 2 – déversement » le taux d'échappement est calculé. Nous allons ensuite comparer le taux d'échappement selon le secteur de provenance des smolts avec un test de χ^2 afin de voir si une différence significative se marque entre les 4 secteurs. Les caractéristiques morphologiques des smolts (taille et poids) qui ont été détectés à l'antenne sont comparées avec celles de ceux qui n'ont pas été détectés grâce au t-test de Student afin de voir si ces caractéristiques ont une influence sur la réussite de la dévalaison et éventuellement sur le taux de survie. Le test T univarié est utilisé pour comparer les caractéristiques morphologiques des smolts du « LOT 1 – pêche » par rapport aux caractéristiques des smolts du « LOT 2 – déversement ». Les dates de détection des smolts sont mises en relation avec des données de température et de débit de la Berwinne pour pouvoir mettre en évidence un lien entre le départ de la dévalaison et les conditions environnementales. Grâce au test χ^2 nous allons comparer les heures de passages des smolts avec l'hypothèse d'une distribution aléatoire dans le but de mettre en évidence une périodicité nycthémérale.

La vitesse de progression des smolts, quant à elle, va nous permettre de comparer, avec le test de Kruskal-Wallis et le test de Dunn, les vitesses des smolts provenant de secteurs différents. Une corrélation de Spearman est réalisée pour mettre en avant un effet du débit, de la température, du poids ou de la taille avec la vitesse de dévalaison.

Enfin, le modèle de prédiction de la temporalité de la dévalaison des smolts va être confronté aux données que nous avons obtenues.

En ce qui concerne le suivi manuel des tacons, nous avons d'abord calculé le pourcentage de tacons retrouvés et régulièrement pistés sur le total des tacons marqués ainsi que le nombre moyen de détections de chaque tacon. Ensuite, nous nous intéressons à leur répartition globale au sein du secteur, au nombre de radiers investis et au nombre de tacons par radiers. Le déplacement médian de l'ensemble des tacons est mesuré ainsi que les déplacements minimums et maximums. Pour l'ensemble des tacons nous avons calculé la surface du domaine vital qu'ils ont investi ainsi que les distances parcourues entre deux détections et la distance totale de chaque tacon.

Pour les tacons pour lesquels nous comptabilisons plus de 10 détections un test d'hypothèse non-paramétrique, le test de Kruskal-Wallis, est réalisé afin de tester l'existence d'une différence significative dans leurs déplacements respectifs.

Pour terminer nous nous intéressons à la répartition des tacons au sein de leur environnement le test de χ^2 est utilisé afin d'évaluer si leur répartition dans les différents faciès d'écoulement et dans les différentes profondeurs est aléatoire ou directement reliée à l'environnement. Leur répartition selon la granulométrie est également observée et mise en relation avec le type de substrat disponible au sein du secteur 1.

3. Résultats

3.1. Suivi automatique - Dévalaison des smolts

3.1.1. Taux d'échappement de la dévalaison

Les premiers smolts du « LOT 1 – pêche » ont été détectés à Lixhe, les 6 et 7 mars 2023. Ces jours correspondent aux jours précédents un pic de débit élevé, avec des valeurs atteignant $22,4 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ le 9 mars. Du 9 au 17 mars l'antenne était inefficente suite à une augmentation du débit de la Berwinne supérieur à $20 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, il n'y a donc pas eu de détections ces jours-là. Les smolts du « LOT 2 – déversement » ont été déversés le 7 avril 2023, et les premières détections à l'antenne de Lixhe ont eu lieu le 8 avril. Ils ont dévalé directement après une probable période d'adaptation à leur nouvel environnement (Figure 13).

La période de dévalaison a lieu au printemps, dès le début du mois de mars, jusque fin avril. Parmi les 20 smolts du « LOT 1 – pêche », 13 ont été détectés à Lixhe, 6 en provenance du secteur 1 et 7 en provenance du secteur 2. Le taux d'échappement est de 65% sur les deux secteurs réunis (54,5% pour le secteur 1 et 77,7% sur le secteur 2). Il n'y a pas de différence significative entre les deux secteurs (test de χ^2 , p-valeur = 0,62). En ce qui concerne les 200 smolts du « LOT 2 – Déversement », 105 ont été détectés à Lixhe. Il y a donc un taux d'échappement de 52,5% pour l'ensemble des quatre secteurs. Il n'y a pas de différence significative du taux d'échappement entre les groupes de smolts « LOT 1 – pêche » et « LOT 2 – déversement » (test de χ^2 , p-valeur = 0,57).

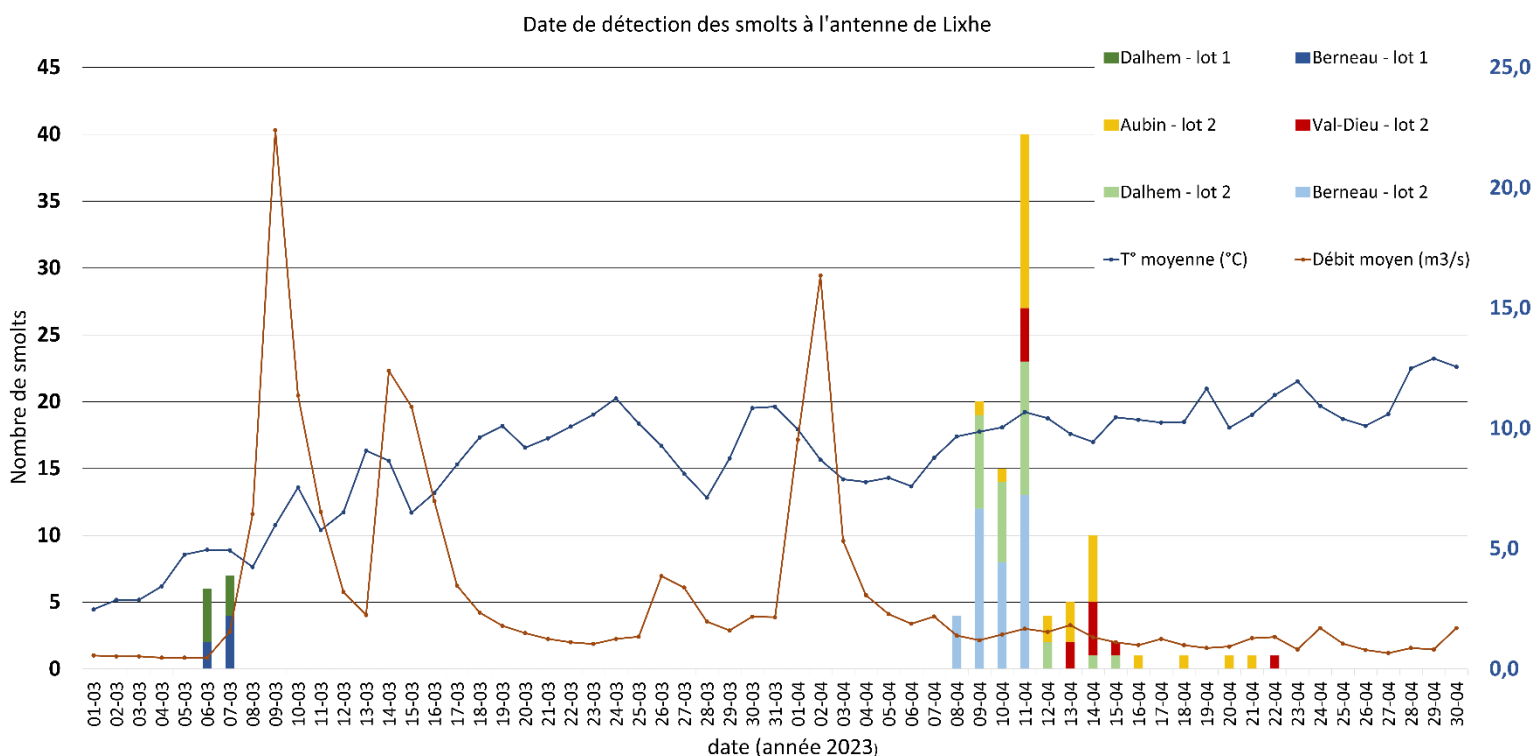


Figure 13 : Date de détections des smolts à l'antenne de Lixhe en différenciant les lot 1 et 2 ainsi que les 4 secteurs de provenance des smolts. Evolution du débit et de la température de la Berwinne durant la période du 1 mars au 30 avril 2023.

Au sein du « LOT 2 – déversement », si l'on différencie chaque secteur ; pour le secteur 1, 74% des smolts déversés ont été détectés à l'antenne de Lixhe ; pour le secteur 2, 54% ; pour le secteur 3, 58% ; et pour le secteur 4, 24%. Une comparaison du taux d'échappement entre les différents secteurs donne une différence significative (test de χ^2 , p-valeur < 0,05) pour le secteur 4 avec les 3 autres secteurs. Le taux d'échappement des 3 autres secteurs n'est pas significativement différent (test de χ^2 , p-valeur > 0,05). En ce qui concerne leurs caractéristiques morphologiques (taille et poids), il n'y a pas de différence significative entre les smolts ayant été détectés à Lixhe et les smolts n'ayant pas été détectés (Tableau 2). En effet, la taille moyenne des smolts détectés est de 134,7 mm pour le Lot 1 et de 139,92 mm pour le Lot 2. Tandis que la taille moyenne pour les smolts non détectés est de 134,1 mm pour le Lot 1 et de 139,94 mm pour le Lot 2 (Test T Student, p-valeur = 0,9855 pour le lot 1 et p-valeur = 0,9825 pour le lot 2). Pour le poids, la valeur moyenne des smolts détectés est de 22,4 g pour le lot 1 et de 29,49 g pour le lot 2. Alors que pour les smolts non détectés à Lixhe les valeurs sont de 21,3 g pour le lot 1 et de 30,85 g pour le lot 2 (test T Student, p-valeur = 0,9825 pour le lot 1 et p-valeur = 0,9955 pour le lot 2).

En revanche, les smolts provenant de la pisciculture et ayant été déversés dans la rivière au stade de smolts sont d'une taille et d'un poids supérieurs aux poissons ayant grandi dans le milieu naturel (test T univarié, p-valeur = 9.335^{-13} pour la taille et une p-valeur < 2.2^{-16} pour le poids).

Tableau 2 : comparaison des caractéristiques morphologiques des smolts ayant été détectés à Lixhe avec les smolts n'ayant pas été détectés à Lixhe

	Smolts détectés à Lixhe	Non détectés
LOT 1 - pêche		
N =	13	7
Taille moyenne (mm) / Poids moyen (g)	134,7/ 22,4	134,1 / 21,3
LOT 2 - déversement		
N =	105	95
Taille moyenne (mm) / poids moyen (g)	139,92 / 29,49	139,94 / 30,85

3.1.2. Rythme nycthéral de la migration

Le 6 mars 2023, lors de la migration des smolts du « LOT 1 – pêche », le crépuscule nautique c'est-à-dire le moment où le disque solaire est 12° sous l'horizon, était à 6h06 et à 19h43. Le 7 mars 2023, lors des premières détections des smolts du « LOT 2 – déversement » il était à 5h51 et à 21h40. La migration est entièrement nocturne pour les smolts du « LOT 1 – pêche ».

Pour les smolts du « LOT 2 – déversement » : 1% a été détecté à l’aube, 14,3% le jour, 19% au crépuscule et 65,7% la nuit (Figure 14). Seuls 16 individus, c’est-à-dire 13,5% du total des deux groupes de smolts, ont été détectés à l’antenne entre 5h et 19h (aube et journée réunies). Tandis que 86,5% des individus ont été détectés à l’antenne entre 20h et 4h. La périodicité de migration diffère de manière significative par rapport à une distribution aléatoire (test de χ^2 , p-valeur < 0,001).

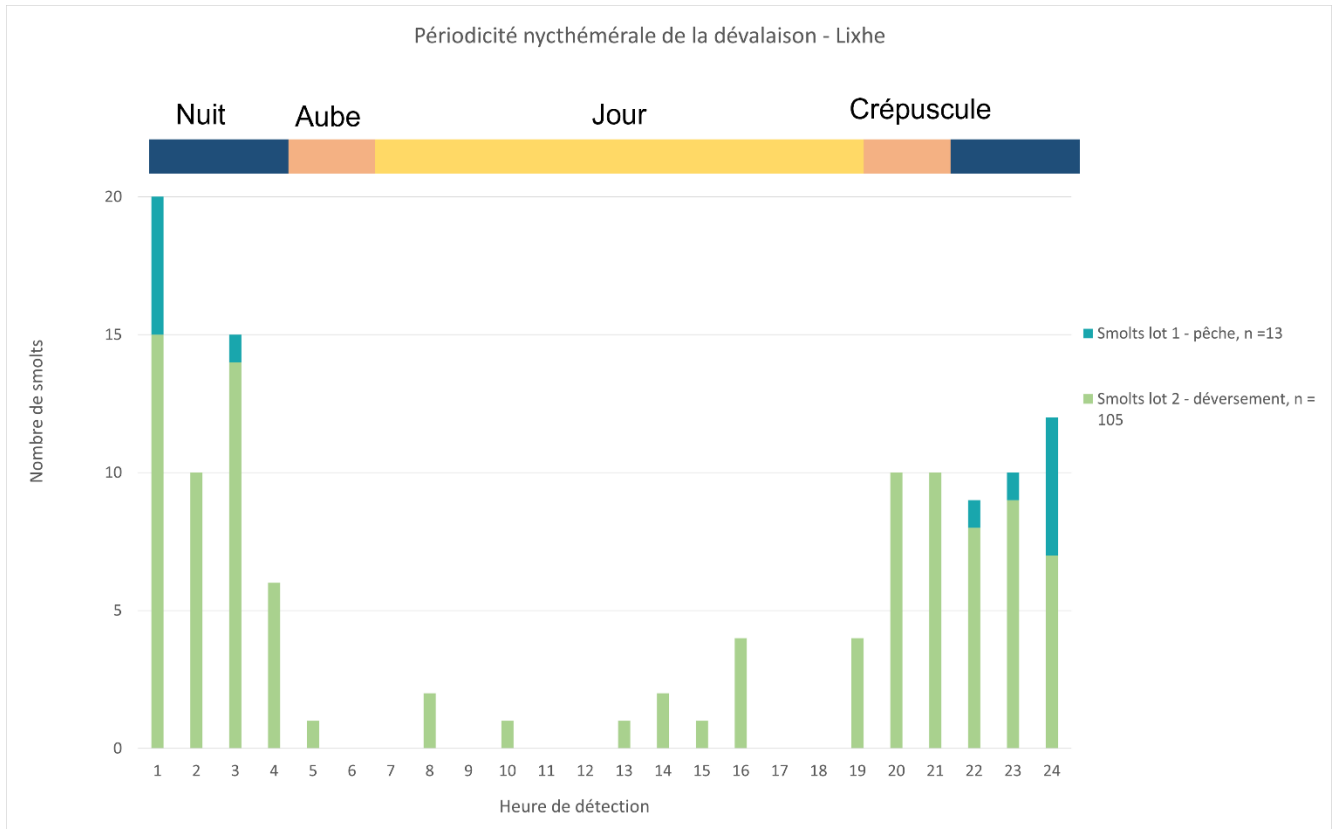


Figure 14 : périodicité nyctémérale de la dévalaison des smolts de saumon atlantique lors de la dévalaison dans la Berwinne en 2023

3.1.3. Vitesse de dévalaison pour les smolts du « LOT 2 – déversement »

En distinguant les smolts selon leur secteur de déversement, nous obtenons une vitesse médiane de $0,02 \text{ m.s}^{-1}$ pour le secteur 1 ; $0,033 \text{ m.s}^{-1}$ pour le secteur 2 ; $0,032 \text{ m.s}^{-1}$ pour le secteur 3 et $0,04 \text{ m.s}^{-1}$ pour le secteur 4 (Figure 15). La distance parcourue entre le lieu de déversement et l’antenne de Lixhe est respectivement de 5675 m, 9845 m, 15735 m et 17675 m. La vitesse de dévalaison des smolts varie de manière significative entre les différents secteurs (test de Kruskal-Wallis, p-valeur = 0,002) avec une vitesse plus faible pour le secteur 1 par rapport aux 3 autres secteurs (test de Dunn, toutes les p < 0,05).

Le test de Spearman indique qu’il y a une corrélation entre la vitesse de dévalaison et le débit de la rivière (p-valeur = 0,015) ainsi qu’entre la vitesse de dévalaison et la température de la rivière (p-valeur < 0,001). Pour le poids et la taille des smolts il n’y a pas de corrélation avec la vitesse de dévalaison (p-valeur > 0,08).

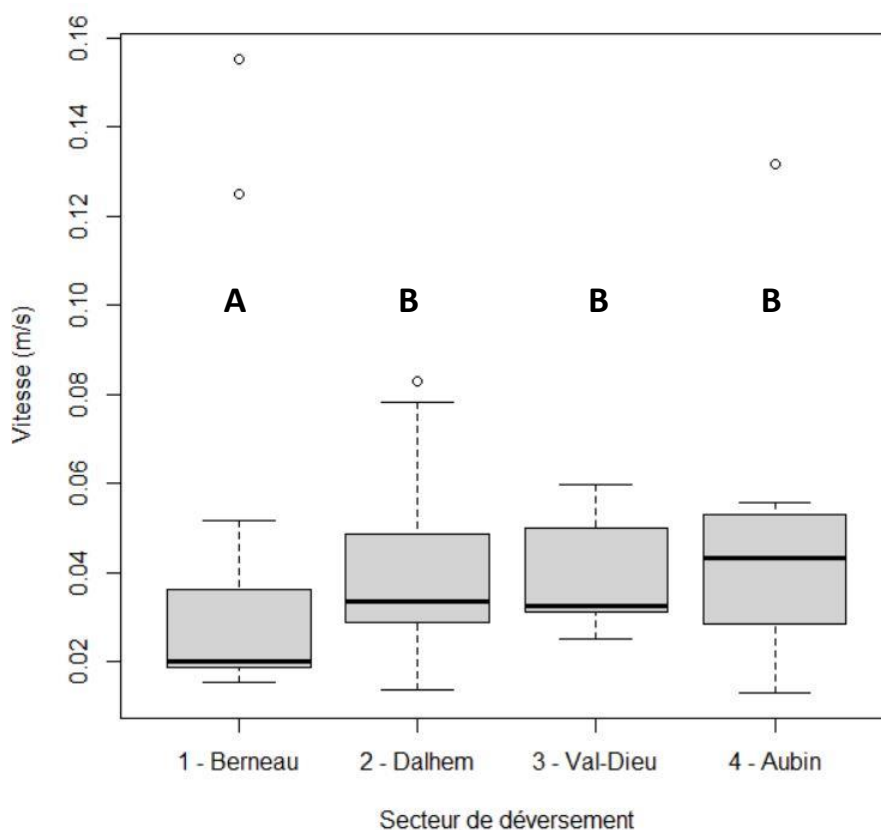


Figure 15 : vitesse médiane de la dévalaison des smolts du « LOT 2 – déversement » selon leur secteur d'origine

3.2. Modèle de prédiction du pic de dévalaison des smolts dans l'Ourthe

D'après les prédictions du modèle de dévalaison développé pour l'Ourthe, le pic de dévalaison (= dévalaison de 10% à 90% des smolts) devrait avoir lieu entre le 22 mars et le 25 avril (Figure 16).

Nos observations de terrains montrent une dévalaison qui a lieu début mars (dès le 6 mars) pour les smolts du « LOT 1 – pêche » qui étaient présents dans le milieu depuis plus d'un an. D'après le modèle, le 6 mars 2023, seul 5% de la dévalaison aurait lieu. Ce lot de smolts a dévalé de manière anticipée par rapport aux prédictions du modèle. Les smolts du « LOT 2 – déversement » ont quant à eux dévalé dès leur déversement le 7 avril 2023, ce qui correspond aux prédictions du modèle. Le modèle prédit que le taux de la migration passe de 22% le 8 avril à 85% le 22 avril 2023.

La réalisation d'une régression linéaire pour obtenir le taux de prédiction du modèle nous donne $R^2 = 0,98$. Ce coefficient de corrélation nous indique donc une très forte corrélation positive entre les prédictions du modèle et les observations de terrain. Lorsqu'on sépare les deux lots de smolts pour les comparer aux prédictions, on obtient par contre une différence significative : $R^2 = 0,14$ pour le « LOT 1 – pêche » et $R^2 = 0,91$ pour le « LOT 2 – déversement ».

Comparaison du modèle de l'Ourthe avec la dévalaison observée dans la Berwinne en 2023

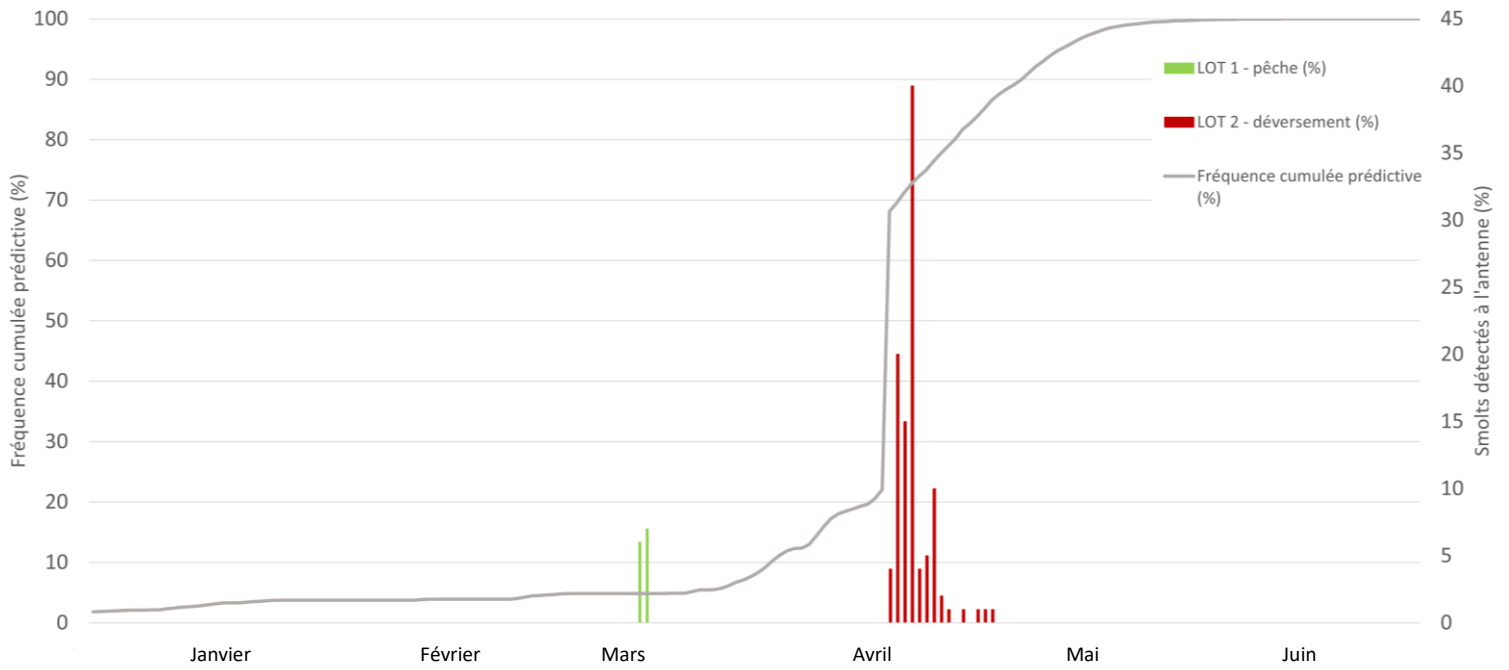


Figure 16 : Comparaison du modèle de prédiction de la dévalaison des smolts dans établi pour l'Ourthe avec nos observations de la période de dévalaison dans la Berwinne pour le printemps 2023

3.3. Suivi manuel - Tacons

Au cours des 17 sessions de pistages, 29 tacons ont été localisés, ce qui fait un total de 70,73% des tacons retrouvés parmi les tacons qui ont été pêchés et marqués sur le secteur 1. Ils sont répartis sur le secteur 1, entre les radiers 5 et 15 (Figure 17 A). Sur les 29 tacons retrouvés, 5 tacons ont été identifiés comme morts ou ayant perdu leur pit-TAG et 24 ont été régulièrement pistés. Sur les 15 radiers du secteur (Figure 17 B), 8 radiers ont été investis par les tacons marqués, en moyenne il y a 3 tacons par radier investi, le minimum étant de 1 tacon et le maximum de 5.



Figure 17 : A. répartition globale des tacons sur le S1 au cours des différentes sessions de pistages. B. répartition des radiers 5 à 15 sur le S1

Si nous nous intéressons à la mobilité individuelle des tacons, à partir du point zéro, c'est-à-dire le point où ils ont été pêchés et déversés après avoir été marqués, les tacons se sont déplacés de 0 à 457 mètres avec une distance médiane de 10,5 m (Tableau 3).

Parmi les 24 tacons régulièrement pistés, 12 ont changé de radier par rapport au point zéro, c'est-à-dire le radier où ils ont été capturés et déversés après le marquage. Une fois réinstallés

sur un radier, le nombre moyen de détections par individu est de 15,7 avec un nombre de détections minimum de 2 et un maximum de 30. Les tacons se sont très peu déplacés durant les deux mois de pistage manuel. À partir de nos détections, ils sont globalement restés sur le même radier où ils ont réalisé des déplacements de quelques mètres au sein du radier même. Néanmoins, nous observons une variabilité entre les individus. Ils ont investi un domaine vital allant de 0 à 136 m, avec une valeur médiane de 19,5 m. La distance maximale parcourue entre deux détections consécutives varie de 0 à 78 m, avec une valeur médiane de 16 m. La distance totale parcourue, quant à elle évolue de 0 à 433 m, sa valeur médiane est de 71 m.

Tableau 3 : Informations générales sur les sessions de pistages RFID manuelle : nombre de détections par tacons, distances parcourues à partir du déversement et durant toute la période de pistage

Numéro d'identification du poisson	Nbr. de détections	Distance entre le point de déversement et la 1 ^{ière} détection	Domaine vital (m)	Distance max entre deux détections consécutives (m)	Distance totale parcourue hors point zéro (m)	
00	28	103	136	78	433	
03	21	0	24	13	59	
13	25	70	15	14	148	
16		450		5		TAG perdue/ poisson mort
19	26	47	33	23	161	
20	15	8	16	11	47	
31	2	4	7	7	7	
32	11	13	19	18	104	
33		8				TAG perdue/ poisson mort
40		70				TAG perdue/ poisson mort
42	5	3	21	21	49	
44	11	5	11	14	51	
45	8	3	13	9	19	
49	11	16	30	26	81	
50	24	0	36	26	182	
56	9	221	0	0	0	
59	7	14	4	14	20	
62	28	4	13	25	86	
64		2	9		15	TAG perdue/ poisson mort
65	15	285	10	8	28	
69	4	29	14	14	35	
73	17	2	26	19	78	
80		457				TAG perdue/ poisson mort
87	15	0	20	11	64	
88	23	14	26	28	120	
91	20	207	46	42	195	
92	19	0	25	25	132	
93	4	0	11	11	24	
95	30	253	29	22	203	

Nous avons analysé plus en détails le déplacement des 16 tacons pour lesquels nous avons obtenus plus de 10 localisations au cours des différents pistages (Figure 18). La distance nette parcourue par ces tacons varie de manière significative entre les individus (test de KW, $\chi^2 = 34$, $df = 15$, p -valeur = 0,003).

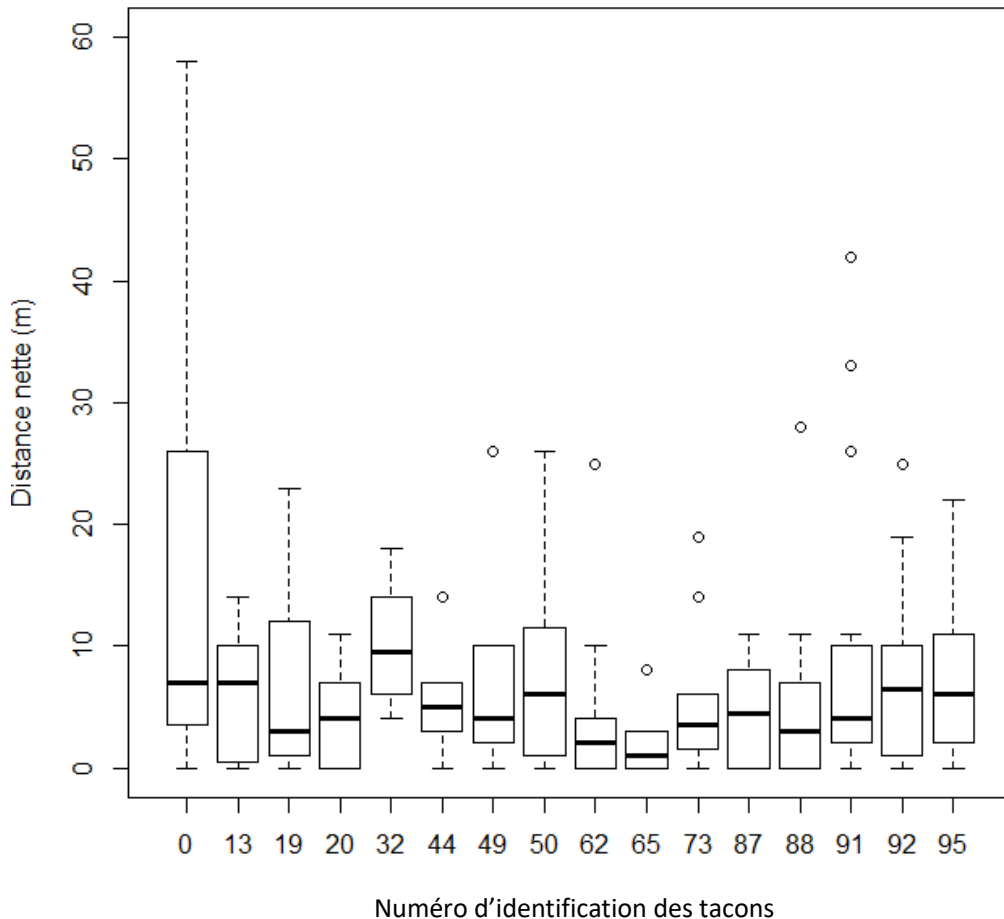


Figure 18 : déplacement net de chaque tacon pour lequel nous avons obtenus au minimum 10 identifications au cours des 2 mois de pistage

Les tacons investissent préférentiellement les lieux de la rivière où la vitesse d'écoulement est élevée, nous les avons retrouvés presque exclusivement dans les trois faciès d'écoulements suivants : plat courant (43%), coulée (28%) et radier (28%) (Figure 19). La répartition des tacons au sein des différents faciès d'écoulement diffère de manière significative par rapport à une distribution aléatoire (test de $\chi^2 = 27,258$, p -valeur < 0,01).

Au niveau de la profondeur, ils exploitent les milieux peu profonds, dès 10 cm de profondeur, jusqu'à une profondeur de 50 cm. La comparaison de cette distribution avec une distribution aléatoire est significativement différente (test de $\chi^2 = 18,324$, p -valeur < 0,001). Moins de 10% des localisations ont été réalisées à une profondeur supérieure à 50 cm et 50% ont eu lieu dans un milieu dont la profondeur varie entre 21 et 40 cm.

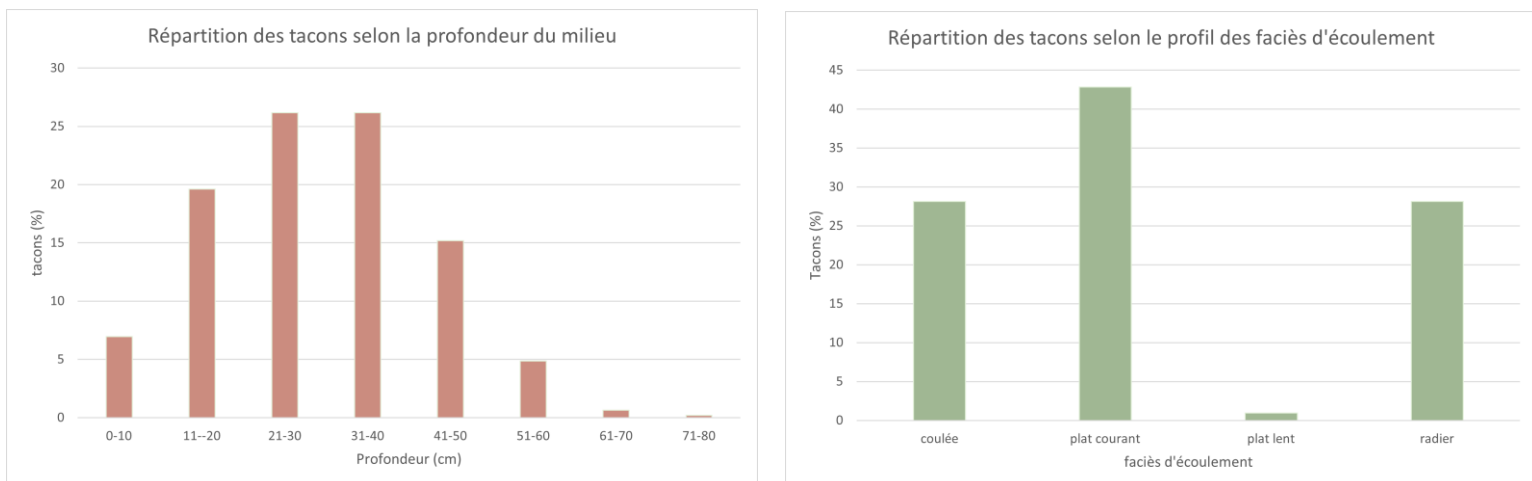


Figure 19 : répartition des tacons (en %) dans le milieu selon la profondeur et le faciès d'écoulement

Les tacons ont été localisés à plus de 95% dans des milieux avec une granulométrie variant entre 32 et 64 mm, ce qui est le milieu majoritaire disponible sur le secteur 1 (Figure 20). Les localisations dans d'autres milieux (5%) concernaient des tacons cachés dans des racines ou branchages, sans distinction entre ces deux milieux.

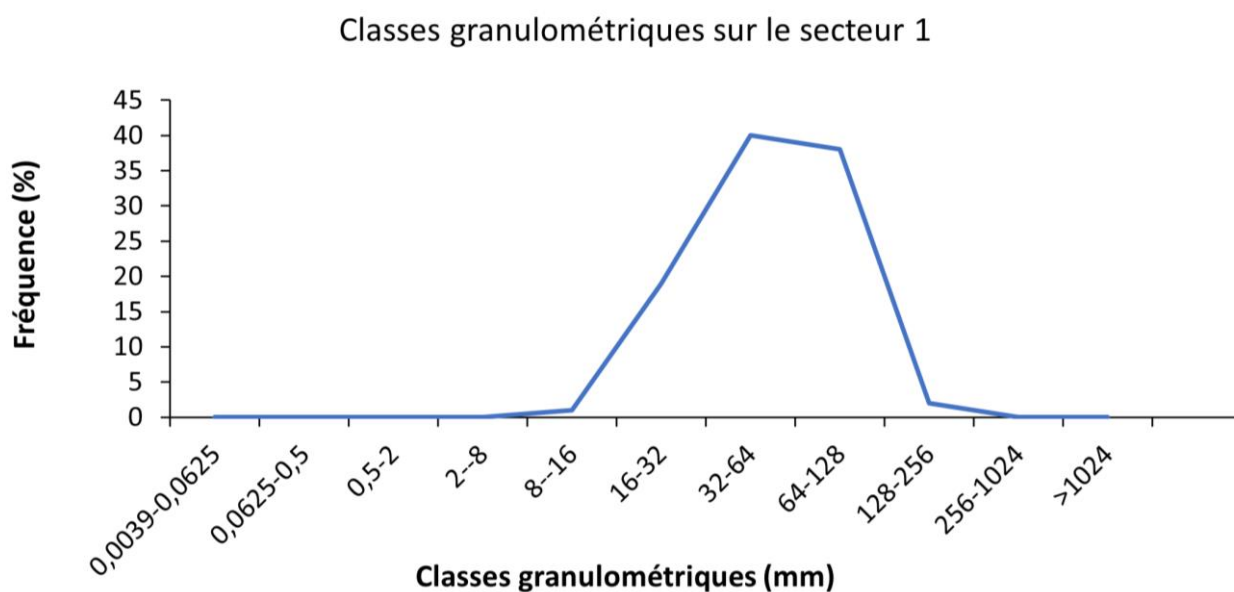


Figure 20 : répartition du substrat disponible selon la granulométrie au sein du secteur 1

4. Discussion

4.1. Méthodes utilisées

Pour le suivi de la dévalaison des smolts, l'utilisation d'une antenne RFID fixe est adaptée pour réaliser des mesures du taux d'échappement, pour calculer la vitesse de dévalaison ainsi que pour connaître précisément le timing de la migration. La récolte parallèle des données de débit et de température de la rivière nous permet d'accroître nos connaissances sur la relation entre les données environnementales et le comportement migratoire des smolts.

Les méthodes de marquage avec les pit-TAG n'affectent pas le comportement de nage, la survie ou le comportement migratoire des smolts. Cela notamment grâce au respect de la règle du maintien d'un rapport poids du pit-TAG/poids du smolt inférieur à 2% (Ovidio *et al.*, 2017). L'utilisation de pit-TAG de différentes tailles permet de suivre des smolts encore assez jeunes et même des tacons.

Quelques points d'améliorations ont été mis en évidence durant cette étude et pourront être pris en compte pour des recherches ultérieures. L'antenne de détection installée à Lixhe a été hors service du 9 au 17 mars, suite à une augmentation du débit de la Berwinne supérieure à $20 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Cela entraîne une perte de données difficiles à estimer, que nous ne pouvons pour autant pas négliger. D'autant plus que l'augmentation de débit est un élément important dans le déclenchement de la dévalaison (Renardy *et al.*, 2020 ; Zydlewski *et al.*, 2014). Il serait donc vraiment intéressant de trouver une façon de permettre les détections lorsque la rivière est en crue, bien que cela soit compliqué avec la détection RFID, au vu de la faible distance de détection des pit-TAG. Dans le risque de sous-estimer le nombre de smolts qui passent l'antenne, une autre limitation est à prendre en compte. L'antenne ne détecte qu'un seul pit-TAG à la fois, si deux smolts ou plus passent exactement en même temps il est possible de n'avoir l'information que sur l'un d'entre eux. Cette problématique est inhérente à l'utilisation de la détection RFID, il est donc difficile de la résoudre. Doubler les boucles de détection permettrait de doubler les chances de détecter deux smolts qui passent simultanément néanmoins cela ne garantirait pas entièrement de détecter l'ensemble des poissons pour autant. Multiplier les systèmes de détection le long du parcours de la dévalaison pourrait permettre d'avoir une vision plus large du parcours de la migration et diminuerait le risque de manquer un individu suite à un passage simultané. Toutefois, cela serait onéreux et l'installation d'une antenne requerrait un accès à l'électricité, ce qui n'est pas toujours aisé à avoir le long des cours d'eau. Il existe également la télémétrie radio fixe qui peut s'utiliser avec des antennes aériennes, néanmoins la limite d'utilisation de cette technologie est le poids des poissons qui doit être d'au minimum 40 g pour les plus petits émetteurs (Benitez *et al.*, 2016).

En ce qui concerne le suivi manuel des tacons sur le secteur 1 de la Berwinne, la méthode utilisée était tout à fait innovante dans le suivi des tacons. Elle avait en revanche, déjà été utilisée dans le suivi d'anguilles (Lasne *et al.*, 2020). L'antenne mobile se révèle adaptée à la détection des tacons, malgré le fait qu'ils soient plus mobiles que les anguilles, nous avons la

crainte que l'antenne ne les fasse fuir et rende leur détection difficile. La détection de 70% des tacons qui ont été marqués sur le secteur en fait une méthode dont l'utilisation pourra être réitérée. Le champ de détection de l'antenne d'un maximum de 50 cm permet de localiser très précisément les tacons et d'avoir des données fines sur leur localisation. De plus, le fait de pouvoir suivre des poissons très petits est un énorme avantage que peu de méthodes offrent. Les habitudes des tacons ne faisant pas encore consensus dans le monde scientifique, cette technologie est prometteuse pour de futures études.

Cette méthode a néanmoins des limites qu'il faut connaître. Lorsque le débit de la rivière est trop élevé il est très difficile voire impossible pour un examinateur de marcher dans l'eau. Cela peut entraîner des périodes plus ou moins longues avec une récolte de données entravée voire empêchée. La méthode est chronophage et sensible à l'expertise de l'examineur qui la pratique. Dans notre suivi, pour chaque journée de suivi, deux personnes étaient mobilisées 2 fois 3h pour scanner ce secteur, d'une longueur de 855 m et composé de 15 radiers. Pour un suivi sur une plus longue distance la méthode exige beaucoup de moyens humains et financiers.

En revanche, combiner cette méthode avec une antenne de détection fixe permet d'avoir une bonne vision d'ensemble des populations de juvéniles de saumon atlantique présentes sur la rivière ainsi que de leur migration.

4.2. Stratégies de vie du saumon atlantique

Tout comme évoqué dans la littérature, nos observations semblent confirmer qu'il y a dans la Berwinne l'existence de deux stratégies de reproduction chez les saumons : ceux qui migrent pour croître en mer et ceux qui deviennent sexuellement matures en étant toujours au stade de tacon (Ciani *et al.*, 2021 ; Fleiming et Einum, 2010). Nous avons observé qu'une partie de la population a réalisé la smoltification et la dévalaison, tandis qu'une autre partie est restée au stade de tacon. Les tacons sont restés dans la rivière au moins jusque début juin, période à laquelle la récolte de données dans le cadre de cette étude a pris fin. En effet, lors des pêches électriques de mars 2023, un total de 20 smolts (11 sur le secteur 1 et 9 sur le secteur 2) et de 104 tacons (respectivement du secteur 1 à 4 : 41, 19, 29 et 15 tacons) ont été pêchés et marqués sur l'ensemble des 4 secteurs.

L'absence totale de smolts sur les secteurs 3 et 4 s'explique probablement parce que les pêches électriques y ont eu lieu les 21 et 23 mars 2023. C'est-à-dire après l'augmentation importante de débit sur la Berwinne, durant laquelle les smolts des secteurs 1 et 2 ont été détectés à Lixhe. S'il y avait des smolts sur les secteurs 3 et 4, il est très probable qu'ils aient dévalés à la même période que ceux des secteurs 1 et 2 et n'aient donc pas été recensés lors des pêches électriques qui étaient plus tardives sur ces 2 secteurs. En effet, parmi les facteurs qui déclenchent la dévalaison (tels que la smoltification, l'augmentation de la photopériode et de la température de l'eau ou l'augmentation du débit) l'augmentation du débit est un des éléments prédominants, notamment par la stimulation de la nage passive qui est utilisée par

les smolts en combinaison à une nage active pour dévaler (Mc Cormick, 2013 ; Renardy *et al.*, 2020).

Nous ne pouvons pas affirmer dans le cadre de cette étude que la présence conjointe de smolts et de tacons parmi un groupe de poissons du même âge soit liée à la coexistence de deux stratégies de reproduction différentes. Il est tout à fait possible que certains saumons soient matures plus tôt que d'autres (Stefansson *et al.*, 2008). En effet la smoltification a généralement lieu après 1 à 3 années passées en rivière, mais des cas de poissons plus âgés sont parfois rencontrés comme par exemple avec des smolts âgés de 8 ans qui ont été identifiés à de hautes latitudes d'une rivière canadienne (Klemetsen *et al.*, 2003). Cette variation dépend en partie des conditions environnementales, des différentes populations de saumon mais également des individus en eux-mêmes (Klemetsen *et al.*, 2003). D'ailleurs, parmi les tacons matures sexuellement, l'année suivant cette reproduction, certains restent tacons tandis que d'autres réalisent la smoltification et dévalent vers la mer pour poursuivre leur croissance (Baglinière et Maise, 1985). Pour aller plus loin sur ce thème, réaliser un suivi des tacons au moment des périodes de reproduction pour voir s'ils sont matures sexuellement pourrait permettre d'étayer ou non l'hypothèse de la présence de deux stratégies de reproduction distinctes parmi la population de saumons dans la Berwinne.

4.3. Suivi automatique des smolts

4.3.1. Période de smoltification

D'après nos observations, la smoltification des juvéniles de saumon atlantique présents dans la Berwinne a lieu à la fin de l'hiver et au début du printemps, nous ne pouvons pas la dater exactement mais nous pouvons affirmer que pour les poissons qui ont dévalé cette année, la smoltification était entamée voire terminée lors des pêches électriques des 2 et 3 mars 2023. Ce qui corrobore les données récoltées dans la littérature à propos du déclenchement de la smoltification, elle a lieu fin de l'hiver ou début du printemps (Jonsson et Jonsson, 2011 ; Dingle, 2004). En effet, l'allongement de la photopériode combinée à l'augmentation de la température qui débute au printemps stimulent la production de mélatonine qui interagit avec le système neuroendocrinien, ce qui déclenche les mécanismes de la smoltification (Nissembaum, 2021). Nous pouvons émettre l'hypothèse que les juvéniles qui n'avaient pas encore commencé leur smoltification, qui étaient donc toujours des tacons aux dates des pêches électriques ne l'ont pas réalisée cette année. Ils n'ont en tout cas pas été détectés à l'antenne de Lixhe et pour une partie d'entre eux, ils ont été détectés régulièrement sur le secteur 1 lors du suivi manuel.

4.3.2. Taux d'échappement

Dans le cadre de cette étude, 13 smolts sur les 20 smolts du « LOT 1 – pêche » ont été détectés à Lixhe, ce qui représente un taux d'échappement de 65% pour les deux secteurs réunis, sans différence significative entre les deux secteurs. Sur les 200 smolts du « LOT 2 – déversement »,

105 ont été détectés à Lixhe, il y a donc un taux d'échappement de 52,5%. Avec une différence significative pour le secteur 4 par rapport aux 3 autres secteurs. Le taux d'échappement y est significativement plus faible.

Dans les rivières sans obstacle, le taux d'échappement varie selon la distance, allant de 78% pour une distance de 14 km (Urke *et al.*, 2013) à 59% pour une distance supérieure à 45 km (Lothian *et al.*, 2018). D'après une étude de Lerquet *et al.* 2021, sur la dévalaison des smolts de saumon atlantique dans le bassin de la Meuse, le franchissement du site de Lixhe a été réalisé par 47% des smolts. Une autre étude réalisée dans le bassin versant de la Meuse, qui étudie l'impact d'une succession de barrières physiques sur la dévalaison a mis en évidence un taux d'échappement de 48%, sur une distance de 18,9 km et avec le passage de 14 obstacles (Renardy *et al.*, 2022). Avec ou sans obstacle, sur de courtes distances, la différence n'est pas significative avec les valeurs de 52,5% et de 65% que nous obtenons pour une distance allant de 6,4 à 18,4 km. En revanche, lorsque les distances augmentent le taux de survie des smolts semblent diminuer drastiquement. Une étude sur une distance de plus de 100 km avec le passage de 7 barrières à la migration a par exemple obtenu un taux de survie de 18 % (Newton *et al.*, 2019). Sur une distance de 230 km, une étude réalisée dans la Meuse a mis en évidence un taux de survie de seulement 3% (Brevé *et al.*, 2014). Lors de cette étude, les chercheurs ont mis en évidence le fait que la mortalité varie fortement selon le tronçon de rivière. Dans la partie de la Rour libre d'obstacles et plutôt préservée des impacts anthropiques le taux de mortalité est de 10 à 25% ; au niveau de la confluence entre la Rour et la Meuse il monte à 44-45% ; il est de 46 à 49% pour la partie de la rivière endiguée et atteint jusqu'à 90 % dans l'estuaire de la Meuse avec la mer du Nord (Brevé *et al.*, 2014).

Les valeurs de notre étude, en particulier pour le « LOT 1 – pêche » peuvent sous-estimer le nombre de smolts qui a dévalé puisque d'une part l'antenne était non fonctionnelle entre le 9 mars et le 17 mars 2023 et que les smolts ont été détectés à partir du 6 mars 2023. D'autre part, il est toujours possible que deux smolts soient passés simultanément au niveau de l'antenne et qu'un des deux n'ait pas été détecté. Lorsque le débit et la hauteur d'eau de la rivière augmentent il est également possible que certains smolts soient passés en dehors des boucles de détection et n'aient pas été détectés par l'antenne. Néanmoins, nos valeurs sont cohérentes avec les valeurs observées pour le « LOT 2 – déversement » nous pouvons donc tout de même raisonnablement penser que les données obtenues sont assez fidèles à la réalité.

Pour les smolts provenant de pisciculture, le timing du déversement est un élément crucial dans le taux de survie. En effet, la fenêtre optimale de migration, c'est-à-dire la période durant laquelle la physiologie du poisson est optimale pour réussir la migration, est assez courte et en dehors de cette période la réussite de la dévalaison est compromise (Antonsson et Gudjonsson, 2002 ; Karppinen *et al.*, 2014). Selon les conditions environnementales au moment du déversement, Karppinen *et al.* (2014) ont observés que la survie des smolts variait de 0 à 95%. L'élément déterminant dans cette différence est la température de l'eau au moment du déversement, avec un seuil situé à 5,9°C, au-delà de cette température le taux de survie aug-

mente drastiquement et il devient encore supérieur au-delà de 10,1°C. D'après leurs observations le débit de la rivière quant à lui, n'affecte pas le taux de survie. Renardy *et al.* (2022) ont également mis en évidence que la survie des smolts augmente lorsque la température de l'eau est plus élevée au moment de leur déversement. D'après ces données le moment où nous avons déversé les smolts du lot 2 est un moment où les conditions environnementales étaient bonnes pour la survie des smolts mais pas forcément maximales.

La diminution significative du nombre de smolts du secteur 4 qui arrive jusqu'à l'antenne est difficile à comprendre. L'hypothèse la plus intuitive serait la présence d'un obstacle entre le secteur 4 et le secteur 3. De manière générale, la fragmentation des rivières créée par l'augmentation du nombre d'obstacles notamment anthropiques tels que des voies navigables, des barrages ou des centrales hydro-électriques, est un élément important dans la diminution des populations des saumons (Fullerton *et al.*, 2010 ; Renardy *et al.*, 2020). Une étude portant sur la création d'un index de mesure de connectivité écologique a mis en évidence que, dans les écosystèmes de rivières, des obstacles même peu nombreux et franchissables impactent directement la mobilité des poissons en l'entravant (Cote *et al.*, 2009). Les obstacles modifient les caractéristiques hydrodynamiques de la zone et peuvent perturber le comportement des poissons en migration et ainsi ralentir leur migration, voire à terme menacer la survie de l'espèce (Berkamp *et al.*, 2000 ; Haraldstad, *et al.*, 2018). Les obstacles les plus étudiés sont les barrages hydro-électriques. De manière directe, ils présentent un risque de blessures parfois mortelles pour les smolts qui passent au travers des turbines (Tomanova *et al.*, 2018). De plus, la recherche d'une voie de passage ralentit les smolts et leur fait dépenser de l'énergie, l'accumulation d'obstacles pouvant compromettre l'aboutissement de la dévalaison (Limburg et Waldman, 2009 ; Renardy *et al.*, 2020). Pour revenir à notre situation, le site officiel qui référence les obstacles dans les rivières belges (SPW) ne référence aucun obstacle sur le tronçon de rivière situé entre les secteurs 3 et 4. Lors d'une prospection directe sur le terrain, aucun gros obstacle n'a été identifié non plus. Le passage de la Berwinne au sein de terrains privés rend toutefois la prospection non exhaustive. Il est possible qu'il y ait un barrage de castor ou un autre obstacle qui n'est pas recensé et qui impacterait la dévalaison des smolts en provenance du secteur 4.

Il pourrait également y avoir une prédation accrue en amont du secteur 3, bien que nous n'en connaîtrions pas la cause. La prédation est d'ailleurs la cause principale de mortalité naturelle durant la dévalaison (Furey *et al.*, 2021). Les causes peuvent également s'additionner, s'il y a un obstacle, même très petit, le fait que les smolts restent bloqués à un endroit en cherchant une voie de passage augmente leur vulnérabilité à la prédation, qu'elle soit ichtyologique ou aviaire (Thorstad *et al.*, 2012). D'autant plus qu'en situation de stress les smolts ont un comportement de fuite par rapport aux prédateurs qui est altéré. On observe notamment une réduction de la distance de fuite et une perte du comportement de rassemblement vers les autres smolts, ce qui augmente la mortalité par prédation (Handeland *et al.*, 2011). Le long de la Berwinne, il y a également une activité de pêche régulière. Les pêcheurs relâchent les poissons en-dessous d'une certaine taille (20-25 cm) et il a été montré dans d'autres rivières que

remettre les poissons à l'eau est une façon de maintenir les stocks malgré une activité de pêche, il semblerait donc que ça n'entraîne pas de mortalité secondaire à la capture (Caron *et al.*, 2003). Nous ne pouvons toutefois pas exclure qu'être pêché puis remis à l'eau puisse blesser ou perturber les smolts. Cependant, cette hypothèse ne s'applique pas particulièrement à un secteur plutôt qu'à un autre.

Les caractéristiques morphologiques des smolts ne semblent pas impacter la réussite de la dévalaison. Bien qu'il y ait des différences significatives entre les smolts du « LOT 1 – pêche » et ceux du « LOT 2 – déversement », le taux d'échappement n'est pas impacté par cette caractéristique. La différence peut provenir de leurs conditions de croissance. La taille des smolts sauvages étant en moyenne plus faible que celle des poissons d'élevage (Chittenden *et al.*, 2010). Il faut toutefois noter que ces deux lots de smolts n'ont pas été pesés et mesurés en même temps, les smolts du « LOT 1 – pêche » l'ont été les 2 et 3 mars 2023 tandis que ceux du « LOT 2 – déversement » ont été pesés et mesurés le 7 avril 2023. Il n'y a donc pas nécessairement une différence liée à leurs conditions de vie mais elle peut tout simplement être liée à leur croissance naturelle. Quelle qu'en soit la cause, la différence des caractéristiques morphologiques est significative mais le fait qu'elle n'impacte pas le taux d'échappement de la dévalaison fait qu'il n'est pas forcément intéressant de maintenir les juvéniles en milieu contrôlé jusqu'à leur smoltification. Le déversement de smolts pose la question de l'imprégnation, en effet la période sensible de l'imprégnation a lieu entre 21 et 28 jours après le début de la smoltification bien que la prise de repères entre autres olfactifs par les smolts perdure durant la dévalaison (Morin *et al.*, 1989). S'ils ne passent pas suffisamment de temps dans la rivière les smolts n'auront peut-être pas eu le temps de se créer des repères olfactifs leur permettant de revenir sur leur lieu de déversement (Nevitt et Dittman, 2004). Une expérience a mis en évidence que les smolts provenant d'élevage ont un taux de survie en moyenne 4,5 fois inférieur à celui des smolts sauvages. Cela s'explique par des différences en termes de comportement de recherche alimentaire, de réaction de fuite face à un prédateur et d'endurance de nage (Saloniemi *et al.*, 2004). En revanche, un avantage non négligeable au fait de faire grandir les saumons en milieu contrôlé par rapport à un déversement au stade d'alevins est qu'il est possible de contrôler avec plus de sûreté le nombre d'individus qui seront en rivière au stade de smolts.

4.3.3. La dévalaison et les conditions environnementales

Les smolts du « LOT 1 – pêche » ont dévalé au moment d'une période de crue printanière, profitant de l'augmentation du débit de la rivière pour entamer leur dévalaison. Ces données vont dans le même sens que les données de la littérature qui placent l'augmentation de débit comme un des éléments prédominants dans le déclenchement de la dévalaison, juste après la smoltification qui est un préambule à cette migration (Renardy *et al.*, 2020 ; Aarestrup *et al.*, 2002). La période printanière est également la période où la température de l'eau augmente, allant de 2,5 °C début mars jusque 10 °C fin mars, continuant d'augmenter, de manière non linéaire, durant le mois d'avril. La température est également reconnue comme étant un

élément important dans le déclenchement de la dévalaison (Thorolfur et Sigurdur, 2002). Pour les smolts, arriver en mer avec une température supérieure à 10,5 °C est un élément important dans leur survie, c'est à partir de cette température que leurs capacités de nage sont optimales et que leur taux de survie est le plus élevé (Martin *et al.*, 2012 ; Karppinen *et al.*, 2014).

Pour les smolts du « LOT 2 – déversement », il est plus compliqué de faire un lien avec les conditions environnementales en tant qu'élément déclencheur de la dévalaison. Les premiers smolts de ce lot ont été détectés à l'antenne le 8 avril 2023, dès le lendemain de leur déversement dans la Berwinne. Il est assez probable qu'ils aient initié leur dévalaison directement après leur déversement. Une expérience sur la dévalaison des smolts suivis dès leur déversement avait mis en évidence le fait qu'une majorité de smolts (76%) initient leur dévalaison endéans les 10 minutes suivants leur déversement ; une partie dans les 3 heures et une partie plus tardivement mais tout de même dans les 24h (Renardy *et al.*, 2020). Pour les smolts de ce « LOT 2 – déversement », les conditions de température et la durée de la photopériode étaient bonnes pour entamer la dévalaison (Thorolfur et Sigurdur, 2002). Néanmoins, ils avaient déjà un comportement de dévalaison lors du déversement, ils se positionnaient en rhéotaxie négative et se laissaient entrainer par le courant. Il est donc plus difficile d'estimer qu'elle aurait été la date idéale pour leur dévalaison. Karppinen *et al.* (2014) ont mis en évidence que des smolts déversés à différents moments de la période de migration migrent dès leur déversement alors même que le taux de survie de ces différents groupes de smolts varie de 0 à 95% en fonction des conditions environnementales.

4.3.4. Rythme nycthéral de la dévalaison

La migration des smolts du « LOT 1 – pêche » est entièrement nocturne, plus tard dans la saison, lorsque les smolts du « LOT 2 – déversement » migrent, on voit que le rythme de la migration évolue. Elle a également lieu en journée (14,3%) et au crépuscule (19%), mais la majorité des détections ont tout de même été réalisées au crépuscule et la nuit (65,7%). Dans la littérature, il a été mis en évidence qu'en début de période migratoire les smolts dévalent préférentiellement de nuit pour arriver à un équilibre jour/nuit avec l'avancée dans la saison de la migration. La différence entre ces deux rythmes semble être due à la température de l'eau ainsi que l'allongement de la photopériode (Larinier et Boyer-Bernard, 2008). Ibbotson *et al.* (2006) établissent, eux, un seuil à 12 °C. D'autres expériences ont mis en évidence une différence dans le comportement migratoire lorsque l'eau est à une température inférieure à 5 °C avec une migration nocturne ; par rapport à lorsqu'elle est supérieure à 8 °C où la migration devient progressivement autant diurne que nocturne (Whalen *et al.*, 1999). Nos observations vont dans le même sens, sans établir un seuil de température précis, les smolts qui ont dévalés les 6 et 7 mars 2023, nageaient dans une eau inférieure à 5 °C et ont réalisés un passage exclusivement nocturne. Entre le 8 et le 22 avril 2023, lors des détections des smolts du « LOT 2 – déversement », la Berwinne avait une température moyenne allant de 9,4 °C à 11,4 °C. Ces smolts ont effectué un passage majoritairement nocturne, et cela concerne 69

smolts (65,7%) mais également à l'aube pour 1 smolt (1%) et au crépuscule pour 20 d'entre eux (19%). L'augmentation de la température et l'allongement de la photopériode semblent donc avoir un effet sur l'activité des smolts en augmentant leur activité diurne.

4.3.4. Vitesse de dévalaison des smolts

Pour les smolts du « LOT 1 – pêche », nous n'avons pas de données concernant l'initiation de leur dévalaison. Nous savons que pour les smolts détectés à l'antenne le départ de la migration a eu lieu entre le 2 mars 2023 (date de la première pêche électrique et du marquage) et le 6 mars 2023 (date des premières détections à l'antenne) mais cela ne nous permet pas de calculer une vitesse de dévalaison ni de comparer les groupes entre eux. De plus, il est possible que d'autres smolts aient migré avant d'avoir été marqués et qu'on n'ait donc pas d'information sur eux.

Pour obtenir ces données, une des choses qui pourrait être mise en place serait de démarrer le suivi manuel tel qu'il a eu lieu avec les tacons sur le secteur 1 avant la période de dévalaison afin d'avoir des informations sur les déplacements des smolts durant la période précédant la migration. Des déplacements passifs prémigratoires ont par exemple été mis en évidence dans la littérature et pourraient peut-être être observés et quantifiés (Thorstad *et al.*, 2012).

Pour les smolts du « LOT 2 – déversement », nous avons vu précédemment qu'il est raisonnable d'estimer qu'ils ont initiés leur dévalaison dès leur déversement, après une période d'acclimatation à leur nouvel environnement relativement courte (Karppinen *et al.*, 2014 ; Renardy *et al.*, 2020). Outre le fait que les premiers smolts ont été détectés par l'antenne de Lixhe dès le lendemain de leur déversement, le secteur 1 a été scanné le jour de leur déversement et les smolts n'y ont pas été localisés. Nous avons donc calculé la vitesse de dévalaison en tenant compte du temps à partir du moment du déversement, en sachant que c'est une approximation et pas une valeur exacte.

Les vitesses de dévalaison médianes sont de 0,02 m.s⁻¹ pour le secteur 1 ; 0,033 m.s⁻¹ pour le secteur 2 ; 0,032 m.s⁻¹ pour le secteur 3 et 0,04 m.s⁻¹ pour le secteur 4. Dans la littérature, d'autres expériences indiquent une vitesse moyenne de dévalaison des smolts de saumon qui fluctue de 0,06 à 0,69 m.s⁻¹ avec une vitesse de pointe pouvant atteindre 1,95 m.s⁻¹ (Aarestrup *et al.*, 2002 ; Davidsen *et al.*, 2007 ; Peake et McKinley, 2011). Parmi nos observations il y a une différence significative entre le secteur 1 et les 3 autres secteurs. Les smolts en provenance des secteurs 2 à 4 n'ont, quant à eux, pas dévalé à des vitesses significativement différentes. Les smolts en provenance du secteur 1 ont été plus lents que les autres et plus lents que les données retrouvées de la littérature puisqu'ils ont une vitesse médiane de 0,02 m.s⁻¹ contre des valeurs allant de 0,06 à 0,69 m.s⁻¹ (Davidsen *et al.*, 2007). Cela pourrait s'expliquer par le temps d'acclimatation dont on n'a pas tenu compte dans le calcul de la vitesse. Forcément, plus la distance à parcourir est courte, plus le temps d'acclimatation (qui est à priori équivalent pour les smolts des différents secteurs) aura un impact sur la valeur de vitesse calculée, en ayant tendance à la diminuer.

Il y a une corrélation entre la vitesse de dévalaison et le débit de la rivière ainsi qu'une corrélation avec la température. Les caractéristiques morphologiques des smolts ne semblent en revanche pas avoir d'impact sur la vitesse de dévalaison, cela corrobore les données obtenues par Havn *et al.* (2018). Sur la période de détection des smolts de ce lot, le débit varie entre des valeurs minimales de $0,89 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ à des valeurs maximales de $1,39 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, avec un débit qui a eu tendance à diminuer avec l'avancement de la période de migration. La vitesse de nage des smolts, elle a tendance à augmenter au fur et à mesure des détections. L'augmentation de la vitesse de nage, en corrélation avec une diminution de débit semble contraire aux données de la littérature sur la vitesse de nage des smolts en dévalaison. En effet, on observe une augmentation de la vitesse de nage lorsque le débit et la vitesse de l'eau augmentent (Havn *et al.*, 2018). Cela s'explique par le fait que les smolts qui dévalent combinent les nages passives et actives (Peake et McKinley, 2011). Plus la vitesse de l'eau est élevée plus leur vitesse de déplacement est élevée, leur vitesse de nage étant généralement légèrement supérieure à celle de l'eau (Travade *et al.*, 1999). La corrélation entre la vitesse de nage et le débit que nous observons ici n'est pas forcément une relation de causalité. Toutefois, il est intéressant de garder cet élément en tête afin de voir s'il venait à se confirmer dans des expérimentations ultérieures. Il faut également tenir compte du fait que le débit peut varier différemment de la vitesse de l'eau. La diminution de débit que nous observons n'implique pas obligatoirement une diminution significative de la vitesse de l'eau.

La température en revanche, augmente durant les 15 jours de détection des smolts (du 8 avril 2023 au 22 avril 2023) avec des valeurs allant d'un minimum de $8,2 \text{ }^\circ\text{C}$ à un maximum de $12 \text{ }^\circ\text{C}$. La température influence le rythme nyctéméral des smolts, augmentant leur activité diurne mais aussi en augmentant leur métabolisme et notamment la vitesse de la réponse musculaire (Ibbotson *et al.*, 2006 ; Heggenes and Traaen, 1988). Dans la littérature, de nombreuses expériences mettent en évidence le fait que les smolts augmentent leur activité de nage à partir d'une température de $5 \text{ }^\circ\text{C}$ et que cette activité s'intensifie au fur et à mesure que la température continue d'augmenter atteignant son maximum entre 20 et $23 \text{ }^\circ\text{C}$ (Freid *et al.*, 1978 ; Glova et McInerney, 1977 ; Whalen *et al.*, 1999).

La différence de vitesse de migration entre les smolts du secteur 1 par rapport aux autres pourrait peut-être, outre l'hypothèse de l'approximation du temps d'acclimatation inclus dans le calcul, s'expliquer par des conditions environnementales légèrement différentes. Etant plus proches de l'antenne les smolts du secteur 1 y sont arrivés plus tôt, à un moment où la température de l'eau était plus basse que les smolts qui sont arrivés à l'antenne quelques jours plus tard. Néanmoins cette hypothèse ne permet pas d'expliquer entièrement la différence de vitesse de nage observée entre les smolts en provenance du secteur 1 par rapport à ceux provenant du secteur 2.

4.3.5. Utilisation du modèle de prédiction de la dévalaison des smolts dans l'Ourthe
Les dates de dévalaison prédites par le modèle de dévalaison dans l'Ourthe sont plus tardives que nos observations pour les smolts du « LOT 1 – pêche ». D'après le modèle, le pic de dévalaison devrait avoir lieu à partir du 22 mars jusqu'au 25 avril 2023 (Teichert *et al.*, 2020). Nos observations montrent une dévalaison les 6 et 7 mars 2023. Il semblerait que sur une rivière comme la Berwinne, plus petite que l'Ourthe pour laquelle le modèle a été développé, le début de la migration est anticipé par rapport aux prédictions du modèle. Il faudrait toutefois confronter le modèle à des données de plusieurs années pour pouvoir affirmer s'il est adapté ou s'il doit être modifié pour correspondre au mieux à la réalité de la Berwinne. En effet, les smolts du « LOT 1 – pêche » ont profité d'une crue printanière pour dévaler, il est possible que cela soit une exception et que la dévalaison ait été particulièrement précoce cette année. Dans la littérature, le départ de la migration varie selon les régions du monde mais est généralement comprise entre mi-mars et mi-mai (Dingle, 2004 ; Ciani *et al.*, 2021).

Par rapport aux smolts du « LOT 2 – déversement », le modèle semble prédire avec justesse la date de dévalaison. De plus il y a un nombre de smolts bien plus importants dans ce groupe que dans le précédent (n = 13 pour le lot 1 et n = 105 pour le lot 2), les données semblent donc plus solides et fiables. Néanmoins, il est indispensable de tenir compte du fait que les smolts du « LOT 2 – Déversement » ont été déversés dans la Berwinne le 6 avril 2023. Ils n'auraient donc en aucun cas pu dévaler plus tôt que cette date, même si les conditions le permettaient.

Le modèle semble donc être une bonne aide pour prédire une fenêtre possible de la dévalaison pour choisir le timing du déversement des smolts. Le choix du timing de déversement étant particulièrement important pour le taux de survie des smolts (Karppinen *et al.*, 2014). Toutefois, les prédictions du modèle doivent être utilisées avec prudence, son utilisation étant un outil qui ne remplace pas l'expertise des personnes de terrain pour suivre au mieux les déplacements migratoires des smolts.

4.4. Suivi manuel des tacons

4.4.1. Habitats exploités par les tacons

Alors que dans le secteur 1, les alevins ont été répartis sur 15 radiers, les tacons ont été localisés sur 8 radiers. Cet investissement de l'environnement par les tacons diffère d'une distribution aléatoire. Cette concentration des tacons peut s'expliquer par des aspects d'abondance et de disponibilité alimentaire, hydrodynamiques, de compétition inter-espèces ou du type de substrat disponible dans les différentes parties de la rivière.

Du point de vue alimentaire, les tacons consomment des macro-invertébrés. Bien qu'ils puissent consommer une grande variété d'organismes, l'analyse des contenus stomacaux montre qu'ils consomment majoritairement des nymphes de Baetidae, des Chironomidae et des larves de Simuliidae (Descroix *et al.*, 2009). Il est intéressant de noter qu'entre des saumons sauvages et des saumons qui ont été élevés en pisciculture une différence de comportement de recherche alimentaire se marque. Les poissons sauvages ont un comportement de

recherche alimentaire plus actif, tandis que les saumons élevés en pisciculture semblent plus opportunistes. Ils consomment les mêmes organismes mais dans des proportions différentes. La diète des saumons d'élevage après leur déversement en rivière est composée de 20% d'invertébrés benthiques, 32% d'insectes terrestres et 33% d'organismes dérivants. Chez les saumons sauvages, les pourcentages sont respectivement de 2%, 24% et 67% (Orlov *et al.*, 2006).

Dans la Berwinne, un recensement des ressources alimentaires a été effectué en 2022. Les résultats de cette prospection font de la Berwinne une rivière aux ressources alimentaires adéquates pour les juvéniles de saumons. 25 taxons de macro-invertébrés ont été identifiés dans le benthos avec une densité de $9740,00 \pm 1786,67$ individus/ m² et 24 taxons parmi les organismes dérivants, avec une densité de $1,68 \pm 0,57$ individus/ m³. Les organismes prédominants sont : les trichoptères, diptères, éphéméroptères, amphipodes, plécoptères et mollusques. Parallèlement à l'analyse des organismes présents dans la rivière, l'analyse des contenus stomachaux des tacons a mis en évidence un comportement de sélectivité pour leur alimentation. Ils consomment principalement des Hydropsichidae (trichoptères), Baetidae (éphéméroptères), Simuliidae (diptère) et Chironomidae (diptères) (Benitez *et al.*, 2023). Des analyses par radier ont été réalisées en mars 2023, elles ne montrent pas de différence significative au niveau des ressources alimentaires entre les radiers sur lesquels des tacons sont présents et les radiers sur lesquels aucun saumon n'a été retrouvé (Hubert, 2023). Il semblerait donc que la présence d'une alimentation adéquate soit un élément nécessaire mais pas suffisant dans le choix de l'habitat des tacons et ne soit pas l'élément principal qui explique la répartition des tacons au sein du secteur 1.

Au niveau de l'hydrodynamisme, la vitesse du courant semble être un élément prédominant dans le choix de leur habitat (Degraaf et Bain, 1986). Les tacons investissent les lieux des rivières où le courant est élevé et désertent les zones avec une eau calme (Gibson, 1993). Ils ont besoin d'une eau bien oxygénée. Les valeurs varient selon différents critères mais la concentration d'oxygène doit varier entre 5 et 5,5 mg/L avec une saturation de 80%, ce qui est une valeur idéale communément admise (Armstrong *et al.*, 2003). Durant notre suivi, les tacons ont été retrouvés exclusivement dans les zones de la rivière où la vitesse d'écoulement est la plus élevée : plat courant, coulée et radier. 1% seulement des localisations ont été effectuées dans une zone de plat lent. Nos observations concordent parfaitement avec les autres expériences montrant que les tacons cherchent des zones de rivière où le courant est élevé.

Au niveau de la profondeur, les saumons ont des préférences qui varient au cours de leur croissance, plus les individus sont grands, plus ils exploitent des habitats profonds. Lorsqu'ils mesurent moins de 7 cm les juvéniles de saumons vivent principalement dans une eau de moins de 15 cm de profondeur, pour aller vers des lieux plus profonds en grandissant, avec une profondeur idéale allant de 20 à 70 cm (Mäki-Petäys *et al.*, 2004 ; Gibson, 1993 ; Armstrong *et al.*, 2003). Le type de substrat est également un élément important dans le choix de l'habitat des tacons. On les retrouve sur des substrats avec une granulométrie allant de 64 à 512 mm (Armstrong *et al.*, 2003 ; Gibson, 1993)

Les tacons que nous avons étudiés mesuraient en moyenne 96,4 mm le 2 mars 2023. Au cours des 2 mois de suivi, 50% des localisations ont identifié des tacons se trouvant à des profondeurs variant entre 21 et 40cm ; et 27% dans une profondeur inférieure à 20 cm. Etant donné leur petite taille lors du début du suivi cette répartition des tacons semble tout à fait cohérente avec les observations de la littérature. Dans le secteur 1, le substrat disponible a une granulométrie variant de 16 à 256 mm, avec en majorité un substrat compris entre 32 et 64 mm. Les tacons localisés étaient à 95% présents dans un habitat avec un substrat compris entre 32 et 64 mm. Certains individus ont été localisés dans des micro-habitats composés de branchages et de racines. Ce qui représente une protection contre la prédation (Boavida *et al.*, 2017).

Les tacons sont généralement décrits comme solitaires, une des caractéristiques de la smoltification étant d'ailleurs la perte du comportement de territorialité (Descroix *et al.*, 2009). Différents comportements de défense de territoire ont été identifiés chez les tacons : morsure, poursuite, charge, attaque latérale et attaque frontale (Keenleyside et Yamamoto, 1961). La perte de ces comportements pour arriver à former des groupes qui dévalent ensemble pourrait d'ailleurs n'arriver qu'après la smoltification, une fois la dévalaison déjà entamée (Riley, 2007).

Cet aspect de leur caractère dénote en partie avec nos observations, il est arrivé plusieurs fois au cours de nos suivis de trouver 2 voire 3 poissons exactement au même endroit et de retrouver ces mêmes tacons ensemble plusieurs fois. C'était par exemple le cas de 3 des tacons présents le plus en amont du secteur 1, au niveau du radier n° 5. Ce cas de figure était une exception plutôt qu'une règle au cours de nos suivis, mais il semblerait tout de même que les interactions des tacons entre eux sont complexes et il est nécessaire d'avoir des outils de mesure fins pour pouvoir en savoir plus sur leur mode de vie. Ce sujet a été peu étudié, mais pour les smolts il a par exemple été démontré une affinité particulière pour les membres de leur famille lorsque les smolts se rassemblent en groupe pour dévaler. Ils auraient tendance à nager plus proches des membres de leurs familles que d'autres smolts qu'ils aient ou non grandis ensemble (Olsen *et al.*, 2004). D'après Fernandes *et al.* (2015), l'organisation des smolts durant la dévalaison ne serait pas liée aux liens génétiques mais plutôt à un apprentissage mutuel au fur et à mesure de la migration et au rôle que chaque individu prend lors du passage des différents obstacles. Certains ayant une tendance à être plutôt leaders tandis que d'autres suivent. Des analyses fines du comportement des smolts à l'approche d'un obstacle ont été réalisées et ont mis en évidence une variabilité individuelle (Renardy *et al.*, 2023 article soumis). Les observations réalisées ont également mis en évidence une influence réciproque du comportement de chaque smolt sur les autres smolts (Renardy *et al.*, 2023 article soumis). Ces études mettent en avant le fait que le saumon atlantique est une espèce avec des comportements complexes et une variabilité individuelle dans l'expression des comportements. Il est donc probable que chez les tacons également des différences significatives de comportements soient présentes et observables.

4.4.2. Mobilité des tacons

Les données de la littérature sont assez hétérogènes concernant la mobilité des tacons. Pendant longtemps, ils ont été décrits comme solitaires et sédentaires (Heggenes, 1990). Néanmoins de nombreuses études sont venues nuancer cette vision.

La mobilité des tacons fluctue au cours de l'année selon la température de la rivière. Le débit ne semble pas ou très peu influencer les distances parcourues par les tacons. Lorsque les températures sont basses (proches du point de congélation dans cette étude), les juvéniles de saumons réduisent fortement leurs déplacements (Enders *et al.*, 2008). Ce qui peut être une protection contre les prédateurs homéothermes dont les réflexes et réponses musculaires sont moins diminués par le froid que celles des saumons, qui sont ectothermes (Enders *et al.*, 2008). Un suivi intensif du déplacement des tacons, avec des détections toutes les 20 minutes lors des périodes de localisation, a mis en évidence une grande variabilité individuelle avec 3 patrons de mobilité typiques (Ovidio *et al.*, 2007) : (1) une mobilité faible au sein d'une aire définie de 123,4 à 374,7 m²; (2) des déplacements entre deux aires distinctes allant jusqu'à 1738 m², ce patron semble démontrer la reconnaissance et l'utilisation de zones de la rivière avec des caractéristiques particulières ; (3) une migration progressive vers l'amont avec une distance parcourue allant jusqu'à 1800 m. Ce dernier schéma est étonnant, puisque d'autres expériences montrent que lorsque les tacons se déplacent pour investir un nouvel habitat, ce déplacement se réalise vers l'aval de la rivière (Benitez *et al.*, 2022). Il est possible que ce comportement de remontée vers l'amont fasse suite à un déplacement passif des tacons vers l'aval de la rivière lié à un épisode de crue de la rivière précédant de peu la réalisation de l'étude et qu'ils retournent vers leur habitat initial (Ovidio *et al.*, 2007). En 2017, une étude a mis en évidence des différences individuelles dans le déplacement des tacons avec 3 patrons de mobilité également : (1) tacons qui ne se sont pas déplacés durant l'étude ; (2) tacons qui ont une aire de déplacement définie au sein de laquelle ils se déplacent ; (3) tacons qui se déplacent sur de plus longues distances, majoritairement vers l'aval et avec une modification de leur lieu d'habitat (Boavida *et al.*, 2017). En Norvège, Økland *et al.* (2004) ont mis en évidence un déplacement des tacons au sein d'un domaine vital moyen de 1286 m² (avec des extrêmes de 241 à 3484 m²). Ils ont également mis en évidence le fait que le domaine vital de chaque tacon a des zones de chevauchement avec le domaine vital d'autres tacons.

La mobilité des tacons est un sujet plus complexe que la vision du tacon qui serait fixé à un habitat qu'il défend. Les comportements sont variables selon les individus mais également selon les caractéristiques environnementales et saisonnières. La température de l'eau semble être un élément prédominant dans leurs déplacements.

D'après nos observations, les tacons ont investi un domaine vital dont la valeur médiane est de 19,5 m avec des valeurs allant de 0 à 136 m. Ces valeurs sont plus faibles que les données retrouvées dans la littérature, différentes hypothèses pourraient l'expliquer. Les études présentées ici se déroulent en été et en automne, tandis que la nôtre a eu lieu du 29 mars au 2 juin 2023. La température de l'eau est passée d'une valeur minimale de 7,6 °C à une valeur maximale de 17,2 °C durant les deux mois de suivi et a pu influencer le déplacement des tacons.

De plus, la façon dont nous avons récoltés les données présente des défauts pouvant entraîner des biais dans l'estimation du déplacement des tacons. Tout d'abord, le fait que l'examineur marche dans l'eau peut induire une différence de comportement du tacon. Même en étant délicat, notre présence est remarquée par les tacons et cela risque d'entraîner une fuite ou un comportement de retrait dans une cachette. De plus, nous ne pouvons analyser que les données que nous avons, or nous n'avons pas obtenus d'informations sur chaque tacon à chaque prospection de la rivière, il y a donc des « trous » dans le suivi des déplacements. Lorsque les données manquent, nous ne pouvons pas savoir si le tacon s'était déplacé et que nous n'avons pas réussi à l'identifier ou s'il était présent dans la zone prospectée mais qu'il a échappé au champ de détection de l'antenne. Ensuite, nos passages se sont déroulés aux mêmes heures à chaque fois, or il est probable que les tacons occupent différentes zones de la rivière pour des activités diverses. Le fait de ne passer que deux jours par semaine, avec un maximum de deux détections par tacon et par prospection entraîne le risque de sous-estimer de nombreux déplacements, en particulier des déplacements réguliers entre plusieurs zones précises de la rivière. Un suivi intensif sur 24h serait très intéressant pour mettre en évidence des comportements de ce type. Enfin, la géolocalisation avec les coordonnées GPS via une application mobile se révèle assez imprécise et peu adaptée à une analyse fine des déplacements, un quadrillage de la rivière serait plus précis.

5. Conclusion et perspectives

Cette étude avait deux objectifs principaux : acquérir des données sur la dévalaison des smolts dans la Berwinne ; et acquérir des données sur le déplacement des tacons au sein de la Berwinne durant les mois d'avril et de mai 2023.

Pour la partie concernant la dévalaison, les conditions environnementales influencent directement l'initiation de la dévalaison. Le premier groupe de smolts qui a dévalé a profité d'une augmentation du débit de la Berwinne pour initier sa dévalaison. Le deuxième groupe de smolts, qui provenait d'une pisciculture, a dévalé dès son déversement dans la Berwinne, les conditions de température et la durée de la photopériode étaient propices à leur migration à ce moment-là. Leur vitesse de dévalaison est impactée par la température et le débit de la rivière. Dans cette étude, la taille et le poids des smolts n'ont pas influencé la vitesse de migration ou le taux d'échappement. La dévalaison a lieu principalement la nuit en début de période migratoire, avec l'avancée de la saison les smolts migrent également au crépuscule et en journée.

Pour des études futures, il pourrait être intéressant d'étudier le passage en groupe ou en solitaire de chaque smolt afin d'avoir des données sur leur comportement de rassemblement lors de la dévalaison.

Pour ce qui concerne les tacons, la méthode de télémétrie RFID permet de suivre des poissons très petits. Les plus petits poissons que nous avons équipés d'un pit-TAG mesuraient une dizaine de centimètres pour un poids de 20 grammes. Nous avons observé une répartition non aléatoire des tacons dans leur milieu. Ils ont exploité des habitats selon des critères d'intensité du courant et de profondeur. La mobilité des tacons durant notre suivi était assez faible par rapport à ce que nous imaginions. Le domaine vital exploité varie de 0 à 433 m selon les individus (valeur médiane de 71 m) et la distance nette maximale varie de 0 à 78 m avec une distance totale allant de 0 à 433 m.

Pour des études futures nous pourrions recommander de réaliser des suivis intensifs sur 24 heures afin d'affiner les connaissances sur le déplacement des tacons et sur des habitudes éventuelles au cours de la journée. Il serait également intéressant de réaliser un suivi à plus large échelle temporelle afin de mettre en évidence des patrons de mobilité qui varient au cours de l'année, selon les conditions environnementales. Dans la récolte de données, des éléments pourraient également être améliorés, en particulier en ce qui concerne la localisation des tacons. Quadriller la zone d'étude augmenterait la précision de la localisation et pourrait permettre de mettre en évidence leurs déplacements plus finement. Enfin, bien que cela soit inhérent à la méthode de détection utilisée, marcher dans l'eau influence probablement la mobilité des tacons. Des études avec des émetteurs radio pourraient permettre de limiter ce biais-là.

6. Bibliographie

- Aarestrup, K., Nielsen, C., Koed, A. (2002). Net ground speed of downstream migrating radio-tagged Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*Salmo trutta* L.) smolts in relation to environmental factors. *Hydrobiologia*, 483(13), 95-102.
- Allan, I., Riter, J., (1977). Salmonid terminology. *ICES Journal of Marine Science*, 37(3), 293-299.
- Antonsson, T., Gudjonsson, S., (2002). Variability in timing and characteristics of Atlantic salmon smolt in Icelandic rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131(4), 643–655.
- Armstrong, J., Braithwaite, V., Huntingford, F., (1997). Spatial Strategies of Wild Atlantic Salmon Parr: Exploration and Settlement in Unfamiliar Areas. *Journal of animal Ecology*, 66(2), 203-211.
- Armstrong, J., Kemp, P., Kennedy, G., Ladle, M., Milner, N., (2003). Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research*, 62(2), 143–170.
- Baglinière, J.-L., Maise, G., (1985). Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Armorican massif, France. *Aquaculture*, 45(1-4), 249-263.
- Bardonnat, A., Baglinière, J.-L., (2000). Freshwater habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57(2), 497-506.
- Benitez, J.-P., Dierckx, A., Bourignon, S., Rimbaud, G., Ovidio, M., (2016). Vérification de l'attractivité et de l'efficacité de la passe à poissons du barrage du Maka sur le Bocq (Yvoir). Etude comportementale par biotéléométrie. Rapport final du projet financé par la Direction des cours d'eau non navigables, Service Public de Wallonie. Université de Liège et Profish. 50 pages.
- Benitez, J.-P., Ovidio, M., (2022). Rétablissement de la libre circulation des poissons en Meuse : 20 années de suivis de passes à poissons. Rapport du Colloque SHF : « Aménagements et biodiversité », Strasbourg, novembre 2022.
- Benitez, J.-P., Renardy, S., Dierckx, A., Gelder, J., Nzau Matondo, B., Philippart, J.-C., Ovidio, M., (2023). Subvention d'étude relative à la réhabilitation du saumon atlantique dans le bassin de la Meuse. Rapport final février 2022 – janvier 2023. Université de Liège, pp 90.
- Berg, O., (1985). The formation of non-anadromous populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Europe. *Journal of Fish Biology*, 27(6), 805-815.
- Berkamp, G., McCartney, M., Dugan, P., McNeely, J., Acreman, M., (2000). Dams, ecosystem functions and environmental restoration Thematic Review II. prepared as an input to the World Commission on Dams, Cape Town.

- Berland, G., Nickelsen, T., Heggenes, J., Økland, F., Thorstad, E. B., Halleraker, J., (2004). Movements of wild atlantic salmon parr in relation to peaking flows below a hydropower station. *River Research and Applications*, 20(8), 957–966.
- Bertmar, G., (1983). Monthly development of Baltic salmon olfactory organs before and during the imprinting period, and comparisons with precocious males of the same stock. *Aquillo*, 22, 37-44.
- Beyenbach, K., (1982). Direct demonstration of fluid secretion by glomerular renal tubules in a marine teleost. *Nature*, 299, 54-6.
- Birnie-Gauvin, K., Thorstad, E., Aarestrup, K., (2019). Overlooked aspects of the *Salmo salar* and *Salmot trutta* lifecycles. *Fish Biology and Fisheries*, 29, 749-766.
- Boavida, I., Harby, A., Clarke, K., Heggenes, J., (2017). Move or stay: habitat use and movements by Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) during induced rapid flow variations. *Hydrobiologia*, 785, 261–275.
- Buoro, M., Prévost, E., (2018). Fiche espèce Saumon atlantique (*Salmo salar*). Complément du rapport “Anticiper les changements climatiques en Nouvelle-Aquitaine. Pour agir dans les territoires”. HAL open science. 2 p.
- Caron, F., Fontaine, P., Bujold, V. (2003). L'état des stocks de saumon au Québec en 2002. Société de la faune et des parcs Québec, Vice-présidence au développement et à l'aménagement de la faune. 48p.
- Chittenden, C., Biagi, C., Davidsen, J., Davidsen, A., Kondo, H., McKnight, A., Pedersen, O.-P., Raven, P., Rikardsen, A., Shrimpton, J., Zuehlke, B., McKinley, R., Devlin, R., (2010). Genetic versus Rearing-Environment Effects on Phenotype: Hatchery and Natural Rearing Effects on Hatchery- and Wild-Born Coho Salmon. *PLoS ONE*, 5(8), e12261.
- Ciani, E., Von Krogh, K., Nourizadeh-Lillabadi, R., Mayer, I., Fontaine, R., Weltzien, F.-A., (2021). Sexual maturation in Atlantic salmon male parr may be triggered both in late summer and early spring under standard farming conditions. *Aquaculture*, 544, 737086.
- Cote D., Kehler D., Bourne C., Wiersma Y., (2009). A new measure of longitudinal connectivity for stream networks. *Landscape Ecology*, 24, 101–113.
- Cunjak, R., Prowse, T., Parrish, D., (1998). Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: “the season of parr discontent”? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(1), 161-180.
- Dann, S., Allison, W., Levin, D., Hawryshyn, C., (2003). Identification of a unique transcript down-regulated in the retina of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) at smoltification. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 136(4), 849–860.
- Davidsen, J., Rikardsen, A., Halttunen, E., Thorstad, E., Økland, F., Letcher, B., Skardhamar, J., Næsje T., (2009). Migratory behaviour and survival rates of wild northern Atlantic salmon (*Salmo salar*) post-smolts: effects of environmental factors. *Journal of Fish Biology*, 75(7), 1700-1718.

- Degraaf, D., Bain, L., (1986). Habitat Use by and Preferences of Juvenile Atlantic Salmon in Two Newfoundland Rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, 115(5), 671-681,
- Descroix, A., Desvillettes, C., Martin, P., Anneville, O., Bec, A. and Bourdier, G., (2009). Feeding, growth and nutritional status of restocked salmon parr along the longitudinal gradient of a large European river: the Allier. *Ecology of Freshwater Fish*, 18, 282-296.
- Dierckx, A., Benitez, J.-P., Philippart, J.-C., Bernard, B., Mandiki, R., Evrard, A., Kestemont, P., Ovidio, M., (2017). Rapport final annuel 2017 au Service Public de Wallonie (DGRNE/DNF--SP) de la Subvention 2016--2017 relative au suivi scientifique de la réhabilitation du saumon atlantique dans le bassin de la Meuse. Rapport, Université de Liège, Liège.
- Dingle, H., (2004). Chapter 2. Migration: definition and scope. In : *Migration: The Biology of Life on the Move*, 2nd Edition. Edited by Hugh Dingle, Oxford university press. pp 13-23.
- Elliott, J.M., Elliott, J.A., (2010). Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *Journal of Fish Biology*, 77, 1793-1817.
- Enders, E., Stickler, M., Pennell, C., Cote, D., Alfredsen, K., Scruton, D., (2008). Variations in distribution and mobility of Atlantic salmon parr during winter in a small, steep river. *Hydrobiologia*, 609, 37-44
- Fernandes, W., Ibbotson, A., Griffiths, W., Maxwell, D., Davison, P., Riley, W., (2015). Does relatedness influence migratory timing and behaviour in Atlantic salmon smolts?. *Animal Behaviour*, 106,191-199.
- Fleiming, I., Einum, S., (2010). Chapter 2. Reproductive Ecology: A Tale of Two Sexes. In: *Atlantic Salmon Ecology*. Edited by Øystein, A., Anders, K., Sigurd, E., Jostein, S., Wiley-Blackwell. pp 33-60
- Fraser, N., Metcalfe, N., Thorpe, J., (1993). Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 252, 135–139.
- Freid, S., McLeave, J., LaBar, G., (1978). Seaward Migration of Hatchery-Reared Atlantic Salmon, *Salmo salar*, Smolts in the Penobscot River Estuary, Maine: Riverine Movements. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 35(1), 76-87.
- Fullerton, A., Burnett, K., Steel, E., Flitcroft, R., Pess, G., Feist, B., Torgersen, C., Miller, D., Sanderson, D., (2010). Hydrological connectivity for riverine fish: measurement challenges and research opportunities. *Freshwater Biology*, 55(11), 2215–2237.
- Furey, N., Martins, E., Hinch, S., (2021). Migratory salmon smolts exhibit consistent interannual compensatory predator swamping: Effects on telemetry-based survival estimates. *Ecology of Freshwater Fish*, 30(1), 18–30.

- Gibson, R., (1993). The Atlantic salmon in fresh water: spawning, rearing and production. *Fish biology and fisheries*, 3, 39-73.
- Glova, G., McInerney, J., (1977). Critical Swimming Speeds of Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) Fry to Smolt Stages in Relation to Salinity and Temperature. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 34(1), 151-154.
- Handeland, S., Järvi, T., Fernö, A., Stefansson, S., (2011). Osmotic stress, antipredatory behaviour, and mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(12), 2673-2680.
- Hans, L., Gunnar, F., (1982). Sexual maturation versus immaturity: different tactics with adaptive values in Baltic salmon (*Salmo salar* L.) male smolts. *Canadian journal of zoology*, 60(8), 1822-1827.
- Hansen, L. P., Quinn, T. P., (1998). The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(S1), 104–118.
- Haraldstad, T., Forseth, T., Höglund, E., (2018). Common mechanisms for guidance efficiency of descending Atlantic salmon smolts in small and large hydroelectric power plants. *River Research and Applications*, 34(9), 1179–1185.
- Haro, A., Odeh, M., Noreika, J., Castro-Santos, T. (1998). Effect of water acceleration on downstream migratory behavior and passage of Atlantic salmon smolts and juvenile American shad at surface bypasses. *Transactions of the American Fisheries Society*, 127(1), 118-127.
- Hasler, A., Scholz, A., (2012). Chapter 2. Imprinting to olfactory cues: The basis for Home-Stream Selection by Salmon. In : *Olfactory imprinting and homing in salmon: investigations into the mechanism of the imprinting process*. Edited by Heinrich, B., Johansen K., Langer, H., Neuweiler, G., Randall D.J., Springer-Verlag. pp 13-42.
- Havn, T. B., Thorstad, E. B., Teichert, M. A. K., Sæther, S. A., Heermann, L., Hedger, R. D., Tambets, M., Diserud, O., Borchering, J., Økland, F. (2018). Hydropower-related mortality and behaviour of Atlantic salmon smolts in the River Sieg, a German tributary to the Rhine. *Hydrobiologia*, 805(1), 273–290.
- Heggenes, J., (1990). Habitat utilization and preferences in juvenile atlantic salmon (*salmo salar*) in streams. *River research and applications*, 5(4), 341–354.
- Heggenes, I., Traaen, T., (1998). Daylight responses to overhead cover in stream channels for fry of four salmonid species. *Holarctic Ecology*, 11(3), 194-201.
- Heland, M., & Dumas, J. (1994). Ecologie et comportement des juvéniles. In J. C. Guegen & P. Prouzet (Eds.), *Le saumon atlantique* (pp. 29-46). Brest, France : Ifremer.
- Hoar, W., (1988). Chapter 4. The physiology of smolting salmonids. In *fish physiology*. Edited by Hoar and Randall, New York : academic Press. pp 917-924.

- Hubert, P., (2023). L'alimentation du saumon atlantique (*Salmo Salar L.*, 1758) : évaluation de la Berwinne dans le cadre du projet saumon Meuse. Mémoire de bioingénieur en gestion des forêts et des espaces naturels, Faculté d'agronomie et de biotechnologie, Université de Liège (Belgique). 59p.
- Huntingford, F., Metcalfe, N., Thorpe, J., (1988). Choice of feeding station in Atlantic salmon, *Salmo salar*, parr: effects of predation risk, season and life history. *Journal of Fish Biology*, 33(6), 917-924.
- Ibbotson, A., Beaumont, W., Pinder, A., (2011). Size-dependent migration strategy in Atlantic salmon smolts: Small smolts favour nocturnal migration. *Environmental Biology of Fishes*, 92, 151–157.
- Ibbotson, A., Beaumont, W., Pinder, A., Welton, S., Ladle, M. (2006). Diel migration patterns of Atlantic salmon smolts with particular reference to the absence of crepuscular migration. *Ecology of Freshwater Fish*, 15(4), 544–551.
- Jonsson, B., Jonsson, N., (2011). *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout : Habitat as a Template for Life Histories*. Fish and Fisheries Series 33. Edited by Springer, 708p.
- Jonsson, N., Hansen, L., Jonsson, B., (1993). Migratory behaviour and growth of hatchery-reared post-smolt Atlantic salmon *Salmo salar L.* *Journal of Fish Biology*. 42,435–443.
- Kallio-Nyberg, I., Saura, A., Ahlfors, P., (2002). Sea migration pattern of two sea trout (*Salmo trutta*) stocks released into the Gulf of Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 39, 221–235.
- Karppinen, P., Jounela, P., Huusko, R., Erkinaro, J., (2014). Effects of release timing on migration behaviour and survival of hatchery-reared Atlantic salmon smolts in a regulated river. *Ecology of Freshwater Fish*, 23(3), 438–452.
- Keenleyside, M., Yamamoto, F., (1961). Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar L.*). *Behaviour*, 19, 139–169.
- Kennedy, G., Strange, C., (1982). The distribution of salmonids in upland streams in relation to depth and gradient. *Journal of Fish Biology*, 20(5), 579-591.
- Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'connell, M. F., Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon (*Salmo salar L.*), brown trout (*Salmo trutta L.*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus L.*): a review of aspects of their life histories. *Ecology of freshwater fish*, 12(1), 1-59.
- Langdon, J., Thorpe, J., (1984). Response of the gill Na⁺/K⁺-ATPase activity, SDH activity and chloride cells to saltwater adaptation in Atlantic salmon *Salmo salar L.* parr and smoll. *Journal of Fish Biology*, 24(3), 323-333.
- Larinier, M., Boyer-Bernard, S., (2008). Smolts downstream migration at Poutès dam on the Allier river : use of mercury lights to increase the efficiency of a fish bypass structure. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, 323, 129-148.

- Larinier, M., Travade, F., (2002). Downstream migration: problems and facilities. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 364, 181-207.
- Lasne, E., Chaubet, T., Martignac, F., Tremblay, J. (2020). Déplacements et utilisation des habitats par les poissons migrateurs sur la Sélune : Étude de faisabilité. Rapport de recherche OFB, INRAE; Institut Agro - Agrocampus Ouest, UPPA. 26 p.
- Lerquet, M., Colson, D., Beguin, J., Sonny, D., (2021). Rapport de suivi télémétrique des smolts de saumon atlantique durant la phase de test pilote de mesures de protection sur les sites hydroélectriques de luminus. Profish, monitoring fish ecology.
- Levine, J., Lobel, P., MacNichol, E., (1980). Visual communication in fishes. *Environmental Physiology of Fishes*, 447-476.
- Limburg, K., Waldman, J., (2009). Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *BioScience*, 59(11), 955–965.
- Lothian, A., Newton, M., Barry, J., Walters, M., Miller, R., Adams, C., (2018). Migration pathways, speed and mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in a Scottish river and the near-shore coastal marine environment. *Ecology of Freshwater Fish*, 27(2), 549–558.
- Lundqvist, H., Eriksson, L., (1985). Annual rhythms of swimming behaviour and seawater adaptation in young Baltic salmon, *Salmo salar*, associated with smolting. *Environmental Biology of Fishes* 14, 259–267.
- Mäki-Petäys, A., Erkinaro, J., Niemelä, E., Huusko, A., & Muotka, T., (2004). Spatial distribution of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a subarctic river: size-specific changes in a strongly seasonal environment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(12), 2329–2338.
- Malavoi, J., Souchon, Y., (2002). Description standardisée des principaux faciès d'écoulement observables en rivière : clé de détermination qualitative et mesures physiques. *Bulletin de la pêche et de la pisciculture*, 365, 357-372.
- Martin, P., Rancon, J., Segura, G., Laffont, J., Boeuf, G., Dufour, S., (2012). Experimental study of the influence of photoperiod and temperature on the swimming behaviour of hatchery-reared Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts. *Aquaculture*, 362-363, 200–208.
- McCormick, S., (2013). Chapter 5. Smolt physiology and endocrinology. In *Fish physiology : euryhaline fishes*, 1st edition. Edited by McCormick, S., Farrel, A., Brauner, C., Elsevier. pp 205-209.
- McCormick, S., Hansen, L., Quinn, T., Saunders, R., (1998). Movement, migration and smolting of Atlantic salmon (*Salmo Salar*). *Canadian journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(1), 77-92.
- McCormick, S., Moriyama, S., Bjornsson, B., (2000). Low temperature limits photoperiod control of smolting in Atlantic salmon through endocrine mechanisms. *American journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology*, 278(5), 1352–1361.

- McCormick, S., Shrimpton, J., Moriyama, S. Bjorn, T., (2007). Differential hormonal responses of Atlantic salmon parr and smolt to increased daylength: a possible developmental basis for smolting. *Aquaculture*, 273(2-3), 337–344.
- Monnerjahn, U. (2011). Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) re-introduction in Germany: a status report on national programmes and activities. *Journal of Applied Ichthyology*, 27, 33-40.
- Moore, A., Privitera, L., Riley, W. (2013). The Behavior and Physiology of Migrating Atlantic Salmon. *Physiology and Ecology of Fish Migration*, 28–55.
- Morin, P-P., Dodson, J., Doré, F., (1989). Cardiac Responses to a Natural Odorant as Evidence of a Sensitive Period for Olfactory Imprinting in Young Atlantic Salmon, *Salmo salar*. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 46(1), 122-130.
- Myers, R., Hutchings, J., Gibson, R., (1986). Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43, 1242–1248.
- Nevitt, G., Dittman, A., (2004). Chapter 5. Olfactory Imprinting in Salmon: New Models and Approaches. In : *The senses of fish*. Edited by Emde, G., Mogdans, J., Kapoor, B.G., Springer. Pp 109-128.
- Newton, M., Barry, J., Dodd, J., Lucas, M., Boylan, P., Adams, C., (2019). A test of the cumulative effect of river weirs on downstream migration success, speed and mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts: An empirical study. *Ecology of Freshwater Fish*, 28(1), 176–186.
- Nisembaum, L., Martin, P., Lecomte, F., Falcón, J., (2021). Melatonin and osmoregulation in fish: A focus on Atlantic salmon *Salmo salar* smoltification. *Journal of neuroendocrinology*, 33(3), 1-17.
- Northcote, T., (1998). Migratory behaviour of fish and its significance to movement through riverine fish passage facilities. In *Fish Migration and Fish Bypasses*, Edited by Jungwirth, M., Schmultz, S., Weiss, S., pp 3- 18.
- Økland, F., Thorstad, E., Næsje, T., (2004). Is Atlantic salmon production limited by number of territories? *Journal of Fish Biology*, 65(4), 1047-1055.
- Olsén, K., Petersson, E., Ragnarsson, B.,Lundqvist, H., Järvi, T., (2004). Downstream migration in Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt sibling groups. *Canadian journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61(3), 328-333.
- Orlov, A., Gerasimov, Y., Lapshin, O., (2006). The feeding behaviour of cultured and wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in the Louvenga River, Kola Peninsula, Russia. *ICES journal of marine science*, 63(7), 1297–1303.
- Ovidio, M., Dierckx, A., Bunel, S., Grandry, L., Spronck, C., Benitez, J.-P. (2017). Poor Performance of a Retrofitted Downstream Bypass Revealed by the Analysis of Approaching

- Behaviour in Combination with a Trapping System. *River Research and Applications*, 33(1), 27–36.
- Ovidio, M., Enders, E., Hallot, E., Roy, M., Philippart, J.-C., Petit, F., Roy, A., (2007). Mobility and home-range use of Atlantic salmon parr over short time scales. *Aquatic living resources*, 20, 95-101.
- Ovidio, M., Philippart, J.-C., (2002). The impact of small physical obstacles on upstream movements of six species of fish. Synthesis of a 5-year telemetry study in the River Meuse basin. *Hydrobiologia*, 483, 55-69.
- Ovidio, M., Philippart, J.-C., avec la collaboration technique de Y. Neus, Y., Rimbaud, G., Francois, A., (2007). Suivi scientifique de l'efficacité des nouvelles échelles à poissons sur la Berwinne aux barrages de Berneau et de Mortroux. Bilan global des études et perspectives. Rapport final au Ministère de la Région Wallonne, DGRNE-Division de l'Eau, Direction des Cours d'eau non navigables. Université de Liège, Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Hydroécologie, pp 159.
- Peake, S., McKinley, R., (2011). A re-evaluation of swimming performance in juvenile salmonids relative to downstream migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(3), 682-687.
- Philippart, J.-C., Benitez, J.P., Ovidio, M., (2022). Saumon atlantique et barbeau fluviatile. Quel avenir pour ces deux poissons emblématiques et vulnérables des eaux vives en wallonie. *Carnet des espaces naturels*, 13, 26-31.
- Philippart, J.-C., Micha, J.-C., Baras, E., Prignon, C., Gillet, A., Joris, S., (1994). The Belgian project "meuse salmon 2000". First results, problems and future prospects. *Water Science and Technology*, 29, 315–317.
- Philippart, J.-C., Ovidio, M., Poncin, P., (2016). Le suivi des populations de poissons après rempoissonnements. Cas du saumon atlantique et du barbeau fluviatile. *Forêt. Nature*, 141, 32-39.
- Prignon, C., Micha, J. C., Rimbaud, G., Philippart, J. C., (1999). Rehabilitation efforts for Atlantic salmon in the Meuse basin area: synthesis 1983–1998. *Hydrobiologia*, 410, 69-77.
- Prince, A., (1998). Alternative Tactics in the Breeding Behaviour of Male Coho Salmon, *Behaviour*, 135(8), 1099-1124.
- Quinn, T., Brannon, E., Dittman, A., (1989). Spatial aspects of imprinting and homing in coho salmon. *Fishery Bulletin*, 87(4), 769–774.
- Renardy, S., Benitez, J.-P., Dierckx, A., Nzau Matondo, B., Ovidio, M., (2020). How and where to pass? Atlantic salmon smolt's behaviour at a hydropower station offering multiple migration routes. *Hydrobiologia*, 847, 469-485.
- Renardy, S, Benitez, J.-P., Tauzin, A., Dierckx, A., Nzau Matondo, B., Ovidio, M., (2020). Atlantic salmon smolt's behaviour at a hydropower station offering multiple migration routes. *Hydrobiologia*, 847, 469-485.

- Renardy, S., Colson, D., Benitez, J.-P., Dierckx, A., Goffaux, D., Sabbe, J., Rabouan, A., Detrait, O., Nzau Matondo, B., Sonny, D., Ovidio, M. (2022). Migration behaviour of Atlantic salmon smolts (*Salmo salar* L.) in a short and highly fragmented gravel-bed river stretch. *Ecology of Freshwater Fish*, 31, 499–514.
- Riley, W., (2007). Seasonal downstream movements of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) with evidence of solitary migration of smolts. *Aquaculture*, 273(2-3), 194-199.
- Roy, M., Roy, A., Grant, A., Bergeron, N., (2013). Individual variability in the movement behaviour of juvenile Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70(2), 339–347.
- Saloniemi, I., Jokikokko, E., Kallio-Nyberg, I., Jutila, E., Pasanen, P., (2004). Survival of reared and wild Atlantic salmon smolts: size matters more in bad years. *ICES Journal of Marine Science*, 61(5), 782–787.
- Stefansson, S., Björnsson, B., Ebbesson, L., McCormick, S., (2008). Chapter 7. Smoltification. In : fish larval physiology, 1st edition. Edited by Finn, R., Kapoor, B., CRC press, pp 726-730.
- Teichert, N., Benitez, J.-P., Dierckx, A., Tétard, S., De Oliveira, E., Trancart, T., Feuteun, E., Ovidio, M., (2020). Development of an accurate model to predict the phenology of Atlantic salmon smolt spring migration. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30(8), 1552-1565.
- Thomaz, D., Beall, E., Burke, T. (1997). Alternative reproductive tactics in atlantic salmon: factors affecting mature parr success. *Proceedings of the Royal Society B*, 264, 219–226.
- Thorolfur, A., Sigurdur, G., (2002). Variability in Timing and Characteristics of Atlantic Salmon Smolt in Icelandic Rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, 131(4), 643-655.
- Thorstad, E., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A., Finstad, B., (2012). A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. *Journal of Fish Biology*, 81, 500-542.
- Tipsmark, C., Jørgensen, C., Brande-Lavridsen, N., Engelund, M., Olesen, J., Madsen, S., (2009). Effects of cortisol, growth hormone and prolactin on gill claudin expression in Atlantic salmon. *Gen Comp Endocrinol*, 163(3), 1270-1277.
- Tomanova, S., Courret, D., Alric, A., De Oliveira, E., Lagarrigue, T., Tétard, S., (2018). Protecting efficiently sea-migrating salmon smolts from entering hydropower plant turbines with inclined or oriented low bar spacing racks. *Ecological Engineering*, 122, 143–152.
- Travade, F., Gouyou, C., De Faveri, N., (1999). Efficacité d'un exutoire de dévalaison et d'une barrière acoustique pour les smolts de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) à l'aménagement hydroélectrique de St. Cricq sur le gave d'Ossau. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture*, 353-354, 157-180.

- Urke, H., Kristensen, T., Ulvund, J. B., Alfredsen, J., (2013). Riverine and fjord migration of wild and hatchery-reared Atlantic salmon smolts. *Fisheries Management and Ecology*, 20(6), 544–552.
- Vassen, F., (1998). Etude de la compétition interspécifique entre les juvéniles de la truite commune (*salmo Trutta L.*) et du saumon atlantique (*salmo salar L.*) en rivière. Thèse de doctorat en sciences biologiques, Faculté des sciences, Facultés universitaires Notre-Dame de la Paix, Namur (Belgique). 240 pp.
- Whalen, K., Parrish, D., McCormick, S., (1999). Migration Timing of Atlantic Salmon Smolts Relative to Environmental and Physiological Factors. *Transactions of the American Fisheries Society*, 128(2), 289-301.
- Zydlowski, G., Stich, D., McCormick, S., (2014). Photoperiod control of downstream movements of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Journal of fish biology*, 85(4), 1023-1041.