



BELAMPHI : Etude du franchissement de la zone de Bellevue (Nantes, France) par les migrateurs amphihalins

Auteurs : Thomas TRANCART^{1,2*}, Marie-Caroline HUSSET¹, Valérie SIMON³, Emma ROBIN¹, Jézabel LAMOUREUX¹

Affiliations :

* Coordination et édition

¹ Muséum National d'Histoire Naturelle, station marine de Dinard, 38 rue du port blanc, 35800 Dinard, France

² UMR BOREA - Laboratoire de Biologie des Organismes et des Ecosystèmes Aquatiques, MNHN, CNRS 8067, SU, IRD 207, UCN, UA 43 rue Cuvier, CP 26, 75231 Paris Cedex 05, France

³ Conservatoire d'espaces naturels Pays de la Loire

Novembre 2024



Cofinancé par
l'Union européenne



Ce rapport doit être cité comme tel :

TRANCART, T., HUSSET, M-C., SIMON, V., ROBIN, E., LAMOUREUX, J. 2024. BELAMPHI : Etude du franchissement de la zone de Bellevue (Nantes, France) par les migrateurs amphihalins.

Table des matières

1	INTRODUCTION	7
1.1	Contexte de l'étude	7
1.2	Modèles biologiques	9
1.2.1	La lamproie marine, <i>Petromyzon marinus</i> (Linnaeus, 1758)	11
1.2.2	La grande alose, <i>Alosa alosa</i> (Linnaeus, 1758)	11
1.3	Site d'étude	12
1.4	Objectifs de l'étude	15
2	MATERIEL ET METHODES.....	15
2.1	La télémétrie acoustique.....	15
2.2	Déploiement des récepteurs acoustiques	16
2.2.1	Localisation des récepteurs fixes	16
2.2.2	Protocole de pose des récepteurs fixes	17
2.2.3	Contrôle de l'efficacité de détection des récepteurs acoustiques	19
2.3	Marquage des individus	19
2.3.1	Emetteurs acoustiques.....	20
2.3.2	Lamproies marines	20
2.3.3	Grandes aloses	23
2.4	Recherches supplémentaires des émetteurs acoustiques	25
2.5	Relève et téléchargement des récepteurs acoustiques	25
2.6	Analyse des données.....	26
2.6.1	Paramètres environnementaux.....	26
2.6.2	Estimation des taux de prédation par capteurs.....	26
2.6.3	Estimation des taux de prédation sans capteurs.....	26
2.6.4	Taux de reprise de la migration.....	26
2.6.5	Nombre de tentatives de franchissement de la zone de Bellevue	26
2.6.6	Durée du franchissement de la zone de Bellevue et de Thouaré	27
2.6.7	Date du franchissement réel de la zone de Bellevue	27
2.6.8	Vitesses de franchissement des zones de Bellevue et de Thouaré	27
2.6.9	Indices de linéarité.....	27
2.6.10	Catégorisation du franchissement.....	27
2.6.11	Efficacité du franchissement.....	27
3	RESULTAT & DISCUSSION	28
3.1	Test des émetteurs avec capteurs de prédation et des méthodes de marquage	28
3.2	Validation et suppression des données issues d'individus prédatés.....	29
3.3	Taux de reprise et de franchissement, perte en ligne	34

3.4	Nombre de tentatives de franchissement de la zone de Bellevue.....	36
3.5	Durée du franchissement de la zone de Bellevue	37
3.6	Délai entre date de relâche et franchissement réel, facteurs explicatifs.....	40
3.7	Vitesse de franchissement.....	44
3.8	Indice de linéarité pour le franchissement de la zone de Bellevue	46
3.9	Utilisation préférentielle des courants de marée	47
3.10	Catégorisation du franchissement	49
3.11	Conditions limites lors du franchissement.....	53
3.12	Hauteur d'eau lors des sorties de la zone de Bellevue.....	57
3.13	Efficacité du franchissement de la zone de Bellevue.....	60
3.14	Détermination de la voie de passage	61
4	EXTENSION AUX AUTRES ESPECES MIGRATRICES DE LOIRE.....	62
5	CONCLUSIONS.....	63
6	BIBLIOGRAPHIE	63

Avant-propos

Dans le contexte du programme de rééquilibrage du lit de la Loire et plus particulièrement en lien avec l'aménagement d'une zone de transition au droit de Bellevue, une question centrale émerge sur le comportement migratoire des poissons amphihalins sur ce secteur particulier. Situé en limite de la zone tidale de l'estuaire et marqué par la présence d'un socle rocheux naturel et de plusieurs ouvrages transversaux submergés, l'étude du comportement des migrateurs dans ce secteur constitue un apport de connaissance majeur.

*En étroite collaboration avec le Conservatoire d'espaces naturels (CEN) des Pays de la Loire, le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) réalise sur deux campagnes, en 2022 et 2023, un suivi comportemental des amphihalins (lamproie marine *Petromyzon marinus* et grande alose *Alosa alosa*).*

Compilée avec un suivi de paramètres physiques, cette étude dresse un état initial avant travaux robuste et sa réplication post-aménagement permettra l'évaluation des effets du programme d'équilibrage du lit de la Loire.

Remerciements

Nous tenons à remercier Séverine GAGNOL, Cheffe de l'unité territoriale Loire et les nombreux agents de Voies Navigables de France (VNF) qui ont participé aux discussions et aux réunions liées à cette étude, mais aussi pour leurs importantes interventions lors des phases de terrain sur la Loire. Nous remercions plus particulièrement Claire PERARD, Chloé LERAT, Stéphane COUILLEAULT, Elisabeth MERTZ et Marie LOISEAU.

Nous souhaitons remercier le Groupement d'Intérêt Public (GIP) Loire Estuaire, pour leur partage de données, les agents de l'Office Français pour la Biodiversité (OFB), l'association LOGRAMI et la Fédération départementale de Loire-Atlantique pour la pêche et la protection du milieu aquatique qui ont participé aux échanges scientifiques aux différentes étapes de l'étude et la Direction Régionale de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement (DREAL) Centre Val de Loire pour leur autorisation d'utilisation de matériel.

Merci aux pêcheurs professionnels et tout particulièrement à Didier MACÉ pour leur soutien à l'organisation et à la mise en œuvre matérielles des campagnes de marquage.

Merci aux différentes instances qui ont étudié et validé nos demandes d'autorisations légales pour mener l'étude, à la Direction générale de la recherche et de l'innovation (DGRI), aux membres du comité Cuvier du MNHN, à la Direction Départementale des Territoires et de la Mer (DDTM) Loire atlantique et à VNF.

Nous remercions aussi le Conseil Régional des Pays de la Loire ainsi que l'agence de l'eau Loire Bretagne pour le financement de cette étude, dans le cadre du Contrat pour la Loire et ses annexes de Montsoreau à Nantes 2021-2023.

Merci à Franck BOITARD, directeur du CEN, à l'initiative de la convention de coopération entre le MNHN et le CEN.

Cette étude a bénéficié du soutien logistique et administratif du Muséum National d'Histoire Naturelle et de sa station marine de Dinard. Les auteurs tiennent donc tout particulièrement à remercier Mme Aurélie CAZOULAT pour la gestion administrative et financière de ce projet, et Christophe BOINET, Marion

OLIVRY, Julie LUCAS, Thomas LEQUEFFRINEC, Éric FEUNTEUN, Laurine EURIAT et de nombreux autres agents pour leur soutien terrain.

1 INTRODUCTION

1.1 Contexte de l'étude

La Loire, plus grand fleuve français, a subi de nombreux remaniements au cours des siècles et plus particulièrement aux XIX^{ème} et XX^{ème} siècles. Visant à transformer la Loire en une grande voie navigable, avec un chenal profond et régulier, d'importants aménagements ont été entrepris. Les travaux d'ampleur menés jusqu'au milieu du XX^e siècle ont ainsi progressivement chenalisé la Loire avec quelques 750 épis, duits et chevrettes construits entre les Ponts-de-Cé et Nantes. Couplé à un creusement du bassin à marée, à l'aval de Nantes et à la suppression ou au déroctage de seuils naturels rocheux, l'onde de marée a été remontée au-delà de Nantes. A Bellevue, le déroctage partiel d'un seuil et le creusement d'un chenal au Sud du seuil a largement modifié l'équilibre du fleuve. En parallèle, l'exploitation massive du sable de Loire pour le secteur de la construction et les besoins agricoles ont été à l'origine d'un fort déficit dans le stock sédimentaire naturel du fleuve. 70 millions de m³ de sable soit l'équivalent de 4 siècles d'apports naturels de sédiment ont été prélevés à la Loire.

Les conséquences de l'ensemble de ces travaux sont considérables. Un chenal profond, plus régulier avec une pente plus importante, accélérant la vitesse du fleuve. **Toutes les conditions ont été réunies pour que le courant de la Loire s'accélère.**

Le lit principal de la Loire s'est ainsi incisé de plusieurs mètres à certains endroits de la Loire. Le niveau d'eau a diminué de 1 à 4 mètres à l'étiage selon la zone, au cours du 20^{ème} siècle. Le bouchon vaseux remontant plus à l'amont dans l'estuaire, une prise d'eau pour l'alimentation en eau potable de l'agglomération Nantaise a dû être déplacée. Les bras secondaires et bras morts sont aujourd'hui « perchés » par rapport au lit principal. Le bras de Varades se situe par exemple 1,9 mètres au-dessus de la ligne d'eau d'étiage et le Bras du Bernardeau à 4,4 mètres. Les annexes sont ainsi déconnectées du chenal principal, sur de plus longues périodes au cours de l'année, menaçant ainsi leur équilibre et leur fonctionnement.

La prise de conscience du déséquilibre sera rapidement partagée. Les extractions de sables sont interdites, localement en 1977 et totalement en 1995. En 1994, l'état lance le premier Plan Loire Grandeur Nature. Cet engagement marque un tournant dans la gestion du fleuve et la stratégie à l'horizon 2035 pour le bassin de la Loire est aujourd'hui définie pour répondre à certains grands enjeux pour les ligériens et ligériennes de la Vallée et pour les milieux naturels du bassin de la Loire.

En Région des Pays de la Loire, une prise de conscience générale émerge dès les années 1990 et des solutions sont recherchées pour tenter de réduire le déséquilibre du fleuve. Plusieurs actions expérimentales sont mises en œuvre, inscrites dans les Plans Loire successifs. Un premier contrat Restauration Entretien de la Loire estuarienne amont (2009-2014) est engagé et en 2011, le GIP Loire Estuaire pilote une étude stratégique d'ensemble sur l'évolution de la Loire et sur les interventions envisageables, en s'appuyant sur les expériences et études déjà menées.

Depuis 2015, plusieurs Contrats pour la Loire et ses annexes de Montsoreau à Nantes, signés par l'Etat, le Conseil Régional, l'agence de l'eau Loire Bretagne, le GIP Loire Estuaire, le CEN Pays de la Loire et des maîtres d'ouvrage locaux (collectivités, EPCI, associations) accompagnent les projets visant à retrouver un fonctionnement naturel et dynamique de la Loire et préserver ou restaurer ses annexes et leurs fonctionnalités écologiques (<https://www.contrat-loire-annexes.org/>).

Plusieurs collectivités et associations mènent des actions de restauration en faveur des bras secondaires et autres annexes fluviales entre Montsoreau et Nantes. Le GIP Loire estuaire pilote le volet évaluation de l'ensemble des contrats depuis 2021, en lien avec le CEN Pays de la Loire qui coordonne les indicateurs biotiques d'évaluation et au cœur de chacun des contrats successifs, VNF mène le programme de rééquilibrage du lit de la Loire entre les Ponts-de-Cé et Nantes.

Ce programme de rééquilibrage s'appuie sur deux principes d'actions : la remobilisation des sédiments accumulés autour des épis et dans les bras secondaires, tout en redonnant de l'espace de mobilité au chenal principal et le ralentissement de la vitesse d'écoulement de l'eau afin de favoriser le dépôt de sédiments dans le lit principal et de remonter progressivement le fond du lit et la ligne d'eau d'étiage.

Plusieurs scénarios ont été étudiés par VNF, permettant ainsi de prévoir les différentes évolutions possibles. Des modélisations hydrauliques ont été menées pour anticiper les effets des travaux de rééquilibrage sur le fonctionnement de l'hydrosystème ainsi que sur les habitats et les espèces.

Une première phase de travaux a été définie et concerne trois secteurs d'intervention (Figure 1.).



Figure 1 : Localisation des secteurs principaux d'intervention dans le cadre du Contrat Loire et ses Annexes. ©VNF

Sur les deux premiers secteurs, entre Montjean-sur-Loire et Ingrandes-Le-Fresne-sur-Loire, et entre Anetz et Oudon, le programme prévoit le remodelage des épis et chevrettes par arasement, raccourcissement voire suppression totale des ouvrages. Sur le troisième secteur, celui du lieu-dit Bellevue à l'amont de Nantes, d'importants travaux seront réalisés avec la création d'un ouvrage submersible, caractérisé par un duis submersible transversal à l'écoulement de 500m de long, prolongé par une partie longitudinale qui vient épouser le seuil rocheux naturel (Figure 3). Cet ouvrage créera un resserrement des écoulements à l'étiage, marée basse, en orientant les écoulements vers la rive nord. Les écoulements seront ainsi ralentis et favoriseront le dépôt de sable en amont. Cette zone constituera une zone de transition entre le secteur fluvial amont de Nantes et celui de l'aval valorisé par le Grand Port Nantes St Nazaire.

Ce programme de rééquilibrage du lit de la Loire devrait permettre, en 50 ans, une réhausse globale des fonds du lit de 30 cm à 1m selon les secteurs, par rapport à l'évolution naturelle ; une élévation du niveau d'eau d'étiage jusqu'à 50cm sur le secteur entre Anetz et Oudon et jusqu'à 1.80 m à marée basse à l'amont de Bellevue ; la reconnexion des bras secondaires au bras principal pendant 90% du temps (contre 30 à 50% actuellement). Ces évolutions hydromorphologiques seront favorables au maintien et à la

reconquête d'une biodiversité liée à une dynamique fluviale plus naturelle (diversification d'habitats, conservation d'espèces ligériennes, maintien du caractère humide de certains espaces...).

Le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN), établissement public de l'Etat en charge de la conservation et de la caractérisation de la biodiversité à l'échelle nationale et internationale, a été sollicité pour collaborer avec le CEN, maître d'ouvrage et coordinateur des indicateurs biotiques de l'évaluation du contrat pour la Loire et ses annexes. Tout particulièrement, l'équipe « migrants amphihalins » de la Station Marine de Dinard (Ille-et-Vilaine) du MNHN, spécialisée dans l'étude de l'écologie des poissons amphihalins et de leur conservation, a été choisie pour mener une étude sur le secteur de Bellevue.

En effet, l'enjeu de la migration des poissons amphihalins a été pris en compte tout au long de la phase de conception du programme de rééquilibrage. Le MNHN a été consulté à titre d'expert à plusieurs reprises par VNF. Au cours des études, il a été estimé que les opérations de remodelage des épis à l'amont de Bellevue, visant l'élargissement du chenal et la remobilisation des sédiments, n'auront pas d'incidence sur la migration des poissons. En revanche, cette analyse a été plus complexe concernant l'aménagement de la zone de transition à Bellevue du fait des modifications attendues sur les conditions d'écoulement des eaux. Dès 2019, l'office Français pour la biodiversité (OFB) avait alerté VNF.

Une analyse des impacts du projet de création de l'ouvrage à Bellevue sur la franchissabilité piscicole a été réalisée par un bureau d'étude indépendant, à partir de l'ensemble des éléments modélisés. Les conclusions de cette étude indiquaient un impact non-significatif sur la migration, en particulier sur les périodes actuelles de migration mais compte tenu du fait que la Loire fait partie des dernières aires de répartition d'espèces à faible population, et qui sont donc à forts enjeux, L'OFB a recommandé d'affiner le projet pour permettre un franchissement permanent des poissons, même en conditions de faible débit et de basse mer. VNF, maître d'ouvrage de l'opération et son maître d'œuvre EGIS/CNR, avec l'aide du bureau d'étude Fish-Pass, ont donc retravaillé sur l'optimisation de l'ouvrage pour le franchissement des espèces piscicoles. Ces travaux ont abouti à des modifications du projet avec l'aménagement d'une zone d'optimisation piscicole, au niveau de l'angle du duis en rive gauche, afin d'atténuer la pente de l'ouvrage pour affaiblir les vitesses d'écoulement, et d'ajouter deux bassins de repos.

Au fil des expertises, compte tenu de la situation particulière de la zone de Bellevue, actuelle et future, l'intérêt de conduire une étude comportementale des poissons migrants a été révélé. Un comité d'expert a soutenu ce projet (Office Français pour la Biodiversité (OFB), le Logrami et la Fédération départementale de Loire-Atlantique pour la pêche et la protection du milieu aquatique, GIP Loire estuaire...).

Cette étude a ainsi été montée et réalisée en collaboration avec le CEN, pour suivre et évaluer les conditions actuelles de franchissement de la zone. Elle sera répliquée dès que l'aménagement sera réalisé, tout début 2026.

1.2 Modèles biologiques

La plupart des espèces migratrices amphihalines de l'Atlantique Nord sont en danger, avec des chutes d'abondances relative supérieures à 98 % par rapport aux niveaux historiques (Limburg & Waldman, 2009; Verhelst et al., 2021; Waldman & Quinn, 2022). Ces espèces nécessitent des changements de biomes entre les habitats marins et d'eau douce pour accomplir leur cycle de vie (McDowall RM, 1998), ce qui les rend particulièrement vulnérables en les exposant aux pressions de chacun de ces milieux, ainsi qu'à celles en zone de transition estuarienne. Ainsi, les principales pressions responsables du déclin des

espèces amphihalines sont les barrages et la perte d'habitat, la surpêche, la pollution, le changement climatique, les espèces exotiques envahissantes et toutes les synergies entre ces différentes pressions. Suivant l'espèce et les bassins versants considérés, les impacts de ces pressions sont variables, mais elles sont présentes dans la très grande majorité des cas.

En milieu continental, les espèces migratrices ont besoin d'une grande diversité d'habitats. Par exemple, les espèces potamotiques (reproduction en eau douce) ont des exigences différentes pour leurs zones de fraie, d'incubation des œufs, et de croissance des larves ou des juvéniles. De nombreuses études ont documenté leur sensibilité face à la perte et à la fragmentation d'habitat, ainsi qu'aux barrières à leur migration (Lassalle, Crouzet, & Rochard, 2009; Clemens et al., 2012; Belletti et al., 2020; Merg et al., 2020; Duarte et al., 2021). L'augmentation de la connectivité longitudinale apparaît comme une des principales mesures pour essayer de protéger ces espèces, en augmentant potentiellement leur résilience face aux différentes pressions qui les menacent (Costa et al., 2021). Etudier les amphihalins lors de leur migration et leur succès reproductif permet donc de mettre en évidence les besoins de gestion du milieu et les résultats des aménagements.

Comme de nombreuses rivières européennes, la Loire a subi une chute des effectifs des migrateurs amphihalins au cours du siècle dernier (Merg et al., 2020). Elle abrite de nombreuses espèces migratrices amphihalines, notamment les sept espèces de poissons grands migrateurs concernées par le document de référence en matière de gestion des migrateurs (PLAGEPOMI). Elle est donc d'intérêt majeur pour la gestion de ces espèces. Le site d'étude de Bellevue étant situé dans la zone de transition entre l'estuaire et la Loire fluviale, zone vulnérable pour les migrateurs, il est important de limiter les impacts pour qu'ils puissent coloniser les linéaires amont sans difficultés supplémentaires.

Les deux espèces retenues pour établir un état initial pouvant ensuite être répliqué post-aménagement et permettre d'évaluer les effets du programme, sont la lamproie marine (*Petromyzon marinus* Linnaeus, 1758) et la grande alose (*Alosa alosa* Linnaeus, 1758). Ces deux espèces sont anadromes : après avoir passé une partie de leur vie en mer, elles entament leur migration vers des zones favorables à leur reproduction, dans les eaux douces continentales en amont des rivières. Elles ont été retenues pour plusieurs raisons :

- Ces deux espèces se distinguent par leurs caractéristiques morphologiques, physiologiques et leur exigences environnementales (stratégie de nage, conditions de crues, périodicité, etc.) permettant de représenter la diversité des espèces migratrices.
- Pour étudier la migration des espèces dans une zone donnée, la méthode de télémétrie acoustique est fréquemment utilisée (Hussey et al., 2015). Elle permet le suivi dans l'espace et dans le temps des trajectoires individuelles, mettant ainsi en exergue les contraintes dans leur migration. Cette technique exige de marquer des individus avec un émetteur acoustique, et donc une expertise de pêche de ces espèces (matériels, techniques de pêche, etc.). Une pêcherie professionnelle est présente pour ces deux espèces, en aval de la zone d'étude.
- Même si leur raréfaction est très importante à l'amont de la Loire, les pêcheries professionnelles en aval témoignent encore de la présence de géniteurs de ces deux espèces entrant dans l'estuaire de Loire (Hansen et al., 2016 ; Association LOGRAMI, 2022 ; Trancart et al., 2023 ; Reid & Goodman, 2016 ; Robin et al., 2023)

1.2.1 La lamproie marine, *Petromyzon marinus* (Linnaeus, 1758)

Cette espèce anguilliforme a tendance à utiliser les zones à faible vitesse dans les rivières, notamment près du fond (Reid & Goodman, 2016). Sa période de migration génésique de montaison est assez large (janvier – mai en Loire), ce qui permet d'étudier plusieurs relâches, sur plusieurs régimes hydrologiques. Le suivi de ses géniteurs en eau douce a déjà été réalisé par télémétrie acoustique sur différents sites (Trancart et al., 2022b ; Trancart et al., 2023).

Les populations de lamproie marine ont diminué au cours des 30 dernières années dans les rivières européennes (Hansen et al., 2016). Au niveau national, elle est classée en danger depuis 2019 sur la liste rouge des poissons d'eau douce de France métropolitaine (IUCN 2019). Sur la Loire, les effectifs dénombrés par les systèmes de vidéo-comptage des passes à poissons ont drastiquement diminué, passant de plus de 55 000 individus en 2015, à 10 000 en 2018, puis à 20 individus en 2019. Malgré un regain avec presque 35 000 individus dénombrés en 2020, seulement 4 000 individus arrivent aux stations de comptages en 2021, puis seuls 15 et 14 individus sont observés respectivement en 2022 et 2023 (Association LOGRAMI, 2022).

Des études réalisées en Vienne et en Creuse, sous bassin versant exempt de pêcheries et de barrages et dont les densités de lamproie marine étaient historiquement les plus importantes, ont démontré de fortes pertes d'individus lors de leur migration de montaison avec 30 % des individus suivis sur 7 km et seulement 4 % à plus de 15 km expliquées notamment par la prédation avec 88 % des effectifs marqués prédatés sur le suivi en 2021 (Trancart et al., 2023).

L'étude de la pression de prédation sur cette espèce sur la zone de Bellevue est aussi importante car d'éventuels blocages ou retardements dans leur migration liés à des obstacles immergés pourraient accentuer des phénomènes de prédation. Une étude effectuée à Saint-Laurent-Nouan a d'ailleurs démontré un blocage complet de l'espèce en 2021 malgré un ouvrage franchissable, dû au cumul du seuil et d'une forte prédation sur la zone (Robin et al., 2023).

1.2.2 La grande alose, *Alosa alosa* (Linnaeus, 1758)

Cette espèce a la particularité de migrer plus tard que la lamproie marine (avril – mai en Loire), sur des conditions hydrologiques différentes. De plus, ses capacités natatoires sont distinctes, et elle ne peut s'aider du substrat pour franchir les zones délicates à faible profondeur. La grande alose est une espèce extrêmement sensible aux conditions environnementales, notamment aux concentrations d'oxygène dans l'eau. Leur migration trans-estuarienne dans la partie médiane de l'estuaire de Loire est d'ailleurs inhibée pendant les épisodes hypoxiques (Tétard et al., 2016).

La grande alose, en préoccupation mineure sur la liste rouge UICN européenne et mondiale, est passée du classement « vulnérable » en 2010 à « en danger critique » depuis 2019 sur la liste rouge des poissons d'eau douce de France métropolitaine (UICN, 2019). Malgré ce statut, en dehors d'un moratoire sur les bassins de la Garonne et de la Charente, aucun plan de conservation au niveau national n'est actuellement en cours. Toute la responsabilité revient donc aux différents Plans de Gestion des Poissons Migrateurs (PLAGEPOMI), qui doivent, à l'échelle des bassins, définir les mesures utiles à la reproduction, au développement, à la conservation et à la libre circulation des espèces.

L'OFB souligne la faible population de cette espèce dans le bassin de la Loire constituant une des dernières aires de répartition des grandes aloses, et donc l'enjeu important d'améliorer les connaissances sur son comportement dans cette zone de transition.

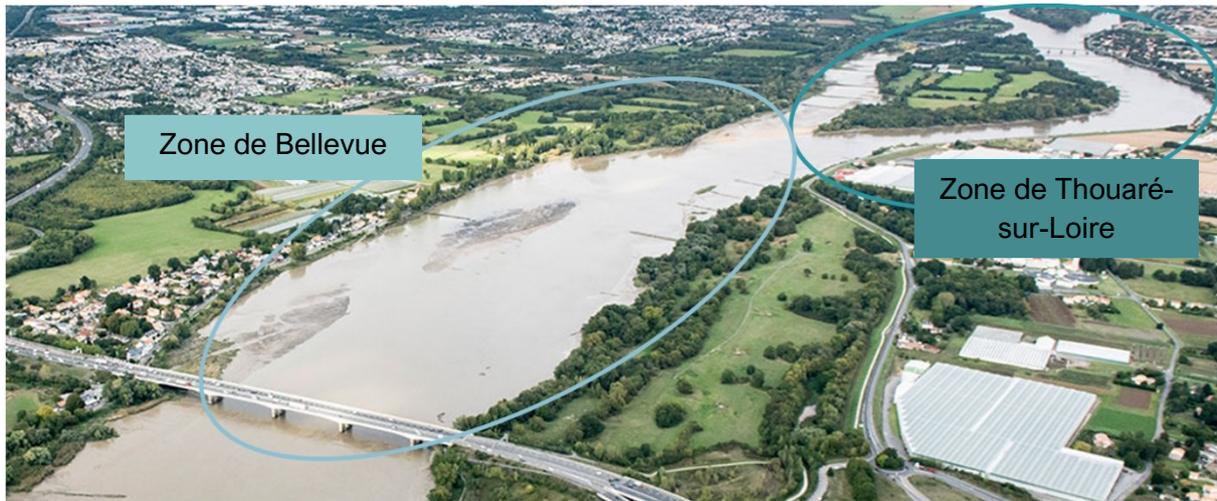


Figure 2 : Photo aérienne du secteur de Bellevue et des deux zones de l'étude (Bellevue et Thouaré-sur-Loire). © VNF

Cette étude va permettre d'étayer les données scientifiques sur la grande alose au travers de la zone de transition entre l'estuaire et la zone fluviale du plus grand fleuve de France.

1.3 Site d'étude

Le site d'étude se trouve sur la partie haute de l'estuaire de la Loire, juste en amont de la ville de Nantes (Loire-Atlantique, 44). Dans cette étude, deux zones seront considérées : la zone de Bellevue (en aval) et la zone de Thouaré-sur-Loire (en amont, Figure 2).

La zone de **Bellevue** présente un socle rocheux naturel longitudinal submersible au Nord qui se relève vers le Sud (crête), une zone très profonde au Sud et des épis submersibles transversaux au départ des berges (Figure 2). Pour l'étude de ce secteur complexe, le chenal au droit de Bellevue sera analysé comme étant constitué de deux chenaux, l'un Nord et l'autre Sud. Actuellement, la continuité dans le chenal Nord n'est pas assurée lors de faibles débits et de basses mers, en raison de l'émersion de la partie la plus haute du seuil rocheux et de la présence d'un épi transversal émergeant, de la berge en rive droite. Le chenal Sud est quant à lui en connexion permanente entre l'amont et l'aval, plus profond et présentant des débits plus importants. La navigation passe actuellement par ce chenal.

Les travaux sur cette zone seront réalisés entre 2024 et 2025. Un duis transversal en enrochement submersible, comprenant une zone favorisant le franchissement piscicole, sera créé (Figure 3). Par conséquent, la continuité hydro-écologique du chenal Nord de la zone de Bellevue devrait être assurée en tout temps. Le chenal Sud présenterait potentiellement une continuité réduite lors de quelques plages de basses mers et de faibles débits.

La deuxième zone du site d'étude est celui de **Thouaré-sur-Loire** (Figure 2), juste en amont du secteur de Bellevue. Elle comprend en son centre l'île de la Chênaie. Actuellement, la continuité hydro-écologique du bras Nord de cette zone est contrainte par la présence d'épis transversaux, la navigation y est difficilement praticable voire impossible à marée basse en période estivale. Le chenal Sud présente une connexion permanente entre l'amont et l'aval, la navigation y est en tout temps praticable. Dans cette zone de Thouaré-sur-Loire, le programme prévoit l'arasement de trois épis dans son bras Nord. Cette suppression devrait permettre le rétablissement plus fréquent de la continuité hydro-écologique sur ce bras secondaire, comme effectué dans de nombreux autres bras secondaires de la Loire plus en amont.

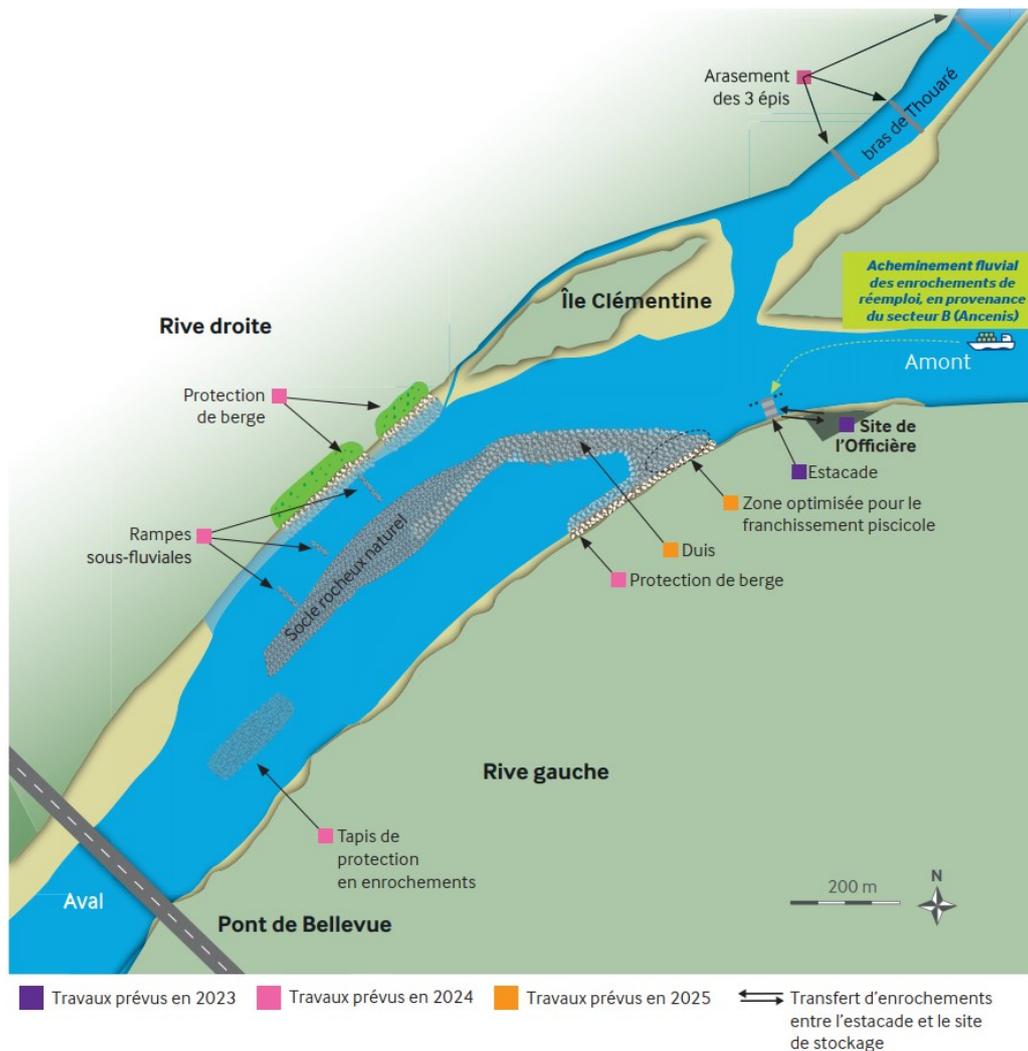


Figure 3 : Carte des aménagements prévus sur la zone de Bellevue et de Thouaré-sur-Loire. © VNF

Cette zone d'étude est soumise à plusieurs pressions qui peuvent impacter les espèces piscicoles en général, et les espèces migratrices en particulier. Tout d'abord, cette zone, comme l'ensemble des zones estuariennes et fluviales, est soumise à une pêche professionnelle ciblant, entre autres, la grande alose et la lamproie marine. Les captures de lamproies marines sur l'ensemble de l'estuaire de la Loire sont assez stables, entre 20 et 40 T chaque année (données CEMIA). Les débarquements d'aloses sont plus variables, allant de 5 à 17 T sur les sept dernières années (données CEMIA). Il existe aussi une présence avérée de silure glane *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758). Selon les données des pêcheurs professionnels sur la zone (données CEMIA), plus de 19 T de cette espèce ont été pêchées en 2023. La prédation de certaines espèces migratrices par le silure ayant déjà été préalablement démontrée, il existe sans doute une pression liée à sa présence sur la zone d'étude. Enfin, ce site, comme l'ensemble de l'écosystème ligérien, est soumis aux perturbations liées au réchauffement climatique, et notamment à la baisse des régimes hydrologiques. Les années de l'étude (2022 et 2023) ont été particulièrement faibles en termes d'hydrologie, notamment pendant les périodes de montaison des lamproies marines et des grandes aloses (Figure 4).

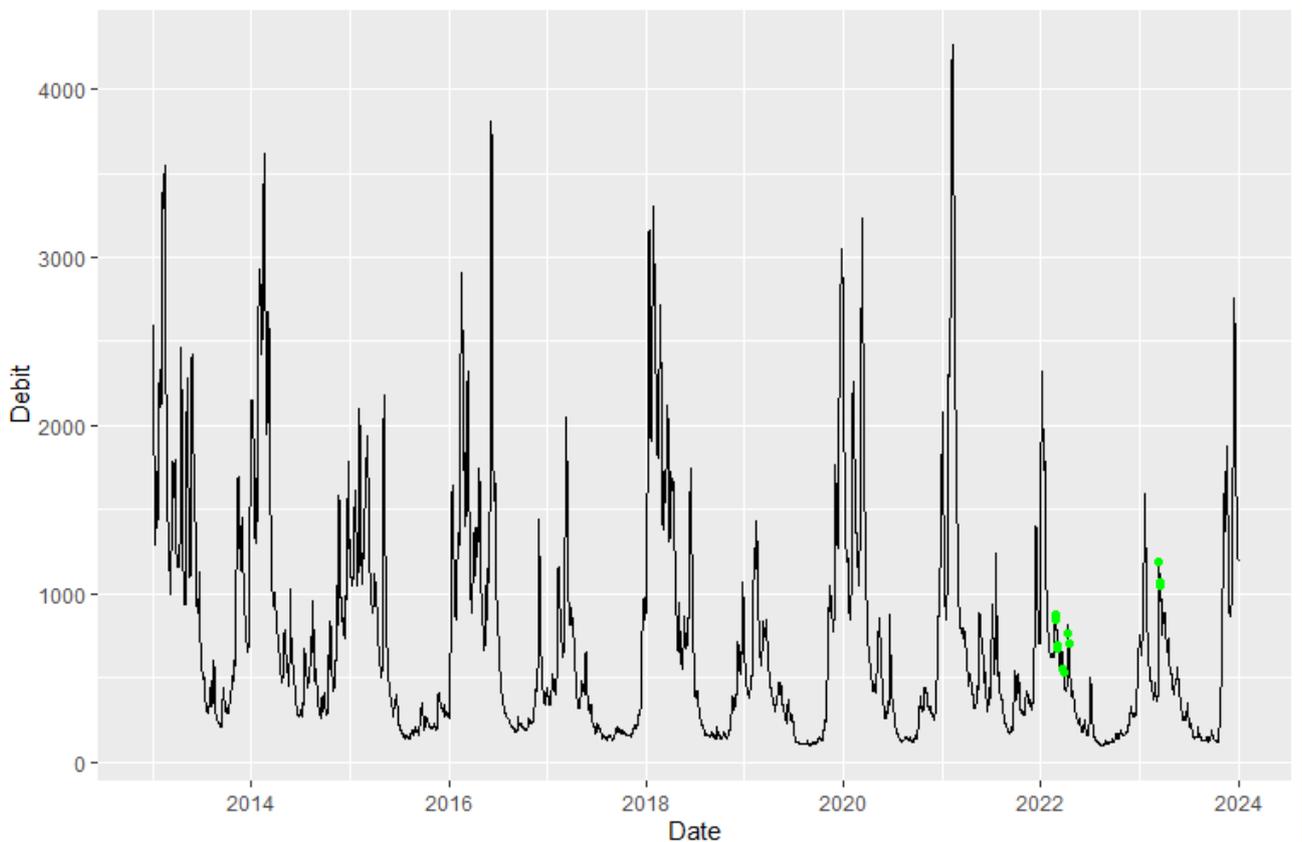


Figure 4 : Evolution des débits (en m^3/sec) au niveau du pont de Bellevue sur les 10 dernières années. Les points verts représentent les dates de relâche d'individus marqués pour l'étude.

Cette zone d'étude se situe en aval de la limite tidale de marnage, impliquant une variation de la hauteur d'eau en fonction de la marée. En revanche, la limite tidale d'inversion du courant est plus mobile, et parfois située en aval de la zone d'étude. Ainsi, il apparaît que sur le site de Bellevue, il n'y a jamais d'inversion du courant lorsque le débit est supérieur à $1000 m^3/s$. Quand le débit est inférieur à cette valeur, en période de vive-eaux (>80), il y a un ralentissement et inversion du courant. En revanche, en morte-eaux (<45), il y a bien un ralentissement du courant mais pas d'inversion. La localisation précise de la zone de limite d'inversion du courant est très importante dans la gestion des migrateurs amphihalins, car elle délimite deux comportements différents :

- En zone tidale, les migrateurs vont utiliser les courants de marée de manière préférentielle. Ce type de transport, appelé transport tidal sélectif, va optimiser énergétiquement la migration. Ainsi, les individus qui utilisent ce genre de transport vont pénétrer la colonne d'eau lors des courants sélectionnés (durant les flots pour les individus qui veulent migrer vers l'amont comme les aloses et les lamproies), et rester dans des zones refuges lorsque le courant est en sens inverse (durant les jusants toujours dans notre exemple).

- En zone non-tidale, les migrateurs vont nager à contre-courant, en s'orientant de manière opposée au courant (rhéotaxie positive).

La transition entre ces deux comportements est une étape clé complexe, assez peu étudiée pour l'instant, où les individus doivent passer d'un comportement particulier à un autre type de comportement, totalement opposé au premier en termes de mécanismes, notamment d'orientateurs.

Ainsi, la zone de Bellevue apparait comme une zone à forts enjeux et d'une grande complexité écologique pour les migrateurs amphihalins. La modification importante de cette zone est donc, à double titre, un évènement majeur dont l'étude est indispensable.

1.4 Objectifs de l'étude

La présente étude a pour objectif de **quantifier et de qualifier le franchissement de la zone de Bellevue et de la zone de Thouaré-sur-Loire, à l'état pré-aménagement du secteur de Bellevue, par la lamproie marine et la grande alose lors de différentes conditions environnementales et de quantifier une prédation potentielle exercée sur la lamproie marine sur cette zone.**

La distinction des deux zones permet d'étudier à petite échelle le franchissement de la zone de Bellevue où l'ouvrage immergé sera créé mais aussi de la zone du bras secondaire de Thouaré-sur-Loire qui bénéficiera d'une reconnexion plus fréquente avec le chenal principal et d'un rétablissement de sa continuité.

Cet état initial permettra ensuite de mesurer l'efficacité du programme d'aménagement par la complémentarité d'une étude post aménagement du secteur.

2 MATERIEL ET METHODES

2.1 La télémétrie acoustique

La télémétrie acoustique est un outil de suivi des populations d'espèces aquatiques par le biais de signaux acoustiques transmis puis enregistrés. Des émetteurs acoustiques sont au préalable insérés dans les individus à suivre, puis les signaux émis par ces émetteurs sont enregistrés par des récepteurs acoustiques immergés dans la zone d'étude. L'émetteur acoustique est une marque active, disposant d'une source d'énergie intégrée. Il émet des ultrasons codant un numéro d'identification individuel permettant de suivre la localisation et le déplacement de plusieurs dizaines de poissons simultanément, dans le temps et l'espace. Les fréquences, la puissance des émissions, les délais entre les émissions ainsi que la durée de vie des émetteurs sont adaptables en fonction des objectifs. Les récepteurs acoustiques enregistrent les signaux de la même fréquence que les émetteurs. Ce type de suivi permet l'acquisition de données dites discrètes, c'est-à-dire la présence d'un individu à un endroit donné et à un instant t . Plusieurs métriques peuvent être obtenues à partir de ces données, renseignant sur la biologie et l'écologie de l'espèce, comme les temps d'arrivée, de départ, les temps de résidence, les vitesses de déplacement, les périodes de déplacement. Les émetteurs acoustiques peuvent aussi être configurés avec des capteurs intégrés additionnels, permettant d'enregistrer des données environnementales comme la profondeur, la température ou l'accélération, mais aussi de détecter des évènements de prédation en réagissant avec l'acidité de l'estomac des prédateurs.

2.2 Déploiement des récepteurs acoustiques

Pour les deux années de l'étude (2022 et 2023), une convention d'occupation temporaire du domaine public fluvial a été accordée pour l'installation des récepteurs acoustiques en Loire (2022 : n°21952200001 ; 2023 : n°21952300009). Le suivi acoustique de cette étude a été réalisé avec des récepteurs acoustiques Innovasea VR2W-69 kHz.

2.2.1 Localisation des récepteurs fixes

Les récepteurs ont été placés à intervalles réguliers sur les deux secteurs de la zone d'étude, en tenant compte de leurs critères morphologiques. Le réseau a été densifié le long des deux bras séparés par la roche centrale de la zone de Bellevue pour essayer de discriminer le choix de passage des individus entre le chenal Nord et Sud. Pour les mêmes raisons, des récepteurs ont été placés dans le bras secondaire de Thouaré.

En 2022, 24 récepteurs acoustiques ont été installés sur le site d'étude (Figure 5) du 14 au 16 février. Un de ces récepteurs est resté ensablé lors de la relève intermédiaire en 2022 et n'a pas été retrouvé lors des relèves finales de 2022 et de 2023. En 2023, 24 récepteurs ont été installés à nouveau sur le site du 25 au 26 février, quasiment aux mêmes localisations qu'en 2022, excepté celle du récepteur ensablé, et en ajoutant un récepteur dans le bras secondaire de Thouaré-sur-Loire. Un deuxième récepteur est resté ensablé en 2023 et non retrouvé dans le chenal Sud de Bellevue. La nouvelle configuration en 2023, dans le bras de Thouaré-sur-Loire, était issue de l'analyse des données de 2022 de laquelle quelques incertitudes ressortaient. Afin de certifier un passage dans le bras secondaire, un récepteur a été ajouté au centre du bras, et les récepteurs en amont et en aval ont été plus avancés vers le centre de celui-ci. Les autres légers décalages ont été induits par une contrainte technique de profondeur maximale atteignable lors de la pose des récepteurs (Figure 5). Il est jugé que ces décalages n'auront pas d'incidence sur les analyses.

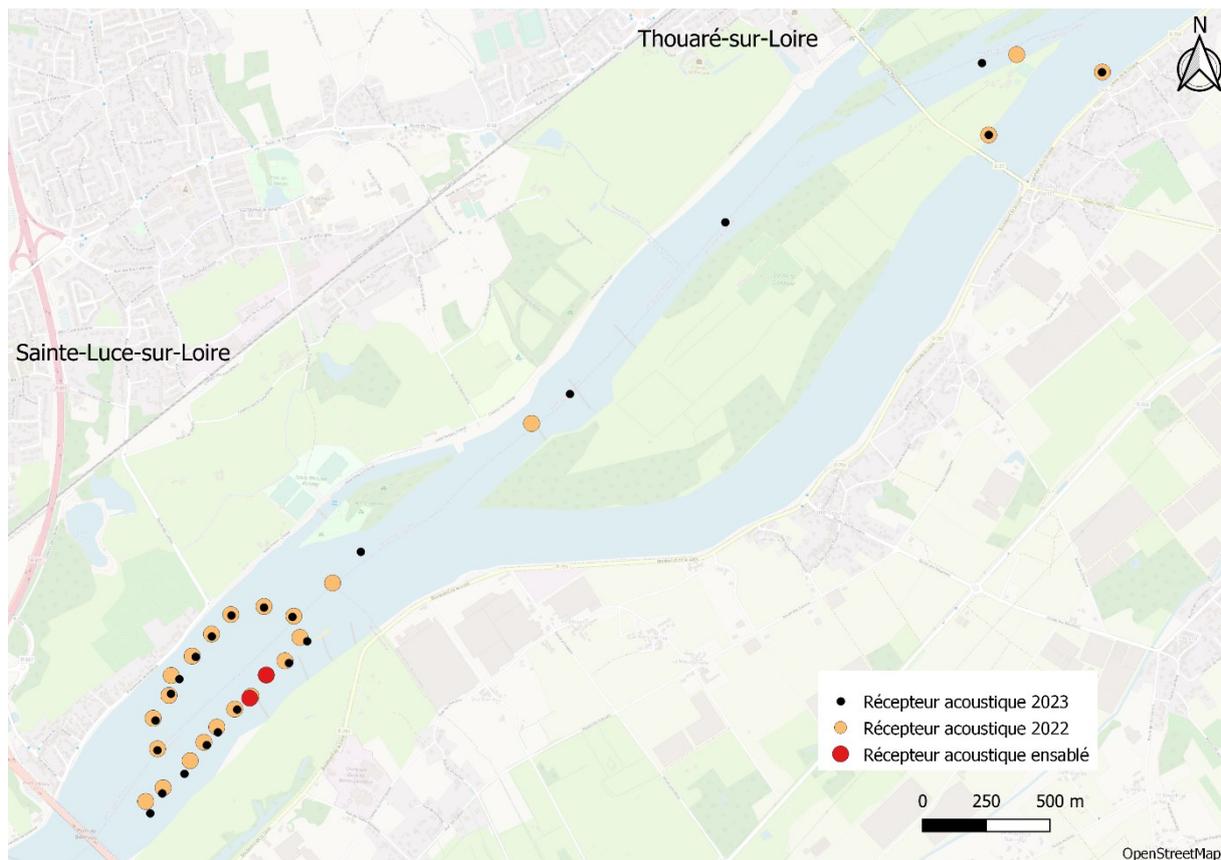


Figure 5 : Carte de la disposition des récepteurs acoustiques sur les zones d'étude (Bellevue et Thouaré-sur-Loire) ©QGIS.

2.2.2 Protocole de pose des récepteurs fixes

L'ensemble du déploiement des récepteurs acoustiques a été réalisé par VNF avec leurs moyens nautiques mis à disposition pour l'étude. Avant chaque action de pose d'un récepteur, la profondeur et la morphologie du fond du lit de la Loire étaient prospectées sur toute sa largeur avec une embarcation légère pour définir le meilleur emplacement. Le choix de la localisation finale a été validé conjointement en prenant en compte les contraintes de navigation sur le site connues par VNF (enrochements, épis, et large passage à laisser obligatoirement pour la navigation des usagers) et les contraintes d'optimisation des détections acoustiques (zones à forte profondeur et à faible turbulence privilégiées).

2.2.2.1 Récepteurs acoustiques sur bouées de signalisation

Hormis pour les récepteurs dans le bras secondaire de Thouaré, tous les récepteurs étaient reliés à des dispositifs visibles en surface, signalisés par des bouées de signalisation réglementaires, avec le code couleur adapté en fonction de leur position dans le chenal de navigation (Figure 6).

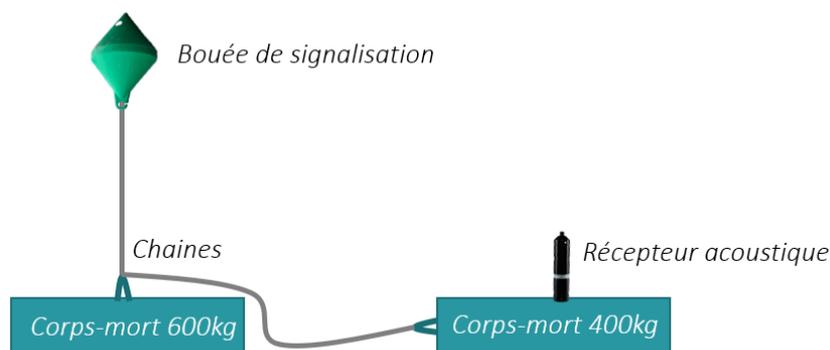


Figure 6 : Dispositif signalisé de maintien des récepteurs acoustiques au fond de la Loire.

Une unité de réception était composée d'une bouée de navigation, reliée par une chaîne à un premier corps-mort de 600 kg. Ce dispositif était ensuite relié latéralement à un second corps-mort de 400 kg sur lequel était fixé le récepteur acoustique. Cette disposition permettait de garantir l'intégrité du récepteur acoustique lors de sa pose et de sa relève

Chaque unité de réception a été déposée dans la Loire par les équipes de VNF (Figure 7). Une attention particulière a été apportée lors des phases d'immersion afin de ne pas endommager les récepteurs acoustiques et de garantir une bonne qualité de réception acoustique.



Figure 7 : Photo de l'immersion d'un récepteur acoustique signalisé en surface avec le bateau La Toue.

Les positions de chaque récepteur ont été relevées avec un GPS inframétrique (Trimble Catalyst 60 cm). En 2022, la pose a été réalisée à l'aide de deux bateaux (Le baliseur « Michel Pineau » et La Toue) et de deux équipes d'agents de VNF. En 2023, à la suite de difficultés techniques, seul le bateau La Toue a pu

être utilisé et la profondeur de pose était donc limitée à 6,6 m, ce qui explique certains décalages de position entre 2022 et 2023.

2.2.2.2 Récepteurs acoustiques furtifs

Dans les zones de faible profondeur limitant l'accès aux navires avec grue, un second dispositif de pose a été utilisé pour les récepteurs placés dans le bras de Thouaré (un seul récepteur en 2022, et deux en 2023). Ce dispositif était installé de manière furtive, sans signalisation de surface (Figure 8).

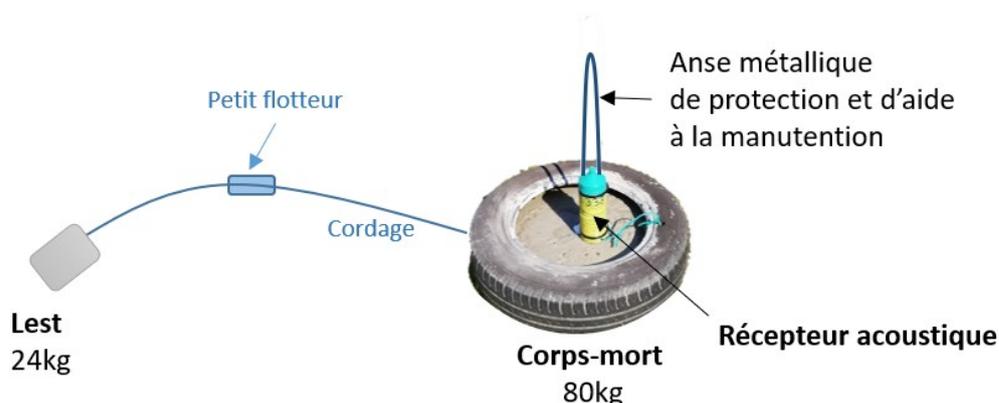


Figure 8 : Dispositif furtif de maintien des récepteurs acoustiques au fond de la Loire dans le bras secondaire de Thouaré-Sur-Loire.

Un autre dispositif furtif a été utilisé chaque année pour ajouter un récepteur acoustique en amont du chenal navigable de la zone de Thouaré-sur-Loire, sur l'échelle limnométrique de la DREAL Centre Val de Loire, avec leur accord. Ce récepteur acoustique a été déployé grâce à un arceau construit par VNF pour entourer l'échelle en bordure de berge et fixer le récepteur, avec un cordage permettant la descente et la relève de l'arceau et du récepteur le long de l'échelle.

2.2.3 Contrôle de l'efficacité de détection des récepteurs acoustiques

Le déplacement immergé d'un émetteur acoustique a été effectué à deux reprises en 2022 (le 05/05/2022 en bateau avec les agents de VNF et le 21/06/2023 en canoë) et une fois en 2023 (16/05/2023 en bateau avec un pêcheur professionnel). Ces déplacements géolocalisés ont permis d'observer les détections enregistrées par le réseau de récepteurs fixes et d'observer les différentes aires de détection de ceux-ci en fonction des conditions environnementales dans le temps.

2.3 Marquage des individus

L'étude s'est déroulée dans le cadre de l'Etablissement Utilisateur Faune Sauvage Non-Hébergée du Muséum (EU-MNHN-UAE-FSNTC, agrément A750536), a été validée par le comité d'éthique en expérimentation animale n°068, comité Cuvier, et a été autorisée par le ministère de l'enseignement supérieur, de la recherche et de l'innovation (APAFIS#35047-2022013021381957). Chaque année, un arrêté a été délivré par la Direction Départementale des Territoires et de la Mer (DDTM), préfet de la Loire-Atlantique, portant autorisation aux agents du Muséum National d'Histoire Naturelle travaillant

sur l'étude, pour le prélèvement, le transport et la relâche des lamproies marines et des grandes aloses sur la zone concernée en Loire (2022 : n°2022/SEE/0061 ; 2023 : n°2023/SEE/0005).

2.3.1 Emetteurs acoustiques

Deux types d'émetteurs acoustiques ont été utilisés au cours de cette étude :

- Emetteurs acoustiques classiques sans capteur additionnel - Innovasea V9-1X-A69 (délai 35-65 s) avec une durée de vie de 30 jours ;
- Emetteurs acoustiques équipés de capteurs de prédation - Innovasea V9D-2X-A69 (délai 40-80 s), avec une durée de vie 60 jours.

Tous les émetteurs ont été paramétrés en 69 kHz avec un délai moyen d'émission de 50 ou 60 secondes, une puissance de sortie de 151 Db. Ces paramètres ont été définis pour éviter les collisions entre les émissions et pouvoir suivre un maximum d'individus simultanément. De la même manière, des extinctions automatiques ont été programmées au bout de 30 ou 60 jours afin de pas saturer l'espace acoustique en cas de rejet ou perte d'émetteur, et / ou de mortalité sur la zone d'étude.

Les émetteurs utilisés ont été sélectionnés pour ne pas dépasser 2 % du poids total de l'individu marqué, comme classiquement recommandé (Winter J.D, 1996).

Les émetteurs avec capteurs de prédation été destinés à deux lots de 30 lamproies marines, afin d'estimer les taux de prédation de cette espèce par les silures glanes sur cette zone. En cas de prédation d'un individu marqué, l'acidité dans l'estomac du prédateur va faire réagir le capteur de prédation, qui passera en mode prédaté. Pour les grandes aloses, le marquage par implantation intragastrique, obligatoire pour cette espèce, rendait *de facto* l'utilisation de cette technologie impossible.

2.3.2 Lamproies marines

2.3.2.1 Capture des lamproies marines

Les individus ont été capturés par des pêcheries professionnelles en amont ou en aval immédiat de la zone de Bellevue afin de minimiser la translocation des individus. La majorité des pêches ont été effectuées sur la même zone que le lieu de relâche des individus, en aval du pont de Bellevue. Les pêcheurs professionnels ont utilisé des filets trémails (34 mm) pour cibler les lamproies marines. Une fois capturées, les lamproies ont été stabulées dans de grands viviers avec un renouvellement d'eau provenant de la Loire et une oxygénation continue pour une période maximale de 48 h, au sein des locaux des pêcheurs professionnels.

2.3.2.2 Marquage des lamproies marines

Les individus à marquer ont été sélectionnés afin d'éviter les individus présentant des pathologies, des plaies importantes ou des signes avancés d'une reproduction imminente (caractères sexuels secondaires apparents : bourrelet dorsal, bourrelet anal et pseudo nageoire anale, opacité des yeux et rigidité corporelle, Figure 9).

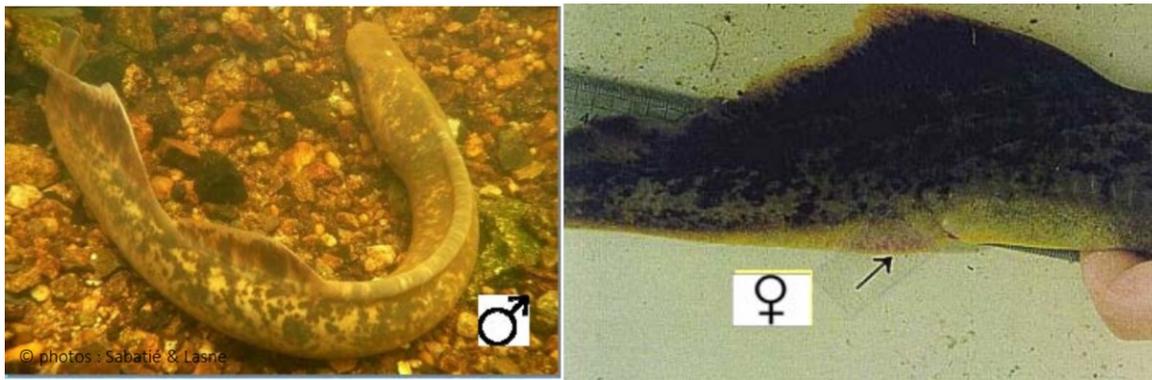


Figure 9 : Photos de caractères sexuels secondaires différenciés chez les lamproies marines (@Sabatier et Lasne).

Sous anesthésie générale (Aquabenzocaina, 50 mg.l⁻¹), les lamproies marines ont été pesées, mesurées (longueur totale), puis marquées avec des émetteurs acoustiques placés dans la cavité péritonéale par insertion chirurgicale, tout en respectant la chaîne de prophylaxie. Le sexage de l'individu est noté lorsqu'il est visible lors de la chirurgie.

Le protocole chirurgical appliqué, mis au point à la station marine MNHN de Dinard, a été utilisé de nombreuses fois depuis plusieurs années (Trancart et al., 2018), avec à chaque fois une absence de mortalité et de comportements post-opératoires anormaux. Les dernières études menées par la même équipe du MNHN sur les lamproies marines avec ce protocole ont été probantes avec 100 % de reprise de migration après le marquage (Trancart et al., 2022; Trancart et al., 2023).

Après opération, les lamproies marines ont ensuite été transférées dans un bac de réveil individuel jusqu'à dissipation de tout effet de l'anesthésiant, puis transférées dans un grand vivier post-opératoire avec renouvellement d'eau provenant de la Loire et oxygénation continue, dans les locaux des pêcheurs professionnels, jusqu'à leur relâche dans le milieu naturel.

Six sessions de marquage ont eu lieu par lot de 30 individus pour tester différentes conditions hydrologiques (120 individus en 2022 et 60 individus en 2023), dont deux lots marqués avec des émetteurs avec capteur de prédation (un lot en 2022 et un lot en 2023). La relâche de chaque lot dans le milieu naturel a été réalisée en deux fois (par sous-lot de 15 individus), à savoir le jour du marquage puis le lendemain afin d'éviter les collisions de signaux acoustiques (Tableau 1).

Tableau 1 : Dates de marquage, de relâche et type d'émetteur employé sur les lots de 30 lamproies marines.

N° du lot	Type d'émetteur	Date de marquage	Dates de relâche	Débit moyen des deux dates de relâche (m ³ .s ⁻¹)
1	Classique	24/02/2022	24 et 25/02/2022	859
2	Classique	03/03/2022	03 et 04/03/2022	681
3	Classique	24/03/2022	24 et 25/04/2022	540

4	Prédation	12/04/2022	12 et 13/04/2022	739
5	Prédation	14/03/2023	14 et 15/03/2023	1130
6	Classique	15/03/2023	15 et 16/03/2023	1060

Les débits initialement ciblés dans le protocole étaient basés sur les modules Q50, Q10 et Q90 des débits possiblement rencontrés lors des migrations de montaison des lamproies marines sur le site d'étude (débits journaliers en $m^3.s^{-1}$ sur 20 ans pour les périodes de migration de janvier à mai à la station de la Loire totale Malakoff : minimum $147 m^3.s^{-1}$, maximum $4610 m^3.s^{-1}$ et médiane $1149 m^3.s^{-1}$).

Après la période de récupération post-opératoire, les individus ont été relâchés en aval du pont de Bellevue (Coordonnées GPS L93 : 361512 m ; 6690556 m), en dehors de la zone d'étude afin de garantir que l'intégralité des observations enregistrées sur les récepteurs du réseau proviennent bien d'individus ayant repris leur migration de montaison.

2.3.2.3 Suivi post-marquage d'un lot de 10 lamproies marines

En parallèle du marquage principal, 10 lamproies marines ont été pêchées et marquées par chirurgie avec des émetteurs à capteur de prédation dans leur cavité péritonéale, avec le même protocole et par les mêmes opérateurs.

L'objectif était d'observer l'évolution de la cicatrisation des individus et de valider la fiabilité des émetteurs à capteur de prédation dans les conditions d'étude, c'est-à-dire la non-dégradation de la membrane du capteur prédation dans le corps de la lamproie marine.

Le marquage a eu lieu le 16/02/2023 et les individus ont été gardés en captivité dans un vivier de $3,2 m^3$ immergé en Loire près du site d'étude jusqu'au 14/03/2023 (Figure 10).



Figure 10 : Photo du bateau vivier immergé pour la stabulation des 10 lamproies marines en Loire.

A la fin de cette période, ces lamproies marines ont été euthanasiées par surdose progressive d'anesthésiant, puis disséquées. Le sexe a été déterminé, et les plaies externes et internes du marquage ainsi que les tissus internes ont été examinés individuellement. Enfin, le déclenchement des capteurs de prédation des émetteurs acoustiques a été vérifié à l'aide d'un récepteur acoustique mobile (InnovaSea Vemco VR-100). L'état de la membrane des capteurs, visible extérieurement a été examiné pour chaque individu.

2.3.3 Grandes aloses

2.3.3.1 Capture des grandes aloses

Les grandes aloses ont été capturées en aval immédiat de la zone d'étude, afin de n'avoir aucune translocation des individus pour leur relâche. La grande alose est une espèce très sensible, supportant mal les manipulations. Les méthodes de capture et de marquage ont été mises au point spécifiquement pour cette espèce. Les individus ont été prélevés avec un filet trémail dérivant lors des mortes-eaux. Les filets ont été relevés immédiatement après les poses, sans temps de pêche. La technique de pêche a aussi été adaptée en supprimant la phase de redressement du filet, et la relève a été effectuée moteur débrayé, à la force des bras, nécessitant des conditions météorologiques très calmes. Lors de la capture d'un individu, le démaillage final a été fait en coupant directement les parties du filet le retenant, tout en gardant l'individu immergé. L'individu a ensuite été transféré sans aucune émergence dans une grande civière remplie d'eau de la Loire oxygénée en permanence. Toutes ces étapes ont été réalisées sur le bateau des pêcheurs professionnels avec une équipe du MNHN (Figure 11).



Figure 11 : Photos de la relève du filet à alose (à gauche) et du démaillage par découpe du filet d'une grande alose immergée (à droite) en aval du pont de Bellevue en Loire.

2.3.3.2 Marquage des grandes aloses

Cette espèce étant trop sensible pour être marquée par chirurgie après ce type de capture, l'implantation intragastrique des émetteurs acoustiques a été sélectionnée pour minimiser les manipulations et le stress des individus.

Des tests préliminaires de marquage ont été effectués à la station marine de Dinard du MNHN sur des individus morts provenant du même lieu de pêche sur la Loire, afin de s'exercer sur la pratique et d'affiner le choix du matériel à utiliser.

Après transfert dans la civière de marquage (avec anesthésiant, benzocaïne 40 mg/l), les individus à marquer ont été sélectionnés afin d'écartier les individus présentant des cisaillements dus aux filets maillants lors de la pêche, une grande perte d'écaillés ou des plaies importantes. La longueur à la fourche (FL) a été mesurée, puis l'émetteur acoustique a été placé dans l'estomac. L'insertion gastrique a été

réalisée avec un tube flexible transparent d'un diamètre légèrement inférieur à celui des émetteurs acoustiques. Ce tube était gradué pour contrôler la profondeur d'insertion de l'émetteur dans l'individu (profondeur idéale à la moitié de la taille de l'individu). Une fois l'émetteur placé dans l'estomac, il a été relâché via un poussoir (barre rigide de diamètre inférieur au tube). Une bague en silicone a été ajoutée sur chaque émetteur pour éviter la régurgitation de celui-ci par l'aloise. Enfin, une fine couche de vaseline a été appliquée sur le bout de l'émetteur pour faciliter l'insertion et limiter les blessures. Les individus ont été maintenus en permanence immergés, afin de minimiser le stress et la perte d'écaillés. Dès la fin du marquage, ils ont été placés dans un vivier temporaire afin de pouvoir être surveillés pendant 10 minutes minimum, pour s'assurer de la non-régurgitation de l'émetteur acoustique et de la totale dissipation des effets de l'anesthésiant avant leur relâche en Loire.

Sur les deux années de l'étude, 109 grandes aloses ont été marquées (29 en 2022 et 80 en 2023). Le marquage des individus a été effectué au fur et à mesure des captures, sur le bateau des pêcheurs professionnels (Figure 12). La taille des différents lots étant fonction des résultats de la pêche, ils n'ont pas pu être équilibrés.

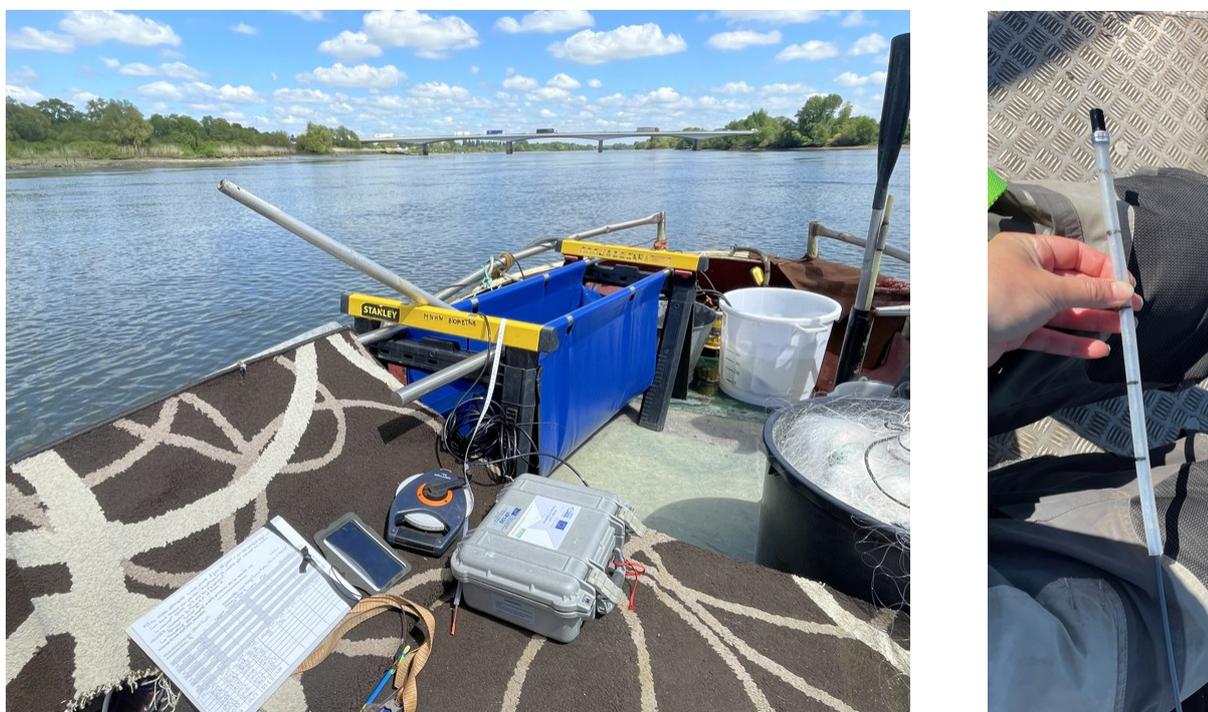


Figure 12 : Photos de l'installation du matériel de marquage des grandes aloses sur le bateau d'un pêcheur professionnel (à gauche) et du matériel permettant l'introduction de l'émetteur acoustique en intragastrique (à droite).

Tableau 2 : Récapitulatif du nombre de grandes aloses marquées par mission.

Date de pêche, de marquage et de relâche	Nombre de grandes aloses marquées	Débit le jour du marquage (m ³ .s ⁻¹)
09/05/2022 matin	5	291
09/05/2022 nuit	18	291
10/05/2022	4	282

23/05/2022	2	236
17/04/2023	13	731
18/04/2023	13	692
21/04/2023	2	588
25/04/2023	12	551
26/04/2023	16	543
27/04/2023	15	534
28/04/2023	3	526
02/05/2023	6	485

Les données de débits journaliers en $\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ sont établis sur les 20 dernières années pour les périodes de migration de la grande alose de janvier à mai à la station de la Loire totale Malakoff. Le débit minimum est de $147 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$, le maximum de $2480 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$ et en moyenne de $820 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$.

Les aloses marquées ont toutes été relâchées en aval du pont de Bellevue en 2022 et 2023 (Coordonnées géographiques L93 : 361417 m ; 6690517 m).

2.4 Recherches supplémentaires des émetteurs acoustiques

Des recherches actives des émetteurs acoustiques supplémentaires ont été effectuées à l'aide d'un enregistreur autonome (InnovaSea Vemco VR-100), qui enregistre la position géographique à chaque réception de signaux acoustiques. Ces recherches actives, effectuées à bord d'un bateau léger, ont permis d'élargir la zone d'étude sur des zones hors de portée des récepteurs fixes. Ces suivis se sont étendus aussi en aval de la zone suivie pour couvrir la zone de relâche ainsi qu'en amont du site d'étude. Ces recherches ont eu lieu une fois en 2022 (le 05/05/2022 avec les agents de VNF) et deux fois en 2023 (le 28/03/2023 et le 16/05/2023 avec les pêcheurs professionnels).

2.5 Relève et téléchargement des récepteurs acoustiques

Une relève intermédiaire en milieu de période de migration a été faite avec les agents VNF, permettant le téléchargement des données par le MNHN et le nettoyage / vérification des récepteurs acoustiques. Les positions ont été conservées lors de cette relève.

En 2022, la relève intermédiaire s'est effectuée sur deux jours, du 25 au 26 avril. Durant la manipulation, un récepteur fut perdu, son corps-mort étant trop ensablé, la chaîne a cassé lors de la relève. La relève finale des récepteurs acoustiques s'est faite du 27 juin au 1^{er} juillet 2022.

En 2023, il n'y a pas eu de relève intermédiaire car la période de déploiement était plus courte qu'en 2022. La relève finale des 23 récepteurs acoustiques a eu lieu du 22 au 24 mai 2023. Un second récepteur acoustique a été perdu, resté ensablé, sa chaîne reliant la bouée de surface ayant cédé de la même manière que celui en 2022.

L'ensemble des données a ensuite été téléchargée à la station marine MNHN de Dinard.

2.6 Analyse des données

L'ensemble des traitements et des analyses des données de l'étude ont été effectués sur le logiciel R (Comprehensive R Archive Network, <http://cran.r-project.org>, R version 4.2.2).

2.6.1 Paramètres environnementaux

Les données de température, de turbidité et d'oxygène dissous ont été transmises par le GIP Loire estuaire pour les deux années de suivi. Ces données environnementales ont été enregistrées à la station de Bellevue, située au niveau du pont de Bellevue.

Les hauteurs d'eau ont été téléchargées sur le site hydroportail (données du service public d'information sur l'eau : eaufrance) à la station La Loire à Sainte-Luce-sur-Loire – Pont de Bellevue M622 0010 30. Les débits ont été téléchargés sur ce même site à la station La Loire totale à Nantes Malakoff M624 0010.

2.6.2 Estimation des taux de prédation par capteurs

Pour chaque observation d'un individu équipé d'un émetteur acoustique à capteur de prédation, une donnée supplémentaire est présente et permet de connaître l'état du capteur. Soit le capteur est intact ($data=1$), soit le capteur a été endommagé ce qui est synonyme de prédation ($data > 1$, avec incrémentation régulière pour connaître le moment de la prédation). Les taux de prédation de la population marquée ont été directement calculés depuis les données enregistrées dans les récepteurs acoustiques.

2.6.3 Estimation des taux de prédation sans capteurs

Pour les individus sans capteurs de prédation, une recherche en similitude a été réalisée entre les différents patrons de ces individus et les patrons « certifiés prédatés » provenant des individus avec capteurs de prédation activés. Trois paramètres ont été analysés : la durée de présence sur les zones, les vitesses de déplacements et les directions migratoires.

2.6.4 Taux de reprise de la migration

Les taux de reprise ont été définis comme le ratio entre le nombre d'individu marqués et le nombre d'individus qui ont réalisé une migration significative vers l'amont, c'est-à-dire enregistré plus d'une fois sur les récepteurs situés à plusieurs kilomètres en amont de la zone de relâche.

2.6.5 Nombre de tentatives de franchissement de la zone de Bellevue

Une tentative de franchissement a été définie comme la présence sur le site de Bellevue en continu. En cas de sortie de zone vers l'aval et d'absence supérieure à 6 h, un éventuel retour sur la zone a été considéré comme une nouvelle tentative de franchissement.

2.6.6 Durée du franchissement de la zone de Bellevue et de Thouaré

Les temps de franchissement des zones de Bellevue et de Thouaré ont été calculés de manière individuelle en prenant la différence de temps entre la première observation sur les zones concernées (tout récepteur confondus) et la dernière observation sur les zones concernées (tout récepteur confondus), si et seulement si le franchissement vers l'amont était confirmé.

2.6.7 Date du franchissement réel de la zone de Bellevue

Le moment exact du franchissement de la zone de Bellevue a été extrait de manière individuelle en prenant en compte la dernière observation sur la zone de Bellevue (tout récepteur confondus), si et seulement si le franchissement vers l'amont était confirmé.

2.6.8 Vitesses de franchissement des zones de Bellevue et de Thouaré

Les vitesses de franchissement ont été calculées en rapportant les durées de franchissement individuelles précédemment calculées et les longueurs de chaque zone du site d'étude.

2.6.9 Indices de linéarité

Les indices de linéarité ont été calculés de manière individuelle en rapportant la distance totale réellement parcourue sur la distance totale à parcourir, issues des positions individuelles moyennes calculées par la méthode des COA (Centers Of Activity) qui correspond à la position barycentrique des individus sur un pas de temps de 10 min. Les indices de linéarité sont semi-bornés de 1 (linéarité parfaite, 1 m réellement parcouru pour parcourir une zone longue de 1 m) à l'infini (distance infinie parcourue pour parcourir une zone longue de 1 m).

2.6.10 Catégorisation du franchissement

Les franchissements individuels ont été classés en 4 catégories selon les moments d'arrivée et de franchissement, défini comme les heures de première et de dernière observation sur la zone d'étude pour les individus avec migration confirmée vers l'amont uniquement. Les 4 catégories sont Flot-Flot pour les individus arrivés sur un flot et sortis sur un flot, puis de la même manière Jusant-Flot, Flot-Jusant et Jusant-Jusant. Ces catégories sont ensuite croisées avec les variables environnementales (débit et hauteur d'eau) via une analyse factorielle (fonction MCA du package FactoMineR).

2.6.11 Efficacité du franchissement

Les durées individuelles de franchissement (cf. ci-dessus) ont été utilisées comme proxy de l'efficacité individuel de franchissement. Ces variables individuelles ont ensuite été reliées aux paramètres environnementaux via des GAMM (Generalized Additive Mixed Model, fonction gam, package mgcv).

3 RESULTAT & DISCUSSION

3.1 Test des émetteurs avec capteurs de prédation et des méthodes de marquage

Un mois après leur marquage, les 10 lamproies marines gardées en vivier dans la Loire étaient toujours vivantes et ne présentaient aucune altération de leur comportement ou de leurs fonctions vitales. Après sacrifice, les individus ont été examinés en profondeur. Pour l'ensemble de ces individus, l'incision réalisée pour l'implantation de l'émetteur acoustique avait complètement cicatrisé au niveau des tissus internes. Sur certains individus, des fils de suture pouvaient être encore présents, ainsi que certaines rougeurs sur la cicatrice externe et/ou interne des individus mais sans signe d'infection. Aucun déclenchement de capteur de prédation n'a été enregistré après ce suivi de 30 jours de ces 10 individus marqués. Visuellement, aucune des membranes externes des émetteurs ne présentait de signe, même minime, de corrosion ou d'altération (Figure 13).



Figure 13 : Photo des 10 émetteurs acoustiques avec capteurs de prédation avec leur membrane digestible (partie blanche) intacte après un mois dans les lamproies marines.

Il apparait alors que pour cette espèce et dans ce milieu, les émetteurs à capteur de prédation sont parfaitement fiables jusqu'à 30 jours après insertion, et ne subissent aucun déclenchement non-justifié. **Au-delà, même si la durée de l'expérience ne permet pas de conclure, il n'existe aucune raison de penser à une éventuelle non-fiabilité**, comme des débuts de corrosion de la membrane externe par exemple. **Il apparait aussi que la méthode de marquage des lamproies marines est fiable et maîtrisée**, et ne présente pas d'inconvénient majeur à sa mise en place dans le cadre d'études expérimentales visant à étudier le comportement d'individus en milieu naturel.

Des validations équivalentes n'ont pas pu être réalisées sur les grandes aloses pour deux raisons.

D'une part, à cause du type de marquage (marquage gastrique) sélectionné en raison de la forte sensibilité de l'espèce au stress, l'usage de marques à capteur de prédation n'a pas été possible. Techniquement, en raison de l'absence d'alimentation des grandes aloses en estuaire, il est possible de supposer que l'activité digestive est nulle, et qu'en conséquence le pH de l'estomac ne sera pas suffisant pour déclencher les capteurs. Cependant, en l'absence de validation préliminaire, il a été décidé de ne pas prendre de risque et donc de ne pas utiliser ce type de marque sur les aloses.

D'autre part, la validation de la méthode de marquage gastrique aurait nécessité la stabulation de grandes aloses durant au minimum 30 jours. Or, cette espèce est tellement sensible que sa stabulation est extrêmement complexe, ce qui aurait potentiellement conduit à avoir des taux de mortalité élevé non liés à la méthode de marquage. **Il n'y a donc pas eu de validation de la méthode de marquage sur les grandes aloses, mais plusieurs indicateurs comportementaux ont été utilisés pour estimer l'effet post-marquage.** Ces résultats seront présentés ultérieurement dans le présent rapport.

3.2 Validation et suppression des données issues d'individus prédatés

L'utilisation des émetteurs acoustiques à capteur de prédation pour les lamproies marines a permis ne pas inclure de manière fortuite des données issues d'individus d'une autre espèce et de valider les données utilisées dans les analyses.

En cas de prédation par de l'avifaune ou par des mammifères terrestres, les signaux de ces émetteurs n'auraient plus été plus entendus par les récepteurs acoustiques fixes de l'étude car sortis de l'eau. Ainsi, en cas de détection de prédation, il est impossible que cette prédation soit liée à une espèce autre qu'une espèce de poisson.

Compte tenu de la taille des lamproies marines marquées (86.5 cm pour 1192 g en moyenne), et de la présence avérée (données CESMIA - lot 13) de silures glanes (notamment de grande taille) sur cette zone, il est très peu probable que cette prédation ait été réalisée par une autre espèce que des silures, ou alors de manière exceptionnelle.

La première année du suivi (2022), 6 lamproies marines sur les 30 marquées avec des marques acoustiques à capteur de prédation ont été prédatées. La seconde année (2023), 3 lamproies marines sur les 30 ont été prédatées.

En comparant les profils comportementaux de ces 9 individus avec les profils comportementaux des 120 lamproies marquées avec des marques acoustiques classiques (sans capteur de prédation), il est ressorti que 14 de ces 120 lamproies avaient le même profil que les 9 individus, et ont donc été considérées comme « probablement prédatées », et donc supprimées des analyses (hormis pour le calcul des taux de franchissement).

Il apparait donc que le taux de lamproies marines prédatées était de 15 % sur l'ensemble de l'étude, avec une forte variation interannuelle (20 % en 2022, 10 % en 2023). Cette différence interannuelle s'explique sans doute par les conditions hydrologiques (température et débit) lors des relâches. En effet, en 2022 les individus marqués avec les capteurs de prédation ont été relâchés le 12 et 13 avril, avec un débit compris entre 700 et 760 m³.s⁻¹ et une température de 13.1 °C. En 2023, les individus marqués ont été relâchés plus tôt, le 14 et 15 mars, avec des débits plus importants (1070-1160 m³.s⁻¹) et une température de l'eau moins élevée (10.7°C). Il est probable que les débits plus faibles favorisent le risque de prédation, et que la température plus élevée augmente l'activité prédatrice des silures. En effet, dans la littérature, le seuil de 9-10°C est souvent cité comme déclencheur de l'activité des silures (Westrelin et al., 2022). Dans l'étude GlanisPomi, nous avons observé que les silures restaient actifs toute l'année, avec cependant un seuil de baisse d'activité aux alentours de 12°C (Trancart et al., 2023), et que des prises alimentaires étaient possibles toute l'année, mais d'intensité bien plus réduite qu'au printemps par exemple (Trancart et al., 2023). **Il est donc important de considérer la gamme des valeurs de prédation (10-20 %) et non la valeur moyenne (15 %) pour qualifier la prédation des lamproies marines sur ce site d'étude.** Enfin, il est aussi important de ramener cette valeur à la longueur, plutôt réduite (5 km), du site d'étude. **Si une telle pression de prédation s'exerçait de manière uniforme sur tout le linéaire de la Loire, l'effet de la prédation du silure sur les lamproies serait considérable.** Cependant, lors de cette étude et dans les études précédentes portant sur la prédation du silure sur les lamproies (notamment l'étude GlanisPomi), nous avons observé que cette pression de prédation se concentrait sur certains points. **Il semble donc préférable de raisonner en termes de nombre de zones de prédation et non de linéaire de rivière pour estimer l'effet global de la prédation du silure sur une rivière donnée.**

Tableau 3 : Récapitulatif des résultats de la prédation avérée et probable des lamproies pour chaque année de l'étude.

	Nombre de lamproies marquées avec capteur prédation	Nombre de lamproies prédatées	Nombre de lamproies marquées sans capteur prédation	Nombre de lamproies considérées comme probablement prédatées
2022	30	6 (20 %)	90	11 (12.2 %)
2023	30	3 (10 %)	30	3 (10 %)

Les 9 lamproies prédatées et les 14 probablement prédatées ont été supprimées de la base de données (excepté pour les calculs des taux de franchissement). L'intégralité des données de ces individus a été supprimée car il n'était pas possible de déterminer précisément le moment de la prédation, et donc du changement de l'hôte de l'émetteur acoustique.

Concernant le taux de lamproies probablement prédatées, il est inférieur au taux de lamproies prédatées pour l'année 2022 (mais équivalent en 2023). Il convient de rappeler qu'en absence de capteur de prédation, l'estimation de prédation se fait sur l'étude des profils individuels de migration, en cherchant toute ressemblance avec les profils des individus prédatés avec capteur de prédation. **Ainsi, il est possible que certaines lamproies réellement prédatées n'aient pas été détectées via cette méthode, et que par conséquent ces individus n'aient pas été supprimés de la base de données, pouvant entraîner des erreurs dans les estimations de certaines métriques.**

Enfin, les capteurs des 9 individus prédatés ont tous été activés entre 21 et 78 heures après la relâche des individus, très en dessous des 30 jours pendant lesquels le test préliminaire a montré une efficacité à 100 %. La fiabilité de ces résultats est donc établie.

Compte tenu du type de marquage réalisé pour les grandes aloses, il n'a pas été possible d'utiliser des émetteurs à capteur de prédation. Cependant, compte tenu des données de prédation sur les lamproies marines et des écologies assez proches de ces deux espèces, une prédation est susceptible d'exister pour les grandes aloses également.

Ainsi, les 109 profils de migration des grandes aloses ont été analysés individuellement afin de les catégoriser en « profils classiques » et « profils anormaux ».

Les profils « classiques » sont composés d'une première présentation sur la zone de Bellevue, de quelques heures à quelques jours après la relâche (Figure 14). Cette première présence sur la zone dure quelques heures, avec une progression visible vers l'amont, suivie d'un retour vers les zones plus en aval. Ce séjour en estuaire aval dure ensuite de quelques heures à plusieurs jours, avant un retour sur la zone de Bellevue puis son franchissement rapide (une heure environ) et les individus sont ensuite entendus rapidement sur le site de Thouaré. Les détections sur Thouaré sont relativement brèves, synonymes d'un passage rapide.

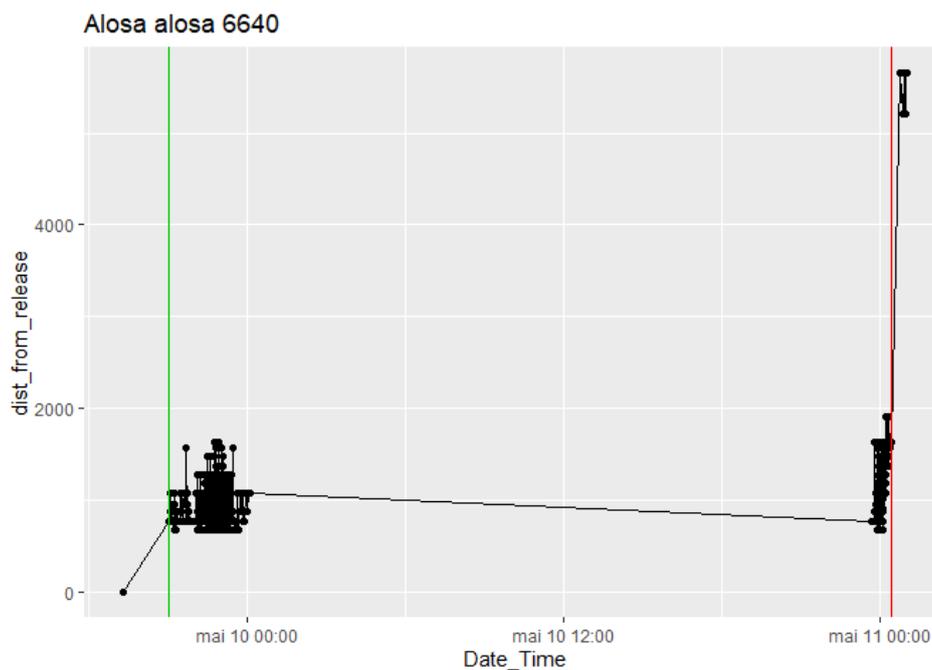


Figure 14: Exemple d'un profil « classique » de migration de grande alose. Les traits verticaux représentent la première (en vert) et la dernière (en rouge) observations de l'individu sur la zone de Bellevue.

Ce type de profil a été identifié pour 65 des 109 grandes aloses étudiées.

Par opposition, les profils qui ne correspondaient pas à ce patron de migration ont été qualifiés d'anormaux. Ces profils ont été distingués en 3 sous-profils :

- Dans la majorité des cas, les individus ont été entendus sur Bellevue mais jamais ensuite sur le site de Thouaré. Dans notre étude, **23 grandes aloses ont réalisé ce patron de migration de type « Bellevue uniquement »**. Trois hypothèses sont possibles pour expliquer ce patron de migration. La première hypothèse suggère que les individus auraient un profil de migration « classique » mais seraient passés trop rapidement sur le site de Thouaré pour être détectés par les récepteurs fixes. Compte tenu du nombre réduit (2) de récepteurs dans le canal principal, et compte tenu des conditions sonore qui devait être réduite en raison du fort courant sur cette zone, cette hypothèse est fortement probable. Une seconde hypothèse suggère une prédation entre Bellevue et Thouaré, mais sans mouvement du prédateur vers l'une de ces deux zones. Cette hypothèse est moins probable car l'analyse des mouvements des lamproies et des aloses prédatées (donc des prédateurs qui avaient les individus marqués dans l'estomac) montrent des mouvements fréquents et de grande amplitude. Ces deux hypothèses se caractérisent par un passage sur Bellevue avec une progression visible vers l'amont, et une dernière détection par des récepteurs situés en amont de la zone de Bellevue (Figure 15).

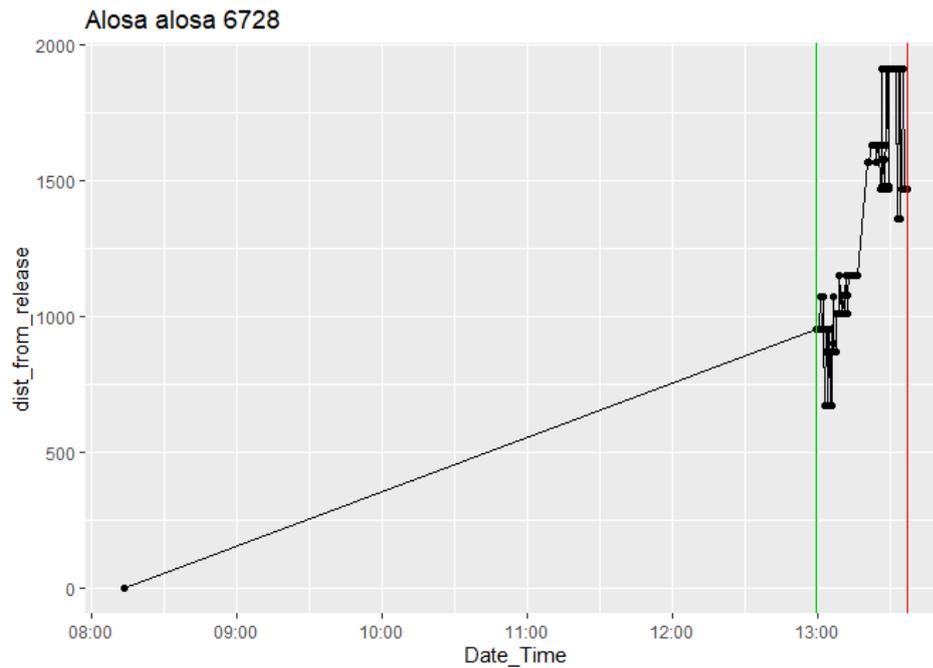


Figure 15: Patron migratoire « anormal », avec progression visible vers l'amont dans la zone de Bellevue (600 -1600 m) et dernière détection en partie amont. Les traits verticaux représentent la première (en vert) et la dernière (en rouge) observations de l'individu sur la zone de Bellevue

Enfin, une dernière hypothèse serait une dévalaison suite à une tentative de franchissement de la zone de Bellevue, non suivie par une nouvelle tentative pour raisons diverses (prédation ou pêche en aval, refus de migration, mortalité) (Figure 16).

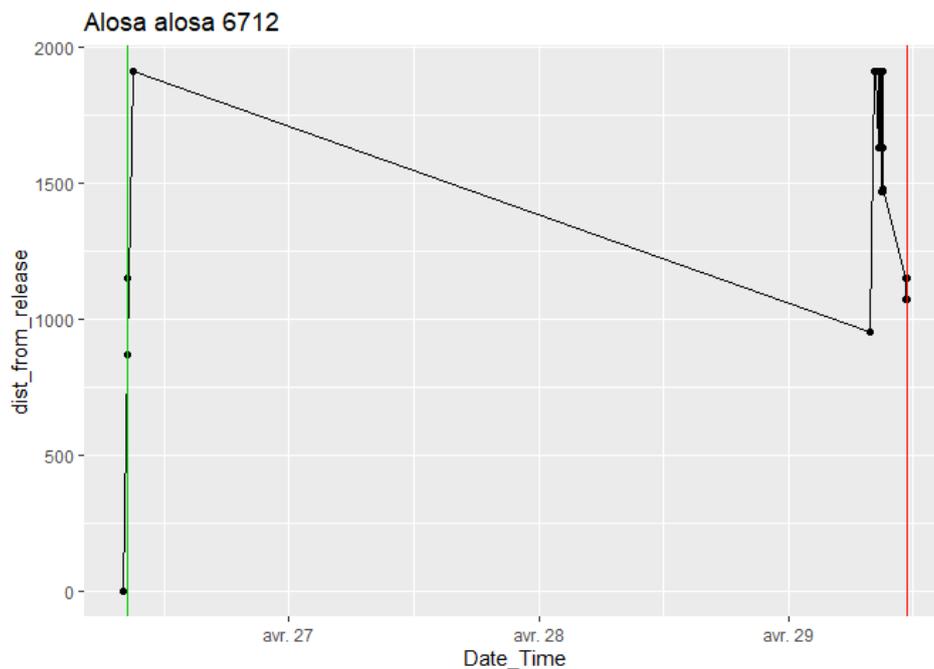


Figure 16 : Patron migratoire « anormal » montrant une sortie de la zone de Bellevue (600 – 1600 m) probablement par l'aval, non suivi d'une nouvelle tentative de franchissement.

- Dans certains cas, les individus n'ont pas, ou très peu, été entendus sur le site d'étude (Figure 17). Ce profil « Absent ou quasi-absent » a été observé pour 13 des 109 grandes aloses suivies. Comme pour le sous-profil précédent, ce type de patron migratoire peut avoir quatre explications principales : pêche, prédation, mortalité (naturelle ou post-opératoire), et arrêt de migration mais dans une zone plus en aval.

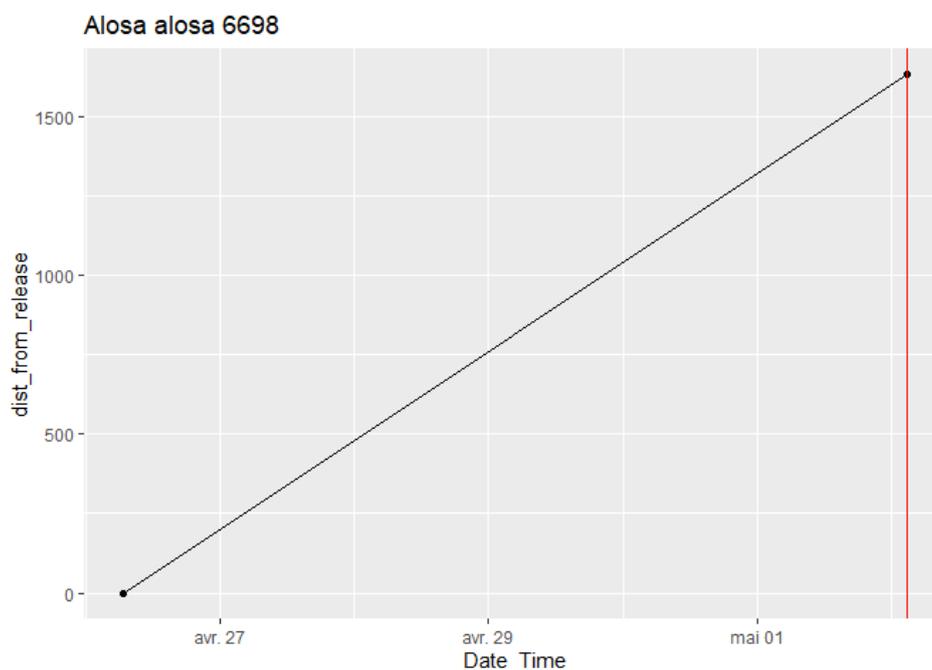


Figure 17 : Patron migratoire « anormal » montrant une seule détection au milieu de la zone de Bellevue, sans aucune autre détection après

- Enfin, **8 individus ont réalisé un patron comportemental pouvant être associé objectivement à une prédation**. Ces profils se distinguent des autres par un temps de résidence très long sur le site d'étude, pouvant aller jusqu'à plusieurs jours, avec de nombreux aller-retours aval-amont, présentant une périodicité nyctémérale (Figure 18).

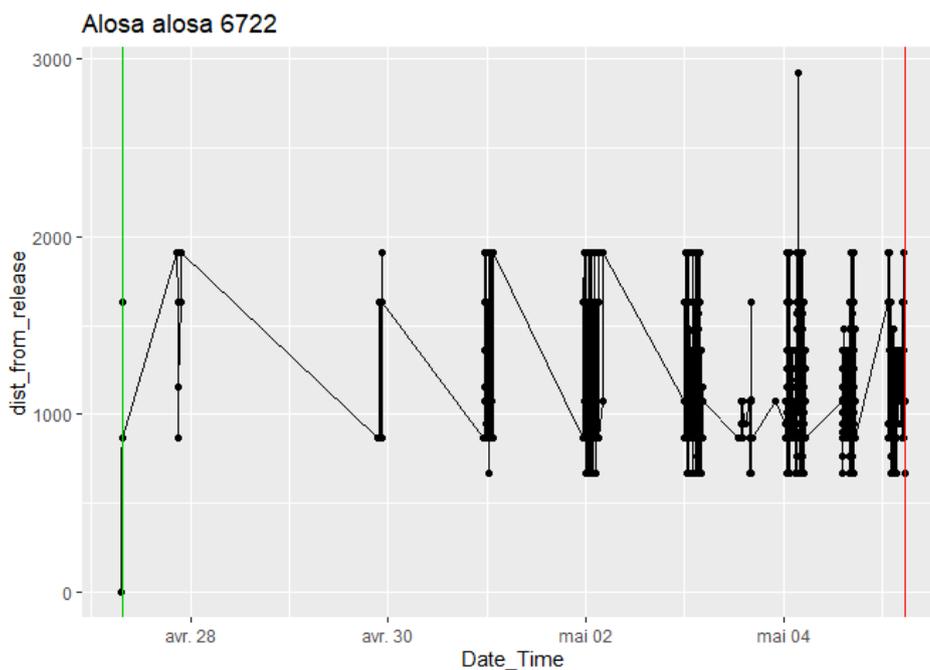


Figure 18 : Patron migratoire "anormal" pouvant être associé à une prédation

Tableau 4 : Résumé des différents patrons comportementaux observés pour les grandes aloses

Patrons « classiques »	Patrons « anormaux »		
	<i>Patrons « Bellevue uniquement »</i>	<i>Patrons « Absence ou quasi-absence »</i>	<i>Patrons « Prédaté »</i>
65 ind. (59.6 %)	23 ind. (21.1 %)	13 ind. (11.9 %)	8 ind. (7.3 %)

Pour la suite (excepté pour les taux de franchissement), les analyses n'ont été réalisées que sur les 65 individus avec un profil « classique » et les individus de profil « Bellevue uniquement » présentant un franchissement net de la zone de Bellevue soit 85 individus. Les individus de profil « Bellevue uniquement » mais qui ont fini par sortir de la zone d'étude par l'aval, ainsi que les individus de profil « absence ou quasi-absence » et les individus probablement prédatés ont été exclus des analyses.

La possibilité d'un passage rapide à Thouaré ne permettant pas la détection sur les 2 récepteurs est aussi une hypothèse très probable, compte tenu de l'environnement acoustique lié aux conditions hydrologiques. **Ainsi, la proportion des individus prédatés ou disparus (pêche, prédation non détectée, arrêt de migration ou mortalité) n'est que de 19.2 %** (Tableau 4).

3.3 Taux de reprise et de franchissement, perte en ligne

La reprise de la migration était totale car les 180 individus marqués (100 %) ont été entendus au moins une fois sur la zone d'étude, réalisant ainsi un mouvement vers l'amont, alors qu'en cas de

traumatisme, même léger, les poissons ont tendance à dévaler. Ensuite, 168 individus ont été détectés sur un récepteur acoustique en amont de la zone de Bellevue, montrant un taux de franchissement de la zone de Bellevue de 93.3 %. Enfin, 124 lamproies marines ont été entendues sur la zone de Thouaré, 5 km en amont de la zone de Bellevue. Le taux de franchissement de la zone située entre Bellevue et Thouaré est donc de 73.8 %, et **le taux de franchissement global de la zone d'étude est de 68.9 %**.

Le taux de perte par la pêche professionnelle n'a pas pu être estimé lors de cette étude. Cependant, compte tenu d'une campagne de communication et de collaboration avec l'association de pêcheurs professionnels, aucune pêche n'a été réalisée juste après les relâches de lamproies marquées sur la zone d'étude. **Il n'y a donc, a priori, aucun prélèvement de lamproies marines liée à la pêche professionnelle dans ce taux de perte en ligne.**

Le taux de perte par prédation est de 12.7 %, soit 23 lamproies sur les 180 individus marqués.

Tableau 5 : Résumé des taux de franchissement des lamproies marines à plusieurs points kilométriques (* indéfini car impossibilité de définir précisément le lieu de prédation)

PK et site	Nombre d'individus entendus à ce PK et en amont	Taux de franchissement total	Taux de franchissement par secteur
0 km – Relâche	180	-	-
2 km - Aval Bellevue	180	100 %	100 %
3.5 km – Amont Bellevue	168	93.3 %	93.3 %
8.5 km – Thouaré	124	68.9 %	73.8 %
8.5 km – Thouaré – Ind. non prédatés seulement	101	56.11 %	*

Les individus prédatés et probablement prédatés n'étant pas extraits du système d'étude, leurs émetteurs peuvent rester détectables par les récepteurs du réseau. Comme il n'est pas possible de connaître précisément le moment de la prédation, il n'est pas possible non plus de connaître précisément le lieu de la prédation. En tout état de cause, 23 individus ont été prédatés ou probablement prédatés, soit 12.7 % de l'effectif marqué. Si on considère ce taux et le taux de franchissement global de 56.1 %, il apparaît que 31.2 % des lamproies marines marquées n'ont plus été entendues sur les zones de détection. Sachant que plusieurs kilomètres du site d'étude (entre Bellevue et Thouaré) ne sont pas couverts par des hydrophones, une prédation non détectée sur cette zone « blanche » est une des possibilités. Il existe aussi une possibilité d'un prélèvement par la pêche professionnelle, malgré les précautions prises en termes de communication, considérant la présence d'une pêche professionnelle sur la partie de la zone d'étude située entre Bellevue et Thouaré.

Sur les deux années cumulées, 109 grandes aloses ont été marquées lors de cette étude et relâchées à 3 km en aval de la zone d'étude. **La reprise de la migration est très élevée car 104 individus marqués (95 %) ont été entendus au moins une fois sur la zone d'étude.** En amont de la zone de Bellevue, 93 individus ont ensuite été détectés, entraînant un taux de franchissement de la zone de Bellevue de 85.3

%. Enfin, 68 grandes aloses ont été entendues sur la zone de Thouaré, 5 km en amont de la zone de Bellevue. Le taux de franchissement de la zone située entre Bellevue et Thouaré est donc 73.1 %, et le taux de franchissement global de la zone d'étude est de 64.2 % (Tableau 6).

Le taux de perte par la pêche professionnelle n'a pas pu être estimé lors de cette étude pour la grande alose. Cependant, si les lamproies marines montraient des trajectoires très linéaires et des départs immédiats rendant quasi-nulle la probabilité de capture par la pêche, les aloses ont montré des trajectoires composées de fréquents mouvements vers l'aval ainsi que des départs très différés. Ainsi, des prélèvements par la pêche en aval de la zone d'étude sont très probables, mais ne peuvent pas être quantifiés. A la différence des lamproies marines pour laquelle un taux de prédation a pu être estimé, il n'a pas été possible de le faire pour les aloses. **Cependant, 7.3 % des individus présentent un profil migratoire trop différent des autres et trop incompatible avec la biologie et l'écologie connues de l'espèce pour être considéré autrement que comme « probablement prédaté ».**

Tableau 6 : Résumé des taux de franchissements des grandes aloses

PK et site	Nombre d'individus entendus à ce PK et en amont	Taux de franchissement total	Taux de franchissement par secteur
0 km - Relâche	109	-	-
2 km - Aval Bellevue	104	95 %	95 %
3.5 km - Amont Bellevue	93	85.3 %	86.9 %
8.5 km - Thouaré	68	64.2 %	73.1 %

Pour les aloses, les taux de franchissement semblent à peu près équivalents à ceux des lamproies marines, à deux nuances près. Premièrement, le taux de reprise de la migration anadrome est légèrement inférieur pour les aloses (95 %) que pour les lamproies (100 %). Cela est sûrement lié aux caractéristiques biologiques des grandes aloses, qui sont très sensibles et pour lesquelles la manipulation liée à l'étude (capture et marquage) n'est pas anodine. **Il est donc possible d'avoir une mortalité post-marquage ou des refus de migration. Cependant, ces mortalités ou refus de migration, même s'ils sont supérieurs à ceux observés pour les lamproies marines, restent très contenus, aux alentours de 5 % des individus.** L'autre différence entre lamproies et aloses porte sur les taux de franchissement par secteur qui sont aussi légèrement inférieurs pour les aloses que ceux observés pour les lamproies. **Une vitesse de nage supérieure des aloses par rapport aux lamproies, entraînant un passage devant des récepteurs sans qu'aucun signal ne soit entendu (communément appelé « saut de zone »), pourrait expliquer ces taux de franchissement inférieur.**

3.4 Nombre de tentatives de franchissement de la zone de Bellevue

L'analyse des profils de migration individuels a montré une différence importante entre les lamproies marines et les grandes aloses au niveau du nombre de tentatives pour franchir la zone de Bellevue.

Les lamproies marines ont présenté des patrons de migration très uniformes. Le nombre de tentatives de franchissement de la zone de Bellevue présente une médiane de 1, et un Q80% de 1 aussi, signifiant que **80 % des lamproies marines ont franchi la zone de Bellevue à la première tentative** (Tableau 7).

Tableau 7 : Résumé du nombre de tentatives de franchissement de la zone de Bellevue par espèce

Espèce	Gamme	Médiane	Moyenne	Q20	Q80
Lamproie marine	1-2	1	1	1	1
Grande alose	1-3	2	1.99	2	2

Les grandes aloses ont aussi présenté des patrons de migration assez uniformes, mais avec quelques variations individuelles. Pour les 89 aloses dont le franchissement a pu être étudié sur la zone de Bellevue, celles-ci ont toutes réalisé entre 1 et 3 tentatives, avec une médiane et une moyenne de 2 tentatives. Le Q20% est de 2 tentatives, signifiant que **plus de 80 % des aloses ont réalisé au moins une tentative infructueuse avant de finalement franchir la zone de Bellevue.**

Du fait de cette différence importante dans les profils migratoires des aloses, seule la dernière tentative de franchissement (quand pertinent) a été conservée pour cette espèce dans la suite des analyses.

3.5 Durée du franchissement de la zone de Bellevue

Pour les lamproies marines non prédatées, les temps de franchissement de la zone de Bellevue ont été calculés et sont représentés ci-dessous (Figure 19). Dans la majorité des cas, les individus traversent la totalité de la zone de Bellevue entre 30 minutes et 1 heure.

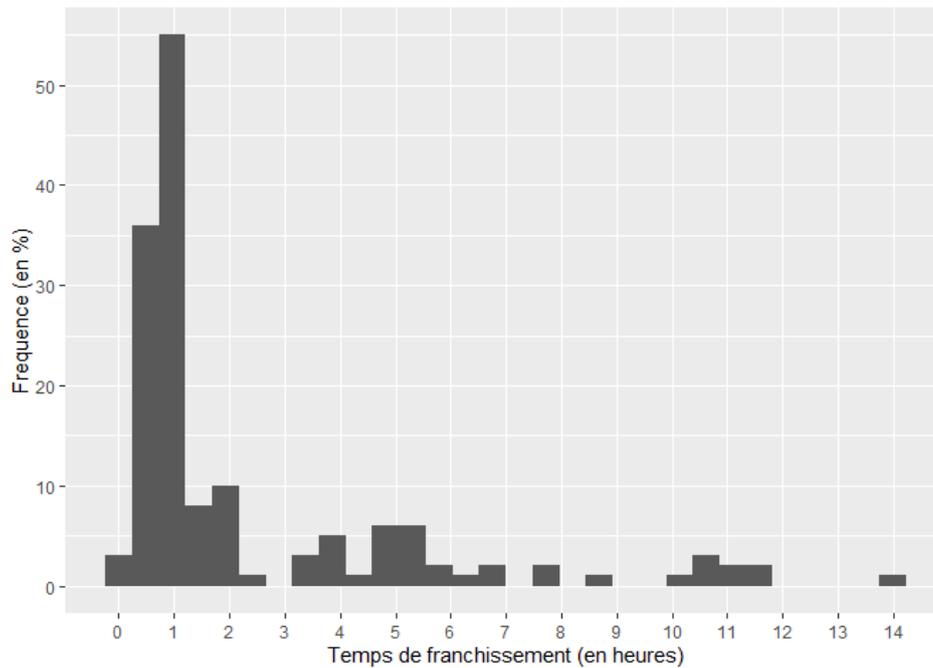


Figure 19 : Distribution des temps de franchissement de la zone de Bellevue par les lamproies marines

Compte tenu de la distance à parcourir (1.2 km), et des vitesses de migration préalablement mesurées dans de précédentes études, il apparait que cette fourchette de franchissement (30 min – 1h) correspond seulement à une vitesse habituelle de migration. Pour la plupart des franchissements, **il n’y a donc pas eu de blocage global des lamproies marines sur le site de Bellevue. Seuls quelques individus semblent ponctuellement bloqués.** Ce temps de blocage, même s’il est léger, rapporté à la faible distance parcourue, entrainera une baisse significative de vitesse entre les différents tronçons.

Le temps de franchissement de la zone de Bellevue a été calculé pour les aloses selon la même méthodologie que pour les lamproies, c’est-à-dire en calculant la différence de temps entre la première et la dernière observation sur la zone, en cas uniquement de migration vers l’amont. **Le temps de franchissement global de la zone de Bellevue par les aloses est bien plus important que pour les lamproies : malgré une forte majorité de franchissements en quelques heures, une importante proportion des passages se fait en environ 100 h, et d’autres beaucoup plus longs encore (Figure 20).**

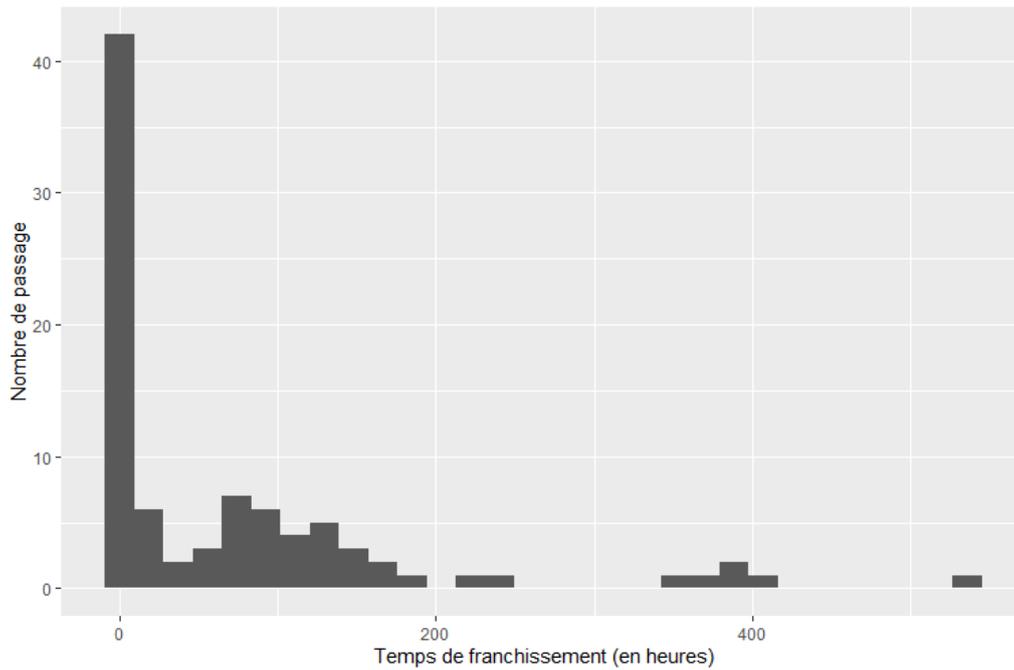


Figure 20 : Distribution des temps de franchissement global de la zone de Bellevue par les grandes aloses

Cependant, comme démontré précédemment, le franchissement de la zone de Bellevue par les grandes aloses ne se réalise pas à la première tentative, mais plus communément à la deuxième ou troisième tentative, qui peut intervenir plusieurs jours après la première, expliquant ces délais de franchissement importants.

L'analyse a donc été refaite en conservant uniquement les données des dernières tentatives de franchissement pour chaque individu. **Il apparaît alors que le franchissement de la zone de Bellevue par les grandes aloses se fait encore plus rapidement que pour les lamproies, avec une majorité des franchissements se faisant en moins d'une heure** (Figure 21).

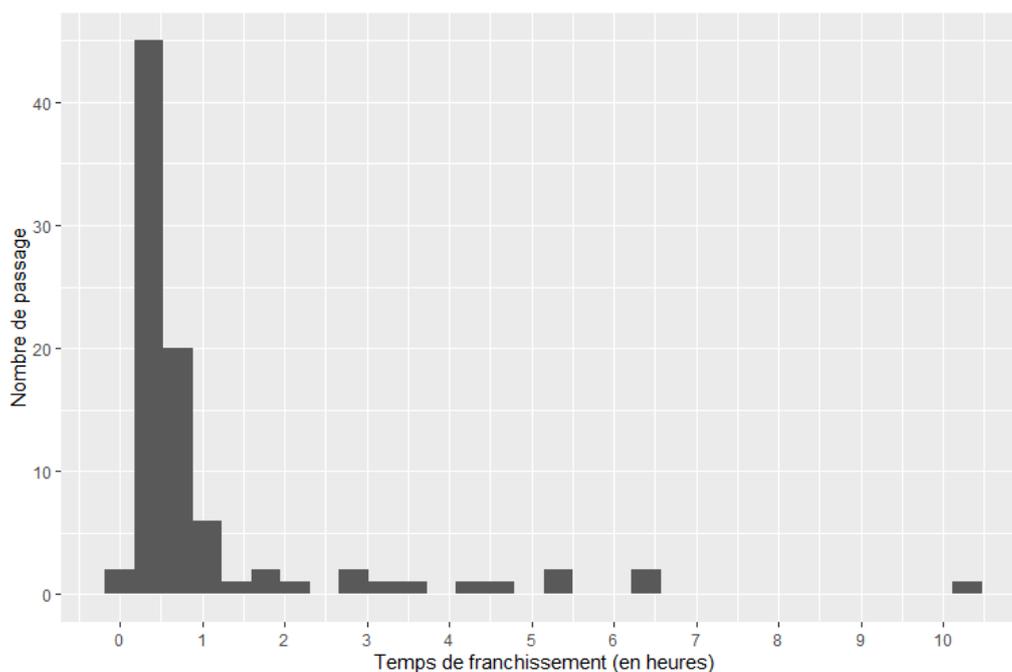


Figure 21 : Distribution des temps de franchissement (dernières tentatives seulement) de la zone de Bellevue par les grandes aloses

Compte tenu de la distance à parcourir, ce temps de franchissement peut être considéré comme un temps normal de transit : **il n’y a donc aucun blocage pour les grandes aloses sur le site de Bellevue, lors de leur dernière tentative de franchissement.** Cette différence s’explique sans doute en partie par les meilleures capacités de nage des aloses, capables de nager plus vite et sur une période plus longue que les lamproies marines.

3.6 Délai entre date de relâche et franchissement réel, facteurs explicatifs

Pour les lamproies marines, les franchissements ont eu lieu systématiquement quelques heures après la relâche. Ce n’est pas le cas pour les grandes aloses, pour lesquelles un délai parfois important a eu lieu entre ces deux événements.

En 2022, malgré le nombre limité de grandes aloses marquées, il apparaît très nettement deux périodes de fort passage (du 9 au 11 mai, puis du 24 au 26 mai), et une période sans passage (du 12 au 23 mai) (Figure 22).

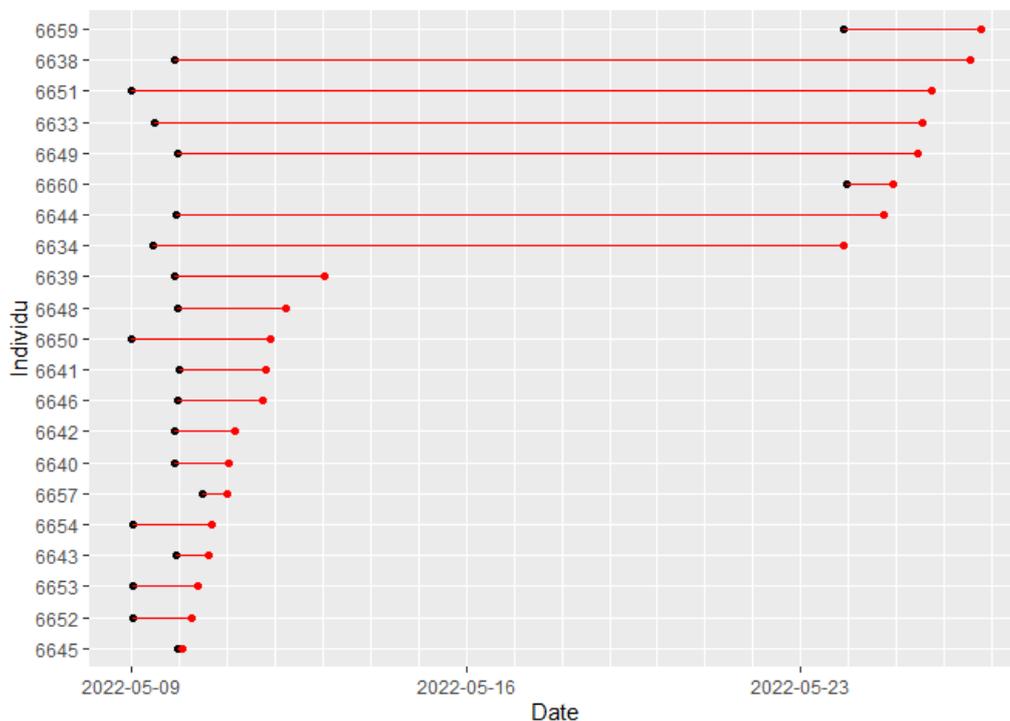


Figure 22 : Dates de la relâche (points noirs) et du franchissement réel (points rouges) de la zone de Bellevue par les grandes aloses en 2022.

Le même délai d'attente peut être observé en 2023, où il n'y a quasiment pas eu de passage dans les 5 jours qui ont suivi la relâche. La très grande majorité des passages s'est concentrée sur une période de 10 jours qui s'est déroulée de 3 à 6 jours après les relâches (Figure 23).

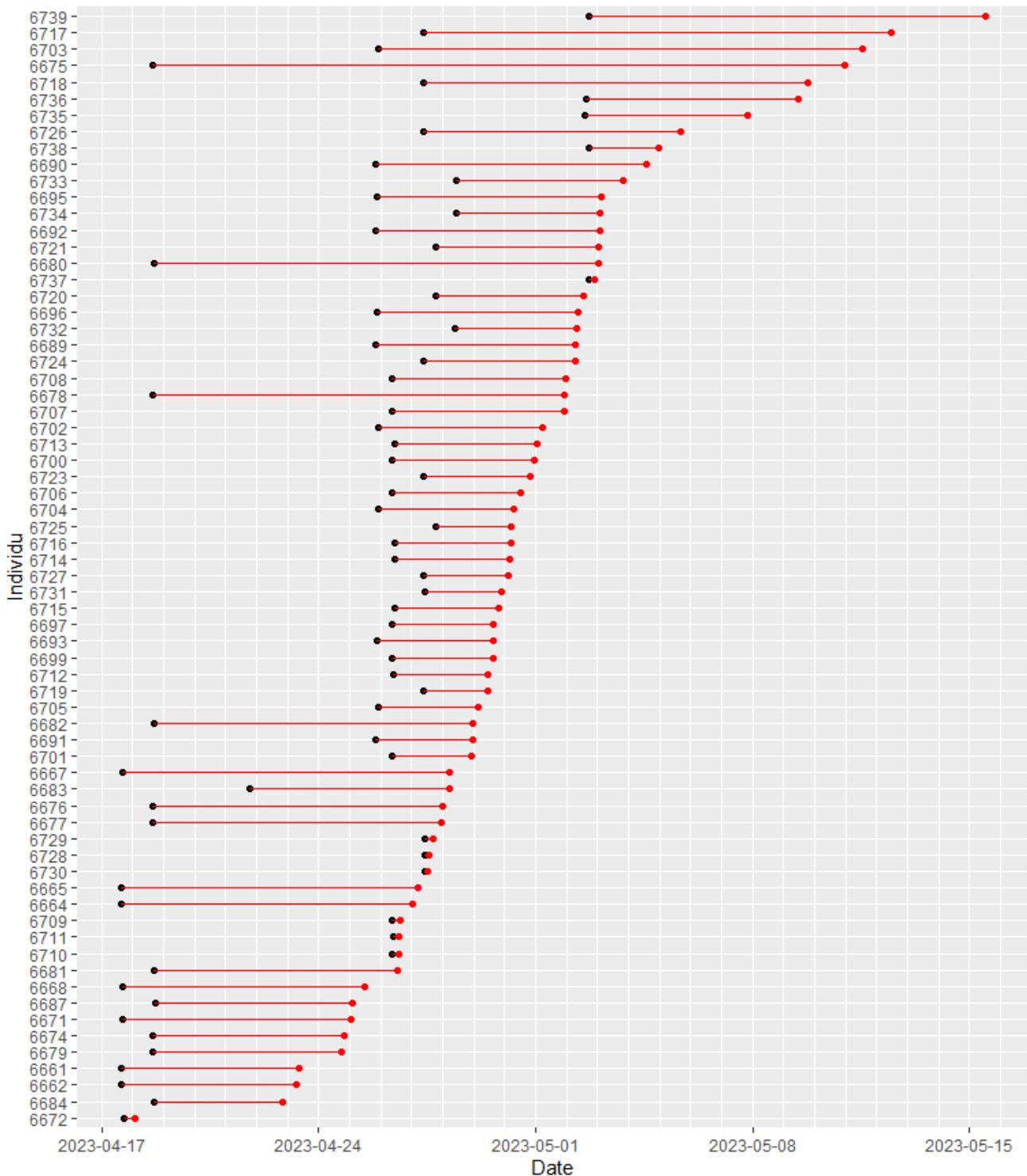


Figure 23 : Dates de la relâche (points noirs) et du franchissement réel (points rouges) de la zone de Bellevue par les grandes aloses en 2023

Pour essayer de comprendre les mécanismes pouvant expliquer ces délais importants entre relâche et franchissement, plusieurs paramètres environnementaux ont été testés en recherche de corrélation.

En 2022 comme en 2023, les concentrations en oxygène n'ont pas été limitantes sur la période de franchissement de la zone de Bellevue par les aloses (Figure 24). **Aucun lien entre oxygène et franchissement n'a pu être mis en évidence sur ces deux années de suivi, sûrement en raison de l'absence de variations marquées des conditions d'oxygène.**

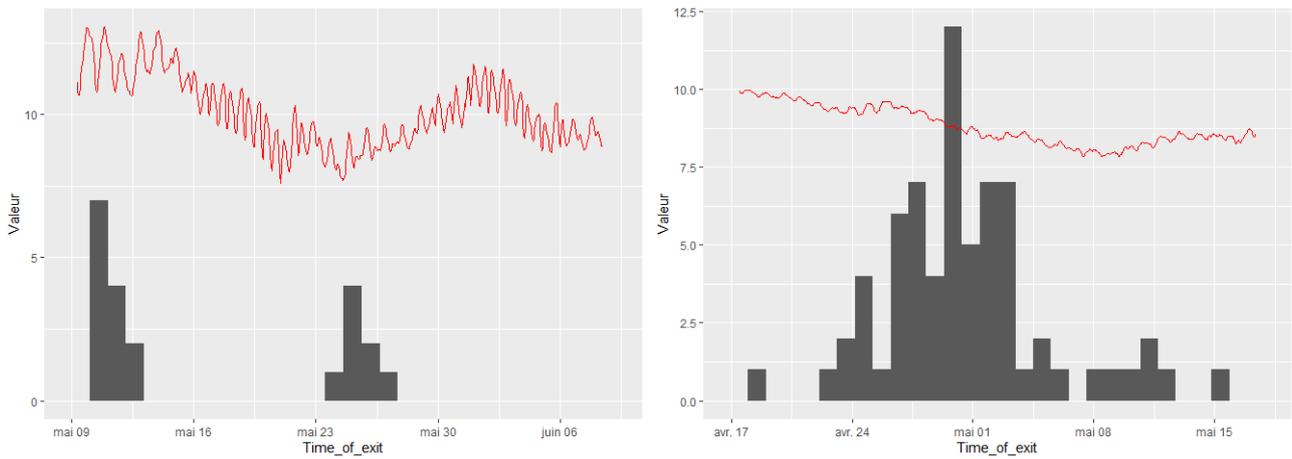


Figure 24: Taux de concentration en oxygène (en mg.l^{-1} , courbe rouge) en 2022 (à gauche) et en 2023 (à droite) et nombre de franchissements réels de la zone de Bellevue (barres noires).

La même analyse a été réalisée avec les données de turbidité, en 2023 uniquement en raison de l'absence de mesures en 2022 (Figure 25). **Il est difficile de conclure en raison d'un trop grand nombre de jours sans données de turbidité, mais il semble cependant que le pic de turbidité en mai 2023 ait eu lieu pendant une période où les franchissements semblaient bloqués.**

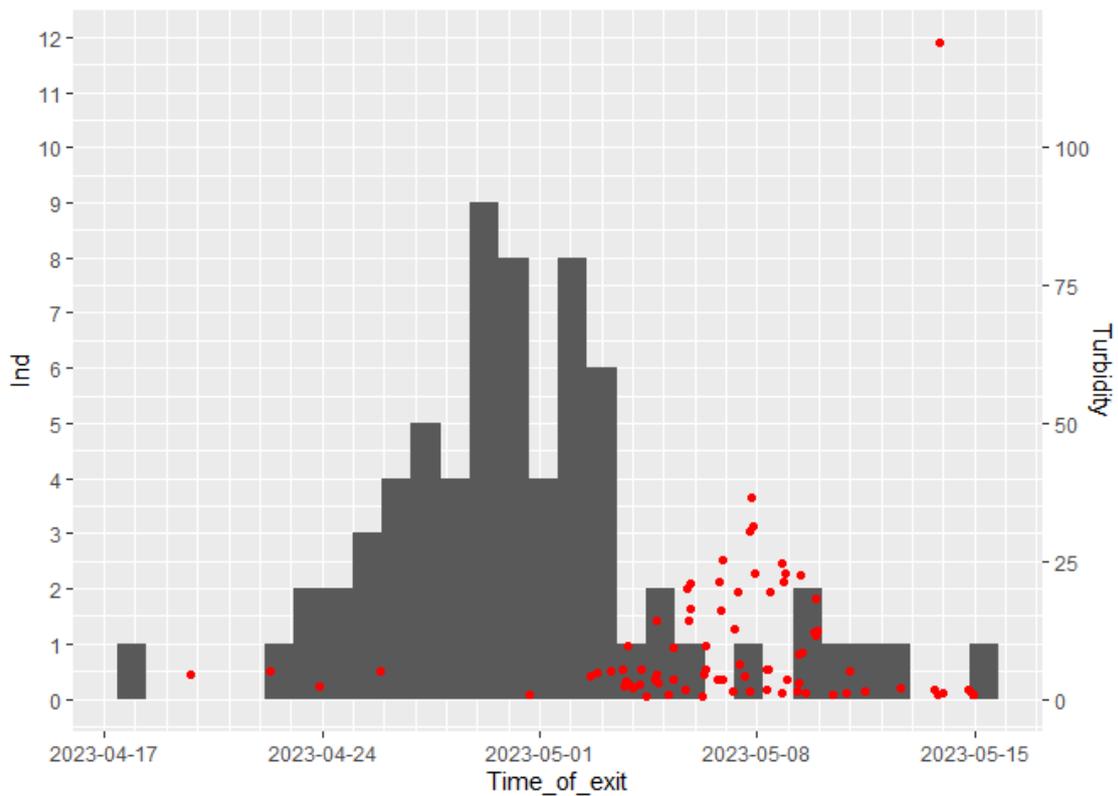


Figure 25 : Turbidité en 2023 (points rouges) et nombre de franchissements réels de la zone de Bellevue (barres noires)

Enfin, les mêmes analyses ont été réalisées pour les coefficients de marées. Pour ce paramètre, il semble y avoir une corrélation assez nette. En effet, les deux années de suivi, **les passages des grandes aloses se sont réalisés uniquement dans des conditions de mortes-eaux (coefficients < 50) avec des coefficients montants (revifs)** (Figure 26).

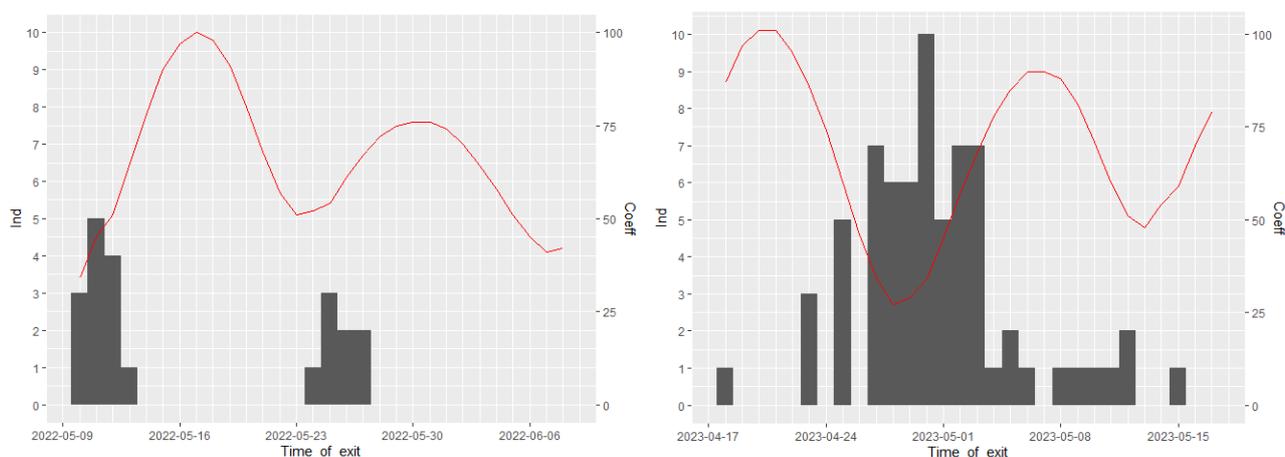


Figure 26 : Coefficients de marées (courbes rouges) en 2022 (à gauche) et en 2023 (à droite) et nombre de franchissement réel de la zone de Bellevue (barres noires)

Cette observation est classiquement connue, notamment dans le monde de la pêche professionnelle, puisque ces conditions de marées sont celles les plus visées pour la pêche de l’alose en estuaire. En revanche, dans la littérature, ce sont surtout les conditions d’oxygène qui semblent influencer la migration des aloses (Tétard et al., 2016), mais les taux d’oxygène de l’estuaire ne semblent jamais avoir atteint des niveaux contraignants pour les aloses sur nos deux années de suivi.

3.7 Vitesse de franchissement

Les vitesses individuelles pour franchir la zone de Bellevue et la zone de Thouaré ont été calculées pour les lamproies marines non prédatées. Les vitesses pour franchir Thouaré sont significativement plus élevées que pour franchir la zone de Bellevue (Figure 27).

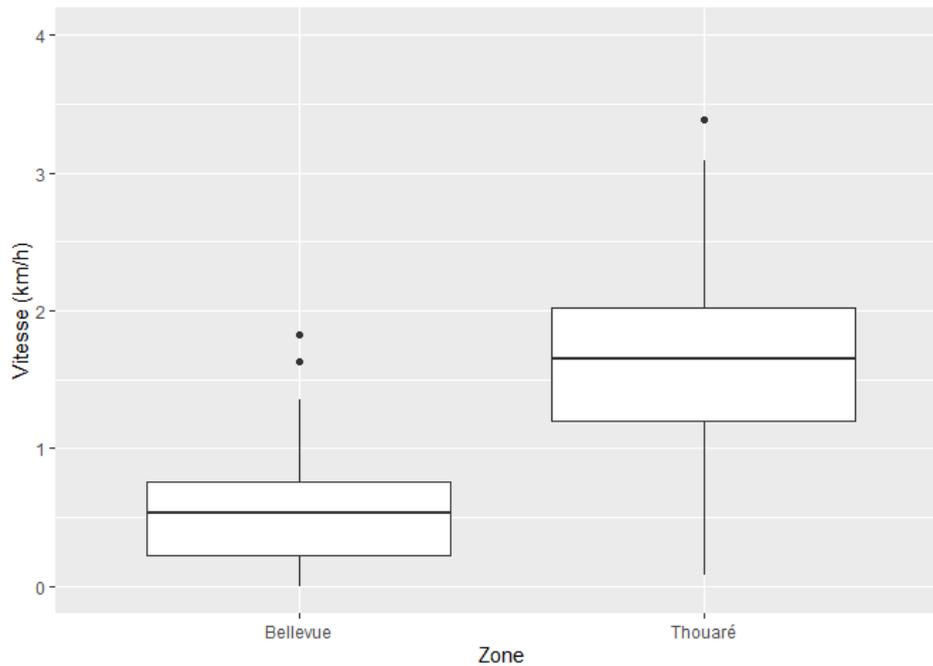


Figure 27 : Répartition des vitesses individuelles de franchissement sur les deux secteurs de l'étude par les lamproies marines

Dans des études précédentes, avec le même matériel, mais sur un secteur non-tidal d'un affluent de la Loire (la Vienne), les vitesses moyennes de déplacement des lamproies marines étaient plus faibles, aux alentours 1 km.h^{-1} en moyenne (Trancart et al., 2022b; Trancart et al., 2023). Mais compte tenu de la taille importante de la zone d'étude, ces vitesses prenaient en compte des temps de repos entre deux récepteurs. Considérant cela, la vitesse de migration des lamproies marines sur le secteur de Thouaré peut être considérée comme identique à la vitesse de migration mesurée précédemment en rivière. En revanche, **il apparaît un ralentissement conséquent des lamproies marines sur la zone de Bellevue. Cependant, en raison de la taille réduite de la zone d'étude, cela n'a pas de conséquence significative sur le temps de franchissement.**

Pour les grandes aloses, la vitesse de déplacement est supérieure à celle des lamproies marines, comme cela a été évoqué avec l'analyse des temps de franchissement. Les vitesses de migration peuvent être considérées comme deux fois supérieures pour cette espèce. En revanche, comme pour les lamproies, **il y a un ralentissement conséquent des aloses sur la zone de Bellevue. Mais comme pour les lamproies, cela n'entraîne pas de conséquence sur le temps de franchissement en raison de la taille réduite de la zone** (Figure 28).

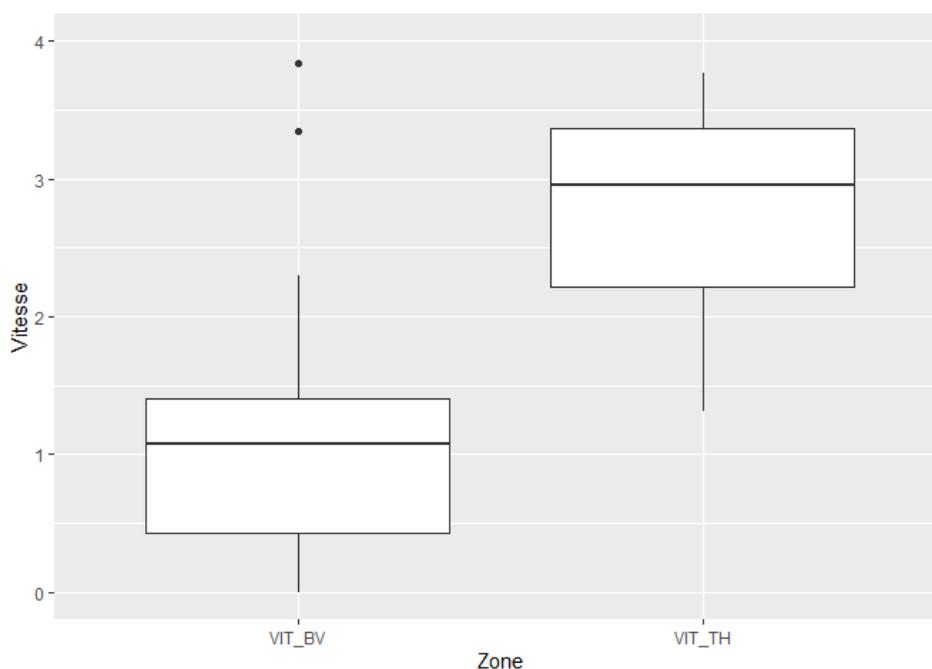


Figure 28 : Répartition des vitesses individuelles de franchissement sur les deux secteurs de l'étude par les grandes aloses

3.8 Indice de linéarité pour le franchissement de la zone de Bellevue

Les lamproies marines ont franchi la zone de Bellevue avec un indice de linéarité allant de 1 à 3.7, avec une valeur médiane de 1.24 (Tableau 8).

Tableau 8 : Indice de linéarité pour franchir la zone de Bellevue

Espèce	Min	Max	Médiane
Lamproie marine	1	3.7	1.24
Grande alose	1	3.8	1.00

Cela implique que pour traverser cette zone de 1300 m de longueur, les lamproies marines ont parcouru en médiane 1612 m, suggérant des mouvements de reculs et donc une certaine activité durant les périodes d'attente. Il faut aussi souligner que cette métrique a été calculée sur une position moyenne par pas de temps de 10 minutes, ce qui lisse les déplacements. La distance totale parcourue est donc très certainement supérieure à celle calculée avec cette méthode.

Les grandes aloses qui traversent la zone de Bellevue lors du franchissement final ont une trajectoire parfaitement linéaire (indice de linéarité médian de 1.00), sans aucun mouvement de retour, suggérant une absence totale d'hésitation ou de désorientation.

3.9 Utilisation préférentielle des courants de marée

Les conditions d'arrivée des lamproies marines sur la zone de Bellevue ont été analysées en relation avec les conditions de marée sur la zone pendant les périodes de passage de ces individus (24 h avant et 24 après chaque passage).

Ainsi sur la période d'étude, sur la zone de Bellevue (au niveau du pont Bellevue), les conditions de jusant représentaient 65 % des conditions de marée, les flots (sans renverse de courant systématique) représentaient 32 %, les 2 % restants étant les périodes d'étales (Figure 29 et Tableau 9).

Pourtant, la proportion des conditions de marée lors des arrivées des lamproies marines sur la zone sont totalement inversées, puisque 66 % des arrivées se sont déroulées lors des flots, et 33 % lors des jusants (Figure 29). Les indices de sélectivité ont démontré une attraction significative pour les flots ($I=0.35$) et au contraire une aversion significative pour les jusants ($I=-0.32$) (Figure 29 et Tableau 9).

Il est donc possible de conclure que **les lamproies marines utilisent les courants de marée de manière préférentielle (Transport Tidal Sélectif) pour traverser l'estuaire de la Loire**, très probablement pour limiter leur dépense énergétique. **Les individus nagent dans le sens du courant pendant les périodes de flot et essaient de garder leur position pendant les périodes de jusant**, mais les indices de linéarité démontrent une perte de terrain suggérant une légère dévalaison avec les jusants. La déformation du cycle tidal et l'absence de renverse du courant sur certains flots (quand le débit est supérieur à $1000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) entraînent cependant un certain nombre de passages pendant les jusants, notamment quand c'est la seule condition de marée qui existe sur la zone au moment où les individus concernés s'y présente.

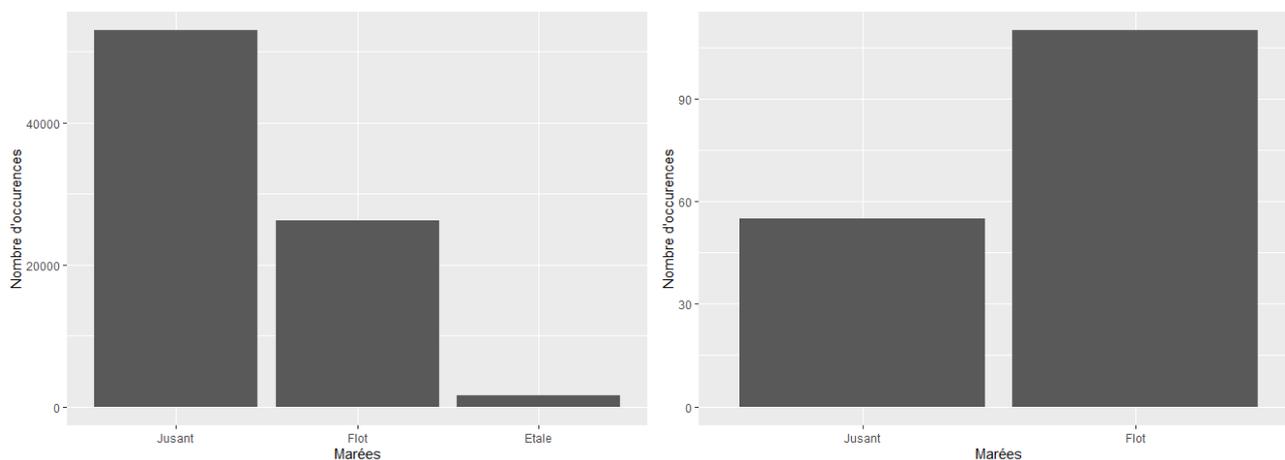


Figure 29 : Répartitions des conditions de marées sur la zone de Bellevue pendant la période de migration des lamproies marines (du 1^{er} janvier au 30 juin ; à gauche) et des conditions de marée lors des arrivées des lamproies sur la zone d'étude (à droite).

Tableau 9 : Nombre et proportion de lamproies marines arrivées sur le site de Bellevue en fonction des conditions de marées, proportion des conditions de marée sur le site de Bellevue et indices de sélectivité.

	Conditions de marée sur Bellevue	Lamproies arrivées sur Bellevue	Indice de sélectivité
Jusant	0.65 %	55 ind. (0.33 %)	-0.32
Flot	0.32 %	110 ind. (0.66 %)	0.35

De la même manière, les conditions d'arrivée des grandes aloses sur la zone de Bellevue ont aussi été analysées en relation avec les conditions de marée sur la zone pendant les périodes de passage de ces individus (24 h avant et 24 après chaque passage).

Pour rappel, sur la période d'étude, sur la zone de Bellevue (au niveau du pont Bellevue), les conditions de jusant représentaient 65 % des conditions, et les flots (sans renverse de courant systématique) représentaient 32 % des conditions, les 2 % restants étant les périodes d'étales (Figure 30).

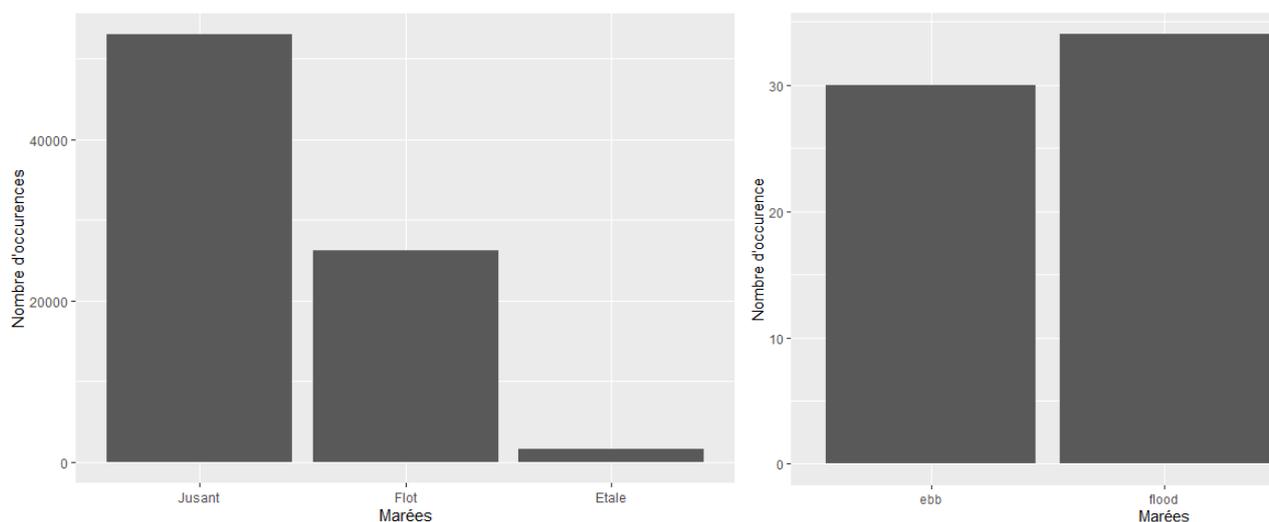


Figure 30 : Répartitions des conditions de marées sur la zone de Bellevue pendant la période de migration des grandes aloses (du 1er janvier au 30 juin ; à gauche) et des conditions de marée pendant le franchissement des grandes aloses marquées (à droite).

Comme pour les lamproies marines, les proportions des conditions de marée lors des arrivées des grandes aloses sont inversées, puisque 53 % des arrivées se sont déroulées sur des flots, et 46 % sur des jusants. Les indices de sélectivité ont démontré une attraction significative légère pour les flots ($I=0.23$) et au contraire une légère aversion (non significative) des jusants ($I=-0.17$) (Tableau 10).

Tableau 10 : Nombre et proportion de grandes aloses arrivées sur le site de Bellevue en fonction des conditions de marée,, proportion des conditions de chaque marée sur le site de Bellevue et indices de sélectivité.

	Conditions marées	Arrivées aloses	Indice de sélectivité
Jusant	0.65 %	30 ind. (0.46 %)	-0.17
Flot	0.32 %	34 ind. (0.53 %)	0.23

L'inversion des ratios entre courants de marée disponibles et courants de marée utilisés suggère **une utilisation préférentielle des courants (Transport Tidal Sélectif) par les grandes aloses pour remonter l'estuaire de la Loire**, très probablement pour limiter leur dépense énergétique. **Cependant, ce phénomène semble moins marqué que chez les lamproies marines.** En effet, il est important de rappeler que comme vu précédemment, les aloses franchissaient la zone de Bellevue uniquement en conditions de mortes-eaux. Or, dans ces conditions de faible marée, il n'existe plus de renverse de courant au niveau de Bellevue. **Le transport tidal sélectif observé lors de cette étude chez les grandes aloses est donc un vestige du transport tidal sélectif qui a lieu dans les zones plus en aval, et qui disparaît progressivement pour être remplacé par une nage à contre-courant (rhéotaxie positive).**

3.10 Catégorisation du franchissement

Les franchissements de la zone de Bellevue ont été catégorisés en fonction du mouvement de marée à l'arrivée sur la zone (flot, étale ou jusant) et à la sortie de la zone (flot, étale ou jusant), donnant ainsi 9 combinaisons possibles.

Pour les lamproies marines, les trois patrons principaux représentent 156 individus sur les 164 analysés, et les arrivées sur flot représentent 66 % des arrivées sur le site de Bellevue (Figure 31). Compte tenu de la rapidité à franchir la zone de Bellevue, les typologies les plus représentées sont celles où l'individu arrive et sort de la zone sur la même marée (flot-flot et jusant-jusant). Mais la troisième typologie la plus représentée est celle où les individus arrivent en flot et finissent par franchir finalement en jusant, suggérant un **bref blocage temporel**. Pour ces individus, il est nécessaire d'attendre le courant de jusant suivant pour finaliser la sortie de la zone.

Cette observation pourrait être la conséquence d'une **désorientation de certains individus sur la zone de Bellevue**, qui ont du mal à sortir du système d'étude. Les poissons qui s'orientent avec le courant (rhéotaxie) ont besoin d'un courant venant de face pour s'orienter (rhéotaxie positive) et non de derrière (rhéotaxie négative). Il est donc probable que la configuration particulière de la zone entraîne la création de nombreux courants de reflux au fond, rendant difficilement lisible les trajectoires de sortie. Pour ces individus, il est donc nécessaire d'attendre la renverse de courant (si elle a lieu) afin de trouver la voie de sortie.

Tableau 11 : Types de franchissement de la zone de Bellevue par les lamproies marines.

Typologie 1 : Flot-Flot	Typologie 2 : Flot - Jusant	Typologie 3 : Jusant - Jusant	Autres typologies
62	39	55	8

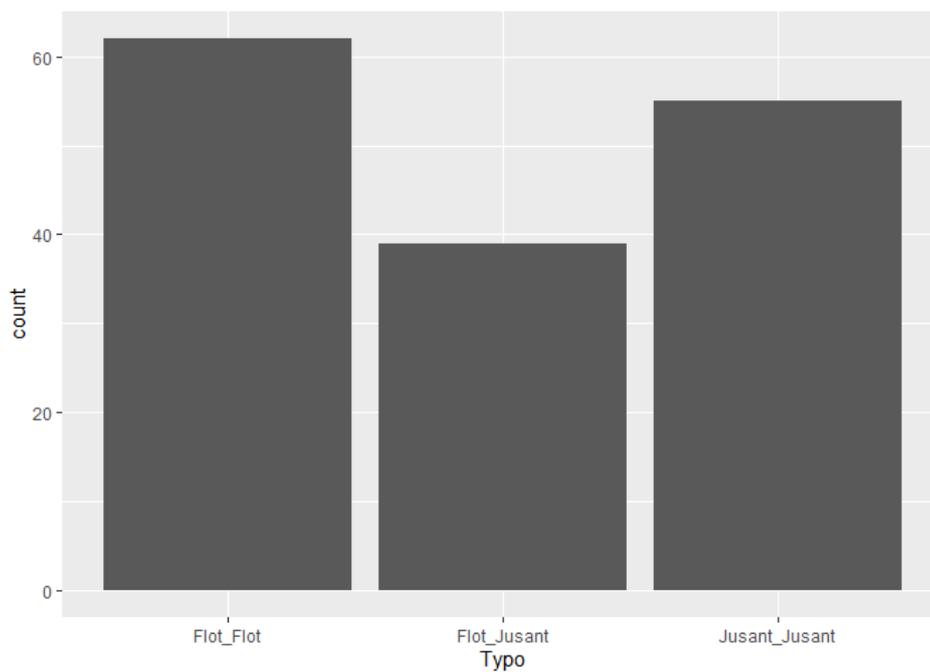


Figure 31 : Répartition des différentes typologies de franchissement de la zone de Bellevue par les lamproies marines.

La seconde typologie la plus utilisée est « jusant-jusant », ce qui signifie une arrivée et un départ de la zone sur une marée de jusant. Ce résultat semble en contradiction avec le résultat précédent suggérant une utilisation préférentielle des courants de marée (Transport Tidal Sélectif). Une analyse plus poussée a donc été réalisée afin d'essayer de mettre en relation les conditions environnementales (débit et hauteur d'eau) et les typologies de franchissement réalisées par les lamproies marines pour franchir la zone de Bellevue (Figure 32).

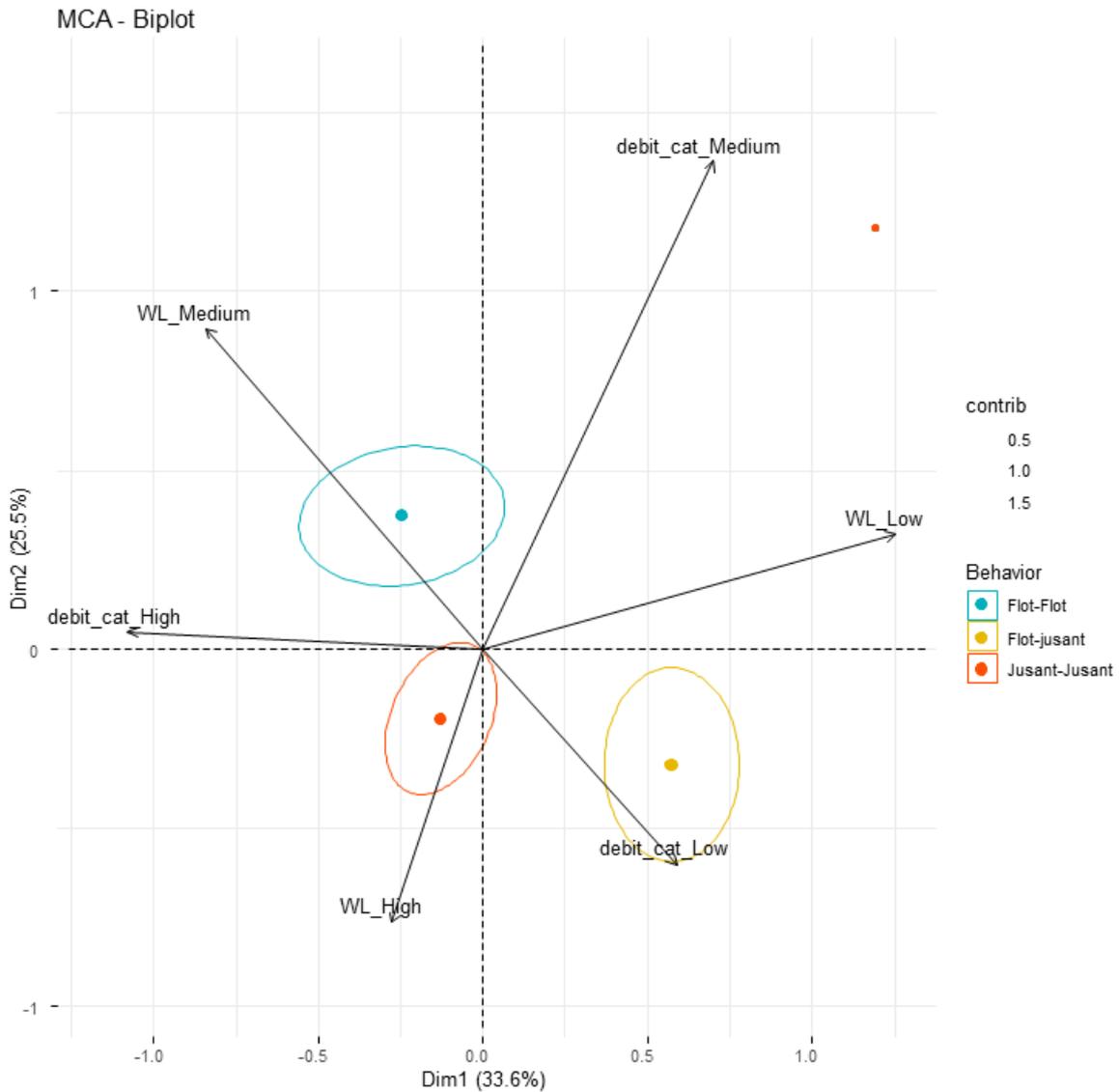


Figure 32 : Carte factorielle des typologies de franchissement des lamproies marines en fonction des paramètres environnementaux (WL = niveau d'eau, 3 catégories en fonction de la distribution ; débit = débit mesuré à la station de Bellevue, 3 catégories en fonction de la distribution)

Cette analyse factorielle montre une très nette discrimination des trois typologies principales en fonction des conditions environnementales. Ainsi, la typologie « Flot-Flot » est caractéristique des débits et des hauteurs d'eau issus de la médiane des distributions. Les typologies « Flot-Jusant » sont au contraire plus caractéristiques des conditions de faible débit et de faible hauteur d'eau. Enfin les typologies de type « Jusant-Jusant » sont plus associées aux conditions de fort débit et hauteur d'eau élevée. Ces observations confirment bien les hypothèses énoncées juste avant et permet de d'établir un patron de migration type en fonction des conditions hydrologiques :

- **En conditions normales de débit et de hauteur d'eau, les lamproies marines se déplacent en utilisant préférentiellement les courants de flot, afin de réduire leur dépense d'énergie. La traversée de la zone de Bellevue se fait rapidement, et les individus trouvent la sortie sans réelle difficulté.**

- En période de crue, la renverse de courant ne se fait plus sur la zone de Bellevue. Il n'y a donc plus de flot « dynamique », même si la hauteur d'eau augmente encore avec la marée, et que le courant est légèrement ralenti. Dans ces conditions, c'est la typologie Jusant-Jusant qui est la plus utilisée car c'est la condition qui prédomine sur la zone.

- Enfin, en période d'étiage, la sortie semble compliquée et il est nécessaire pour les lamproies marines d'attendre un courant de jusant pour s'orienter et trouver la sortie, rendant la typologie de passage Flot-Jusant la plus utilisée.

Les aloses franchissent la zone de Bellevue dans 49 % des cas selon la typologie Flot-Flot (arrivée et sortie en flot), et dans 41 % des cas en Jusant-Jusant. Dans seulement 10 % des cas, un changement de courant de marée s'opère entre l'arrivée et la sortie des aloses (Figure 33)

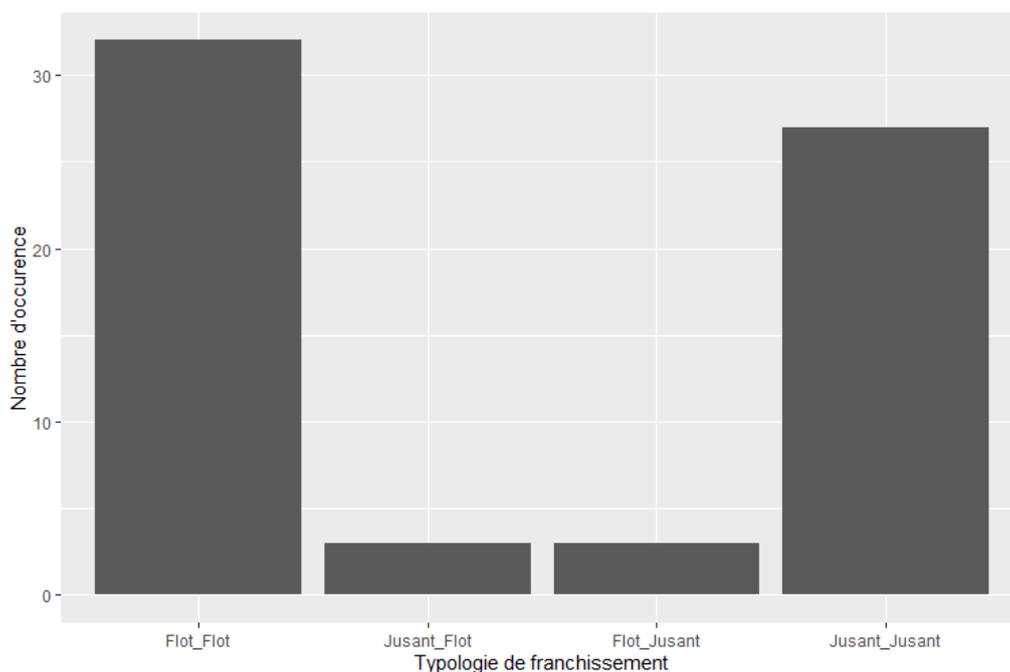


Figure 33 : Répartition des différentes typologies de franchissement de la zone de Bellevue par les grandes aloses

Les différentes typologies de franchissement ont été couplées avec les conditions environnementales ayant eu lieu sur la zone d'étude au moment des franchissements des grandes aloses. A l'inverse des lamproies marines, aucune tendance n'a pu être mise en évidence, les deux typologies majeures se superposant parfaitement (Figure 34).

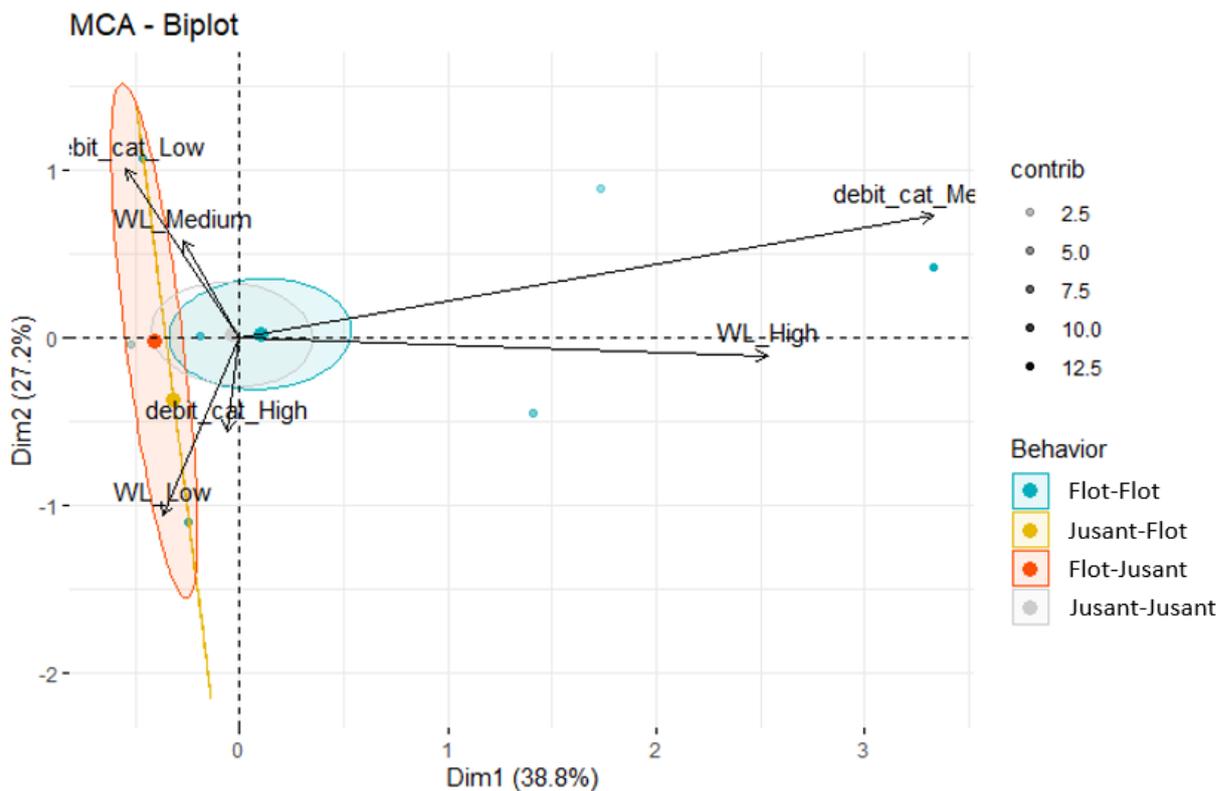


Figure 34 : Carte factorielle des typologies de franchissement des grandes aloses en fonction des paramètres environnementaux (WL = niveau d'eau, 3 catégories en fonction de la distribution ; debit = débit mesurée à la station de Bellevue, 3 catégories en fonction de la distribution)

Cette observation est la conséquence du passage des grandes aloses majoritairement sur des marées de mortes-eaux. Ainsi, même en discriminant mathématiquement les conditions de débit et de hauteur d'eau en trois catégories, les conditions sont trop uniformes pour permettre une discrimination des typologies de franchissement.

3.11 Conditions limites lors du franchissement

Compte tenu du faible blocage temporel au niveau de la zone de Bellevue, il y a peu de différences significatives entre les conditions d'arrivée et les conditions de sortie, pour les deux espèces étudiées.

Pour les lamproies marines, une légère différence est notable sur les conditions de hauteurs d'eau. En effet, les lamproies marines se présentent sur la zone de Bellevue principalement avec des hauteurs d'eau comprises entre 4 et 5 m, mais sortent principalement avec 4.6 à 5.2 m (cote mer au niveau de la station de Bellevue) (Figure 35)

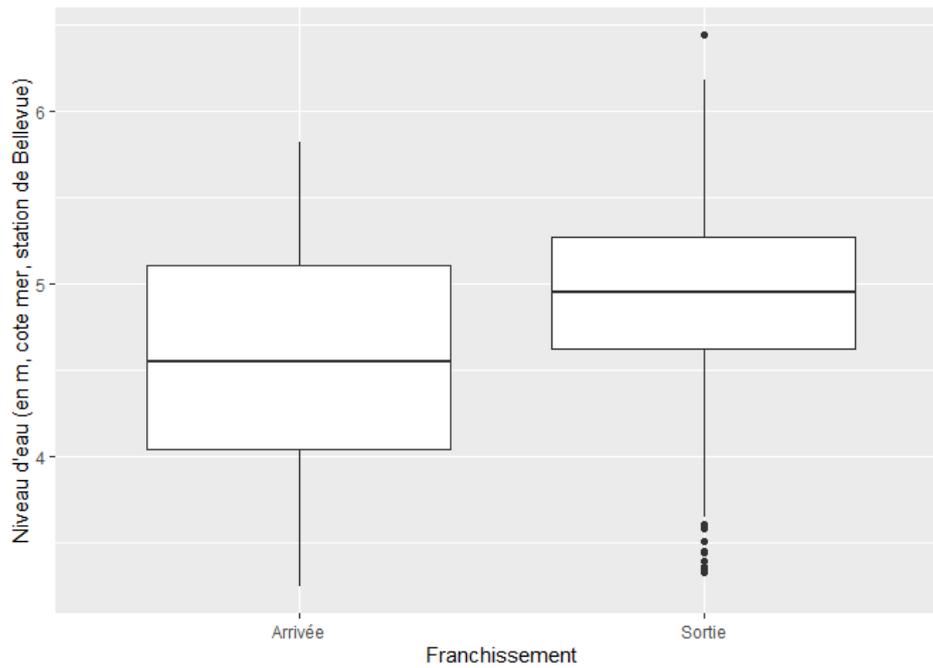


Figure 35 : Comparaison des distributions des hauteurs d'eau sur le site de Bellevue lors des arrivées et des sorties des lamproies marines.

Une autre différence concerne la variation moyenne du niveau d'eau. Les lamproies marines arrivent sur le site de Bellevue quand la variation moyenne du niveau d'eau est de +0.09 m par pas de temps de 10 minutes, correspondant à des flots (Figure 36). L'ensemble des arrivées se fait entre -0.03 m/10 min (correspondant à des débuts de jusants) et +0.18 m/10 min (plein flot). Un léger décalage est visible pour les sorties de la zone de Bellevue, qui se font entre -0.05 et +0.1 m/10 min. Ce décalage s'explique par les typologies 3 (Flot-Jusant) où les individus arrivés en flot (variation du niveau d'eau positive) doivent attendre le jusant (variation du niveau d'eau négative) pour s'orienter et trouver la sortie de la zone.

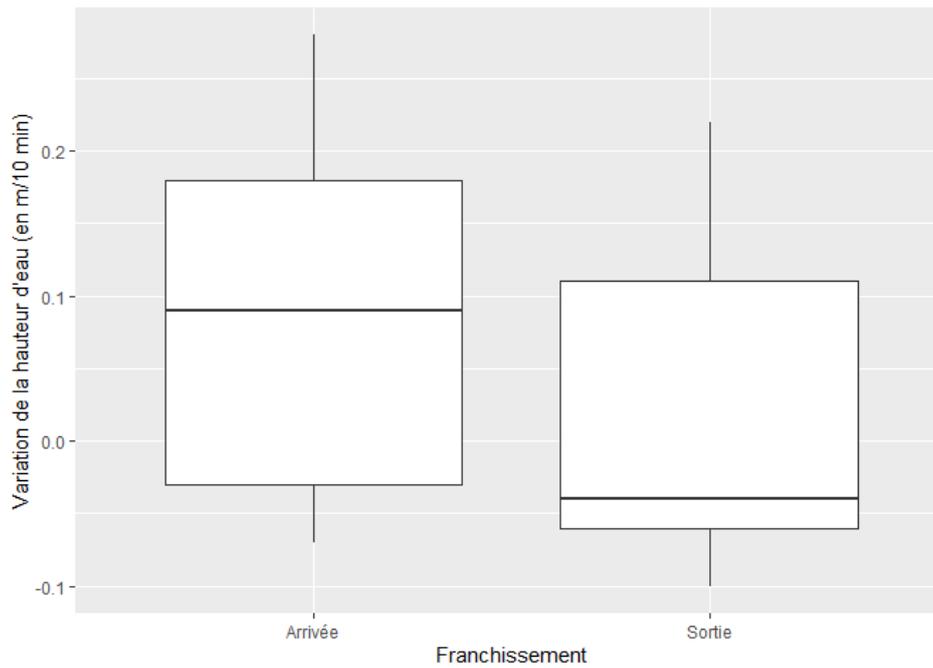


Figure 36 : Comparaison des distributions des variations de hauteur d'eau sur le site de Bellevue lors des arrivées et des sorties des lamproies marines. Les valeurs positives représentent les flots, les valeurs négatives représentent les jusants. Le niveau 0 correspond à l'étale de marée.

Concernant les grandes aloses, les durées de franchissement de la zone de Bellevue sont encore plus réduites que pour les lamproies marines, qui franchissaient déjà très rapidement la zone d'étude. Pour ces raisons, il n'y a pas de différence très importante entre les conditions d'arrivée et les conditions de sortie des grandes aloses sur la zone d'étude.

Ainsi, les hauteurs d'eau au moment de l'arrivée et au moment des sorties sont quasiment similaires. La majorité des franchissements se déroulent sur une hauteur d'eau de 4.4 m (cote mer) (Figure 37).

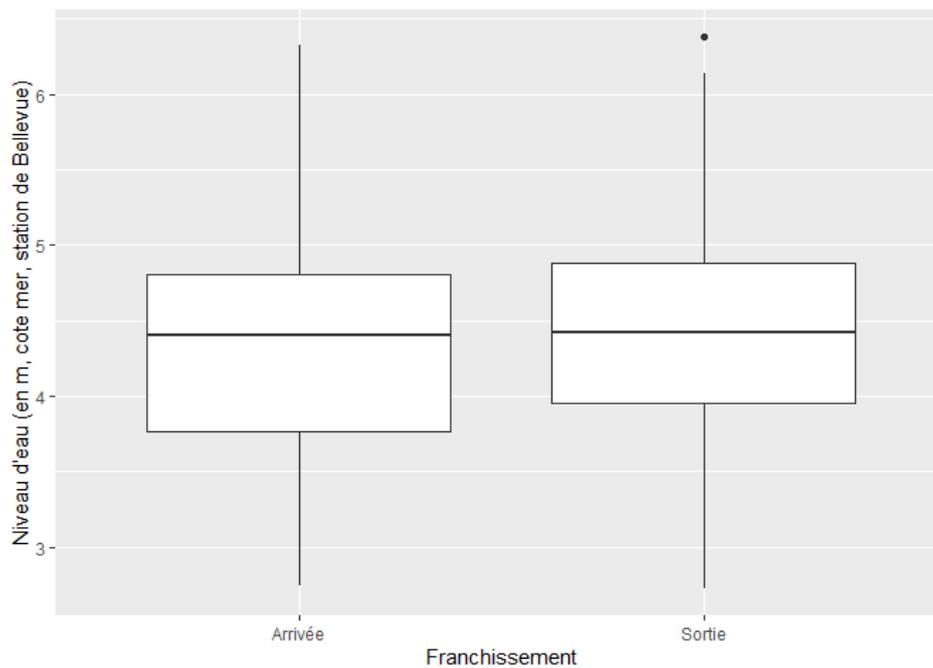


Figure 37 : Comparaison des distributions des hauteurs d'eau sur le site de Bellevue lors des arrivées et des sorties des grandes aloses.

De la même façon, il y a peu de différence dans les variations de hauteur d'eau sur 10 minutes au moment des arrivées et au moment des sorties de la zone de Bellevue. Les sorties se font toutefois plus proches de l'étale que de les arrivées, car une majorité de ces dernières se déroulent durant des périodes de flots (Figure 38).

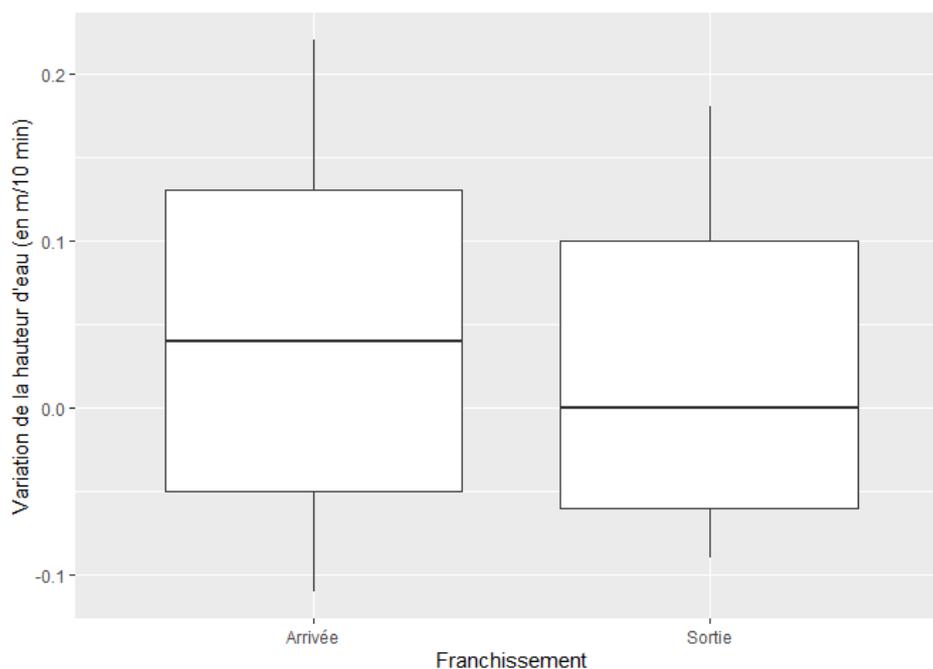


Figure 38 : Comparaison des distributions des variations de hauteur d'eau sur le site de Bellevue lors des arrivées et des sorties des grandes aloses. Les valeurs positives représentent les flots, les valeurs négatives représentent les jusants. Le niveau 0 correspond à l'étale de marée.

3.12 Hauteur d'eau lors des sorties de la zone de Bellevue

Les hauteurs d'eau auxquelles les lamproies marines ont franchi la zone de Bellevue ont été comparées avec les occurrences des hauteurs d'eau sur la zone d'étude aux périodes de franchissement. En termes d'amplitude, les franchissements des lamproies marines ont eu lieu sur toutes les hauteurs d'eau disponibles. Cependant, les deux profils de distribution des hauteurs d'eau sont totalement similaires, avec un pic entre 4.5 et 5.5 m (Figure 39). Cette forte similitude tend à conclure à une absence de tropisme ou d'impact par rapport à la hauteur d'eau, et donc à un total opportunisme. Le très léger décalage entre les deux pics (5 m pour les occurrences de hauteurs d'eau sur la période, 5.5 m pour les occurrences de hauteurs d'eau lors des franchissements) est clairement une conséquence du léger ralentissement de la migration des lamproies observé plusieurs fois dans les précédentes métriques.

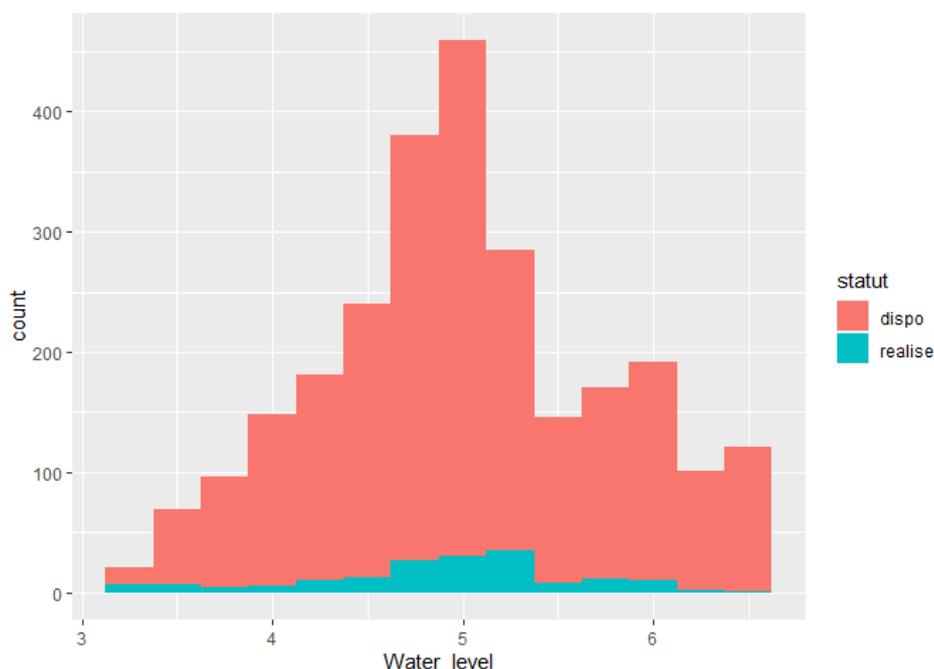


Figure 39: Distribution des hauteurs d'eau sur le site d'étude (en rose) et distribution des hauteurs d'eau au moment du franchissement de cette zone par les lamproies marines (en vert).

Les hauteurs d'eau sur la zone d'étude au début du pic de franchissement des lamproies marines ont été ensuite calculées, et présentées sur la carte ci-dessous (Figure 40).

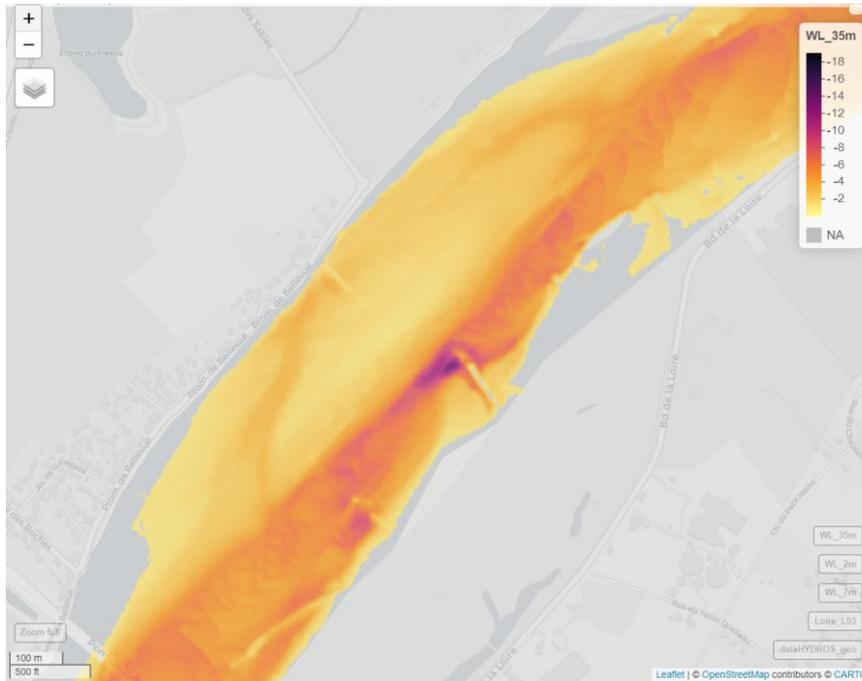


Figure 40 : Carte des hauteurs d'eau sur la zone de Bellevue lors du pic de franchissement cette zone par les lamproies (4.5 m cote mer-pont de Bellevue)

A cette cote (4.5 m), l'îlot rocheux central n'est recouvert que de 2 à 3 cm d'eau. Le chenal droit est à certains endroits recouvert de seulement 20 à 30 cm d'eau. La rive gauche en revanche est toujours assez profonde, avec plus de 12 m d'eau sur la fosse créée par l'épi majeur de la zone de Bellevue.

De la même manière, le franchissement de la zone de Bellevue par les grandes aloses se déroule sur toutes les hauteurs d'eau disponibles. En raison des conditions de mortes-eaux favorisant le départ en migration et d'une phénologie plus tardive, le franchissement de la zone de Bellevue par les aloses se réalise dès 2.6 m de hauteur d'eau, alors qu'il faut attendre 3.1 m d'eau pour avoir les premiers franchissements de lamproies marines. Comme pour les lamproies marines, la forte similitude entre les hauteurs d'eau disponibles et les hauteurs d'eau lors des franchissements (Figure 41) tendent à conclure vers une absence de tropisme ou d'impact par rapport à la hauteur d'eau, et donc à un total opportunisme des aloses concernant la hauteur d'eau au moment du franchissement de la zone de Bellevue.

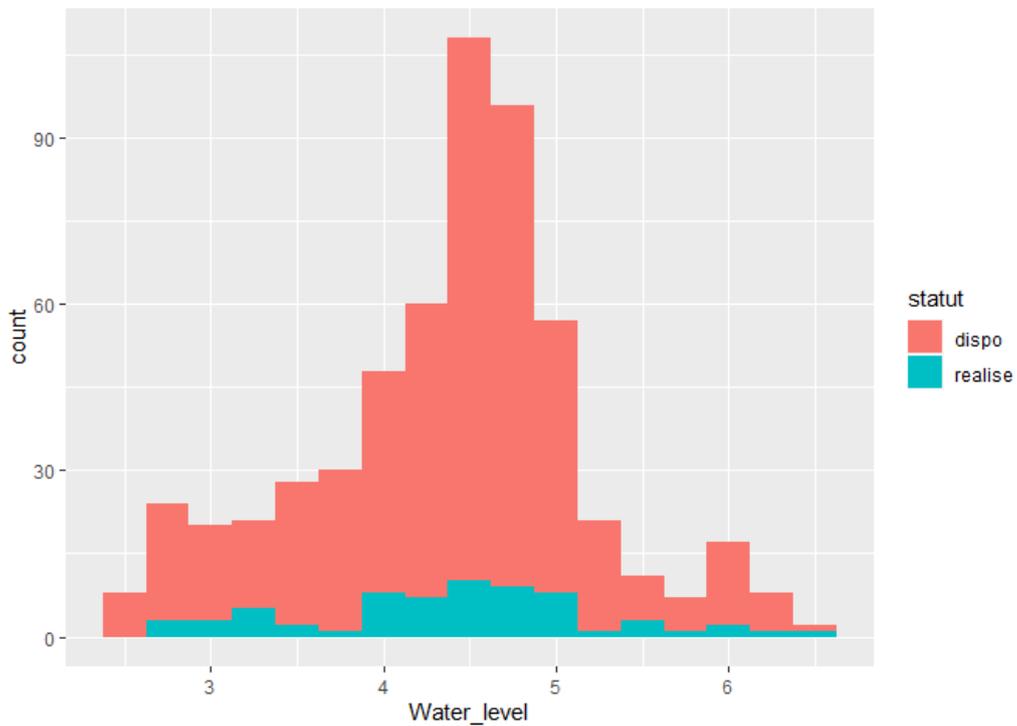


Figure 41 : Distribution des hauteurs d'eau sur le site d'étude (en rose) et distribution des hauteurs d'eau au moment du franchissement de cette zone par les grandes aloses (en vert).

Les hauteurs d'eau sur la zone d'étude lors du pic de franchissement de cette zone par les grandes aloses ont été ensuite calculées, et présentées sur la carte ci-dessous (Figure 42).

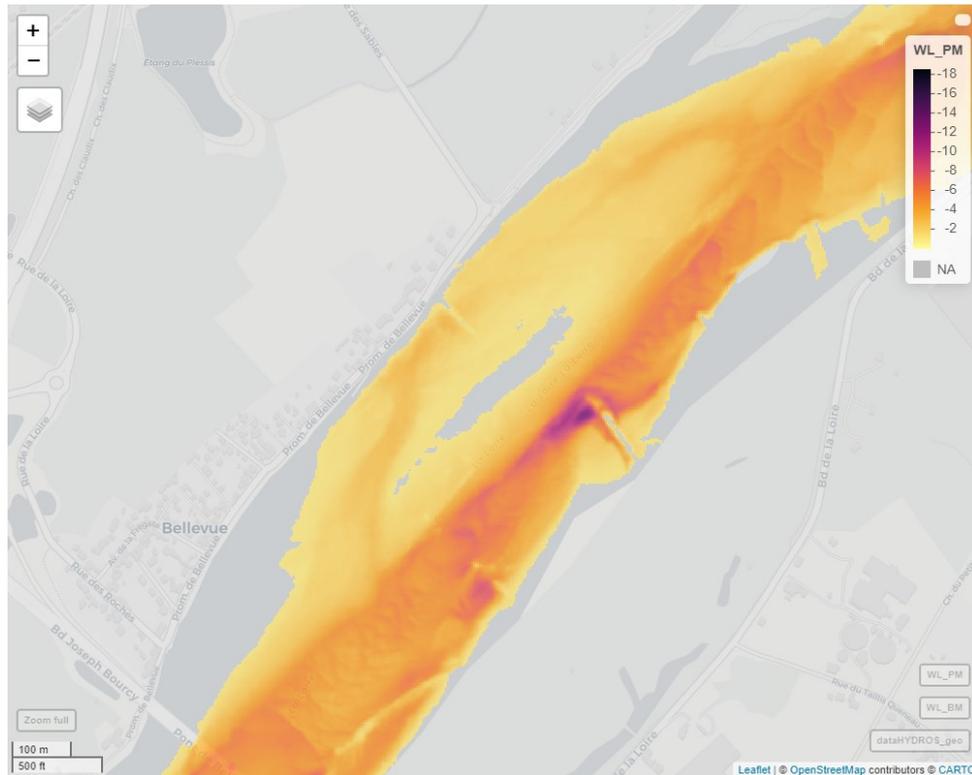


Figure 42 : Carte des hauteurs d'eau sur la zone de Bellevue lors du pic de franchissement de cette zone par les grandes aloses (4 m cote mer-pont de Bellevue)

A cette cote (4 m), l'îlot rocheux central n'est plus recouvert d'eau sur une large partie. Le chenal droit est quasiment affleurant à certains endroits. La rive gauche en revanche est toujours assez profonde, avec encore environ 12 m de hauteur d'eau sur la fosse créée par l'épi majeur de la zone de Bellevue.

3.13 Efficacité du franchissement de la zone de Bellevue

Les relations entre les conditions environnementales lors des franchissements et l'efficacité des franchissements (temps de franchissement) des lamproies marines ont été explorées avec des modèles mathématiques permettant de prendre en compte simultanément les effets de plusieurs facteurs, dont certains peuvent être confondants, avec des réponses qui peuvent aussi être non-linéaires. Les résultats du modèle (Generalized Additive Mixed Model) montrent qu'au-delà d'un effet lot (très fortement influencé par les conditions environnementales), c'est la variation de la hauteur d'eau qui influe le plus sur les vitesses de franchissement de la zone de Bellevue par les lamproies marines (Figure 43).

Ainsi, plus la différence de hauteur d'eau est positive et grande, donc plus la hauteur d'eau s'accroît fortement, ce qui correspond aux courants de flots, plus le franchissement est lent. Les franchissements les plus rapides se font avec les arrivées sur la zone d'étude pendant les jusants. Ce résultat peut sembler un peu contre intuitif s'il est considéré seul, mais il faut le mettre en relation avec les autres paramètres tels que la désorientation des lamproies préalablement identifiée et les conditions hydrologiques de fortes conditions de débit, associées aux faibles coefficients de marée qui ne permettent pas la renverse du courant, mais rendent cependant le franchissement plus aisé.

En raison d'une vitesse de franchissement de la zone de Bellevue encore plus rapide que pour les lamproies, il n'a pas été possible de réaliser les mêmes analyses sur les grandes aloses.

```

##
## Family: gaussian
## Link function: identity
##
## Formula:
## time_to_cross ~ s(Water_level, k = 3) + s(debit2, k = 3) + s(diff) +
##   s(Lot, bs = "re", k = 3)
##
## Parametric coefficients:
##           Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
## (Intercept)  2.1944    0.4337   5.059 1.19e-06 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## Approximate significance of smooth terms:
##           edf Ref.df      F  p-value
## s(Water_level) 1.000     1  0.252   0.616
## s(debit2)       1.000     1  2.094   0.150
## s(diff)         1.000     1 16.387 8.21e-05 ***
## s(Lot)          8.365    11  9.326 < 2e-16 ***
## ---
## Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
##
## R-sq.(adj) =  0.523   Deviance explained = 55.6%
## GCV = 3.4364   Scale est. = 3.1788    n = 165

```

Figure 43: Résumé du modèle (Generalized Additive Mixed Model) reliant la vitesse de franchissement (*time_to_cross*) aux paramètres environnementaux au moment des franchissements des lamproies marines (*Water_level* = Hauteur d'eau ; *debit2* = Débit sur la station de Nantes Malakoff ; *diff* = Variation de la hauteur d'eau sur 10 min ; *Lot* = Numéro du lot de la relâche).

3.14 Détermination de la voie de passage

Le bruit sur la zone d'étude, lié aux forts débits, aux faibles profondeurs et au substrat, n'a pas permis une discrimination précise de la voie de passage sur le site de Bellevue, pour les deux espèces. En effet, les individus étaient soit trop peu entendus (pour ceux passés en conditions de forte ambiance sonore), soit trop uniformément entendus sur l'ensemble du réseau (pour ceux passés en conditions de faible ambiance sonore) pour pouvoir être rattachés de manière sûre à l'une des voies.

Pour ces raisons, seule la voie de passage au niveau du bras secondaire de Thouaré a été analysée. Sur ce site, la disposition des récepteurs a permis de certifier les passages en rive droite et en rive gauche, si les individus ont été entendus sur tous les récepteurs sans exception d'une rive donnée. En cas de passage devant un récepteur non enregistré par ce dernier, le passage n'a pas pu être certifié, mais est juste qualifié de « possible ».

Ainsi, **dans la très grande majorité des cas (89.4 %), le passage des lamproies marines au niveau du bras de Thouaré s'est effectué en rive gauche, c'est-à-dire dans le bras majeur, en restant dans le chenal principal** (Tableau 12). Seuls 3 individus (2.4 %) sont passés en rive droite. Un passage en rive droite est possible pour 10 individus supplémentaires (8.2 %), mais avec un saut de récepteur, ce qui

semble peu probable, surtout en 2023. **Le taux de passage des lamproies marines en rive gauche est donc compris entre 89.4 et 97.6 %.**

Tableau 12 : Répartition du nombre de lamproies marines selon les voies de passage au niveau du bras secondaire de Thouaré.

Rive gauche certifiée	Rive droite certifiée	Rive droite possible mais avec saut	Rive droite possible mais avec saut dont hydro central
109	3	6	4

Pour les aloses, tous les passages certifiés ont eu lieu en rive gauche, avec 65 aloses (92.8 %) (Tableau 13). Il est possible que 5 aloses soient passées par le bras secondaire, mais cela aurait entraîné un saut de deux récepteurs, ce qui semble peu probable même si les conditions de détection dans ce bras n'étaient pas optimales. **Ainsi, le taux de passage des grandes aloses en rive gauche est donc compris entre 92.8 et 100 %.**

Tableau 13 : Répartition du nombre de grandes aloses selon les voies de passage au niveau du bras secondaire de Thouaré.

Rive gauche certifiée	Rive droite certifiée	Rive droite possible mais avec saut de 2 récepteurs dans bras de Thouaré
65	0	5

Compte tenu des similitudes entre les zones de Bellevue et les zones de Thouaré, il est possible d'extrapoler ces observations réalisées sur la zone de Thouaré au site de Bellevue. De plus, avec l'absence de relation entre hauteur d'eau et franchissement (efficacité et occurrence), **il est très fortement probable que la migration des lamproies marines et des grandes aloses sur la zone de Bellevue se passe majoritairement en rive gauche, dans le chenal principal.**

4 EXTENSION AUX AUTRES ESPECES MIGRATRICES DE LOIRE

Pour des raisons budgétaires, mais aussi techniques, cette étude était ciblée sur seulement deux espèces de poissons migrateurs amphihalins, soit les lamproies marines et les grandes aloses. Cependant, la problématique du franchissement de cette zone estuarienne par des sub-géniteurs est pertinente pour la très grande majorité des amphihalins, excepté pour les trois espèces qui se reproduisent en mer (anguille européenne, flet européen et mulot porc). Parmi les autres migrateurs amphihalins qui se reproduisent en eau douce, de nombreuses espèces possèdent des caractéristiques morphologiques, biologiques et / ou écologiques proches de celles des grandes aloses ou des lamproies marines. Ainsi, il est raisonnable de penser que les observations et conclusions mises en avant dans ce présent rapport peuvent être extrapolées aux autres espèces migratrices potamotoques présentes en Loire.

5 CONCLUSIONS

De manière générale, il n'apparaît pas de réel blocage des lamproies marines et des grandes aloses sur le site de Bellevue lors de leur migration génésique. Il existe cependant un léger ralentissement, notamment pour les lamproies marines.

Pour les grandes aloses, une proportion importante n'a pas franchi la zone. Les raisons sont probablement multifactorielles (pêche, prédation, perturbation comportementale liée à la manipulation ou aux conditions environnementales). La plus grande différence entre le comportement des deux espèces est la linéarité de migration. En effet, les aloses réalisent plusieurs aller-retours (déplacement de type « yoyo ») avant de réaliser le franchissement final, alors que les lamproies se déplacent toujours dans la même direction (amont). Lors du dernier franchissement, il n'y a pas de ralentissement des aloses sur la zone de Bellevue qui la traversent rapidement, avec une vitesse moyenne même supérieure à celle des lamproies marines.

Les deux espèces utilisent le transport tidal sélectif sur les secteurs en aval du site d'étude, mais en fonction des conditions de marée et hydrologiques, ce comportement peut avoir été modifié en faveur d'une nage à contre-courant avant d'arriver sur le site de Bellevue. Ce transport est moins visible chez les aloses, mais probablement plus pour des raisons hydrologiques (faible coefficient lors de leur migration) que pour des raisons mécaniques.

Le franchissement final de la zone de Bellevue par les aloses se fait en fonction des conditions de marée, quand les coefficients remontent (lune montante) et dépasse 50. C'est le seul facteur environnemental où un lien avec la migration des aloses a pu être démontré dans cette étude.

Les grandes aloses peuvent franchir la zone de Bellevue avec d'une hauteur d'eau dès 3 m (cote mer) et dès 4 m pour les lamproies marines, c'est-à-dire dans des conditions de basse mer, même si l'essentiel des passages se fait plutôt vers 5 m.

Les passages sur le site de Thouaré se font très majoritairement dans le chenal principal pour les deux espèces, et il semble très probable que cela soit aussi le cas sur le site de Bellevue. En tout état de cause, rien ne semble indiquer la possibilité d'un passage ou d'une utilisation des bras secondaires lors des migrations de montaison de ces espèces migratrices.

6 BIBLIOGRAPHIE

Association LOGRAMI. 2022. PROGRAMME DE RECHERCHES APPLIQUEES EN FAVEUR DES POISSONS MIGRATEURS 2021. Recueil de données biologiques 2021 sur les poissons migrateurs du bassin Loire, 499 p.

- Barraud, R., Carcaud, N., Davodeau, H., Montembault, D., & Pordoy, C. 2013. Les épis de la Loire armoricaine, un héritage à la patrimonialité incertaine. *Noréis*, 39–52.
- Belletti, B., Garcia de Leaniz, C., Jones, J., Bizzi, S., Börger, L., Segura, G., Castelletti, A., van de Bund, W., Aarestrup, K., Barry, J., Belka, K., Berkhuisen, A., Birnie-Gauvin, K., Bussettini, M., Carolli, M., Consuegra, S., Dopico, E., Feierfeil, T., Fernández, S., Fernandez Garrido, P., Garcia-Vazquez, E., Garrido, S., Giannico, G., Gough, P., Jepsen, N., Jones, P. E., Kemp, P., Kerr, J., King, J., Łapińska, M., Lázaro, G., Lucas, M. C., Marcello, L., Martin, P., McGinnity, P., O’Hanley, J., Olivo del Amo, R., Parasiewicz, P., Pusch, M., Rincon, G., Rodriguez, C., Royte, J., Schneider, C. T., Tummers, J. S., Vallesi, S., Vowles, A., Verspoor, E., Wanningen, H., Wantzen, K. M., Wildman, L., & Zalewski, M. 2020. More than one million barriers fragment Europe’s rivers. *Nature* 2020 588:7838, 588: 436–441.
- Clemens, B. J., Mesa, M. G., Magie, R. J., Young, D. A., & Schreck, C. B. 2012. Pre-spawning migration of adult Pacific lamprey, *Entosphenus tridentatus*, in the Willamette River, Oregon, U.S.A. *Environmental Biology of Fishes*, 93: 245–254.
- Costa, M. J., Duarte, G., Segurado, P., & Branco, P. 2021. Major threats to European freshwater fish species. *Science of The Total Environment*, 797: 149105.
- Duarte, G., Segurado, P., Haidvogel, G., Pont, D., Ferreira, M. T., & Branco, P. 2021. Damn those damn dams: Fluvial longitudinal connectivity impairment for European diadromous fish throughout the 20th century. *Science of The Total Environment*, 761: 143293.
- Hansen, M. J., Madenjian, C. P., Slade, J. W., Steeves, T. B., Almeida, P. R., & Quintella, B. R. 2016. Population ecology of the sea lamprey (*Petromyzon marinus*) as an invasive species in the Laurentian Great Lakes and an imperiled species in Europe. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 2016 26:3, 26: 509–535.
- Hussey, N. E., Kessel, S. T., Aarestrup, K., Cooke, S. J., Cowley, P. D., Fisk, A. T., Harcourt, R. G., Holland, K. N., Iverson, S. J., Kocik, J. F., Mills Flemming, J. E., & Whoriskey, F. G. 2015. Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world. *Science (New York, N.Y.)*, 348: 1255642.
- Lassalle, G., Crouzet, P., & Rochard, E. 2009. Modelling the current distribution of European diadromous fishes: an approach integrating regional anthropogenic pressures. *Freshwater Biology*, 54: 587–606.
- Limburg, K. E., & Waldman, J. R. 2009. Dramatic Declines in North Atlantic Diadromous Fishes. *BioScience*, 59: 955–965.
- McDowall RM. 1998. Fighting the flow: downstream-upstream linkages in the ecology of diadromous fish faunas in West Coast New Zealand rivers. *Freshwater Biology*, 40: 111–122.
- Merg, M. L., Dézerald, O., Kreutzenberger, K., Demski, S., Reyjol, Y., Usseglio-Polatera, P., & Belliard, J. 2020. Modeling diadromous fish loss from historical data: Identification of anthropogenic drivers and testing of mitigation scenarios. *PLOS ONE*, 15: e0236575.
- Reid, S. B., & Goodman, D. H. 2016. Free-swimming speeds and behavior in adult Pacific Lamprey, *Entosphenus tridentatus*. *Environmental Biology of Fishes*, 99: 969–974.
- Robin, E., Trancart, T., Acou, A., Associations agréées des pêcheurs professionnels, Boisneau, C., Carpentier, A., Dublon, J., Feunteun, É., Jugé, P., Lamoureux, J., Roy, R., Santoul, F., Structures associatives agréées de la pêche loisir, & Teichert, N. 2023. Prédation des lamproies marines *Petromyzon marinus* et des anguilles argentées *Anguilla anguilla* par le silure glane *Silurus glanis* sur une zone restreinte autour d’un ouvrage.

- Tétard, S., Feunteun, E., Bultel, E., Gadais, R., Bégout, M.-L., Trancart, T., & Lasne, E. 2016. Poor oxigenic conditions in a large estuary reduce connectivity from marine to freshwater habitats of a diadromous fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 169.
- Tétard, Stéphane, Feunteun, E., Bultel, E., Gadais, R., Bégout, M. L., Trancart, T., & Lasne, E. 2016. Poor oxigenic conditions in a large estuary reduce connectivity from marine to freshwater habitats of a diadromous fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 169: 216–226.
- Trancart, Thomas, Feunteun, E., Danet, V., Carpentier, A., Mazel, V., Charrier, F., Druet, M., & Acou, A. 2018. Migration behaviour and escapement of European silver eels from a large lake and wetland system subject to water level management (Grand-Lieu Lake, France): New insights from regulated acoustic telemetry data. *Ecology of Freshwater Fish*, 27: 570–579.
- Trancart, Thomas, Rault, P., Robin, E., Lamoureux, J., Jugé, P., Acou, A., Carpentier, A., Teichert, N., & Feunteun, E. 2022a. Etude de la migration de reproduction des lamproies marines sur le bassin de la Loire 2020-2021 : Dispersion des géniteurs et analyse du comportement de migration et de reproduction sur le bassin de la Vienne.
- Trancart, Thomas, Rault, P., Robin, E., Lamoureux, J., Jugé, P., Acou, A., Carpentier, A., Teichert, N., & Feunteun, E. 2022b. Etude de la migration de reproduction des lamproies marines sur le bassin de la Loire 2020-2021 : Dispersion des géniteurs et analyse du comportement de migration et de reproduction sur le bassin de la Vienne. Dinard.
- Trancart, Thomas, Robin, E., Acou, A., Associations agréées des pêcheurs Professionnels, A., Boisneau, C., Carpentier, A., Dublon, J., Feunteun, É., Juge, P., Lamoureux, J., Rault, P., Roy, R., Santoul, F., Structures associatives agréées de la pêche loisir, S., & Teichert, N. 2023. Déplacements et activité des silures glanes *Silurus glanis* de grande taille (> 120 cm) dans le bassin de la Vienne. In: Thomas Trancart, E. Robin, & E. Feunteun, eds. *GlanisPoMi : Etude globale de la prédation des migrateurs amphihalins par les silures (Silurus glanis) sur le bassin de la Loire*. MNHN - Rapport d'étude du Museum National d'Histoire Naturelle.: p.
- Trancart, Thomas, Robin, E., Acou, A., Boisneau, C., Carpentier, A., Collectif1, Collectif2, Dublon, J., Feunteun, É., Jugé, P., Lamoureux, J., Roy, R., Santoul, F., & Teichert, N. 2023. Impact de la prédation du silure glane *Silurus glanis* sur la population des lamproies marines *Petromyzon marinus* du bassin de la Vienne. In: Thomas Trancart, E. Robin, & E. Feunteun, eds. *GlanisPoMi : Etude globale de la prédation des migrateurs amphihalins par les silures (Silurus glanis) sur le bassin de la Loire (Rapport du.)*. MNHN - Museum National d'Histoire Naturelle: p.
- TRANCART, T., ROBIN, E., ACOU, A., Associations agréées des pêcheurs professionnels, A., BOISNEAU, C., CARPENTIER, A., CHARRIER, F., DE OLIVEIRA, E., DESBORDES, M., DUBLON, J., FEUNTEUN, E., GHARNIT, É., JUGE, P., LAMOUREUX, J., LEPERU, Y., LIZE, A., RAULT, P., ROY, R., SANTOUL, F., Structures associatives agréées de la pêche loisir, S., TEICHERT, N., & VIRAG, L.-S. 2023. GLANISPOMI : Etude globale de la prédation des migrateurs amphihalins par les silures (*Silurus glanis*) sur le bassin de la Loire. (T. TRANCART, E. ROBIN, & E. FEUNTEUN, Eds.).
- Trancart, T, Robin, E., Acou, A., Associations agréées des pêcheurs professionnels, Boisneau, C., Carpentier, A., Charrier, F., De Olivera, E., Dublon, J., Feunteun, E., Gharnit, E., Juge, E., Lamoureux, J., Leperu, Y., Lize, A., Rault, P., Roy, R., Santoul, F., Structures associatives agréées de la pêche loisir, Teichert, N., & Virag, L. 2023. GLANISPOMI: Etude globale de la prédation des migrateurs amphihalins par les silures (*Silurus glanis*) sur le bassin de la Loire. (T. TRANCART, E. ROBIN, & É. FEUNTEUN, Eds.).

- Verhelst, P., Reubens, J., Buysse, D., Goethals, P., Van Wichelen, J., & Moens, T. 2021. Toward a roadmap for diadromous fish conservation: the Big Five considerations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 19: 396–403.
- Waldman, J. R., & Quinn, T. P. 2022. North American diadromous fishes: Drivers of decline and potential for recovery in the Anthropocene. *Science Advances*, 8: 5486.
- Westrelin, S., Moreau, M., Fourcassié, V., & Santoul, F. 2022. Overwintering aggregation patterns of a freshwater giant (Preprint).
- Winter J.D. 1996. Advances in Underwater Biotelemetry. In Murphy, B.R. and Willis, D.W., Eds., *Fisheries Techniques*, 2nd Edition, American Fisheries Society, Bethesda, 555-590. - References - Scientific Research Publishing.



Etude Belamphi - MNHN - 2024