



HAL
open science

Optimiser l'estimation des effectifs de géniteurs d'aloise par l'observation du comportement reproducteur individuel

Cédric Tentelier

► **To cite this version:**

Cédric Tentelier. Optimiser l'estimation des effectifs de géniteurs d'aloise par l'observation du comportement reproducteur individuel. [Rapport de recherche] INRA_2018_015_05, AFB; INRA. 2018, 32 p. hal-03198790

HAL Id: hal-03198790

<https://hal.science/hal-03198790>

Submitted on 15 Apr 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Optimiser l'estimation des effectifs de géniteurs d'aloïse par l'observation du comportement reproducteur individuel

Rapport final : INRA_2018_015_05

INRA_2018_015_03,
INRA_2018_015_04 et
INRA_2018_015_06

Voir page 30-31 de ce rapport

Cédric Tentelier (Univ. Pau & Pays Adour)

Décembre 2018

- **AUTEURS**

Cédric TENELIER, maître de conférences (Univ. Pau & Pays Adour), cedric.tentelier@univ-pau.fr

- **CONTRIBUTEURS**

Jean-Christophe AYMES, ingénieur d'études (INRA), jean-christophe.aymes@inra.fr

Agnès BARDONNET, directeur de recherche (INRA), agnes.bardonnnet@inra.fr

Anaïs BERNARDIN, étudiante (Univ. Rennes), abernardin21@gmail.com

Jacques RIVES, technicien de la recherche (INRA), jacques.rives@inra.fr

Amandine TAUZIN, étudiante (Univ. Pau & Pays Adour), amandine.tauzin@etud.univ-pau.fr

- **CORRESPONDANTS**

Partenaire : Agnès BARDONNET, directeur de recherche (INRA), agnes.bardonnnet@inra.fr

Agence française pour la biodiversité : Laurent BEAULATON, ingénieur de recherche,
laurent.beaulaton@afbiodiversite.fr

Droits d'usage : accès libre

Niveau géographique : national

Couverture géographique : France

Niveau de lecture : professionnels, experts

- **OPTIMISER L'ESTIMATION DES EFFECTIFS DE GENITEURS D'ALOSE PAR L'OBSERVATION DU COMPORTEMENT REPRODUCTEUR INDIVIDUEL. CEDRIC TENTELIER**

- **RESUME**

La grande alose (*Alosa alosa* L.) est un clupéidé anadrome présent essentiellement en France et au Portugal. L'estimation de l'effectif de géniteurs passe par la comptabilisation sonore des actes reproducteurs (les bulls) pendant les nuits d'été, période de reproduction de l'alose. La conversion du nombre de bulls détectés en nombre probable de géniteurs implique des hypothèses sur le comportement reproducteur, en particulier le nombre et la distribution spatiale et temporelle des bulls ; or la plupart de ces hypothèses n'ont pas été vérifiées, donc la fiabilité de la méthode d'estimation existante n'est pas tout à fait connue.

Dans le cadre de l'action présentée ici, le nombre et la distribution spatiale et temporelle des bulls ont été décrits par télémétrie (radiopistage + accélérométrie) pour huit aloses femelles dans la Nivelle, un petit fleuve côtier du Pays Basque. Alors que le nombre individuel de bulls supposé dans la méthode actuelle d'estimation est de 5, 7 ou 10 selon les auteurs, les aloses observées ici ont effectué en moyenne 15 bulls, avec une grande variabilité (entre 7 et 26). Alors que la méthode actuelle suppose qu'un individu ne réalise qu'un bull par nuit, les aloses observées ici ont presque systématiquement groupé leurs bulls en série, de 2 à 8 par nuit. Conformément à ce qui est supposé dans la méthode actuelle, chaque alose suivie a réalisé la quasi-totalité de ses bulls sur un même site de frai.

Une nouvelle méthode d'estimation d'effectif à partir de l'échantillonnage sonore des bulls est proposée. Elle implémente les comportements reproducteurs dans un modèle de simulation stochastique qui utilise le même type de données que la méthode actuelle pour estimer l'effectif. Contrairement à la méthode actuelle, l'estimation obtenue par cette nouvelle méthode est accompagnée d'une mesure de l'incertitude. Le modèle est exécutable via une interface web, où l'utilisateur peut modifier les hypothèses comportementales par défaut, selon les informations dont il disposerait sur la population d'intérêt.

- **MOTS CLES (THEMATIQUE ET GEOGRAPHIQUE)**

Alose, bulls, estimation d'effectif, comportement reproducteur, accéléromètre, radiopistage, Nivelle, petite population.

- **OPTIMISER L'ESTIMATION DES EFFECTIFS DE GENITEURS D'ALOSE PAR L'OBSERVATION DU COMPORTEMENT REPRODUCTEUR INDIVIDUEL, CEDRIC TENTELIER**

- **SYNTHESE POUR L'ACTION OPERATIONNELLE**

Contexte général

Le contexte général de ce projet est celui de l'estimation des effectifs d'animaux à partir du dénombrement de leurs actes reproducteurs. En particulier, cette approche est appliquée à la grande alose (*Alosa alosa* L.) dont l'effectif d'individus reproducteurs est estimé à partir du dénombrement des actes reproducteurs, les bulls. Ces bulls produisent un son caractéristique, qui peut être détecté directement ou en plaçant des enregistreurs près des frayères pendant les nuits de la saison de reproduction (mai-juillet). A partir des données collectées (nombre de bulls comptabilisés par tranche de temps), on peut estimer l'effectif d'individus reproducteurs, moyennant quelques hypothèses concernant le comportement reproducteur. Depuis environ trente ans, plusieurs opérateurs (Fédérations de pêche, associations de suivi de migrateurs) appliquent une méthode basée essentiellement sur le travail de Cassou-Leins et Cassou-Leins (1981) :

- on écoute/enregistre, sur chaque frayère suivie, les bulls pendant des tranches de 15 minutes, distribuées entre 22h30 et 6h00
- on compte le nombre de bulls détectés pendant chaque tranche de 15 minutes d'observation
- à partir du nombre de bulls comptabilisés lors des quarts d'heures échantillonnés au cours d'une nuit, on extrapole le nombre de bulls survenus lors des quarts d'heure non échantillonnés, en supposant que la dynamique temporelle des bulls au cours d'une nuit suit une distribution Gaussienne (moyenne=1h30, écart-type=1h30).
- à partir du nombre estimé de bulls survenus lors des nuits échantillonnées, on extrapole le nombre de bulls survenus lors des nuits non échantillonnées, en moyennant le nombre de bulls survenus lors des nuits échantillonnées précédente et suivante, en tenant compte éventuellement des conditions météo (T°, débit). En supposant que les aloses ne fréquentent qu'un site au cours de la saison, on peut effectuer cette extrapolation indépendamment sur chaque frayère.
- à partir du nombre estimé de bulls survenus sur l'ensemble de la saison, on estime le nombre de géniteurs en supposant 1) que chaque individu réalise cinq (ou sept, ou dix, selon l'étude) bulls par saison et 2) qu'un bull implique deux individus.

Pour l'instant, cette méthode d'estimation souffre potentiellement de deux écueils :

- 1) Elle repose sur des hypothèses qui ne sont pas forcément vérifiées. C'est ennuyeux car si les hypothèses étaient erronées, l'estimation serait biaisée.
- 2) Elle est en général appliquée sans mesure de l'incertitude d'estimation, qui est un élément important pour juger de la fiabilité de l'estimation. Ne pas quantifier l'incertitude est d'autant plus ennuyeux lorsqu'on s'intéresse à des variations fines d'effectif, où il est important de savoir si les variations inférées sont significatives.

L'objectif de ce projet est 1) de mener une expérimentation pour tester les hypothèses comportementales sous-jacentes à l'estimation de l'effectif et 2) proposer aux structures chargées du suivi des populations d'alose un modèle statistique tenant compte des comportements observés et produisant une estimation de l'effectif accompagnée d'une mesure de l'incertitude.

Test expérimental des hypothèses comportementales

Pour dénombrer les actes reproducteurs et décrire leur distribution spatiale et temporelle au niveau individuel, des aloses femelles ont été capturées lors de leur migration de montaison, à la passe piège d'Uxondoa à 13 km de l'embouchure de la Nivelle, et équipées de radio-émetteurs et d'accéléromètres. Les radio-émetteurs permettaient de décrire les déplacements quotidiens et de localiser les individus morts (rythme de pulsation radio modifié après immobilité prolongée) pour

collecter les accéléromètres, et leurs données, en fin d'expérimentation. Dans les données enregistrées par les accéléromètres, les patrons d'accélération caractéristiques des bulls ont été détectés, ce qui a permis de compter le nombre de bulls et leur moment précis. Initialement, il était prévu de marquer 20 individus à la saison 2016 et autant en 2017. Cependant, le faible effectif de la population de la Nivelle, les restrictions du nombre de captures pour expérimentation et les aléas météorologiques ont conduit à la collecte de données sur seulement huit individus femelles, en 2017. Le nombre moyen de bulls par femelle s'est élevé à 15.37, soit plus que ce qui est habituellement supposé, avec une grande variabilité entre individus (min=7, max=26, écart-type=6.72). Prendre en compte cette moyenne et cette variabilité dans l'étape d'extrapolation du nombre de bulls au nombre de femelles permettrait de ne pas surestimer le nombre de femelles (grâce à la moyenne), et de quantifier l'incertitude (grâce à l'écart-type). Dans le système étudié, un site de reproduction a été essentiellement utilisé par tous les individus suivis, bien que d'autres sites potentiels soient accessibles. La fidélité des individus au site de reproduction suggère qu'il est correct de comptabiliser les bulls sur chaque frayère indépendamment. Sur l'ensemble des 123 bulls détectés, la distribution horaire des bulls au cours de la nuit est conforme à la loi Gaussienne utilisée habituellement. Cependant, pour chaque nuit prise séparément, la distribution horaire est décalée et plus étroite que la distribution globale. En effet, au cours d'une nuit d'activité, chaque femelle réalise plusieurs bulls (2 à 6) séparés de quelques minutes, et une femelle a tendance à déclencher une série de bulls peu de temps après qu'une autre femelle ait lancé la sienne. Cette synchronie intra et inter-individuelle suggère que l'extrapolation du nombre de bulls survenus lors des quarts d'heures non-échantillonnés pendant une nuit à partir des quarts d'heures échantillonnés au cours de la même nuit en utilisant la distribution Normale de moyenne et écart-type 1h30 peut être biaisée. Ce biais risque d'être plus marqué pour des faibles effectifs, où les interactions sociales générant la synchronie sont prépondérantes.

Modélisation de l'effectif à partir du dénombrement de bulls

Un modèle statistique est proposé pour estimer l'effectif d'aloses femelles à partir du dénombrement des bulls et de la température de l'eau, en tenant compte des comportements reproducteurs décrits. Il s'agit d'un modèle de simulation permettant de générer des bulls dans l'espace et le temps à partir du comportement individuel. En utilisant un algorithme de type ABC (Approximate Bayesian Computation), cette simulation peut être effectuée avec un nombre variable d'individus virtuels, et la distribution de probabilité de l'effectif être inférée d'après la ressemblance entre les données simulées et les données observées. Ce modèle est implémenté avec le logiciel R, et une interface utilisateur conviviale est conçue, sous forme d'application web accessible à https://ctentelier.shinyapps.io/alose_abc/. Le code source, une aide, et un jeu de données exemple sont fournis à https://github.com/CedricTentelier/Alose_ABC. L'application de ce modèle à des enregistrements audio de bulls et à des mesures de température collectées sur la Nivelle en 2018 fournit une estimation très proche de l'effectif de femelles connu par comptage à un barrage situé en aval de la zone de reproduction. Cette méthode semble donc très prometteuse, mais sa fiabilité pour un système différent de la Nivelle reste à démontrer. Le modèle proposé est relativement flexible et pourra évoluer selon l'acquisition de nouvelles connaissances sur le comportement reproducteur de l'alose.

• SOMMAIRE

I.	Contexte et objectifs de l'étude.....	7
II.	Suivi individuel de la reproduction en milieu naturel.....	8
II.1.	Mise au point de la détection des bulls par accélérométrie.....	8
II.1.1.	Méthodes.....	9
II.1.2.	Résultats et discussion.....	11
II.2.	Comportement reproducteur individuel de l'alose en milieu naturel.....	12
II.2.1.	Méthodes.....	12
II.2.1.1.	Site d'étude, marquage et suivi.....	12
II.2.1.2.	Analyse de données.....	14
II.2.2.	Résultats.....	14
II.2.3.	Discussion.....	18
II.3.	Conclusions sur le suivi du comportement reproducteur individuel.....	21
	21
III.	Modèle d'estimation d'effectif.....	21
III.1.	Structure et paramètres du modèle d'estimation.....	22
III.2.	Interface utilisateur.....	24
III.3.	Test du modèle sur les données de 2018.....	25
III.3.1.	Données collectées en 2018.....	25
III.3.2.	Résultats et discussion.....	26
III.4.	Conclusions sur le modèle d'estimation.....	27
IV.	Conclusion générale de l'étude.....	28
V.	Références bibliographiques.....	29
VI.	Livrables prévus et produits.....	30

- **OPTIMISER L'ESTIMATION DES EFFECTIFS DE GENITEURS D'ALOSE PAR L'OBSERVATION DU COMPORTEMENT REPRODUCTEUR INDIVIDUEL**

I. Contexte et objectifs de l'étude

La grande alose (*Alosa alosa* L.) est un clupéidé anadrome se reproduisant en rivière entre mai et juillet, jadis présent et abondant sur toute la façade Atlantique de l'Europe, de la Norvège au Maroc. Au cours des XIX^{ème} et XX^{ème} siècles, probablement sous l'effet de plusieurs facteurs comme la fragmentation des cours d'eau par les barrages, l'extraction de granulats sur les frayères, la pollution, voire la surexploitation, son aire de répartition et son abondance se sont considérablement réduites, se contractant essentiellement sur les bassins versants portugais et français. En France, les bassins girondin et ligérien abritaient alors les principales populations, assurant probablement le rôle de sources pour les populations environnantes. A l'orée du XXI^{ème} siècle, plusieurs populations bénéficiaient de pics d'effectifs comptabilisés aux barrages de Golfech sur la Garonne (106 706 individus en 1995), Tuilières sur la Dordogne (87 254 individus en 1995), Décize sur la Loire (15 273 individus en 2005), Châteaulin sur l'Aulne (6 693 individus en 2004), Arzal sur la Vilaine (2 606 individus en 2005) ou Uxondoa sur la Nivelle (688 individus en 2005). Cependant, après ce rebond, toutes les populations suivies subirent de spectaculaires chutes d'abondance. Alors que les abondances d'aloses semblent normalement soumises aux fortes fluctuations typiques des clupéidés, les chutes observées vers les années 2005-2010 sont préoccupantes car en 2018 elles ne sont toujours pas suivies de rebond. Plusieurs processus pourraient concourir à ce déclin, comme la surexploitation, l'augmentation d'effectif de prédateurs allochtones ou le changement climatique, éventuellement accentués par de la densité-dépendance positive (Rougier et al. 2012). A plus grande échelle, le changement climatique pourrait résulter en une évolution de l'aire de répartition de l'espèce, impliquant le déclin voire l'extinction de plusieurs populations au sud et l'apparition de quelques populations au nord (Lassalle et al. 2008).

La grande alose est classée par l'UICN "Préoccupation mineure" au niveau mondial et "Vulnérable" en France. Elle figure également aux annexes II et V de la directive 92/43/CEE Habitats-Faune-Flore, et en annexe III de la convention de Berne. Localement, des actions de conservation (moratoire sur la pêche en Garonne-Dordogne depuis 2008) ou de restauration (réintroduction dans le Rhin depuis 2007) sont menées, et les plans de gestion des poissons migrateurs des différents bassins versants préconisent à la fois l'amélioration des connaissances sur la biologie de l'alose et la surveillance des effectifs de géniteurs. Les informations sur l'abondance des géniteurs dans les bassins versants peuvent provenir de trois sources. Les déclarations de captures par les pêcheurs, ramenées à leur effort de pêche, fournissent un indicateur d'abondance relative, les captures par unité d'effort (CPUE). Le comptage aux passes à poissons équipée de stations de contrôle (piège, comptage vidéo) fournissent le nombre exact de géniteurs transitant à l'amont des barrages infranchissables sur lesquelles les stations sont installées. Enfin, le dénombrement des actes reproducteurs produisant un son de clapotis caractéristique, fournit un indicateur d'abondance relative.

C'est cette méthode d'estimation de l'effectif de géniteurs par le dénombrement sonore des actes reproducteurs qui est au centre du travail présenté dans ce rapport. Ces actes reproducteurs nocturnes, appelés "bulls", impliquent en général deux individus, parfois plus, jusqu'à huit (Acolas et al. 2006). Ils peuvent être écoutés directement sur les frayères ou enregistrés pour être ensuite dénombrés. En supposant que le nombre de bulls par individu est constant, le nombre de géniteurs peut être considéré comme proportionnel au nombre de bulls survenus au cours de la saison. Si le nombre de bulls par individu est connu, le nombre de géniteurs peut alors être inféré à partir du nombre de bulls survenus. Suite au travail de Cassou-Leins et Cassou-Leins (1981), une méthode d'estimation de l'effectif de géniteurs dans une rivière est habituellement utilisée :

- on écoute/enregistre, sur chaque frayère suivie, les bulls pendant des tranches de 15 minutes, distribuées entre 22h30 et 6h00
- on compte le nombre de bulls détectés pendant chaque tranche de 15 minutes d'observation
- à partir du nombre de bulls comptabilisés lors des quarts d'heures échantillonnés au cours d'une nuit, on extrapole le nombre de bulls survenus lors des quarts d'heure non échantillonnés, en supposant que la dynamique temporelle des bulls au cours d'une nuit suit une distribution Gaussienne (moyenne=1h30, écart-type=1h30).
- à partir du nombre estimé de bulls survenus lors des nuits échantillonnées, on extrapole le nombre de bulls survenus lors des nuits non échantillonnées, en moyennant le nombre de bulls survenus lors des nuits échantillonnées précédente et suivante, en tenant compte éventuellement des conditions météo (T°, débit). En supposant que les aloses ne fréquentent qu'un site au cours de la saison, on peut effectuer cette extrapolation indépendamment sur chaque frayère.
- à partir du nombre estimé de bulls survenus sur l'ensemble de la saison, on estime le nombre de géniteurs en supposant 1) que chaque individu réalise cinq ou sept (Cassou-Leins and Cassou-Leins 1981), ou dix (Fatin and Dartiguelongue 1996; Acolas et al. 2006; Mayeras et al. 2006) bulls par saison et 2) qu'un bull implique deux individus.

Pour l'instant, cette méthode d'estimation souffre potentiellement de deux écueils :

- 1) Elle repose sur des hypothèses qui ne sont pas forcément vérifiées. C'est ennuyeux car si les hypothèses étaient erronées, l'estimation serait biaisée.
- 2) Elle est en général appliquée sans mesure de l'incertitude d'estimation, qui est un élément important pour juger de la fiabilité de l'estimation. Ne pas quantifier l'incertitude est d'autant plus ennuyeux lorsqu'on s'intéresse à des variations fines d'effectif, où il est important de savoir si les variations inférées sont significatives.

Le premier objectif de ce projet est l'objectif de ce projet est 1) de mener une expérimentation pour tester les hypothèses comportementales sous-jacentes à l'estimation de l'effectif et 2) proposer aux structures chargées du suivi des populations d'aloise un modèle statistique tenant compte des comportements observés et produisant une estimation de l'effectif accompagnée d'une mesure de l'incertitude.

II. Suivi individuel de la reproduction en milieu naturel

Le principe général de ce suivi individuel consiste à détecter le nombre et la distribution temporelle des bulls réalisés par des aloses en milieu naturel. Pour ce faire, des aloses sont équipées d'accéléromètres, relâchées dans le milieu naturel, puis recapturées en fin de saison de reproduction. Les données enregistrées par les accéléromètres sont alors analysées pour y détecter des patrons d'accélération caractéristiques du bull. L'étude devait initialement cumuler des données collectées sur trois saisons de reproduction en milieu naturel : 2016, 2017 et 2018. A cause d'un très faible effectif et d'un nombre réduit de captures scientifiques autorisées en 2016, cette saison n'a pas fait l'objet d'observations en milieu naturel mais seulement d'une mise au point en milieu expérimental de la méthode de détection des bulls par accélérométrie. Cette méthode a ensuite été utilisée en milieu naturel en 2017 et 2018 mais les conditions météorologiques ont empêché la collecte des accéléromètres, donc des données, en 2018.

II.1. Mise au point de la détection des bulls par accélérométrie

La comptabilisation des bulls par enregistrement d'accélération nécessitait deux mises au point. Tout d'abord, il fallait établir un protocole pour attacher l'accéléromètre sur les poissons. La grande alose étant réputée comme fragile au marquage, avec une forte altération du comportement, voire une mortalité accrue, suite à la manipulation, il était important de mettre

en place une procédure de marquage impactant peu le comportement reproducteur. D'autre part, l'identification des comportements par accélérométrie passe forcément par une étape de calibration, où le comportement est observé visuellement sur des individus équipés d'accéléromètres. La mise en relation des observations visuelles et des accélérogrammes permet d'identifier les patrons d'accélération caractéristiques des comportements ciblés. Les méthodes de fixation et d'accéléromètres et d'identification des comportements ont été mises au point au printemps 2016.

II.1.1. Méthodes

Un mâle (855 g, longueur totale 480 cm) et une femelle (1140 g, 525 cm) ont été capturés le 7 juin 2016 au piège du barrage d'Uxondoa, sur la Nivelle, à 13 km en amont de l'embouchure. La procédure de marquage a été approuvée par le comité d'éthique 73 « Aquitaine Poissons Oiseaux » et le Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche (autorisation 2016020116037869), et est assez similaire à celle décrite par Breine et al. (2017) pour la pose externe d'émetteur acoustique chez l'aloise feinte (*Alosa fallax*). Chaque individu était sorti du piège avec une grande épuisette à maille en caoutchouc (limitant la perte d'écaillés) et transféré en moins de cinq secondes dans un bain anesthésiant de 70 L d'eau de rivière contenant 15 mg/L de benzocaïne. Sous anesthésie, chaque individu était sexé (du sperme est émis par les mâles suite à une pression sur l'abdomen) puis pesé, et mesuré dans sa longueur fourche et totale. Pour le marquage, chaque individu était ensuite placé dans une cuve contenant 5 L de la solution anesthésiante, un aérateur et une pompe assurant un flux d'eau chargé en oxygène au niveau des branchies. L'individu était maintenu droit avec des plaques de plastique couverte de mousse, seul le dos émergeant de la solution anesthésiante. Avant d'être posés, l'accéléromètre (3.4 x 1.2 x 2 cm, 9 grammes, modèle WACU_P30, ®AteSYS-Montoux) et un émetteur radio (3.7 x ø1 cm, 8.6 grammes, modèle F2020, ®Advanced Telemetry Systems) étaient nettoyés avec de la Betadine puis séchés avec du coton. Les deux fils métalliques (gainés de Teflon) de l'émetteur radio étaient insérés dans le muscle environ 1 cm sous la nageoire dorsale, en passant par des trocars. Les trocars étaient ensuite retirés et les fils passés dans des trous percés dans la coque de l'accéléromètre et fixés avec des œillets en plastique et des manchons bloquants, puis coupés au ras des manchons. Aussitôt après le marquage, les deux individus ont été transportés en voiture du piège d'Uxondoa vers l'Aquapôle (trois minutes de trajet) dans un bac contenant 40 litres d'eau munie d'un aérateur. A leur arrivée, les aloses, qui s'étaient réveillées lors du transport, ont été transférées individuellement vers un bassin expérimental dans des grands sacs plastiques remplis d'eau d'où elles sont sorties en nageant une fois dans le bassin.

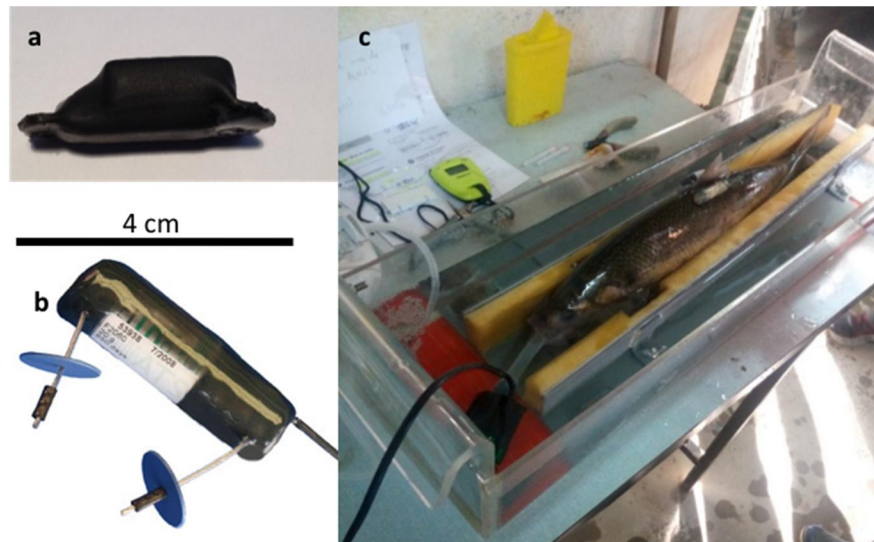


Figure 1. Marquage des aloses avec un accéléromètre Atesys-Montoux WACU_P30 (a) et un émetteur radio ATS F2020 (b). Lors du marquage (c), l'aloise est maintenue dans un bain anesthésiant bien aéré.

Le bassin utilisé est le bassin d'alimentation en eau du plateau technique de l'Aquapôle INRA à Saint Pée sur Nivelles. Ce bassin de 36 x 20 x 3 m sert de réserve d'eau pour alimenter en eau claire les dispositifs expérimentaux du plateau technique pendant les épisodes de crue. Un grillage métallique de 3 cm de maille a été disposé pour réduire la taille de la zone à observer à 400 m². L'aloise se reproduisant généralement dans des profondeurs situées entre 0.5 et 1 m (Baglinière et Elie, 2000), le niveau de l'eau dans le bassin a été fixé à 0.6 m, ce qui nous assurait une bonne visibilité dans toute la colonne d'eau. L'aloise privilégie les vitesses de courant oscillant autour de 1 m.s⁻¹ pour la reproduction (Belaud et al. 2001), mais en bassin circulaire des vitesses d'environ 0.35 m.s⁻¹ semblent suffire. Pour créer un courant dans le bassin, la buse d'arrivée d'eau (30 cm de diamètre, partie basse à 30 cm du fond) a été laissée ouverte en permanence. Pour maintenir le niveau d'eau constant, la buse de sortie, de même dimension, a également été laissée ouverte, ce qui permettait le renouvellement de la totalité du volume d'eau en environ une heure. La veine de courant ainsi créée avait une vitesse de 1.8 m.s⁻¹ au niveau de l'entrée d'eau, puis ralentissait en quelques mètres, générant un gradient de vitesse, de même que des zones de contre-courant lent en bordure de bassin. L'absence de substrat favorable au développement des œufs n'empêchant pas la reproduction en milieu artificiel dans les études antérieures, aucun substrat n'a été apporté, le fond du bassin restant tapissé de bâche étanche, assez vite recouverte par les alluvions de la Nivelles. L'arrivée d'eau dans le bassin n'étant pas pourvue de grille fine, le bassin a été colonisé par une partie de la communauté faunistique de la Nivelles, notamment les invertébrés (mollusques, larves d'insectes), des tritons palmés, des vandoises, des chevesnes et des gardons.

L'activité de reproduction des aloses étant notoirement nocturne, les observations ont été menées de 23h00 à 6h00 dès le jour de l'introduction des deux aloses dans le bassin. Quatre projecteurs LED disposés autour du bassin assuraient un éclairage suffisant pour distinguer les poissons ou leur marque à une distance d'environ 8 m (éventuellement avec des jumelles). Les premières nuits d'observations montrant que certaines zones étaient privilégiées par les poissons, l'effort d'observation et l'éclairage ont été concentrés sur ces zones seulement, pour éviter les désagréments de l'éclairage situé face aux observateurs (éblouissement, reflets à la surface de l'eau). Les observations directes avec présence humaine ont été menées pendant dix nuits, du 7 au 16 juin. Par la suite et jusqu'au 24 juin, un caméscope placé sur la zone d'activité privilégiée a enregistré les images de 23h00 à 6h00, qui étaient dépouillées dans la journée suivante. Le moment exact des bulls observés était noté, pour

être confronté aux enregistrements d'accélération.

A la fin de la phase d'observation, les deux aloses ont été recapturées et les accéléromètres ont été récupérés pour dépouiller leurs données. Ces données se présentent comme une série temporelle d'accélération enregistrée sur les trois axes de l'espace. Une première phase de lecture, dite d'apprentissage, a consisté à visualiser les signaux d'accélération aux moments où des bulls avaient été détectés en direct ou sur les vidéos, pour la moitié des nuits d'observation. A partir de cette visualisation, un patron d'accélération caractéristique du bull a été identifié. Dans une deuxième phase de lecture, dite de test, ce patron d'accélération a été recherché sur l'ensemble de l'accélérogramme de chaque individu. Les séquences vidéo correspondant aux moments où ces patrons d'accélération étaient détectés étaient alors visualisées pour confirmer ou infirmer la présence de bulls.

II.1.2. Résultats et discussion

La procédure de marquage n'a pas induit de mortalité précoce ou d'altération notable du comportement. La femelle est morte après 21 jours le 28 juin 2016, date à laquelle le mâle a été relâché vivant dans la Nivelle après avoir été débarrassé de son marquage, sous anesthésie. Durant les 21 jours d'observation, aucun des deux individus n'a montré de comportement anormal (nage par à-coups, basculement sur le flanc, frottement contre la berge), et tous deux adoptaient une nage constante, plus vive la nuit que dans la journée. Sept bulls observés visuellement, répartis sur quatre nuits, ont servi à la phase d'apprentissage, pour définir les caractéristiques d'accélération correspondant à un bull. Le patron d'accélération typique d'un bull différait légèrement entre le mâle et la femelle, mais les deux présentaient une forte accélération totale (Figure x), caractérisée par la norme du vecteur d'accélération ($N = \sqrt{x^2 + y^2 + z^2}$) où x, y et z correspondent à l'accélération mesurée sur chacun des trois axes) dépassant les 2.5 g ($1 \text{ g} = 9.81 \text{ m.s}^{-2}$) pendant au moins quatre secondes. L'axe contribuant le plus à l'accélération totale était l'axe z de l'accéléromètre, correspondant à l'axe latéral du poisson (Figure x) sur lequel se ressentent les vigoureux battements de queue des aloses lors de l'accouplement. De plus, le capteur de pression intégré à l'enregistreur indiquait lors des bulls une baisse de la pression hydrostatique, liée à la remontée des aloses vers la surface de l'eau. Lors de la phase test, l'implémentation de ces critères (norme > 2.5 g pendant au moins quatre secondes, forte contribution de l'axe z, et baisse de pression) dans un algorithme appliqué à l'ensemble de l'accélérogramme de chaque individu a identifié dix bulls en plus des sept déjà trouvés dans la phase d'apprentissage. Ces dix bulls supplémentaires, ont été confirmés par le visionnage des vidéos. Ainsi la méthode de détection développée ne semble pas souffrir de faux négatifs (non détection de bull réellement survenu) ni de faux positifs (détection d'un bull alors qu'il n'a pas eu lieu).

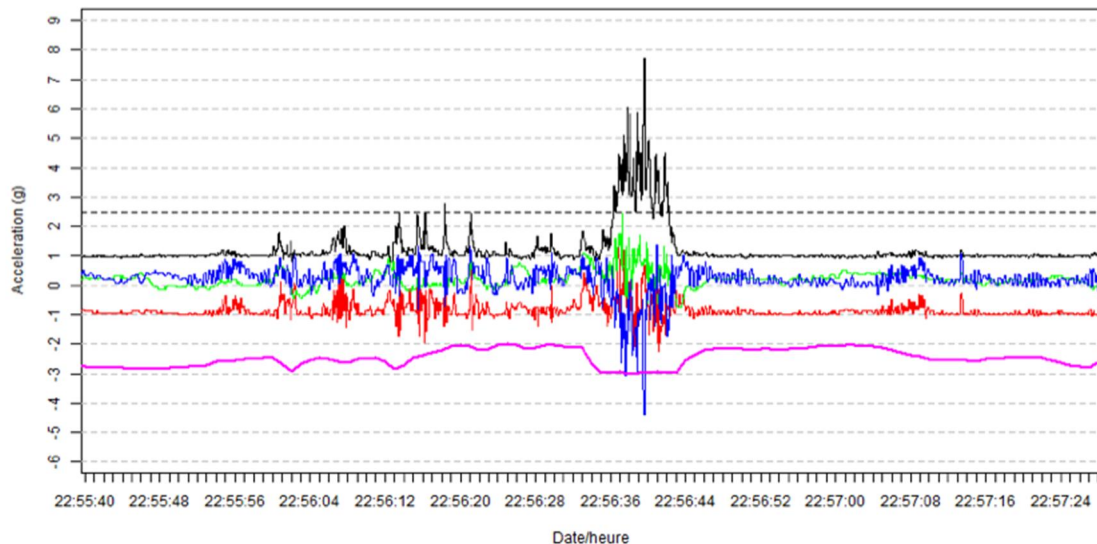


Figure 2. Patron d'accélération typique d'un bull de grande alose. Les traces rouge, verte et bleue correspondent à l'accélération sur les axes x , y et z de l'accéléromètre, eux-mêmes alignés avec les axes dorso-ventral, longitudinal et latéral du poisson. La trace noire correspond à la norme du vecteur d'accélération, calculée comme $\sqrt{x^2+y^2+z^2}$. La trace rose représente la pression mesurée par le capteur. Le bull est caractérisé par une norme > 2.5 g (1 g = 9.81 m.s⁻²) fortement influencée par l'accélération sur l'axe latéral, et par une diminution de la pression hydrostatique.

Globalement, la méthode de détection des bulls par accélérométrie est satisfaisante car 1) le marquage ne semble pas induire de mortalité ou d'altération du comportement des aloses en période de reproduction et 2) les critères de caractérisation des bulls d'après le signal d'accélération permettent une détection fiable des bulls sur les accélérogrammes.

Du point de vue du comportement reproducteur de l'alose, les données, certes collectées en captivité et sur un seul couple, indiquent un total de 17 actes reproducteurs réalisés en trois semaines. La distribution temporelle des bulls indique que plusieurs bulls peuvent être réalisés en une seule nuit (jusqu'à six bulls dans la nuit du 22 juin), que les bulls d'une même nuit sont très rapprochés dans le temps (moins d'une heure) et que les nuits d'activités sont séparées de trois à cinq nuits sans bull.

II.2. Comportement reproducteur individuel de l'alose en milieu naturel

II.2.1. Méthodes

II.2.1.1. Site d'étude, marquage et suivi

La méthode de détection des bulls au niveau individuel mise au point en 2016 a été appliquée en milieu naturel en 2017 et 2018 pour comptabiliser les bulls et décrire leur distribution spatiale et temporelle. L'étude a été menée sur la Nivelle, un petit fleuve côtier du Pays Basque, drainant un bassin versant de 238 km² et se jetant dans l'Océan Atlantique à Saint Jean de Luz. La limite aval de la zone d'étude correspond au barrage d'Uxondoa, situé à 12 km de l'embouchure (Figure 3). Ce barrage d'une hauteur de 1.5 m, donc infranchissable pour l'alose, est équipé d'une passe à poissons et d'un piège fonctionnant toute l'année. Une moyenne de 174 grandes aloses (min = 5 ; max = 688) ont été comptabilisées au piège depuis 1984, mais l'effectif n'a pas dépassé 30 individus depuis 2015. Cinq kilomètres en amont se trouve le barrage d'Olha, également infranchissable pour l'alose, et également équipé d'une passe et d'un piège. Des aloses

n'y ont été détectées qu'exceptionnellement.



Figure 3. Zone d'étude de la reproduction de l'aloise sur la Nivelle, quartier d'Ibarra, en 2017 et 2018. Les individus ont été marqués au barrage d'Uxondoa et ne sont pas montés plus en amont du seuil de Zaldubia. Les points verts sont les frayères potentielles, d'après les caractéristiques hydromorphiques. La frayère principale est celle du pont de la Vierge ; celle de Kanderatzea a été visitée par quelques individus marqués.

Selon les autorisations de captures à des fins scientifiques délivrées par la DDTM des Pyrénées Atlantiques, nous pouvions marquer 15 individus maximum en 2017 (arrêté préfectoral n°64-2017-04-25-004) et 15 individus maximum en 2018 (arrêté préfectoral n°64-2018-04-11-006). Au vu du faible nombre de marquages autorisés, nous avons décidé pour les saisons 2017 et 2018 de marquer les individus d'un seul sexe, car le comportement reproducteur diffère probablement entre les sexes mais le faible effectif total n'aurait pas permis de tester efficacement l'effet du sexe. Parmi les deux sexes possibles, nous avons choisi de marquer les femelles, car c'est souvent le sexe limitant le recrutement de la population ; il est donc plus pertinent d'estimer l'effectif de géniteurs via l'effectif de femelles. Au final neuf femelles ont été marquées en 2017 et 15 en 2018. Le marquage suivait la procédure mise au point en 2016, sauf qu'à l'issue du marquage, le poisson était placé dans un bac de réveil contenant 50 litres d'eau de rivière, déposé en amont du barrage d'Uxondoa, et d'où l'individu sortait de lui-même une fois réveillé. Après le marquage, chaque individu marqué était localisé quotidiennement avec un récepteur radio (R2100, ATS) et une antenne boucle. Un récepteur fixe (R4500, ATS) avec une antenne immergée a également été placé sur la zone principale de reproduction, dite « du Pont de la Vierge » pour détecter la présence nocturne des individus sur ce site de reproduction. Les émetteurs radio étaient paramétrés pour doubler leur rythme de pulsation après huit heures d'immobilité, indiquant la mort de l'individu marqué. Suite à la détection de ce signal lors de la localisation quotidienne, les cadavres d'aloses étaient récoltés par plongée, pour collecter les accéléromètres et leurs données. Les aloses mortes étaient transportées au laboratoire pour peser la masse corporelle et la masse des ovaires. La nécessité de récolter les cadavres des poissons suivis pour récupérer les données enregistrées par les accéléromètres a déterminé le choix de travailler dans un petit cours d'eau comme la Nivelle, où la probabilité de recapture est beaucoup plus grande que dans des systèmes à grand intérêt biologique comme la Garonne ou la Dordogne.

II.2.1.2. Analyse de données

Les données enregistrées par l'accéléromètre de chaque individu ont été explorées avec l'algorithme de recherche de bulls, appliquant les critères définis en 2016. Ceci permet pour chaque individu de dénombrer les bulls et de décrire leur distribution temporelle. Associées à la localisation obtenue par radiopistage, ces données permettent de définir la distribution spatiale des bulls pour chaque individu.

Ayant déterminé le moment de chaque bull réalisé par chaque individu, les facteurs influençant la distribution temporelle au cours de la saison et au cours de chaque nuit ont été analysés. En particulier, l'effet de la température de l'eau sur la réalisation des bulls à chaque nuit a été testé avec un modèle à inflation de zéros. Il s'agit d'un modèle où la variable dépendante, ici le nombre de bulls réalisés par une femelle au cours d'une nuit, est représenté par un mélange entre une loi de Poisson et une loi Binomiale. Cette dernière permet de tenir compte du grand nombre de zéros dans les données, car chaque femelle ne réalise des bulls qu'au cours de quelques nuits dans toute la saison. Ainsi la composante Binomiale du modèle teste l'effet de la température sur la probabilité de réaliser au moins un bull au cours de la nuit, alors que la composante Poisson teste l'effet de la température sur le nombre de bulls réalisés, quand il y en a. Un effet aléatoire « femelle » a été introduit pour tenir compte de la variation entre femelles du nombre total de bulls réalisés.

Par ailleurs, la synchronie des bulls entre femelles se reproduisant au cours d'une même nuit a été testée en permutant 10 000 fois l'heure de chaque bull tout en gardant la date et l'identifiant de la femelle identiques aux données observées. Pour chacune des 10 000 permutations, la médiane du délai entre chaque bull et le bull le plus proche dans le temps était calculée. La distribution de ce délai médian était comparée à la médiane du délai entre chaque bull et le bull le plus proche dans le temps pour les données observées. La proportion de permutations pour lesquelles le délai médian était plus faible que pour les données observées peut être alors interprétée comme la probabilité que la synchronie observée soit due au hasard (l'équivalent d'une p-value dans un test classique).

II.2.2. Résultats

Les neuf aloses femelles marquées en 2017 ont toutes bien survécu au marquage, et ont été suivies pendant toute la saison, jusqu'à leur mort survenue entre 20 et 37 jours (moyenne = 25 j) après le marquage. Tous les cadavres ont été récupérés mais un enregistreur était défectueux donc seuls huit accélérogrammes ont pu être exploités. En 2018, deux individus sont morts une semaine après le marquage et deux ont perdu leur enregistreur et leur émetteur radio après quelques jours. Les onze individus restants ont été suivis quotidiennement jusqu'à ce que des violentes crues survenues le 7 et le 16 juin les emporte vers l'estuaire puis vers l'océan, où la conductivité de l'eau empêchait la transmission du signal radio. Ces individus n'étant jamais retournés dans la rivière, leurs enregistreurs n'ont pu être récupérés donc aucune donnée d'accélération n'a pu être collectée pour la saison 2018.

Les huit aloses pour lesquelles les accélérogrammes ont pu être analysés ont réalisé respectivement 7, 9, 12, 14, 14, 17, 24 et 26 bulls, soit une moyenne de 15.375 bulls par individu et un écart-type de 6.717 bulls (Figure 4). Le délai moyen entre le marquage et le premier bull était de trois jours (min=0, max=8), le délai moyen entre le premier et le dernier bull était de 18 jours (min=14, max=24), et le délai moyen entre le dernier bull et la mort était de quatre jours (min=2, max=8). A la recapture, les aloses mortes avaient perdu en

moyenne 42% de leur masse initiale (min=33%, max=53%) et le poids total de leurs deux ovaires était en moyenne de 80 g (min=26, max=141).

Au cours de cette saison individuelle de reproduction, chaque femelle a réalisé des bulls en moyenne au cours de cinq nuits (min=3, max=6), entrecoupées de quatre nuits sans bull (min=0, max=8). Sur les 123 bulls détectés, seuls huit ont été faits sans que la femelle n'en réalise d'autres au cours de la nuit. Dans tous les autres cas, les bulls d'une femelle pour une nuit ont été réalisés par séries comprenant en moyenne trois bulls (min=2, max=8), effectués en 30 minutes en moyenne (min=2, max=84). Le modèle à inflation de zéro incluant un effet individu a montré que la probabilité que la température avait un effet positif sur la probabilité qu'une femelle réalise au moins un bull au cours d'une nuit (effet négatif sur l'inflation de zéros dans la composante Binomiale du modèle, $z=-1.95$, $p=0.05$), mais aucun effet sur le nombre de bulls qu'elle réalise pendant cette nuit (pas d'effet sur la composante Poisson du modèle, $z=-1.44$, $p=0.15$).

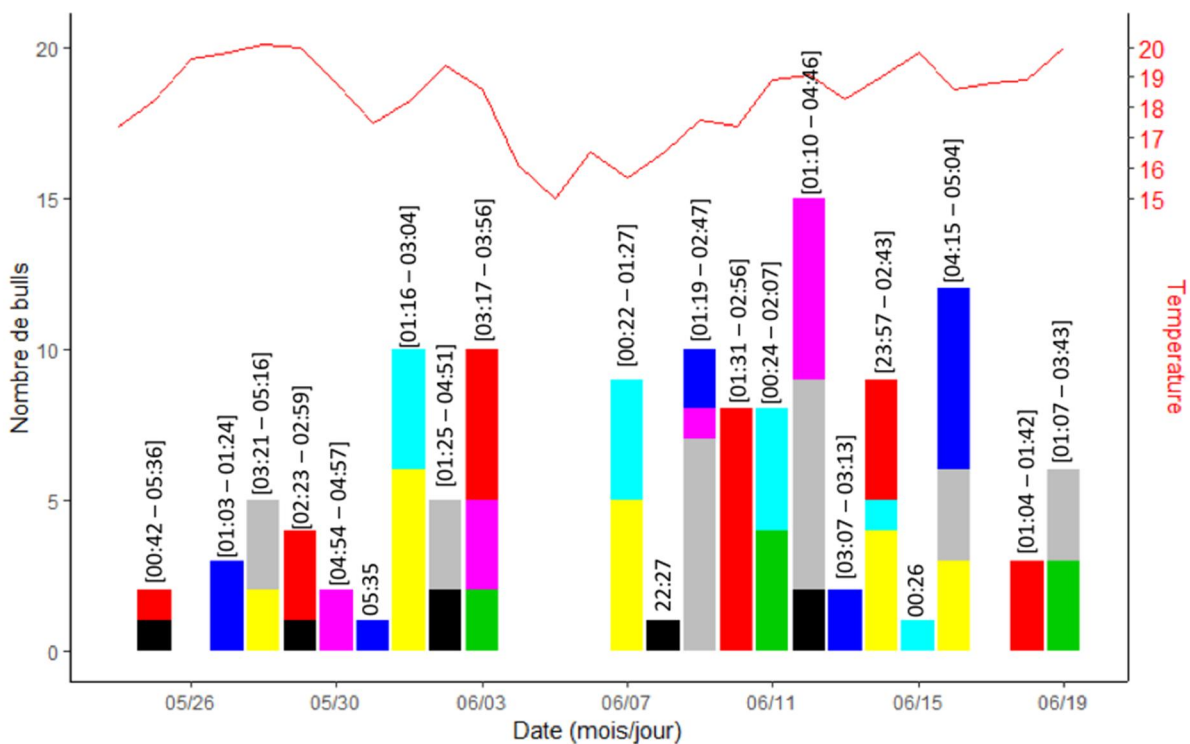


Figure 4. Distribution temporelle des bulls réalisés par huit grandes aloses femelles dans la Nivelle au printemps 2017. Chaque couleur correspond à un individu. Les horaires du premier et du dernier bulls de la nuit sont indiqués au-dessus de chaque barre.

Enfin, les bulls réalisés par des femelles différentes au cours d'une nuit étaient significativement synchronisés. En effet la médiane du délai entre chaque bull et le bull le plus proche était d'une heure pour les données observées contre deux heures pour les données simulées par permutation de l'horaire des bulls ($p=0.0131$, Figure 5).

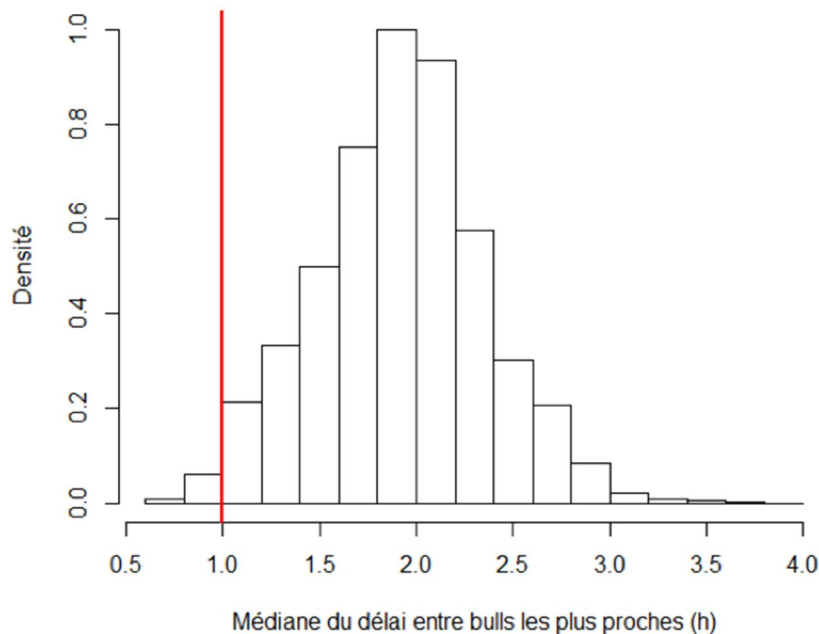


Figure 5. Médiane du délai entre un bull réalisé par une alose femelle et le bull le plus proche (dans le temps) réalisé par une autre femelle. Les femelles regroupant en général leurs bulls en séries au cours d'une nuit, seul le premier bull de la série est pris en compte. La ligne rouge représente les données observées, et l'histogramme représente la distribution obtenue avec 10 000 permutations de l'heure des bulls, en gardant la date et l'identité de la femelle identiques aux données observées. Seules 131 permutations sur 10 000 donnent une valeur inférieure à la valeur observée, indiquant que les bulls de femelles différentes surviennent significativement à des horaires plus semblables quand ils sont réalisés pendant la même nuit que pendant des nuits différentes.

En 2017, la plupart des individus ont pu être localisés au moins une fois par jour jusqu'à leur mort (Figure 6). En 2018 (Figure 7), les individus marqués ont aussi pu être localisés quotidiennement, jusqu'aux crues du 7 et 16 juin, qui les ont fait dévaler à 6 km en aval du point de marquage, voire jusque dans l'estuaire (10 km en aval) où le signal radio a été perdu à cause de la forte conductivité de l'eau. Dans les jours suivant le marquage en 2017, deux individus se sont déplacés vers l'aval, dans le canal d'aménée de la centrale hydroélectrique prenant l'eau à Uxondoa. Un individu est resté dans ce canal pendant toute la saison alors que l'autre en est sorti après trois jours. Deux individus ont atteint le barrage de Zaldubia situé à 3 km en amont du point de lâcher. Aucun individu n'a stationné au même point durant toute la saison de reproduction. En 2018, aucun individu n'a dévalé juste après le marquage, mais aucun n'est remonté plus haut que la frayère du Pont de la Vierge. Lors des deux années, la combinaison du pistage manuel diurne et de l'enregistrement en continu sur la station fixe située sur la frayère du Pont de la Vierge montre que les aloses peuvent fréquemment effectuer des allers-retours entre la frayère et un lieu de stationnement diurne (par exemple la retenue du barrage d'Uxondoa, à 1.2 km en aval). En 2017, la zone de détection de la station fixe ne couvrait pas toute la frayère, si bien que de nombreuses incursions on pu être manquées. Cependant, la majorité des bulls ont détectés sur les accélérogrammes d'une femelle l'étaient qu'elle se trouvait à proximité de la frayère en journée.

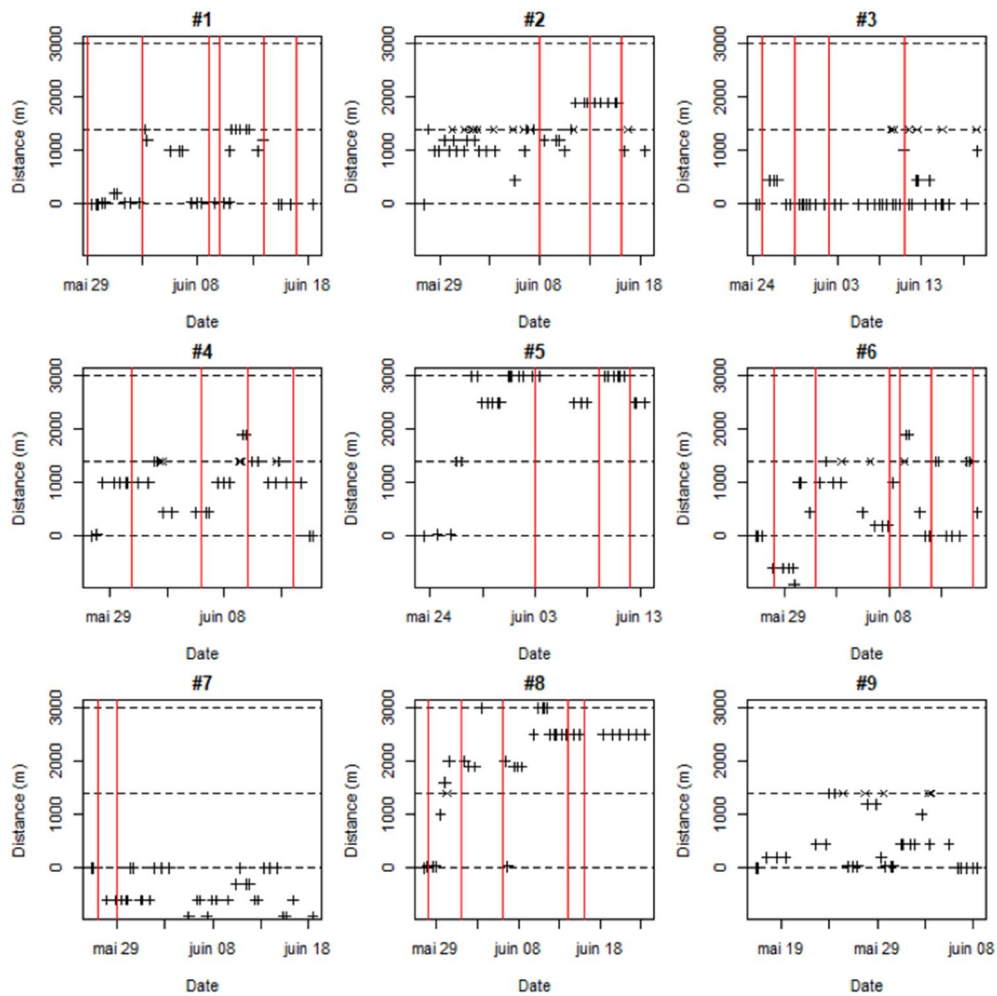


Figure 6. Parcours des neuf aloses femelles suivies par radiopistage en 2017, représenté comme la distance au point de lâcher pour chaque date (les valeurs positives et négatives indiquent que le poisson est respectivement à l'amont et à l'aval du point de lâcher). Les signes + indiquent une localisation obtenue par radiopistage manuel, diurne ; les signes x indiquent une détection par l'antenne fixe placée à la frayère principale du Pont de la Vierge. Les lignes pointillées d'ordonnée 0, 1400 et 3000m correspondent respectivement au barrage d'Uxondoa, à la frayère principale du Pont de la Vierge et au barrage de Zaldubia. Les lignes verticales rouges indiquent les dates auxquelles des bulls ont été détectés sur l'accélérogramme de l'individu. L'accéléromètre de l'individu #9 était défectueux.

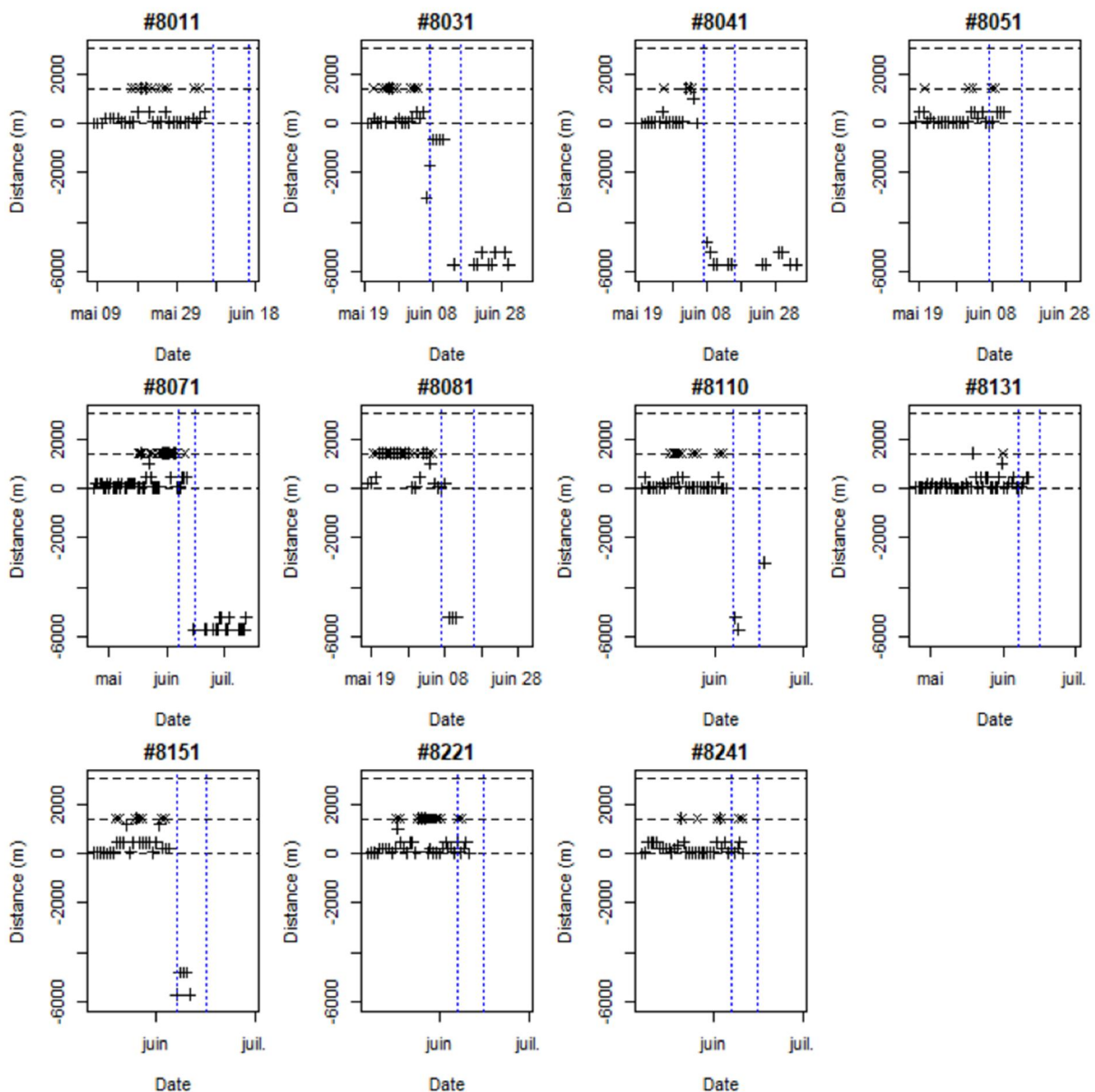


Figure 7. Parcours des onze aloses femelles suivies par radiopistage en 2018, représenté comme la distance au point de lâcher pour chaque date (les valeurs positives et négatives indiquent que le poisson est respectivement à l'amont et à l'aval du point de lâcher). Les signes + indiquent une localisation obtenue par radiopistage manuel, diurne ; les signes x indiquent une détection par l'antenne fixe placée à la frayère principale du Pont de la Vierge. Les lignes pointillées d'ordonnée 0, 1400 et 3000m correspondent respectivement au barrage d'Uxondoa, à la frayère principale du Pont de la Vierge et au barrage de Zaldubia. Les lignes verticales bleues indiquent la date de crues importantes, les 7 et 16 juin.

II.2.3. Discussion

Les résultats obtenus sur le terrain confirment la relative innocuité du marquage, suggérée lors de la phase de mise au point en 2016. Tout d'abord, la mortalité induite par le marquage ne semble pas énorme, car sur les 24 femelles marquées (9 en 2017 et 15 en 2018), seules deux sont mortes, en 2018, une semaine après le marquage. Les autres ont survécu plusieurs semaines, soit jusqu'à la fin de la reproduction (en 2017), soit jusqu'à ce que la forte conductivité de l'eau en estuaire fasse disparaître le signal radio (en 2018). D'autre part, le marquage ne semble pas avoir altéré les déplacements des aloses, puisque la quasi-totalité a continué de se déplacer vers l'amont du site de capture dans les jours qui ont suivi le marquage. Ceci contraste avec la forte mortalité ou les longs déplacements vers l'aval observés après l'implantation gastrique d'émetteurs acoustiques ou radio (Steinbach et al. 1986; Verdeyroux et al. 2015; Tétard et al. 2016), qui ont contribué à la réputation fragilité

de l'alose. Enfin, les huit aloses pour lesquelles les accélérogrammes ont pu être lus se sont toutes reproduites, parfois dès la nuit suivant le marquage, ce qui atteste d'un faible impact du marquage sur la santé des individus. Lors de la recapture des cadavres en fin de saison, le tégument sous l'accéléromètre et l'émetteur radio était légèrement abîmé mais aucun signe d'infection n'a été remarqué. Outre la minutie évidemment nécessaire à l'opération de marquage, la rapidité d'exécution (moins de 5 minutes pour la pose des marques) et la minimisation du temps d'émersion (à peine quelques secondes entre la cage de capture et le bain d'anesthésie) semblent être les facteurs importants pour limiter l'impact sur la santé et le comportement des aloses, comme souligné par Breine et al. (2017) dans leur description de la pose externe d'émetteur acoustique chez l'alose feinte *Alosa fallax*.

La moyenne de 15.375 bulls par femelle est bien au-dessus des estimations proposées par les autres auteurs se basant sur la dynamique de développement ovarien (Cassou-Leins et Cassou-Leins 1981) ou la relation annuelle entre le nombre de géniteurs comptés à un barrage et le nombre de bulls détectés en amont de ce barrage (Chanseau et al. 2004; Acolas et al. 2006). Ceci suggère que l'extrapolation du nombre de géniteurs à partir du nombre de bulls détectés en utilisant une moyenne de dix, voire sept bulls par individu pourrait conduire à une surestimation des effectifs de géniteurs. Cependant, notons que le travail expérimental mené ici a porté sur les femelles uniquement. Ainsi, il conviendrait de diviser le nombre de bulls survenus dans la saison par 15.375 pour estimer le nombre de femelles dans la population de géniteurs, puis de multiplier par le sex ratio adulte pour obtenir le nombre de géniteurs mâles et femelles. Ce calcul en deux temps, d'abord les femelles à partir des bulls, puis les mâles à partir des femelles et du sex ratio adulte, n'implique aucune hypothèse sur le nombre de mâles contribuant à chaque bull, mais repose sur l'hypothèse qu'un bull n'implique qu'une femelle. Or, il semble assez raisonnable de supposer que si plus de deux individus participent à un bull, les individus supplémentaires sont des mâles cherchant à féconder les œufs d'une même femelle (Oliveira et al. 2008; Wootton and Smith 2014). Par ailleurs, la grande variabilité du nombre de bulls par individu génère de l'incertitude lors de la conversion du nombre de bulls en nombre de géniteurs. Or, faute de quantification, cette incertitude n'est pas représentée dans la méthode actuelle d'estimation des effectifs. L'écart-type de 6.7 bulls par femelle est probablement surestimé ici à cause du faible nombre d'individus étudiés, mais il pourrait être intégré à l'estimation de l'effectif de géniteurs à partir des bulls.

La distribution temporelle des bulls des huit femelles suivies montre un rythme qui semble influencé par la dynamique de maturation des ovocytes, des facteurs sociaux et la température de l'eau. Tout d'abord, on remarque que sur les 18 jours de la saison individuelle de reproduction, l'activité de reproduction était rythmée en cinq nuits d'activités chacune suivie de quatre nuits d'inactivité. Ce rythme est en accord avec la maturation fragmentée des ovocytes, qui mûriraient en cinq à sept lots d'après Cassou-Leins et Cassou-Leins (1981) et leur relation entre le diamètre des ovocytes et l'indice ovarien mesurés sur des individus prélevés au cours de la saison de reproduction. Dans leur travail, ces auteurs proposent alors la méthode d'estimation des géniteurs depuis lors utilisée, consistant à diviser le nombre de bulls survenus sur une frayère par cinq pour en déduire le nombre de femelles actives sur cette frayère. Ils avertissent aussitôt « Il faut cependant signaler qu'il faudra préciser si la ponte d'une nuit s'effectue en une seule fois ou demande plusieurs émergences, auquel cas le nombre de géniteurs serait surestimé. » (Cassou-Leins and Cassou-Leins 1981, page 185). Justement, la quasi-totalité des bulls a été réalisée sous forme de séries contenant deux à huit bulls exécutés en une demi-heure en moyenne. Ces séries rapides d'actes reproducteurs, associée aux observations de Langkau et al. (2016) montrant qu'environ 20% des bulls n'étaient pas accompagnés d'émission de gamètes, rappelle les répétitions de simulacre de

ponte exécutées notamment par les truites fario *Salmo trutta* ("false orgasm", Petersson 2001) ou les lamproies de Kessler *Lethenteron kessleri* ("sham mating", Yamazaki et Koizumi 2017). Chez ces espèces et d'autres, ce comportement a été interprété comme une manière pour la femelle d'exercer son choix de partenaire sexuel : d'une part le mâle indésirable et berné par la simulation épuiserait son stock de sperme, et d'autre part les mâles aux alentours seraient attirés par la détection de phéromones et viendraient contester le mâle indésirable.

A cette synchronisation des bulls réalisés par une même femelle au cours de la nuit s'ajoute une synchronisation entre femelles, qui ont agrégé significativement l'horaire de leurs bulls au cours d'une nuit. Au niveau du système d'appariement, cette synchronie entre femelles tend à réduire le potentiel de polygynie, en limitant la possibilité pour un mâle de monopoliser plusieurs femelles (Emlen and Oring 1977). Au niveau des méthodes de suivi de la reproduction, cette synchronie intra et inter-individuelle suggère que l'extrapolation du nombre de bulls survenus lors des périodes non-échantillonnées pendant une nuit à partir des périodes échantillonnées au cours de la même nuit en utilisant la distribution Normale de moyenne et écart-type 1h30 peut être biaisée. En effet, avec cette agrégation temporelle, il est tout à fait possible que la distribution des horaires de bulls au cours d'une nuit ne soit pas du tout représentative de la distribution cumulée sur toutes les nuits de la saison, avec par exemple une forte activité matinale alors que le reste de la nuit a été calme (exemple de la nuit du 16 juin, Figure 5). Ce biais risque d'être plus marqué pour des faibles effectifs, où les interactions sociales générant la synchronie jouent peut-être un rôle plus marqué que sur les frayères regroupant des centaines, voire des milliers d'individus.

Enfin, la distribution temporelle des bulls semble être influencée par la température de l'eau, qui augmente la probabilité qu'une femelle réalise au moins un bull au cours de la nuit, mais n'affecte pas le nombre de bulls qu'elle réalise au cours de la nuit. Certes, plusieurs études ont suggéré ou démontré un effet positif de la température sur l'activité de reproduction de l'alose (Baglinière et Elie 2000), mais notre approche individuelle indique un effet plus nuancé. Ici encore, cette nuance est probablement plus importante dans les petites populations que dans les grandes. En effet, quand peu de femelles sont présentes, l'effet positif de la température sur la probabilité que chaque femelle réalise au moins un bull peut être masqué par la variabilité du nombre de bulls par femelle, si bien que le nombre total de bulls ne soit pas corrélé à la température.

La distribution spatiale des bulls n'a pas pu être documentée précisément car en 2017, la station radio fixe ne couvrait pas toute la zone de la frayère du Pont de la Vierge, et en 2018 les accéléromètres n'ont pas pu être récupérés. Cependant, les données de radiopistage indiquent que les aloses pouvaient parcourir plus d'un kilomètre au cours de la nuit pour rejoindre ce site principal de reproduction. Parallèlement au radiopistage et à l'accélérométrie, des enregistreurs audio avaient été placés sur trois sites de reproduction potentiels. Tous les bulls détectés (60 en 2017, 208 en 2018) l'ont été sur le site du Pont de la Vierge. D'autres bulls ont peut-être eu lieu sur d'autres sites où aucun enregistreur n'avait été placé mais il semblerait que la totalité ou presque de l'activité de reproduction en amont du barrage d'Uxondoa ait eu lieu sur cette frayère lors des deux années. Bien que le site d'étude soit de petite taille, nos observations sont en accord avec l'hypothèse selon laquelle les individus ne fréquentent qu'un site de reproduction pendant toute la saison. Cela signifie que l'estimation de l'effectif de géniteur pourrait raisonnablement être faite à partir du nombre de bulls détectés, indépendamment sur chaque frayère, à plus forte raison si elles sont éloignées.

II.3. Conclusions sur le suivi du comportement reproducteur individuel

La méthode développée ici pour suivre le comportement reproducteur de l'aloise en milieu naturel est efficace, dans la mesure où le marquage ne semble pas affecter le comportement et où les données collectées par les accéléromètres permettent de détecter les bulls. En revanche, la représentativité des données collectées dans le cadre de cette étude est limitée par le faible nombre d'individus suivis et la taille de la population étudiée. Une contrainte majeure à l'utilisation de ces accéléromètres est la nécessité de récupérer l'enregistreur en fin d'expérience pour récolter les données. C'est à cause de cette contrainte que le travail de terrain a été mené dans une petite rivière, où la probabilité de récupérer les cadavres et les accéléromètres était assez grande. Cependant, même dans un tel système, les conditions météorologiques lors de la saison 2018 nous ont empêchés de récupérer les données. Ainsi la description des comportements porte sur peu d'individus vivant dans une petite rivière, ce qui rend incertaine la transposition des résultats à des grandes populations. Malgré ces limites, l'étude menée a apporté une amélioration substantielle des connaissances sur le comportement reproducteur de la grande alose. En particulier, la moyenne et la variabilité du nombre de bulls par femelle peut être intégrée à la méthode d'estimation des effectifs à partir de l'enregistrement sonore des bulls. De même, la distribution temporelle des bulls tend à contredire certaines hypothèses faites dans la méthode habituelle d'estimation des effectifs. Ces facteurs mériteraient d'être intégrés dans une autre approche visant à estimer les effectifs de géniteurs à partir de la détection sonore des bulls.

Un peu plus d'accélération

Les données d'accélération obtenues en période de reproduction permettent aussi d'aborder les aspects énergétiques de cette période chez l'aloise. En effet, à partir des données d'accélération sur l'axe latéral du poisson, la fréquence de battements de queue peut être calculée à chaque instant tout au long de la saison. Par ailleurs un thermomètre inclus dans la capsule de l'accéléromètre mesure en continu la température de l'eau où nage le poisson. A partir de ces deux données, un modèle basé sur des études du métabolisme de l'aloise savoureuse (*Alosa sapidissima*) permet d'estimer la dépense énergétique à chaque moment du suivi (Leonard et McCormick 1999; Leonard et al. 1999). En admettant que le modèle établi sur une autre espèce soit transposable à la grande alose, les données collectées indiquent que les aloses suivies en 2017 consommaient en moyenne 0.19 kJ.min⁻¹ et 7 193 kJ sur toute la saison (Tentelier et al. 2018). De plus, bien que des améliorations soient encore nécessaires, il semble que l'enregistrement de l'accélération tout au long de la saison permet de tracer l'évolution de la verticalité de l'accéléromètre et par là-même de l'embonpoint du poisson qui le porte.

III. Modèle d'estimation d'effectif

Dans cette partie, une nouvelle méthode est proposée pour estimer l'effectif de femelles à partir du dénombrement des bulls obtenus par enregistrement sonore. La base de cette méthode est un modèle permettant de simuler le comportement reproducteur d'une population de femelles, en se basant sur les données comportementales collectées lors de l'expérience de terrain présentée dans la partie précédente du rapport. Selon le nombre de femelles simulées, le modèle génère un certain nombre de bulls, suivant une certaine distribution temporelle. Sur cette distribution de bulls, on peut appliquer un plan d'échantillonnage correspondant au plan d'échantillonnage réellement appliqué pour l'enregistrement sonore des bulls. On peut alors comparer des statistiques résumant les données simulées et les mêmes statistiques résumant les données réelles, par exemple le

nombre total de bulls observés sur tout l'échantillonnage et le nombre maximal de bulls observés en une nuit. Un algorithme dit « ABC » (pour Approximate Bayesian Computation) lance séquentiellement le modèle avec un nombre de femelles différents (initialement tiré dans une distribution *a priori* uniforme entre deux bornes fixées par l'utilisateur) à chaque itération et compare les statistiques résumant les données ainsi générées à celles résumant les données réelles, pour finalement converger vers une distribution *a posteriori* du nombre de femelles dans la population. Le processus de modélisation est décrit dans la Figure 8.

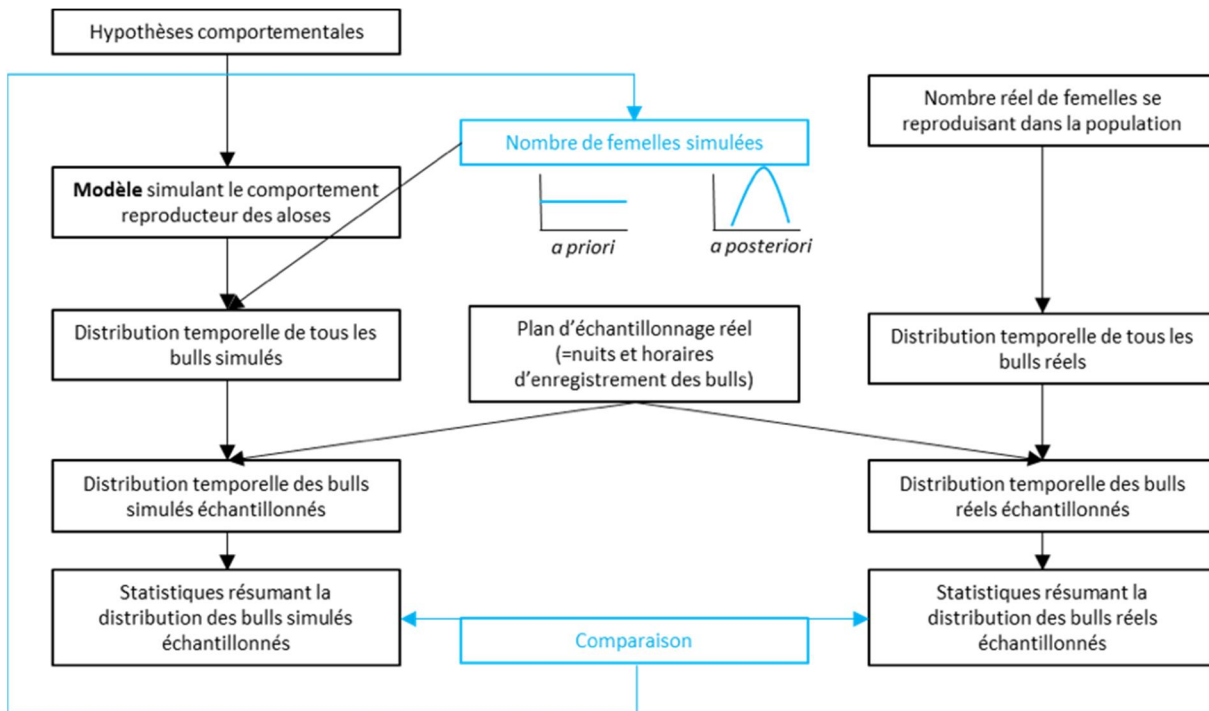


Figure 8. Schéma de la méthode d'estimation d'effectif d'aloses femelles à partir du dénombrement des bulls et d'un modèle simulant le comportement reproducteur. La partie de droite représente le processus réel de reproduction et de collecte de données. La partie de gauche représente le processus de modélisation. Les flèches bleues indiquent les tâches de l'algorithme ABC, qui lance à chaque itération le modèle de simulation avec un effectif de femelles tiré au hasard dans une distribution *a priori*, compare les statistiques résumant les données réelles et celles résumant les données simulées, et converge vers une distribution *a posteriori* de l'effectif crédible de femelles.

III.1. Structure et paramètres du modèle d'estimation

Le modèle de simulation du comportement reproducteur des aloses est implémenté dans le langage R (R Development Core Team 2008), et le code source est disponible à https://github.com/CedricTentelier/Alose_ABC.

Chaque simulation suit les étapes suivantes :

1. Génère un certain nombre de femelles, tiré par l'algorithme dans une distribution *a priori* Uniforme entre des bornes définies par l'utilisateur, et convergeant au fil des itérations vers une distribution *a posteriori* plus crédible, d'après les données fournies.
2. Tire le délai (en jours) entre le début de la saison de reproduction (date du premier bull détecté) et le premier bull de chaque femelle, dans une loi Binomiale Négative de paramètres μ (moyenne) et θ (forme) égaux à 3.12 et 2.47, d'après les données observées en 2017.
3. Tire la durée (en jours) d'activité de chaque femelle, dans une loi Normale de moyenne 25 et d'écart-type 5. Cette durée correspond à la présence sur le lieu de reproduction, mesurée en 2017 comme le délai entre le passage à Uxondoa et le décès.
4. Détermine pour chaque femelle un cycle de maturation des ovocytes, qui conditionnera la probabilité de disposer d'ovocytes mûrs pour réaliser au moins un bull lors de chaque nuit. Cette

probabilité est générée par une fonction sinusoïdale de la forme $0.5 + A \times \sin(\omega t + \phi)$, avec une amplitude A de 0.5 permettant d'obtenir une valeur bornée entre 0 et 1, et une pulsation $\omega = 1.26$, permettant d'obtenir une période de 5 jours, comme suggéré par les données de 2017. Pour ne pas synchroniser artificiellement la maturation de toutes les femelles simulées, la phase à l'origine ϕ est tirée aléatoirement pour chaque femelle dans une loi de Poisson de paramètre 5.

5. Détermine pour chaque nuit de la saison la probabilité qu'une série de bull puisse survenir, en fonction de la température de l'eau pour chaque nuit. L'effet de la température T est représenté par une fonction logit inverse de forme $p = 1 / (1 + \exp(a + b \times T))$ où le paramètre a vaut 4.862 et le paramètre b vaut -0.284, d'après les paramètres estimés dans la partie Binomiale du modèle à inflation de zéros ajusté aux données de 2017.

6. Détermine pour chaque nuit si chaque femelle réalise une série de bulls ou pas. L'occurrence d'une série de bulls pour une femelle donnée au cours d'une nuit donnée est tirée dans une loi de Bernoulli, dont la probabilité est le produit de la probabilité que la femelle dispose d'ovocytes mûrs lors de cette nuit (déterminée à l'étape 4) et de la probabilité qu'une série de bulls puisse survenir en fonction de la température de l'eau (déterminée à l'étape 5).

7. Détermine le nombre de bulls réalisés dans chaque série pour chaque femelle. Ce nombre est tiré dans une loi de Poisson de paramètre 3.137, d'après les paramètres estimés dans la partie Poisson du modèle à inflation de zéros ajusté aux données de 2017.

8. L'heure exacte de chaque bull, avec la synchronie intra-individuelle et inter-individuelle n'est pas implémentée dans le modèle pour l'instant, notamment parce que l'enregistrement audio des bulls par les organismes chargés du suivi couvre en général la nuit entière. On supposera alors que le nombre de bull est comptabilisé à l'échelle de la nuit.

Les étapes précédentes génèrent un jeu de données virtuel complet, comprenant chaque bull simulé à une date donnée. Par la suite, le modèle :

9. Applique un plan d'échantillonnage (date d'observation) sur les données générées à l'issue des étapes précédentes. Il en résulte un jeu de données virtuelles échantillonnées. Typiquement, le plan d'échantillonnage correspond à celui qui a été appliqué pour l'acquisition de données réelles, par enregistrement sonore des bulls.

10. Calcule des statistiques résumant les données simulées. Dans la version actuelle du modèle, ces statistiques sont 1) le nombre total de bulls échantillonnés sur toute la saison et 2) le nombre maximal de bulls échantillonnés en une nuit. Ce sont les mêmes statistiques qui sont fournies par l'utilisateur sur les données réelles, afin que l'algorithme ABC les compare aux données simulées et construise la distribution *a posteriori* de l'effectif de femelles en minimisant l'écart entre les données réelles et les données simulées. L'algorithme utilisé est celui de Lenormand et al. (2013), implémenté dans la bibliothèque *EasyABC* (Jabot et al. 2015) pour R. Il lance séquentiellement le modèle avec un nombre de femelles différents (initialement tiré dans une distribution *a priori* uniforme entre deux bornes fixées par l'utilisateur). A chaque itération, l'algorithme compare la distance entre les statistiques simulées à chacune des T itérations précédentes et les statistiques résumant les vraies données, et ne garde que les $T/2$ itérations dont la distance aux données est la plus faible. Il met ainsi à jour sa distribution de probabilité de l'effectif de femelles, jusqu'à s'arrêter quand toutes les simulations retenues sont à une distance inférieure à un seuil prédéfini. Les simulations finalement retenues permettent de converger vers une distribution *a posteriori* de l'effectif de femelles. La médiane et les quantiles à 2.5% et 97.5% correspondent alors à l'effectif le plus probable et aux bornes de l'intervalle de crédibilité à 95 %, qui traduisent l'incertitude d'estimation.

III.2. Interface utilisateur

Pour favoriser l'utilisation du modèle par des utilisateurs ne souhaitant pas manipuler le code R, une application disposant d'une interface plus conviviale a été conçue avec les fonctions de la bibliothèque *shiny* (Chang et al. 2018) pour R. Cette interface graphique permet à l'utilisateur de facilement 1) entrer ses données (nombre de bulls observés par nuit, température de l'eau, 2) visualiser, et éventuellement modifier, les paramètres correspondant aux hypothèses du modèle (effet de la température sur la probabilité d'occurrence des bulls, nombre de bulls dans une série, durée d'activité individuelle des femelles...), 3) ajuster le nombre minimum et maximum de femelles *a priori*, selon des informations préliminaires (effectif moyen au cours des dernières années, observations partielles lors de la migration...) et 4) visualiser la distribution *a posteriori* du nombre de femelles, dont la médiane et les bornes de l'intervalle de crédibilité à 95 % sont mises en évidence.

Pour faciliter encore plus l'accès au modèle par des utilisateurs, l'application a été déposée sur un serveur internet. L'utilisateur se connecte à cette adresse https://ctentelier.shinyapps.io/alose_abc/ pour utiliser l'interface *via* son navigateur internet, et les calculs sont réalisés sur le serveur distant. En plus du code source de l'application, le répertoire https://github.com/CedricTentelier/Alose_ABC contient un fichier d'aide à l'utilisation de l'application, ainsi qu'un jeu de données exemple.

L'application web se présente sous la forme de trois onglets : chargement des données (Figure 9), visualisation/modification des paramètres du modèle (Figure 10), visualisation des résultats (Figure 11).

The screenshot shows a web browser window with the URL https://ctentelier.shinyapps.io/alose_abc/. The browser's navigation bar shows several tabs, including 'Navigation', 'Données', 'Paramètres', and 'Résultats'. The 'Données' tab is active. The main content area is split into two panels. The left panel, titled 'Bulls observés et température de l'eau', contains a text box with instructions: 'Fichier csv dont la colonne 1 contient la date des nuits de toute la saison de reproduction (JJ/MM /AAA), la colonne 2 contient le nombre de bulls détectés à chaque nuit échantillonnée (NA si la nuit n'a pas été échantillonnée), la colonne 3 contient la température de l'eau pour chaque nuit.' Below this is a 'Choisissez le fichier csv' section with a 'Browse...' button and the text 'No file selected'. Further down are checkboxes for 'Mes données ont des en-têtes' (checked), and radio button options for 'Séparateur' (Virgule, Point virgule, Espace) and 'Guillemets' (Pas de guillemets, Guillemets doubles, Guillemets simples). The right panel, titled 'Date du premier jour de reproduction de la population (aaaa-mm-jj)', has three input fields: a date field with '2018-04-25', a 'Nombre minimal d'aloses, a priori' field with '1', and a 'Nombre maximal d'aloses, a priori' field with '200'.

Figure 9. Onglet "données" de l'application web. Sur la gauche, l'utilisateur télécharge son jeu de données, sous la forme d'un fichier .csv, dont la première colonne indique la date de chaque jour de la saison de reproduction (la date du début de la nuit), la deuxième colonne indique le nombre de bulls détectés à chaque date, et la troisième colonne indique la température de l'eau à chaque date. Sur la droite, l'utilisateur indique la date du premier jour de reproduction de la saison, et les bornes inférieure et supérieure de la distribution uniforme a priori du nombre de femelles dans la population.

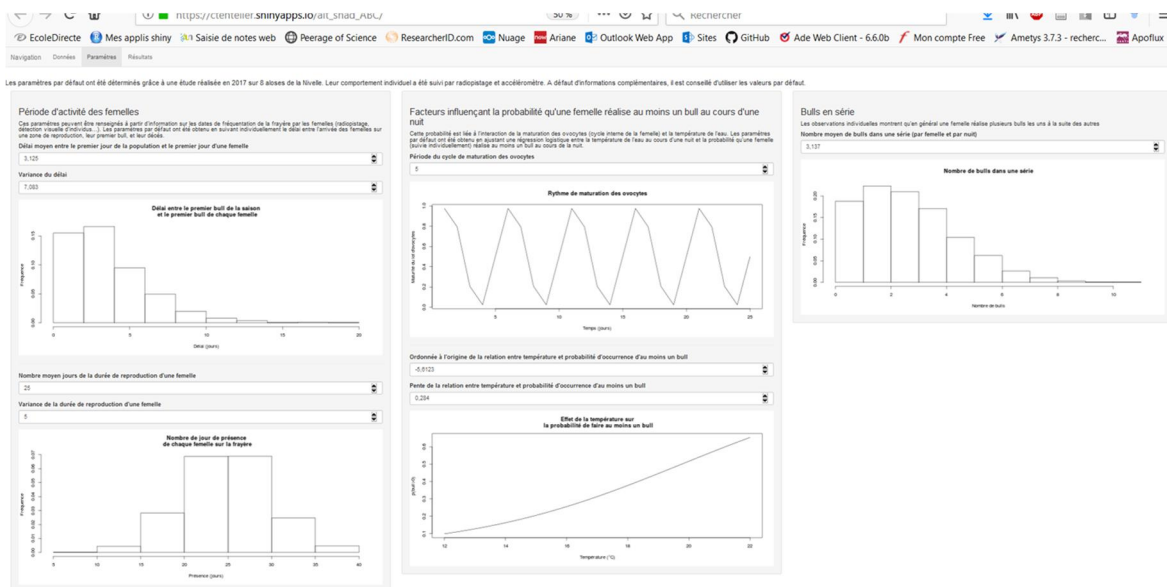


Figure 10. Onglet "paramètres" de l'application web. Sur la gauche, l'utilisateur indique la période d'activité individuelle des femelles, en déterminant la moyenne et la variance de la loi Binomiale Négative dans laquelle est tiré le délai entre le début de la saison de reproduction et le premier bull de la femelle, et de la loi Normale dans laquelle est tiré le nombre de jours d'activité de la femelle. Au milieu, l'utilisateur indique les fonctions influençant la probabilité qu'une série de bulls se produise : la période de la sinusoïde déterminant le rythme de maturation des ovocytes, et l'ordonnée à l'origine et la pente de la régression logistique modélisant l'effet de la température de l'eau. Sur la droite, l'utilisateur indique la moyenne de la loi de Poisson dans laquelle est tiré le nombre de bulls dans une série.

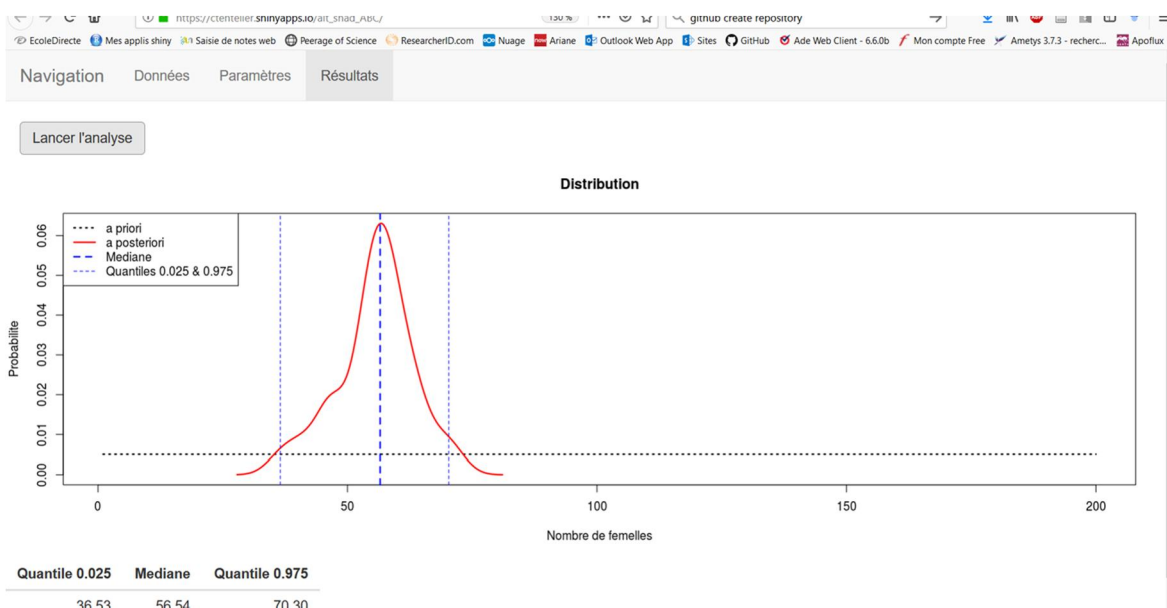


Figure 11. Onglet "résultats" de l'application web. L'utilisateur démarre l'analyse en cliquant sur le bouton "Lancer l'analyse". Une fois l'analyse terminée, un graphique apparaît avec la distribution a priori du nombre de femelles, la distribution a posteriori, ainsi que sa médiane et ses quantiles à 2.5 % et 97.5 %. Les valeurs de ces quantiles sont également indiquées dans un tableau sous la figure.

III.3. Test du modèle sur les données de 2018

III.3.1. Données collectées en 2018

Pour tester la capacité du modèle à estimer l'effectif de femelles dans une petite population, il a été appliqué aux données collectées sur la Nivelle en 2018. Lors de cette année, il était initialement prévu de collecter des données individuelles sur 15 femelles supplémentaires.

Cependant, les accéléromètres de ces femelles n'ont pas pu être récupérés à la fin de la saison de reproduction car deux brusques augmentations du débit survenues en juin ont emporté les aloses vers l'estuaire, où le signal radio a été perdu. Néanmoins, en 2018, des enregistreurs audio ont été placés sur les frayères qui avaient été fréquentées par les aloses suivies en 2017, et les bulls ont été détectés, de la même manière qu'ils le sont lors des suivis réalisés par les utilisateurs potentiels de l'application. Par ailleurs, comme tous les ans depuis 1984, les aloses capturées à la passe à poisson du barrage d'Uxondoa ont été comptabilisées. Ainsi, les données audio de bulls ont pu être traitées par le modèle d'estimation, dont le résultat a été comparé au comptage réalisé à Uxondoa.

Les données de comptage au barrage d'Uxondoa indiquaient que 51 aloses avaient été capturés dans la passe-piège et avaient donc franchi le barrage en 2018. Cependant le protocole de suivi de la population est tel que tous les individus ne sont pas mesurés et sexés, et sur les 51 individus seuls 20 ont été sexés comme des femelles et 13 comme des mâles. Ces proportions observées donnent une proportion de femelles estimée à 0.606, avec un intervalle de confiance à 95 % compris entre 0.421 et 0.771, soit 31 [22 – 39] femelles parmi les 51 individus ayant franchi le barrage d'Uxondoa pour se reproduire en amont.

Les données audio des bulls ont été obtenues grâce à des enregistreurs placés sur les frayères dites du Pont de la Vierge (43.355 N, -1.574 O) et de Kanderatzea (43.352 N, -1.564 O). La frayère du Pont de la Vierge est celle principalement utilisée par les aloses en amont d'Uxondoa, d'après nos observations de 2017 et les observations antérieures communiquées par Migradour. Celle de Kanderatzea avait été visitée par les aloses radiopistées en 2017. Les enregistreurs étaient démarrés en fin d'après-midi et arrêtés le matin, puis leurs enregistrements étaient analysés avec le logiciel WavePad, qui permet de repérer visuellement sur des sonagrammes, puis à l'écoute, les séquences correspondant à des bulls. Les enregistrements couvraient 40 nuits entre le 24 avril 2018 (date de passage de la première femelle à Uxondoa) et le 12 juin 2018 (date de la crue qui a emporté toutes les aloses radiopistées en aval d'Uxondoa). Neuf nuits n'ont pas été échantillonnées du fait de conditions météorologiques défavorables ou d'indisponibilité du personnel. Aucun bull n'a été détecté sur la frayère de Kanderatzea, qui n'a été visitée par aucune des aloses radiopistées en 2018. Un total de 208 bulls ont été détectés sur la frayère du Pont de la Vierge, avec un maximum de 35 bulls dans la nuit du 03 au 04 juin 2018.

Les données de température ont été obtenues grâce à un thermomètre enregistreur placé dans la retenue du barrage d'Uxondoa, à 1.2 km en aval de la frayère du Pont de la Vierge. La température était enregistrée toutes les heures, et la moyenne était calculée pour chaque nuit entre 22h00 et 7h00.

Les données de température et de nombre de bulls ont été enregistrées dans un fichier .csv téléchargé dans l'application *Alose_ABC*. Comme le code source de l'application, ce fichier, intitulé "bulls_audio_&_temperature_Nivelle_2018.csv" est partagé sur https://github.com/CedricTentelier/Alose_ABC afin que chacun puisse reproduire l'analyse décrite ici. La date de début de reproduction a été fixée au 25 avril 2018, quand le premier bull a été détecté. Enfin les nombres *a priori* minimum et maximum d'aloses femelles présentes ont été fixés à 5 et 688, qui sont le minimum (en 1984) et le maximum (en 2005) d'aloses capturées à Uxondoa depuis 1984.

III.3.2. Résultats et discussion

D'après le modèle le nombre de femelles présentes sur la frayère du Pont de la Vierge est 30.96, avec un intervalle de crédibilité à 95 % compris entre 23.25 et 40.54 (Figure 12). Ces valeurs sont très proches des valeurs estimées indépendamment par les captures à Uxondoa (31 [22 – 39] femelles). Cette convergence indique que le modèle d'estimation est performant, au moins pour l'année 2018 dans la Nivelle. Un double jeu de données (comptage audio des bulls et comptage

des femelles à Uxondoa) pourrait être collecté à nouveau lors des prochaines saisons de reproduction, pour confirmer les performances du modèle. L'incertitude de l'estimation est relativement grande, allant quasiment du simple au double. Cette incertitude est probablement influencée par la variabilité du nombre total de bulls réalisés par les femelles, elle-même liée à la variabilité inter-individuelle dans les paramètres du modèle (période de présence, cycle de maturation des ovocytes, nombre de bulls par série).

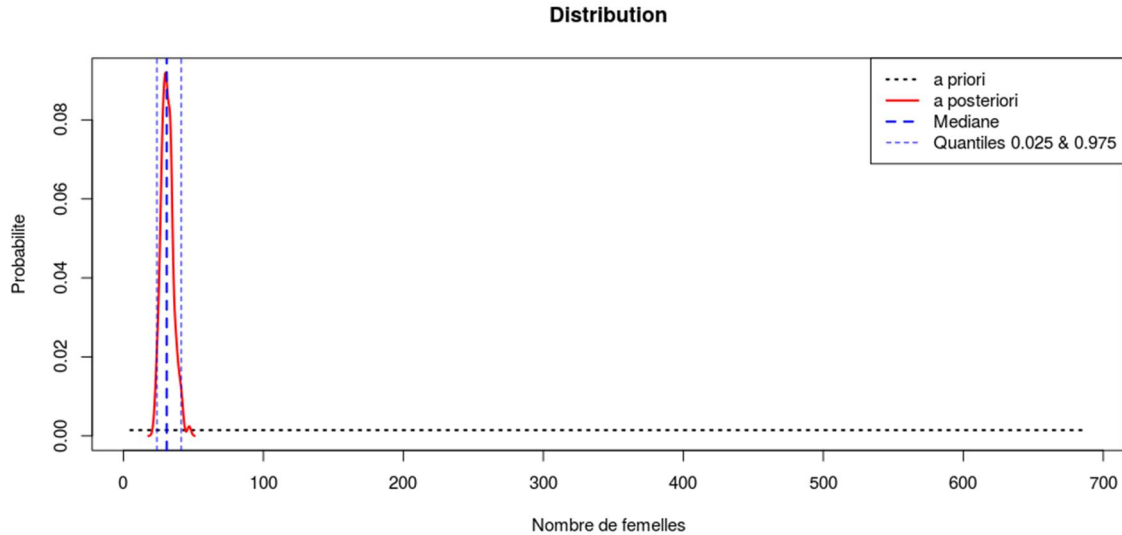


Figure 12. Distribution du nombre d'aloses femelles dans la Nivelles en amont d'Uxondoa, en 2018, estimé par l'application Alose_ABC. La distribution a priori suit une loi Uniforme entre 5 et 688. La médiane de la distribution a posteriori est de 30.96 femelles, avec un intervalle de crédibilité à 95 % borné entre 23.25 et 40.54. Le comptage des individus capturés au barrage d'Uxondoa, en aval de la zone de reproduction, indique que le nombre de femelles réellement présentes est de 31 individus, avec un intervalle de confiance à 95 % compris entre 22 et 39 (tous les individus n'avaient pas été sexés).

Bien que le modèle ait été paramétré à partir des données individuelles collectées en 2017, et qu'il permette d'estimer plutôt correctement l'effectif 2018, il faut garder à l'esprit qu'il s'agit de la même population, caractérisée par un faible effectif et une zone de reproduction restreinte. L'application du modèle à des systèmes plus grands, où le comportement reproducteur individuel diffère peut-être, est encore à valider. Pour ce faire, il faudrait disposer d'un jeu de données semblable à celui de la Nivelles en 2018 : comptage audio des bulls et température d'un côté ; comptage des femelles à un piège situé à l'aval de la zone de reproduction.

III.4. Conclusions sur le modèle d'estimation

Le modèle d'estimation proposé ici adopte une approche différente de la méthode habituellement utilisée. Au lieu de résumer le comportement reproducteur des aloses au nombre moyen de bulls réalisés par individu, il incorpore des informations sur la période de présence des femelles sur la frayère, l'effet du rythme de maturation des ovocytes et de la température sur la probabilité de déclencher une série d'actes reproducteurs, le nombre de bulls dans la série. Ces informations sont représentées comme des paramètres du modèle, tirés dans des distributions de probabilité. Ainsi, une dimension aléatoire est introduite dans le modèle. Ceci permet de générer et quantifier de l'incertitude dans l'estimation d'effectif, un aspect important dans toute méthode d'estimation et pourtant absent de la méthode habituelle. D'après le test mené sur les données collectées en 2018 sur la Nivelles en amont du barrage d'Uxondoa, l'estimation du nombre de femelles par le modèle semble cohérent avec le nombre probable de femelles ayant franchi le barrage d'Uxondoa. Cependant, l'incertitude de l'estimation reste relativement grande. Cette incertitude peut sembler problématique et

constituer une limite du modèle d'estimation, mais il est important de garder à l'esprit que la méthode habituelle d'estimation ne fournit pas de mesure de l'incertitude. Pour un utilisateur non averti, l'absence d'indication de l'incertitude peut être confondue avec l'absence d'incertitude, mais ce n'est qu'une illusion d'exactitude.

Une limite certaine du modèle proposé ici est qu'il ne fournit qu'une estimation du nombre de femelles fréquentant la frayère, pas du nombre total d'individus. Ceci est lié au fait que les données comportementales n'aient pu être collectées que sur les femelles. Les femelles sont souvent considérées comme le sexe limitant la démographie d'une population, qui dispose en général de suffisamment de mâles pour que tous les ovocytes soient fécondés. Cependant, il peut être intéressant d'estimer le nombre total d'individus dans la population. Dans ce cas, l'utilisateur devra faire l'hypothèse du sex ratio dans la population. D'après la littérature, ce sex ratio adulte est à peu près équilibré mais fluctue au fil des années (Baglinière et Elie 2000), de sorte que l'extrapolation du nombre total d'individus à partir de l'estimation du nombre de femelles induirait une source supplémentaire d'incertitude, à moins de disposer d'une mesure très fiable du sex ratio chaque année (par la capture de nombreux individus par exemple).

Bien que basé sur une représentation du comportement reproducteur un peu plus sophistiqué qu'un nombre moyen de bulls par individu, et construit avec un outil informatique qui n'est pas maîtrisé par tous les utilisateurs potentiels, le modèle proposé dans ce travail est conçu pour être accessible quelles que soient les compétences en modélisation de l'utilisateur. En effet, l'interface de l'application web permet à l'utilisateur de base de simplement entrer ses données et visualiser les résultats. L'onglet "paramètres" permet à l'utilisateur un peu plus avancé de visualiser, voire modifier, les paramètres du modèle selon les informations supplémentaires dont il disposerait sur sa population d'intérêt. Un utilisateur encore plus curieux peut également récupérer le code source et le consulter, voire y implémenter des mécanismes comportementaux dont il aurait la connaissance. Un intérêt de ces différents niveaux d'utilisation est de faciliter le dialogue entre scientifiques et opérateurs.

IV. Conclusion générale de l'étude

Cette étude a permis d'acquérir des connaissances fondamentales sur le comportement de reproduction de l'aloise, et de les intégrer dans un modèle d'estimation de l'effectif de femelles à partir de l'enregistrement sonore des bulls.

Les nouvelles connaissances sur le comportement reproducteur de l'aloise proviennent essentiellement du fait que ce comportement a été observé au niveau individuel en milieu naturel. On a ainsi pu estimer la moyenne et la variabilité du nombre de bulls par individu, ainsi que leur distribution temporelle caractérisée par des séries de plusieurs bulls réalisés au cours d'une même nuit, chaque nuit d'activité étant suivie de plusieurs nuits d'inactivité. La distribution temporelle des bulls d'une femelle semble influencée à la fois par des facteurs physiologiques (maturation fragmentée des ovocytes), environnementaux (température de l'eau) et sociaux (synchronie intra et inter-femelles). L'utilisation de l'accélérométrie pour décrire ces comportements en milieu naturel a induit le développement de méthodes de marquage et d'analyse de données, ouvrant la porte à des questions intéressantes sur la sélection sexuelle ou la dépense énergétique lors de la reproduction.

Au-delà de l'acquisition des connaissances, leur intégration dans un modèle d'estimation d'effectif conçu pour être accessible à tous les utilisateurs potentiels devrait faciliter le transfert entre les connaissances scientifiques et l'utilisation opérationnelle. Le test effectué sur les données collectées sur la Nivelles en 2018 suggère que l'estimation du nombre de femelles est fiable, bien qu'entachée d'une incertitude conséquente. Comme le modèle utilise les données telles qu'elles sont collectées

par les opérateurs depuis des années, et telle qu'elles le seront probablement encore à l'avenir, il peut être appliqué aux jeux de données existants et futurs. Si certains utilisateurs disposent en plus d'une estimation indépendante de l'effectif de femelles (typiquement un comptage à un barrage en aval de la frayère), ils pourront tester la fiabilité du modèle sur leur système. De plus, comme le modèle représente explicitement le comportement reproducteur de l'alose pour construire son estimation, il sera assez aisé de le faire évoluer, en y intégrant par exemple des connaissances supplémentaires concernant le comportement. Enfin, comme le code source du modèle est accessible librement, l'évolution du modèle n'est pas réservée à son concepteur, et son amélioration est donc vouée à être collaborative.

V. Références bibliographiques

- Acolas, M., Veron, V., Jourdan, H., Begout, M., Sabatie, M., & Bagliniere, J. L. (2006). Upstream migration and reproductive patterns of a population of allis shad in a small river (L'Aulne, Brittany, France). *ICES Journal of Marine Science*, **63**(3), 476–484. doi:DOI:10.1016/j.icesjms.2005.05.022
- Baglinière, J.-L., & Elie, P. (2000). Les Aloses (*Alosa alosa* et *Alosa fallax* spp.): écobiologie et variabilité des populations. Editions Quae.
- Belaud, A., Carette, A., Cassou-Leins, F., & Cassou-Leins, J. J. (2001). Choix des sites de fraie par la grande alose (*Alosa alosa* L.) en moyenne Garonne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, (362–363), 869–880. doi:10.1051/kmae:2001024
- Breine, J., Pauwels, I. S., Verhelst, P., Vandamme, L., Baeyens, R., Reubens, J., & Coeck, J. (2017). Successful external acoustic tagging of twaite shad *Alosa fallax* (Lacépède 1803). *Fisheries Research*, **191**(Supplement C), 36–40. doi:10.1016/j.fishres.2017.03.003
- Cassou-Leins, F., & Cassou-Leins, J.-J. (1981). Recherches sur la biologie et l'halieutique des migrateurs de la Garonne et principalement l'alose : *Alosa alosa* (Thèse de doctorat). Institut National Polytechnique de Toulouse.
- Chang, W., Cheng, J., Allaire, J. J., Xie, Y., McPherson, J., RStudio, ... R), R. C. T. (tar implementation from. (2018). shiny: Web Application Framework for R (Version 1.2.0). Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=shiny>
- Chanseau, M., Castelnaud, G., Carry, L., Martin-Vandembulcke, D., & Belaud, A. (2004). Essai d'évaluation du stock de géniteurs d'alose *Alosa alosa* du bassin versant Gironde-Garonne-Dordogne sur la période 1987-2001 et comparaison de différents indicateurs d'abondance. *Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture*, (374), 1–19. doi:10.1051/kmae:2004023
- Emlen, S. T., & Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300), 215–223. doi:10.1126/science.327542
- Fatin, D., & Dartiguelongue, J. (1996). Etude préliminaire de la reproduction des aloses en 1995 entre Tuilières et Mauzac sur la Dordogne (Rapport S.C.E.A.) (39pp).
- Jabot, F., Faure, T., Dumoulin, N., & Albert, C. (2015). EasyABC: Efficient Approximate Bayesian Computation Sampling Schemes (Version 1.5). Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=EasyABC>
- Langkau, M. C., Clavé, D., Schmidt, M. B., & Borcharding, J. (2016). Spawning behaviour of Allis shad *Alosa alosa*: new insights based on imaging sonar data. *Journal of Fish Biology*, **88**(6), 2263–2274. doi:10.1111/jfb.12978
- Lassalle, G., Béguyer, M., Beaulaton, L., & Rochard, E. (2008). Diadromous fish conservation plans need to consider global warming issues: An approach using biogeographical models. *Biological Conservation*, **141**(4), 1105–1118. doi:10.1016/j.biocon.2008.02.010

- Lenormand, M., Jabot, F., & Deffuant, G. (2013). Adaptive approximate Bayesian computation for complex models. *Computational Statistics*, **28**(6), 2777–2796. doi:10.1007/s00180-013-0428-3
- Leonard, J. B. K., & McCormick, S. D. (1999). Effects of migration distance on whole-body and tissue-specific energy use in American shad (*Alosa sapidissima*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**(7), 1159–1171. doi:10.1139/f99-041
- Leonard, J. B. K., Norieka, J. F., Kynard, B., & McCormick, S. D. (1999). Metabolic rates in an anadromous clupeid, the American shad (*Alosa sapidissima*). *Journal of Comparative Physiology B*, **169**(4–5), 287–295. doi:10.1007/s003600050223
- Mayeras, F., Brasier, W., Noel, Y., Lascaux, J., & Chanseau, M. (2006). Suivi de la reproduction de la grande alose (*Alosa alosa* L.) et de la lamproie marine (*Petromyzon marinus* L.) sur la Dordogne en aval du barrage de Tuilières (No. MIGADO 4D-06-RT) (41pp). MI.GA.DO.
- Oliveira, R. F., Taborsky, M., & Brockmann, H. J. (2008). *Alternative Reproductive Tactics An Integrative Approach*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Petersson, T. J. (2001). False orgasm in female brown trout: Trick or treat? *Animal Behaviour*, **61**(2), 497–501. doi:10.1006/anbe.2000.1585
- R Development Core Team. (2008). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from <http://www.R-project.org>
- Rougier, T., Lambert, P., Drouineau, H., Girardin, M., Castelnaud, G., Carry, L., ... Rochard, E. (2012). Collapse of allis shad, *Alosa alosa*, in the Gironde system (southwest France): environmental change, fishing mortality, or Allee effect? *ICES Journal of Marine Science*, **69**(10), 1802–1811. doi:10.1093/icesjms/fss149
- Steinbach, P., Gueneau, P., Autuoro, A., & Broussard, D. (1986). Radio-pistage de grandes aloses adultes en Loire. *Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture*, (302), 106–117. doi:10.1051/kmae:1986007
- Tentelier, C., Bouchard, C., Bernardin, A., Tauzin, A., Aymes, J.-C., & Rives, J. (2018). The dynamics of spawning acts by a semelparous fish and its associated energetic expenses. *BioRxiv*, 436295. doi:10.1101/436295
- Tétard, S., Feunteun, E., Bultel, E., Gadais, R., Bégout, M.-L., Trancart, T., & Lasne, E. (2016). Poor oxic conditions in a large estuary reduce connectivity from marine to freshwater habitats of a diadromous fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **169**, 216–226. doi:10.1016/j.ecss.2015.12.010
- Verdeyroux, P., Guerri, O., Chanseau, M., Cazeaux, J., Fauvel, F., Bogun, F., ... Raynal, J. (2015). Etude par radiotélémetrie de la migration de la grande alose (*Alosa alosa*) au niveau de Bergerac et Tuilières sur la Dordogne et de Golfech sur la Garonne de 2011 à 2014 (Programme LIFE09 NAT/DE/000008) (45pp). EPIDOR.
- Wootton, R. J., & Smith, C. (2014). *Reproductive Biology of Teleost Fishes* (1 edition). Wiley-Blackwell.
- Yamazaki, C., & Koizumi, I. (2017). High frequency of mating without egg release in highly promiscuous nonparasitic lamprey *Lethenteron kessleri*. *Journal of Ethology*, **35**(2), 237–243. doi:10.1007/s10164-017-0505-0

VI. Livrables prévus et produits

Il était initialement prévu que ce projet produise les livrables listés dans le tableau 1. Les rapports intermédiaires, rendant compte du suivi de la reproduction ont été livrés : mise au point de la méthode en bassin expérimental pour 2016, et suivi en milieu naturel pour 2017. Le présent document constitue le rapport final. La publication scientifique sur la description du comportement reproducteur a été produite, et est disponible à <https://doi.org/10.1101/436295>. Le code source et la notice d'utilisation du modèle sont disponibles à https://github.com/CedricTentelier/Alose_ABC,

et seront mis à jour selon l'évolution du modèle, de même que l'interface web de l'application disponible en ligne à https://ctentelier.shinyapps.io/alose_abc/.

Tableau 1. Livrables initialement prévus et effectivement produits, en lien avec le projet.

Identifiant	Livrable	Produit ?
INRA_2016_015_01	Rapport sur le déroulement de la reproduction 2016 sur la Nivelle	Oui (reproduction en captivité pour mise au point de la méthode)
INRA_2017_015_01	Rapport sur le déroulement de la reproduction 2017 sur la Nivelle	Oui
INRA_2018_015_05	Rapport final remplace <i>publication scientifique sur le modèle d'estimation</i>	Oui
INRA_2018_015_03	Code et notice d'utilisation du modèle d'estimation	Oui (https://github.com/CedricTentelier/Alose_ABC)
INRA_2018_015_04	Publication scientifique sur la description du comportement reproducteur (experts)	Oui (https://doi.org/10.1101/436295)
	<i>Publication scientifique sur le modèle d'estimation (experts)</i>	Non
INRA_2018_015_06	Séminaire de formation à l'utilisation du modèle	Non, mais application disponible en ligne (https://ctentelier.shinyapps.io/alose_abc/)

La publication scientifique décrivant le modèle d'estimation et le séminaire de formation à l'utilisation du modèle n'ont pas été réalisés. Une version opérationnelle du modèle n'a été obtenu qu'à la fin de l'année 2018. De plus, bien que les données collectées sur la Nivelle en 2018 suggèrent une bonne performance du modèle, il semble plus prudent de le valider avec d'autres jeux de données composés à la fois du dénombrement des bulls par écoute et du dénombrement des femelles, à un barrage par exemple. Les utilisateurs potentiels du modèle seront contactés à la fois pour obtenir de tels jeux de données et promouvoir le modèle. L'optique de ce projet, avec un code source partagé et une application web mise à jour, est de faire évoluer le modèle au fur et à mesure de l'acquisition de données concernant ses hypothèses.

Avec le soutien financier de

www.afbiodiversite.fr



www.inra.fr

