

UNIVERSITE DE LIEGE - FACULTE DES SCIENCES

**RAPPORT DE RECHERCHES DU LABORATOIRE
DE DEMOGRAPHIE DES POISSONS ET D'AQUACULTURE**

**ETUDES EN VUE D'AMELIORER LA GESTION DES
POPULATIONS DE POISSONS DE SOUCHES LOCALES.**

**CAS DES SALMONIDES (TRUITE COMMUNE ET OMBRE
COMMUN) DANS LE BASSIN DE L'OURTHE**

**Rapport d'études à la Commission provinciale
de Liège du Fonds piscicole**

par

J. C. PHILIPPART

Biologiste, Chercheur FNRS

avec la collaboration de

M. OVIDIO et D. PARKINSON

Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture (LDPA)

Institut de Zoologie 22 quai Van Beneden 4020 Liège

Station d'Aquaculture 10 chemin de la Justice 4500 Tihange

Tél: 085/ 27 41 55 Fax : 085 / 23 05 92 et 019 / 32 83 00

e-mail : jcphilippart@ulg.ac.be

DECEMBRE 2000

TABLE DES MATIERES

1. INTRODUCTION	3
2. CARACTERISATION DES FRAYERES A TRUITE	5
3. CARACTERISATION GENETIQUE DES TRUITES DANS L'OURTHE. OBSERVATIONS PRELIMINAIRES	13
4. CARACTERISATION GENETIQUE DES OMBRES DANS L'OURTHE	16
5. ETUDE DE LA QUALITE DE FRAYERES A OMBRE	27
6. CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES	35
7. ANNEXES	36

Citation recommandée du rapport :

Philippart, J.C., M. Ovidio et D. Parkinson, 2000. Etudes en vue d'améliorer la gestion des populations de poissons de souches locales. Cas des salmonidés (truite commune et ombre commun) dans le bassin de l'Ourthe. Rapport d'études à la Commission provinciale de Liège du Fonds piscicole, Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture (LDPA) de l'Université de Liège, 35 pages + annexes (décembre 2000).

1. OBJECTIF DES ETUDES

Ce rapport présente une série de résultats d'études menées de 1997 à 2000 sur les poissons salmonidés (truite commune et ombre commun) du bassin de l'Ourthe et de quelques rivières des régions adjacentes.

1.1. CAS DE LA TRUITE COMMUNE

Dans le cas de la truite, ces résultats s'inscrivent essentiellement dans le point (b) des actions de gestion piscicole et halieutique préconisées antérieurement pour l'espèce dans l'Ourthe liégeoise :

- (a) Poursuivre des repeuplements en truitelles;
- (b) Préserver et restaurer les possibilités de production naturelle de jeunes (recrutement);
- (c) Améliorer l'efficacité des repeuplements aux plans quantitatif et qualitatif.

Il apparaît en effet que le recrutement naturel des jeunes truites, par reproduction dans l'Ourthe même et par dévalaison des affluents, est actuellement insuffisant pour assurer la reconstitution des stocks exploités. Il est donc indispensable de poursuivre des repeuplements en truitelles si l'on veut maintenir un stock de truites pêchables de qualité. Toutefois, même faible, le recrutement naturel est d'une importance capitale pour le maintien durable des populations de truite dans l'Ourthe. En effet, c'est au travers de la production de jeunes truites natives de la rivière que peuvent agir les phénomènes biologiques d'adaptation et de sélection naturelle par lesquels sont produits à chaque génération annuelle des sujets sauvages bien adaptés aux conditions d'environnement local, éventuellement changeant (eutrophisation, réchauffement, action de nouveaux prédateurs, etc.). Il est essentiel de faire en sorte qu'un maximum de truites puissent réaliser un cycle de vie complet depuis l'oeuf pondu par les parents jusqu'à leur propre reproduction.

Par ailleurs, il faut tenir compte du fait que le rétablissement, grâce au Projet Meuse Saumon 2000, de la libre circulation des salmonidés migrateurs dans l'axe Mer du Nord - Ourthe, va permettre à des grandes truites de mer d'arriver dans l'Ourthe en amont du confluent de l'Amblève et de se reproduire dans l'Ourthe même.

Pour atteindre un tel objectif de maximalisation des possibilités de reproduction naturelle des truites, il faut mettre en oeuvre tous les moyens disponibles et spécialement les quatre suivants :

- préservation et amélioration de la qualité de l'eau (problème de la pollution de tous types et spécialement agricole, dans les affluents à faible débit et donc fort sensibles);
- préservation et restauration des habitats de reproduction dans les affluents, grâce à des interventions à différents niveaux : rétablissement de l'accès des géniteurs aux affluents frayères à partir de l'Ourthe, rétablissement de la libre remontée des géniteurs dans les affluents, protection des habitats de ponte (frayères dans les affluents) à l'égard des facteurs (travaux d'entretien hydraulique, piétinage par le bétail, rejet d'eaux de carrière chargées de matières minérales en suspension, érosion excessive du bassin versant) qui accroissent les apports de sédiments fins et le colmatage des fonds de gravier où la truite enfouit ses oeufs.

- préservation et surtout restauration de l'habitat des jeunes truites dans l'Ourthe même, très fortement uniformisée par les travaux hydrauliques divers et actuellement appauvrie en végétation aquatique servant d'abris. Les techniques de restauration de l'habitat physique des poissons en général et des truites en particulier sont bien connues et les principales ont été décrites dans un dossier antérieur

- organiser un programme de repeuplement plus approprié, basé sur l'identification, la préservation et la mise en élevage d'une souche de truite native (indigène), dont les caractéristiques biologiques (capacité de migration, période de reproduction, nombre et grosseur des oeufs, capacité de défense à l'égard des prédateurs) seraient le mieux adaptées aux caractéristiques spatio-temporelles des milieux locaux. Cette forme de gestion génétique implique aussi d'arrêter d'introduire dans la population des truites non indigènes ou trop domestiquées qui, en se croisant (pour autant qu'elles se croisent) avec la souche indigène locale, seraient susceptibles de produire des formes hybrides moins bien adaptées que les formes natives.

Dans ce dossier, nous présentons en premier lieu au point 2 les résultats d'une étude visant à caractériser les frayères à truite dans l'Aisne, important affluent salmonicole de l'Ourthe qui est sensé alimenter cette dernière en jeunes recrues. Nous apportons ensuite au point 3 quelques éléments d'information au sujet de la caractérisation génétique des truites dans le bassin de l'Ourthe et spécialement dans l'Aisne.

1.2. CAS DE L'OMBRE COMMUN

Chez l'ombre commun, la reproduction naturelle est globalement efficace dans l'Ourthe même (ce qui différencie nettement l'ombre de la truite) ainsi que dans des affluents tels que l'Aisne et le Néblon.

Les problèmes soulevés par la gestion des populations de l'ombre concernent principalement :

- i) la protection des géniteurs de l'Ourthe contre une pêche trop intensive,
- ii) la préservation des bancs de gravier de bonne qualité qui constituent les habitats naturels de ponte et d'élevage des larves et alevins,
- iii) la maintien de la libre circulation des géniteurs à la remontée avant la reproduction et à la descente après la reproduction et
- iv) la maîtrise des repeuplements avec des poissons d'origine étrangère susceptibles de polluer génétiquement les souches locales.

Dans ce dossier, nous présentons d'abord au point 4 une étude originale, réalisée grâce à la collaboration de collègues (R. Eppe et H. Persat) de l'Université de Lyon, qui fait le point sur la caractérisation génétique des ombres de l'Ourthe. Nous présentons ensuite au point 5 des résultats sur les caractéristiques et la qualité des frayères à ombre.

2. CARACTERISATION DES FRAYERES A TRUITE

Dans le cadre d'une recherche doctorale 1995-1998 sur la mobilité de la truite dans l'Ourthe et l'Aisne (Ovidio, 1999), notre collaborateur M. Ovidio a entrepris en 1997-98 une caractérisation, en terme de topographie et de localisation, d'une douzaine de frayères à truite. Il ne s'agit pas d'une étude exhaustive sur le sujet mais, à notre connaissance, ces résultats sont originaux en Belgique du fait de la précision des mesures effectuées.

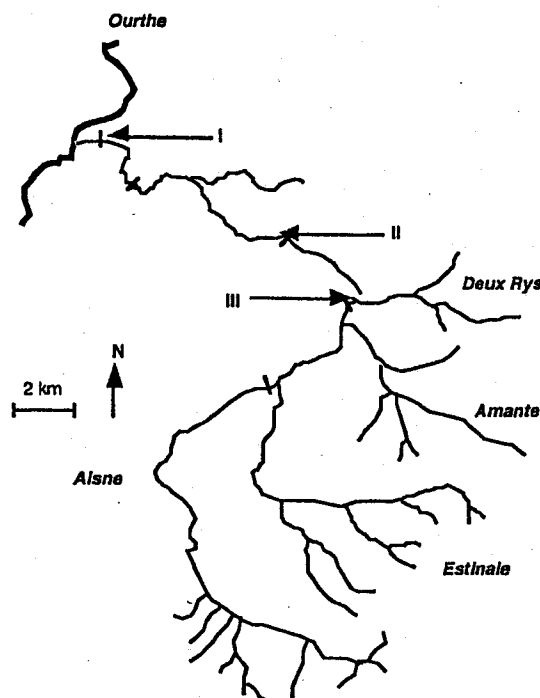


Figure 2/1. Carte du bassin de l'Aisne avec indication des trois stations où furent découvertes et caractérisées des frayères à truite.

2.1. MATERIEL ET METHODES

Les sites de frayères repérés dans l'Aisne (fig. 2/1) en 1997-1998 ont été caractérisés en utilisant la méthode des transects pour décrire la profondeur, la vitesse du courant et le substrat de la rivière dans les zones concernées. L'intervalle entre les transects était représentatif de la zone étudiée. En général, un intervalle de 3 m était suffisant mais dans les secteurs très hétérogènes et à l'approche des frayères proprement dites, il était réduit à 2 m, voire à 1 m. Sur chaque transect transversal, des points de mesure sont définis, séparés de 1 m ou 0,5 m, en fonction, de la diversité propre au type de faciès d'écoulement échantillonné.

La profondeur (P) est mesurée au centimètre près au moyen d'une mire graduée et la vitesse du courant est mesurée à 10 cm du fond (V10, mesure moyenne sur 10 secondes) à l'aide d'un courantomètre magnétique (Marsh -MacBirney 2000, précision 1 cm/s). Le substrat est estimé à vue.



Photo 1. Aisne au barrage d'Aine (station II) le 01/12/97.

Photo 2. Aisne à la fin novembre 1997.

Photo 3. Aisne au début décembre 1997.

PLANCHE 2/1. FRAYERES A TRUITE DANS L' AISNE



Des relevés ponctuels complémentaires sont effectués sur deux points précis des frayères illustrés par la figure 2/2 : la fosse située à l'amont et le dôme situé à l'aval qui contient les oeufs. Ces différentes mesures permettent de réaliser des cartes d'habitat pour les caractéristiques du milieu (fig. 2/3 et 2/4).

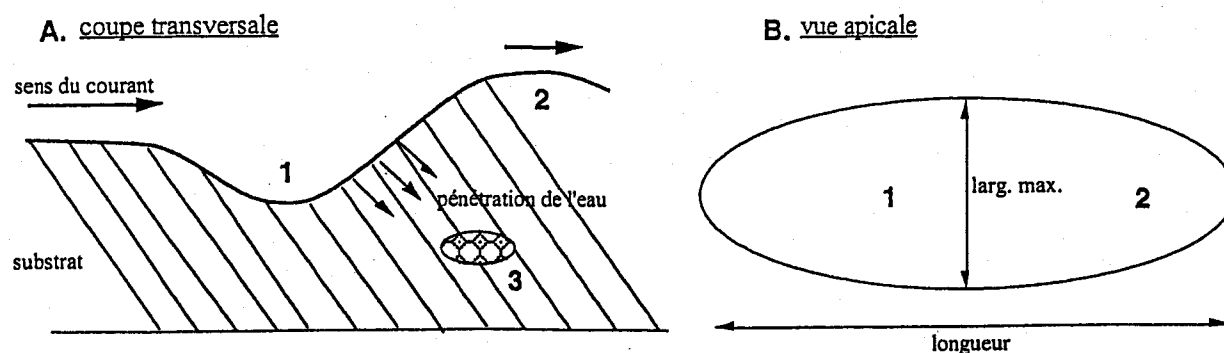


Figure 2/2. Représentation schématique de la structure d'une frayère à truite (1= fosse; 2 = dôme; 3 = poche à oeufs) et indication des points de mesure (inspiré de Reiser *et al.*, 1985).

2.2. RESULTATS

Douze frayères ont été repérées dans 3 stations (fig. 2/1). Les photos de la Planche 2/1 illustrent des frayères où apparaissent clairement leur structure particulière (fosse et dôme), la nature du substrat et leur position dans la rivière. La présence d'oeufs a été vérifiée dans une frayère du site III.

Les caractéristiques de ces frayères sont présentées dans le tableau 2/1. Toutes sont localisées à faible distance (moins de 3,4 m) de la berge et sont caractérisées par des vitesses de courant et des profondeurs faibles (moins de 35 cm/s pour la vitesse et moins de 30 cm pour la profondeur) et un substrat meuble, moyennement grossier (cailloux de 0-20 cm de diamètre).

Tableau 2/1. Résumé des caractéristiques des frayères utilisées par les truites dans le cours principal de l'Aisne au cours de l'automne en 1997 et 1998. Il n'existe pas de différences significatives entre les valeurs des différentes variables pour les 3 stations ($p > 0,05$ test de Kruskal Wallis) ((source : Ovido, 1999).

Variables mesurées	Moyenne $\pm$ D.S	Min.	Max
longueur totale (cm)	140 $\pm$ 36,4	105	200
largeur maximale (cm)	74 $\pm$ 10,6	54	90
distance à la berge (m)	1,92 $\pm$ 0,9	0,5	3,4
vitesse du courant (V10) dans la fosse (cm/s)	22 $\pm$ 8,7	14	31
vitesse du courant (V10) sur le dôme (cm/s)	32 $\pm$ 9,8	22	47
profondeur au niveau de la fosse (cm)	18 $\pm$ 5	10	28
profondeur au niveau du dôme (cm)	12 $\pm$ 6,2	5	27
diamètre des particules du substrat (cm)	dominance 0-10	0	20

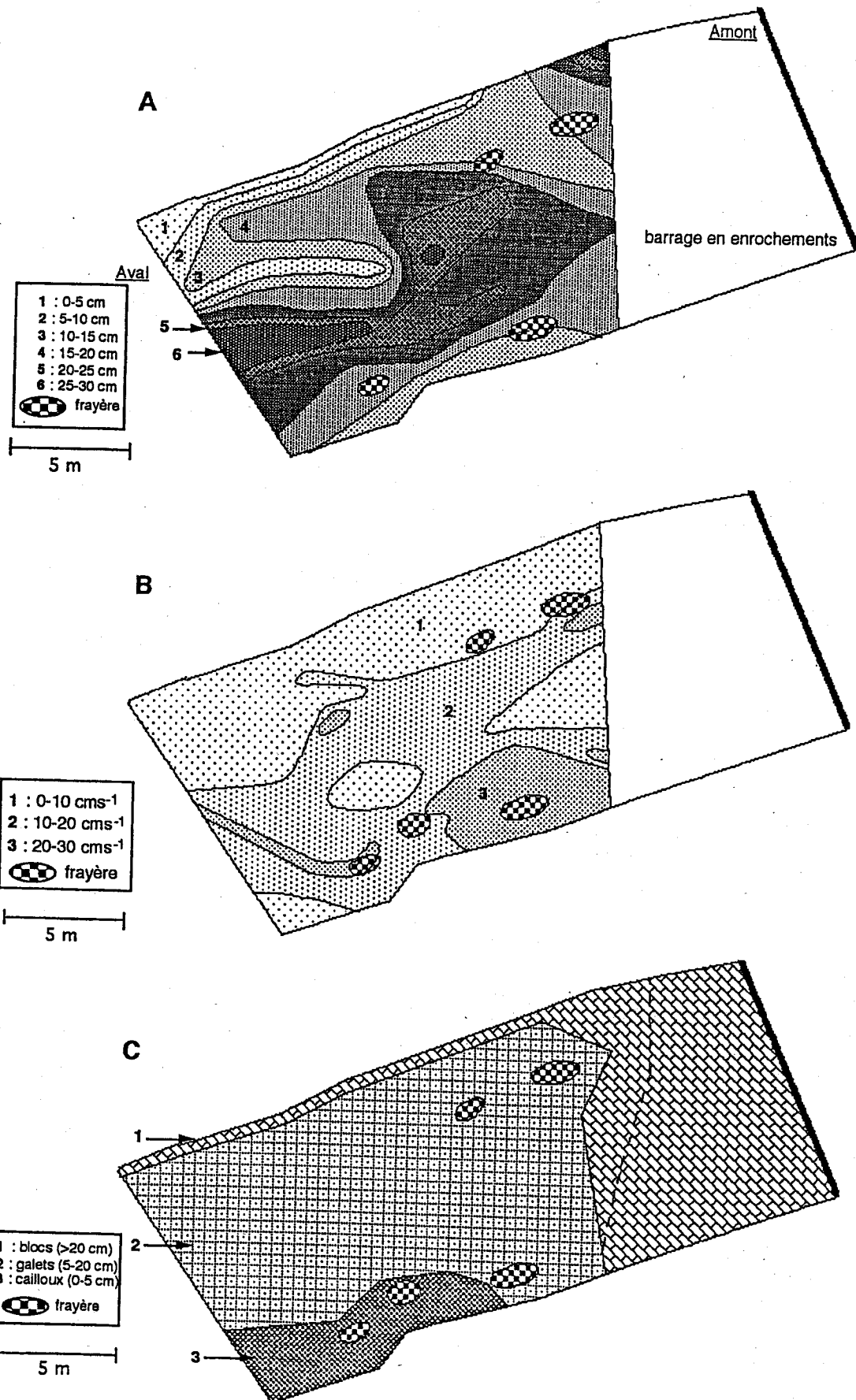


Figure 2/3. Localisation des frayères sur les cartes d'habitat du site II (aval du barrage de Aine) de l'Aisne. A : profondeur ; B : vitesse du courant ; C : substrat.
(source : Ovido, 1999)

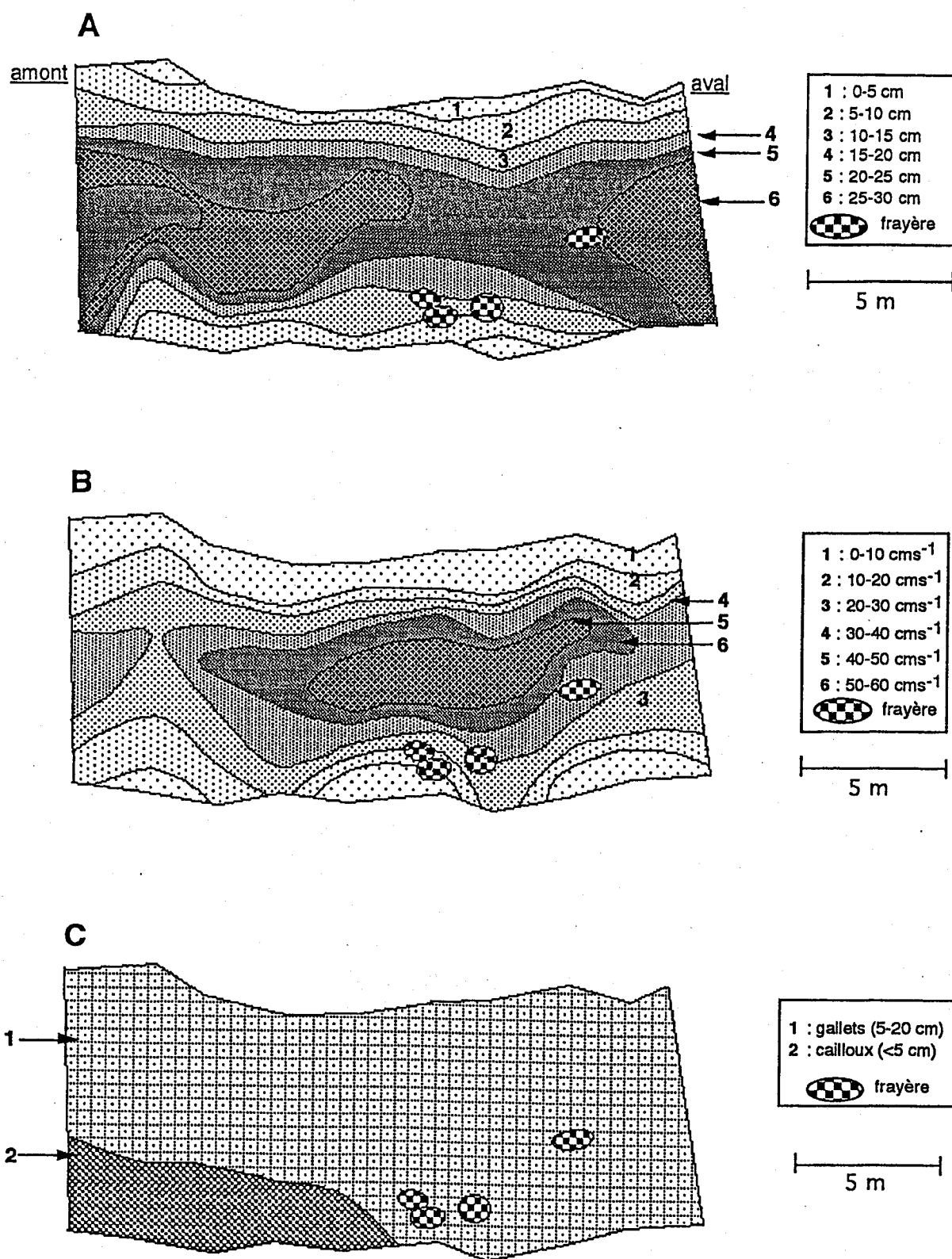


Figure 2/4. Localisation des frayères sur les cartes d'habitat du site III (aval confluence Deux-Rys) de l'Aisne. A : profondeur ; B : vitesse du courant ; C : substrat. (source : Ovido, 1999).

Les positions des frayères des sites II et III sur les cartes d'habitat en terme de vitesse du courant, profondeur et substrat sont représentées sur les figures 2/3 et 2/4. Quel que soit le site considéré, la distance entre les frayères est faible, certaines étant mêmes adjacentes, ce qui met clairement en évidence que certains secteurs de rivière présentent des caractéristiques d'ensemble nettement plus favorables à la reproduction que d'autres.

2.3. DISCUSSION DES RESULTATS

2.3.1. Comparaison à des études étrangères

Les frayères à truite de l'Aisne sont assez semblables à celles précédemment décrites par différents auteurs en France, aux USA et en Nouvelle-Zélande (voir : Ovidio, 1999; Baglinière et Maisse, 1991). Le macrohabitat de frai est peu profond, avec une vitesse de courant moyenne, sur un substrat de granulométrie moyennement grossière. Similairement aux observations de Mac Crimmon (1983) (in Ovidio, 1999), elles sont essentiellement localisées près des berges, parfois à moins d'un mètre comme l'ont observé Heggberget *et al.* (1988)(in Ovidio, 1999). Par contre, elles n'étaient pas souvent situées près d'abris (blocs de rocher) comme c'est fréquemment le cas dans le Scorff en Bretagne (Euzenat et Fournel, 1976). Même s'il n'est pas toujours facilement discernable pour les plus petites d'entre elles, leur profil caractéristique, façonné par le creusement de la femelle, est similaire à celui décrit par Fragnoud (1987) : un dôme allongé sous lequel se trouvent les oeufs et une fosse circulaire juste en amont.

D'après une étude effectuée récemment dans deux petites rivières (largeur 15-25 m) à fond de gravier dans l'Ariège en France, les caractéristiques morphodynamiques quantitatives des frayères de truites de 16-24 cm sont données par le tableau 2/2. Ces résultats sont fort comparables à ceux obtenus par d'autres auteurs (tabl. 2/3). La profondeur ne semble pas être un facteur primordial contrairement à la vitesse du courant (25-30 cm/s sur le fond) et à la granulométrie (préférence pour les substrats formés de cailloux de 1 à 7 cm). Concernant les exigences et préférences pour les frayères, on notera l'existence de différences intraspécifiques marquées selon la taille des poissons considérés.

Tableau 2/2. Caractéristiques morphodynamiques des frayères des truites de 16-24 cm dans deux petites rivières de l'Ariège en France (Plasseraud *et al.*, 1990).

Variable mesurée	Moyenne	Extrêmes	Ecart-Type
Profondeur (cm)	28	10-54	10,5
Vitesse (cm/s) surface	44	0-79	18,2
milieu	40	4-77	16,4
10 cm fond	25	0-56	13,1
Granulométrie > 37 mm	30	16	
(% pondéral) > 22 mm	16	6	
> 15 mm	16	6	
> 10 mm	14	5	
> 2,5 mm	24	12	



Photo 1. A 300-400 m de l'embouchure à Lixhe le 10/12/2000

Photo 2. En aval du barrage de Bemeau le 21/11/2000

Photo 3. A Neufchâteau le 08/12/2000

**PLANCHE 2/2. FRAYÈRES À TRUITE DANS LA
BERWINNE**

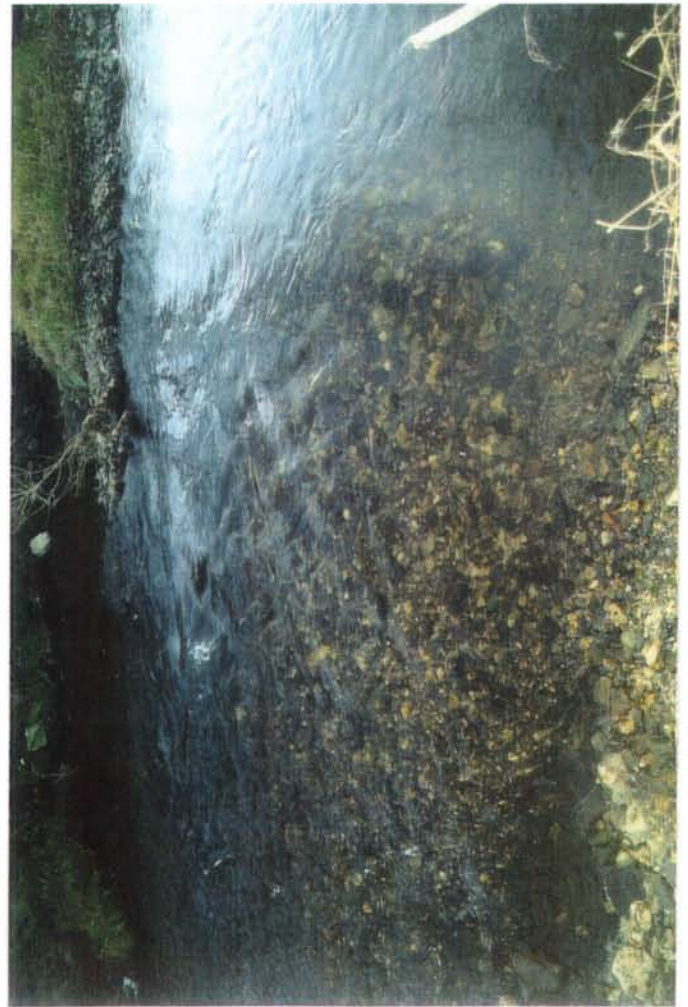




Photo 1.
La zone d'implantation des oeufs dans une frayère naturelle à Neufchâteau.

Photo 2.
Mise d'un lot de 300 oeufs dans une boîte Vibert.

Photo 3.
Deux boîtes Vibert + un tube troué de prélèvement d'eau interstitielle en place dans le substrat avant recouvrement par une couche de gravier.

PLANCHE 2/3.
IMPLANTATION EXPERIMENTALE
D'OEUFs DE TRUITE DANS LE
SUBSTRAT D'UNE FRAYERE DANS LA
BERWINNE LE 08/12/2000.

Tableau 2/3. Caractéristiques morphodynamiques des frayères à truite selon divers auteurs.

Variable	Moyenne ou valeur préférée(*)	Extrêmes	Référence **
Profondeur (cm)	28	10-54	(1)
	31,7 *	16,4-47	(2)
	-	5-97	(3)
Vitesse sur le fond (cm/s)	25	-	(1)
	28,2	-	(2)
Vitesse à mi-hauteur (cm/s)	40,9	-	(1)
	44,5	-	(4)
Granulométrie (cm)	>3,7	-	(1)
	1 à 7 *	0,3-10	(5) (6) (7)

** voir dans Philippart (1998), page 33

2.3.2. Observations dans d'autres rivières de Wallonie

Pendant l'automne 2000, nous avons profité des conditions hydrologiques favorables (bas débit et eau claire) pour prospector la Berwinne à la recherche de frayères à truite. Au cours de cette prospection, nous avons découvert plusieurs frayères (Planche 2/2) dont certaines susceptibles de correspondre à des frayères de truites de mer remontées de la Meuse à la faveur de la destruction d en septembre 1998 du barrage de Mouland et du rétablissement de la libre circulation des poissons dans toute la basse Berwinne depuis son embouchure dans la Meuse jusqu'au barrage infranchissable de Berneau. La photo 1 de la Planche 3 montre bien la position typique d'une frayère à truite : un peu à l'amont d'un seuil, là où le courant commence à s'accélérer (sans turbulence) et l'eau percole verticalement à travers les graviers.

En complément de ce repérage de frayères à truite, nous avons entrepris, avec l'appui d'un étudiant de la FSA Gembloux (N. Wengler -Mathieu) et du Service de la Pêche (A. François), un essai d'implantation dans certaines frayères effectives ou potentielle de boîtes Vibert contenant des oeufs juste fécondés provenant de la pisciculture DNF d'Achouffe. Dans le substrat au niveau des boîtes Vibert, nous avons installé un tube troué en plastique prolongé par un tuyau émergeant du substrat et qui servira à prélever pour analyse physico-chimique (température, oxygène dissous, nitrates, nitrites, ammoniacque) de l'eau interstitielle baignant les oeufs en développement. Les incubateurs artificiels seront relevés en 2001 afin de d'estimer le taux de survie en relation avec la qualité de l'eau.

Une fois validée dans la Berwinne, cette méthode d'évaluation de la qualité des frayères effectives ou potentielles à truite, pourra être appliquée à d'autres cours d'eau de la Province de Liège à faible potentialités actuelle de production naturelle de truites à cause d'un niveau excessif de charge en matières minérales sédimentables et/ ou de pollution organique et d'eutrophisation.

4. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Les suivis par radio-pistage effectués dans l'Aisne lors de la période de reproduction des truites indiquent que les sites-frayères sont distribués dans l'ensemble du bassin de l'Aisne, y compris dans les affluents et dans le cours inférieur de la rivière.

Au plan de la gestion piscicole, il est absolument primordial de protéger ces sites contre toutes les formes de pollutions et d'altérations physiques. Les caractéristiques topographiques présentées dans ce rapport fournissent les critères de base d'identification.

Ces informations sur la localisation et les caractéristiques hydrauliques des frayères à truites ne constituent toutefois qu'un volet assez limité d'une meilleure connaissance de la biologie de la reproduction de l'espèce dans un cours d'eau relativement bien préservé comme l'Aisne. De nombreux autres volets doivent aussi être étudiés. Sur ce plan, on connaît déjà relativement bien, grâce aux études de M. Ovidio, ce qui concerne les migrations de reproduction dans l'Aisne et quelques autres rivières. En revanche, on ne connaît rien au sujet du succès de la reproduction en terme de survie des oeufs au moment de l'émergence. Pour préciser cet important aspect de l'écologie de la truite, des études expérimentales d'implantation d'oeufs comme celles en cours dans la basse Berwinne devraient être étendues à un large éventail de cours d'eau offrant des conditions contrastées de recrutement des jeunes truites. Enfin, il restera à préciser dans beaucoup de situations le rôle majeur de la dispersion des jeunes truites à partir des frayères pour coloniser les parties avals des cours d'eau.

Compte tenu de l'importance des déplacements et migrations chez la truite (remontée des adultes pour la reproduction, descente des adultes après la reproduction, descente des jeunes à différents stades de développement et notamment des jeunes smolts de truite de mer), on n'insistera jamais assez sur les menaces qui pèsent sur beaucoup de populations de truites de nos régions à cause du développement encouragé de la production d'électricité au moyen de micro-centrales.

5. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES CITEES

Baglinière, J. L. et G. Maisse (eds), 1991. La truite : biologie et écologie. INRA Editions, Paris, 303 pages.

Euzenat, G. et Fournel, F., 1976. Recherches sur la truite commune (*Salmo trutta* L.) sur une rivière de Bretagne, le Scorff. Thèse de 3^{ème} cycle. Biol. anim. Fac. Sc. Univ. Rennes, 1 vol., 243 p.

Fagnoud, E., 1987. Préférence d'habitat de la truite (*Salmo trutta fario* L., 1758). en rivière. Thèse 3^{ème} cycle, Univ. Claude Bernard Lyon, 435 pages.

Ovidio, M., 1999. Tactiques et stratégies individuelles d'utilisation spatio-temporelle de l'habitat et des ressources alimentaires chez la truite commune (*Salmo trutta* L.) : étude par radio-pistage dans l'Aisne et l'Ourthe. Thèse de Doctorat en Sciences (Biologie animale) Université de Liège, 196 pages (juin 1999).

Philippart, J.C., 1998. Ecologie de la truite commune *Salmo trutta* L. dans les rivières de Wallonie. 5. Démographie et Dynamique de population. Rapport de Recherches du Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture, Université de Liège, 54 pages (version provisoire de janvier 1998).

Plasseraud, O., P. Lim et A. Belaud, 1990. Observations préliminaires sur le fonctionnement des zones de frayères de la truite commune (*Salmo trutta fario*) dans deux cours d'eau ariégeois (le Slat et l'Alet). Bulletin français de la Pêche et de la Pisciculture, 318 : 72-81.

3. CARACTERISATION GENETIQUE DES TRUITES DANS L'OURTHE. OBSERVATIONS PRELIMINAIRES

3.1. INTRODUCTION

Dans un rapport antérieur, nous avons évoqué la grande diversité morphologique de la truite commune dans les rivières de Wallonie et spécialement dans le bassin de l'Ourthe.

Dès études récentes du LDPA -ULG sur l'écologie de la migration des truites dans divers cours d'eau de la Province de Liège semblent indiquer une certaine différenciation de ces populations par rivière, notamment entre l'Aisne qui apparaît comme représentative d'une situation 'normale' (Ovidio, 1999) et le Néblon où la situation semble moins 'normale'. Dans un précédent rapport au Fonds piscicole (Philippart *et al.*, 1999), nous avons émis l'hypothèse que de telles différences pouvaient refléter des niveaux différents de perturbation génétique par les repeuplements en sujets d'élevage, apparemment plus importants dans le Néblon que dans l'Aisne.

Dans un tel contexte, il est évidemment du plus haut intérêt de pouvoir vérifier scientifiquement si de telles différences (morphologiques, écologiques, comportementales) inter-rivières résultent d'une simple adaptation de la truite à des conditions environnementales locales particulières ou si elles reflètent une différenciation génétique profonde fixée et transmissible de générations en générations. Pour cela, il est indispensable d'entreprendre des études génétiques complexes nécessitant la réalisation d'analyses biochimiques spéciales.

Une telle étude a été entreprise en 1999 par Jan Pinceel (2000) dans le cadre d'un mémoire de fin d'études en Biologie animale à la Katholieke Universiteit Leuven. Cet étudiant a comparé les caractéristiques génétiques des truites de pisciculture et rivières en Belgique, Flandre et Wallonie. Il a notamment étudié des truites sauvages provenant de 2 stations de l'Aisne (Bomal et Erezée) où notre équipe de l'ULg a effectué des pêches à l'électricité d'échantillonnage en fin septembre 1999.

3.2. PREMIERS RESULTATS

Sans entrer dans les détails des résultats de cette étude avant qu'ils soient officiellement publiés par l'auteur, il apparaît (fig. 3/1) que les populations de truites étudiées comprennent 5 types génétiques (représentés par des couleurs orange, bleu clair, vert, bleu foncé et rouge) qui sont présents en nombres (de 1 à 4) et/ou en proportions variables selon les populations.

Ainsi, les truites de l'Aisne présentent des caractéristiques génétiques qui semblent typiques (présence des types orange, bleu clair et vert) des populations ardennaises en général que l'on trouve aussi dans la haute Lesse et la Lhomme. Ces caractéristiques correspondent notamment à un niveau de bonne diversité génétique (3 types présents) qui n'apparaît pas, par exemple, dans certaines populations artificiellement reconstituées par des repeuplements en Flandre où l'on trouve parfois (bassins de la Dendre et de la Senne) une homogénéité génétique totale (100 % type orange ou rouge).

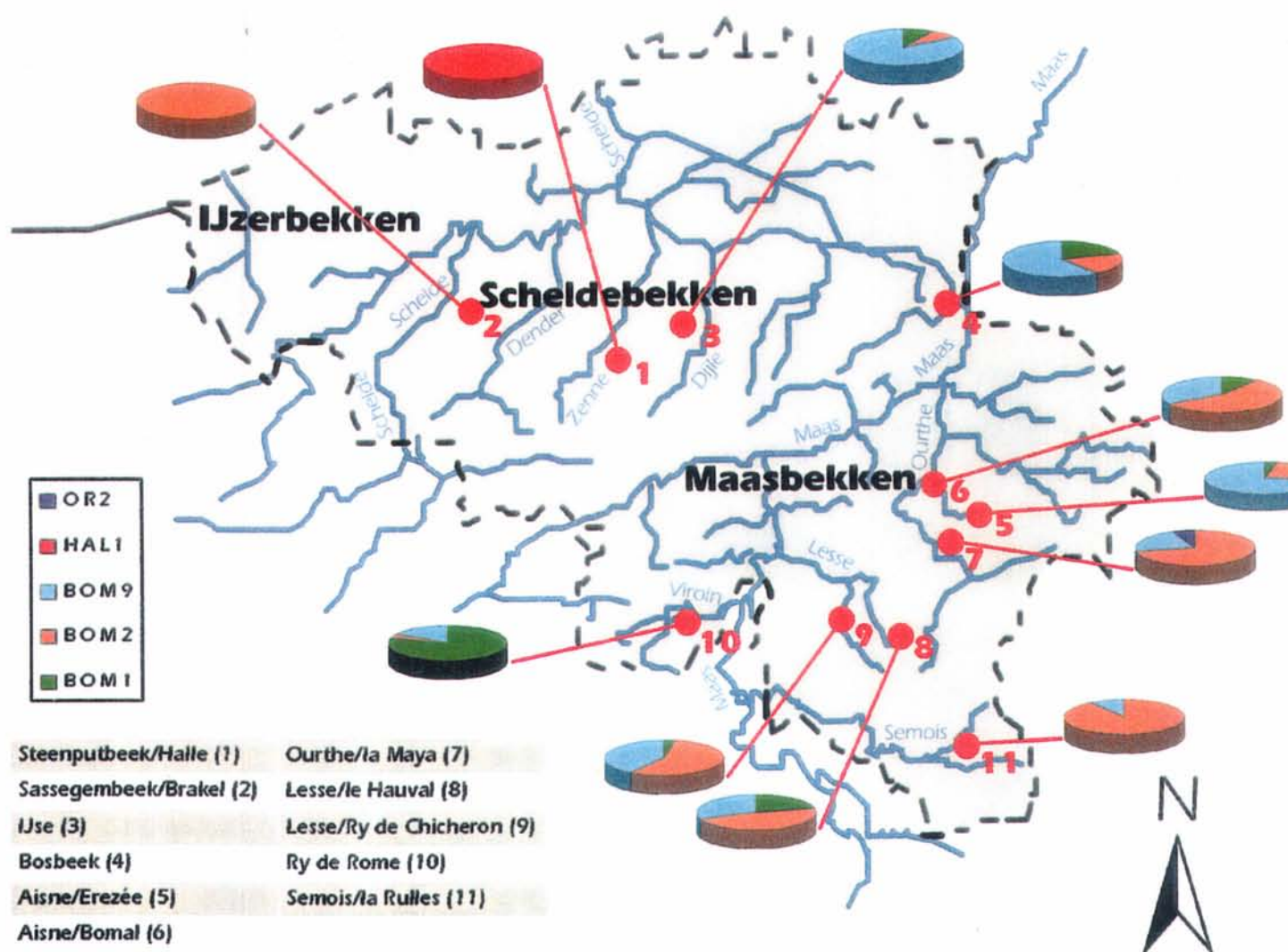


Figure 3/1. Structure génétique de quelques populations de truites de rivière en Belgique d'après l'étude de Jan Pinceel (2000) de la KUL.

Par ailleurs, l'analyse des caractéristiques génétiques des populations de truite dans trois stations du bassin de l'Ourthe (deux dans l'Aisne et une dans la Maya, petit affluent de l'Ourthe près de Laroche) laisse apparaître des différences marquées entre les différentes stations-populations à l'intérieur du même bassin (Ourthe) ou sous-bassin (Aisne). Cela pourrait signifier, chose largement connue chez la truite commune, que chaque affluent de l'Ourthe ou chaque partie d'affluent ou de l'Ourthe elle-même pourrait abriter une population de truite génétiquement originale qui constituerait une Unité de gestion nécessitant d'être préservée d'apports de poissons de repeuplement issus de pisciculture.

3.3. DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Les résultats présentés dans l'étude de Pinceel sont très intéressants et utiles pour la gestion mais tout à fait préliminaires. Dès lors, l'existence possible en Wallonie d'ensembles géographiques (liés à des sous-bassins ou à des parties de cours d'eau) de truites génétiquement différenciées doit absolument être vérifiée par des études complémentaires portant sur un plus grand nombre de populations.

Par ailleurs, la signification biologique de tels ensembles doit être analysée à la lumière de ce que l'on connaît de la mobilité et des migrations des truites. Sur ce plan, les études du LDPA révèlent :

- i) une très grande mobilité des truites à l'intérieur d'un même bassin comme l'Aisne, certaines truites résidentes dans la basse Aisne étant capables de remonter se reproduire très haut dans l'Aisne même et dans ses affluents (migration sur plus de 20 km) (voir Ovidio, 1999);
- ii) une remontée des truites de l'Ourthe dans les affluents tels que l'Aisne et une connexion, via le cours principal de l'Ourthe, entre les populations de petits affluents relativement proches comme la Lambrée et l'Aisne (voir Philippart *et al.*, 1999);
- iii) la présence dans le bassin de l'Ourthe de grandes truites migratrices qui remontent de la mer - estuaire aux Pays-bas, de la Meuse ou de la basse Ourthe et qui viennent se reproduire dans le domaine géographique (notamment des affluents comme l'Aisne) de populations de truites relativement plus sédentaires.

Tous ces mouvements migratoires dans le bassin de l'Ourthe devraient normalement contribuer à un mélange génétique qui tendrait à favoriser une certaine homogénéité génétique. Mais l'intensité d'un tel effet d'homogénéisation génétique est directement dépendant du nombre de grandes truites migratrices concernées (probablement peu nombreuses) par rapport au nombre de poissons résidents (très nombreux). De plus, il est probable que ces grandes truites migratrices qui remontent l'Ourthe n'atteignent pas les parties moyennes et amont des affluents de l'Ourthe et leurs affluents. Vu leur grande taille (> 50 cm), ces truites seraient capables de se reproduire dans l'Ourthe même, contribuant peut-être à former dans l'Ourthe une population génétiquement originale qui reste néanmoins à identifier et à caractériser.

3.4. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Ovidio, M., 1999. Cycle annuel d'activité de la truite commune (*Salmo trutta* L.) adulte : étude par radio-pistage dans un cours d'eau de l'Ardenne belge. *Bulletin français de la Pêche et de la pisciculture*, 352 : 01-18.

Philippart, J.C., M. Ovidio, D. Parkinson, G. Rimbaud, 1999. Etude du comportement de poissons migrants en aval d'obstacles physiques qui doivent être équipés d'ouvrages de franchissement ou qui sont soumis à des réductions de débit. Rapport d'études au Fonds piscicole de la Région wallonne. Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture de l'Université de Liège, 89 pages + annexes (décembre 1999).

Pinceel, J., 2000. Een populatiegenetische studie van de beekforel (*Salmo trutta* m. *fario*) in België, gebaseerd op variatie binnen de mitochondriale controle-regio ; conservatiebiologie aspecten. Mémoire de licence en Biologie animale, KUL, 109 pages.

4. CARACTERISATION GENETIQUE DES OMBRES DANS L'OURTHE

Depuis la fin des années 1970, le LDPA-ULg s'est engagé dans l'étude à long terme de l'écologie des populations de l'ombre commun (*Thymallus thymallus*) dans les rivières du bassin de la Meuse et spécialement dans l'Ourthe et ses affluents (Aisne, Néblon). Les principaux thèmes abordés sont la répartition géographique et le statut démographique de l'espèce (Philippart et Vranken, 1983), différents aspects de la dynamique de population dans l'Aisne (D'Husltère et Philippart, 1982; Philippart, 1989 ; Parkinson *et al.*, 1999 b ; Parkinson et Philippart, 2000) ainsi que la biologie des migrations de reproduction (Parkinson *et al.*, 1999 a; Philippart, recherches en cours).

Afin de compléter cette importante masse d'informations sur l'écologie de l'ombre commun dans le bassin de l'Ourthe, nous avons aussi voulu obtenir une caractérisation génétique préliminaire d'une population de cette rivière. Cela a été possible grâce à la collaboration de l'équipe du Dr. H. Persat de l'Université de Lyon I à qui nous avons confié l'analyse génétique d'un échantillon de 29 ombres communs de 20-30 cm récoltés par pêche à l'électricité dans l'Ourthe liégeoise à Comblain - la - Tour en octobre 1996.

Ce rapport de recherches, très technique - mais c'est un passage obligé en cette matière, présente les résultats de cette analyse génétique qui permet de situer la population de l'Ourthe parmi les autres populations européennes d'ombre commun déjà étudiées par l'équipe de Lyon 1.

En plus de son intérêt fondamental pour la connaissance de la phylogéographie de l'ombre commun en Europe, cette étude apporte aussi des informations essentielles pour la conservation durable de l'espèce en Wallonie (le plus grand domaine de l'espèce pour l'ensemble du bassin de la Meuse), notamment par rapport aux problèmes soulevés par le soutien ou la restauration de populations au moyen de poissons produits en pisciculture localement ou à l'étranger ou même transférés à partir d'autres populations (translocation).

Références citées

D'Husltère, D. et J.C. Philippart, 1982. Observation sur le comportement d'éclosion et de post - éclosion chez l'ombre commun, *Thymallus thymallus* L. *Cahiers d'éthologie appliquée*, 2(1) 63-80.

Parkinson, D., J. C. Philippart et E. Baras, 1999 (a). A preliminary investigation of spawning migrations of grayling *Thymallus thymallus* (L.) in a small stream as determined by radio-tracking. *Journal of Fish Biology*, 55 : 172-182.

Parkinson, D., F. Petit, G. Perpinien et J.C. Philippart, 1999 (b) . Habitats de reproduction des poissons et processus géomorphologiques dans les rivières à fond caillouteux : Essai de synthèse et applications à quelques rivières du bassin de la Meuse. *Bulletin de la Société géographique de Liège*, 36 : 31 -52.

Philippart, J.C., 1989. Ecologie des populations de poissons et caractéristiques physiques et chimiques des rivières dans le bassin de la Meuse belge. *Bulletin de la société géographique de Liège*, 25 : 175-198.

Philippart, J.C. et M. Vranken , 1983. Atlas des poissons de Wallonie . Distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation . *Cah. Ethol. appl.*, 3 (supl.1-2): 395 pages.

L'ombre commun (*Thymallus thymallus*) est un salmonidé à haute valeur halieutique. Très exigeant quant à la qualité de l'habitat, il a été menacé depuis la fin du XIXème siècle par les pollutions ainsi que par l'aménagement de cours d'eau. La gestion moderne du patrimoine naturel se doit de respecter, en complément de l'essentielle préservation de la qualité des habitats, le principe écologique d'une conservation de la diversité génétique. C'est pourquoi, au delà de la notion globale d'espèce, l'échelon populationnel est en voie de devenir une préoccupation majeure dans les politiques de protection et de gestion de la biodiversité.

Le but de la présente étude est l'examen génétique, par utilisation de la technique d'électrophorèse des protéines, d'un échantillonnage d'ombres communs provenant de l'Ourthe (affluent de la Meuse), et sa comparaison à des populations de référence caractéristiques de bassins voisins (Rhin, Rhône, Danube).

Problématique générale

Les études sur l'identification génétique des populations se sont multipliées ces dernières années, notamment chez les salmonidés, avec des objectifs variés allant de la recherche fondamentale aux applications en matière de gestion des stocks et de biologie de la conservation.

La plupart des recherches sur les salmonidés se sont confrontées au problème de la contamination génétique des populations locales par les rempoissonnements. Ces observations ont souligné le problème de la préservation de la diversité génétique parmi les populations sauvages face aux opérations de renforcement de la productivité des rivières par alevinages. Par ailleurs, elles ont posé la question des possibilités réelles de conserver en pisciculture des souches sauvages sans en altérer les caractéristiques génétiques.

Le cas de l'Ombre commun

L'ombre commun est un salmonidé d'eau vive à répartition beaucoup plus restreinte que la truite. Il n'existe que dans les grandes rivières fraîches à courant vif ("zone à ombre") de l'Europe moyenne ainsi que dans quelques lacs. Cette spécialisation rend l'espèce particulièrement vulnérable aux altérations du milieu.

En Belgique, l'espèce est présente uniquement dans le bassin de la Meuse, en particulier dans l'Ourthe et l'Amblève. Bien que présente dans le bassin du Rhin dans de nombreux pays, la zone de méandrage que décrit ce fleuve en Belgique n'offre pas à l'ombre commun un habitat adéquat. Parallèlement, dans toute l'Europe occidentale, l'aire de distribution de l'ombre commun tend à se réduire sous l'effet conjoint de l'aménagement des cours d'eau et de la pollution.

La réduction de l'aire de répartition de l'espèce, accompagnée dans de nombreuses régions de repeuplements visant à ralentir sa disparition, sont susceptibles de modifier les caractéristiques génétiques des souches locales de différentes façons. D'une part, l'isolement et la diminution de la taille efficace des populations autochtones provoque une perte de la diversité génétique au niveau local. D'autre part, l'introduction de pools géniques allochtones entraîne une modification des caractéristiques génétiques des populations. Ces introductions provoquent secondairement un accroissement local et artificiel de la variabilité génétique qui est synonyme d'une homogénéisation des populations entre elles et donc d'une diminution de la diversité totale inter-bassin.

Une telle réduction de la variabilité globale peut avoir des conséquences sur l'adaptabilité et donc la survie de l'espèce dans certains milieux.

Matériel et méthode

Choix méthodologique

La prise en considération des dimensions populationnelles des espèces, autrefois limitée à l'approche morphométrique, s'est développée ces dernières décennies grâce à la démocratisation des techniques d'analyses biochimiques (Allendorf et Phelps, 1981; Pasteur *et al.* 1987), puis moléculaires (Avisé *et al.*, 1987; Hillis et Moritz, 1990).

Parmi les techniques et cibles biologiques désormais disponibles offrant chacune ses résultats propres (pas forcément concordants avec ceux issus des autres approches [Ferguson *et al.*, 1991]), l'électrophorèse des protéines et l'étude de l'ADN mitochondrial par séquençage ou par RFLP sont actuellement les deux méthodes les plus utilisées. La première l'est en raison de sa facilité de mise en oeuvre et de son coût réduit, la seconde pour sa plus grande finesse.

D'après les travaux de Guyomard (1981) et de Barbat-Leterrier (1988), dans les souches d'élevage la variabilité de l'ADN mitochondrial à transmission clonale est perdue beaucoup plus rapidement que celle des protéines. De plus, l'électrophorèse des protéines permet d'étudier simultanément plusieurs gènes d'un même individu à la fois. Aussi, lorsque une espèce offre une variabilité protéique suffisante, il est plus simple et plus économique d'utiliser l'électrophorèse des protéines (Bernachez et Dodson, 1990).

En ce qui concerne l'ombre commun, l'approche enzymatique a déjà fait ses preuves tant dans notre laboratoire (Bouvet *et al.* 1990, 1992, Persat et Eppe 1997), qu'à l'extérieur. La technique employée dans notre laboratoire, l'électrophorèse des protéines enzymatiques sur gel horizontal d'amidon, s'inspire de celle développée sur la truite au laboratoire de génétique de l'Université de Montpellier II (Pasteur *et al.*, 1987).

Descriptif des références génétiques utilisées

Afin de les expliciter, les caractéristiques génétiques de la population de l'Ourthe sont intégrées dans le cadre de nos connaissances génétiques de l'ombre européen. Des comparaisons sont réalisées avec des populations de bassins français, suisses et autrichiens du Rhône, du Rhin et du Danube. Les 6 échantillons ajoutés à l'analyse en tant que "références" ont été choisis pour leur représentativité d'un stock cohérent (population sauvage assez homogène). Ce sont toutes des populations naturelles considérées comme typiques de leurs bassins d'appartenance (la Loue pour le Rhône, la Möll pour le Danube, le Haut Rhin, l'Orbe, l'Aar et la Moselle pour le Rhin).

Résultats

Systèmes enzymatiques étudiés

Suite aux manipulations de laboratoire, nous n'avons conservé pour les analyses statistiques, que les systèmes enzymatiques et locus offrant une lecture claire et donc une information fiable.

Dans l'échantillonnage d'ombres de l'Ourthe, 13 locus n'ont pas présenté de variabilité génétique (monomorphes), et seulement 3 locus se sont avérés polymorphes : *G3pdh-2**, *Pgdh-2** et *Pgm-1** (Tableau 1). Le fort taux d'hétérozygotie observé (0,106) est comparable à celui des populations rhénanes de référence et souligne l'importance de la taille efficace de la population. Quant au taux de polymorphisme, 2 fois à 2 fois et demi inférieur à ceux de ces mêmes populations de référence, il semble indiquer un relatif isolement de la population de l'Ourthe comparativement aux populations rhénanes regroupées en une super-population assez homogène.

Parmi les systèmes enzymatiques monomorphes, 7 ne montrent aucune variabilité sur l'ensemble des populations : *Aco-1**, *Gpi-2**, *Ldh-3**, *Mdh-1**, *Mdhp-1**, *Sod** et *Xdh**. Les 6 autres locus, fixés pour l'échantillon de l'Ourthe, présentent une certaine variabilité à l'échelle de l'ensemble des populations déjà inventoriées : *Aco-2**, *Ck-1**, *Gpi-1** et 3*, *Ldh-1** et *Pgm-2** (Tableau 1).

A noter que chaque locus polymorphe conservé dans l'analyse n'a montré au maximum, sur l'ensemble des populations et des individus de l'échantillon, que 2 variants alléliques différents. Le variant "commun" est nommé "(100)". L'éventuel second variant est nommé en fonction de sa vitesses relative de migration par rapport à l'allèle commun, "lent"

Enzyme-locus	Polym.	Tissu	Tampon	Nom	Code
<i>Aat*</i>	<i>p</i>	m/f	TPO4	Aspartate aminotransferase	2.6.1.1
<i>Aco-1*</i>	<i>100</i>	m	MC2	Aconitase	4.2.1.3
<i>Aco-2*</i>	<i>85, 100</i>	f	MC2	"	
<i>Ck-1*</i>	<i>100, 107</i>	m	TCB	Creatine kinase	2.7.3.2
<i>Est*</i>	<i>p</i>	m/f	TPO4	Esterase	3.1.1.1
<i>G3pdh-2*</i>	<i>0, 100</i>	m	TPO4	Glycerol-3-phosphate dehydrogenase	1.1.1.8
<i>Gpi-1*</i>	<i>100, 115</i>	m	TCB	Glucose-6-phosphate isomerase	5.3.1.9
<i>Gpi-2*</i>	<i>100</i>	m	TCB	"	
<i>Gpi-3*</i>	<i>100, 105</i>	m	TCB	"	
<i>Idh*</i>	<i>p</i>	m	TPO4	Isocitrate dehydrogenase (NADP+)	1.1.1.42
<i>Ldh-1*</i>	<i>0, 100</i>	m	TPO4	L-Lactate dehydrogenase	1.1.1.27
<i>Ldh-3*</i>	<i>90, 100</i>	m	TPO4	"	
<i>Mdh-1*</i>	<i>100</i>	m	TPO4	Malate dehydrogenase	1.1.1.37
<i>Mdh-2*</i>	<i>p</i>	f	MC2	"	
<i>Mdhp-1*</i>	<i>100</i>	m	TPO4	Malic enzyme (NADP+)	1.1.1.40
<i>Mpi</i>	<i>p</i>	f	TPO4	Mannose-6-phosphate isomerase	5.3.1.8
<i>Pgdh-2*</i>	<i>100, 112</i>	m	TPO4	Phosphogluconase dehydrogenase	1.1.1.44
<i>Pgm-1*</i>	<i>75, 100</i>	m	TCB	Phosphoglucomutase	5.4.2.2
<i>Pgm-2*</i>	<i>100, 115</i>	m	TCB	"	
<i>Sod*</i>	<i>100</i>	f	TPO4	Superoxide dismutase	1.15.1.1
<i>Xdh*</i>	<i>100</i>	f	TPO4	Xanthine dehydrogenase	1.1.1.204

Tissu : m = muscle, f = foie

Polymorphisme :

locus monomorphe (100), polymorphe (100 et autre allèle), polymorphe non fiable (p)

Tableau 1 : Liste des systèmes enzymatiques inventoriés.

ou “ rapide ”, et répertorié grâce à un indice proportionnel à cette vitesse (*Tableau 1*). L'allèle commun “ (100) ” est défini comme l'allèle majoritaire dans la plupart des populations, soit, dans le cas présent et pour permettre une comparaison aisée avec les données préexistantes, l'allèle qui a été défini comme majoritaire dans les études précédentes sur l'ombre commun.

Cinq locus supplémentaires n'ont pas permis une lecture fiable du génotype de chaque individu et n'ont donc pas été exploités dans l'analyse : *Aar**, *Est**, *Idh**, *Mdh-2** et *Mpi**.

Spécificités alléliques

Globalement, la population de l'Ourthe présente des caractéristiques génétiques proches de celles des populations rhénanes (*Tableau 2*). Deux locus montrent la fixation d'allèles typiquement “ atlantiques ”, *CK-1(107)** et *Ldh-1(0)**, généralement fixés dans les populations du Rhin et largement minoritaires voire absents dans celles du Rhône et du Danube. De plus, les 3 locus polymorphes, *G3pdh-2**, *Pgdh-2** et *Pgm-1** (*Tableau 3*), contribuent à la ressemblance en présentant de forts taux d'hétérozygotie tant dans les populations rhénanes que dans l'Ourthe.

Selon ces critères, la Loue et la Möll, et plus généralement les populations inventoriées à ce jour et considérées comme typiques des bassins du Rhône et du Danube, sont distantes de l'Ourthe du fait de variabilités intra-populations plus faibles (absence totale de variabilité pour la Loue), d'allèles plus souvent fixés (*Pgdh-2** et *Pgm-1**), et mêmes de fixations d'allèles absents de l'Ourthe (*Ck-1(100)** et *Ldh-1(100)**).

Analyse multivariée

Les données génétiques sont traitées et interprétées grâce à une analyse multivariée de type AFC (Analyse Factorielle des Correspondances) qui permet de considérer l'ensemble des génotypes de tous les individus dans une vue générale unique. Elle permet de rapporter les résultats de l'analyse possédant autant de dimensions que de variantes étudiées (présence/absence des allèles rencontrés sur les 9 loci polymorphes) à des représentations graphiques planes. Les individus et populations peuvent, de ce fait, être positionnés sur des cartes factorielles suivant des facteurs optimisés pour décrire au maximum la variabilité (inter)individuelle rencontrée.

La carte de l'AFC, obtenue après analyse des données Ourthe-populations de référence (*Figure 1*), montre sur le premier facteur (qui représente 46% de l'inertie du nuage de points, c'est-à-dire de la variabilité allélique exprimée parmi l'ensemble des individus), une nette discrimination de la Möll et de la Loue par rapport à un groupe rhénan dans lequel s'inscrit

Bassin	(Pays)	Rivière	Locus Allèle	Ck-1*	G3pdh-2*	Ldh-1*	Pgdh-2*	Gpi-1*	Gpi-3*	Pgm-1*	Pgm-2*	Aco-2*
			effectif	100	107	0	100	0	100	75	100	85
Meuse	(Belgique)	Ourthe	29	0	58	43	15	58	0	28	30	0
Rhin	(Suisse)	Orbe	12	0	24	24	0	22	2	11	13	0
"	"	Thoune	16	0	32	22	10	29	4	13	19	0
"	"	Schaffhouse	30	0	60	24	36	55	5	24	36	1
(France)		Moselle	27	1	53			51	3	49	5	6
Rhône	(France)	Loue	19	38	0			0	38	0	38	0
Danube	(Autriche)	Möll	23	46	0			0	46	0	46	8

Tableau 2 : Fréquences alléliques absolues pour les ombres communes de l'Ourthe et des populations de référence.

Ombres de l'Ourthe	Individus	Locus Allèle	Ck-1*	G3pdh-2*	Ldh-1*	Pgdh-2*	Gpi-1*	Gpi-3*	Pgm-1*	Pgm-2*	Aco-2*
		effectif	100	107	0	100	0	100	75	100	85
B29		1	0	2	0	2	0	2	0	1	0
B9, 18, 26		3	0	2	1	2	0	2	0	1	0
B19, 20		2	0	2	1	2	0	2	0	2	0
B8, 11		2	0	2	1	2	0	2	0	0	2
B2, 6, 7, 27		4	0	2	1	2	0	2	0	1	0
B14, 21		2	0	2	1	2	0	2	0	2	0
B1, 10, 12, 25, 28		5	0	2	2	0	0	2	0	1	0
B3, 4		2	0	2	2	0	0	2	0	0	2
B5, 15, 16, 17, 22		5	0	2	2	0	0	2	0	1	0
B23		1	0	2	2	0	0	2	0	1	0
B24		1	0	2	2	0	0	2	0	0	2
B13		1	0	2	2	0	0	2	0	1	0

Tableau 3 : Détail des génotypes individuels des ombres de l'Ourthe pour les locus généralement polymorphes chez l'ombre commun.
(Certains génotypes sont communs à plusieurs spécimens)

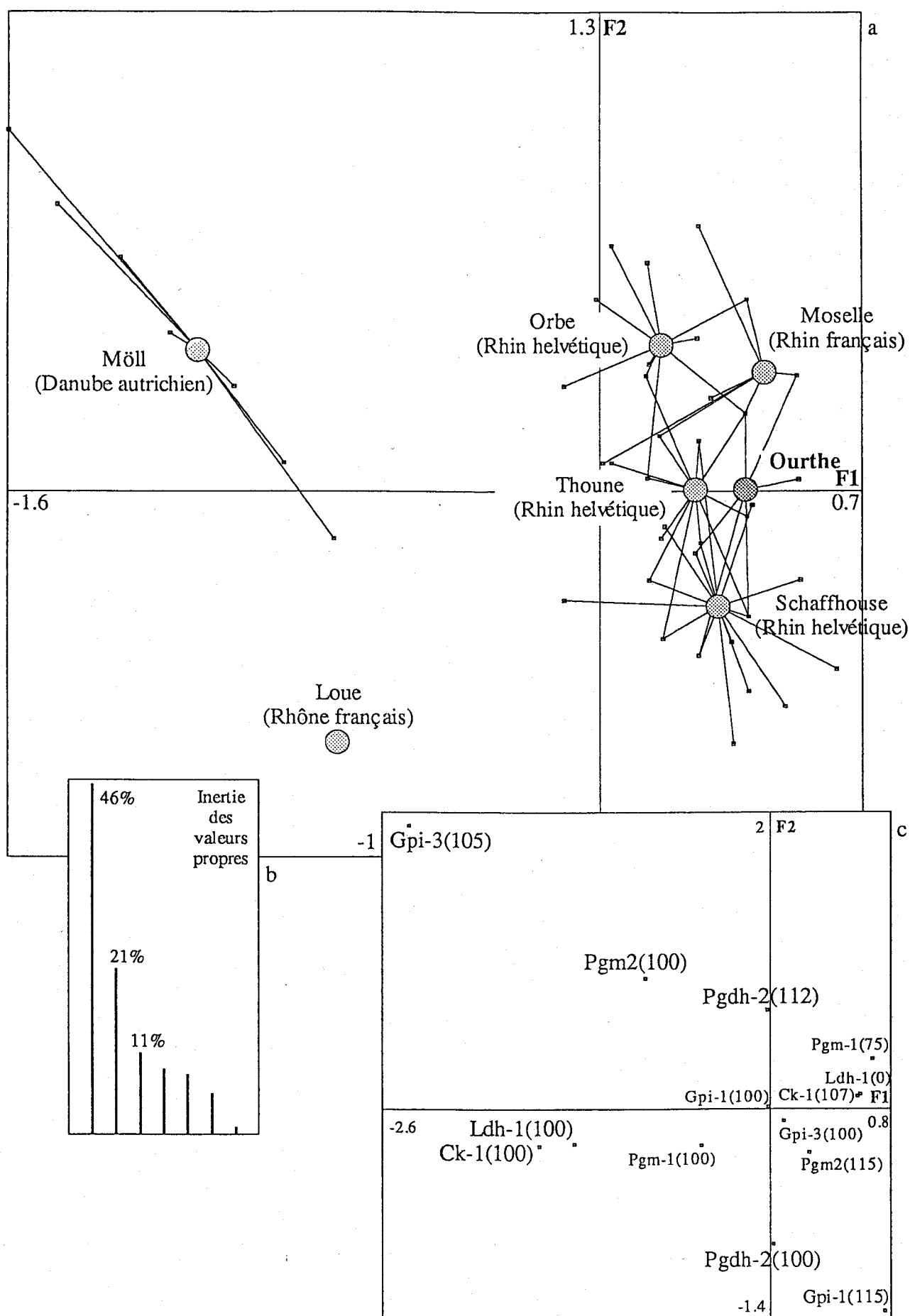


Figure 1 : Analyse Factorielle des Correspondances avec :

- positionnement dans le plan des individus de l'Ourthe par rapport à ceux de populations de référence ^a,
- part de la variabilité représentée par chacun des facteurs de l'analyse ^b,
- contribution des allèles à la discrimination ^c.

Distances	Möll	Loue	Moselle	Schaffh	Thoune	Orbe
Ourthe	0.323↑	0.259	0.027	0.030	0.004↑	0.044
Orbe	0.213	0.335	0.045	0.086	0.026	
Thoune	0.266	0.220	0.040	0.017		
Schaffh	0.362	0.194↑	0.099			
Moselle	0.334	0.373				
Loue	0.160↑					

↑↑ Distance min. et max. à la population de l'Ourthe

↑ Distance max. intra-bassin rhénan

↑ Distance min. inter-bassin

Tableau 4 : Tableau des distances de Nei (1978) obtenues à partir du tableau des génotypes individuels,

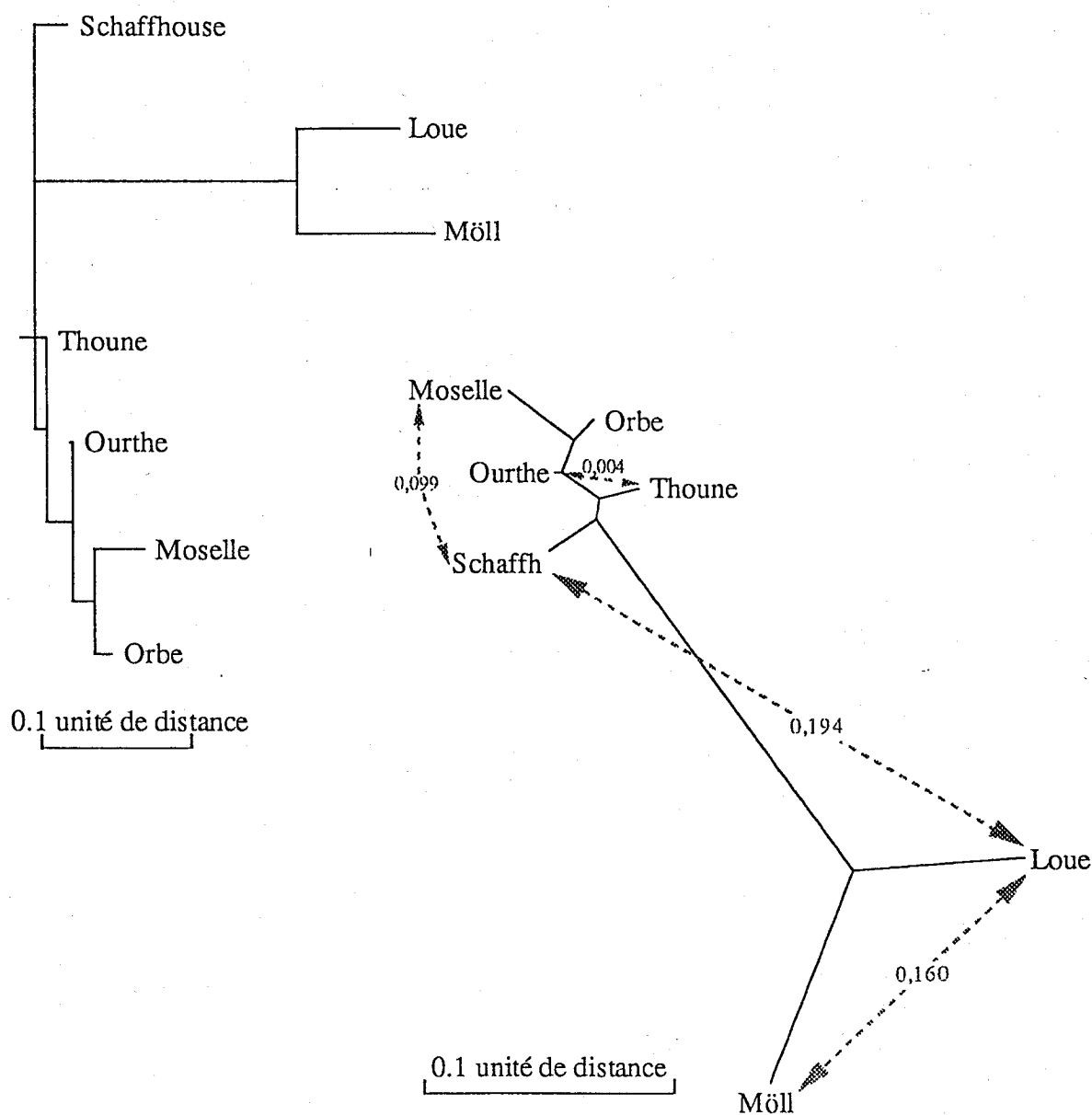


Figure 2 : Deux cladogrammes, ou représentations graphiques des distances de Nei de la Figure 2 (hiérarchisées par "neighbor-joining") plaçant la population de l'Ourthe parmi des populations de référence.

pleinement la population de l'Ourthe. Le second facteur (21% de l'inertie) discrimine d'une part la Möll de la Loue, et d'autre part les populations rhénanes entre elles.

Cette discrimination des populations rhénanes par le second facteur est liée essentiellement à la variabilité observée sur les locus *Pgm-2** et surtout *Pgdh-2** (*Figure 1*). Selon ce second facteur, la population de l'Ourthe comme celle de Thoune, occupe une position centrale dans le groupe rhéan.

Distances génétiques et analyse phylogéographique

A partir du tableau des génotypes totaux (9 loci polymorphes plus 7 monomorphes) peuvent être estimées des distances génétiques entre les populations (*Tableau 4*). Là encore, le bassin rhéan associé à l'Ourthe montre une assez forte cohérence avec des distances de Nei (1978) inférieures à 0,1 (une distance de 0,1 signifie qu'il y a eu en moyenne 10 remplacements d'allèles sur 100 locus depuis la divergence des deux lignées considérées à partir de leur ancêtre commun). Comparativement, la Loue et la Möll sont distantes entre elles de 0,16 et la distance minimale entre l'une d'elles et une population du Rhin excède 0,19 (Loue-Schaffhouse).

A l'intérieur du groupe rhéan (Ourthe compris), la distance minimale observée l'est entre la population de l'Ourthe et celle de Thoune (0,004) alors que les autres populations rhénanes sont distantes de l'Ourthe d'environ 0,030 à 0,040 (soit près de 3 fois moins que la distance Schaffhouse-Moselle et 4 à 6 fois moins que celle estimée entre Schaffhouse et Loue).

La construction sur la base de ces distances d'un arbre phylogénétique appelé cladogramme permet d'estimer les relations phylogéographiques existant entre les diverses populations. Après ordination hiérarchique des populations suivant un "neighbor-joining", elle permet une représentation graphique plane des distances génétiques qui les séparent.

Le cladogramme obtenu (*Figure 2*), dont les branches ont des longueurs proportionnelles aux distances existant entre les populations, résume clairement la parenté génétique qui apparaît entre la population de l'Ourthe et celles du bassin voisin, celui du Rhin.

CONCLUSIONS

Globalement, la population d'ombres communs de l'Ourthe présente des caractéristiques génétiques (allozymiques) qui l'intègrent totalement dans le groupe de populations rhénanes de référence.

Ce constat est tout à fait logique au plan de la biologie fondamentale. Avec la géographie actuelle, le Rhin et la Meuse présentent des cours parallèles sur la fin de leur parcours et leurs estuaires sont interconnectés, mais ce résultat génétique reflète plutôt le fait que ces deux fleuves partagent une longue histoire commune depuis le début du Miocène jusqu'aux dernières glaciations (Gibbard, 1988).

Ce résultat sous-entend aussi que la population de l'Ourthe ne semble pas avoir subi de contamination génétique par l'introduction de souches allochtones, si ce n'est éventuellement par des souches rhénanes (qu'on ne peut distinguer par les allozymes), mais dans ce dernier cas on ne saurait utiliser le terme de "contamination" avec ce type de paramètre génétique. Sur ce plan, il est établi que l'Ourthe a été naguère (années 1960-1970) repeuplée avec des ombres acquis dans une pisciculture de la Forêt Noire en Allemagne.

Une approche complémentaire de type séquençage d'ADN (comme réalisé par J. Pinceel dans son étude sur la truite commune) pourrait fournir plus de précisions sur les détails de la phylogéographie (l'histoire de l'évolution de l'espèce dans son aire de répartition géographique) de l'ombre commun à l'intérieur du bassin rhénan et des bassins voisins, et sur l'existence d'éventuelles entités locales trop peu différentes pour être repérées par l'approche allozymique.

Au plan de la gestion, cette étude préliminaire a une implication claire. Comme la population d'ombres de l'Ourthe ne présente pas d'éléments de structure génétique anormale reflétant une introduction de poissons provenant de bassins hydrographiques (Rhône, Danube) autres que le bassin Rhin-Meuse, cette situation doit impérativement être maintenue. Si des repeuplements doivent être organisés, ils doivent porter sur des poissons produits à partir de poissons sauvages ou captifs locaux et, en dernier recours, sur des poissons certifiés d'origine rhénane.

5. ETUDE DE LA QUALITE DE FRAYERES A OMBRE

Cette partie de l'étude a été réalisée par D. Parkinson au printemps 1999 dans le cours inférieur de l'Aisne entre Bomal et Aine (fig. 5/1). Elle a porté sur deux aspects importants de la biologie de la reproduction de l'ombre commun : i) un repérage et une caractérisation des frayères et ii) une évaluation de la qualité potentielle du substrat de ponte par implantation expérimentale dans le gravier d'incubateurs artificiels contenant des lots d'oeufs.

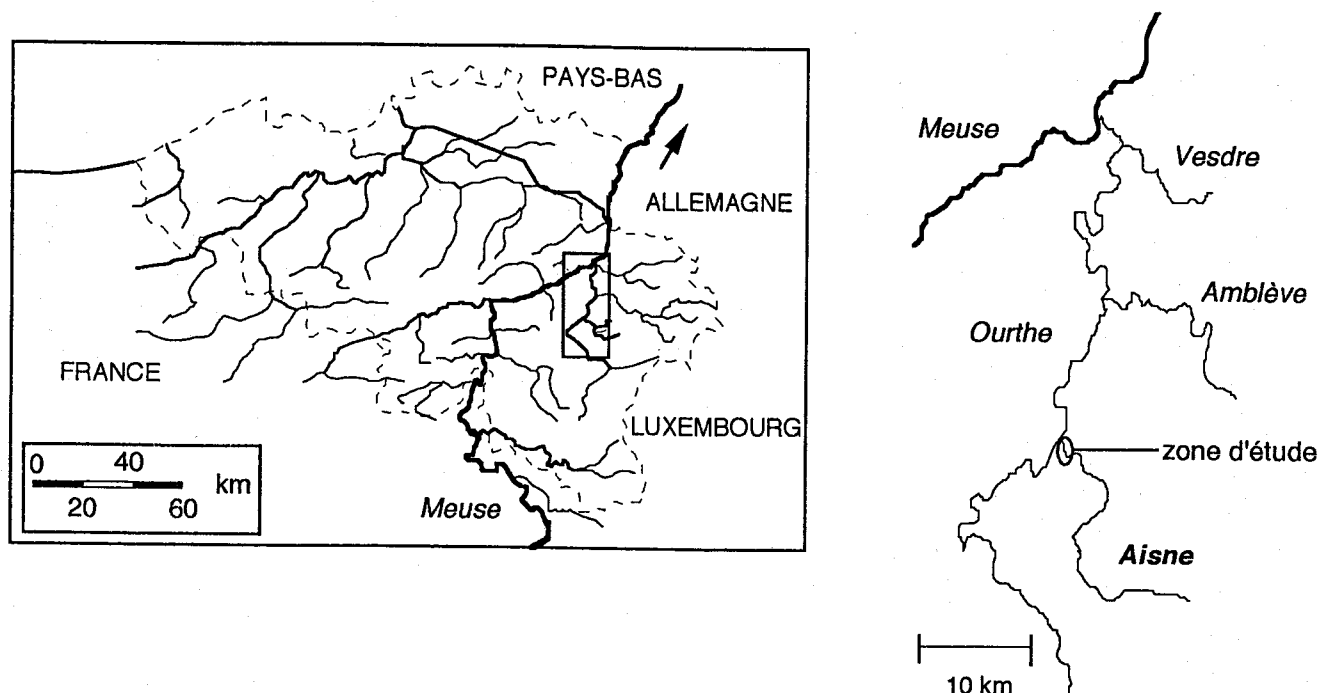


Figure 5/1. Situation géographique de la zone d'étude de la reproduction de l'ombre commun.

5.1. LOCALISATION ET CARACTERISATION DES FRAYERES

Pendant la période de frai du 26/03 au 09/04 1999, une prospection systématique de l'Aisne a été opérée dans un secteur compris entre l'amont du barrage de Bomal et l'aval du pont routier du village d'Aine. On a pu repérer 8 frayères à ombre importantes occupées par au moins 2 mâles territoriaux ainsi que plusieurs frayères plus petites occupées par un seul mâle. Des mesures de vitesse de courant et de profondeur ont été réalisées les jours de repérage sur 39 sites de ponte précis identifiés par l'observation d'actes de ponte et, plus souvent, par la présence de substrat remué. Les résultats sont les suivants :

- profondeur comprise entre 19 et 54 cm (moyenne : $33,8 \pm 8,1$);
- vitesse de courant sur le fond de 18 à 99 cm/s (moyenne : $54,4 \pm 18,1$);
- vitesse moyenne (à 0,4 x la profondeur) de 24 à 105 cm/s (moyenne : $56,9 \pm 18,7$).

La Planche 5/1 illustre l'aspect de deux frayères à ombre dans l'Aisne en avril 2000.

Les ombres ont utilisé des habitats très similaires d'une frayère à l'autre. Celles-ci étaient dans tous les cas associées à un dépôt caillouteux ou graveleux, soit un banc latéral de convexité pour les frayères de petite surface, soit un banc transversal formant un seuil.

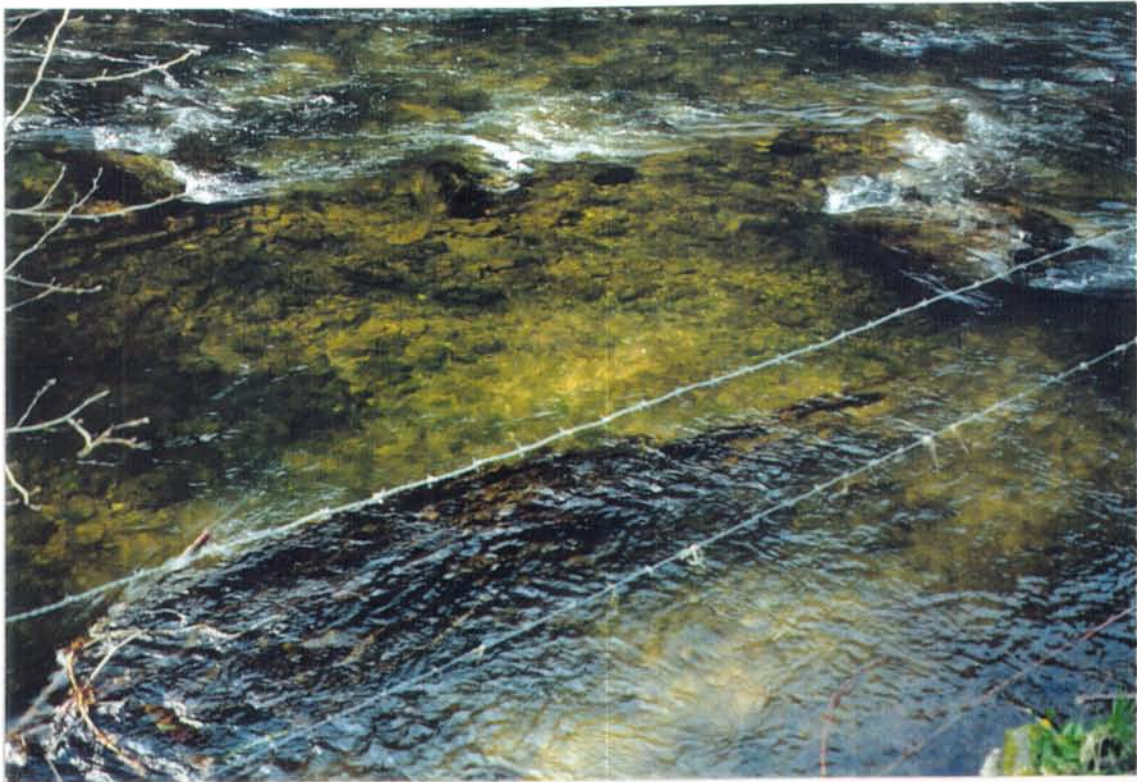


PLANCHE 5/1.

EXEMPLES DE FRAYERES A OMBRE DANS L' AISNE EN AVRIL 2000

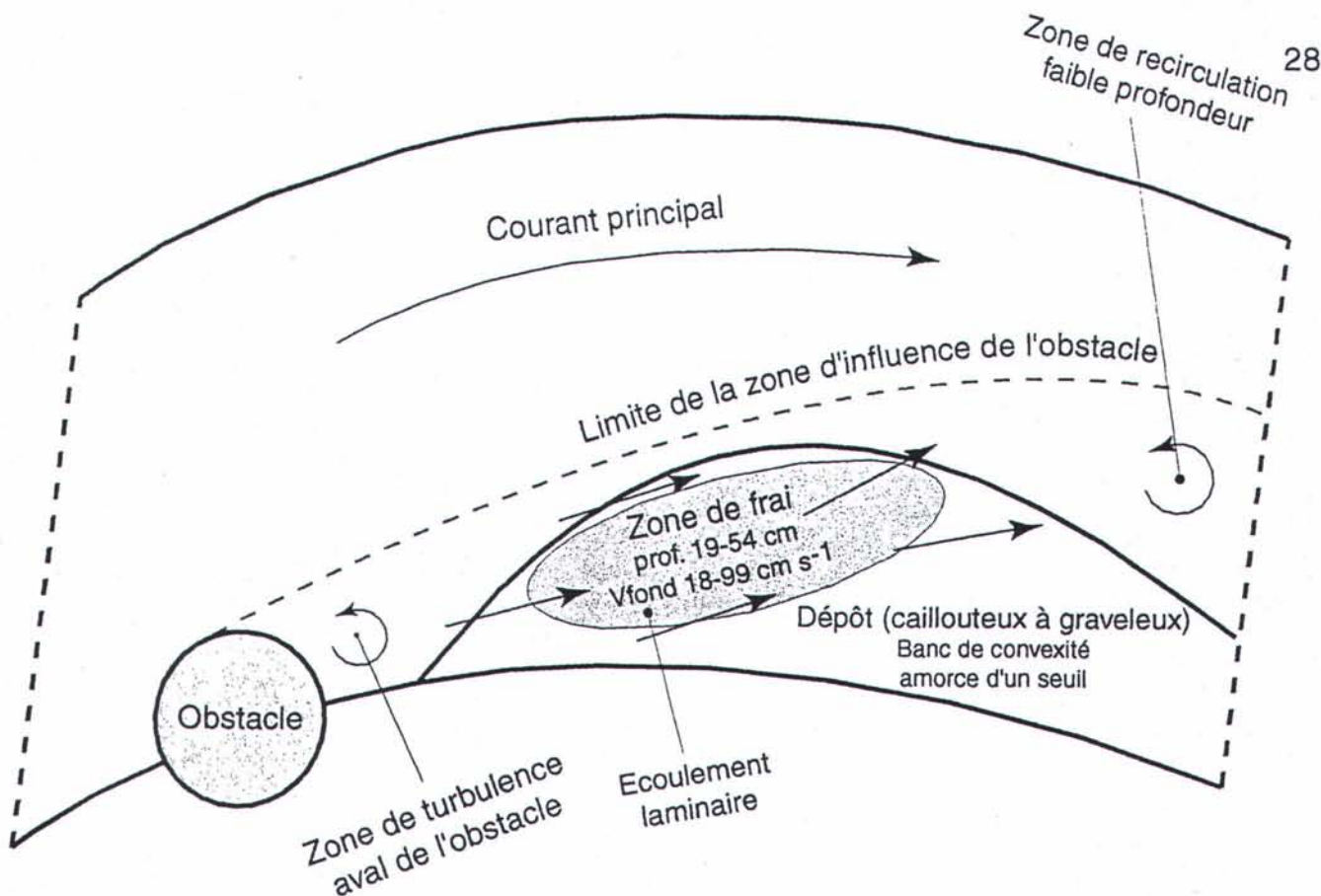


Figure 5/2. Mésohabitat typique d'une frayère à ombre dans l'Aisne. Les valeurs pour le microhabitat de ponte proviennent de mesures effectuées sur 39 sites de ponte en fin mars-début avril 1999.

Par rapport à l'écoulement, les épisodes de frai étaient toujours situés dans une zone d'écoulement laminaire (peu épais et non turbulent) située à l'aval d'une perturbation de l'écoulement par un obstacle (grosse pierre, souche, arbre rivulaire), zone bordée du côté de la rive par le calme peu profond situé dans la zone d'influence de l'obstacle et de l'autre côté par la zone plus profonde et d'écoulement rapide du courant médian principal (fig. 5/2).

La localisation des frayères utilisées par les ombres dans des mésohabitats de structure bien particulière (combinaison de l'écoulement, présence d'un obstacle sur la rive) permet de préciser les critères qui guident le choix du site de ponte par les poissons. Les territoires établis par les mâles correspondent non seulement à des conditions de vitesse de courant, de profondeur et de granulométrie du substrat précises à l'échelle du microhabitat, mais sont également situées dans une structure hydraulique et topographique bien particulière. La correspondance entre cette combinaison particulière de la topographie et de l'écoulement et la présence de dépôts de granulométrie compatible avec l'expression des comportements reproducteurs de l'ombre et développement des embryons n'est probablement pas fortuite. En effet, lors des crues responsables de la formation de ces dépôts, la présence d'un obstacle rivulaire délimiterait une zone moins courante, propice à la sédimentation des particules constituant la charge de fond. Il reste à savoir si le poisson, lors du choix de la frayère, est sensible à la structure de l'écoulement ou à la présence d'un substrat particulier. La présence d'une zone plus profonde et moins courante, associée à l'obstacle, interviendrait peut-être également dans le choix de la frayère, en fournissant une zone refuge occupée par les géniteurs en dehors des épisodes de frai.

5.2. QUALITE DES SUBSTRATS DE PONTE

L'ombre commun est un pondeur sous gravier, comme la truite commune et le saumon atlantique, dont il se différencie toutefois par la saisonnalité de sa ponte (en mars -avril quand la température de l'eau atteint environ 8°C), la durée plus courte (env. 3 semaines) de la période de vie sous gravier des embryons avant l'émergence et une fécondité plus élevée.

5.2.1. Méthodes d'étude

Afin d'identifier les facteurs environnementaux qui influencent la survie des embryons dans le gravier des frayères, des expériences furent entreprises dans l'Aisne en avril 1997 et 1999. Elles consistèrent à implanter dans le substrat de la rivière des incubateurs artificiels (fig. 5/3; Planches 5/2 et 5/3) contenant des lots de 200 oeufs juste fécondés obtenus par reproduction artificielle de géniteurs sauvages capturés dans l'échelle à poissons de Bomal (en 1999) ou provenant de la pisciculture du Service de la Pêche à Emptine (en 1997). Les incubateurs artificiels étaient implantés dans deux types de milieux : d'une part, des substrats potentiellement de bonne qualité situés à proximité de zones de ponte effectivement utilisées et d'autre part, des substrats manifestement inappropriés pour la ponte des ombres mais représentatifs de conditions environnementales marginales ou limites pour l'espèce.

La figure 5/4 montre les 6 sites d'implantation des incubateurs au printemps 1997 par rapport aux caractéristiques hydrauliques (profondeur, vitesse du courant) et sédimentologiques locales de l'Aisne

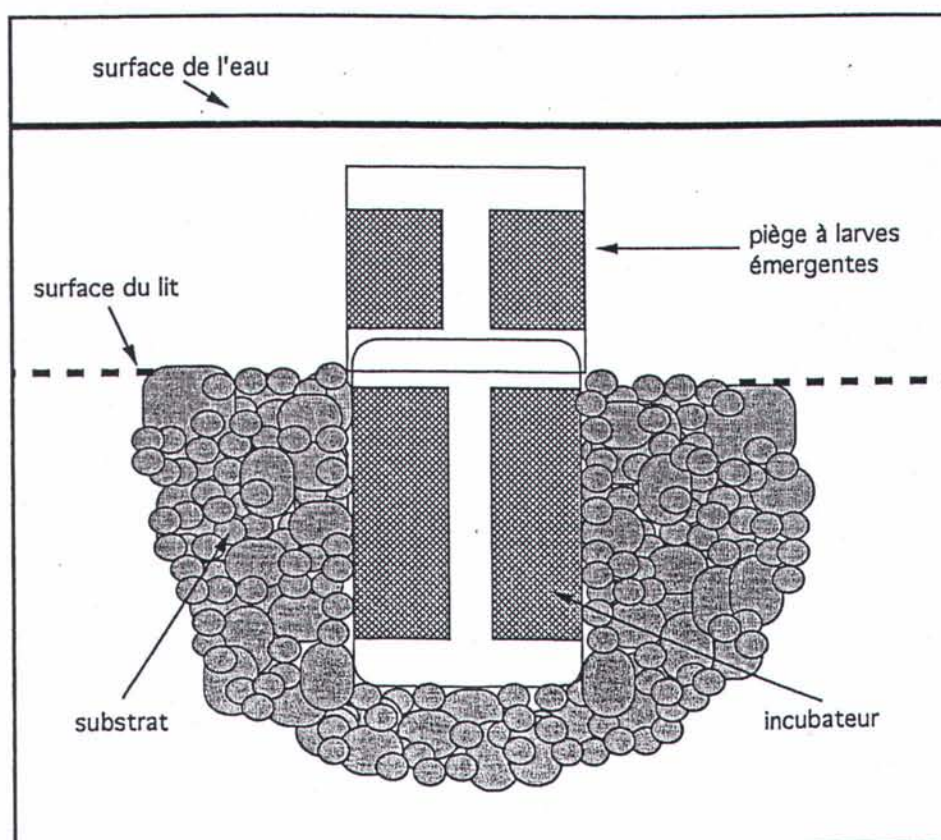


Figure 5/3. Schéma d'un incubateur et d'un piège à larves émergentes utilisés pour étudier la survie sous-gravier des oeufs de' ombre.

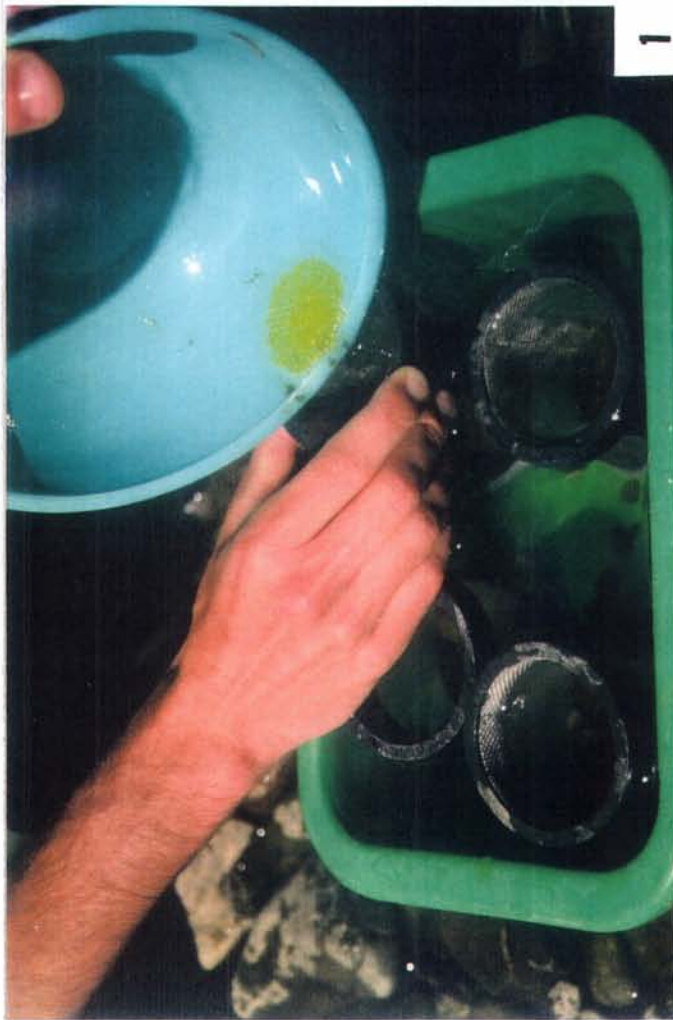


Photo 1. Oeufs d'ombre placés dans des incubateurs artificiels à implanter dans le gravier d'une frayère.

Photo 2. Incubateur artificiel -piège à émergence en place dans le substrat. Le couvercle est mis en position quelques jours avant l'émergence afin de retenir les jeunes. Le tuyau communicatif avec le tube réservoir d'eau interstitielle enfouis dans le gravier et sert à prélever à la seringue un échantillon.

Photo 3. Ouverture du dispositif -piège à émergence et récupération - comptage des juvéniles survivants.



PL. 5/2. INCUBATION EXPERIMENTALE **SOUS GRAVIER**

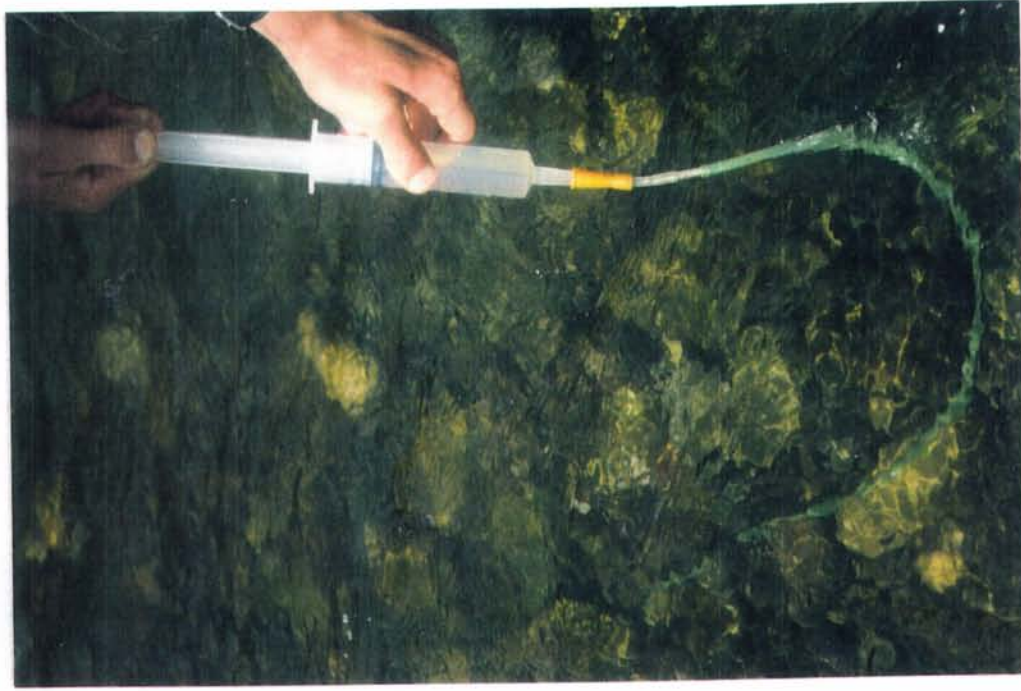


Photo 1. Tube réservoir d'eau interstitielle enfouis dans le gravier à côté des incubateurs artificiels d'oeufs.

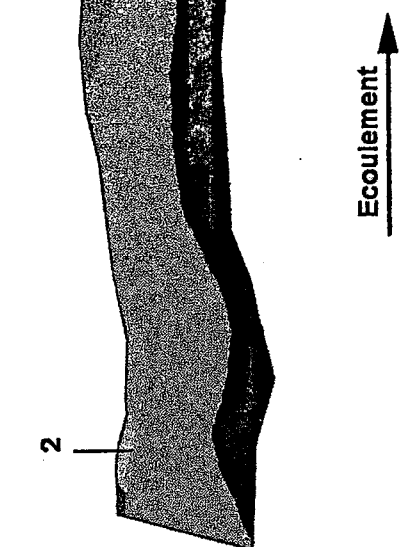
Photo 2. Mini enregistreur de température placés dans l'incubateur artificiel d'oeufs enfouis dans le gravier.

Photo 3. Prélèvement à la seringue d'un échantillon d'eau interstitielle en vue d'analyses physico-chimiques.

PL. 5/3. MESURES DANS LE MILIEU SOUS GRAVIER



Secteur aval



Substrat

Roche - mère
 Racines
 Blocs
 Galets
 Cailloux
 Gravier
 Argile - Vase

Profondeur (cm)

0 10 20 30 40 50 60 70+

Vitesse du courant sur le fond (cm s⁻¹)

Secteur amont

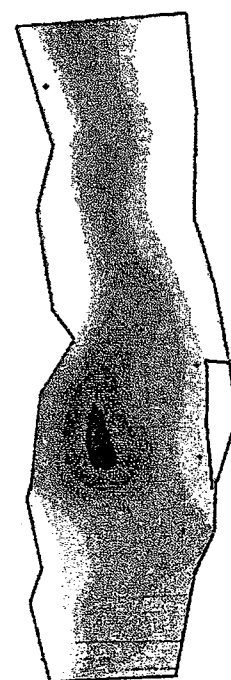
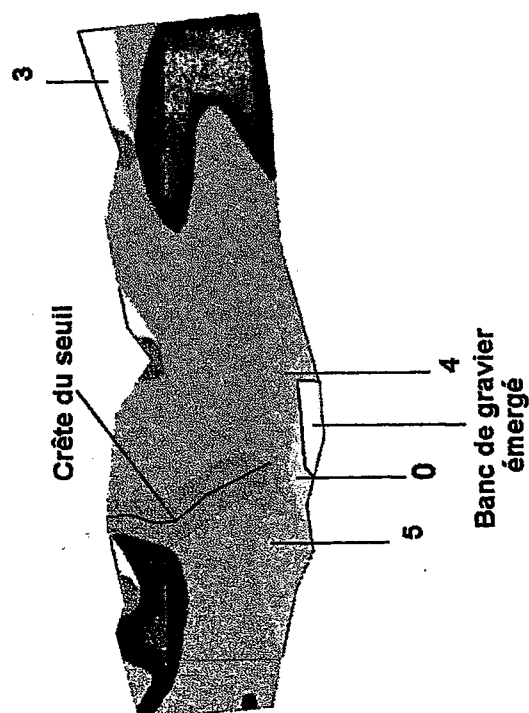


Figure 5/4. Position des 6 sites d'implantation des incubateurs artificiels d'oeufs d'ombre au printemps 1997 par rapport aux caractéristiques hydrauliques (profondeur, vitesse du courant) et sédimentologiques locales de l'Aisne.

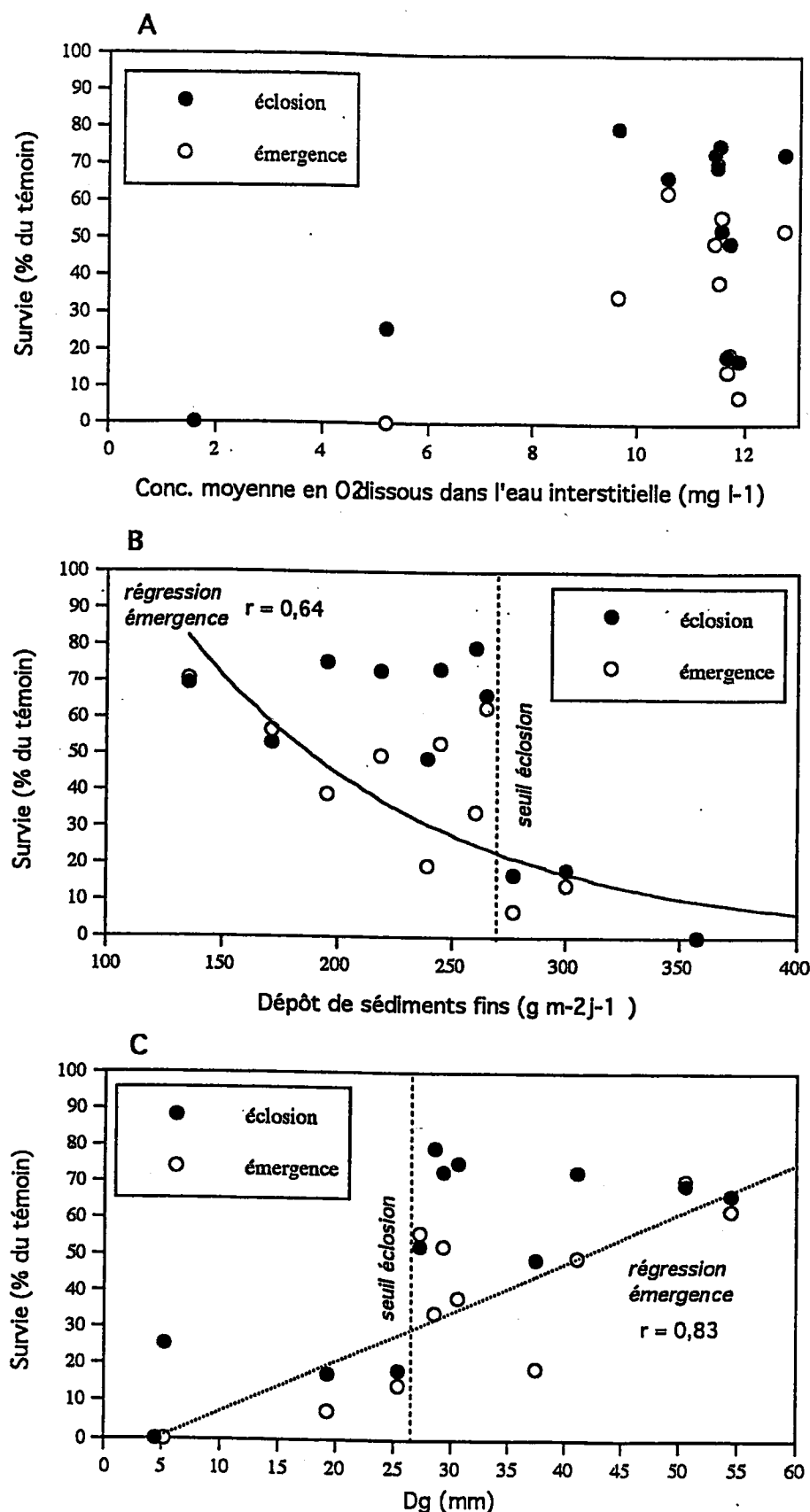


Figure 5/5. Relation entre la survie à l'éclosion et à l'émergence des embryons d'ombre dans les incubateurs et (A) la concentration moyenne en oxygène dissous dans le compartiment interstitiel, (B) la quantité de sédiments fins déposés (diam.< 8 mm) et (C) le diamètre moyen (Dg) des particules du substrat d'incubation. Les pourcentages de survie sont calculés par rapport à un témoin mis à incuber au laboratoire.

Sur un site donné, les incubateurs étaient implantés en quatre exemplaires, en même temps qu'un dispositif de récolte de l'eau interstitielle en vue d'analyses physico-chimiques (Planche 5/3). La température et la concentration en oxygène dissous de l'eau de surface et interstitielle ainsi que la profondeur de l'eau et la vitesse du courant étaient mesurées tous les 2 jours pendant l'expérience. L'importance du dépôt des sédiments fins était évaluée par la mise en place de pièges à sédiments relevés en fin d'expérience. En fin d'expérience, on procédait aussi à la caractérisation de la structure granulométrique du substrat et de sa perméabilité. Deux incubateurs étaient contrôlés après l'éclosion et les deux autres après l'émergence afin de calculer les taux de survie correspondants et les relier aux caractéristiques environnementales. Au début de l'expérience, les incubateurs étaient maintenus ouverts à leur partie supérieure. C'est seulement un peu avant l'émergence qu'ils étaient recouverts d'un couvercle formant un piège à émergence pour les larves.

5.2.2. Résultats

Les principaux résultats de cette étude sont synthétisés sur la figure 5/5.

(a) Survie en conditions expérimentales simulant le milieu naturel

Dans les 3 sites d'implantation d'oeufs (provenant de géniteurs sauvages) localisés dans des microhabitats de frayères effectivement utilisées par les ombres en 1999, on obtient des valeurs absolues de survie variant de 45,5 à 68,5 % à l'éclosion et de 29,5 à 61,0 % à l'émergence.

Ces valeurs obtenues expérimentalement peuvent être considérées comme une approximation valable de la survie naturelle des embryons d'ombre de l'Aisne dans des conditions environnementales normales (absence de crue) comme celles qui ont existé au printemps 1999.

(b) Survie dans différentes conditions d'oxygénation de l'eau interstitielle

Il n'existe aucune relation précise entre les survies à l'éclosion et à l'émergence et la concentration en oxygène dissous dans l'eau interstitielle. Une concentration faible (moins de 5 mg/l) en oxygène dissous dans le gravier entraîne des mortalités importantes à l'éclosion (survie de 0 à 25%) et à l'émergence (survie nulle) mais des survies faibles peuvent aussi se manifester dans des sites où la disponibilité en oxygène dissous interstitiel n'apparaît pas, de prime abord, comme limitante. Cet effet peut s'expliquer par l'extrême hétérogénéité du milieu sous gravier qui peut être bien percolé et oxygéné au niveau du tube de prélèvement d'eau et beaucoup moins ou pas de tout dans les incubateurs, une dizaine de cm à côté.

(c) Survie selon la granulométrie du substrat et l'importance du dépôt des sédiments fins

La survie à l'éclosion est liée positivement au diamètre moyen des particules du substrat et négativement à la quantité de sédiments fins déposés. En-dessous d'un seuil granulométrique de 27 mm et au-dessus d'un seuil de dépôt de sédiments fins de 275 g/m²/jour, la survie des embryons diminue fortement.

De même, il existe une forte relation entre la survie à l'émergence des larves et le diamètre moyen des particules du substrat (effet positif) et le taux de dépôt de sédiments fins (effet négatif). La survie des embryons d'ombre au stade émergent augmente linéairement avec la taille des particules du substrat et diminue de manière exponentielle avec l'augmentation du colmatage du substrat pendant le stade de vie sous gravier.

(d) Survie selon la vitesse du courant

La survie à l'émergence des embryons est aussi influencée positivement par la vitesse du courant sur le site d'incubation.

5.2.3. Conclusions et perspectives

Cette étude de la survie sous gravier des oeufs, embryons et larves de l'ombre commun est la première du genre chez cette espèce. Elle révèle que dans une rivière salmonicole de bonne qualité écologique globale (qualité de l'eau + qualité de l'habitat physique) comme l'Aisne, les survies intra-gravier (éclosion : 45,5-68,5 % ; émergence : 29,5-61,0 %) se situent dans la même gamme que celles mentionnées lors d'études comparables chez la truite commune et le saumon atlantique. Comme une femelle d'ombre est, à taille égale, plus féconde qu'une femelle de truite ou de saumon, elle devrait produire en moyenne un plus grand nombre de larves viables par ponte à la fin de la période de vie sous gravier que les deux autres salmonidés. L'étude relatée dans ce dossier précise aussi les caractéristiques des frayères à ombre ainsi que l'influence sur la survie précoce des jeunes de la qualité du substrat de ponte en terme de granulométrie des matériaux du fond et de dépôt des fins sédiments, donc, corollairement, de la circulation de l'eau et de la concentration en oxygène dissous dans les interstices du gravier.

Acquises dans une rivière de très bonne qualité écologique comme l'Aisne, ces informations sur une phase critique de la biologie de l'ombre commun sont évidemment utilisables pour évaluer les caractéristiques et la qualité de l'habitat de reproduction de cette espèce dans d'autres rivières comme par ex. l'Ourthe, l'Amblève et ses affluents, le Néblon, la Berwinne, la Geule et la Méhaigne. Ces connaissances ont des implications au niveau de la conservation et de la restauration des rivières à ombres.

(a) Conservation des rivières à ombres

Les microhabitats de ponte des ombres sont des bancs de gravier meuble nouvellement formés ou remaniés par les processus d'érosion-sédimentation correspondant à la dynamique fluviale associée aux débits mobilisateurs (qui provoquent le déplacement des cailloux du fond) d'une certaine importance. Ce rôle de restructuration permanente des fonds de la rivière est joué par les crues et particulièrement par les crues hivernales de décembre-février qui ont pour effet, en quelque sorte, d'améliorer les fonds pour le frai en mars-avril. Le maintien de telles crues ne devrait pas poser de problèmes dans l'Aisne et dans la plupart des autres cours d'eau, à l'exception peut-être de ceux (Amblève, Salm par ex.) qui font l'objet d'une régulation hydraulique. Mais cet aspect du problème devrait être étudié de manière approfondie.

Les actions de conservation doivent aussi être dirigées vers le maintien de secteurs de rivière à fond caillouteux où l'on laisse agir naturellement la dynamique fluviale, sans intervention excessive et généralisée consistant à draguer les dépôts de gravier et à chenaliser le cours pour contrôler les phénomènes d'érosion-sédimentation. En cette matière, la difficulté va être de définir la superficie d'habitat de ponte inaltéré nécessaire pour permettre le maintien d'une capacité de recrutement naturel en jeunes ombres.

(b) Restauration des rivières à ombre

Plusieurs rivières du bassin de la Meuse, notamment la Méhaigne et dans une moindre mesure Berwinne en Province de Liège, offrent des conditions de qualité d'eau globalement acceptables pour permettre la survie et la croissance d'ombres repeuplés au stade juvénile, même sous la forme de vésicules résorbées. Mais la reproduction est très mauvaise ou impossible dans ces rivières à cause d'un colmatage excessif des fonds caillouteux-graveleux par des sédiments fins provenant de l'érosion du bassin versant et d'apports de matières sédimentables par les réseaux d'eaux usées.

Pour ce type de rivière traversant des régions agricoles et ayant subi une certaine régulation hydraulique, on peut envisager de rétablir les possibilités de reproduction naturelle de l'ombre commun (et des autres pondeurs sous gravier comme la truite commune, formes de rivière et de mer, le saumon atlantique et le barbeau) en améliorant la qualité du substrat de ponte par :

- i) des actions de contrôle à la source des matières sédimentables (aménagement du bassin versant, bassins de rétention des pluies d'orage et de sédimentation des matières minérales; maintien d'une bande de végétation le long des berges pour retenir les matériaux érodés) et
- ii) des actions de maintien-rétablissement en certains endroits d'une dynamique fluviale (érosion-sédimentation) qui génère des bancs de gravier -frayère ou les remobilise en éliminant les fines particules et en améliorant la circulation de l'eau dans le gravier (perméabilité).

Ce dernier objectif peut être atteint en restructurant légèrement l'écoulement de l'eau au moyen de techniques combinant l'aménagement de déflecteurs de courant, le placement de blocs de pierre dans le lit et en aménageant de petites cascades en enrochements en aval desquelles se forme une fosse suivie d'un dépôt de gravier. Dans la même optique, on peut aussi envisager des interventions directes sur les bancs de gravier colmatés afin de les décompacter et de les nettoyer de leur excès de fins sédiments. Ces interventions doivent être réalisées juste avant la période de reproduction et nécessitent l'utilisation de techniques spéciales (nettoyage au moyen d'un jet d'eau à haute pression ou par aspiration des fins sédiments au moyen d'une pompe; mobilisation du substrat manuellement à la fourche ou mécaniquement au moyen d'une pelle hydraulique ou d'autres systèmes motorisés). Ces techniques devraient pouvoir être testées dans certaines rivières pilotes.

6. CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES

Ce rapport a présenté un certain nombre de résultats nouveaux sur la biologie de la truite commune et de l'ombre commun dans le bassin de l'Ourthe et quelques autres rivières. Ces résultats doivent servir de base à une meilleure gestion des populations d'espèces qui représentent une ressource naturelle régionale majeure aux plans patrimonial et halieutique.

Ces études s'inscrivent dans un ensemble de recherches menées par le LDPA-ULg sur l'écologie des espèces de poissons caractéristiques des rivières à fond caillouteux, ce qui réunit non seulement les salmonidés (truite commune, ombre commun, saumon atlantique en phase de restauration démographique), mais aussi les cyprinidés d'eau vive surtout représentés par le barbeau fluviatile. C'est pourquoi nous avons ajouté en annexe deux articles en français de 1999 illustrant ces recherches et complétant judicieusement ce rapport. Le premier, signé M. Ovidio, concerne le "Cycle annuel d'activité de la truite commune (*Salmo trutta* L.) adulte : étude par radio-pistage dans un cours d'eau de l'Ardenne belge". Le second, signé D. Parkinson, F. Petit, G. Perpinien et J.C. Philippart, est intitulé "Habitat de reproduction des poissons et processus géomorphologiques dans des rivières à fond caillouteux. Essai de synthèse et applications à quelques rivières du bassin de la Meuse".

La plupart des problèmes évoqués dans ce rapport ont été traités de manière préliminaire et des études complémentaires sont nécessaires pour déboucher sur des actions de préservation-gestion s'inscrivant dans un véritable développement durable de la pêche en Wallonie. Un tel développement doit être basé prioritairement sur la préservation-amélioration de la productivité naturelle des rivières plutôt que sur des repeuplements dont on commence à percevoir, pour certaines espèces, rivières et situations, le caractère excessif (au point de vue des quantités de poissons concernées et des coûts), l'inefficacité écologique et halieutique, voire même la nocivité potentielle aux plans génétique et écologique (par ex. comportement de migration et par rapport aux prédateurs) pour les quelques rares souches ou populations sauvages de poissons susceptibles d'être encore présentes dans nos rivières.

Face à ce défi considérable du développement durable des poissons, de leur habitat et de la pêche, la recherche scientifique a, plus que jamais, un rôle essentiel à jouer. Elle ne manquera pas de le jouer si on lui en donne les moyens, spécialement pour développer des programmes d'étude et de suivi à moyen et long terme qui sont indispensables en matière d'écologie des milieux aquatiques et de leur faune.

7. ANNEXES

7.1. Article de M. Ovidio (1999).

Cycle annuel d'activité de la truite commune (*Salmo trutta* L.) adulte : étude par radio-pistage dans un cours d'eau de l'Ardenne belge.

7.2. Article de D. Parkinson *et al.* (1999)

Habitat de reproduction des poissons et processus géomorphologiques dans des rivières à fond caillouteux. Essai de synthèse et applications à quelques rivières du bassin de la Meuse.

CYCLE ANNUEL D'ACTIVITÉ DE LA TRUITE COMMUNE (*SALMO TRUTTA* L.) ADULTE : ÉTUDE PAR RADIO-PISTAGE DANS UN COURS D'EAU DE L'ARDENNE BELGE.

M. OVIDIO.

Université de Liège, Institut de Zoologie, Laboratoire de Démographie des Poissons
et d'Aquaculture, 10 Chemin de la Justice, 4500 Tihange, Belgique.
E-mail : M.Ovidio@ulg.ac.be

Reçu le 3 juillet 1998

Accepté le 12 août 1998

Received 3 July, 1998

Accepted 12 August, 1998

RÉSUMÉ

Sur une durée totale d'expérience de vingt-six mois, vingt truites (26,0-57,0 cm LF ; 198-1 685 g) ont été quotidiennement suivies par radio-pistage dans l'Aisne (affluent de l'Ourthe) durant des périodes variant de 466 à 16 jours selon les individus et les contraintes techniques expérimentales, notamment la durée de vie des batteries. Il apparaît que l'amplitude et la fréquence des mouvements sont le plus élevées d'octobre à décembre, pendant la période de reproduction. Les migrations vers l'amont (max. : 25 km) ont principalement lieu en octobre et pendant la première quinzaine de novembre et sont déclenchées par des variations combinées du niveau d'eau et de la température, dans une gamme thermique précise (10°C à 14°C). Le frai (de la deuxième quinzaine de novembre à la fin décembre) a lieu dans le cours principal (largeur maximale : 10 m) ou dans de petits affluents. Les truites qui survivent effectuent un homing post-reproducteur rapide (max. : 9 200 m en 24 h) et précis. En dehors du contexte de la reproduction, les déplacements sont moins longs et correspondent essentiellement à des changements alternés de gîtes dans un domaine vital bien défini dont la longueur est corrélée avec la taille des truites. En mars et juin, certaines truites effectuent des migrations unidirectionnelles de grande amplitude vers l'amont dont la signification biologique est inconnue. Les résultats sont discutés dans le contexte des stratégies de vie de la truite et de la gestion des populations.

Mots-clés : mouvement, migration, gestion de population, stratégie de vie, barrage, truite, *Salmo trutta*, bassin de la Meuse, Belgique.

ANNUAL ACTIVITY CYCLE OF ADULT BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA* L.) : A RADIO-TELEMETRY STUDY IN A SMALL STREAM OF THE BELGIAN ARDENNE.

ABSTRACT

During a study period of 26 months, twenty trout (26.0-57.0 cm FL ; 198-1,685 g) were daily located from 16 to 466 days in a small stream of the Belgian Ardenne, the Aisne stream (tributary of the river Ourthe) in order to characterize their annual pattern of mobility.

Daily movements were more frequent and longer during the spawning period (October-December) than at any other time of the year. Upstream migrations (max. : 25 km) generally occurred during October and the first fortnight of November and were triggered by a combination of variations of water temperature and water level within a thermal range of 10-14°C. Spawning activity (second fortnight of November until late December) took place in the Aisne stream (max. width : 10 m) or in its small tributaries. Trout surviving spawning undertook a fast (max. : 9,200 m in 24 h) and precise post reproductive homing. From winter to summer, daily movements were shorter and mainly corresponded to changes of residences within a home range of which the size was proportional to the trout's size. In March and June, some trout made long upstream unidirectional migrations of which the biological signification is still unknown. These results are discussed within the context of life history strategies and management of trout populations.

Key-words : movement, migration, management of population, life history strategy, weir, trout, *Salmo trutta*, River Meuse basin, Belgium.

INTRODUCTION

Les phénomènes de mobilité et de dispersion (mobilité journalière, domaine vital, migration de reproduction, comportement de homing) et leurs variations au cours du cycle annuel sont des éléments majeurs de la biologie des populations de poissons, aux plans de leur démographie et de leur productivité (NORTHCOTE, 1967 ; PHILIPPART, 1975), de leur génétique (ALLENDOFF, 1996) et de leur gestion halieutique (MAISSE et BAGLINIÈRE, 1991 ; LARINIER *et al.*, 1995). Compte tenu des contraintes environnementales sur les méthodologies d'échantillonnage (*e.g.* pêche à l'électricité ou observation directe), la biotélémétrie constitue une méthode d'investigation adéquate pour la caractérisation de l'ensemble de ces paramètres de mobilité et de dispersion, principalement chez les individus adultes. Les études couvrant l'ensemble d'un cycle annuel sont rares en biotélémétrie des poissons (BARAS, 1992 chez *Barbus barbus* ; MEYERS *et al.*, 1992 chez *S. trutta* ; JAMES et KELSO, 1985 chez *Oncorhynchus mykiss*).

En Amérique du Nord, où elle a été introduite, la truite commune a déjà fait l'objet de quelques études par radio-pistage (CLAPP *et al.*, 1990 ; MEYERS *et al.*, 1992 ; YOUNG, 1994). En revanche, les patrons de mobilité de *S. trutta* dans les populations européennes n'ont jamais été étudiés sur l'ensemble d'un cycle annuel. Cette caractérisation est d'autant plus indispensable et urgente que tendent à se développer les rempoissonnements avec des souches d'élevage, susceptibles de modifier à terme les stratégies d'occupation du temps et de l'espace des souches locales (GUYOMARD et KRIEG, 1986) et que le caractère résident, en dehors de la période de reproduction, des Salmonidés de rivière, et notamment des truites communes adultes, est remis en cause par plusieurs études (GOWAN *et al.*, 1994 ; FAUSH et YOUNG, 1995 ; OVIDIO *et al.*, in press). Par ailleurs, il existe encore de nombreux types d'obstacles et barrages dont l'impact sur la libre circulation des poissons reste inconnu (OVIDIO *et al.*, 1996).

L'objectif de cet article est de présenter une synthèse sur la mobilité de 20 truites adultes radio-pistées de 466 à 16 jours sur une durée d'expérience de 26 mois, et de déterminer les variations saisonnières des patrons de mobilité et d'utilisation du domaine vital. Les problèmes d'utilisation du microhabitat (nycthéméral et entre jours successifs) et des cycles d'activités journaliers seront envisagés dans de futures publications (OVIDIO, recherches doctorales en cours, étude des stratégies individuelles d'utilisation spatio-temporelle des ressources chez la truite commune *S. trutta*).

De manière à aborder le problème dans une situation aussi naturelle que possible, nous avons choisi comme système de référence l'Aisne, petite rivière ardennaise salmonicole, bien préservée des interventions anthropiques, et où se déroulent depuis 1979 des recherches à long terme sur la dynamique des populations de l'ombre et de la truite (PHILIPPART, 1998). L'étude porte sur des truites de rivière, les populations anadromes étant en cours de restauration démographique dans le bassin de la Meuse (PHILIPPART, 1987 ; PHILIPPART *et al.*, 1994 ; PHILIPPART *et al.*, 1997).

SITE D'ÉTUDE

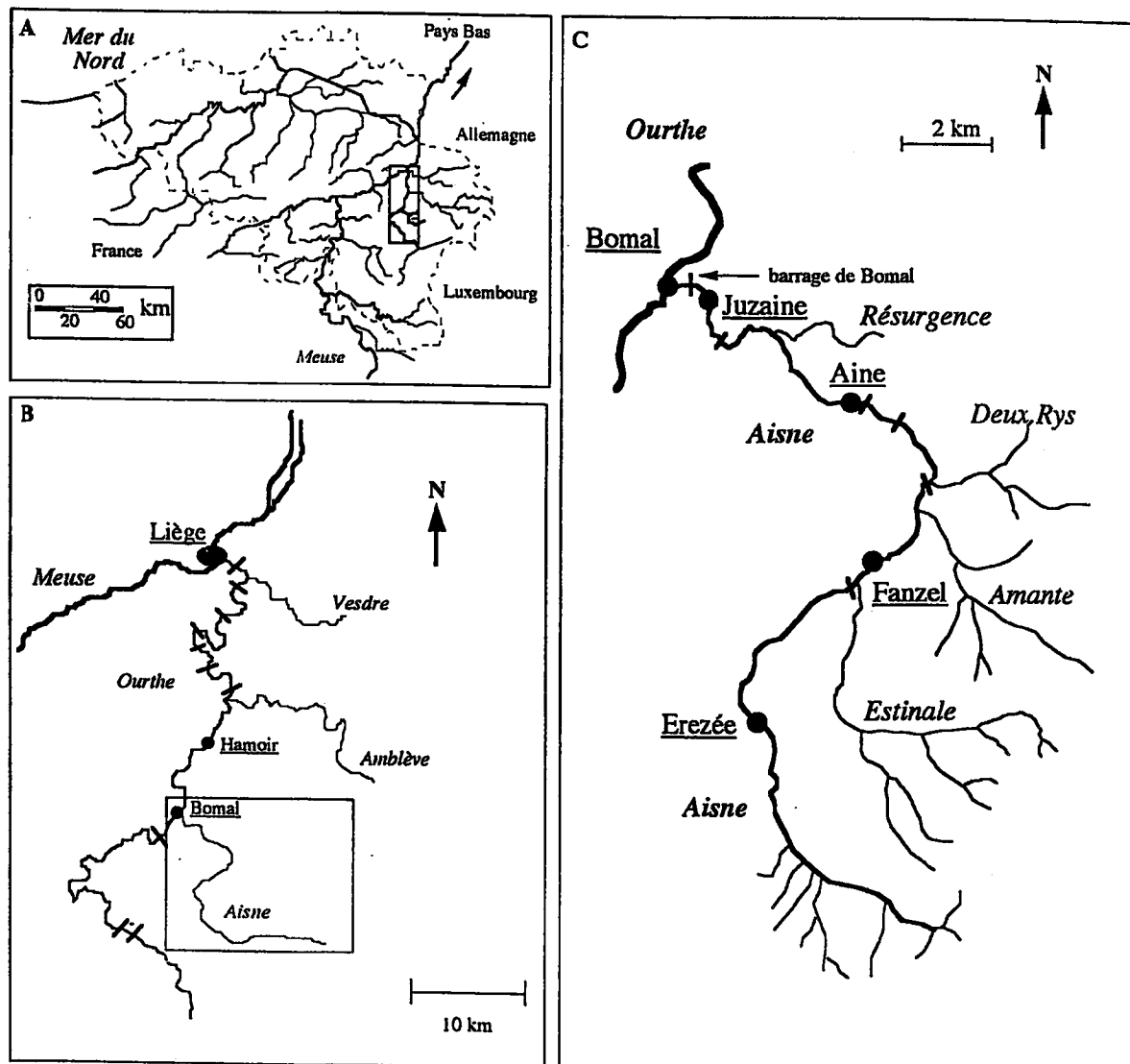


Figure 1

Localisation du site d'étude, le sous-bassin de l'Aisne (affluent de l'Ourthe) entre Bomal et Erezée. Les barres transversales sur le tracé de la rivière représentent les petits déversoirs et barrages qui pourraient perturber les déplacements des truites.

Figure 1

Localisation of the study area, the Aisne Stream sub-basin (tributary of the River Ourthe) in between Bomal and Erezée in the Belgian Ardennes. Transverse bars are small weirs which may interfere with the free circulation of fish.

L'étude s'est déroulée dans l'Aisne (bassin de la Meuse, sous-bassin de l'Ourthe), affluent de l'Ourthe à Bomal (Figures 1A et 1B). L'Aisne est une rivière salmonicole à lit caillouteux qui prend sa source à 600 m d'altitude. La pente et le débit moyens sont respectivement de 2,78 ‰ et de 2,43 m³.s⁻¹ et la largeur dépasse rarement une dizaine de mètres. La température de l'eau varie entre 0 et 19°C avec une moyenne annuelle de 9,4°C. Le peuplement de poissons est typique de la zone à ombre (Huet, 1949). Il est principalement constitué de la truite de rivière (*Salmo trutta*), de l'ombre commun (*Thymallus thymallus*), du saumon atlantique juvénile (*Salmo salar*) réintroduit dans le cadre du projet « Meuse Saumon 2000 » (PHILIPPART *et al.*, 1994), du chabot (*Cottus gobio*), de la loche franche (*Barbatula barbatula*) et de l'anguille (*Anguilla anguilla*). Les principaux affluents de l'Aisne sont le Deux-Rys, l'Amante et l'Estinale (Figure 1C).

Sur les six petits déversoirs présents sur son cours, seul celui de Bomal, situé à 500 m en amont du confluent avec l'Ourthe, est équipé depuis fin 1995 d'une passe à poissons à bassins successifs (Figure 1C).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Vingt truites (Tableau I) ont été capturées dans l'Aisne par pêche à l'électricité (générateur DEKA 5000) ou lors des contrôles du piège de l'échelle à poissons du barrage de Bomal près du confluent de l'Aisne avec l'Ourthe (Figure 1C). Elles ont été équipées d'émetteurs radio (< 2 % du poids corporel, 40 MHz, A.T.S., Inc) implantés dans la cavité intrapéritonéale *via* une incision médioventrale pratiquée en arrière de la ceinture pelvienne, sous anesthésie, suivant la procédure décrite par BARAS *et al.* (in press).

Les poissons étaient relâchés à l'endroit précis de capture dès qu'ils retrouvaient leur équilibre spontané et leur capacité de nage (environ 3 min après l'opération chirurgicale). Ils ont été localisés quotidiennement (entre 9 h et 12 h) du mois d'octobre 1995 au mois de février 1998 (1655 localisations, récepteur radio Fieldmaster, antenne diamant, A.T.S., Inc). En complément, plusieurs suivis nocturnes ont été réalisés au cours de l'étude. Le nombre de poissons étudiés à chaque saison est de huit au printemps, onze en été, quatorze en automne et neuf en hiver, certains individus ayant été pistés pendant plusieurs saisons consécutives. La précision des localisations (biangulation à partir de balises installées sur les berges) était de 1 à 2 m² selon la distance et la largeur de la rivière.

La mobilité des truites a été caractérisée par des indicateurs à différentes échelles spatiales, définis ci-dessous :

- mouvement journalier net (MJN) : indicateur de mobilité spatiale correspondant à la distance séparant deux localisations espacées de 24 h ;

- domaine vital (DV) : aire occupée par un individu y développant l'ensemble de ses activités. Il est exprimé par son extension longitudinale déterminée par la distance entre la localisation la plus en amont et celle la plus en aval (BARAS, 1992). Pour un même individu, il peut être calculé à différentes échelles temporelles (journalier, mensuel, saisonnier, annuel) et peut donc contenir (selon l'échelle temporelle choisie) l'aire de reproduction ;

- gîte : zone de surface réduite dans laquelle la truite est localisée avec la plus grande fréquence. Elle peut y développer une activité ou être au repos. Le gîte estival est considéré comme le gîte occupé en dehors de la période de reproduction ;

- séquence de faciès : succession des faciès d'écoulement, souvent marquée par l'alternance radier/profond (MALAVOI, 1989 in HAURY *et al.*, 1991).

La température était enregistrée en continu (enregistreurs TidBIT, ONSET Inc.) et la hauteur d'eau mesurée quotidiennement sur une échelle limnimétrique installée à Bomal-Juzaine (précisions respectives de 0,1°C et 1 cm). La turbidité de l'eau était estimée à vue par un système de codes : 1 = limpide ; 2 = légèrement trouble ; 3 = trouble ; 4 = très trouble.

Les relations entre les variables environnementales et la mobilité des truites ont été analysées par régressions multiples pas à pas, analyses de variance (1 way- et 2 way-ANOVA) et tables de contingences.

Tableau I

Caractéristiques des truites radio-pistées et périodes de suivi.

Table I

Characteristics and tracking periods of the twenty radio-tagged brown trout.

Truites	Taille/LF. (cm)	Poids (g)	Sexe	Période de suivi	Durée du suivi (j)
1	39,9	611	M	12/10/95-10/08/96	302
2	28,5	275	M	22/04/96-31/07/97	466
3	27,9	234		03/06/96-12/08/96	70
4	42,0	995	M	20/06/96-16/07/96	26
5	28,0	305		14/08/96-01/12/96	107
6	28,8	271		14/08/96-11/05/97	271
7	26,6	233		14/08/96-02/11/96	80
8	27,2	233	M	14/08/96-24/12/96	132
9	29,5	287		19/09/96-12/12/96	84
10	42,8	755		25/02/97-28/09/97	215
11	34,7	380	F	05/03/97-26/03/97	21
12	30,4	288		20/03/97-09/10/97	203
13	29,9	290	F	18/04/97-30/12/97	256
14	26,3	206	F	22/09/97-24/10/97	32
15	28,7	285	M	22/09/97-19/10/97	27
16	31,2	348	F	22/09/97-08/10/97	16
17	26,5	198	M	22/09/97-18/10/97	26
18	26,0	206	F	22/09/97-20/10/97	28
19	57,0	1685		30/10/97-05/01/98	67
20	40,2	681	M	23/10/97-23/02/98	123

RÉSULTATS

Migration de reproduction automnale

Les migrations de reproduction ont principalement lieu du mois d'octobre au mois de décembre. Proportionnellement à la longueur de l'Aisne (40 km), les distances parcourues sont grandes (moyenne : 8 450 m ; maximum : 24 790 m, Figure 2 et Tableau II). Les migrations vers les frayères durent de 1 à 15 jours. Lors de la montaison, les mouvements journaliers nets (MJN) peuvent atteindre 7 200 m. Les migrations sont presque exclusivement nocturnes, mais, à trois reprises, nous les avons également observées en plein jour.

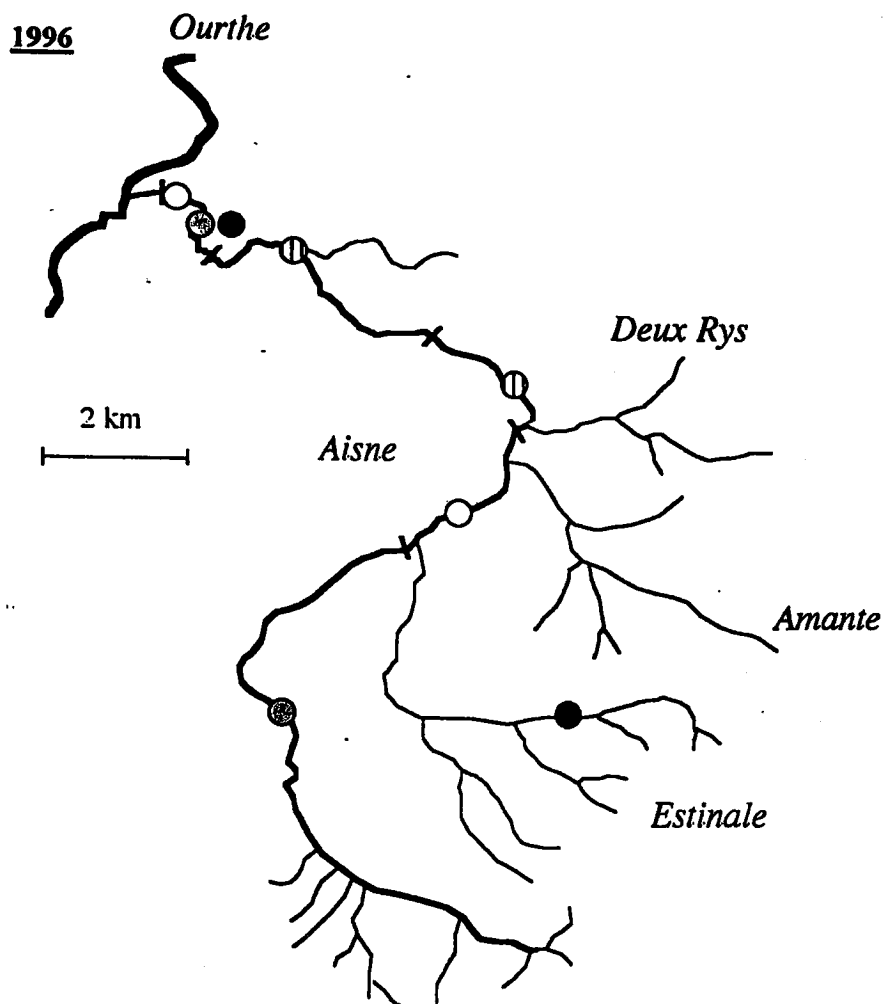
Tableau II

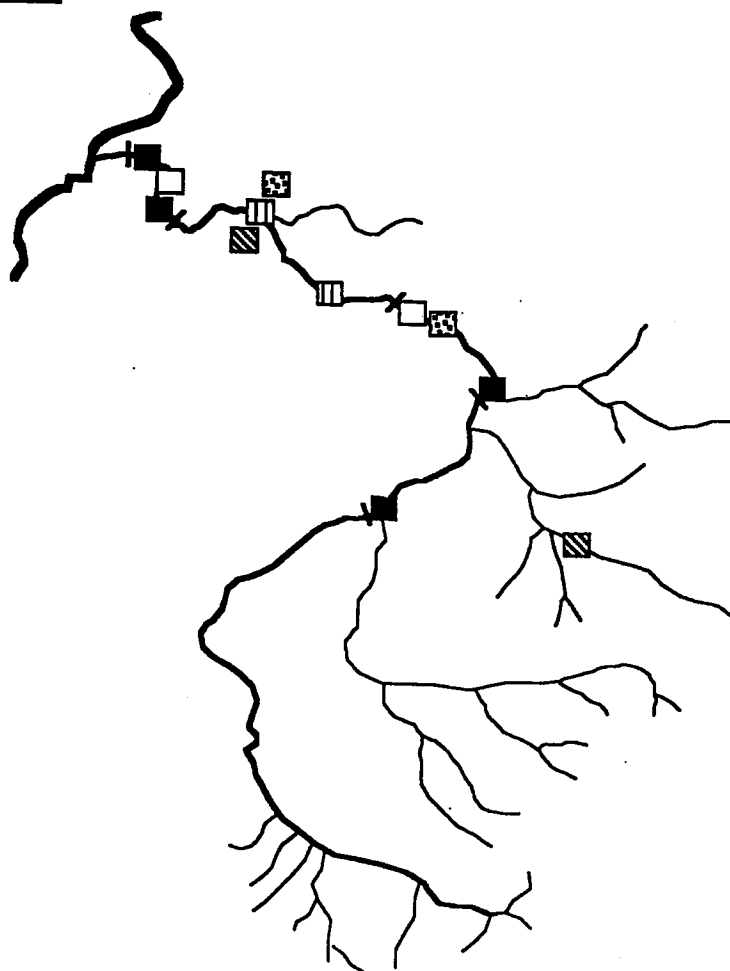
Caractéristiques des migrations effectuées par les truites suivies pendant la période de reproduction.

Table II

Characteristics of the spawning migrations of brown trout in the Aisne Stream.

truite n°	longueur de la migration (km)	durée de la migration (j)	remarques
1	0,89	1	homing en 1 jour
5	4,25	3	expulsion de l'émetteur pendant le frai
6	2,20	2	perdue puis retrouvée en été dans un gîte estival (homing)
7	21,28	15 ^(*)	perdue pendant la migration
8	24,79	12	pile de l'émetteur usée sur le site de frai
9	14,26	14	pile de l'émetteur usée sur le site de frai
11	6,65	8 ^(*)	perdue pendant la migration
12	5,02	2 ^(*)	perdue pendant la migration
13	9,58	12	homing en 1 jour
14	2,52	2 ^(*)	pile de l'émetteur usée pendant la migration
15	11,01	10 ^(*)	pile de l'émetteur usée pendant la migration
16	2,43	1 ^(*)	pile de l'émetteur usée pendant la migration
19	5,02	2	homing en 2 jours



1997**Figure 2**

Migrations de reproduction des truites dans l'Aisne et ses affluents durant l'automne 1996 et 1997. Deux symboles identiques représentent les limites aval et amont de la migration pour un même individu.

Figure 2

Spawning migrations of brown trout in the Aisne Stream and its tributaries during the autumn in 1996 and 1997. Two identical symbols represent the downstream and upstream limits of the migration for one trout.

Souvent, les patrons de progression des truites sont comparables à des courbes logarithmiques : les MJN observés les premiers jours sont de plus grandes amplitudes et plus fréquents. Au fur et à mesure que la truite s'approche des frayères, la fréquence et l'amplitude des déplacements diminuent (Figure 3). Le frai peut avoir lieu dans le cours principal de l'Aisne, mais de très petits affluents sont aussi empruntés et remontés parfois sur de longues distances (Figure 2). Le temps passé sur les sites de frai varie selon les individus de un jour à plus d'un mois. Lorsqu'elle a pu être observée, la dévalaison était toujours plus rapide que la montaison (max. : 9 150 m en 24 h, Figure 3) et avait toujours lieu du mois de novembre au mois de janvier.

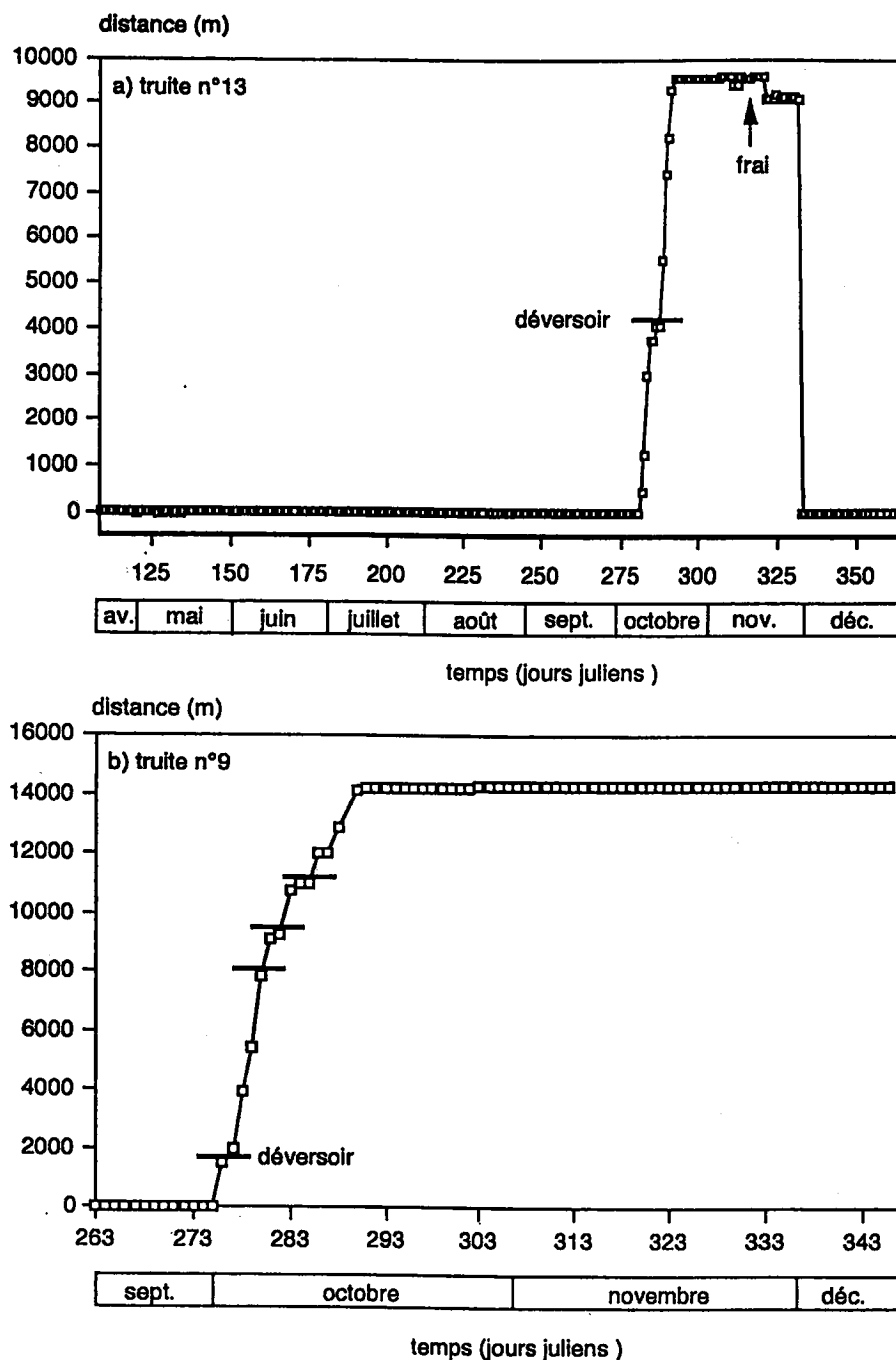


Figure 3

Exemples de migration de reproduction (a) truite n°13 : la migration d'une durée de 12 jours commence le 9 octobre, le frai a lieu à la mi-novembre et le homing (en 1 jour) en fin novembre. Lors de la montaison, un déversoir (trait horizontal) retarde la truite pendant 4 jours. (b) truite n°9 ; la migration d'une durée de 14 jours commence le 2 octobre, deux des quatre déversoirs retardent la migration ; le frai ne peut être observé à cause de la forte turbidité de l'eau.

Figure 3

Examples of spawning migrations (a) trout n°13 : the 12 days migration started on 9 October, spawning took place in mid-November and the fish homed in one day in late November. During the upstream migration, a small weir (horizontal line) delayed the migration by 4 days (b) trout n°9 : left its summer home range on 2 October and moved upstream during 14 days. Two of the four weirs on its way caused short delays during the upstream migration. High turbidity in the stream prevented any direct observation of trout spawning.

Domaine vital et gîte hors période de reproduction

Tableau III

Valeurs des paramètres de mobilité et de dispersion des truites suivies pendant le printemps et l'été.

Table III

Value of the mobility and dispersion parameters of the radio-tagged brown trout during spring and summer in the Aisne Stream.

Truite n°	Longueur fourche (cm)	Domaine vital (m)	Nombre de gîtes	Dist. totale parcourue (m)
1	39,9	144	5	458
2	30,5	75	2	458
3	27,9	15	2	97
4	42,0	4700	7	5300
5	28,0	141	3	1512
6	28,8	85	1	288
7	26,6	214	2	883
8	27,2	90	1	462
10	42,8	354	5	1973
12	30,4	327	4	3139
13	29,9	43	2	430

Au printemps et en été, la dimension du domaine vital (DV) des onze truites radio-pistées dans l'Aisne varie entre 15 m et 4 700 m (Tableau III). Comme peu d'individus appartenant à des classes de taille différentes ont été suivis, une certaine prudence s'impose dans l'interprétation des résultats ci-dessous. Il apparaît que l'étendue du DV est corrélée avec la longueur des individus ($p = 0,0336$; $R^2 = 0,411$; 10 DL ; Figure 4) mais qu'elle est indépendante du nombre de jours de suivi ($p > 0,05$, 10 DL). La nature semi-logarithmique de la relation entre le domaine vital et la mobilité totale ($p = 0,0001$, $R^2 = 0,83$, 10 DL ; Figure 4) indique que les truites n'exploitent pas leur domaine vital printanier et estival de manière séquentielle : elles sont fidèles à un gîte ou en utilisent plusieurs en alternance comme le montrent les exemples de la Figure 5.

Les truites sont très attachées à un ou plusieurs gîtes, espacés de quelques mètres à plusieurs centaines de mètres (Figure 5). Le nombre moyen de gîtes est de 3 (min. : 1 ; max. : 7 ; Tableau III) et est positivement et significativement corrélé avec la taille des individus ($p = 0,0004$; $R^2 = 0,775$; 10 DL, Figure 4) et avec celle de leur domaine vital ($p = 0,005$; $R^2 = 0,630$; 10 DL ; Figure 4). Des suivis réalisés en continu, sur une période de 24 h (OVIDIO *et al.*, résultats non publiés), ont montré que les gîtes occupés pendant les localisations diurnes peuvent correspondre à des milieux où la truite s'alimente ou se repose.

Probabilité annuelle de mouvement

Au cours de l'année, la probabilité de réaliser des mouvements supérieurs à 40 m (longueur moyenne approximative d'une séquence de faciès dans l'Aisne) est assez variable (Figure 6). Les analyses par tables de contingences indiquent que leur répartition diffère significativement d'une distribution homogène ($p < 0,0001$; $X^2 = 77,13$; DL = 23).

La probabilité moyenne annuelle de changement de séquence est de 12 %. L'évolution de la courbe des probabilités des mouvements supérieurs à 5 m (Figure 6) est assez semblable à celle des mouvements supérieurs à 40 m et est aussi significativement hétérogène ($p < 0,0001$; $X^2 = 60,62$; $DL = 23$). Les fréquences des mouvements sont largement supérieures et la probabilité annuelle d'effectuer ce genre de déplacements (> 5 m) est de 29,6 % (presque un jour sur trois). Les truites sont donc relativement mobiles toute l'année, mais les mouvements de grande amplitude sont peu fréquents en dehors de la période de reproduction.

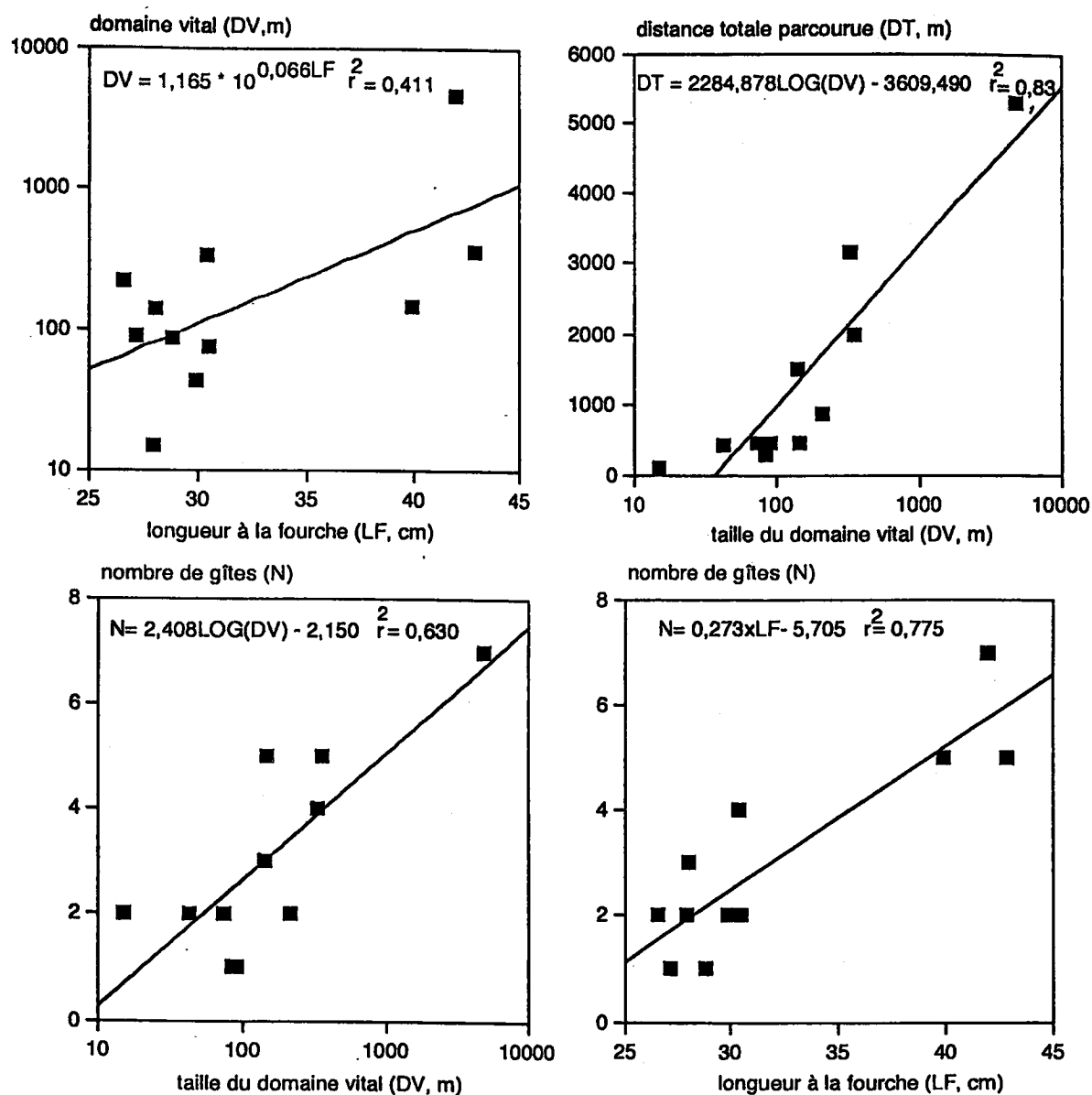


Figure 4
Relations entre différents paramètres de mobilité et de dispersion chez les truites de l'Aisne (21 mars-21 septembre).

Figure 4
Relationships between some mobility and dispersion parameters of brown trout during spring and summer in the Aisne Stream.

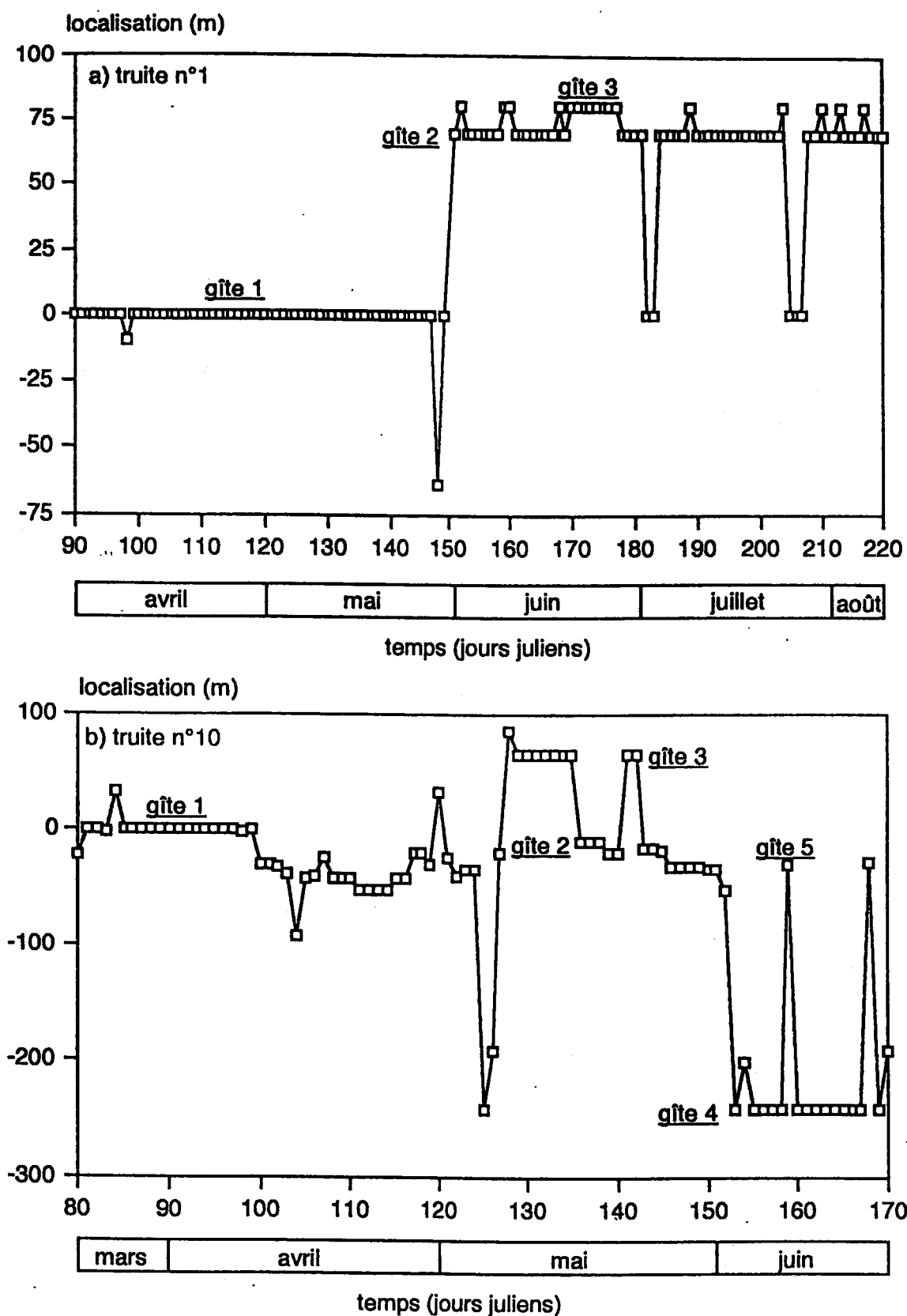


Figure 5

Exemples d'occupation alternée de gîtes durant la période printanière et estivale chez les truites n°1 et n°10. Poissons capturés et remis à l'eau au point 0.

Figure 5

Examples of alternate use of resting places during spring and summer by brown trout n°1 (a) and n°10 (b).

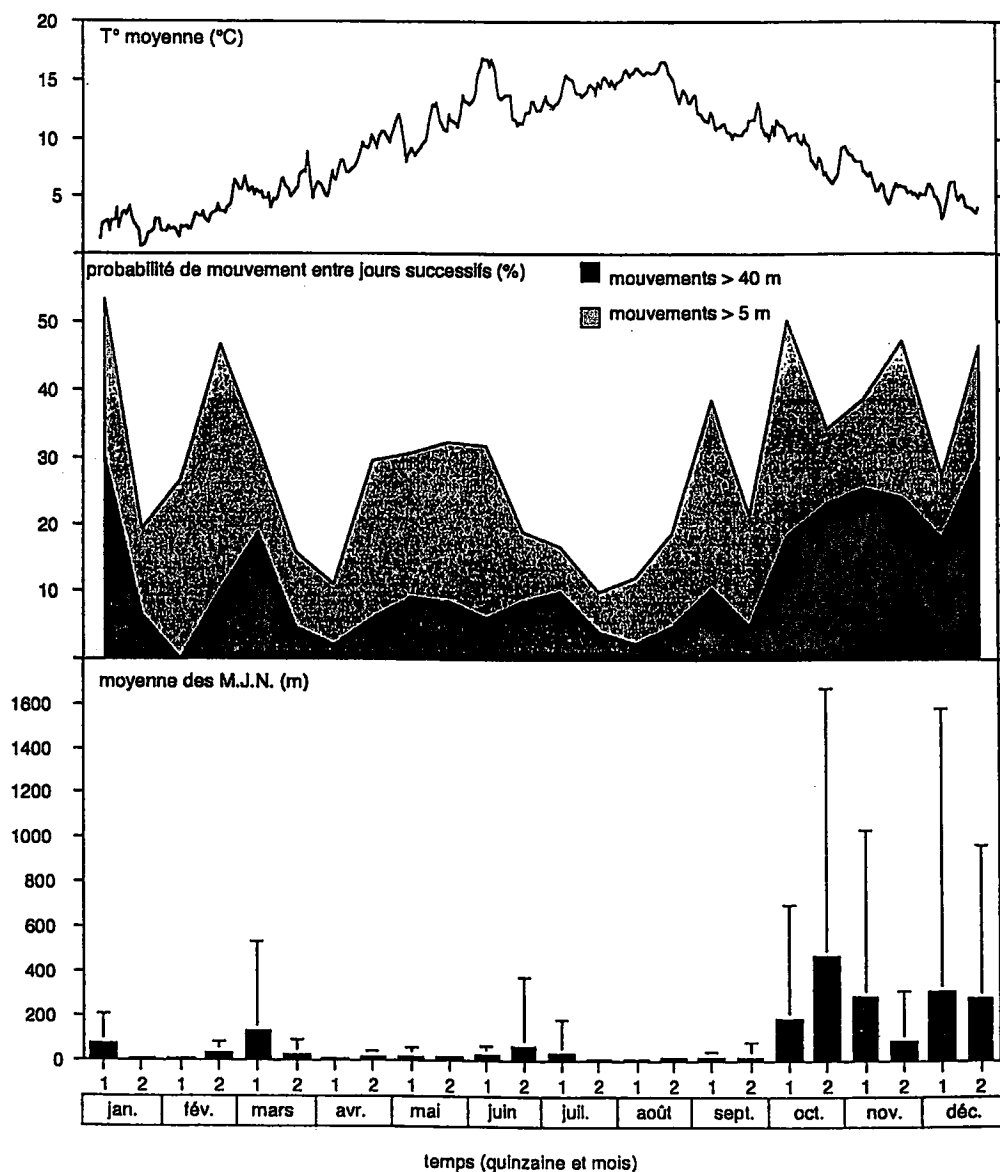


Figure 6

Variation, par quinzaines de jours, des mouvements nets journaliers (MJN : distance entre deux localisations espacées de 24 h) et de la probabilité (nombre de mouvements/nombre de mouvements possibles) de réaliser des mouvements supérieurs à 5 m et à 40 m entre jours successifs.

Figure 6

Variation, by fortnight, of the net daily journeys (NDJ : distance between two consecutive daily locations) and the probability (number of movements/number of possible movements) of moving further than 5 m and 40 m between consecutive days.

Analyse causale des patrons saisonniers de mobilité

Pour le déclenchement des migrations de reproduction, l'influence des facteurs environnementaux est déterminante. Deux années de suivi ont permis de préciser que les migrations débutent presque exclusivement lors de variations combinées de la température (chute ou hausse) et du niveau d'eau (baisse ou augmentation), dans une plage thermique de 10 à 14°C et en photopériode décroissante. Ces conditions

environnementales étant rencontrées à plusieurs reprises en automne, tous les individus ne débutent pas leur migration exactement le même jour et il en résulte une migration par vagues successives (OVIDIO *et al.*, 1998 pour plus de détails).

En dehors du contexte des migrations de reproduction, il existe une relative variabilité de l'influence des facteurs température, niveau d'eau et turbidité suivant l'individu considéré. Cette variabilité peut suggérer qu'en dehors de la reproduction, ce sont d'autres facteurs qui prévalent.

On notera aussi que les fortes crues (débit $> 15 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$) génèrent, chez presque toutes les truites étudiées, une mobilité accrue et une occupation inhabituelle de l'espace qui prend rapidement fin lorsque les niveaux d'eau redeviennent normaux.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Pour les suivis à long terme, le radio-marquage des truites adultes par implantation chirurgicale de l'émetteur dans la cavité abdominale est actuellement reconnu comme étant la méthodologie la plus fiable (BARAS *et al.*, in press) et est utilisée dans les études les plus récentes (CLAPP *et al.*, 1990 ; MEYERS *et al.*, 1992 ; YOUNG, 1994 ; OVIDIO *et al.*, in press ; OVIDIO *et al.*, 1998). Dans notre cas, une étude préliminaire réalisée sur une souche de truite ardennaise en rivière artificielle (BIRTLES *et al.*, 1995) a permis de confirmer l'adéquation de la procédure d'implantation chirurgicale, notamment au plan de la rétention à long terme de l'émetteur et de la perturbation comportementale. De plus, à cinq reprises, nous avons pu recapturer des truites radio-marquées et aucune nécrose ou infection n'a été observée au niveau de la zone d'incision, où la cicatrice était d'ailleurs souvent invisible. Ces observations suggèrent qu'au cours de cette étude, le comportement des truites suivies n'a pas été fortement perturbé par le marquage.

Ce travail montre clairement que, dans une petite rivière salmonicole à lit caillouteux comme l'Aisne, les patrons de mobilité et les stratégies d'occupation de l'espace des truites sont très variables au cours du cycle annuel. Les plus grands déplacements entre jours successifs sont observés pendant les mois d'octobre à décembre (Figure 6) pendant lesquels les truites effectuent leur migration de reproduction. Le mois d'octobre et la première quinzaine du mois de novembre correspondent essentiellement aux migrations vers l'amont. L'allure logarithmique des courbes de migration (Figure 3) suggère que les truites nagent le plus vite possible les premiers jours lorsque la température est encore élevée et donc probablement avantageuse sur le plan énergétique pour effectuer de longs déplacements.

En novembre et en décembre, tous les comportements propres à la reproduction (e.g. montaison, frai, dévalaison) peuvent être observés. La période de frai est étalée dans le temps, certains individus effectuant leur dévalaison alors que d'autres n'ont pas encore terminé leur migration vers l'amont. Quelques truites terminent leur dévalaison pendant la première quinzaine de janvier. D'autres études, réalisées dans des rivières françaises, ont montré que la période de frai de la truite débute en novembre et finit fin janvier, exceptionnellement fin février (EUZENAT et FOURNEL, 1976 ; BAGLINIERE *et al.*, 1979 ; NIHOARN, 1983 ; BAGLINIERE *et al.*, 1989). Les études par radio-pistage sur les populations Nord-Américaines (Michigan, Wisconsin) montrent que les truites commencent leur migration de reproduction dès le mois de septembre (CLAPP *et al.*, 1990 ; MEYERS *et al.*, 1992 ; YOUNG, 1994), mais sous des conditions météorologiques assez différentes. Tous ces auteurs signalent aussi que les plus grands déplacements s'effectuent en automne et que des dévalaisons rapides se produisent après le frai chez *S. trutta* (MEYERS *et al.*, 1992) et chez *Salvelinus confluentus* (SWANBERG, 1997). Dans notre

étude, bien que peu de truites ($n = 3$) aient été suivies sur l'entièreté du cycle de reproduction, principalement à cause d'une durée de vie trop courte des batteries des émetteurs, toutes ont réalisé un homing post-reproducteur très précis, vers les gîtes occupés au printemps et en été. Ainsi, même si le phénomène n'est pas une règle générale, nos résultats suggèrent qu'il doit être assez fréquent.

Le reste de l'année, en février-septembre, les déplacements sont moins longs qu'en période de reproduction et correspondent principalement à des changements de gîtes dans un domaine vital bien défini dont l'étendue semble proportionnelle à la taille des individus. En mars et juin, certaines truites marquées au confluent de l'Aisne avec l'Ourthe effectuent toutefois de longues migrations unidirectionnelles (plusieurs kilomètres) vers l'amont qui sont parfois stoppées ou retardées par de petits déversoirs devenus infranchissables en période d'étiage. Suivant l'abondance des précipitations et les variations du niveau d'eau, la truite passe l'obstacle, ou au contraire, stoppe toute tentative de franchissement et finit par dévaler à quelques centaines de mètres en aval. La fonction biologique de ces migrations reste à préciser. Au mois de mars, elles pourraient correspondre à un retour tardif vers un gîte printanier après le frai dans une autre rivière. Au mois de juin, il pourrait s'agir d'un comportement de thermorégulation comportementale, les truites quittant l'Ourthe pour l'Aisne, dont le régime thermique se rapproche davantage de leur optimum ($T^{\circ} \leq 17^{\circ}\text{C}$; ELLIOTT, 1994) à cette période de l'année. MEYERS *et al.* (1992) montrent aussi qu'au printemps certaines truites effectuent des migrations vers l'amont qu'ils associent plus à des augmentations de température que de débit mais dont l'intérêt biologique est inconnu. Une étude réalisée dans l'Aisne (GOFFAUX, 1997) a montré que les truites qui vivent dans des environnements thermiques hétérogènes (zones de confluence) peuvent exprimer des comportements de thermorégulation comportementale qui se traduisent par l'utilisation successive de refuges thermiques s'approchant le plus du préférendum, en fonction des températures du cours principal et de l'affluent. Il est intéressant de noter que les contrôles du piège de l'échelle à poissons de Bomal située sur l'Aisne à 500 m de la confluence avec l'Ourthe (Figure 1C), indiquent toujours un important pic de captures de truites au mois de juin (PHILIPPART et OVIDIO, études 1996-1998 en cours). Le rôle précis de ces migrations étant encore à déterminer, l'impact de faibles débits sur la biologie des populations de truite à ces périodes ne peut être précisé à l'heure actuelle.

Notre étude par biotélémétrie met en évidence que les truites montrent, en dehors de la période de reproduction, une mobilité plus élevée que ce qu'indiquent de nombreuses études par marquage-recapture (SCHUCK, 1945 ; TIMMERMAN, 1972, 1976 ; SOLOMON et TEMPLETON, 1976 ; HARCUP *et al.*, 1984 ; HESTHAGEN, 1988). Signalons que la précision de nos observations, et l'interprétation de leur causalité, n'auraient pu être possibles sans un positionnement journalier des truites, méthodologie trop rarement utilisée en biotélémétrie des poissons, du moins sur de longues périodes (BARAS, 1998).

De l'hiver à l'été, l'influence des facteurs environnementaux sur la mobilité des truites est très variable et individuelle. Ainsi, la variabilité des influences environnementales dépend probablement de la nature des gîtes et de l'aire d'activité où vit la truite, et, certainement aussi, de la variation de la capacité d'accueil des gîtes en fonction des modifications de plusieurs paramètres environnementaux tels que : vitesse de courant, profondeur, température, abondance de la nourriture, nature du milieu environnant (végétation, sous-berge).

Par contre, nous avons confirmé qu'en automne, les variables température et niveau d'eau exercent une action combinée précise sur le déclenchement des migrations de reproduction (voir OVIDIO *et al.*, 1998 pour plus de détails). Le rôle favorable des forts débits, des crues et décrues sur les migrations de reproduction a déjà été mis en

évidence dans des études antérieures (MUNRO et BALMAN, 1956 ; STUART, 1957 ; HUET, 1961 ; LIBOSVARSKY, 1976 ; HUET et TIMMERMANS, 1979). Dans le cas de débits moyens, d'autres auteurs ont montré que les basses températures dans le ruisseau ($< 6^{\circ}\text{C}$) semblent jouer un rôle inhibiteur (EUZENAT et FOURNEL, 1976 ; BAGLINIERE *et al.*, 1987, MAISSE et BAGLINIÈRE, 1991).

La possibilité de prévoir les moments précis où les truites vont débiter leur migration de reproduction est particulièrement intéressante pour la gestion des populations. Elle pourrait permettre, par exemple, de modifier les débits ou d'ouvrir momentanément certains barrages, normalement infranchissables, lors des vagues de migration. Mais de nombreuses mises au point techniques sont encore nécessaires pour que les ouvertures de barrages ou les appels d'eau par écluse puissent réellement être opérationnels. Des éclusées bien programmées pourraient alors avoir un impact favorable sur les populations de truites alors qu'habituellement, les poissons sont fortement perturbés par ces pratiques (CRISP, 1993 ; MOOG, 1993 ; LIEBIG, 1994 ; LAUTERS, 1995 ; VALENTIN, 1995 ; LIEBIG *et al.*, 1996).

Au moment de la reproduction, les distances parcourues sont importantes et de très petits affluents sont empruntés. Il est donc biologiquement indispensable de permettre une libre circulation des truites dans l'ensemble du bassin hydrographique.

REMERCIEMENTS

Pour la réalisation d'un doctorat sur l'écologie comportementale de la truite commune, j'ai pu bénéficier d'une bourse du FRIA (Fond pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et l'Agriculture). Je remercie les Drs J.C. PHILIPPART, promoteur de thèse, et E. BARAS (co-promoteur) ainsi que deux lecteurs anonymes, pour leurs suggestions et remarques très constructives à la lecture d'une version préliminaire du manuscrit. Pour les nombreuses heures passées sur le terrain et leur efficacité, j'exprime tout spécialement ma reconnaissance à D. GOFFAUX, F. GIROUX, G. RIMBAUD et C. BIRTLES. Je tiens également à remercier D. PARKINSON, B. SEROUGE, D. JEANDRAIN, G. QUINCHON et C. BRUCY pour leur aide précieuse ainsi que les responsables et membres de la Société de Pêche de l'Aisne, J. BLAUDE et Mr DENIS pour leur aimable collaboration. Cette recherche s'inscrit dans le projet « Meuse Saumon 2000 » financé par le Ministère de la Région Wallonne (Ressources Naturelles et Environnement) et coordonné à l'Université de Liège par J.C. PHILIPPART (chercheur qualifié au FNRS, Fonds National de la Recherche Scientifique).

BIBLIOGRAPHIE

- ALLENDORF F., 1996. Genetic and demographic effects of fragmentation and isolation of fish populations. Communication à : International Conference on Fish Migration and Fish Bypass-Channels, 24-26 septembre 1996, Vienne, Autriche, 9 p.
- BAGLINIERE J.L., CHAMPIGNEULLE A., NIHOARN A., 1979. La fraie du saumon atlantique (*Salmo salar*) et de la truite commune (*Salmo trutta* L.) sur le bassin du Scorff. *Cybiurn*, 3^e série, 7, 75-96.
- BAGLINIÈRE J.L., MAISSE G., LEBAIL P.Y., PREVOST E., 1987. Dynamique de la population de truite commune (*Salmo trutta* L.) d'un ruisseau breton (France). II. Les géniteurs migrants. *Acta Oecologica Ecol. Applic.*, 3, 201-215.

- BAGLINIÈRE J.L., MAISSE G., LE BAIL P., NIHOARN A., 1989. Population dynamics of brown trout, *Salmo trutta* L., in a tributary in Brittany (France) : spawning and juveniles. *J. Fish Biol.*, 34, 97-110.
- BAGLINIÈRE J.L., MAISSE G., (eds), 1991. La truite : biologie et écologie. INRA Editions, Paris, 303 p.
- BARAS E., 1992. Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L). *Cah. Ethol. Appl.*, 12, 125-442.
- BARAS E., 1998. Selection of optimal positioning intervals in fish tracking : an experimental study on *Barbus barbus*. *Hydrobiologia*, 1998.
- BARAS E., BIRTLES C., WESTERLOPPE L., THOREAU X., OVIDIO M., JEANDRAIN D., PHILIPPART J.C., in press. A critical review of surgery techniques for implanting telemetry devices into the body cavity of fish. In Le Maho Y. (ed.), Proceedings of the 5th European Conference on Wildlife Telemetry, Strasbourg (France), 26-30 August 1996, 10 p.
- BIRTLES C., BARAS E., PONCIN P., GOESSENS G., PHILIPPART J.C., 1995. A behavioural and histological assessment of post-tagging stress in brown trout *Salmo trutta* L. equipped with surgically implanted biotelemetry transmitters. In Abstract book of the Second Benelux Congress of Zoology, Leiden (Holland), November 18-19, 1995.
- CLAPP D.F., CLARK R.D., DIANA J.S., 1990. Range, activity and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan Stream. *Trans Am. Fish. Soc.*, 119, 1022-1034.
- CRISP D.T., 1993. Populations densities of juvenile trout (*Salmo trutta*) in five uplands stream and their effects upon growth, survival and dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 30, 759-771.
- ELLIOTT J.M., 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press, Oxford, 286 p.
- EUZENAT G., FOURNEL F., 1976. Recherche sur la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans une rivière de Bretagne, le Scorff. 1. Caractéristiques démographiques des populations de truite commune de la rivière Scorff et des affluents. 2. Premiers éléments d'une étude de dynamique des populations de truite commune. Thèse de Doctorat 3ème cycle, Biol. Anim. Fac. Sci. Univ., Rennes, 213 p.
- FAUSH K.D., YOUNG M.K., 1995. Evolutionarily Significant Units and Movement of Resident Stream Fishes : A Cautionary Tale. *American Fisheries Society Symposium*, 17, 360-370.
- GOFFAUX D., 1997 Incidence du régime thermique sur l'utilisation du temps et de l'espace par la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans une rivière salmonicole, l'Aisne. Mémoire de Licence en Sciences Biologiques, LDPA-Université de Liège, 50 p.
- GOWAN C., YOUNG M.K., FAUSCH K.D., RILEY S.C., 1994. Restricted movements in resident stream salmonids : a paradigm lost. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51, 2626-2637.
- GUYOMARD R., KRIEG F., 1986. Mise en évidence d'un flux génétique entre populations naturelles de truites fario et souche de repeuplement dans deux rivières de Corse. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 303, 134-140.
- HARCUP M.F., WILLIAMS R., ELLIS D.M., 1984. Movements of brown trout, *Salmo trutta* L., in the River Gwyddon, South Wales. *J. Fish Biol.*, 24, 415-426.
- HAURY J., OMBREDANE D., BAGLINIERE J.L., 1991. L'habitat de la truite commune (*Salmo trutta*) en cours d'eau. In Baglinière J.L. et Maisse G. (eds), La truite : biologie et écologie, 48-96, INRA Publ., Paris.

HABITATS DE REPRODUCTION DES POISSONS ET PROCESSUS GÉOMORPHOLOGIQUES DANS DES RIVIÈRES A FOND CAILLOUTEUX. ESSAI DE SYNTHÈSE ET APPLICATIONS A QUELQUES RIVIÈRES DU BASSIN DE LA MEUSE

Denis PARKINSON, François PETIT, Geoffrey PERPINIEN et Jean-Claude PHILIPPART

Résumé

Du fait de la grande dépendance du poisson vis-à-vis de son habitat physique, particulièrement pendant les stades de vie précoce, l'étude et la gestion des populations pisciaires s'enrichissent d'une approche mixte, biologique et géomorphologique. Cet article présente une synthèse des relations entre l'habitat de reproduction des poissons lithophiles et les processus de transport des sédiments et d'évolution morphologique du lit dans les rivières à fond caillouteux. La survie des embryons, qui constitue le premier « goulot » démographique, dépend essentiellement de la qualité du milieu de développement. Dans le cas des poissons lithophiles, cette dernière est fortement influencée par le transport des sédiments. Le dépôt et l'infiltration des sédiments fins au niveau des sites de ponte limitent fortement l'apport en oxygène dissous aux embryons et influencent défavorablement leur survie. La dynamique spatiale et temporelle de ce processus dépend de l'apport en sédiments fins à la rivière, de la capacité de transport de celle-ci et des conditions de débit. Dans ce contexte, les crues mobilisatrices jouent un rôle écologique considérable pour le maintien de la qualité des frayères, en assurant le remaniement global des bancs de gravier et en les purgeant partiellement des sédiments fins accumulés. Par contre, la destruction mécanique des "bancs de gravier-frayères" par une crue entraîne une mortalité importante des embryons, fragiles et peu mobiles. Par leur action de creusement et d'enfouissement des oeufs, les poissons lithophiles pondant sous gravier modifient activement le milieu de développement de leur progéniture. Ces modifications (purge mécanique des sédiments fins, modifications de l'écoulement interstitiel, stabilisation du substrat) tendent globalement à maximiser le succès de la production des jeunes (recrutement).

Mots-clés

frayère, poissons lithophiles, sédimentologie du lit, rivière caillouteuse, aménagement de rivière, bassin de la Meuse

Summary

The strong links between fishes and physical habitat justify the combination of biology and geomorphology in river research and management. This paper presents a synthetic view on relations between lithophilous fishes spawning habitat and sediment transport, channel morphology evolution processes in gravel bed rivers. Embryo survival, which partly sustains demographic equilibrium in fish populations, depends on the quality of developmental environment. In lithophilous species, the former is strongly influenced by sediment transport.

Fine sediment deposition and intrusion limit oxygen availability and embryo survival. Amount of fine sediment entering the river, transport capacity and discharge control the spatial and temporal trends in fines sedimentation processes. In this context, large floods have a great ecological importance in maintaining spawning substrates quality because they renew gravel bars and partially flush fine sediment. On the contrary, mechanical destruction of spawning sites by a spate induce important embryo mortality. Eggs burying in brood hides lithophilous species (in the sense of Balon, 1975) actively modifies embryo developmental environment. This changes (fine sediment cleaning, interstitial flow modifications, spawning substrate stabilisation) tend to maximise species spawning success.

Key-words

spawning ground, lithophilous fishes, bed sedimentology, gravel bed river, river management, Meuse basin

INTRODUCTION

Au premier abord, le regard posé sur la rivière par l'hydrobiologiste diffère sensiblement de celui du géomorphologue. Le premier parle biocénose aquatique, écosystème lotique, habitat, biodiversité tandis que le second centre son intérêt sur des problématiques telles que le transport des sédiments, l'érosion, la morphométrie et le façonnement des lits fluviaux. Mais, au-delà de la barrière des langages, la frontière entre les deux disciplines apparaît beaucoup plus ténue. L'étude objective du fonctionnement de l'écosystème-rivière ne peut se faire dans l'ignorance de sa dépendance, voire de sa soumission, vis-à-vis de l'environnement physique. Les interactions entre le régime hydrologique et la morphologie de la rivière fixent la quantité et la qualité de l'habitat disponible pour les organismes aquatiques (Heede et Rinne, 1990).

Par ailleurs, les processus dynamiques qui régissent la structure et l'évolution du lit d'une rivière à fond caillouteux paraissent globalement peu influencés par la présence des organismes aquatiques. Cette rétroaction se marque cependant, parfois à grande échelle, dans le cas de plantes (Petit et Schumacker, 1985) et d'animaux qui induisent, de par leur présence, de profondes modifications de leur milieu de vie, l'exemple le plus classique étant celui du castor (Naiman et al., 1986). Si la nécessité d'une sensibilisation du géomorphologue au fonctionnement biologique de la rivière qu'il étudie s'avère minime du point de vue de la recherche fondamentale, il en va tout autrement quand on aborde les questions relatives à la gestion des cours d'eau. La rencontre d'objectifs pluriels tels que le contrôle de l'érosion des berges, la lutte contre les inondations, la protection des ouvrages d'art, la préservation de la biodiversité et de la santé écologique de la biocénose aquatique, nécessite une approche concertée entre les pouvoirs publics, les ingénieurs hydrauliciens, les géomorphologues et les biologistes (Petit et al., 1999). Une politique de gestion idéale des cours d'eau nécessite que chacune des parties, tout en apportant sa compétence dans son domaine spécifique, soit sensibilisée aux objectifs des autres. Dans cette optique d'interdisciplinarité, nous présentons dans cet article une synthèse des données disponibles dans la littérature qui mettent en exergue les liens entre les processus géomorphologiques dans les rivières à fond caillouteux (apport et transport des sédiments, façonnement et morphométrie du lit) et le fonctionnement écologique de l'habitat de reproduction des poissons qui y vivent.

Cette contribution s'inscrit dans le cadre d'un programme de recherches portant sur différents aspects de

l'écologie des populations de poissons dans le bassin de la Meuse :

1. l'influence des facteurs physiques et chimiques du milieu sur la répartition géographique des espèces et sur le succès du recrutement annuel des jeunes (Philippart, 1989);
2. la caractérisation des besoins des poissons pour l'habitat physique (Parkinson, 1997; Mann et al., 1998) et des modalités d'utilisation de cet habitat dans l'espace et dans le temps (Baras, 1992; Ovidio et al., 1998);
3. la conservation et la restauration des habitats aquatiques comme base de la préservation-restauration de la biodiversité des poissons en rivières (Philippart, 1990 et 1998);
4. une ébauche de typologie des rivières de Wallonie sur base de critères géomorphologiques, hydrologiques, physico-chimiques et écologiques (Petit et al., 1999).

Sur un plan plus général, la présente étude s'inscrit dans un large mouvement actuel de recherches sur les composantes hydrauliques et sédimentologiques de l'habitat des poissons d'eau douce (Gaudin et al., 1995; Leclerc et al., 1996; Hardy, 1998).

Après une brève description des espèces considérées et des caractères généraux de leur reproduction, nous analysons l'influence de la dynamique fluviale sur l'habitat de reproduction des poissons des rivières caillouteuses et, plus particulièrement, sur la qualité du milieu de développement des oeufs, des embryons et des larves. Les conséquences directes de l'activité reproductrice des poissons sur la structure et la mobilité des lits sont évoquées dans un chapitre séparé. Enfin, nos conclusions visent à démontrer la richesse des apports d'une approche mixte, biologique et géomorphologique, aux problèmes de la gestion des cours d'eau caractéristiques de l'Ardenne et des régions voisines.

I. LES POISSONS DES RIVIÈRES A FOND CAILLOUTEUX

D'un point de vue géomorphologique, les rivières à fond caillouteux sont généralement associées à des pentes longitudinales importantes qui imposent des conditions d'écoulement dynamiques. Les poissons qui vivent dans ces rivières ou dans ces tronçons de rivières, possèdent des capacités de nage importantes (espèces rhéophiles comme les truites et les saumons) ou des stratégies comportementales d'évitement du courant (espèces benthiques, vivant sur le fond au contact du substrat caillouteux, comme le chabot), ces deux caractéristiques étant parfois associées chez une même espèce (rhéophile à tendance benthique, comme le barbeau fluvial).

A. Considérations générales à propos des espèces évoquées

1. Importance écologique de l'habitat de reproduction

La reproduction constitue une étape cruciale dans le cycle de vie d'un poisson. L'équilibre démographique d'une espèce de poisson est étroitement lié au bon déroulement de cette phase critique. Les facteurs abiotiques (stochastiques) du milieu (température, débit) influencent de manière prépondérante l'abondance, la diversité et la composition spécifique des classes d'âge les plus jeunes (Schlosser, 1985). L'abondance de celles-ci, exprimée en nombre d'individus d'une espèce issus d'une même saison de reproduction au sein d'une population donnée, est déterminée par l'adéquation du milieu de vie aux exigences reproductrices des géniteurs (disponibilité en habitat de reproduction) et par la survie pendant les stades de vie précoces. Ceux-ci couvrent les stades de développement "oeuf", "embryon" et "larve" qui se définissent comme suit :

1. l'oeuf est le résultat de la fécondation externe par un mâle d'un ovule expulsé par une femelle au moment de l'acte de ponte; chez les poissons, l'ensemble des oeufs pondus constitue le frai;
2. l'embryon est le tout jeune poisson entre le début de son développement après la fécondation jusqu'au moment où il a complètement résorbé (alimentation endogène) la réserve de vitellus contenue dans l'oeuf; l'embryon est initialement contenu dans l'enveloppe de l'oeuf (stade de l'oeuf embryonné) puis s'en extrait au moment de l'éclosion pour devenir un embryon libre mais peu mobile;
3. la larve est le stade de développement entre le début de l'alimentation exogène (proies venant du milieu extérieur) et le moment où le jeune poisson a acquis sa structure anatomique définitive à un âge variable, de quelques semaines à trois mois, selon les espèces.

La survie des embryons et des larves est elle-même dépendante de la qualité de leur milieu de développement. Or, c'est durant les stades précoces qu'une espèce se montre la plus sensible aux limitations quantitatives et qualitatives de son habitat ("habitat bottlenecks" : Stalnaker et al., 1996). De plus, la faible mobilité des individus au début de leur vie ne leur permet pas de réagir face aux contraintes du milieu abiotique, ni à celles imposées par la présence des autres organismes de la biocénose : évitement des prédateurs, recherche active de la nourriture et des conditions optimales d'habitat, compétition intra- et interspécifique.

La gestion et la préservation efficaces d'une population de poissons ne peut donc s'affranchir de la prise en compte des exigences écologiques des différentes

espèces en terme d'habitat de reproduction et de la protection de cet habitat au sein de l'écosystème (Mills et Mann, 1985).

2. Modes et stratégies de reproduction

Balon (1975) a établi une classification écologique des poissons basée sur la forme et la fonction aux premiers stades du développement, sur les frayères préférées et sur le comportement reproducteur. Les espèces y sont réparties dans un système hiérarchisé suivant les soins apportés par les reproducteurs à la progéniture, le choix comportemental du substrat de ponte et la nature de ce substrat. La plupart des poissons des cours d'eau à fond caillouteux utilisent comme substrat de ponte le lit de la rivière : sables pour les espèces psammophiles (telles que le goujon), graviers et cailloux pour les espèces lithophiles. Parmi celles-ci, on distingue deux catégories en fonction de la protection apportée aux oeufs. Certaines espèces lithophiles déposent leurs oeufs à l'intérieur même du substrat; dans ce groupe des "brood hiders" se classent tous les salmonidés (saumons, truites et ombres) et quelques cyprinidés rhéophiles tels que les barbeaux. D'autres pondent sur le substrat des oeufs plus ou moins adhérents (très collants chez le hotu, nettement moins chez le chevaine). Il existe aussi des espèces qui pondent leurs oeufs collants uniquement sur des plantes immergées (espèces phytophiles strictes telles que la carpe, la tanche et le brochet) ou indifféremment sur des plantes ou des cailloux (espèces phyto-lithophiles telles que la vandoise et le gardon).

B. Présentation des espèces et caractéristiques hydro-écologiques des rivières étudiées

Le tableau 1 présente succinctement les espèces européennes et nord-américaines qui ont fait l'objet des études citées dans cette synthèse. Au point B, nous décrivons de façon plus détaillée la composition de la faune des poissons de deux rivières wallonnes à fond caillouteux typiques, l'Ourthe et l'Aisne, ainsi que celle de la Méhaigne, qui, vu sa position géographique, présente une problématique légèrement différente (Fig. 1).

1. L'Aisne, rivière dominée par les salmonidés

Au sein de la zonation de Huet (1949), qui fait le lien entre la structure ichtyocénétique des rivières d'Europe occidentale et un indice pente / largeur, l'Aisne se situe dans la zone à truite puis à ombre dans son cours inférieur (Tableau 2). La communauté des poissons est largement dominée par la truite commune (60,9 % de la biomasse totale) et par l'ombre commun (36,5 %), le reste comprenant de petites espèces d'eau courante telles que le chabot, la loche franche et le vairon (Philippart et Vranken, 1983).

Tableau 1 - Caractéristiques écologiques d'espèces de poissons de rivières à fond caillouteux d'Europe occidentale et (*) d'Amérique du Nord

Espèce	Nom vernaculaire	Famille	Garde parentale	Dissimulation de la ponte	Substrat de ponte	T° - Date de reprod. (*)	Aisne	Mehaigne	Ourthe moyenne
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	Ablette spirin	Cyprinidés	Non	Non	Lithophile	14-18 (mai-juin)	(-)	(+)	(+)
<i>Barbus barbus</i>	Barbeau fluviatile	Cyprinidés	Non	Oui	Lithophile	14-18 (mai-juin)	(-)	(+)	(+)
<i>Chondrostoma nasus</i>	Hotu	Cyprinidés	Non	Non	Lithophile	10-12 (avril-mai)	(-)	(+)	(+)
<i>Leuciscus cephalus</i>	Chevaine	Cyprinidés	Non	Non	Lithophile	14-18 (mai-juin)	(-)	(+)	(+)
<i>Phoxinus phoxinus</i>	Vairon	Cyprinidés	Non	Non	Lithophile	10 (avril-mai)	(+)	(+)	(+)
<i>Leuciscus leuciscus</i>	Vandoise	Cyprinidés	Non	Non	Phytophile	8-10 (mars-avril)	(-)	(+)	(+)
<i>Perca fluviatilis</i>	Perche commune	Percidés	Oui	Non	Phyto-lithophile	13-14 (avril-mai)	(-)	(+)	(+)
<i>Esox lucius</i>	Brochet	Esocidés	Non	Non	Phyto-lithophile	7-10 (févr.-avril)	(-)	(+)	(+)
<i>Gobio gobio</i>	Goujon	Cyprinidés	Non	Non	Psammophile	15 (mai-juin)	rare	(+)	(+)
<i>Salmo salar</i>	Saumon atlantique	Salmonidés	Non	Oui	Lithophile	3-8 (nov. - janv.)	Réintro.	(-)	Réintro
<i>Salmo trutta</i>	Truite commune	Salmonidés	Non	Oui	Lithophile	3-8 (nov. - janv.)	(+)	(+)	(+)
<i>Thymallus thymallus</i>	Ombre commun	Thymallidés	Non	Oui	Lithophile	8-10 (mars-avril)	(+)	(+)	(+)
<i>Cottus gobio</i>	Chabot	Cottidés	Oui	Non	Psammophile	8-10 (avril-mai)	(+)	(+)	(+)
<i>Barbatula barbatula</i>	Loche franche	Cobitidés	?	Oui	Lithophile	-	-	-	-
<i>Oncorhynchus keta</i> (*)	Saumon « chum »	Salmonidés	Non	Oui	Lithophile	-	-	-	-
<i>O. gorbuscha</i> (*)	Saumon « pink »	Salmonidés	Non	Oui	Lithophile	-	-	-	-
<i>O. kisutch</i> (*)	Saumon « coho »	Salmonidés	Non	Oui	Lithophile	-	-	-	-
<i>O. nerka</i> (*)	Saumon « sockeye »	Salmonidés	Non	Oui	Lithophile	-	-	-	-
<i>O. ishawytscha</i> (*)	Saumon « chinook »	Salmonidés	Non	Oui	Lithophile	-	-	-	-
<i>O. mykiss</i> (*)	Truite arc-en-ciel	Salmonidés	Non	Oui	Lithophile	-	-	-	-
<i>Salvelinus fontinalis</i> (*)	Saumon de fontaine	Salmonidés	Non	Oui	Lithophile	-	-	-	-

Tableau 2 - Caractéristiques générales des rivières wallonnes étudiées. (*) : station de Hamoir-Tabreux (période 1966-1981); (**) : station de Juzaine (période 1976-1981); (***) : station de Moha (période 1971-1996)

CARACTERISTIQUES	OURTHE	AISNE	MEHAIGNE
Source	Behoz	Hautes Tailles	Saint Denis
Altitude source (m)	507	600	180
Confluence	Meuse à Liège	Ourthe à Bomal	Meuse à Wanze
Altitude confluence (m)	63	135	68
Longueur (km)	186	35	65.6
Pente moyenne (‰)	1.5	2.78	1.55
Largeur (m)	30	14	10
Bassin versant (km ²)	1597 (*)	184	360
Affectation du sol	30% bois, 70% cultures et prairies quartzo-phyllades 77%, schistes 8.7%, calcaire 7%, grès 6.6%	bois	98% cultures et prairies
Roche - mère		schistes et grès	sable 50%, craies 20%, schistes 20%, calcaires 5 %
Débit moyen annuel (m ³ s ⁻¹)	22.9 (*)	2.4 (**)	2.4 (***)
Débit à plein bord (m ³ s ⁻¹)	160 (*)	13 (**)	15 (****)
Crue décennale (m ³ s ⁻¹)	262 (*)	41.4 (**)	24.1 (***)

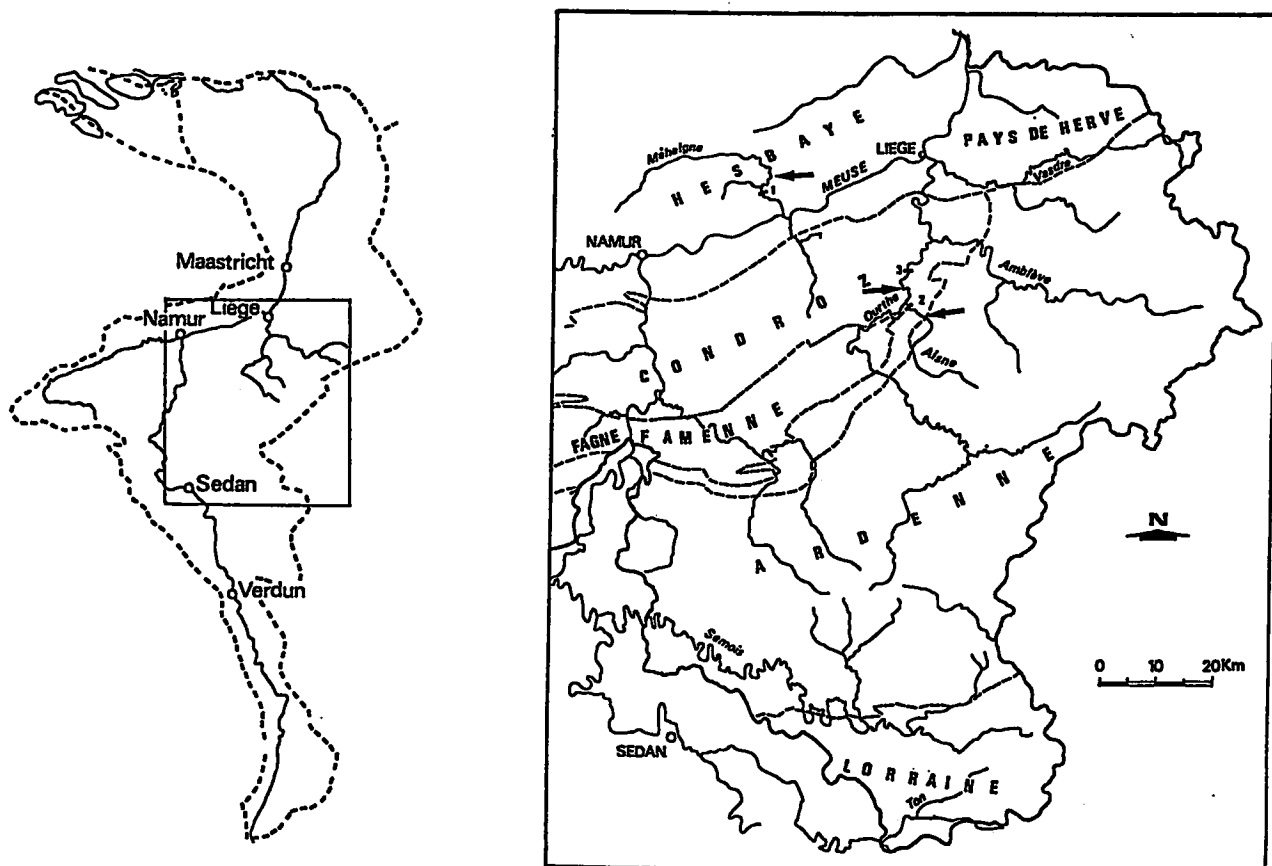


Figure 1 - Localisation des sites d'étude.

Au terme d'une migration de reproduction vers l'amont qui débute vers la mi-octobre (Ovidio et al., 1998), la ponte de la truite a lieu de novembre à janvier, en condition de photopériode décroissante et à des températures dans l'eau de l'ordre de 4 à 8° C. Les oeufs sont enfouis dans le lit de la rivière (diamètre du substrat : 14 +/- 6 mm), dans des conditions hydrauliques bien précises (profondeur : 31 +/- 14 cm et vitesse du courant à 10 cm du fond : 39 +/- 11 cm.s⁻¹; Shirvell et

Dungey, 1983).

L'ombre est également un pondeur sous gravier; il pond en mars-avril lorsque la température de l'eau passe de 4-5° C à 8-10° C (Photo 1). Comme chez la truite, les sites choisis pour le dépôt des oeufs correspondent à des conditions bien précises (Sempeksi et Gaudin, 1995) d'écoulement (profondeur : 10 - 40 cm et vitesse à 10 cm du fond : 49 +/- 12 cm.s⁻¹) et de granulométrie du substrat (2 - 64 mm de diamètre).



Photo 1 - L'Aisne à Bomal à proximité de sa confluence (le 16 avril 1997, pour un débit moyen). Succession d'un seuil graveleux oblique et d'une mouille, soulignée par la rupture de pente du plan d'eau; un tel banc de gravier correspond à un habitat de ponte typique de l'ombre.

2. L'Ourthe moyenne, rivière dominée par les cyprinidés rhéophiles

L'Ourthe, dans son cours famennien et condrusien (de Hotton à sa confluence avec la Meuse), correspond principalement à la zone à barbeau. La faune des poissons comprend 23 espèces indigènes (Philippart, 1977). Le barbeau fluviatile est largement dominant avec 65,8 à 72,2 % de la biomasse capturée en 1973-74. Les autres cyprinidés rhéophiles (chevaine, vandoise, hotu) forment 15,5 à 18,3 % de l'ichtyomasse, les salmonidés (truites, ombres) 6,9 à 7,8 % et les prédateurs (brochet, perche, anguille) 5 %.

Parmi les quatre espèces de cyprinidés dominantes, seule la vandoise ne dépend pas strictement de substrats caillouteux pour sa reproduction, car c'est une

espèce phyto-lithophile qui peut déposer ses oeufs sur des substrats divers (racines, branches, végétaux, cailloux). Les autres espèces (chevaine, hotu, barbeau) sont des pondeurs lithophiles stricts, le barbeau étant particulier puisqu'il enfouit ses oeufs sous le gravier, à la manière de l'ombre avec lequel il partage d'ailleurs les exigences en terme de granulométrie du substrat (Photo 2).

3. La Méhaigne

C'est dans son cours inférieur (en aval de Latinne-Hosdent) que la Méhaigne montre sa plus grande richesse ichthyologique. Ce tronçon correspond à une zone à barbeau et est peuplé par 26 espèces de poissons, parmi lesquelles on retrouve à la fois des espèces rhéophiles (truite, barbeau, chevaine, hotu, vandoise,

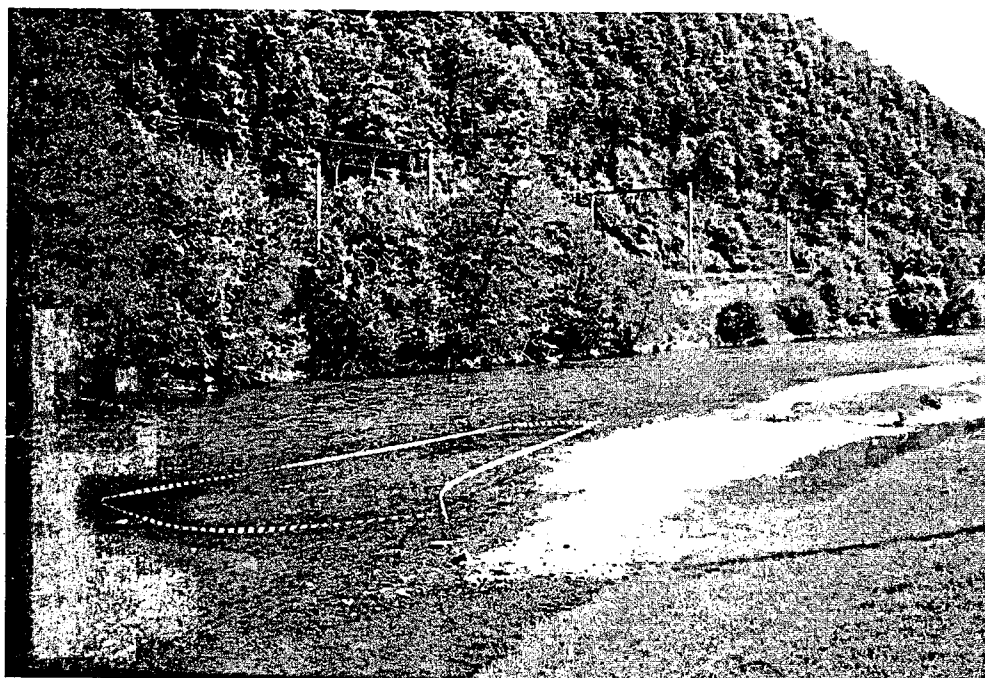


Photo 2 - L'Ourthe à Hamoir (en mai 1989, pour un débit moyen). Banc de convexité (en rive droite) dont la partie délimitée par les rubans de plastique correspond à une frayère à barbeau.



Photo 3 - La Méhaigne à Pitet (en avril 1990, pour un débit moyen). Succession d'une mouille et d'un seuil graveleux, susceptible d'être une frayère à ombre et à barbeau mais dont la qualité sédimentologique est médiocre suite au colmatage par les fines.

vairon) et des espèces affectionnant les courants plus lents telles que le gardon, le goujon et la brème commune (Philippart, 1997).

L'habitat de reproduction disponible pour les poissons lithophiles dans la Méhaigne est très différent de ceux présents dans l'Aisne et l'Ourthe. En effet, même si dans la partie inférieure de son cours, là où elle coule sur le Paléozoïque, la Méhaigne présente un fond caillouteux tout comme les deux autres rivières, elle s'en différencie cependant par une abondance en sédiments fins. La tête de son bassin se trouve, en effet, dans la zone limoneuse de la Hesbaye et l'essentiel du bassin est affecté à des cultures, ce qui engendre une forte érosion des terres et un afflux en sédiments limoneux. Dans les bassins de l'Aisne et de l'Ourthe, la couverture limoneuse est moins épaisse, voire discontinue et l'affectation du sol y est différente, avec une prédominance d'herbages et de forêts. Ceci se marque d'ailleurs par des valeurs de charges en suspension très différentes puisque, dans l'Ourthe par exemple, on atteint à peine des concentrations de 300 mg.l^{-1} pour une crue décennale (Lemin et al., 1987) alors que, dans la Méhaigne, on dépasse largement 1 g.l^{-1} pour des crues non débordantes dont la récurrence est de 0,4 an (Perpinien, 1998).

Cette abondance de sédiments fins dans la Méhaigne provoque le colmatage du substrat caillouteux qui forme le lit et diminue fortement la survie des oeufs et des larves chez les espèces lithophiles qui enfouissent leurs oeufs dans le substrat (Photo 3). Il en résulte une production de jeunes poissons ("recrutement") très faible chez le barbeau et même nulle chez l'ombre (Philippart, 1997).

C. Méthodes d'étude

Une approche mixte, physique et biologique, de l'hydrosystème rivière suppose l'utilisation de méthodes qui sont tant celles de l'écologiste que du géomorphologue (Gordon et al., 1992; Amoros et Petts, 1993). Nous les rappelons brièvement ci-dessous.

1. Approche écologique

L'observation visuelle et surtout le suivi de poissons par radiopistage (Baras et Philippart, 1989; Baras, 1992) permettent d'inventorier et de localiser les frayères ainsi que d'étudier les migrations d'individus pendant la période de reproduction. La caractérisation de l'habitat de ponte se fait à grande échelle (microhabitat), par des prises de mesures topographiques et une caractérisation de l'écoulement (Malavoi et Souchon, 1989). La vérification de la présence effective d'embryons, leur comptage et la détermination de leur profondeur d'enfouissement sont possibles

grâce à l'utilisation du carottage du substrat par congélation à l'azote liquide (Grost et al., 1991).

L'implantation d'oeufs embryonnés de poissons en milieu naturel sur des frayères existantes ou reconstituées (Rubin, 1995) permet d'étudier les relations entre la survie des embryons au sein de la frayère et les caractéristiques de ce type d'habitat (disponibilité en oxygène, caractéristiques du substrat...).

2. Approche géomorphologique

L'étude des modifications naturelles ou provoquées de l'habitat des poissons fait appel à des méthodes comme le piégeage des sédiments fins qui s'infiltrant dans le lit (Carling, 1984), le marquage colorimétrique de plages de cailloux (Bravard et Petit, 1997) pour pouvoir identifier les conditions nécessaires à la mobilisation et au remaniement des formes du lit ou encore l'implantation de chaînes et de barres d'érosion (Nawa et Frissel, 1993; Laronne et al., 1994) qui permettent de quantifier les modifications subies par les bancs de gravier suite aux crues.

Les techniques sédimentologiques (Young et al., 1991) sont également largement utilisées pour la caractérisation fine du substrat et la détermination de ses modifications, soit par le poisson (creusement de la frayère), soit par les événements hydrologiques (crues mobilisatrices, colmatage par les sédiments fins).

Les résultats écologiques et géomorphologiques présentés dans cet article ont été obtenus grâce à ces différentes techniques, utilisées en suivant une méthodologie commune dans les différentes rivières (Parkinson, 1997 et 1998; Perpinien, 1998).

II. INCIDENCE DES PROCESSUS GEOMORPHOLOGIQUES SUR L'HABITAT DE REPRODUCTION

Dans ce chapitre, nous évoquons essentiellement l'influence de la dynamique fluviale sur la qualité de l'environnement physique rencontré par les embryons pendant leur développement. L'autre grande facette de l'habitat de reproduction, c'est-à-dire la localisation et la superficie des sites de ponte, n'est pas évoquée ici, car elle nécessite des développements assez longs. Signalons toutefois que ce domaine fait l'objet de recherches approfondies de la part des hydrobiologistes et des ingénieurs hydrauliciens, notamment pour ce qui concerne la modélisation de l'impact des régulations artificielles du débit et des dragages en rivières (Bovee, 1978; Chapman et al., 1986; Shirvell, 1989; Souchon et al., 1989; Delacoste et al., 1993; Leclerc et al., 1994; Baras et al., 1996; Leclerc et al., 1996; Moir et al., 1996).

A. Qualité du milieu de développement des embryons

1. Influence directe du milieu physique sur la survie des embryons

Le succès de la reproduction des poissons lithophiles dépend d'une série de facteurs du milieu qui définissent la qualité du substrat d'incubation et influencent directement le taux de survie des embryons. Les exigences de ceux-ci vis-à-vis de leur milieu de développement concernent :

- l'apport en oxygène dissous pour les besoins respiratoires (Alderdice et al., 1958; Garside, 1959; Silver et al., 1963; Mason, 1969; Hamor et Garside, 1976 et 1977; Heckeis et al., 1996);
- l'évacuation des déchets métaboliques toxiques (dioxide de carbone et ammoniac : Alderdice et Wickett, 1958);
- la présence d'un environnement thermique compatible avec le bon déroulement des différentes étapes de la croissance et de la morphogenèse (Marr, 1966; Hamor et Garside, 1976; Reiser et Wesche, 1979; Jungwirth et Winkler, 1984; Absil, 1989; Crisp, 1990);
- l'évitement passif des prédateurs potentiels (oiseaux aquatiques, poissons, invertébrés) par une dissimulation dans les interstices du substrat (Mc Neil, 1966; Heckeis et al., 1996);
- la présence d'un micro-environnement physico-hydraulique qui permet aux embryons peu mobiles de se développer dans un milieu leur apportant une protection mécanique et prévenant tout emportement par le courant, jusqu'au moment de leur émergence des graviers et de leur passage à la vie en pleine eau (Dill et Northcote, 1970; Phillips et al., 1975).

L'importance relative de ces différents facteurs écologiques dans le déterminisme de la survie des embryons diffère sensiblement selon qu'on s'adresse aux espèces qui déposent leurs oeufs à la surface du lit ou à celles qui les enfouissent dans le substrat.

L'environnement physique et chimique rencontré par les embryons des pondeurs sous gravier dépend fortement des modalités de l'écoulement de l'eau au travers du substrat. La topographie de la frayère et les caractéristiques - vitesse et profondeur - de l'écoulement de surface (Stuart, 1953; Vaux, 1968; Peterson et Quinn, 1996b), la présence d'une alimentation du compartiment interstitiel par de l'eau souterraine (Sowden et Power, 1985) ainsi que la perméabilité du substrat (Coble, 1961) contrôlent le flux de l'eau interstitielle et donc l'apport d'oxygène dissous aux embryons et l'évacuation de leurs produits métaboliques. On doit aussi prendre en compte la demande biologique et chimique en oxygène du substrat qui contient des micro-organismes décomposeurs. Ainsi, dans le cadre d'expériences d'implantation *in situ*, dans l'Aisne et l'Ourthe, d'incubateurs artificiels contenant des embryons d'ombre et de barbeau (Parkinson, 1997), nous avons observé une relation positive entre la survie moyenne à l'éclosion des embryons et le diamètre moyen des particules du substrat d'incubation (Fig. 2). La structure granulométrique du lit doit également permettre l'émergence des jeunes poissons lorsque ceux-ci commencent à rechercher leur première nourriture (Phillips et al., 1975). Les sites de frai des pondeurs sous gravier sont donc très souvent localisés dans des zones d'échanges importants entre l'eau de surface, l'eau interstitielle et l'eau des nappes phréatiques (Fig. 3; Leman, 1989).

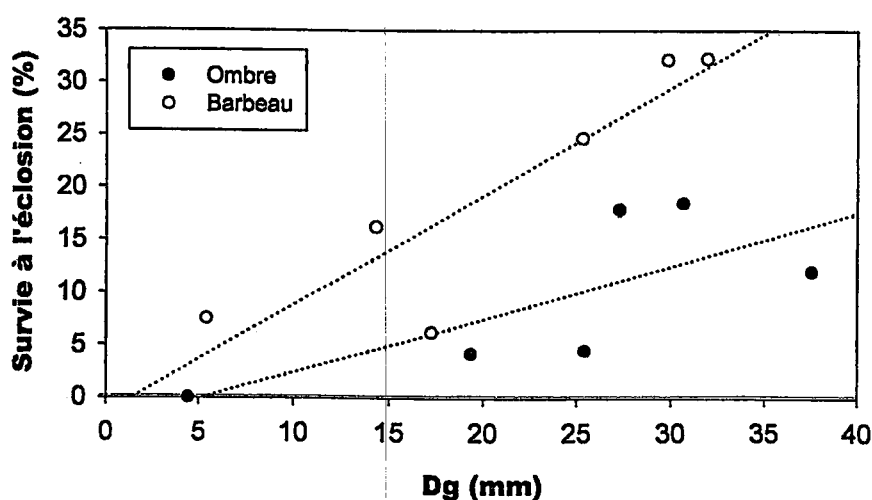


Figure 2 - Relation entre la survie à l'éclosion des embryons d'ombre (dans l'Aisne) et de barbeau (dans l'Ourthe) dans les incubateurs artificiels implantés dans le substrat et le diamètre moyen ($D_g = (D_{16} \times D_{84})^{0.5}$) des particules du substrat d'incubation (Parkinson, 1997).

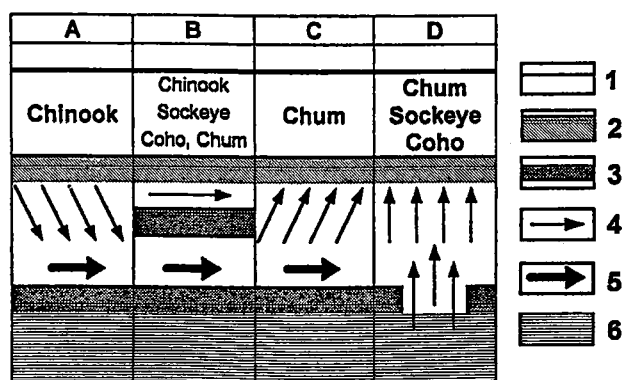


Figure 3 - Schéma des sites de ponte préférés chez les différentes espèces de saumons du Pacifique (*Oncorhynchus spp*) en fonction des modes de circulation et d'apport de l'eau dans le compartiment interstitiel (A, B, C et D). Redessiné d'après Leman (1989). 1 : surface de l'eau; 2 : surface du lit; 3 : couche imperméable; 4 : direction du courant d'eau interstitiel; 5 : direction du courant d'eau en provenance de la nappe phréatique; 6 : nappe phréatique. Les noms vernaculaires font référence à la terminologie utilisée dans le tableau 1. Les noms d'espèces en caractères gras correspondent à une forte préférence manifestée par l'espèce.

Lorsque les oeufs sont déposés à la surface du lit, ce qui, dans l'Ourthe par exemple, est le cas du chevaîne et du hotu, les embryons ne dépendent pas d'une percolation du substrat pour l'apport en oxygène dissous. Ils sont, par contre, beaucoup plus exposés à la prédation que ceux des pondeurs sous gravier (Heckeis et al., 1996) et à l'entraînement par le courant lors des coups d'eau (Mills, 1981), surtout après l'éclosion, car les oeufs embryonnés sont collants et adhèrent aux cailloux.

2. Habitat de reproduction et dépôt des sédiments fins

a. Processus d'infiltration

Sont considérés comme sédiments fins dans les lits caillouteux et graveleux des particules dont le diamètre est inférieur ou égal à celui des sables (< 2mm). D'un point de vue dynamique, les sédiments fins peuvent être déposés en même temps que les éléments les plus grossiers du substrat lors des phases de mobilisation et de sédimentation générale du lit caillouteux (voir III.A.3) ou pénétrer à l'intérieur d'un lit stable en s'infiltrant entre les interstices (Lisle, 1989). Dans ce dernier cas, la taille des particules influence beaucoup leur processus de sédimentation et de mobilisation. Si les particules ont un diamètre supérieur à la taille des interstices d'un lit stable, elles ne peuvent s'infiltrer en profondeur et sont incorporées dans le matériel de surface. Les particules d'un diamètre intermédiaire (sables fins) forment des couches à faible profondeur dans le compartiment interstitiel (sous la couche de surface par exemple) tandis que les éléments plus fins peuvent combler entièrement le compartiment interstitiel (Beschta et Jackson, 1979 ; Lisle, 1989).

Le taux de sédimentation des éléments fins est contrôlé beaucoup plus par la concentration de ces derniers à l'interface du lit que par les caractéristiques de l'écoulement de l'eau (Carling, 1984). Par ailleurs, l'infiltration des fines diminue quand la quantité totale de sédiments transportés augmente (Lisle et Lewis, 1992). En effet, un comblement des interstices de la couche active du lit, durant les premiers stades du processus de sédimentation, fait obstacle à tout colmatage ultérieur.

b. Impact sur les embryons des reproducteurs lithophiles

Le dépôt de sédiments fins est certainement le facteur qui limite le plus le succès de la reproduction naturelle des salmonidés en rivières (Cordone et Kelley, 1961). Cette affirmation peut vraisemblablement s'étendre à tous les pondeurs sous gravier. Les études ne manquent pas qui démontrent l'impact négatif, sur le succès de reproduction des poissons lithophiles, d'une infiltration importante de sédiments fins dans le lit des rivières à fond caillouteux.

L'effet le plus direct du colmatage des frayères est une diminution de la concentration en oxygène dissous dans le compartiment interstitiel qui découle d'une réduction de la perméabilité du substrat de ponte (Mc Neil, 1966; Ringler et Hall, 1976). Ce déficit de l'oxygène au sein d'une frayère se traduit par l'augmentation de la mortalité des embryons de poissons lithophiles. Ainsi, Turnpenny et Williams (1980) notent une mortalité des embryons de truite commune atteignant 98 et 100 % dans un substrat infiltré par des particules issues des eaux de lavage d'une mine de charbon.

Scrivener et Brownlee (1989) ont observé une diminution respective de 12,7 % et 10,7 % de la survie à l'émergence des larves des saumons "coho" et "keta" suite à l'exploitation forestière du bassin versant de la rivière Carnation Creek (Colombie britannique). Ces diminutions des survies résultent de l'enrichissement des frayères en sable, lié à la déstabilisation des berges et à la mobilisation importante de sédiments après la destruction d'embâcles naturels. Ces auteurs signalent par ailleurs que le colmatage du lit par des particules de diamètre important (sables) pourrait occasionner une diminution plus durable de la qualité des substrats de ponte des pondeurs sous gravier que la diminution qui aurait pu résulter de la présence de dépôts plus fins, car ces derniers nécessitent des débits plus faibles (et donc plus fréquents) pour être expurgés des bancs caillouteux.

Par ailleurs, Alexander et Hansen (1985) ont injecté quotidiennement une quantité fixe de sable au niveau d'un secteur expérimental d'une rivière à truite (Hunt Creek, Michigan), de manière à multiplier par un facteur 4 la charge de fond sableuse. La population résidante de saumon de fontaine ainsi que la morphologie du lit de la rivière ont fait l'objet d'un suivi s'échelonnant durant cinq ans avant l'introduction du sable, cinq ans pendant la phase expérimentale et cinq ans après son arrêt. Suite à cette perturbation, la population de saumon de fontaine a diminué de plus de moitié (Fig. 4). Les auteurs attribuent cette diminution à une uniformisation de l'habitat pour les poissons adultes (la séquence seuil-mouille a progressivement fait place à un rapide couvrant tout le secteur), mais surtout à une diminution drastique de la qualité de l'habitat de vie des embryons sous gravier.

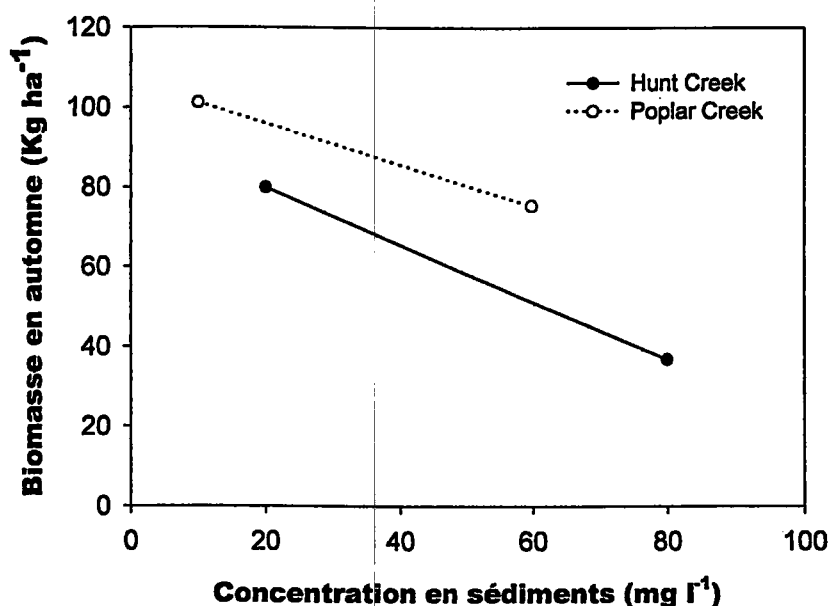


Figure 4 - Evolution de la biomasse totale du saumon de fontaine mesurée à l'automne après une augmentation de la concentration de la charge de fond en sable dans deux rivières nord-américaines (Poplar Creek et Hunt Creek, Michigan). Modifié d'après Alexander et Hansen (1985).

Dans l'étude de l'habitat de vie sous gravier de l'ombre commun dans l'Aisne et du barbeau fluviatile dans l'Ourthe, nous avons observé que la mortalité des embryons à l'éclosion était d'autant plus importante que le taux de sédiments fins déposés dans le substrat d'incubation (quantité récoltée dans des pièges à sédiments fins) était importante (Fig. 5, Parkinson, 1997).

Dans la Méhaigne inférieure, la faiblesse du recrutement du barbeau et l'absence de reproduction naturelle de l'ombre peuvent vraisemblablement être imputées au degré de colmatage important du lit, entretenu par le transport en suspension d'une charge élevée en

sédiments fins. Dans les quatre stations qui ont été étudiées dans le cadre d'une évaluation de la capacité d'accueil de la rivière en terme d'habitat de reproduction des poissons lithophiles, nous avons observé dans le compartiment interstitiel des valeurs minimales très faibles de l'oxygène dissous (de 1,6 à 3,6 mg.l⁻¹), incompatibles avec la survie des embryons des espèces concernées (Parkinson, 1998). Ce déficit d'oxygène peut être mis en relation avec la faible granulométrie du substrat (diamètre moyen des particules de la couche sous-jacente compris entre 4,6 et 7,6 mm), qui empêche la percolation du substrat par l'eau de surface et le renouvellement de l'oxygène dissous dans le compartiment interstitiel.

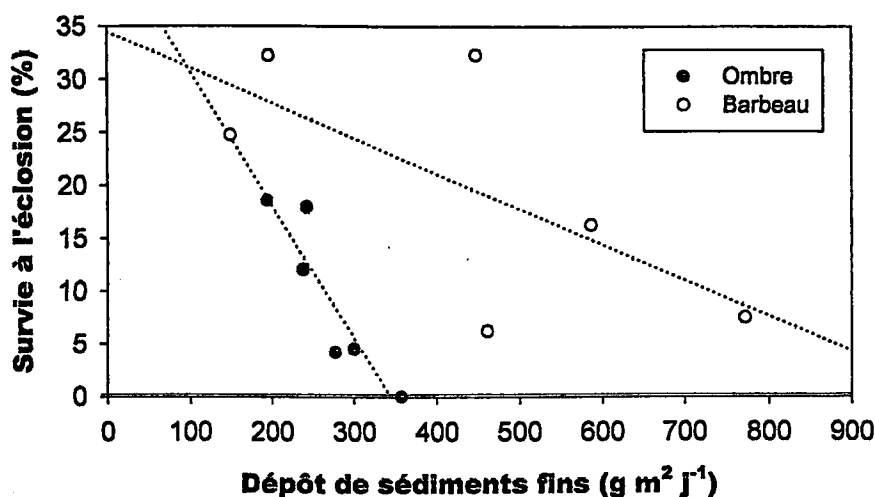


Figure 5 - Relation entre la survie à l'éclosion des embryons d'ombre (dans l'Aisne) et de barbeau (dans l'Ourthe) dans des incubateurs artificiels implantés dans le substrat et le taux de dépôt de sédiments fins (< 2 mm) pendant la durée de l'incubation (Parkinson, 1997).

Chez la vandoise, espèce phyto-lithophile, Mills (1981) a démontré que la principale cause de mortalité des embryons était liée bien plus à la présence d'une grande quantité de sédiments à la surface du substrat de ponte qu'à la pression de prédation ou au déplacement des embryons par les crues. De même, les oeufs du hotu qui sont pondus dans des zones de dépôt à faible courant, subissent vraisemblablement au stade de l'embryon une mortalité très importante par manque d'oxygène (Heckeis et al, 1996).

L'effet négatif d'un apport accru de sédiments fins à la rivière doit toutefois être pondéré en considérant la capacité de transport de celle-ci ainsi que la structure granulométrique initiale des bancs de gravier. Ainsi, Shapley et Bishop (1965) n'ont observé (Maybeso Creek, Alaska) aucune diminution de la concentration en oxygène dissous dans l'eau interstitielle des seuils après leur colmatage brutal par un apport de sédiments fins d'origine minière. Selon eux, la faible demande en oxygène du substrat et le maintien d'une percolation active pourraient expliquer une persistance de la disponibilité en oxygène dissous dans le compartiment interstitiel. De même, Lapointe et Payne (1996) observent que les grandes quantités de particules fines apportées dans une rivière à tressage (Nouvelle River, Québec) par son érosion latérale importante (10 m.an⁻¹) n'induisent pas d'augmentation significative du degré de colmatage des bancs de gravier situés en aval des sites d'incision active. La capacité de transport importante de cette rivière (puissance spécifique de l'ordre de 70-100 W.m⁻²) compense en effet l'apport accru de sédiments fins. De plus, des différences dans la lithologie du bassin versant entre rivières peuvent partiellement expliquer des variations dans les

concentrations naturelles de la charge sédimentaire fine (Woods, 1980).

3. Variations temporelles de la concentration en sédiments fins dans les frayères

Zeh et Dönni (1994) ont observé des variations inter-saisonnières de la concentration en sédiments fins dans un banc de gravier-frayères reconstitué artificiellement dans le haut cours du Rhin en Suisse (Fig. 6). L'absence de mobilisation de la charge de fond pendant la durée des observations leur fait attribuer cette variation du colmatage à une exfiltration des sédiments fins pendant l'hiver due à la remontée importante d'eau souterraine. En été, le phénomène inverse se produirait du fait de la faible décharge des nappes phréatiques et du dépôt des sédiments fins accompagnant la pénétration d'eau de surface dans le substrat.

En cas de colmatage excessif d'une frayère, le rétablissement d'une concentration normale en sédiments est conditionné par deux facteurs :

1. l'apparition de crues capables de mobiliser le matériel vers l'aval et de nettoyer ainsi la frayère;
2. une réduction de la concentration en sédiments fins provenant du bassin versant (Platts et al., 1989).

4. Habitat de reproduction et mobilité du lit

L'impact d'une mobilisation générale des substrats de ponte sur le succès de reproduction des poissons lithophiles dépend essentiellement du moment où survient cette mobilisation de la charge de fond par rapport au cycle vital de l'espèce.

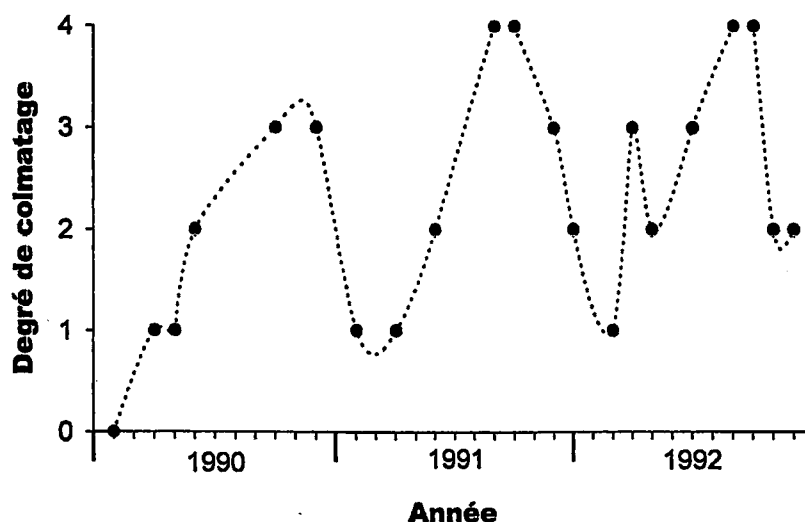


Figure 6 - Variation cyclique du degré de colmatage d'un banc de gravier-frayères à truite et à ombre en 1990-1992 dans le Haut Rhin. Degrés de colmatage : 1 = léger; 2 = léger à modéré; 3 = modéré; 4 = modéré à important. Le degré de colmatage est estimé visuellement par agitation mécanique du substrat. Modifié d'après Zeh et Dönni (1994).

a. Destruction des frayères par les crues

L'apparition d'une crue mobilisatrice entre le moment du dépôt des oeufs et celui où les larves nagent entraîne une mortalité très importante de la progéniture (McNeil, 1966; De Vries, 1997). Les embryons mais aussi les larves sont tués, soit directement en étant écrasés par la charge de fond en mouvement, soit indirectement parce qu'ils sont emportés vers des milieux impropres à leur survie (substrats envasés, pauvres en oxygène).

L'influence de la destruction mécanique des frayères par les crues sur la qualité de l'habitat de reproduction des poissons, a surtout été étudiée chez les salmonidés, pondeurs sous gravier. Erman et al. (1988) ont montré que les crues hivernales importantes de la rivière Sagehen Creek (Sierra Nevada) tuent les embryons et les larves du saumon de fontaine qui se retrouvent littéralement broyés par les particules caillouteuses en mouvement. Dans cette rivière, les crues les plus néfastes à la survie des stades précoces de l'espèce étudiée font suite à des pluies importantes sur une couverture neigeuse épaisse. En effet, l'endiguement des berges par la neige, en permettant au lit de contenir un débit supérieur au débit à pleins bords, accentue le caractère mobilisateur d'une crue d'un débit donné par l'augmentation résultante des forces tractrices qui s'exercent sur le fond.

Les rivières à forte pente qui se caractérisent par des conditions d'écoulement très dynamiques, mobilisent très fréquemment les bancs de gravier utilisés par les

salmonidés pour la reproduction. Dans un bassin hydrographique de montagne (Owens River, Sierra Nevada), Konfolf et al. (1991) observent que la truite commune, introduite, forme des biomasses beaucoup plus importantes que la truite arc-en-ciel indigène. Les auteurs attribuent en partie le succès plus important de la truite commune au fait que le stade de vie sous gravier des embryons de cette espèce se situe, dans ces rivières, en dehors de la période de fonte des neiges (hauts débits et crues mobilisatrices), contrairement à ce qui se passe chez la truite arc-en-ciel. Une relation d'inverse proportionnalité entre la production des larves et les débits pendant la période d'incubation a également été mise en évidence par Thorne et Ames (1987) lors d'une étude à long terme de la dynamique d'une population de saumon "sockeye" du Pacifique venant se reproduire dans un tributaire du lac Washington (Cedar River) et par Scrivener et Brownlee (1989) chez deux autres espèces apparentées de saumons (Fig. 7).

Dans les rivières caillouteuses de Haute Belgique, on n'observe généralement pas de destruction totale des unités géomorphologiques (séquence seuil/mouille, banc de convexité, etc.) suite aux crues mobilisatrices (excepté peut-être lors de crues exceptionnelles), mais simplement une retouche des formes, voire simplement un remaniement de la couche de surface correspondant à 1 ou 2 fois le diamètre des particules qui forment le lit. Cette épaisseur du remaniement est cependant suffisante pour détruire les frayères des pondeurs sous gravier qui peuplent ces rivières (truite, ombre, barbeau). De plus, des mesures effectuées sur

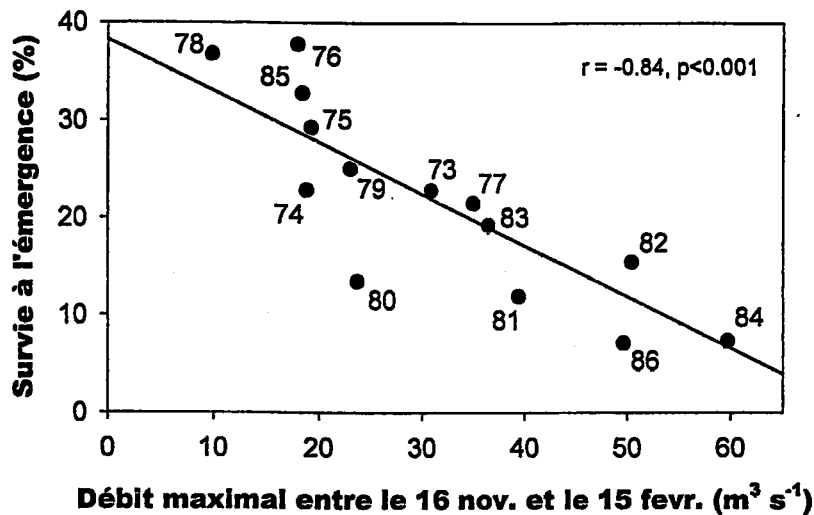


Figure 7 - Effet des débits élevés pendant la période de vie sous gravier (entre le 16 novembre et le 15 février) sur la survie à l'émergence des embryons du saumon "coho" au cours de la période 1973-1986. Modifié d'après Scrivener et Brownlee (1989).

une dizaine de rivières de Haute Belgique, dont l'Ourthe, montrent que les crues mobilisatrices représentent seulement 0,4 à 0,5 fois le débit à pleins bords et se présentent en moyenne de 10 à 20 jours par an (Petit et al., 1996). Il ne s'agit donc pas d'événements à caractère exceptionnel ou catastrophique.

Par ailleurs, une analyse des crues débordantes de l'Ourthe réalisée par Pauquet (1992) sur la période 1850-1991 montre que, sur les 104 crues répertoriées, 66 se sont présentées en période hivernale (de décembre à février) et seulement 9 pour la période mai-octobre. Les embryons de truite dont la période de vie sous gravier s'étend de novembre-décembre à mars-avril sont donc beaucoup plus exposés à l'effet destructeur des crues que ceux des pondeurs printaniers tels que l'ombre (mars-avril) et le barbeau (mai-juin). Il est d'ailleurs intéressant de remarquer que la profondeur d'enfouissement des oeufs dans une frayère est beaucoup plus importante chez la truite (entre 10 et 15 cm) que chez l'ombre (environ 5 cm) et le barbeau (de 2 à 10 cm). Une profondeur plus importante d'enfouissement des oeufs de truite apporte une protection accrue aux embryons, face à un risque de mobilisation de la surface du lit.

b. Remaniement des bancs de gravier - frayères

Le remaniement global des lits graveleux par les crues est un facteur critique de la modification de la concentration en sédiments fins dans les substrats de ponte (Lisle, 1989). Comme le colmatage de ceux-ci par infiltration entraîne une dégradation sensible du milieu de développement des embryons à la surface du lit (poissons lithophiles) ou dans le compartiment interstitiel (poissons lithophiles qui pondent dans le gravier), une forte mobilité des lits fluviaux est indispensable au maintien de la qualité des frayères (Milhous, 1996), en purgeant le substrat d'une partie de la matrice fine et en assurant la perméabilité du substrat.

Pourtant, la déstabilisation d'un dépôt de gravier est rarement associée à une évacuation complète des sédiments fins. Lors d'une crue morphogène, les particules caillouteuses et sableuses qui constituent la charge de fond sont transportées et déposées de manière concomitante (Iseya et Ikeda, 1987). Un phénomène de classement local peut cependant provoquer des dépôts moins riches en sédiments fins que le contenu initial de la charge de fond, notamment au niveau

de la contrepente d'une mouille vers la crête du seuil situé en aval (Lisle, 1989). De ce fait, ces sites s'avèrent potentiellement plus favorables au développement des embryons des poissons pondéurs sous gravier que d'autres formes géomorphologiques, d'autant plus qu'ils sont le siège, de par leur topographie, d'une pénétration active d'eau de surface bien oxygénée. Ce phénomène est encore accentué par des pentes du plan d'eau plus importantes sur les seuils surtout en période d'étiage. Ces sites de contrepente associés aux seuils constituent d'ailleurs des frayères choisies préférentiellement par plusieurs espèces : l'ombre (Zeh et Dönni, 1994), le saumon "chinook" (Leman, 1993) et le saumon "pink" (Rukhlov, 1989).

Au sein de quatre stations de la Méhaigne inférieure, nous avons pu quantifier l'effet sur la structure granulométrique des bancs de gravier, d'une crue mobilisatrice survenue au printemps 1998 et qui représentait 0,5 fois le débit à pleins bords (Parkinson, 1998; Perpinien, 1998). La mobilisation du substrat a entraîné une augmentation de la taille des éléments du lit, en

terme de diamètre moyen des éléments et du "fredle index", ce dernier se définissant comme le rapport du diamètre moyen des particules du substrat $D_g = (D_{16} * D_{84})^{0.5}$ à un coefficient de classement $S_0 = (D_{75} / D_{25})^{0.5}$. Cet indice reflète le degré de classement des éléments du substrat ainsi que l'importance de la matrice fine (Tableau 3). Le débit mobilisateur de la charge de fond est relativement peu élevé (de l'ordre de 0,3 fois le débit à pleins bords, avec une récurrence de 0,3 an) et, d'après une analyse des débits effectuée sur 31 années d'observations, il perdurerait en moyenne 44 jours par an (Perpinien, 1998). Ce nettoyage du gravier par les crues importantes a un impact positif sur la qualité de l'habitat de reproduction des poissons lithophiles, via une augmentation de la perméabilité du substrat et de son oxygénation. Cependant, au vu du colmatage généralisé du lit de la Méhaigne, l'effet restaurateur des crues mobilisatrices est vraisemblablement annulé par la quantité importante de sédiments fins qui s'infiltrèrent dans le substrat lors du retour à des débits plus faibles.

Tableau 3 - Influence d'une crue mobilisatrice au printemps 1998 sur la structure granulométrique des bancs de gravier dans quatre stations de la Méhaigne inférieure. $D_g = (D_{16} * D_{84})^{0.5}$; Fredle index $FI = D_g / (D_{75} / D_{25})^{0.5}$ (Perpinien, 1998)

Station	Moha		Huccorgne		Fumal		Hosdent	
Distance à la source (m)	60.2		55.5		54.1		42.4	
Indice granulo. (mm)	Dg	Fi	Dg	Fi	Dg	Fi	Dg	Fi
Avant la crue	4.60	1.54	7.15	3.50	7.63	2.90	5.29	1.66
Après la crue	6.43	3.04	8.84	4.74	8.32	4.32	5.84	2.35

De plus, pour de tels débits, il existe un charriage d'éléments plus fins, ce matériau contribuant lui aussi au colmatage des bancs de gravier et donc des sites de frayères potentiels. Une relation entre le débit critique de mise en mouvement et la taille des particules mobilisées a été mise en évidence (Fig. 8) et se présente sous la forme $Q_c = 1,58 D_{50}^{0.254}$. Dans ce type de relation, il faut souligner que c'est surtout la valeur de l'exposant qui a toute son importance, car elle peut être reliée au "hiding factor" de l'équation d'Andrews (1983) tandis que la valeur du coefficient varie largement en relation avec le type et la taille des rivières (Ferguson, 1994). La valeur mise en évidence sur la

Méhaigne correspond bien à la fourchette proposée par Bathurst (1982) avec un exposant variant de 0,20 à 0,39.

III. MODIFICATIONS DE L'HABITAT INDUITES PAR L'ACTIVITÉ REPRODUCTRICE

Le comportement d'enfouissement des oeufs par les pondéurs lithophiles sous gravier entraîne, à l'échelle de la frayère, une modification importante de la structure et de la composition granulométrique du substrat. Ces changements, souvent non négligeables, influencent la dynamique de sédimentation des éléments fins et la mobilité du lit de la rivière.

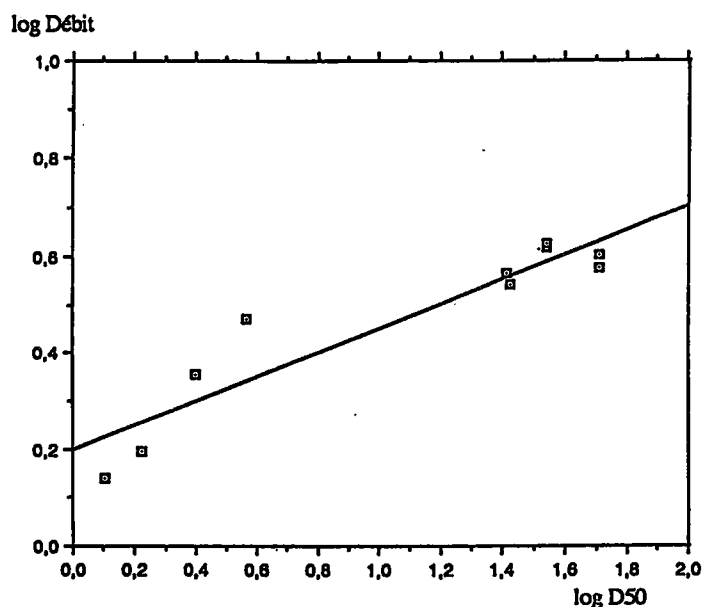


Figure 8 - Débit critique de mise en mouvement suivant la taille du matériel (Perpinien, 1998).

A. Influence sur le dépôt de sédiments fins

La conséquence la plus directe du creusement de la frayère par la femelle de salmonidé est un enlèvement plus ou moins important de la fraction la plus fine du substrat (Chapman, 1988). Ce nettoyage a été observé et quantifié chez plusieurs espèces de salmonidés (Rukhlov, 1969; Shirvell et Dungey, 1983; Crisp et Carling, 1989; Young et al., 1989; Grost et al., 1991; Kondolf et al., 1993). Les sédiments sont remis en suspension par agitation mécanique des cailloux, emportés par le courant et déposés en aval. L'ampleur de cette modification de la granulométrie du lit dépend principalement de la taille du géniteur, de la quantité de sédiments fins présents avant le creusement et de la dureté initiale du substrat. Cette purge active du site de ponte provoque une augmentation de la perméabilité du substrat (Crisp et Carling, 1989), avec les effets positifs qui en découlent pour le développement des embryons. Par ailleurs, la topographie des frayères à salmonidés (Fig. 9) favorise la pénétration de l'eau de surface dans le compartiment interstitiel et augmente le taux de renouvellement de l'oxygène dissous au sein de la "poche d'oeufs" enfouie. Cette modification de la dynamique de l'écoulement par la femelle reproductrice se retrouve d'ailleurs aussi chez la lamproie marine (*Petromyzon marinus*) qui construit un nid de gravier en saillie par rapport au lit de la rivière et induit de ce fait un courant descendant (White, 1990).

Une nuance importante doit toutefois être introduite lorsqu'on envisage l'effet d'une modification active du

substrat par les reproducteurs, sur le développement des embryons pendant la totalité de la période de vie sous gravier. En effet, l'augmentation de la perméabilité du substrat et l'induction d'un courant d'eau descendant vont faciliter le dépôt ultérieur dans la frayère de sédiments fins de la charge de fond (Kondolf et al., 1993). Ces courants d'eau peuvent également faire migrer les sédiments fins à l'intérieur même du compartiment interstitiel (Peterson et Quinn, 1996a). Ainsi, ces auteurs ont constaté, chez le saumon "chinook", que la poche d'oeufs des frayères retrouve, bien avant l'émergence des jeunes saumons, une composition granulométrique comparable à celle du substrat non perturbé d'avant la ponte. De même, Gustafson-Greenwood et Moring (1991) constatent une diminution de la perméabilité des frayères du saumon atlantique pendant la période hivernale d'incubation des embryons, explicable par un tassement du substrat de ponte. Selon Everest et al. (1987, cité par Kondolf et al., 1993), la dépression ("pot" : Fig. 9) creusée par le poisson en amont de la poche d'oeufs pourrait faire office de "bassin de sédimentation miniature" et retarder le colmatage de celle-ci.

Pour conclure, il apparaît que la plupart des poissons pondeurs sous gravier déposent leurs oeufs dans des milieux lotiques où le dépôt de sédiments fins contre-carre très souvent l'effet de nettoyage dû à l'activité reproductrice. Cela permet de supposer que l'avantage adaptatif de la stratégie d'enfouissement des oeufs consisterait plutôt en une meilleure protection des embryons contre les prédateurs (Kondolf et al., 1993).

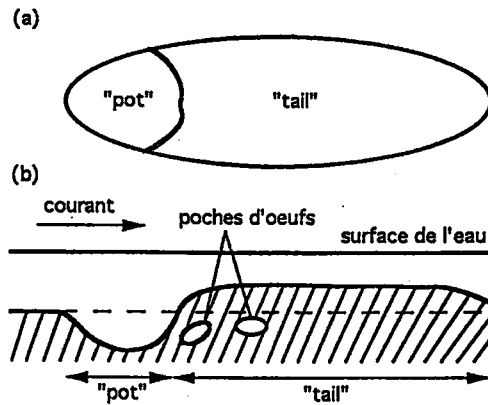


Figure 9 - Représentation schématique d'une frayère typique à truite commune. (a) : vue apicale; (b) : vue en coupe longitudinale. Modifié d'après Crisp et Carling (1989).

B. Stabilisation du lit

Certaines espèces de saumons du Pacifique fraient en grand nombre sur des surfaces relativement restreintes. La densité élevée de géniteurs provoque un enlèvement massif de sédiments fins, ce qui aide au maintien d'un habitat de reproduction de qualité (Chapman, 1988), mais peut aussi influencer la réponse des substrats de ponte à une mobilisation par les crues.

Montgomery et al. (1996) ont étudié les modifications induites par la reproduction des saumons "chum" sur la composition granulométrique de surface et sur la topographie des bancs de gravier-frayères. Dans les

deux rivières étudiées (Kennedy Creek, Washington et Montana Creek, Alaska), la période d'incubation des embryons se déroule dans des conditions de débits élevés, dont des crues mobilisatrices. Par ailleurs, la hauteur de la couche érodée pendant les épisodes de hauts débits (crues à pleins bords) coïncide avec la profondeur moyenne d'enfouissement des oeufs. Par des calculs de forces tractrices, ces auteurs ont pu démontrer que l'activité reproductrice des poissons a pour conséquence d'augmenter de 73 à 111 %, dans les sites-frayères par rapport au lit non perturbé, la force tractrice nécessaire à la mise en mouvement des particules caillouteuses du lit de la frayère (Fig. 10).

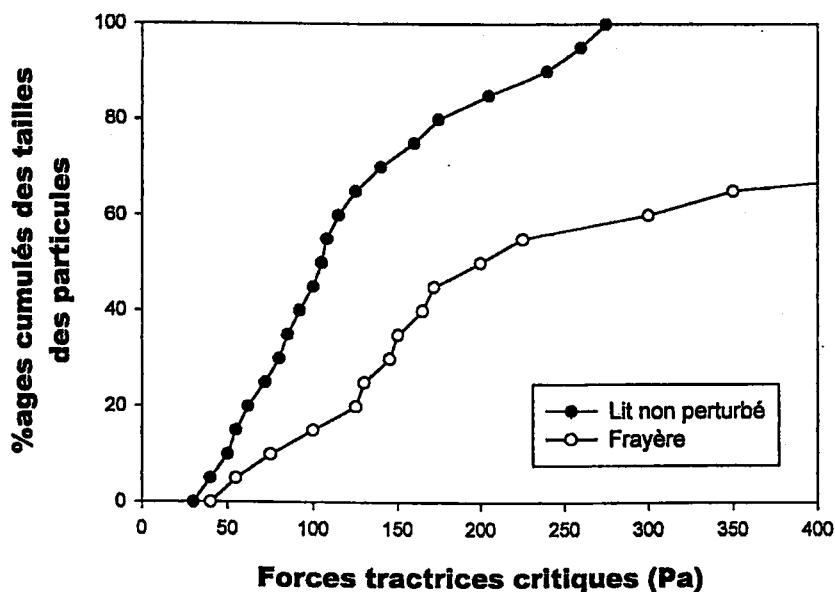


Figure 10 - Distributions des forces tractrices critiques calculées (mise en mouvement) pour des substrats de ponte du saumon "chum" comparées à des zones du lit de la rivière non perturbées par l'activité reproductrice des poissons. Modifié d'après Montgomery et al. (1996).

Ils attribuent cette diminution de mobilité du lit remanié de la frayère, à deux facteurs :

1. une augmentation de la taille moyenne des cailloux de la couche de surface;
2. un meilleur classement au sein de cette couche (diminution de l'effet de saillie relative).

De plus, la dissipation de l'énergie de l'écoulement provoquée par la topographie des frayères accentue encore cet effet de stabilisation (augmentation de la force tractrice due à la résistance des formes). Par contre, la diminution de l'imbrication des éléments du substrat de ponte, suite au remaniement par les géniteurs, va dans le sens d'une moindre résistance à la mobilisation.

Travaillant sur la même espèce de saumon et sur le même cours d'eau (Kennedy Creek), Peterson et Quinn (1996a) ajoutent que les poissons provoquent également un élargissement durable du lit mouillé de la rivière au niveau des sites de ponte, ce qui augmente la surface d'habitat de reproduction disponible pour la population. On se trouve donc en présence d'une véritable rétroaction d'une espèce de poisson sur la structure et la dynamique de son habitat physique.

CONCLUSION : LA GESTION ECOLOGIQUE DES RIVIERES

La conservation de l'habitat de reproduction des poissons lithophiles passe par le maintien à long terme de la disponibilité des sites de ponte et de la qualité du milieu de développement des embryons. Du point de vue du transport des sédiments, cette stabilité qualitative et quantitative est conditionnée par la présence de débits suffisants (crues morphogènes) pour assurer le remaniement global des bancs de gravier - frayères (Philippart et al., 1994; Milhous, 1996). Il faut en outre maintenir un équilibre entre, d'une part, l'apport en sédiments fins à la rivière lié à l'érosion du bassin versant, à la stabilité des berges et aux éventuels rejets de matières sédimentables et, d'autre part, sa capacité d'évacuation liée au régime des débits et à la morphologie même de la rivière.

L'amélioration de la connaissance des relations entre les processus géomorphologiques fluviaux et la dynamique des populations de poissons permet de mieux cerner l'impact des perturbations anthropiques de l'habitat sur l'écologie de ces populations (Rabeni et Jacobson, 1993). Par ailleurs, la prise en compte du comportement géomorphologique des cours d'eau (réponse du lit aux variations de débit) dans la conception de travaux de restauration écologique des rivières (Gore et Petts, 1989; Boon et al., 1992; Philippart et al., 1994; Cowx et Welcomme, 1998) augmenterait l'efficacité de ces réaménagements dans le temps et en diminuerait le coût (Newbury et Gaboury, 1993).

Pour la mise en oeuvre d'une telle approche dans un contexte régional, il est nécessaire d'avoir dressé au préalable un bilan du fonctionnement et des incidences anthropiques au niveau des bassins versants concernés. Un tel bilan environnemental vient d'être établi dans le bassin de l'Ourthe (Petit et al., 1999), prenant notamment en compte les problèmes d'aménagements hydrauliques (inondations) et la préservation durable des fonctions écologiques, dans la perspective d'une gestion intégrée de l'écosystème. L'étape suivante vise à approfondir la connaissance du couplage étroit entre les processus de dynamique fluviale et l'écologie des organismes vivant dans les hydro-écosystèmes représentés par les différents types de rivières caillouteuses du bassin de la Meuse.

REMERCIEMENTS

D. Parkinson bénéficie d'une bourse doctorale du FRIA (Fonds pour l'encouragement à la Recherche dans l'Industrie et l'Agriculture). Les études relatives à l'habitat de reproduction des salmonidés dans l'Aisne et l'Ourthe s'inscrivent dans le programme "Meuse Saumon 2000" soutenu par le Ministère de la Région wallonne (Direction générale des Ressources naturelles et de l'Environnement) et coordonné à l'Université de Liège par J.C. Philippart (Chercheur Qualifié au Fonds national de la Recherche scientifique). Les données de débits ont été communiquées par le Ministère de l'Équipement et des Transports (Service d'Études hydrologiques) et par le Service des Cours d'eau non navigables de la Région wallonne.

BIBLIOGRAPHIE

- ABSIL P., 1989. *Biologie des stades précoces du barbeau fluvial, Barbus barbus (L.). Effets de la température sur le développement et la mortalité*, Mémoire de Licence en Sciences biologiques, Université de Liège, 51 p.
- ADAMS J.N. & BESCHTA R.L., 1980. Gravel bed composition in Oregon coastal streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 1514-1521.
- ALDERDICE D.F. & WICKETT W.P., 1958. A note on the response of developing chum salmon eggs to free carbon dioxide in solution. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 15 (5), 797-799.
- ALDERDICE D.F., WICKETT W.P. & BRETT J.R., 1958. Some effects of temporary exposure to low dissolved oxygen levels on Pacific salmon eggs. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 15 (2), 229-249.
- ALEXANDER G.R. & HANSEN E.A., 1986. Sand bedload in a brook trout stream. *N. Am. J. Fish. Management*, 6, 9-23.
- AMOROS C. & PETTS G.E., 1993. *Hydrosystèmes fluviaux*, Masson, Paris, 300 p.
- ANDREWS E.D., 1983. Entrainment of gravel from naturally sorted riverbed material. *Geol. Soc. America. Bull.*, 94, 1225-1231.
- BALON E.K., 1975. Reproductive guilds of fishes : a proposal and definition. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 32, 821-864.

- BARAS E., 1992. Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). *Cah. Ethol. Appl.*, 12 (2-3), 125-442.
- BARAS E. & PHILIPPART J.C., 1989. Application du radio-pistage à l'étude éco-éthologique du barbeau fluviatile (*Barbus barbus*) : problèmes, stratégies et premiers résultats. *Cah. Ethol. Appl.*, 9 (4), 467-494.
- BARAS E., PHILIPPART J.C. & NINDABA J., 1996. Importance of gravel bars as spawning grounds and nurseries for european running water cyprinids. *LECLERC M., CAPRA H., VALENTIN S., BOUDREAULT A. & COTÉ Y. (eds), Proceedings of the second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics, Ecohydraulics 2000, INRS-Eau, Québec (Canada), Vol. B, 367-378.*
- BESCHTA R.L. & JACKSON W.L., 1979. The intrusion of fine sediments into a stable gravel bed. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 36, 204-210.
- BOON P.J., CALOW P. & PETTS G.E., 1992. *River Conservation and Management*, Wiley, Chichester, 470 p.
- BOVEE K.D., 1978. The incremental method of assessing habitat potential for coolwater species, with management implications. *Am. Fish. Soc. Spec. Pub.*, 11, 340-346.
- BRAVARD J.P. & PETIT F., 1997. *Les cours d'eau : dynamique du système fluvial*, Coll. U, Armand Colin, Paris, 222 pages.
- CARLING P.A., 1984. Deposition of fine and coarse sand in an open-work gravel bed. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 41, 263-270.
- CHAPMAN D.W., 1988. Critical review of variables used to define effects of fines in redds of large salmonids. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 117, 1-21.
- CHAPMAN D.W., WEITKAMP D.E., WELSH T.M., DELL M.B. & SCHADT T.H., 1986. Effects of river flow on the distribution of chinook salmon redds. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 115, 537-547.
- COBLE D.W., 1961. Influence of water exchange and dissolved oxygen in redds on survival of steelhead trout embryos. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 90, 469-474.
- CORDONE A.J. & KELLEY D.W., 1961. The influences of inorganic sediment on the aquatic life of streams. *Calif. Fish and Game*, 47, 189-228.
- COWX I.G. & WELCOMME R.L., 1998. *Rehabilitation of Rivers for Fish*, FAO & Fishing News Books, (Blackwell Science), Oxford, 260 p.
- CRISP D.T., 1990. Water temperature in a stream gravel bed and implication for salmonid incubation. *Freshwater Biol.*, 23, 601-612.
- CRISP D.T. & CARLING P.A., 1989. Observation of siting, dimensions and structure of salmonid redds. *J. Fish. Biol.*, 34, 119-134.
- DELACOSTE M., BARAN P., DAUBA F. & BELAUD A., 1993. Etude du macrohabitat de reproduction de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans une rivière pyrénéenne, la Neste du Luron. Evaluation d'un potentiel de l'habitat physique de reproduction. *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, 331, 341-356.
- DEVRIES P., 1997. Riverine salmonid eggs burial depths : review of published data and implications four scour studies. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 54, 1685-1698.
- DILL L.M. & NORTHCOTE T.G., 1970. Effects of some environmental factors on survival, condition and timing of emergence of chum salmon fry (*Oncorhynchus keta*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 27, 196-201.
- ERMAN D.C., ANDREWS E.D. & YODER-WILLIAMS M., 1988. Effects of winter floods on fishes in the Sierra Nevada. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 45 (12), 2195-2200.
- EVEREST F.L., BESCHTA R.L., SCRIVENER J.C., KOSKI K.V., SEDELL J.R. & CEDERHOLM C.J., 1987. Fine sediment and salmonid production - a paradox. *SALO E.O. & CUNDY T.W. (eds), Streamside Management : Forestry and fishery interactions*, College of Forest Resources, University of Washington, Seattle, 98-142.
- FABRICIUS E. & GUSTAFSON K.J., 1955. Observation on the spawning behaviour of the grayling, *Thymallus thymallus* (L.). *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottning.*, 36, 75-103.
- FERGUSON R.I., 1994. Critical discharge for entrainment of poorly sorted gravel. *Earth Surface Processes and Landforms*, 19, 179-186.
- GARSDIE T.E., 1959. Some effects of oxygen in relation to temperature on the development of lake trout embryos. *Can. J. Zool.*, 37, 689-699.
- GAUDIN P., SOUCHON Y., ORTH D.J. & VIGNEUX E., 1995. Colloque "Habitat-Poissons". *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, 337, 338 et 339.
- GORDON N.D., McMAHON T.A. & FINLAYSON B.L., 1992. *Stream ecology, an Introduction for Ecologists*, Wiley, Chichester, 526 p.
- GORE J.A. & PETTS G.E., 1989. *Alternatives in Regulated River Management*, CRC Press, 334 p.
- GROST R.T., HUBERT W.A. & WESCHE T.A., 1991. Description of brown trout redds in a mountain stream. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 120, 582-588.
- GUSTAFSON-GREENWOOD K.I. & MORING J.R., 1991. Gravel compaction and permeabilities in redds of Atlantic salmon, *Salmo salar* (L.). *Aquacult. Fish. Management*, 22, 537-540.
- HAMOR T. & GARSDIE E.T., 1976. Developmental rates of embryos of Atlantic salmon, *Salmo salar* (L.), in response to various levels of temperature, dissolved oxygen and water exchange. *Can. J. Zool.*, 54, 1912-1917.
- HANCOCK R.S., JONES J.W. & SHAW R., 1976. A preliminary report on the spawning behaviour and the nature of sexual selection in the barbel, *Barbus barbus* (L.). *J. Fish. Biol.*, 9, 21-28.
- HARDY T.B., 1998. The future of habitat modeling and instream flow assesment techniques. *Regul. Rivers : Res. Management*, 14, 405-420.
- HAVIS R.N., ALONSO C.V., KING J.G. & THUROW R.F., 1993. A mathematical model of salmonid habitat. *Water Resour. Bull.*, 29 (3), 435-444.
- HECKEIS H., BAUER-NEMESCHKAL E. & KAMLER E., 1996. Effects of reduced oxygen level on the mortality and hatching rate of *Chondrostoma nasus* embryos. *J. Fish. Biol.*, 49, 430-440.
- HEEDE B.H. & RINNE J.N., 1990. Hydrodynamic and fluvial morphologic processes : implications for fisheries management and research. *N. Am. J. Fish. Management*, 10, 249-268.
- HUET M., 1949. Aperçu de la relation entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11, 332-351.
- ISEYA F. & IKEDA H., 1987. Pulsations in bedload transport rates induced by a longitudinal sorting : a flume study using sand and gravel mixture. *Geogr. Ann.*, 69 (A), 15-27.

- JONES J.W. & BALL J.N., 1954. The spawning behaviour of brown trout and salmon. *Brit. J. Anim. Behav.*, 2, 103-114.
- JUNGWIRTH M. & WINKLER H., 1984. The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), danube salmon (*Hucho hucho*), arctic char (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta fario*). *Aquaculture*, 38, 315-327.
- KONDOLF M.G., CADA G.F., SALE M.J. & FELANDO T., 1991. Distribution and stability of potential salmonid spawning gravels in steep boulder-bed streams of the eastern Sierra Nevada. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 120, 177-186.
- KONDOLF M.G., SALE M.J. & WOLMAN M.G., 1993. Modification of fluvial gravel size by spawning salmonids. *Water Resour. Res.*, 29 (7), 2265-2274.
- LAPOINTE M.F. & PAYNE B., 1996. Between-reach contrasts in channel form, hydraulics, lateral stability and riffles sand content in an unstable gravel bed river : implications for atlantic salmon habitat. *LECLERC M., CAPRA H., VALENTIN S., BOUDREAULT A. & COTÉ Y. (eds), Proceedings of the second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics*, Ecohydraulics 2000, INRS-Eau, Québec (Canada), Vol. B, 331-366.
- LARONNE J.B., OUTHET D.N., CARLING P.A. & McCABE T.J., 1994. Scour chain employment in gravel bed rivers. *Catena*, 22, 299-306.
- LECLERC M., BOUDREAU P., BECHARA J.A. & BELZILE L., 1996. Numerical method for modelling spawning habitat dynamics of landlocked salmon, *Salmo salar*. *Regul. Rivers : Res. Management*, 12, 273-285.
- LECLERC M., BOUDREAU P., BECHARA J., BELZILE L. & VILLENEUVE, D., 1994. Modélisation de la dynamique de l'habitat des jeunes stades de saumon atlantique (*Salmo salar*) de la rivière Ashuapmushuan (Québec, Canada). *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, 332, 11-32.
- LELEK A. & PENAZ M., 1963. Spawning of *Chondrostoma nasus* (L.) in the Brumovka River. *Zoologické Listy*, 12 (2), 121-134.
- LEMAN V.M., 1989. Classification of salmon (Genus *Oncorhynchus*) redds in the Kamchatka river basin. *J. Ichthyol.*, 29, 148-158.
- LEMING G., KOCH G., HURTGEN C. & PISSART A., 1987. Les transports en suspension de la Meuse, l'Ourthe et la Hoëgne. *Bull. Soc. Géogr. Liège*, 23, 39-61.
- LISLE T.E., 1989. Sediment transport and resulting deposition in spawning gravels, North Coastal California. *Water Resour. Res.* 25 (6), 1303-1319.
- LISLE T.E. & LEWIS J., 1992. Effects of sediment transport on survival of salmonid embryos in a natural stream : a simulation approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49, 2337-2344.
- MALAVOI J.R. & SOUCHON Y., 1989. Méthodologie de description et quantification des variables morphodynamiques d'un cours d'eau à fond caillouteux. Exemple d'une station sur la Fillière (Haute Savoie). *Rev. Géogr. Lyon*, 64(4), 252-259.
- MANN R., BARAS E. & PHILIPPART J.C., 1998. Habitat requirements of fish : Cyprids. *COWX I.G. & WELCOMME R.L. (eds), Rehabilitation of rivers for fish. A study undertaken by the European Inland Fisheries Advisory Commission of FAO*, Fishing News Books-Blackwell Science, Oxford, 28-41.
- MASON J.C., 1969. Hypoxial stress prior to emergence and competition among coho salmon fry. *J. Fish. Res. Board Can.*, 26, 63-91.
- McNEIL W.J., 1964. Redd surimposition and egg capacity of pink salmon in spawning beds. *J. Fish. Res. Board Can.*, 21 (6), 1385-1396.
- MILHOUS, R.T., 1996. Modelling of instream flow needs : the link between sediment and aquatic habitat. *LECLERC M., CAPRA H., VALENTIN S., BOUDREAULT A. & COTÉ Y. (eds), Proceedings of the second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics*, Ecohydraulics 2000, INRS-Eau, Québec (Canada), Vol. B, 319-330.
- MILLS C.A., 1981. The attachment of dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), eggs to the spawning substratum and the influence of changes in water current on their survival. *J. Fish Biol.*, 19, 129-134.
- MILLS C.A. & MANN R.H.K., 1985. Environmentally-induced fluctuations in year-class strength and their implications for management. *J. Fish Biol.*, 27 (Suppl. A), 209-226.
- MOIR H., SOUSBY C. & YOUNGSON A., 1996. Geomorphological and hydraulic controls on Atlantic salmon spawning habitat in a tributary of the river Dee, Scotland. *LECLERC M., CAPRA H., VALENTIN S., BOUDREAULT A., & COTÉ Y. (eds), Proceedings of the second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics*, Ecohydraulics 2000, INRS-Eau, Québec (Canada), Vol. A, 3-10.
- MONTGOMMERY D.R., BUFFINGTON J.M., PETERSON N.P., SCHUETT-HAMES D. & QUINN T.P., 1996. Stream-bed scour, egg burial depths and the influence of salmonid spawning on bed surface mobility and embryo survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53, 1061-1070.
- NAIMAN R.J., MELLILO J.M. & HOBBIIE J.E., 1986. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). *Ecology*, 67 (5), 1254-1269.
- NAWA R.K. & FRISSEL C.A., 1993. Measuring scour and fill of gravel streambeds with scour chains and sliding-bead monitors. *N. Am. J. Fish. Management*, 13, 634-639.
- NEWBURY R. & GABOURY M., 1993. Exploration and rehabilitation of hydraulic habitats in streams using principles of fluvial behaviour. *Freshwater Biol.*, 29, 195-210.
- OVIDIO M., BARAS E., GOFFAUX D., BIRTLES C. & PHILIPPART J.C., 1998. Environmental unpredictability rules the autumn migration of brown trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia*, 263-274 and 371-372.
- PARKINSON D., 1997. *Etude éco-hydraulique comparée de l'habitat de vie sous gravier de l'ombre commun, Thymallus thymallus (L.) et du barbeau fluviatile, Barbus barbus (L.), dans le bassin de l'Ourthe*, Mémoire de Licence en Sciences biologiques, Université de Liège, 54 p. + annexes.
- PARKINSON D., 1998. *Etude des relations entre la dynamique fluviale et la production des larves de pondeurs lithophiles. Le cas de l'ombre commun (Thymallus thymallus) et du barbeau fluviatile (Barbus barbus) dans le bassin de la Meuse*, Rapport d'activités doctorales pour l'année 1997-1998, 8 p.
- PAUQUET A., 1992. *Les inondations de l'Ourthe inférieure : évolution de leur fréquence et de leur impor-*

- rance, Mémoire de Licence en Sciences géographiques, Université de Liège, 105 p. + annexes.
- PENAZ M., 1983. Ecomorphological laws and saltation in the early ontogeny of Salmonidae. *Folia Zoologica*, 32 (4), 356-374.
- PERPINIEN G., 1998. *Dynamique fluviale de la Méhaigne : morphométrie, transports en solution et en suspension, mobilisation de la charge de fond*, Mémoire de Licence en Sciences géographiques, Université de Liège, 128 p. + annexes.
- PETERSON N.P. & QUINN T.P., 1996a. Persistence of egg pocket architecture in redds of chum salmon. *Oncorhynchus keta*. *Env. Biol. Fishes*, 46, 243-253.
- PETERSON N.P. & QUINN T.P., 1996b. Spatial and temporal variation in dissolved oxygen in natural egg pockets of chum salmon, in Kennedy Creek, Washington. *J. Fish Biol.*, 48, 131-143.
- PETIT F. & DAXHELET C., 1989. Détermination du débit à pleins bords et de sa récurrence dans différentes rivières de Moyenne et de Haute Belgique. *Bull. Soc. Géogr. Liège*, 25, 69-84.
- PETIT F. & SCHUMACKER R., 1985. L'utilisation des plantes aquatiques comme indicateur du type d'activité géomorphologique d'une rivière ardennaise. *GEHU (éd.), Colloque phytosociologique, Végétation et Géomorphologie*, Lille, 13, 691-710.
- PETIT F., PAUQUET A. & PISSART A., 1996. Fréquence et importance du charriage dans des rivières à charge de fond caillouteuse. *Géomorphologie : Relief, processus, environnement*, 2, 3-12.
- PETIT F., PIROTTON M., PHILIPPART J.-C. & LEJEUNE A., 1999. Planning of the river Ourthe in Wallonia, Belgium. *URENA J.M. (Ed.), River design and environmental protection in Europe*, Universitat de Cantabria, Santander, Ch. 7, 401-513.
- PHILIPPART, J.C., 1977. Contribution à l'étude de l'écosystème "Rivière de la zone à barbeau supérieure": Densité, biomasse et production des populations de poissons dans l'Ourthe. *DUVIGNEAUD P. & KESTEMONT P. (éds), Productivité biologique en Belgique*, Duculot, Gembloux, 551-567.
- PHILIPPART J.C., 1989. Ecologie des populations de poissons et caractéristiques physiques et chimiques des rivières dans le bassin de la Meuse belge. *Bull. Soc. Géogr. Liège*, 25, 175-198.
- PHILIPPART J.C., 1990. Conservation et restauration des habitats de poissons en rivière. *Actes du colloque "Gérer la Nature"*, Trav. Cons. de la Nature, 15 (2), 671-690.
- PHILIPPART J.C., 1997. *Contribution à l'étude démographique des poissons dans la Méhaigne. Onze années (1985-1996) de suivi scientifique des populations sauvages et de la restauration démographique du cheveine, du barbeau et de l'ombre dans une station de la moyenne Méhaigne*, Rapport d'étude à la commission de Liège du fonds piscicole (MRW-DGRNE), Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture, Université de Liège, 80 p.
- PHILIPPART J.C., 1998. Les poissons de Wallonie et leurs habitats. *Actes des Colloques Année mondiale des zones humides*, Direction Générale des Ressources naturelles et de l'Environnement de la Région wallonne, Namur, 7-49.
- PHILIPPART J.C., BARAS E. & NINDABA J., 1994. *Etude des aspects hydrobiologiques et écologiques des dragages et des aménagements hydrauliques dans une rivière de type Ourthe*, Rapport d'étude au Ministère de l'Équipement et des Transports (MET) de la Région wallonne (DGRNE), Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture, Université de Liège, 143p. + annexes.
- PHILIPPART J.C. & VRANKEN M., 1983. Atlas des poissons de Wallonie. Distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation. *Cah. Ethol. Appl.*, 3 (Supl. 1-2), 395 p.
- PHILIPPART J.C., MICHA J.C., BARAS E., PRIGNON C., GILLET A. & JOIRIS S., 1994. The Belgian Project "Meuse Salmon 2000". First results, problems and future prospects. *Water Science and Technology*, 29 (3), 315-317.
- PHILLIPS R.W., LANTZ R.L., CLAIRE E.W. & MORING J.R., 1975. Some effects of gravel mixtures on emergence of coho salmon and steelhead trout fry. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 104, 461-466.
- PLATTS W.S., TORQUEMADA R.J., MCHENRY M.L. & GRAHAM C.K., 1989. Changes in salmon spawning and rearing habitat from increased delivery of fine sediment to the South Fork salmon river, Idaho. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 118, 274-283.
- RABENI C.F. & JACOBSON R.B., 1993. The importance of fluvial hydraulics to fish-habitat restoration in low-gradient alluvial streams. *Freshwater Biol.*, 29, 211-220.
- REISER D.W. & WESCHE T.A., 1979. In situ freezing as a cause of mortality in brown trout eggs. *Prog. Fish. Cult.*, 41 (2), 58-60.
- RINGLER N.H. & HALL J.D., 1975. Effects of logging on water temperature and dissolved oxygen in spawning beds. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 1, 111-121.
- RUBIN J.F., 1995. Estimating the success of natural spawning of Salmonids in streams. *J. Fish. Biol.*, 46, 603-622.
- RUKHLOV F.N., 1969. Materials characterizing the texture of bottom material in the spawning grounds and redds of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum) and the autumn chum (*Oncorhynchus keta* Walbaum) on Sakhalin. *J. Ichtyol.*, 9, 636-644.
- SCHLOSSER I.J., 1985. Flow regime, juvenile abundance and the assemblage structure of stream fishes. *Ecology*, 66 (5), 1484-1490.
- SCRIVENER J.C. & BROWNLEE M.J., 1989. Effects of forest harvesting on spawning gravel and incubation survival of chum (*Oncorhynchus keta*) and coho salmon (*O. kisutch*) in Carnation Creek, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46, 684-696.
- SEMPESKI P. & GAUDIN P., 1996. Habitat selection by grayling. I. Spawning habitat. *J. Fish Biol.*, 47, 256-265.
- SHAPLEY S.P. & BISHOP G.M., 1965. Sedimentation in a salmon stream. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 22 (4), 919-928.
- SHIRVELL C.S., 1989. Ability of PHABSIM to predict chinook salmon spawning habitat. *Regul. Rivers : Res. Management*, 3, 277-291.
- SHIRVELL C.S. & DUNGEY R.G., 1983. Microhabitat chosen by brown trout for feeding and spawning in rivers. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 112, 355-367.
- SILVER S.J., WARREN C.E. & DOUDOROFF P., 1963. Dissolved oxygen requirements of developing steelhead trout and chinook salmon embryos at different water velocities. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 92, 327-343.
- SOUCHON Y., TROCHERIE F., FRAGNOUD E. & LACOMBE C., 1989. Les modèles numériques de microhabitats des poissons : application et nouveaux développements. *Rev. Fr. Sc. Eau*, 2, 807-830.

- SOWDEN T.K. & POWER G., 1985. Prediction of rainbow trout embryo survival in relation to groundwater seepage and particle size of spawning substrates. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 114, 804-812.
- STALNAKER C.B., BOVEE K.D. & WADDLE T.J., 1996. Importance of the temporal aspects of habitat hydraulics to fish population studies. *Regul. Rivers : Res. Management*, 12, 145-153.
- STUART T.A., 1953. Water currents through permeable gravels and their significance to spawning Salmonids, etc. *Nature*, 172, 407-408.
- THORNE R.E. & AMES J.J., 1987. A note on variability of marine survival of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and effects of flooding on spawning success. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 44 (12), 1791-1795.
- TURNPENNY A.W.H. & WILLIAMS R., 1980. Effects of sedimentation on the gravels of an industrial river system. *J. Fish Biol.*, 17, 681-693.
- VAUX W.G., 1968. Intergravel flow and interchange of water in a streambed. *Fish. Bull.*, 66, 479-489.
- WHITE D.S., 1990. Biological relationships to convective flow patterns within streambeds. *Hydrobiologia*, 196, 149-158.
- WOODS P.F., 1980. Dissolved oxygen in intragravel water of three tributaries to Redwood Creek, Humboldt county, California. *Water Resour. Bull.*, 16 (1), 105-111.
- YOUNG M.K., HUBERT W.A. & WESCHE T.A., 1989. Substrate alteration by spawning brook trout in a southern Wyoming stream. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 118, 379-385.
- YOUNG M.K., HUBERT W.A. & WESCHE T.A., 1991. Biases associated with four stream substrate samplers. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 48, 1882-1886.
- ZEH M. & DÖNNI W., 1994. Restoration of spawning grounds for trout and grayling in the river High-Rhine. *Aquat. Sc.*, 56 (1), 59-69.

Adresses des auteurs :

Denis PARKINSON

Jean-Claude PHILIPPART

Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture.

Institut de Zoologie, Université de Liège,

Quai Van Beneden, B 4020 Liège - Belgique

François PETIT

Geoffrey PERPINIEN

Département de Géographie physique

Institut de Géographie, Université de Liège,

Allée du 6 Août, 2 - Bât. B11

Sart Tilman - B 4000 Liège - Belgique