

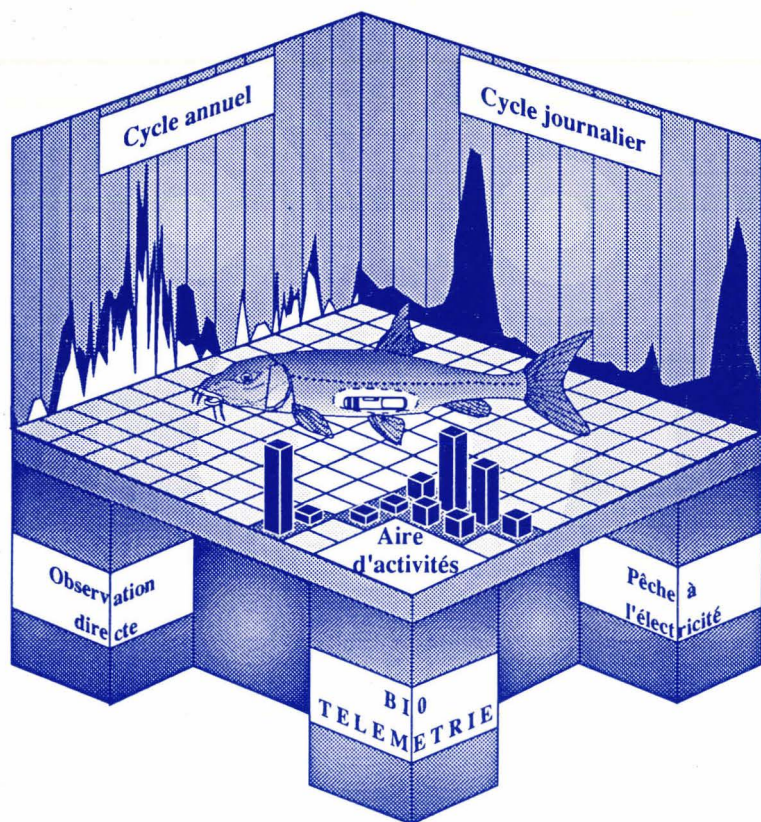
Revue trimestrielle ISSN 0770-3767  
Distribution : 4<sup>ème</sup> trimestre 1992  
Dépôt Liège 2

ANNÉE 1992  
Volume 12, fascicule 2-3

# Cahiers d'Ethologie

Fondamentale et appliquée, animale et humaine

Collection Enquêtes et Dossiers : 16



Etienne BARAS

**ETUDE des STRATEGIES d'OCCUPATION  
du TEMPS et de L'ESPACE chez  
le BARBEAU FLUVIATILE, *Barbus barbus* (L.)**

Publiés avec l'aide financière du Ministère de l'Education nationale,  
du Ministère de la Communauté française et de la Fondation Universitaire,  
et avec l'appui de la Région wallonne

## LES CAHIERS D'ETHOLOGIE

Sous le patronage d'un

### COMITE D'HONNEUR INTERNATIONAL

G.P. BAERENDS (Gröningen, Pays-Bas), G.W. BARLOW (Berkeley, USA), F. BOURLIERE (Paris, France), J. BOVET (Québec, Canada), Mme M.C. BUSNEL (Paris, France), R. CAMPAN (Toulouse, France), R. CHAUVIN (Yvoy-le-Pré, France), B. CONDE (Nancy, France), D.W. FÖLSCH (Zürich, Suisse), M. FOX (Washington, USA), J.Y. GAUTIER (Rennes, France), T. HIDAKA (Kyoto, Japon), K. IMMELMANN (†) (Bielefeld, RFA), KABALA MATUKA (Paris, Unesco), B. KRAFFT (Nancy, France), J. de LANNOY (Genève, Suisse), T. LOVEL (Andover, UK), D. MAINARDI (Parma, Italie), MANKOTO ma MBAELELE (IZCN, Zaïre), H. MONTAGNER (Montpellier, France), J.P. SIGNORET (Nouzilly-Monnaie, France), R. WARNER (Santa Barbara, USA), P.R. WIEPKEMA (Wageningen, Pays-Bas).

Avec la collaboration d'un

### COMITE DE LECTURE

L. BODSON (Liège), J.C. BREMONT (Nogent le Roi), J. BURTON (Namur), S. de CROMBRUGGHE (Groenendaal-Hoelaart), W. DELVINGT (Namur), A. DEMARET (Liège), J.P. d'HUART (Bruxelles), J.Ch. GUYOMARC'H (Rennes), M. LETOCART (Malmedy), R.M. LIBOIS (Liège), G. MEES (Cureghem-Bruxelles), J.C. MICHA (Namur), F. MOUTOU (Maisons Alfort), B. NICKS (Cureghem-Bruxelles), J.M. PASTEELS (Bruxelles), P.P. PASTORET (Cureghem-Bruxelles), J.C. PHILIPPART (Liège), J. VOSS (Liège).

### DIRECTEUR DE LA PUBLICATION

J.CI. RUWET

Chaire d'Ethologie et de Psychologie animale  
Aquarium-Musée de Zoologie, Liège

### CONDITIONS DE PUBLICATION

Abstraction faite des articles sollicités par la rédaction, et sous réserve d'acceptation du manuscrit par celle-ci,

1. Être titulaire d'un abonnement à titre personnel, ou être présenté par un laboratoire ayant souscrit un abonnement à titre institutionnel;
2. Participer aux frais de composition et d'impression au prorata du nombre de pages publiées, au tarif de 200 FB/page.

Les Cahiers sont indexés et répertoriés dans :

Cambridge Animal Behaviour Abstracts, Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts, Ecological Abstracts; Centre National de la Recherche Scientifique; Centre National de Recherches Zootechniques; Institut d'Information scientifique de l'Académie des Sciences de l'URSS; Institut National de Recherches Agronomiques; Swiss Wildlife Information Service; Zoological Record.



Le Service d'Ethologie et de Psychologie animale de l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège a commencé l'édition, en 1981, d'une revue trimestrielle consacrée à l'étude, à la protection et à la conservation de la vie sauvage, à la gestion et au contrôle des ressources et des productions animales. Dans sa version initiale, elle s'intitulait :

### **Cahiers d'Ethologie appliquée**

Les *Cahiers* se définissaient comme un outil à l'usage de tous ceux — zoologues, psychologues, sociologues, zootechniciens, vétérinaires, gestionnaires de parcs nationaux et réserves, éleveurs et pisciculteurs — susceptibles d'utiliser l'éthologie dans la pratique professionnelle. Ils se voulaient un lien entre chercheurs, praticiens et amateurs, un lieu de rencontre ouvert à toutes les sensibilités vis-à-vis de l'animal sauvage ou domestique, libre ou captif, protégé ou contrôlé, menacé ou produit, un creuset où s'affrontent et se fécondent opinions et travaux au carrefour de l'écologie et de l'éthologie, de la zoologie et de la zootechnie, de la protection et de la production, des sciences naturelles, économiques et humaines, des sciences pures, fondamentales et appliquées.

Le premier numéro présentait ainsi un éventail d'articles illustrant ces différents thèmes : une recherche appliquée sur les dortoirs urbains des étourmeaux sansonnets, un bilan de recherche sur la gestion des populations piscicoles d'une grosse rivière de la zone à barbeau, un plan de gestion des zones sensibles du parc national de l'Akagera, une synthèse des vues nouvelles sur l'éthique de nos rapports avec les animaux.

Pour aborder leur deuxième lustre, les *Cahiers* s'étaient dotés en 1986 d'un Comité de Patronage international et d'un Comité de Lecture, élargissant ainsi et leur assise et leur audience. Au moment d'aborder une nouvelle décennie, la revue change de nom : elle s'appellera désormais, tout simplement :

## **CAHIERS D'ETHOLOGIE**

appellation consacrée par l'usage, et qui correspond mieux au fond.

Trop souvent en effet, le terme "appliquée" a été ressenti comme un repli utilitariste, alors que nous voulons être à l'articulation de la recherche fondamentale et de ses utilisateurs, en ce compris la réflexion.

Après que l'éthologie se soit révélée être une approche qui a revitalisé l'écologie et la conservation, ce à quoi nous avons accordé la priorité pendant notre première décennie, il devient évident qu'un domaine où elle connaît un succès "étonnant" est celui des sciences humaines : psychiatres, psychologues, pédagogues, philosophes, sociologues s'en inspirent et lui réclament des modèles, des références. L'animal n'est donc plus seulement, pour nous, un objet d'étude, d'utilisation ou de conservation, mais aussi un sujet de réflexion, sur sa nature, et sur la nôtre.

**Les "*Cahiers nouveaux*" se veulent donc une revue d'éthologie fondamentale et appliquée, animale et humaine.**

En ces matières, il convient en effet d'être spécialement vigilant, à un moment où se multiplient de nouveau, de la part de personnes se situant en dehors du circuit professionnel et échappant de ce fait au devoir de réserve et à la critique par les pairs, des interprétations douteuses et des argumentations fallacieuses sur les enseignements de l'écologie et de l'éthologie. Plus que jamais, une information juste sur les faits et critique sur les extrapolations doit circuler des spécialistes vers les utilisateurs. C'est là un nouveau défi pour les *Cahiers d'Ethologie*.

Le programme de parution débutant avec le Volume 11, 1991, tient compte de ce souci. Aux fascicules traditionnels à caractère naturaliste, aux bilans de recherche, s'ajouteront des textes de conférences, des essais, cherchant à montrer ce que l'éthologie, comme outil méthodologique et de réflexion, peut apporter à la compréhension de l'origine, du développement, du fonctionnement de l'animal humain.

La langue des *Cahiers d'Ethologie* est et reste le français. Leur engagement scientifique et déontologique se double en effet d'un engagement pour la défense et l'illustration de notre langue comme instrument de conception et de diffusion de la pensée et de l'action.

Les **Cahiers d'Ethologie** paraissent en **4 livraisons annuellement** : deux fascicules d'**articles et chroniques** (sous couverture verte) et deux fascicules d'une **collection « Enquêtes et Dossiers »** traitant un sujet d'une manière approfondie (sous couverture bleue ou blanc cassé). L'ensemble est numéroté de 1 à 4.

Toute correspondance relative aux Cahiers (Administration, Abonnements, Echanges, Recensions d'ouvrages, etc.) doit être adressée à :

**Cahiers d'Ethologie** - Service d'Ethologie - Institut de Zoologie de  
l'Université - Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique.

#### **ABONNEMENTS (en FB) :**

|                                                |       |
|------------------------------------------------|-------|
| Institutions, Associations, Laboratoires ..... | 2.500 |
| Particuliers.....                              | 1.000 |
| Etudiants (fournir un justificatif) .....      | 750   |

**Hors Marché Commun**, le prix de l'abonnement est majoré du montant des frais de port par voie de surface (envoi par avion sur demande uniquement), soit :

|                                                |       |
|------------------------------------------------|-------|
| Institutions.....                              | 2.750 |
| Particuliers.....                              | 1.250 |
| Etudiants (fournir un justificatif) .....      | 1.000 |
| Majorer de 400 FB pour le transport par avion. |       |

#### **PRIX DE VENTE AU NUMERO :**

|                                                                           |     |
|---------------------------------------------------------------------------|-----|
| <b>Belgique</b> .....                                                     | 600 |
| <b>Etranger</b> .....                                                     | 700 |
| Numéros anciens : ..... variable suivant les anciens coûts de production. |     |
| Majorer de 100 FB pour le transport par avion.                            |     |

#### **MODE DE PAIEMENT :**

**Belgique** : Par chèque bancaire ou par virement postal ou bancaire au compte n° 340-0000044-82 du Patrimoine de l'Université de Liège chez la Banque Bruxelles-Lambert, siège de Liège-Opéra, avec la mention : « Cpte 6114/P07 Cahiers d'Ethologie ».

**Etranger** : La majoration éventuelle (hors Marché Commun) du prix ne couvre que les frais de port. Paiement exclusivement par mandat postal international; *en cas de paiement par chèque bancaire, augmenter le montant de 250 FB*. Prière de mentionner lisiblement noms et adresse, ainsi que l'année d'abonnement.

**APPEL AU MECENAT : Abonnement annuel de soutien : 5.000 FB.**

**Rédacteur en chef - Editeur responsable :**

Prof. J.-Cl. RUWET  
Chaire d'Ethologie et de Psychologie animale  
Université de Liège - Institut de Zoologie  
Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège, Belgique

**Secrétariat-Administration : Mme M. KEIRSSCHIETER-RENNOTTE**

Les fascicules des Cahiers sont réalisés par une équipe du personnel des services Ethologie - Aquarium - Musée de Zoologie de l'Université de Liège et du Projet PRIME n° 10354 (Projets régionaux wallons d'insertion dans le marché de l'emploi) près l'Association Faune Education Ressources Naturelles FERN, et comprenant Michel BOCKIAU (photographe), Dominique CASEAU (dactylographie - graphisme), Maggy KEIRSSCHIETER-RENNOTTE (secrétariat U.Lg.), Véronique MAES-HUSTINX (dessinatrice U.Lg.) et Anne-Marie MASSIN (graphiste).

**Dépôt légal : D/1992/0480/23**



# Cahiers d'Ethologie

Fondamentale et appliquée, animale et humaine

Collection Enquêtes et Dossiers : 16

## SOMMAIRE - CONTENTS

**Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez  
le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.)**

**[ Time and space utilization modes and strategies by  
the common barbel, *Barbus barbus* (L.) ]**

par

Etienne BARAS\*

citation complète :

**Contribution à l'étude des stratégies d'occupation du temps et  
de l'espace chez un poisson téléostéen dulcicole,  
le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.)**

Etude par radiopistage, pêche à l'électricité et observation directe

---

*Cahiers d'Ethologie*, 12 (2-3) : 125-442

---

\* Docteur en Sciences zoologiques. Chercheur au  
Laboratoire de Démographie des  
Poissons et d'Aquaculture.  
Adresse actuelle :  
Service d'Ethologie et de Psychologie animale.  
Institut de Zoologie de l'Université de Liège,  
Quai Van Beneden, 22,  
B-4020 LIEGE

---

Édités par le service d'Ethologie et de Psychologie animale  
Musée de Zoologie — Aquarium  
Institut de Zoologie de l'Université de Liège  
Quai Van Beneden, 22,  
B-4020 Liège  
BELGIQUE

Publiés avec l'aide financière du Ministère de l'Education nationale,  
du Ministère de la Communauté française et de la Fondation Universitaire,  
et avec l'appui de la Région wallonne

# Table des matières

|                                               |            |
|-----------------------------------------------|------------|
| <b>Remerciements .....</b>                    | <b>135</b> |
| <b>Résumé .....</b>                           | <b>136</b> |
| <b>Avant Propos .....</b>                     | <b>139</b> |
| <b>Introduction générale .....</b>            | <b>141</b> |
| Définition du problème, <b>141</b>            |            |
| Cadre de l'étude, <b>143</b>                  |            |
| Structuration du rapport d'études, <b>144</b> |            |

---

## PREMIERE PARTIE

---

### Chapitre 1. Présentation de l'espèce et du milieu d'étude

|                                                                                                   |            |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>1. Présentation de l'espèce étudiée, le barbeau fluviatile.....</b>                            | <b>145</b> |
| 1.1. Position systématique .....                                                                  | 145        |
| 1.2. Morphologie externe.....                                                                     | 145        |
| 1.3. Ecologie (dans l'Ourthe).....                                                                | 146        |
| 1.3.1. paramètres démographiques, <b>146</b>                                                      |            |
| 1.3.2. Développement et recrutement, <b>147</b>                                                   |            |
| 1.3.3. Régime alimentaire, <b>147</b>                                                             |            |
| 1.3.4. Caractéristiques de l'habitat physicochimique optimum<br>du barbeau fluviatile, <b>147</b> |            |
| 1.3.5. Macrohabitat de l'espèce, <b>147</b>                                                       |            |
| 1.4. Ethologie.....                                                                               | 148        |
| 1.5. Répartition géographique .....                                                               | 148        |
| 1.5.1. Répartition en Europe, <b>148</b>                                                          |            |
| 1.5.2. Répartition en Wallonie, <b>149</b>                                                        |            |
| 1.6. Statut, facteurs de régression.....                                                          | 150        |
| <b>2. Présentation du système de référence : l'Ourthe .....</b>                                   | <b>151</b> |
| 2.1. Géographie et délimitation spatiale de la zone d'étude.....                                  | 152        |
| 2.2. Environnement abiotique.....                                                                 | 153        |
| 2.2.1. Physiographie, <b>153</b>                                                                  |            |
| 2.2.2. Régime thermique, <b>156</b>                                                               |            |
| 2.2.3. Hydrologie, <b>156</b>                                                                     |            |
| 2.2.4. Physicochimie de l'eau, <b>156</b>                                                         |            |
| 2.3. Environnement biotique .....                                                                 | 156        |
| 2.3.1. Phytocénoses, <b>157</b>                                                                   |            |
| 2.3.2. Zoocénoses, <b>157</b>                                                                     |            |
| <b>3. Situation actuelle des peuplements de barbeaux sur la zone d'étude.....</b>                 | <b>160</b> |
| 3.1. Structure et caractéristiques de la population .....                                         | 160        |
| 3.2. Densité et biomasse globales sur la zone d'étude.....                                        | 160        |
| 3.2.1. Densité, <b>160</b>                                                                        |            |
| 3.2.2. Biomasse, <b>163</b>                                                                       |            |
| 3.3. Variations de la répartition de la densité et de la biomasse.....                            | 163        |
| <b>4. Conclusions .....</b>                                                                       | <b>166</b> |

## DEUXIEME PARTIE

## Chapitre 2. Méthodologie de récolte des données sur l'occupation du temps et de l'espace au moyen de la télémetrie

|                                                                                                                 |            |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>1. Introduction : choix de la méthode</b> .....                                                              | <b>167</b> |
| 1.1. Bref inventaire des techniques de récoltes de données et adéquation avec le cadre de l'étude.....          | 167        |
| 1.2. Définition et champ d'application de la biotélémetrie .....                                                | 167        |
| 1.3. Choix du type de radiation .....                                                                           | 169        |
| <b>2. Méthodes de radiotélémetrie</b> .....                                                                     | <b>170</b> |
| 2.1. Principe du radiopistage en milieu aquatique .....                                                         | 170        |
| 2.2. Transmission du signal et choix de la fréquence d'émission .....                                           | 171        |
| 2.3. Fixation de l'émetteur .....                                                                               | 173        |
| 2.3.1. Modes de fixation de l'émetteur et biais méthodologiques potentiels, 173                                 |            |
| 2.3.2. Etude de faisabilité du radio-marquage chez <i>Barbus barbus</i> , 174                                   |            |
| 2.3.2.1. Synthèse de l'étude de faisabilité, 174                                                                |            |
| 2.3.2.2. Protocole d'implantation chirurgicale des émetteurs radio, 175                                         |            |
| 2.4. Matériel de pistage utilisé.....                                                                           | 177        |
| 2.4.1. Emetteurs, 177                                                                                           |            |
| 2.4.1.1. Critères de choix des émetteurs, 177                                                                   |            |
| 2.4.1.2. Matériel utilisé, 177                                                                                  |            |
| 2.4.2. Station réceptrice, 179                                                                                  |            |
| 2.5. Méthode de localisation .....                                                                              | 179        |
| 2.6. Précision des localisations.....                                                                           | 179        |
| 2.6.1. Principe théorique, 179                                                                                  |            |
| 2.6.2. Précision réelle des localisations et potentialités d'application, 180                                   |            |
| <b>3. Récolte de données</b> .....                                                                              | <b>181</b> |
| 3.1. Définition des échelles .....                                                                              | 181        |
| 3.2. Capture et maintenance des poissons .....                                                                  | 181        |
| 3.2.1. Protocole, 181                                                                                           |            |
| 3.2.2. Taille de l'échantillon, 182                                                                             |            |
| 3.3. « Récolte des données » .....                                                                              | 183        |
| 3.3.1. Mobilité globale, à l'échelle annuelle : macro-occupation de l'espace, 183                               |            |
| 3.3.2. Mobilité à l'échelle journalière, approche des rythmes et de la micro-occupation de l'espace, 183        |            |
| 3.3.3. Considérations sur les possibilités d'application de stations automatiques dans le cadre de l'étude, 184 |            |
| 3.3.4. Prétraitement et informatisation des données récoltées, 184                                              |            |
| <b>4. Caractérisation de l'occupation du temps et de l'espace</b> .....                                         | <b>185</b> |
| 4.1. Définitions .....                                                                                          | 186        |
| 4.2. Méthodes d'estimation des dimensions du domaine vital et de l'aire d'activités .....                       | 187        |



**Chapitre 3. Etude par radiopistage du domaine vital et du cycle annuel de mobilité**

|                                                                                                                                                              |            |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>1. Introduction .....</b>                                                                                                                                 | <b>189</b> |
| <b>2. Matériel et méthodes .....</b>                                                                                                                         | <b>189</b> |
| <b>Présentation des résultats</b>                                                                                                                            |            |
| <b>3. Domaine vital global, gîtes et aires de résidence .....</b>                                                                                            | <b>191</b> |
| 3.1. Expression des résultats de base : inventaire et description des patrons de mobilité-dispersion.....                                                    | 191        |
| 3.1.1. Première session de radiopistage (printemps-été 1989),                                                                                                | 191        |
| 3.1.2. 2 <sup>ème</sup> session de pistage (automne-hiver 1989-1990),                                                                                        | 192        |
| 3.1.3. 3 <sup>ème</sup> session de pistage (février-juin 1990),                                                                                              | 193        |
| 3.1.4. 4 <sup>ème</sup> session de pistage (septembre-octobre 1990),                                                                                         | 195        |
| 3.1.5. 5 <sup>ème</sup> session de pistage (mars-avril 1991),                                                                                                | 196        |
| 3.2. Utilisation globale de l'espace et de l'écosystème à l'échelle de l'échantillon .....                                                                   | 197        |
| 3.2.1. Utilisation globale de l'espace, 197                                                                                                                  |            |
| 3.2.1.1. Mobilité spatiale : mouvements journaliers nets (« net daily journeys »),                                                                           | 197        |
| 3.2.1.2. Dispersion spatiale : domaine vital global,                                                                                                         | 198        |
| 3.2.2. Occupation globale de l'écosystème (gîtes et aires de résidence),                                                                                     | 199        |
| 3.2.2.1. Dispersion écosystémique : nombres d'aires de résidence et de gîtes occupés ,                                                                       | 199        |
| 3.2.2.2. Fréquence d'occupation des gîtes et aires de résidences,                                                                                            | 199        |
| 3.3. Discussion et conclusions partielles sur l'occupation globale de l'espace et de l'écosystème .....                                                      | 201        |
| <b>4. Analyse causale des paramètres globaux de dispersion et mobilité sur base temporelle hebdomadaire.....</b>                                             | <b>202</b> |
| 4.1. Paramètres et variables .....                                                                                                                           | 202        |
| 4.1.1. Variables dépendantes (paramètres de mobilité-dispersion),                                                                                            | 202        |
| 4.1.2. Variables « indépendantes » (explicatives),                                                                                                           | 203        |
| 4.2. Dégagement de périodes de stabilité et d'instabilité globale au cours du cycle annuel.....                                                              | 203        |
| 4.3. Approche statistique des facteurs modulant l'occupation de l'espace et de l'écosystème au cours des périodes de stabilité globale (été-automne-hiver).. | 205        |
| 4.3.1. Résultats de l'analyse,                                                                                                                               | 205        |
| 4.3.2. Interprétation ,                                                                                                                                      | 206        |
| 4.3.2.1. Influence des facteurs hydrologiques,                                                                                                               | 206        |
| 4.3.2.2. Influence des facteurs thermiques,                                                                                                                  | 207        |
| 4.3.2.3. Relativisation et interprétation de l'influence du facteur « code semaine »,                                                                        | 208        |
| 4.4. Approche statistique des facteurs modulant l'occupation de l'espace et de l'écosystème en période circumreproduction .....                              | 208        |
| 4.4.1. Résultats,                                                                                                                                            | 208        |
| 4.4.2. Interprétation,                                                                                                                                       | 210        |
| <b>5. Cycle annuel de mobilité .....</b>                                                                                                                     | <b>210</b> |
| 5.1. Synthèse des résultats .....                                                                                                                            | 210        |
| 5.2. Comparaison avec d'autres patrons annuels de mobilité chez des téléostéens holobiotiques .....                                                          | 212        |
| <b>6. Discussion générale .....</b>                                                                                                                          | <b>213</b> |
| 6.1. Migrations de reproduction, homing reproducteur et flux d'énergie .....                                                                                 | 213        |
| 6.2. Homing non reproducteur.....                                                                                                                            | 215        |
| 6.2.1. Principe, signification,                                                                                                                              | 215        |
| 6.2.2. Variabilité du phénomène,                                                                                                                             | 215        |
| <b>7. Synthèse et conclusions partielles .....</b>                                                                                                           | <b>217</b> |

**Chapitre 4. Etude par radiotélémétrie des rythmes saisonniers et journaliers d'activités**

|                                                                                                                             |            |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>1. Introduction .....</b>                                                                                                | <b>219</b> |
| <b>2. Matériel et méthodes .....</b>                                                                                        | <b>220</b> |
| 2.1. Rappel de la méthodologie utilisée.....                                                                                | 220        |
| 2.2. Utilisation des circuits d'activités équipant les émetteurs.....                                                       | 220        |
| 2.2.1. Principe et dégagement d'indices relatifs d'activités, 220                                                           |            |
| 2.2.2. Essai de calibration des circuits d'activités, 221                                                                   |            |
| 2.2.3. Détermination des types de comportements en fonction des<br>rythmes de pulsation de l'émetteur, 224                  |            |
| 2.3. Expression des résultats de base.....                                                                                  | 225        |
| <b>Présentation des résultats</b>                                                                                           |            |
| <b>3. Variation des patrons journaliers d'activités au cours du cycle annuel :<br/>    approche descriptive .....</b>       | <b>226</b> |
| 3.1. Cycles estivaux (juin, juillet, août) .....                                                                            | 227        |
| 3.2. Cycles automnaux (septembre-octobre-novembre).....                                                                     | 229        |
| 3.2.1. Patron bimodal d'activités à connotation estivale, 229                                                               |            |
| 3.2.2. Patron trimodal d'activités, 229                                                                                     |            |
| 3.2.3. Patron bimodal d'activités à connotation hivernale, 229                                                              |            |
| 3.2.4. Patron unimodal d'activités diurnes , 231                                                                            |            |
| 3.3. Cycles hivernaux (décembre-février) .....                                                                              | 231        |
| 3.3.1. Patron d'« activités » à des températures inférieures à 5 °C, 231                                                    |            |
| 3.3.2. Patron unimodal d'activités diurnes (températures ≥ 5 °C), 233                                                       |            |
| 3.4. Cycles printaniers (excepté jours de frai) .....                                                                       | 233        |
| 3.4.1. Patron trimodal d'activités, 235                                                                                     |            |
| 3.4.2. Patron bimodal d'activités à connotation estivale, 235                                                               |            |
| 3.4.3. Patron d'activités en situation de crue, 235                                                                         |            |
| 3.5. Patron d'activités en période de reproduction (jours de frai) .....                                                    | 236        |
| 3.6. Composantes secondaires (ou occasionnelles) des patrons journaliers<br>d'activités.....                                | 237        |
| 3.6.1. Composantes secondaires diurnes, 237                                                                                 |            |
| 3.6.2. Composantes secondaires nocturnes, 238                                                                               |            |
| <b>4. Budget d'activités .....</b>                                                                                          | <b>238</b> |
| 4.1. Variations de l'amplitude et de la structure du budget total d'activités<br>journalières au cours du cycle annuel..... | 239        |
| 4.2. Facteurs modulant la structure du budget d'activités .....                                                             | 241        |
| 4.2.1. Budget d'activités crépusculaires, 242                                                                               |            |
| 4.2.2. Budget d'activités aurorales, 243                                                                                    |            |
| 4.2.3. Budget d'activités diurnes, 243                                                                                      |            |
| 4.2.4. Modélisation des budgets d'activités en fonction de<br>la température, 244                                           |            |
| <b>5. Horaire des activités.....</b>                                                                                        | <b>245</b> |
| 5.1. Début de la période crépusculaire.....                                                                                 | 245        |
| 5.2. Début de la période aurorale.....                                                                                      | 246        |
| 5.3. Début de la période diurne .....                                                                                       | 247        |
| <b>6. Dimensions des aires d'activités journalières .....</b>                                                               | <b>247</b> |
| <b>7. Discussion .....</b>                                                                                                  | <b>249</b> |
| 7.1 Contexte motivationnel de l'utilisation du temps chez les poissons .....                                                | 249        |
| 7.2. Interprétation du rythme crépusculaire estival chez le barbeau .....                                                   | 252        |
| 7.3. Modifications du rythme crépusculaire par la lune .....                                                                | 253        |
| 7.4. Variation du budget d'activités au cours du cycle annuel.....                                                          | 254        |
| 7.5. Variations des patrons d'activités au cours du cycle annuel .....                                                      | 255        |
| 7.5.1. Comparaison avec d'autres rythmes saisonniers, 255                                                                   |            |
| 7.5.2. Situations de crue, 256                                                                                              |            |
| 7.5.3. Transitions thermiques : postulat d'une thermorégulation<br>comportementale par gestion de l'échelle temporelle, 257 |            |
| <b>8. Synthèse et Conclusion .....</b>                                                                                      | <b>258</b> |

**Chapitre 5. Micro-occupation des centres d'activités et connaissance individuelle de l'espace en période estivale**

|                                                                                                        |            |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>1. Introduction .....</b>                                                                           | <b>259</b> |
| <b>2. Matériel et méthodes .....</b>                                                                   | <b>260</b> |
| <b>Résultats et discussion</b>                                                                         |            |
| <b>3. Stabilité et mode d'occupation de l'aire de nutrition estivale .....</b>                         | <b>261</b> |
| <b>4. Mode d'occupation des centres d'activités .....</b>                                              | <b>263</b> |
| 4.1. Occupation des gîtes nocturnes .....                                                              | 263        |
| 4.2. Localisation du centre d'activités dans l'aire de nutrition .....                                 | 264        |
| 4.3. Densité d'occupation des centres d'activités .....                                                | 265        |
| <b>5. Variations de l'extension et de la localisation de l'aire de nutrition en fin d'été .....</b>    | <b>267</b> |
| 5.1. Extension de l'aire de nutrition à une zone voisine .....                                         | 269        |
| 5.1.1. Description, 269                                                                                |            |
| 5.1.2. Précision sur la nature de la fonction de densité d'occupation, 270                             |            |
| 5.1.3. Interprétation de la variabilité des densités d'occupation au sein des centres d'activités, 270 |            |
| 5.2. Changement d'aire de nutrition .....                                                              | 271        |
| <b>6. Vitesses de déplacement et connaissance de l'espace .....</b>                                    | <b>273</b> |
| 6.1. Principe et hypothèse de base .....                                                               | 273        |
| 6.2. Résultats .....                                                                                   | 275        |
| 6.2.1. Déplacements en milieu inconnu, 275                                                             |            |
| 6.2.2. Déplacements en milieu connu, 276                                                               |            |
| 6.2.3. Déplacements en milieu « peu connu », 276                                                       |            |
| 6.2.4. Migrations de reproduction, 277                                                                 |            |
| <b>7. Synthèse et conclusion .....</b>                                                                 | <b>277</b> |

---

**TROISIEME PARTIE**

---

**Chapitre 6. Méthodologies utilisées pour l'étude du microhabitat**

|                                                                          |            |
|--------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>1. Méthodologies d'échantillonnage .....</b>                          | <b>279</b> |
| 1.1. Inventaire des méthodologies utilisées .....                        | 279        |
| 1.2. Technique de pêche à l'électricité .....                            | 279        |
| 1.2.1. Description, 279                                                  |            |
| 1.2.2. Détermination de la position des poissons dans l'habitat, 281     |            |
| 1.2.2.1. Principe, 281                                                   |            |
| 1.2.2.2. Adaptation de la méthodologie au secteur étudié, 281            |            |
| 1.2.3. Récolte d'informations sur les individus capturés, 281            |            |
| <b>2. Caractérisation de l'habitat des secteurs étudiés .....</b>        | <b>282</b> |
| 2.1. Définition d'un échantillonnage par transects .....                 | 282        |
| 2.2. Mesures des variables d'habitat .....                               | 282        |
| 2.2.1. « Profondeur » et vitesses, 282                                   |            |
| 2.2.2. Substrat et abris, 285                                            |            |
| 2.3. Utilisation de la banque de données sur l'habitat en rivière .....  | 285        |
| 2.3.1. Principe des cartes d'habitat, 285                                |            |
| 2.3.2. Utilisation des cartes d'habitat, 285                             |            |
| 2.3.2.1. Caractérisation du microhabitat par méthodologie indirecte, 285 |            |
| 2.3.2.2. Détermination des mésohabitats, 289                             |            |
| 2.3.2.3. Caractérisation des secteurs étudiés, 289                       |            |

|                                                                                                                                     |            |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>3. Discussion méthodologique.....</b>                                                                                            | <b>289</b> |
| 3.1. Validité de la procédure suivie au cours des pêches à l'électricité.....                                                       | 289        |
| 3.2. Comparaison des méthodologies directe et indirecte : test de la précision des cartes et des données récoltées par pistage..... | 290        |
| <b>4. Expression des résultats.....</b>                                                                                             | <b>291</b> |
| 4.1. Définition des classes de tailles.....                                                                                         | 291        |
| 4.2. Utilisation de l'habitat.....                                                                                                  | 292        |
| 4.2.1 Courbes d'indices d'utilisation et des valeurs-habitat, 292                                                                   |            |
| 4.2.2. Mode de calcul d'une amplitude pondérée d'utilisation d'une variable, 293                                                    |            |
| 4.2.3. Mode de calcul des recouvrements d'habitats, 294                                                                             |            |
| 4.3. Courbes de préférence pour l'habitat.....                                                                                      | 296        |
| 4.3.1. Principe, 296                                                                                                                |            |
| 4.3.2. Restriction d'ordre méthodologique, 297                                                                                      |            |
| 4.3.3. Restrictions d'ordre biologique, 297                                                                                         |            |
| 4.3.4. Conclusion, 298                                                                                                              |            |

---

**Chapitre 7 : Etude de l'utilisation et de la sélection du microhabitat au cours du cycle annuel, selon les activités et la taille des individus**

|                                                                        |            |
|------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>1. Introduction, structure du chapitre.....</b>                     | <b>299</b> |
| <b>2. Matériel et méthodes.....</b>                                    | <b>301</b> |
| 2.1. Conditions d'études et de captures par pêche à l'électricité..... | 301        |
| 2.1.1. Pêches hivernales et estivales en Ourthe, 301                   |            |
| 2.1.2. Pêches automnales en Ourthe, 301                                |            |
| 2.1.3. Pêches en Méhaigne, 301                                         |            |
| 2.2. Récolte des données sur l'occupation du microhabitat.....         | 302        |
| 2.2.1. Pêche à l'électricité, 302                                      |            |
| 2.2.2. Radiopistage, 303                                               |            |
| 2.3. Expression des résultats.....                                     | 303        |

**Résultats**

|                                                                                                                   |            |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>3. Préférences pour les variables du microhabitat dans les aires de résidence estivales et hivernales.....</b> | <b>303</b> |
| 3.1. Utilisation de la profondeur.....                                                                            | 306        |
| 3.1.1. Situation estivale, 306                                                                                    |            |
| 3.1.2. Situation hivernale, 306                                                                                   |            |
| 3.2. Utilisation de la vitesse de courant.....                                                                    | 307        |
| 3.2.1. Vitesse de courant à 10 cm du substrat, 307                                                                |            |
| 3.2.1.1. Situation estivale, 307                                                                                  |            |
| 3.2.1.2. Situation hivernale, 307                                                                                 |            |
| 3.2.2. Vitesse de courant en surface, 307                                                                         |            |
| 3.2.2.1. Situation estivale, 307                                                                                  |            |
| 3.2.2.2. Situation hivernale, 311                                                                                 |            |
| 3.3. Fréquentation des abris.....                                                                                 | 311        |
| 3.4. Synthèse des situations estivale et hivernale (microhabitat diurne).....                                     | 313        |
| 3.4.1. Etablissement des courbes de valeur d'habitat, 313                                                         |            |
| 3.4.2. Amplitude d'utilisation des variables et recouvrement d'habitats, 313                                      |            |
| <b>4. Situation automnale.....</b>                                                                                | <b>319</b> |
| 4.1. Utilisation de la profondeur.....                                                                            | 319        |
| 4.2. Utilisation de la vitesse de courant à 10 cm du substrat.....                                                | 321        |
| 4.3. Synthèse de la situation automnale.....                                                                      | 321        |
| 4.3.1. Etablissement des courbes de valeur d'habitat, 321                                                         |            |
| 4.3.2. Amplitude d'utilisation des variables et recouvrement d'habitats, 323                                      |            |
| <b>5. Etudes par pêche à l'électricité du microhabitat diurne du barbeau fluviatile en Méhaigne.....</b>          | <b>324</b> |
| 5.1. Période de croissance (été-automne).....                                                                     | 324        |
| 5.1.1. Utilisation de la profondeur, 324                                                                          |            |

|                                                                                                                                      |            |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 5.1.2. Utilisation de la vitesse de courant à 10 cm du substrat, 324                                                                 |            |
| 5.1.3. Conclusions, 324                                                                                                              |            |
| 5.2. Période « périhivernale » .....                                                                                                 | 327        |
| <b>6. Tests des courbes de valeurs d'habitat : comparaison avec les données de radiopistage .....</b>                                | <b>328</b> |
| <b>7. Synthèse et modélisation de l'utilisation du microhabitat diurne par le barbeau fluviatile au cours du cycle annuel .....</b>  | <b>330</b> |
| <b>8. Habitats de nutrition .....</b>                                                                                                | <b>333</b> |
| 8.1. Habitat de nutrition crépusculaire et auroal des barbeaux adultes en période « estivale » .....                                 | 333        |
| 8.1.1. Principe, cadre de l'étude, 333                                                                                               |            |
| 8.1.2. Caractérisation de l'habitat de nutrition crépusculaire et auroal, 333                                                        |            |
| 8.1.3. Recouvrements entre habitat de nutrition et habitat de gîte diurne, 334                                                       |            |
| 8.2. Habitat de nutrition diurne des adultes (printemps, fin d'automne) .....                                                        | 335        |
| <b>9. Comparaison entre macrorépartition et microrépartition.. Dégagement de la notion de position stratégique des gîtes .....</b>   | <b>335</b> |
| 9.1. Constat de la non-correspondance entre disponibilité des habitats de gîte et la macrorépartition des peuplements .....          | 335        |
| 9.2. Distance aux aires de nutrition .....                                                                                           | 336        |
| 9.2.1. Principe et hypothèse de travail, 336                                                                                         |            |
| 9.2.2. Comparaison des distributions estivale et hivernale, 336                                                                      |            |
| 9.2.3. Variation en fonction de la taille des poissons, 338                                                                          |            |
| 9.3. Relations entre densités-biomasses et disponibilité des habitats de nutrition .....                                             | 338        |
| <b>10. Discussion .....</b>                                                                                                          | <b>340</b> |
| 10.1. Variations saisonnières de l'utilisation de l'habitat .....                                                                    | 340        |
| 10.2. Variation de l'utilisation de l'habitat en fonction de la taille .....                                                         | 341        |
| 10.3. Préférences et limitations du choix de l'habitat .....                                                                         | 341        |
| 10.4. Interprétation de la variation du choix de l'habitat en fonction de la taille des individus et implications stratégiques ..... | 342        |
| 10.5. Implications des variations des préférences saisonnières et liées à l'activité au plan de la mobilité .....                    | 345        |
| 10.5.1. Cycle journalier, 345                                                                                                        |            |
| 10.5.2. Cycle annuel, 345                                                                                                            |            |
| 10.6. Autres facteurs influençant micro et macrorépartition .....                                                                    | 347        |

## Chapitre 8 : Etude de l'influence des relations intra- et interspécifiques sur l'occupation du microhabitat

|                                                                                                        |            |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>1. Introduction .....</b>                                                                           | <b>349</b> |
| <b>2. Matériel et méthodes .....</b>                                                                   | <b>350</b> |
| 2.1. Cadre de l'étude, méthodologie de capture et d'étude de l'habitat .....                           | 350        |
| 2.2. Définition des catégories d'association .....                                                     | 351        |
| 2.3. Quantification des tendances associatives globales .....                                          | 353        |
| 2.4. Quantification des modalités d'association interspécifique .....                                  | 353        |
| 2.5. Modalités d'association et recouvrements d'habitats .....                                         | 353        |
| <b>Résultats</b>                                                                                       |            |
| <b>3. Associations intraspécifiques .....</b>                                                          | <b>355</b> |
| 3.1. Tendances associatives globales .....                                                             | 355        |
| 3.1.1. Description des tailles des associations .....                                                  | 355        |
| 3.1.2. Modélisation des tendances globales à l'association en fonction de la taille des individus, 356 |            |
| 3.2. Modalités d'association entre classes de tailles .....                                            | 357        |



|                                                                                                                                                                                     |            |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>4. Relations avec les autres espèces.....</b>                                                                                                                                    | <b>361</b> |
| 4.1. Compositions des ichthyofaunes, caractérisation de l'utilisation de l'habitat par les différentes espèces et description de leurs tendances associatives intraspécifiques..... | 361        |
| 4.1.1. Cours d'eau à ichtyocénose composée de cyprinidés rhéophiles et salmoniformes (Ourthe, automne 1989-1990),                                                                   | 361        |
| 4.1.2. Cours d'eau à ichtyocénose composée de cyprinidés (Méhaigne, été-automne 1988-1989),                                                                                         | 363        |
| 4.2. Recouvrements d'habitat et associations avec le barbeau fluviatile : résultats et interprétations.....                                                                         | 363        |
| 4.2.1. Salmoniformes, 364                                                                                                                                                           |            |
| 4.2.1.1. Salmonidés, 364                                                                                                                                                            |            |
| 4.2.1.2. Thymallidés, 366                                                                                                                                                           |            |
| 4.2.2. Cyprinidés, 367                                                                                                                                                              |            |
| 4.2.2.1. Cyprins rhéophiles, 367                                                                                                                                                    |            |
| 4.2.2.2. Cyprins d'accompagnement, 370                                                                                                                                              |            |
| 4.2.2.3. Cyprins d'eau lente, 370                                                                                                                                                   |            |
| 4.2.3. Espèces prédatrices piscivores, 371                                                                                                                                          |            |
| 4.3. Conclusion.....                                                                                                                                                                | 371        |
| <b>5. Discussion.....</b>                                                                                                                                                           | <b>372</b> |
| 5.1. Agrégation forcée versus tendance grégaire.....                                                                                                                                | 372        |
| 5.2. Interprétations du phénomène de non-association entre classes de tailles.....                                                                                                  | 373        |
| 5.3. Hypothèses sur la signification biologique de la tendance grégaire chez <i>Barbus barbus</i> .....                                                                             | 374        |
| <b>6. Conclusion.....</b>                                                                                                                                                           | <b>375</b> |

## QUATRIEME PARTIE

### Chapitre 9 : Etude de l'hyperespace reproducteur

|                                                                                         |            |
|-----------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>1. Introduction .....</b>                                                            | <b>377</b> |
| <b>2. Matériel et Méthodes .....</b>                                                    | <b>379</b> |
| 2.1. Etude de la périodicité de la reproduction.....                                    | 379        |
| 2.2. Etude de l'habitat de frayère.....                                                 | 379        |
| 2.3. Etude de l'occupation des frayères et des comportements reproducteurs.....         | 381        |
| 2.3.1. Densité d'occupation, 381                                                        |            |
| 2.3.2. Identification des géniteurs, 381                                                |            |
| <b>Résultats</b>                                                                        |            |
| <b>3. Etude de la périodicité de la reproduction.....</b>                               | <b>385</b> |
| 3.1. Délimitation saisonnière des périodes de reproduction en 1989-1991.....            | 385        |
| 3.2. Conditions environnementales au cours des périodes de reproduction.....            | 385        |
| 3.2.1. Description, 385                                                                 |            |
| 3.2.2. Définition de seuils d'apparition des comportements reproducteurs, 387           |            |
| 3.2.2.1. Seuils photopériodiques et hydrologiques, 387                                  |            |
| 3.2.2.2. Seuil thermique (régime thermique de l'Ourthe), 387                            |            |
| <b>4. Densité d'occupation des frayères .....</b>                                       | <b>389</b> |
| 4.1. Variation de la densité d'occupation des frayères au cours des jours de frai ..... | 389        |
| 4.2. Variation de la densité d'occupation au cours du cycle journalier.....             | 389        |

|                                                                                                        |            |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>5. Caractérisation des comportements et agrégats de reproduction .....</b>                          | <b>391</b> |
| 5.1. Séquence comportementale « classique » .....                                                      | 391        |
| 5.2. Stratégie d'abandon .....                                                                         | 396        |
| 5.3. Mâles non courtisans .....                                                                        | 396        |
| 5.4. Caractérisation des agrégats de reproduction .....                                                | 397        |
| 5.4.1. Taille des agrégats de reproduction, 397                                                        |            |
| 5.4.2. Structure et organisation des agrégats de reproduction, 398                                     |            |
| 5.5. Durée de présence des femelles sur la frayère.....                                                | 399        |
| <b>6. Caractérisation de l'habitat de frayère .....</b>                                                | <b>399</b> |
| 6.1. Caractérisation des sites de frai par méthode indirecte .....                                     | 399        |
| 6.2. Comparaison avec mesures directes sur des sites de pontes. ....                                   | 401        |
| <b>7. Analyses de l'« efficacité » du frai .....</b>                                                   | <b>401</b> |
| 7.1. Composantes abiotiques .....                                                                      | 168        |
| 7.1.1. Efficacité spatiale, 402                                                                        |            |
| 7.1.2. Efficacité liée aux caractéristiques du site de frai., 403                                      |            |
| 7.2. Composantes biotiques.....                                                                        | 404        |
| 7.2.1. Composante biologique intrinsèque (liée à la femelle), 404                                      |            |
| 7.2.2. Composantes biologiques extrinsèques, 405                                                       |            |
| <b>Discussion générale</b>                                                                             |            |
| <b>8. Caractère saisonnier de la reproduction .....</b>                                                | <b>405</b> |
| 8.1. Rôle de la photopériode .....                                                                     | 406        |
| 8.2. Rôle de la température .....                                                                      | 407        |
| 8.2.1. Signification écologique du seuil thermique de ponte, 407                                       |            |
| 8.2.2. Interprétation du caractère obligatoire du seuil thermique, 408                                 |            |
| 8.2.3. Argumentation en faveur d'une seconde maturité sexuelle<br>au cours d'un cycle annuel, 409      |            |
| 8.2.4. Variabilité et origine du seuil thermique : hypothèse fonctionnelle<br>de homing thermique, 410 |            |
| 8.2.4.1. Constat de la variabilité du seuil thermique dans<br>différentes situations, 410              |            |
| 8.2.4.2. Formulation générale de l'hypothèse de mémoire et<br>de homing thermique, 410                 |            |
| 8.2.4.3. Plasticité du homing thermique, 411                                                           |            |
| 8.2.4.4. Implications théoriques, limitations et avantages, 412                                        |            |
| 8.3. Synthèse et conclusion .....                                                                      | 413        |
| <b>9. Périodicité des activités reproductrices au cours du cycle journalier .....</b>                  | <b>413</b> |
| <b>10. Signification du choix de l'habitat de frai.....</b>                                            | <b>416</b> |
| 10.1. Rôle de la vitesse de courant .....                                                              | 416        |
| 10.2. Rôle du substrat .....                                                                           | 416        |
| 10.3. Rôle de la profondeur .....                                                                      | 417        |
| <b>11. Stratégies comportementales sur les aires de frayère .....</b>                                  | <b>418</b> |
| 11.1. Stratégie reproductrice des mâles .....                                                          | 418        |
| 11.2. Stratégie reproductrice des femelles.....                                                        | 421        |
| <b>12. Conclusion.....</b>                                                                             | <b>422</b> |

---

CINQUIEME PARTIE

---

|                                    |            |
|------------------------------------|------------|
| <b>Conclusions générales .....</b> | <b>423</b> |
| <b>Bibliographie .....</b>         | <b>431</b> |

# Remerciements

*Bien que cet ouvrage soit essentiellement le fruit d'un travail personnel, il n'aurait pu voir le jour sans la contribution essentielle de diverses personnes et institutions envers lesquelles il m'est particulièrement agréable d'exprimer ma profonde reconnaissance.*

*Je tiens tout d'abord à remercier Monsieur le Professeur J.-Cl. Ruwet, qui m'a accueilli dans son Service d'Ethologie et de Psychologie Animale à l'Université de Liège, conseillé à de nombreuses reprises et a su susciter en moi une vocation pour l'éthologie.*

*Ma plus profonde gratitude va au Dr J.C. Philippart, Chercheur Qualifié au Fonds National de la Recherche Scientifique, Directeur du Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture, qui m'a orienté vers le sujet traité, a assuré la direction scientifique de ce travail et m'a permis de bénéficier du soutien permanent des équipes de l'Unité de Recherches Piscicoles et du CERER-Pisciculture.*

*Je tiens à souligner le rôle déterminant du Professeur J.D. Winter de la State University of New York (SUNY Fredonia) et du Dr Ing. V.B. Kuechle, du Cedar Creek Laboratory de l'Université du Minnesota, qui m'ont fait bénéficier de leur expérience de la télémétrie aquatique.*

*Je remercie également Monsieur le Professeur Ch. Jeuniaux, Doyen de la Faculté des Sciences de l'Université de Liège, qui a accepté d'assurer la présidence de mon jury de thèse de doctorat. Merci aux Professeurs J.C. Micha (F.N.D.P) et M. Chardon, de même qu'aux Dr Y. Souchon (CEMAGREF Lyon) et J.M. Cordy (ULg) de m'avoir fait l'honneur de faire partie de ce jury.*

*Il m'est aussi agréable de remercier les institutions sans la collaboration desquelles, ce travail n'aurait pu se faire :*

- *le Fonds National de la Recherche Scientifique, qui m'a accordé des mandats de recherches pendant quatre années ;*
- *le Ministère de la Région Wallonne, ainsi que la Commission Provinciale de Liège du Fonds Piscicole qui ont fourni un support financier à nos recherches dans le cadre de plusieurs programmes d'études exécutés par le Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture ;*
- *l'Administration des Ressources Naturelles et de l'Environnement, qui a accordé au laboratoire les autorisations de pêche à l'électricité au cours de notre étude.*

*Au cours de la préparation du manuscrit, j'ai toujours pu compter sur l'assistance indispensable et efficace de D. Caseau, dont la compétence et la diligence ont permis l'aboutissement de cet ouvrage, qui est aussi le sien.*

*Enfin, je pense à ma famille, et plus particulièrement à mes parents et grands-parents, qui m'ont permis d'effectuer les études qui me tenaient à coeur, m'ont supporté (le mot est faible) et soutenu par leur gentillesse pendant toutes les étapes de ce travail. Je leur dédie cet ouvrage.*

## Abstract

### Time and space utilization modes and strategies by the common barbel, *Barbus barbus* (L.)

This book presents a study on time and space utilization modes and strategies by the common barbel, an aggregative, rheophilous and lithophilous cyprinid, highly representative of the so-called "barbel zone", according to Huet's classification of Western European rivers (1949), although recently described as endangered in most European large river ecosystems. Ecological representativity and population decline both emphasize the need to bring about more information on a species often left apart due to little economic perspectives, and specially on its behavioural ecology, which is often considered as the first key to the understanding of life-history strategies and of their adaptation in modified environments. In order to describe and evaluate strategies in a "physiological" context, the study is conducted in a preserved stretch of the River Ourthe — the main Belgian tributary of the River Meuse — which is typical of the barbel zone and where barbel populations are still abundant and natural (**chapter 1**).

In order to cope with the objectives of the study and the problems of studying fish behavioural ecology in natural surroundings, specific methodologies were developed or adapted, principally as regards underwater telemetry and electrosampling in microhabitats. Methodological concepts, developments and feasibility studies are presented in **chapters 2 and 6**.

The third chapter analyses the use of space by *Barbus barbus* throughout the annual cycle, on a "macroscopic" level (home range and migrations). The annual mobility cycle is characterized by an hypermobile phase during the spawning period, which is determined by water temperature increase. Migratory tendencies are principally developed by female individuals and followed by precise homing to the resting sites occupied before the spawning journeys. Other seasons are described by a fixation to a well defined home range which is proportional to fish size. Seasonal home ranges were found to be minimal in summer and winter and to correspond to the expression of behavioural strategies developed by barbel in order to cope with temperature variations beyond their comfort (or tolerance) thermal range. These aspects are enlightened by the study of activity rhythm variations throughout the annual cycle (**chapter 4**) and of micro-occupation of activity centers (**chapter 5**).

In summer, when mean daily water temperature is  $\leq 10^{\circ}\text{C}$ , barbel display a typical dusk and dawn activity rhythm pattern, characterized by the occupation of riffles, these activities being principally triggered by a synergistic action of light intensity (photophobic tendencies) and water temperature. The thermal transitions (spring and autumn) are characterized by consequent rhythm pattern modifications, with the emergence of a diurnal activity period which persists down to  $4-5^{\circ}\text{C}$ , while aural and crepuscular activities progressively fade then cease as water temperature decreases. These findings enlighten winter spatial stability and home range behaviour as a direct consequence of physiological limitations by water temperature.

The flexibility of activity rhythm patterns and budgets throughout the annual cycle is analyzed as the expression of behavioural thermoregulation through the use of time, barbel developing their activities at times of the daily cycle when water temperature is the closest to their comfort thermal range, this interpretation explaining the phase inversions and the lifting of photophobic tendency observed during thermal transitions. In summer, the triggering role of water temperature is partially masked by the superposition of light and temperature cycles and only apparent at temperatures beyond the  $20^{\circ}\text{C}$  limit, when activities are more nocturnal. At

these temperatures, barbel were also found to complete this behavioural thermoregulation by the exploitation, in heterothermal environments like confluents, of activity centers where water temperature is the closest to their thermal preferences.

Consistent fidelity to summer resting sites is closely related to the permanence throughout this period of the daily activity area, which is exploited in a mixed sequential and radiative pattern, both on macro- and micro-exploitation levels. The activity budget dedicated to journeys between activity centers and diurnal resting sites was found to be substantially reduced in well known environments and by the occupation of nocturnal resting sites in large daily activity areas. As a conclusion, summer home range behaviour is regarded from a strategic point of view as a behavioural compensation of physiological constraints imposed by environmental (principally thermal) conditions, through a more efficient utilization of time and space in a well known but spatially limited environment.

**Chapters 7 and 8** focus on *Barbus barbus* preferences for microhabitat variables and analyze their variations depending on activity, season and fish size. The objective is to determine how these preferences actually affect, not only the choice of resting and feeding sites within an activity area, but also the location of this activity area and of its related home range, in order to account for the macrorepartition of barbel populations within the river.

Spawning microhabitat is common to all size classes and corresponds to shallow riffle areas ( $P_{50}$  Depth = 15-24 cm ;  $P_{50}$  CSS (current speed 10 cm above substratum) = 28-43 cm/s). Feeding habitats also belong to lotic mesohabitat types (rapids, riffles) although deeper than those used for spawning ( $P_{50}$  Depth = 22-40 cm ;  $P_{50}$  CSS = 26-46 cm/s) and are shared by all size classes above 20 cm FL. On the contrary, diurnal resting sites characteristics vary significantly both along season and size axes, barbel selecting deeper and slower habitat types as size increases and temperature decreases.

These variations in habitat preferences result in an apparent spatial partition of distant size classes during daytime and explain the correlation between activity area dimensions and fish size. They also affect the aggregative tendencies displayed by the species and lead to the formation of rather homogeneously-sized shoals, these aggregative tendencies being reinforced by the search for suitable diurnal resting places as close as possible to the activity centers — minimization of activity budget dedicated to journeys and of predation risks — leading to the concept of strategic value for resting sites. When considering sites with equivalent habitat and strategic values, the ultimate choice of the diurnal resting place within the activity area is principally determined by the presence of conspecifics while other components of the ichthyofauna (salmonids, cyprinids) have little or no incidence on its position.

On a macroscopic level, comparisons between the distribution of barbel populations and habitat availability on an objective scale (the size of fish activity area determined by radio-telemetry) reveal that the choice of activity area — and home range — location within the river is significantly correlated with the relative availability (%) of highly valuable feeding habitats and thus with subsequent habitat diversity within a river stretch.

The last part of the book (**chapter 9**) investigates the limits of *Barbus barbus* reproductive "hyperspace" along spatial, temporal, physical, physiographical and behavioural axes. In May-June, large amounts of spawners gather on defined and spatially restricted areas located in shallow riffle habitats, where they form spawning aggregates. Due to these high density conditions and to the sex ratio of the spawning population (up to 600 males / 9 mature females on the same day), males switch from courting to non-courting strategy in order to meet both specific and individual interests in reproductive success. The probability that a spawning sequence is successfully completed by a female is principally determined by its size and age, leading to take into account the influence of experience on spawning success and thus on the individual contribution to subsequent recruitment.

The study of environmental conditions throughout successive spawning periods revealed that barbel spawning is principally triggered by water temperature, which acts in a threshold mode allowing or inhibiting the development of spawning activities, at least under increasing or stable photoperiod conditions. The threshold value was found to be compulsory, necessary and strictly related to daily minimum water temperature (13,5 °C in the River Ourthe). The correspondence between this threshold value and the inferior lethal limit for barbel embryonic

development explains the necessary connotation of the threshold while its compulsory aspect is discussed in a general context of population dynamics, including competition and probability of survival to wintering conditions. As regards daily periodicity, spawning activities are exclusively diurnal in natural conditions and principally take place during the morning hours. This rupture on the spawning days of the typical crepuscular activity pattern observed at temperatures above 10 °C represents a potential threat for spawners and is described as the expression of a species strategy aiming at yield maximization since eggs are laid at a time of the day allowing embryos to face the first critical period of their development in optimal thermal conditions. Both seasonal and daily periodicity of spawning are finally discussed in the context of life-history strategies and adaptation to changing environments, through a proposed mechanism involving thermal memory.

## Résumé

Les stratégies d'occupation du temps et de l'espace du barbeau fluviatile sont étudiées dans l'Ourthe (principal affluent de la Meuse en Belgique), dont les caractéristiques physiographiques et la qualité écologique sont typiques de la zone à barbeau. L'étude repose principalement sur la mise en oeuvre conjointe de méthodologies de radiotélémetrie (implantation intrapéritonéale) et de pêche-habitat (microhabitat) dont la fiabilité est attestée par des tests et résultats d'études de faisabilité présentés dans ce travail.

Le cycle annuel de mobilité-dispersion du barbeau est caractérisé par une phase d'hypermobilité en période circumreproduction, qui est déterminée par l'augmentation de la température de l'eau et la proximité de la plage thermique de reproduction. Les migrations de reproduction sont suivies d'un comportement de homing vis-à-vis du gîte précédemment occupé. Les autres saisons sont caractérisées par une fixation du barbeau à un domaine vital de dimensions proportionnelles à sa taille, qui se manifeste par une stabilité spatiale ou un retour rapide au gîte occupé lors de déplacements libres (élévation du niveau d'eau) ou forcés (homing post-déplacement). La stabilité hivernale reflète l'action de la température (seuil thermique d'activités), qui module l'amplitude du budget d'activités journalières, détermine le passage d'un patron bimodal de type crépusculaire estival aux patrons à connotation diurne, de même que l'horaire précis des activités. La plasticité des rythmes journaliers d'activités est analysée sous l'angle d'une thermorégulation comportementale par utilisation de l'échelle temporelle. Dans un environnement à hétérogénéité thermique simultanée (zone de confluence), la localisation du centre d'activités est partiellement déterminée par la température de l'eau (thermorégulation « spatiale »). La fidélité au gîte en période estivale est associée à la permanence de l'aire de nutrition, que le barbeau occupe selon un mode séquentiel et radiatif mixte, à l'échelle de la macro- comme de la micro-exploitation. Le budget d'activités consacré par le poisson aux trajets entre le gîte diurne et le centre d'activités est plus réduit dans un environnement familier et minimisé par l'occupation de gîtes nocturnes (distincts du gîte diurne) dans les aires d'activités journalières de grandes dimensions. L'aspect fonctionnel de la fixation à un domaine vital (et à une aire d'activités) en été est discuté dans le sens d'une compensation de la limitation du budget temporel d'activités, à des températures dépassant la plage de confort thermique, au moyen d'une meilleure gestion du temps et de l'espace, facilitée par la connaissance de l'environnement occupé.

L'étude des préférences du barbeau fluviatile pour les variables du microhabitat met en évidence une compartimentalisation selon trois axes : saison, taille du poisson et activité. Le microhabitat de frayère est commun à l'ensemble des classes de tailles et correspond au mésohabitat de radier peu profond ( $P_{50}$  prof = 15-24 cm ;  $P_{50}$  Vf (vitesse de courant à 10 cm du substrat) = 28-43 cm/s). Les microhabitats de nutrition sont également situés en faciès de type radier ou rapide mais associés à une profondeur supérieure ( $P_{50}$  prof = 22-40 cm ;  $P_{50}$  Vf = 26-46 cm/s). Leurs caractéristiques ne varient pas significativement en fonction de la taille des individus au sein d'une gamme de tailles  $\geq 20$  cm. Les caractéristiques du microhabitat de gîte diurne varient significativement d'une classe de tailles à l'autre, les différences entre les habitats sélectionnés par deux classes de tailles au cours d'une même saison étant d'autant plus



faibles que les tailles des classes sont élevées et que la température est basse. La microdistribution de la population du barbeau est principalement déterminée par la structure de l'unité morphodynamique et par la recherche de gîtes diurnes proches des aires de nutrition (gîtes à haute valeur stratégique). Il apparaît également, qu'à valeur d'habitat égale, le choix du gîte par un barbeau  $\geq 20$  cm est déterminé par la présence de conspécifiques mais n'est pas influencé de manière déterminante par les autres composantes de l'ichtyofaune. A l'échelle de l'espace effectivement occupé par le poisson (aire d'activités journalières déterminée par radiopistage), la macrorépartition de la population (mise en évidence par la pêche à l'électricité) est significativement corrélée (log-log ;  $R = 0,834$ ) à la disponibilité relative des zones à haute valeur d'habitat de nutrition.

L'étude de l'hyperespace reproducteur du barbeau fluvial met en évidence une double synchronisation des géniteurs sur les échelles spatiale et temporelle. Le principal déclencheur des comportements reproducteurs est la température de l'eau, qui agit au travers de l'existence d'un seuil thermique autorisant l'expression des comportements reproducteurs et inhibant ces comportements lorsque la température redescend au-dessous de cette valeur ( $13,5^{\circ}\text{C}$  dans l'Ourthe). Les activités de frai sont exclusivement diurnes et principalement matinales. Les densités de population sur les frayères sont extrêmement élevées (jusqu'à 600 géniteurs dont 9 femelles mûres). Dans ces conditions, les mâles adoptent deux types de stratégies : l'une courtisane où ils se rassemblent dans des agrégats de grande taille (10-30 individus) et participent à toutes les phases de la séquence de frai, et l'autre non courtisane, où ils ne participent qu'à la seule phase d'émission des gamètes. La probabilité de succès d'un épisode de frai est déterminée par la localisation du site de ponte au sein de la frayère, par ses caractéristiques de profondeur et de vitesse de courant, de même que par la densité de population et la taille du géniteur femelle. Les aspects fonctionnels du seuil thermique, de la rupture du patron crépusculaire en période de frai et des stratégies comportementales sont discutés dans le contexte général et dynamique du succès du recrutement et de l'adaptation aux conditions environnementales.

## Préface

Dans l'incessant travail de notre équipe pour percer les secrets de la biologie du barbeau fluvial — à la fois modèle biologique et indicateur de la qualité écologique du milieu aquatique —, l'étude d'écologie comportementale de cette espèce réalisée dans l'Ourthe par Etienne Baras d'octobre 1987 à septembre 1991, à la faveur de 4 ans de mandat d'aspirant de recherche au Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS), constitue une contribution intéressante à plusieurs égards : au point de vue de la démarche méthodologique adoptée, par ses apports scientifiques nombreux et de qualité et du fait de ses implications pour la conservation des poissons d'eau douce et de leur habitat.

La diversité et la valeur des résultats obtenus par E. Baras reposent incontestablement sur la mise en oeuvre d'une méthodologie impliquant plusieurs techniques complémentaires de collecte des données : l'observation directe pour l'étude du comportement de reproduction sur les frayères naturelles, l'exploitation des statistiques de capture par pêche à l'électricité pour l'étude de la répartition spatiale, des préférences pour le micro-habitat et des relations avec les autres espèces et, enfin, l'utilisation du radiopistage pour l'analyse fine de la mobilité et des rythmes d'activité journaliers et saisonniers. Dans cette première application en Belgique du radiopistage à l'étude éco-éthologique d'un poisson, E. Baras a bénéficié d'un avantage initial non négligeable : celui d'être fils de radio-amateur et sans doute un peu radio-amateur lui-même. Etant ainsi déjà bien au courant des techniques radio de base, il a ensuite eu la clairvoyance d'effectuer, au cours de l'été 1988, un séjour d'étude aux Etats-Unis pour parfaire ses connaissances théoriques et pratiques en télémetrie aquatique, au contact des plus grands spécialistes de la State University of New-York et du Cedar Creek Laboratory de l'Université du Minnesota. De plus, pour tester les diverses méthodes de fixation des émetteurs sur le barbeau et spécialement pour adapter à cette espèce l'implantation chirurgicale intrapéritonéale,

il a eu accès aux facilités (barbeaux d'élevage, stockage en grands bassins alimentés en eau de Meuse naturelle) de la station de recherche en Aquaculture de l'Université de Liège au CERER à Tihange.

Fort de ces divers atouts et, chose essentielle, bien informé des erreurs à éviter et des « trucs » à employer dans diverses situations difficiles, E. Baras s'est engagé dans un programme de radiopistage qui a duré 3 ans et a exigé des centaines d'heures de présence sur le terrain, de nuit comme de jour et dans toutes les conditions climatiques. Ce type de travail, souvent à la limite de l'exploit physique, il l'a accompli seul, sauf en 1989 où il a pu bénéficier de l'appui d'un étudiant, Benoît Cherry, thésien au service d'éthologie. On comprendra dès lors qu'E. Baras, ni surhomme, ni doué du don d'ubiquité, ne pouvait, comme cela eut été hautement intéressant, radiopister en continu un barbeau pendant plus d'un jour et demi ou encore analyser en détail le comportement de plusieurs sujets simultanément. Conscient de ces limitations, il a toujours judicieusement sélectionné les objectifs d'observation les plus rentables scientifiquement.

Parmi les apports scientifiques majeurs de l'étude d'E. Baras, nous retiendrons surtout — mais le lecteur jugera en définitive —, les observations spectaculaires sur les comportements et stratégies de ponte du barbeau en situation naturelle, la caractérisation détaillée du cycle annuel d'activité locomotrice et les variations saisonnières du budget d'activité journalière au cours de ce cycle annuel. Ces observations scientifiques sont analysées avec rigueur et donnent lieu à des interprétations et hypothèses, certes parfois osées, mais toujours stimulantes pour l'esprit et génératrices de nouvelles recherches. On ne manquera pas de noter que dans l'interprétation de certains résultats et la formulation de certaines hypothèses, E. Baras fait souvent appel à des notions de neurophysiologie acquises à l'occasion de son mémoire de fin d'études en sciences zoologiques à l'Université de Mons.

Sur divers points de l'étude, nous nous réjouissons personnellement que le radiopistage mette en évidence chez le barbeau fluviatile des comportements généraux de mobilité - stabilité spatiale fort comparables à ceux révélés par notre recherche de doctorat réalisée en 1971-1974 dans le même secteur de l'Ourthe, à partir du baguage de près de 5000 barbeaux et de leur recapture par pêche à l'électricité et à la ligne. Dans les deux cas, le domaine vital moyen est estimé à 2-3 km et il fut observé un déplacement de près de 10 km vers l'amont suivi d'un retour au gîte, à une centaine de mètres près dans notre étude, au mètre près dans l'étude de Baras. La précision extrême du retour au gîte mise en évidence par ce dernier soulève une nouvelle fois, mais sans toutefois apporter d'explication, la nature des mécanismes de reconnaissance de l'espace et d'orientation, un nouvel axe de recherche dont E. Baras trace d'ailleurs quelques pistes.

Enfin, au plan de l'éco-éthologie appliquée, l'étude d'E. Baras apporte de multiples informations susceptibles d'orienter les actions concrètes dans le domaine de la conservation et/ou de la restauration de l'habitat du barbeau. On connaît désormais de manière précise les caractéristiques physiques et thermiques d'une frayère de barbeau ainsi que les exigences et préférences des sujets de différentes tailles pour le microhabitat défini en terme de profondeur, vitesse du courant, substrat et abris. Le radiopistage démontre notamment l'existence de gîtes diurnes bien localisés et de superficie assez faible qui constituent, sans doute autant que les frayères, des éléments stratégiques de l'habitat de l'espèce. Or ces gîtes (blocs rocheux, souches d'arbres effondrés, embâcles divers) sont surtout menacés d'élimination par les travaux d'entretien des cours d'eau. Sous cet angle, les résultats de l'étude d'E. Baras présentent d'autant plus d'intérêt que les pouvoirs publics régionaux élaborent actuellement des projets très durs d'aménagement hydraulique (en vue de lutter contre les inondations) de l'Ourthe qui menacent gravement et pour toujours son équilibre écologique, ses potentialités piscicoles et halieutiques et les derniers vestiges de sa beauté sauvage.

Jean Claude Philippart, Dr Sc. zoologiques  
(Directeur de la recherche)  
Chercheur qualifié au FNRS  
Service d'Ethologie - Aquarium  
Laboratoire de Démographique des Poissons et d'Aquaculture  
Berloz, le 14 juillet 1992

# Introduction générale

## Définition du problème

L'étude des réponses présentées par un organisme ou une espèce en réaction à un changement des conditions environnementales constitue l'un des champs d'investigation principaux de la biologie. Elle recouvre en effet les notions fondamentales d'**adaptation** et d'**évolution**, suivant une hypothèse générale selon laquelle les comportements (au sens large du terme) observés chez une espèce correspondent à l'expression d'une tactique ou **stratégie adaptative** visant à maximiser la survie individuelle ou populationnelle et/ou la pérennité de l'espèce (Meien, 1939 ; Sibly & Callow, 1986). Cette hypothèse est résumée dans les travaux de Slobodkin et Rapoport (1974) (traduction libre) : « les organismes peuvent être représentés comme les participants à un jeu contre la Nature, jeu dans lequel le succès n'est pas jugé par l'amplitude de la victoire mais par la durée de la partie, qui se termine au niveau considéré si l'individu, la population ou l'espèce ne peut se reproduire ». La nature et l'amplitude de ces réponses adaptatives dépendent de l'échelle temporelle au sein de laquelle elles se situent, depuis la modification du comportement d'un individu jusqu'à celle du patrimoine génétique de la population de l'espèce et au de spéciation (fig. I.1, Slobodkin & Rapoport, 1974).

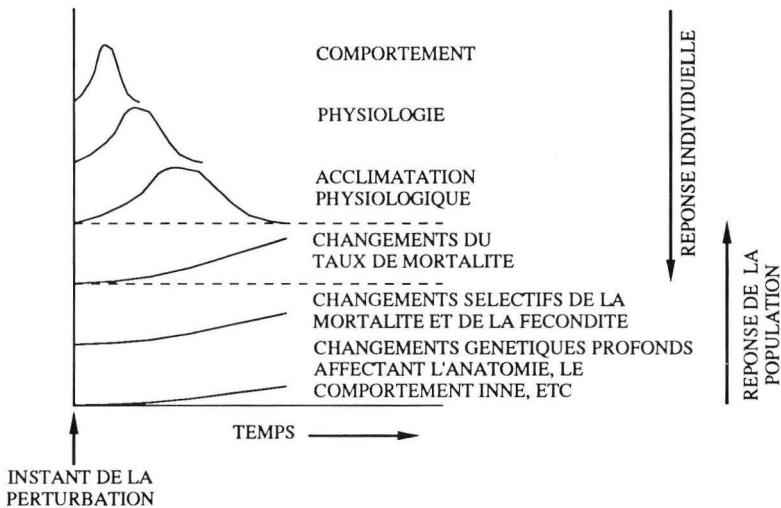


Fig. I.1. Représentation simplifiée et diagrammatique des réponses à un changement des conditions environnementales (*in* Slobodkin & Rapoport, 1974).

Les stratégies adaptatives des espèces animales constituent donc un ensemble extraordinairement complexe, pouvant être assimilé à un puzzle multidimensionnel dont nous ne possédons pas le plan d'ensemble et dont nous devons chercher les pièces une à une, en profitant au maximum de rares opportunités pour établir les liens entre pièces distantes. A cet égard, comme le signale Wootton (1990), la Superclasse des Poissons constitue un champ d'investigation unique au sein du Phylum des Vertébrés, puisqu'à quelques exceptions près (Carey *et al.*, 1971 ; Carey & Lawson, 1973), ils

n'opèrent pas de régulation physiologique de leur température interne, de telle sorte qu'ils sont susceptibles de présenter une gamme de réponses aux changements environnementaux nettement plus variée que les vertébrés homéothermes.

Dans ce cadre, une des premières clés du puzzle est de connaître comment une espèce utilise les ressources à sa disposition et répartit ses activités en fonction des changements des conditions environnementales, clé indispensable et qui recouvre deux aspects fondamentaux et intimement liés : **les stratégies démographiques** (« life history traits or strategies », Breder & Rosen, 1966) et **les stratégies d'occupation du temps et de l'espace**.

L'étude de ces stratégies chez les poissons a donné lieu à de nombreux ouvrages, principalement centrés sur les espèces migratrices amphibiotiques ou holobiotiques, qui effectuent, au cours de leur cycle de vie, des parcours de plusieurs centaines voire milliers de kilomètres (Harden-Jones, 1968 ; McCleave *et al.*, 1984 ; McKeown, 1984 ; Northcote, 1978, 1984 ; Tesch, 1987). Notons que ces espèces « spectaculaires » et fondamentalement intéressantes, comme les anguilles, thons, harengs et salmonidés migrateurs, présentent également des potentialités commerciales importantes. Chez les téléostéens dulcicoles, la majorité des études font référence à des espèces néarctiques et principalement aux salmonidés (Elliott, 1976 ; Winter, 1976) ou à d'autres espèces de grande taille suscitant des perspectives économiques non négligeables comme les représentants de la famille des ésocidés (*Esox lucius*, Diana, 1979 ; *Esox masquinongy*, Dombeck, 1979). D'autres espèces, à intérêt halieutique ou commercial moindre, ont également fait l'objet d'études de ce type, mais il s'agit principalement d'espèces de petite taille (cottidés, Mann *et al.*, 1984 ; cyprinidés du genre *Phoxinus* ; Pitcher, 1986 pour synthèse ; ou gastérostéidés, Wootton, 1977, 1984) sélectionnées principalement sur la base de critères de faisabilité d'étude en milieu reconstitué (aquarium, rivière artificielle).

Entre ces deux extrêmes, il existe une variété considérable d'espèces souvent délaissées en raison de leur non-conformité aux critères de faisabilité ou d'intérêt, en dépit de leur représentativité d'un groupe écologique ou d'un écosystème et qui ne peuvent a priori être rapprochés objectivement de l'une ou l'autre des catégories de poissons dont les stratégies démographiques et d'occupation du temps et de l'espace ont fait l'objet d'études détaillées. A cet égard, les *Cyprinidae* d'eau courante (*Barbus barbus*, *Leuciscus cephalus*, *Leuciscus leuciscus*, *Chondrostoma nasus* et *Alburnoides bipunctatus*) constituent un ensemble écologique bien défini et caractéristique des cours d'eau européens continentaux de la « zone à barbeau », selon la classification de Huet (1949). Au sein de cet ensemble, l'élément le plus représentatif est sans conteste le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.), dont la biomasse peut atteindre plus de 50 % de l'ichtyomasse totale des zones considérées (Philippart, 1977, 1987, 1990 a et b). Comme le signale cet auteur (1988), « le rôle majeur joué par l'espèce *Barbus barbus* dans la structure et le fonctionnement de l'écosystème rivière justifie que le zoologiste éco-éthologiste s'y intéresse de près ». Philippart a d'ailleurs largement contribué au développement des connaissances sur les stratégies démographiques de cette espèce (1977, 1987), ce qui nous permet d'envisager dans le présent travail le second cran de la clé du puzzle à laquelle nous faisons référence précédemment, à savoir l'étude des **stratégies d'occupation du temps et de l'espace du barbeau fluviatile en milieu naturel**.

Notre tâche tout d'abord a consisté à **évaluer** les paramètres primordiaux de l'éco-éthologie de l'espèce (mobilité-stabilité, rythmes d'activités et sélection de l'habitat), à **décrire** et à **quantifier** leurs variations sur deux échelles temporelles complémentaires : le cycle journalier et le cycle annuel. Nous nous sommes ensuite penchés sur la signification des comportements développés en réponse aux variations environnementales, par l'analyse de leurs aspects fonctionnels (« Behavioral Ecology »). L'objectif de cette approche descriptive et causale est **d'apprécier en**

**quelle mesure les comportements peuvent être assimilés à l'expression d'une stratégie et de préciser l'adéquation de cette stratégie avec l'évolution des populations de l'espèce,** liant ainsi comportement, éco-éthologie et dynamique des populations.

Outre le fait d'étudier une espèce nouvelle et relativement méconnue au plan de l'éco-éthologie, notre travail présente l'avantage de considérer le problème posé sous une multitude d'angles complémentaires et l'originalité de l'envisager au travers de l'aspect individuel, suivant le principe de Lomnicki (1988, « Population ecology of individuals ») selon lequel la compréhension de l'écologie d'une population ou d'une espèce passe nécessairement par l'étude de ses composantes individuelles et notamment de leur expérience.

## Cadre de l'étude

En raison de la multiplicité des facteurs ou variables susceptibles d'influencer les stratégies d'occupation du temps et de l'espace, notre étude ne pouvait raisonnablement être programmée en environnement contrôlé, sous peine de minimiser la prise en compte de l'une ou l'autre variable et donc de tirer des conclusions peu applicables à la réalité des situations naturelles. Dans ce cadre, le milieu d'études devait correspondre à une situation qualifiée de « physiologique », à savoir un cours d'eau représentatif de l'espèce et dont la connaissance nous permette d'emblée de définir les axes de nos études et de situer nos résultats dans un contexte démographique dont nous connaissons l'évolution récente.

Ces considérations nous ont amené à choisir, comme milieu d'étude principal et système de référence, l'Ourthe, grosse rivière (30 m de largeur) à ichtyocénose mixte (*Salmonidae* et *Cyprinidae*), représentative de l'écosystème « zone à barbeau de type supérieur » (Philippart, 1977) et relativement préservée des interventions anthropiques (dégradation physique et pollution) dans sa partie moyenne et supérieure. Malgré une diminution sensible de ses effectifs au cours des vingt dernières années, le barbeau fluviatile constitue toujours l'élément dominant de l'ichtyomasse de la rivière. La zone d'étude, centrée sur la localité de Hamoir, ne contient pas de barrages susceptibles d'entraver la libre circulation des poissons et présente une qualité écologique compatible avec l'étude d'une « situation physiologique ». Cette qualité écologique de l'Ourthe est d'ailleurs attestée par le succès des expériences récentes de réintroduction de jeunes saumons atlantiques (Philippart *et al.*, 1990).

Notre travail devant se dérouler exclusivement en milieu naturel non contrôlé, il impliquait donc une méthodologie d'approche sensiblement différente de celle développée en laboratoire, notamment en raison du caractère imprévisible de certains facteurs ou variables (météorologiques, par exemple) et de l'impossibilité matérielle d'effectuer certaines démarches (étude d'habitat dans des conditions de hautes eaux). De plus, le problème étudié était relativement vaste et faisait intervenir plusieurs paramètres ne pouvant être analysés de manière strictement séquentielle dans le laps de temps imparti à notre étude (mandats de recherches F.N.R.S. couvrant quatre années, de septembre 1987 à septembre 1991). En outre, certains phénomènes extrêmement ponctuels, comme la reproduction, ne pouvaient être étudiés simultanément sur plusieurs sites ou cours d'eau. Dans ce cadre difficile, nous avons défini un programme souple, basé sur une récolte de données et une disponibilité maximales, de même que sur l'interaction constante des techniques (biotélémetrie, pêche à l'électricité et observation directe) utilisées dans notre approche, dont le recouvrement partiel permettait de tirer des enseignements sur les stratégies développées par l'espèce. Cette démarche « opportuniste » nous est apparue comme le meilleur compromis dans une situation non contrôlée, toute différente de celle qui peut être obtenue ou reproduite en laboratoire.

## Structuration du rapport d'études

La structuration de notre rapport d'études peut paraître inhabituelle puisque hybride entre la présentation conventionnelle (introduction, matériel et méthodes, résultats, discussion) et celle où chaque chapitre constitue une entité homogène et indépendante. La première formule présente l'avantage d'une vision complète de chaque aspect envisagé et la seconde facilite une lecture fractionnée du manuscrit. Nous avons essayé de tirer parti des avantages respectifs de ces deux formules, d'une part, en présentant des chapitres méthodologiques complets au sein desquels le lecteur intéressé par les techniques et méthodologies mises en oeuvre peut trouver l'ensemble des aspects développés, et, d'autre part, en accordant une autonomie relative au sein du manuscrit à chaque chapitre traitant des aspects fondamentaux du problème biologique envisagé. La jonction entre les différents chapitres et parties du travail est réalisée au travers d'un principe de discussion progressive et constructive : les résultats présentés dans chaque chapitre sont discutés non seulement à la lumière des connaissances et théories générales, mais aussi en fonction des résultats et interprétations tirés des paragraphes de discussion précédents, ce qui permet au lecteur de suivre le fil de notre raisonnement, tout en conservant à chaque chapitre son indépendance relative.

Aussi, notre travail est-il divisé en cinq parties principales :

La **première partie** comprend la description de l'espèce et du milieu d'étude (**chapitre 1**). Volontairement réduite à quelques pages, elle doit permettre au lecteur de situer le cadre biologique et géographique de notre étude.

La **deuxième partie** aborde l'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile. Elle débute par le **chapitre 1**, consacré à la mise en oeuvre de la méthodologie de récolte indirecte de données utilisée dans notre étude, en soulignant la nécessité d'un développement méthodologique spécifique. Le **chapitre 3** établit le cycle annuel de mobilité spatiale et écosystémique chez l'espèce étudiée. L'étude des rythmes d'activités journalières et de leurs variations au cours du cycle annuel est présentée dans le **chapitre 4**. Le **chapitre 5** aborde les concepts d'utilisation effective de l'espace et de gestion des centres d'activités par le barbeau fluviatile en période estivale, en testant les hypothèses émises dans les chapitres précédents.

Dans la **troisième partie**, nous étudions l'utilisation par le barbeau fluviatile des variables du microhabitat (défini par Allee *et al.*, 1949, comme « la position spatiale et les conditions environnementales dans lesquelles un animal passe l'ensemble ou une partie de son temps »). Les méthodes utilisées font l'objet du **chapitre 6**. Le **chapitre 7** traite du choix du micro-environnement physique et physiographique du poisson, en fonction de ses activités, de sa taille et des conditions environnementales. Dans le **chapitre 8**, nous abordons le problème de l'influence des relations intra- et interspécifiques sur l'occupation du microhabitat.

La **quatrième partie** (**chapitre 9**) présente l'étude des stratégies de reproduction développées par *Barbus barbus* et constitue le point de rencontre des différents chapitres exposés dans les parties précédentes : la sélection d'un microhabitat précis dans un espace restreint et à un point précis de l'échelle temporelle. Les mécanismes liés aux stratégies d'occupation de l'espace et du temps, de même que leurs implications au niveau de l'évolution des populations de l'espèce sont également abordés dans cette quatrième partie.

La **cinquième partie** présente la synthèse du travail, les **conclusions générales** de nos études et les perspectives au plan de recherches nouvelles.



## Chapitre 1

# Présentation de l'espèce et du milieu d'étude

### 1. Présentation de l'espèce étudiée, le barbeau fluviatile

De manière à ne pas alourdir inutilement le texte, nous présentons cette information sous une forme extrêmement synthétique, plus proche du tableau que du texte, et dont les informations principales sont plus aisément accessibles au lecteur.

#### 1.1. Position systématique

- Classe des *Téléostéens* ;
- Ordre des *Cypriniformes* ;
- Famille des *Cyprinidae* ;
- Genre *Barbus* ;
- Espèce *Barbus barbus* (Linnaeus 1758) ;  
Synonymes : *Barbus vulgaris* (Flem., 1828),  
*Barbus fluviatilis* (Agassiz, 1835).

#### 1.2. Morphologie externe (fig.1.1)

- corps allongé (hauteur = 0,22 x hauteur), légèrement comprimé ventralement ;
- relation P/L (Ourthe) :  
 $\text{Log [poids (g)]} = -1,9 + 3 \times \text{log [longueur à la fourche (cm)]}$  ;
- tête à section triangulaire (24-25 % de la longueur du corps) ;
- bouche infère, délimitée par des lèvres épaisses, dont la supérieure porte 2 paires de barbillons charnus ; dents pharyngiennes disposées en 3 rangs ;
- pas de dimorphisme sexuel sur base de la morphologie ;
- patron de coloration non uniforme :  
dos brun-vert, flancs ambrés, ventre blanchâtre ;
- 55-65 écailles sur la ligne latérale ;
- nageoires de teinte orangée ;
- premier rayon de la nageoire dorsale épaissi et dentelé sur sa face postérieure ;
- nageoire caudale fortement échancrée ;
- mode de locomotion carangiforme.

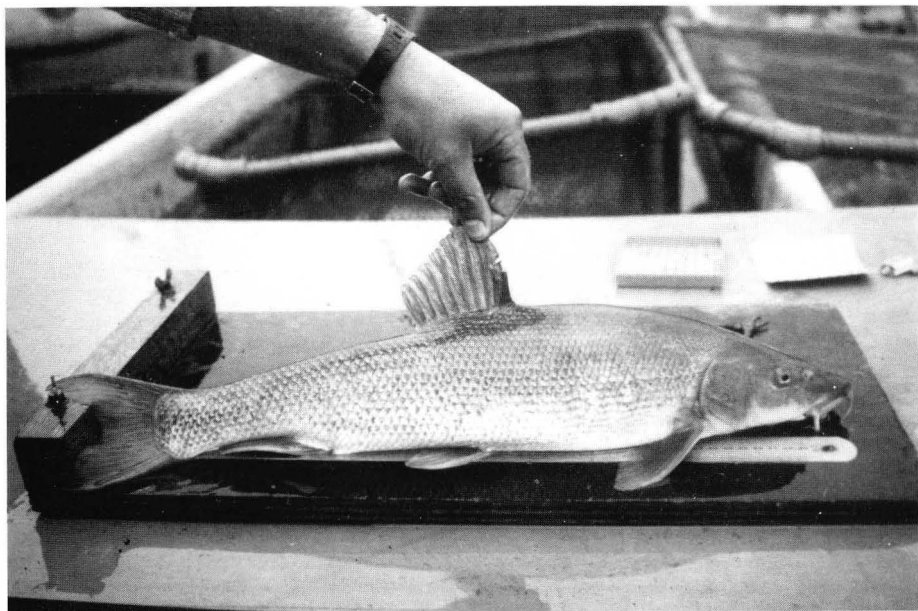


Fig. 1.1. Barbeau capturé dans l'Ourthe et porteur d'une bague ovale numérotée sur le premier rayon de la nageoire dorsale.

### 1.3. Ecologie (dans l'Ourthe) (Philippart, 1977, 1987 ; Philippart & Vranken, 1983 ; Philippart & Baras, 1989)

#### 1.3.1. Paramètres démographiques

- **Longueur et poids** : maximum 120 cm pour 10-12 kg (Durantel & Enjelvin, 1987) ; dans l'Ourthe, rarement plus de 70 cm pour 3 kg ;
- **Longévité** : jusqu'à 25 ans dans l'Ourthe sur base de lecture des os operculaires, bien que des individus puissent atteindre 35 ans (K. Wilson, communication personnelle) ;
- **Croissance** : moyenne et indépendante du sexe pendant les 3 premières années (taille atteinte = 12-13 cm). Fort dimorphisme sexuel à partir de la 4<sup>ème</sup> ou 5<sup>ème</sup> année, les femelles atteignant en moyenne 40 cm à l'âge de 10 ans, pour 27 cm chez les mâles ;
- **Mortalité** : variable selon le sexe et l'âge : 35 % chez les femelles âgées de 2 ans et plus et chez les mâles juvéniles (2-4 ans) ; 16 % chez les mâles de 4 à 13 ans, 47 % chez les mâles plus âgés ;
- **Sex ratio** : 0,96 chez les  $\leq 5$  ans ; 1,7 (moyenne) chez les 6-10 ans ; 12,3 pour les  $\geq 10$  ans ;
- **Maturité sexuelle** : précoce chez les mâles, à une taille de 10 cm et 2 ans (minimum), plus souvent 12-13 cm et 3 ans ; tardive chez les femelles (en moyenne, 8 ans et 35 cm) ;
- **Fécondité** : environ 12 500 ovules par kg de poisson, soit 10 700 ovules pour une femelle de 40 cm et 6 750 ovules pour une femelle de 35 cm à sa première maturité ;
- **Indice gonado-somatique** : de 1,5 à 9 % chez les mâles et de 2 à 13-14 % chez les femelles ; il suit le cycle saisonnier de condition de l'espèce, les valeurs maximales correspondant au préfrai et les minima à la période juillet-août ;
- **Période de reproduction** : mai-juin, exceptionnellement début juillet ; inhibition par photopériode décroissante (Poncin, 1988). Pondeur lithophile selon la classification de Balon (1975, 1981), enfouissement des oeufs dans des substrats de gravier (Hancock *et al.*, 1976).

### 1.3.2. Développement et recrutement

- **Oeufs** : dimensions réduites (1,5-2,0 mm), chorion à faibles propriétés adhésives ; mortalité complète à une température inférieure à 12-13 °C (Absil, 1989) ;
- **Incubation** : 8 jours à une température de 16 °C (Penaz, 1973). Eclosion au stade éleutérymbryonnaire ; mortalité élevée voire totale à une température moyenne inférieure à 13,5-14 °C. (Absil, 1989) ;
- **Passage à un mode de vie pélagique** : 16 à 19 jours après l'éclosion (Penaz, 1973) ;
- **Recrutement** : variable selon les années, en fonction des conditions climatiques (température et précipitations en juin-juillet), qui limitent la croissance et la taille atteinte au premier hiver (Philippart, 1977).

### 1.3.3. Régime alimentaire

- **Général** : omnivore à tendance benthophage et zoophage, régime très diversifié ;
- **Juvéniles** (5-15 cm ; Rhône) : phytoplancton (*Navicula* et *Nitzschia*), zooplancton (*Daphnia*) et larvules de diptères (*Chironomidae*), d'éphéméroptères (*Heptagenidae*) et de trichoptères libres (*Hydropsychidae*) (Kraiem, 1980) ;
- **« Adultes »** (> 15 cm, Ourthe) : régime alimentaire estival dominé par les larves d'éphéméroptères (principalement *Baetis* sp.) en début d'été et par des mollusques *Ancylidae* en fin d'été ; régime automnal dominé par les larves de trichoptères libres (principalement les *Hydropsychidae*) ou à fourreaux (surtout les *Brachycentridae*) ; régime printanier dominé par les diptères *Chironomidae* et *Simulidae* (Karangwa, 1975) ;
- **Périodicité de l'activité alimentaire** : tendance nocturne supposée d'après le degré de remplissage stomacal (Karangwa, 1975). Conclusion identique de Kraiem (1980) pour les barbeaux adultes du Rhône.

### 1.3.4. Caractéristiques de l'habitat physicochimique optimum du barbeau fluviatile

Philippart (1989) définit comme suit les caractéristiques physico-chimiques optimales du milieu pour le barbeau fluviatile, sur base de leurs relations avec la biomasse :

- **pH** : 7,4 - 8,0 (tolérance de 6,1 à 8,16) ;
- **Oxygène dissous** : 9,3 - 12,2 mg/l (tolérance jusqu'à 5-6 mg/l, exceptionnellement 2,8 mg/l) ;
- **Ammoniaque** : < 1 mg N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>/l, tolérance maximale jusqu'à 1,6 mg/l ;
- **Phosphates** : < 350 µg P-P0<sub>4</sub>/l ;
- **Température** : 15-22 °C en été, avec une température létale de 30-32 °C déterminée par Kraiem (1980) chez des barbeaux acclimatés à 16 °C.

### 1.3.5. Macrohabitat de l'espèce

Conformément à Huet (1949), le barbeau est typique des grosses rivières dont la pente est comprise entre 0,5 et 4,5 ‰. Selon Philippart (1989), les largeurs idéales s'étalent de 25 à 45 m, bien que l'espèce occupe des cours d'eau de largeur moyenne inférieure à 10 m (basse Méhaigne) ou supérieure à 100 m (Meuse). De même, Philippart (1977) précise les relations entre les densités des peuplements dans l'Ourthe et les paramètres de profondeur et de section mouillée (corrélations négatives). Ces éléments sont analysés sous l'angle de la microrépartition dans la troisième partie du travail.

## 1.4. Ethologie

Au commencement de notre étude, les seuls comportements étudiés chez le barbeau fluviatile faisaient référence à la période de reproduction, soit en milieu naturel, où des observations préliminaires avaient été effectuées par Hancock *et al.* (1976) sur une frayère aménagée, soit en milieu contrôlé (Gougnard, 1987 ; Gougnard *et al.*, 1987). Ces études montrent principalement la formation d'agrégats polyandres qui accompagnent une femelle sur un site de ponte. Les auteurs précités mettent également en évidence le rôle du nombre de mâles courtisans sur le succès de l'épisode de frai : d'après Hancock *et al.* (*op. cit.*), un nombre de mâles supérieur à 5 amène inmanquablement la femelle à opter pour une stratégie d'abandon (représentée par les retraites en surface dans les travaux de Gougnard). Nous détaillerons davantage ces études dans la quatrième partie de notre travail.

## 1.5. Répartition géographique (Philippart & Vranken, 1983)

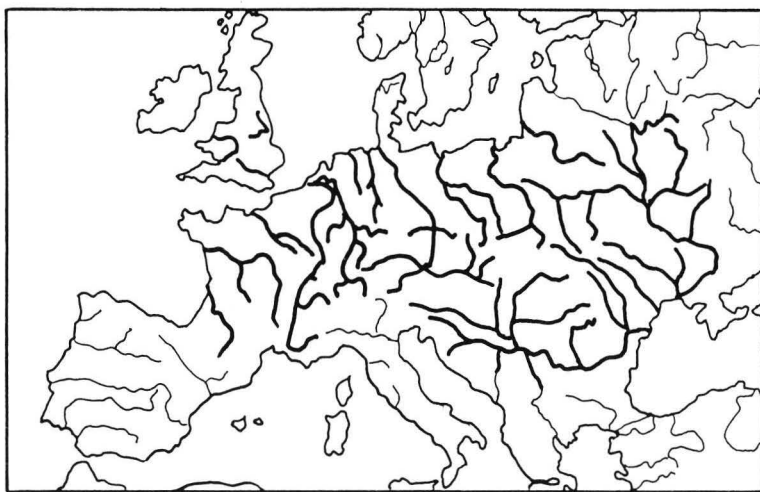


Fig. 1.2. Aire de distribution du barbeau fluviatile en Europe (d'après Lelek, 1980).

### 1.5.1. Répartition en Europe (fig. 1.2)

L'aire de répartition géographique du barbeau fluviatile couvre la majeure partie de l'Europe continentale. Dans l'archipel des Iles Britanniques, la distribution des populations indigènes est confinée aux fleuves du Sud de l'Angleterre (« chalkstreams », Maitland, 1972), mais Lelek (1980) signale la présence de populations réintroduites dans plusieurs cours d'eau de l'Est du pays. Sur le continent, l'espèce est absente des péninsules italienne et ibérique, son extension méridionale étant limitée aux bassins du Rhône et du Danube. La limite septentrionale de sa distribution correspond au Bassin du Niemen, l'espèce n'ayant jamais été détectée en Scandinavie. Le bassin du Dniepr constitue sa limite d'extension orientale. Sur base d'arguments biogéographiques et génétiques, Persat et Berrebi (1990) proposent que le barbeau fluviatile serait originaire des fleuves orientaux et aurait colonisé l'Europe occidentale au Pliocène (2-5 millions d'années).

### 1.5.2. Répartition en Wallonie (fig. 1.3)

Jadis abondante dans les bassins de l'Escaut, du Rhin et de la Meuse (De Selys-Longchamps, 1842 *in* Philippart & Vrancken, 1983), l'espèce a connu une régression marquée dans nombre de cours d'eau. Au début des années 1980, elle avait ainsi complètement disparu du bassin de l'Escaut et quasi disparu des sous-bassins de la Sambre, de l'Ourthe orientale, de la Chiers et des affluents de la rive gauche de la Meuse (Méhaigne, Berwinne). Dans plusieurs autres cours d'eau, comme ceux du sous-bassin du Viroin, les peuplements de barbeaux sont toujours présents mais leur structure traduit la faiblesse du recrutement (Philippart, 1987). Les seules populations abondantes et équilibrées rencontrées dans le bassin de la Meuse sont celles de l'Ourthe, en aval de La Roche, et de la basse et moyenne Semois.

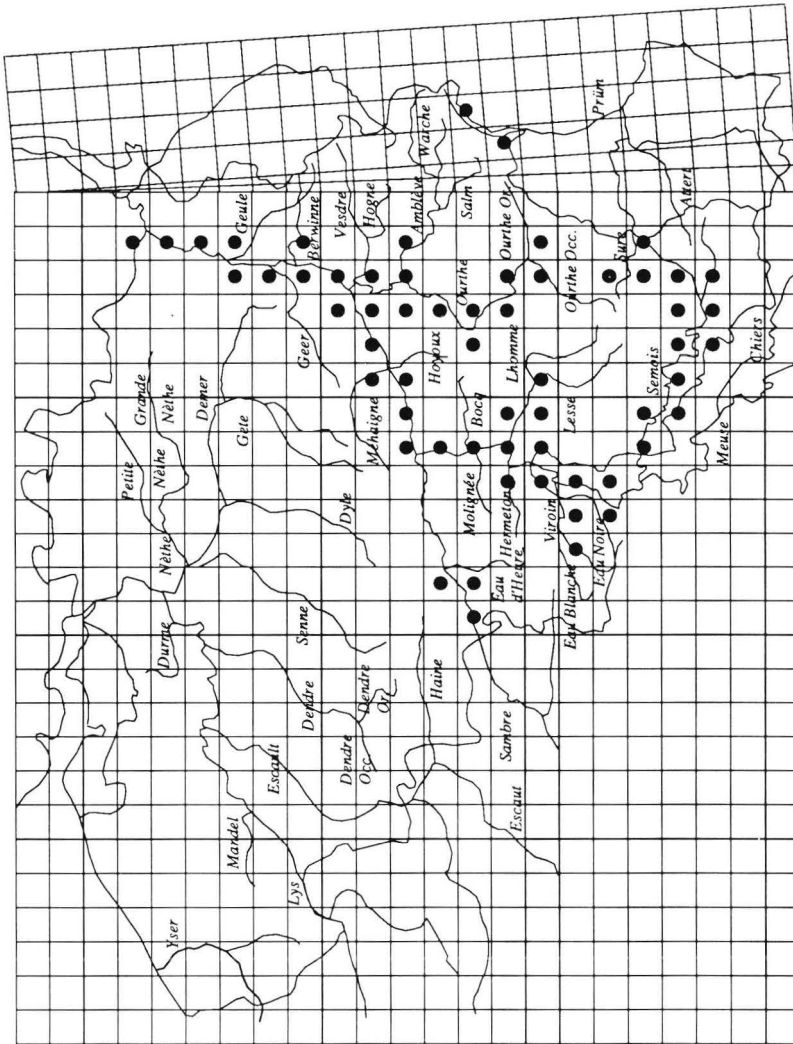


Fig. 1.3. Répartition géographique de *Barbus barbus* en Belgique (milieu de la décennie 1980). Les points indiquent la répartition de l'espèce dans un carré de 10 x 10 km (réseau U.T.M.). Redessiné d'après Philippart & Vrancken (1983) et Philippart (1987).

## 1.6. Statut, facteurs de régression

La régression démographique du barbeau fluviatile constatée dans les cours d'eau de Wallonie (Philippart & Vranken, 1983) a également été notée dans plusieurs autres écosystèmes fluviaux européens (Lelek, 1980 ; Banister, 1982 ; Bless, 1978) qui traversent des régions fortement peuplées. Les causes de la régression sont multiples (Philippart, 1987) :

- **pollution organique**, d'origine industrielle et domestique, entraînant une augmentation de la charge en matières organiques et une désoxygénation des eaux ;
- **pollution chimique** : métaux lourds, PCB (Hugla *et al.*, 1991), sels minéraux en excès, pollutions ponctuelles au cyanure et au fluorure ;
- **pollution thermique** : action directe, en relation avec les seuils de tolérance ; action indirecte en favorisant la désoxygénation de l'eau et en aggravant la toxicité de certaines substances (ammoniac, phénols, zinc, cadmium) ;
- **surexploitation par la pêche**, qui effectue une ponction sur les individus de grande taille, principalement femelles, et qui représentent le facteur reproducteur limitant ;
- **modification de l'habitat** : dragage, curage, rectification des berges, canalisation et uniformisation du profil en long et en travers, affectant probablement les habitats nécessaires à la pérennité de l'espèce. Entraves à la libre circulation des poissons par l'installation de barrages.

Suite à cette situation démographique hautement préoccupante chez une espèce représentative de l'ichtyofaune, plusieurs actions préventives et concrètes ont été développées en Wallonie par le laboratoire de Démographie des Poissons (Philippart, 1987). Elles s'orientent selon 3 axes principaux : **compréhension, protection et conservation-restauration**.

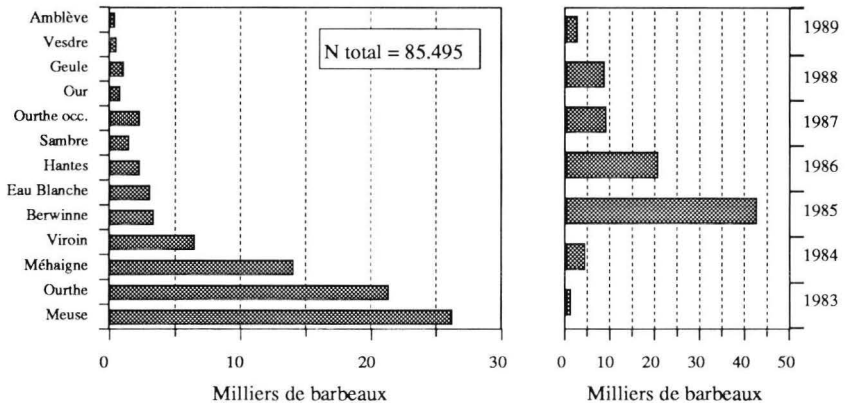


Fig. 1.4. Synthèse des actions de repeuplement en barbeaux fluviatiles menées par le Laboratoire de Démographie des Poissons depuis 1983 sur les cours d'eau de Wallonie (Philippart, 1990 b).

Ce dernier volet fait référence au développement de la pisciculture de l'espèce, incluant l'élevage de sujets issus de géniteurs sauvages (Philippart, 1982) et le contrôle de la reproduction de sujets captifs, ce dernier aspect découlant des travaux de recherche fondamentale de P. Poncin (1988). Depuis 1983, plus de 100 000 barbeaux ont été déversés (fig. 1.4) dans des rivières wallonnes dont la situation correspondait à des problématiques particulières : rivières à population disparue (Méhaigne), petites et moyennes rivières à faible densité de population (Berwinne) et grands cours d'eau, canalisés et pollués (Meuse, Sambre) (cf. Philippart, 1987, 1990a et b ; Philippart & Baras, 1989).



Toutefois, de telles actions de primorestoration de l'ichtyofaune ne peuvent être raisonnablement maintenues à long terme, sous peine d'une altération du patrimoine génétique de l'espèce (Philippart *et al.*, 1989 ; Philippart, 1990). Les actions de restauration démographique ont donc été complétées par des programmes visant une meilleure conservation des ressources de l'ichtyocénose, et donc une meilleure compréhension de leurs exigences fondamentales.

C'est également dans cet axe que se situent nos recherches sur les stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, l'intérêt au plan de la recherche fondamentale se doublant d'une nécessité cruciale de mieux comprendre l'écologie de l'espèce par sa composante éco-éthologique. Comme nous l'avons précisé dans le **paragraphe 1.5.2**, le système de référence choisi dans notre étude et qualifié de situation « physiologique » constitue un des derniers sites du bassin de la Meuse présentant une intégrité écologique suffisante que pour permettre ce type de recherches (présenté dans la seconde partie de ce chapitre).

Enfin, comme nous l'avons précisé dans l'introduction générale, nous avons eu l'opportunité d'étudier certaines situations qualifiées de « pathologiques », en Méhaigne, où la population présentait au commencement de notre travail une structure déséquilibrée (liée à l'absence de reproduction et aux repeuplements successifs) et en Meuse, où la libre circulation des poissons est entravée par la présence de nombreux barrages. Ces aspects seront envisagés, en parallèle avec la situation observée dans le système de référence, dans les **chapitres 7 et 9**.

## 2. Présentation du système de référence : l'Ourthe

Nos recherches se déroulent dans le cadre de l'Ourthe, principal affluent de la Meuse en Belgique, et dont le bassin (3672 km<sup>2</sup>) représente à lui seul 10 % de la superficie du bassin mosan. Les caractères généraux du réseau hydrographique de l'Ourthe ont été étudiés par de nombreux auteurs, aussi bien au plan de la géologie, de la géomorphologie, de la lithologie, de la pédologie que de la climatologie et de la phytogéographie. Désirant, éviter une redite de travaux récents, nous avons opté pour une présentation brève, insistant principalement sur la zone centrale de notre étude. Pour une description plus exhaustive, nous renvoyons le lecteur au chapitre II de la dissertation de thèse de J.C. Philippart (1977), qui présente une synthèse très complète de la situation.

Le cours **actuel** de l'Ourthe peut être divisé en trois parties distinctes (**fig. 1.5**) :

- **L'Ourthe supérieure**, en amont du barrage de Nisramont, dont le cours est formé de deux rivières issues du massif ardennais : l'Ourthe Orientale (46 km) qui prend sa source sur les hauteurs au sud de Beho (alt. 507 m) et l'Ourthe Occidentale (53 km), originaire de l'est du plateau de Libramont (alt. 510 m). La pente moyenne est de 4,5 ‰ ;
- **L'Ourthe moyenne**, depuis le barrage de Nisramont jusqu'au confluent avec l'Amblève, à Comblain-au-Pont (longueur = 101 km ; pente moyenne = 1,5 ‰) ;
- **L'Ourthe inférieure**, depuis le confluent de l'Amblève jusqu'à la confluence avec la Meuse, à Angleur (longueur = 34 km ; pente moyenne = 1,2 ‰).

Le débit de l'Ourthe (Vereerstraeten, 1971) contribue à 25 % du débit total de la Meuse à sa sortie de Belgique. Le débit mensuel moyen fluctue entre un maximum de 103 m<sup>3</sup>/s en février et un minimum de 32 m<sup>3</sup>/s en juillet (décennie 1954-1963). Le débit d'étiage peut atteindre 3-10 m<sup>3</sup>/s et les débits de crue dépassent rarement 350 m<sup>3</sup>/s.



**Fig. 1.5.** Bassin de l'Ourthe, réseau hydrographique et situation des principales localités citées dans le texte.

### 2.1. Géographie et délimitation spatiale de la zone d'étude (fig. 1.6)

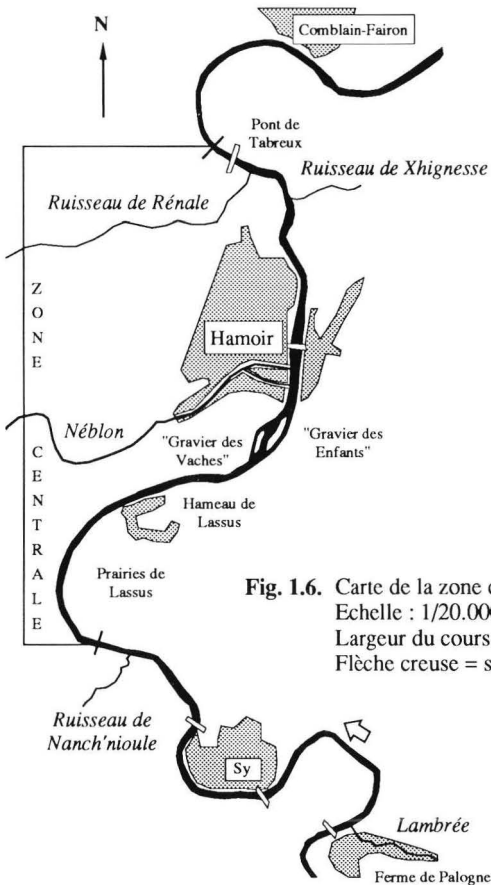
Nos recherches ont été réalisées dans le cours moyen de l'Ourthe, entre le confluent de l'Amblève à Comblain-au-Pont (limite aval) et celui de l'Aisne à Bomal (limite amont), qui constitue un ensemble écologique original, appelé par Philippart (1977) « Ecosystème de la zone à barbeau alcaline de l'Ourthe ». La zone d'étude principale a une longueur de 4,5 km pour une largeur moyenne de 26,5 m (12-45 m), soit une superficie de 11,94 ha. Elle est centrée sur la localité de Hamoir (alt. : 113 m ; 50°25'36" » lat. N ; 5°32'25" » long. E ; 43 km de la confluence avec la Meuse et 92 km du barrage de Nisramont) et est située au centre du tronçon étudié par Philippart (1977). Sa limite aval correspond à l'unité morphodynamique immédiatement en amont du méandre de Comblain-Fairon (200 m en aval du pont de chemin de fer de Tabreux). La limite amont (secteur 45) a été fixée à la partie supérieure de la longue courbe de Lassus, 100 m en aval du confluent avec le ruisseau de Nanch'Nioule. Les limites de notre zone d'étude sont relativement empiriques, et ne correspondent en aucun cas à des barrières physiques limitant la mobilité de l'espèce étudiée à un cadre spatial strict. La zone que nous étudions est donc ouverte. Elle est également variée et présente tous les types majeurs d'habitats susceptibles d'être rencontrés dans une rivière de la zone à barbeau : radiers, rapides, plats, profonds, dont les fréquence et extension varient considérablement sur la zone étudiée. Ses caractéristiques abiotiques et biotiques sont résumées dans les **paragraphes 2.2 et 2.3**.

## 2.2. Environnement abiotique

### 2.2.1. Physiographie

Nous avons divisé cette zone d'étude en 45 sous-secteurs d'une longueur de 100 m, numérotés en ordre croissant de l'aval vers l'amont, et dont les caractéristiques ont été établies sur base de transects profondeur-vitesse de courant (10 cm du substrat), effectués dans des conditions de débit d'étiage, selon la méthodologie détaillée dans le **chapitre 6** (§ 2). Ces caractéristiques sont reprises dans le **tableau 1.1** et illustrées par la **figure 1.7**. La profondeur maximale mesurée à l'étiage est de 2,20 m (sous-secteur 4) et la vitesse de courant atteint localement des valeurs supérieures à 1 m/s dans les sous-secteurs 5, 23, 36, 40 et 42. La pente moyenne sur la zone d'étude est de 1,66 ‰.

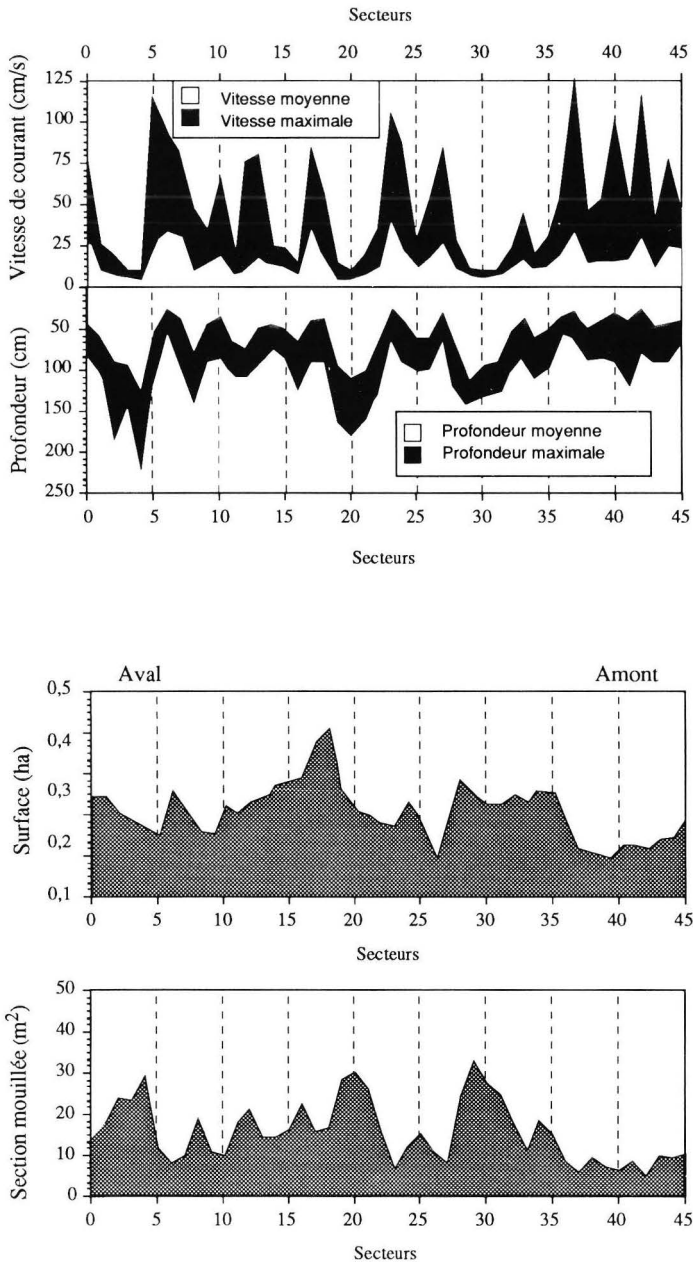
Trois affluents rejoignent l'Ourthe au sein de la zone d'étude (**fig. 1.6**). D'amont en aval : le Néblon (condruzien ; confluence en secteur 19), le Ruisseau de Xhignesse (ardennais ; confluence en secteur 6) et le Rénale (condruzien ; confluence en secteur 3), ces deux derniers étant des tributaires mineurs dont la largeur est  $\leq 1$  m à la confluence.



**Fig. 1.6.** Carte de la zone centrale d'étude sur l'Ourthe.  
Echelle : 1/20.000  
Largeur du cours d'eau exagérée d'un facteur 2  
Flèche creuse = sens du courant.

**Tableau 1.1.** Caractéristiques descriptives des 45 secteurs (100 m de longueur) composant la zone d'étude sur l'Ourthe. Les secteurs sont numérotés en ordre croissant de l'aval vers l'amont. Les vitesses de courant font référence aux valeurs mesurées à 10 cm du substrat. Les nombres entre parenthèses correspondent aux écarts-types des profondeurs et vitesses sur le secteur considéré.

| Secteur        | Surface (ha) | Section mouillée (m <sup>2</sup> ) | Profondeur (cm) |          | Vitesse de courant (cm/s) |          |
|----------------|--------------|------------------------------------|-----------------|----------|---------------------------|----------|
|                |              |                                    | Moyenne         | Maximale | Moyenne                   | Maximale |
| 1              | 0,294        | 17,7                               | 60 (±26)        | 105      | 11 (± 4)                  | 25       |
| 2              | 0,265        | 23,7                               | 89 (±37)        | 185      | 7 (± 3)                   | 20       |
| 3              | 0,246        | 23,4                               | 95 (±27)        | 145      | 4 (± 2)                   | 10       |
| 4              | 0,235        | 29,4                               | 125 (±30)       | 220      | 4 (± 2)                   | 10       |
| 5              | 0,216        | 11,9                               | 55 (±38)        | 110      | 25 (±30)                  | 115      |
| 6              | 0,304        | 7,9                                | 26 (± 9)        | 55       | 35 (±14)                  | 95       |
| 7              | 0,265        | 10,1                               | 38 (±18)        | 94       | 30 (±14)                  | 80       |
| 8              | 0,238        | 18,8                               | 79 (±29)        | 140      | 11 (± 7)                  | 45       |
| 9              | 0,223        | 10,7                               | 48 (±17)        | 90       | 14 (± 3)                  | 35       |
| 10             | 0,278        | 9,9                                | 36 (±20)        | 85       | 20 (±14)                  | 65       |
| 11             | 0,265        | 18,1                               | 68 (±14)        | 105      | 7 (± 3)                   | 20       |
| 12             | 0,282        | 21,3                               | 75 (±16)        | 110      | 11 (± 8)                  | 75       |
| 13             | 0,295        | 14,3                               | 49 (±10)        | 95       | 18 (± 9)                  | 50       |
| 14             | 0,314        | 14,3                               | 45 (± 5)        | 75       | 13 (± 4)                  | 29       |
| 15             | 0,325        | 16,0                               | 49 (±17)        | 85       | 12 (± 5)                  | 24       |
| 16             | 0,343        | 22,4                               | 65 (±37)        | 123      | 8 (± 3)                   | 15       |
| 17             | 0,395        | 15,8                               | 40 (±24)        | 90       | 36 (±15)                  | 85       |
| 18             | 0,428        | 16,9                               | 39 (±25)        | 90       | 18 (±10)                  | 55       |
| 19             | 0,303        | 28,6                               | 94 (±42)        | 165      | 5 (± 2)                   | 15       |
| 20             | 0,273        | 30,1                               | 110 (±42)       | 180      | 5 (± 2)                   | 10       |
| 21             | 0,259        | 26,3                               | 102 (±39)       | 165      | 7 (± 4)                   | 19       |
| 22             | 0,239        | 15,2                               | 64 (±30)        | 129      | 12 (± 8)                  | 35       |
| 23             | 0,237        | 6,9                                | 29 (±16)        | 63       | 41 (±28)                  | 105      |
| 24             | 0,283        | 12,3                               | 43 (±26)        | 93       | 24 (±20)                  | 84       |
| 25             | 0,252        | 15,1                               | 60 (±28)        | 102      | 13 (± 8)                  | 29       |
| 26             | 0,180        | 10,9                               | 61 (±30)        | 99       | 17 (±11)                  | 54       |
| 27             | 0,253        | 8,2                                | 32 (±13)        | 61       | 27 (±16)                  | 82       |
| 28             | 0,327        | 24,3                               | 74 (±38)        | 142      | 11 (± 6)                  | 27       |
| 29             | 0,296        | 33,1                               | 112 (±18)       | 142      | 5 (± 2)                   | 11       |
| 30             | 0,284        | 27,5                               | 97 (±21)        | 141      | 5 (± 2)                   | 10       |
| 31             | 0,279        | 24,8                               | 89 (±31)        | 141      | 7 (± 2)                   | 10       |
| 32             | 0,297        | 17,8                               | 60 (±23)        | 101      | 12 (± 6)                  | 23       |
| 33             | 0,285        | 11,1                               | 39 (±19)        | 88       | 17 (±10)                  | 42       |
| 34             | 0,305        | 18,5                               | 61 (±24)        | 113      | 11 (± 4)                  | 20       |
| 35             | 0,300        | 15,5                               | 52 (±18)        | 94       | 12 (± 8)                  | 32       |
| 36             | 0,245        | 8,6                                | 35 (±14)        | 56       | 21 (±15)                  | 55       |
| 37             | 0,190        | 5,7                                | 30 (±17)        | 77       | 34 (±24)                  | 125      |
| 38             | 0,186        | 9,3                                | 50 (±29)        | 88       | 14 (±10)                  | 46       |
| 39             | 0,177        | 7,1                                | 40 (±22)        | 85       | 17 (±15)                  | 53       |
| 40             | 0,195        | 6,2                                | 32 (±28)        | 87       | 16 (±17)                  | 100      |
| 41             | 0,203        | 8,6                                | 43 (±29)        | 120      | 16 (±12)                  | 50       |
| 42             | 0,197        | 5,1                                | 26 (±18)        | 78       | 32 (±27)                  | 115      |
| 43             | 0,213        | 10,0                               | 47 (±24)        | 90       | 12 (± 9)                  | 41       |
| 44             | 0,218        | 9,7                                | 44 (±23)        | 90       | 25 (±17)                  | 75       |
| 45             | 0,250        | 10,2                               | 41 (±17)        | 65       | 25 (±11)                  | 45       |
| <b>Moyenne</b> | 0,265        | 15,76                              | 59              | 220      | 16                        | 125      |



**Fig. 1.7.** Appréciation des variations de la profondeur, vitesse de courant à 10 cm du substrat, surface et de la section mouillée sur les 45 secteurs composant la zone d'étude sur l'Ourthe. Les secteurs sont numérotés en ordre croissant de l'aval vers l'amont. Mesures effectuées en juillet 1989 (hauteur d'eau = 15 à l'échelle limnimétrique de Hamoir).

## 2.2.2. Régime thermique

- **Température moyenne annuelle de l'eau** : 10,7 °C (1990) ;
- **Température moyenne de janvier** : 4,1 °C (2,5-5,7 °C ; 1990) ;
- **Température moyenne de juillet** : 18,8 °C (13,5-21,3 °C ; 1990) ;
- **Minima journaliers** : 0,0 à 21,4 °C (1990) ;
- **Maxima journaliers** : 0,0 à 26,6 °C (1990) ;
- **Amplitude thermique journalière** : de 0,0 °C en décembre-janvier à 6,9 °C (15/07/90).

## 2.2.3. Hydrologie

- **Précipitations annuelles moyennes** (1981-1984) : 988 mm (870-1126 mm) ;
- **Précipitations moyennes en août** : 64 mm (48-81 mm) ;
- **Précipitations moyennes en décembre** : 75 mm (34-115 mm) ;
- **Débit annuel moyen** (Hamoir, 1981-1984) : 20,9 m<sup>3</sup>/s ;
- **Débit moyen en août** (étiage) : 10 m<sup>3</sup>/s ;
- **Débit moyen en décembre** : 48 m<sup>3</sup>/s ;
- **Variation annuelle du niveau d'eau** : 200-300 cm (1989-1990).

## 2.2.4. Physicochimie de l'eau (Hamoir ; Hansoul, juin-octobre 1979)

- **pH** : 7,1-7,5 ;
- **Oxygène** : 7,3-10,4 mg/l ; 78-99 % de saturation ;
- **Conductivité électrique** : 200-300 µs/cm ;
- **Alcalinité** : ± 100 mg CaCO<sub>3</sub>/l ; variabilité selon les saisons, effet de dilution ;
- **NH<sub>4</sub><sup>+</sup>** : < 0,2 mg/l ;
- **NO<sub>2</sub><sup>-</sup>** : < 0,1 mg/l ;
- **Cl<sup>-</sup>** : 20-22 mg/l.

## 2.3. Environnement biotique

### 2.3.1. Phytocénoses

- **Algues** (Symoens, 1957 in Philippart, 1977) : associations basophiles caractéristiques des eaux calcaires :
  - Diatomées des genres *Navicula* et *Diatoma*,
  - Chlorophycées des genres *Chladophora* et *Vaucheria*,
  - Rhodophycées des genres *Bangia* et *Lemanea*,
  - Cyanophycées du genre *Oscillatoria* ;
- **Bryophytes** (Philippart, 1977) : dominance de *Fontinalis antipyretica* et *Hygroamblystegium fluviatilis* ;
- **Macrophytes** : Phanérogames aquatiques dominés par *Ranunculus fluitans* et *Potamogeton* sp. Encore abondantes au début des années 1970 où elles présentaient une répartition pratiquement continue sur la rivière et couvraient jusqu'à 70-80 % de sa surface, ces espèces sont devenues plus rares dans notre zone d'étude, couvrant moins de 10 % de sa surface en 1989 et 1990.  
Végétation ligneuse des berges constituée principalement de *Salix* sp. et *Alnus glutinosa*.

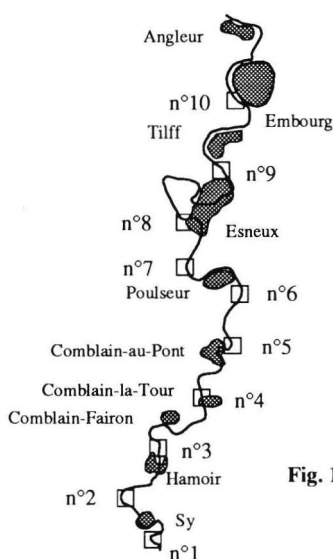


## 2.3.2. Zoocénoses

### Invertébrés

Nous renvoyons le lecteur aux travaux de Micha (1969, 1970 a et b) pour l'approche quantitative de la biomasse relative des principaux taxons d'invertébrés. La grande diversité des invertébrés du benthos dans l'Ourthe, mise en évidence par Micha au début des années 1970, persiste sur la zone d'étude (travaux de Herman, 1989). Elle présente, au sein de l'Ourthe moyenne et inférieure (fig. 1.8), la plus grande diversité en termes d'unités systématiques (24 unités), correspondant à des indices biotiques de 10, et à des indices de diversité de Shannon-Weaver de 1,61 et 2,42, respectivement aux limites amont et aval du secteur étudié. Ces derniers indices sont faibles en raison de la dominance de **crustacés amphipodes** (*Gammarus pulex*). Les autres macroinvertébrés sont également bien représentés, et principalement :

- les **mollusques** (*Ancylus*, *Sphaerium* et *Theodoxus*),
- les **insectes** :
  - **plécoptères** (*Leuctra* et *Perla*) ;
  - **éphéméroptères** (*Baetis*, *Centroptylum*, *Ecdyonurus*, *Ephemerella*, *Heptagenia*) ;
  - **trichoptères** (principalement *Brachycentridae* et *Hydropsychidae*) ;
  - **diptères** (*Athericidae* et *Chironomidae*), relativement peu abondants.



| Station | Nombre d'individus | Unités systématiques | Indices biotiques (Micha) modifiés |    | Indice de diversité (S) |
|---------|--------------------|----------------------|------------------------------------|----|-------------------------|
| n° 1    | 230                | 19                   | 9                                  | 12 | 2,45                    |
| n° 2    | 1203               | 24                   | 10                                 | 14 | 1,61                    |
| n° 3    | 356                | 24                   | 10                                 | 13 | 2,42                    |
| n° 4    | 784                | 24                   | 10                                 | 14 | 1,77                    |
| n° 5    | 419                | 18                   | 9                                  | 11 | 1,39                    |
| n° 6    | 375                | 18                   | 8                                  | 11 | 0,99                    |
| n° 7    | 199                | 18                   | 9                                  | 7  | 2,39                    |
| n° 8    | 705                | 20                   | 8                                  | 7  | 1,78                    |
| n° 9    | 259                | 17                   | 7                                  | 8  | 1,86                    |
| n°10    | 256                | 18                   | 10                                 | 9  | 1,60                    |

Fig. 1.8. Résultats des relevés faunistiques de Herman (1989) sur le cours principal de l'Ourthe en aval du confluent avec l'Aisne. 10 stations échantillonnées.

Indices de diversité S = indices de Shannon-Weaver

Comme le note Herman (1989), cette diversité et la présence d'espèces exigeantes, comme les plécoptères ou les éphéméroptères de la famille des *Ecdyonuridae*, témoignent de la bonne qualité de l'eau sur notre zone d'étude. Herman fait également remarquer que la situation se dégrade progressivement dans les secteurs situés à l'aval du confluent avec l'Amblève à Comblain-au-Pont (fig. 1.9), avec une réduction de la diversité due à la disparition des espèces exigeantes et une domination progressive des diptères *Chironomidae* et des oligochètes *Lumbriculidae*.

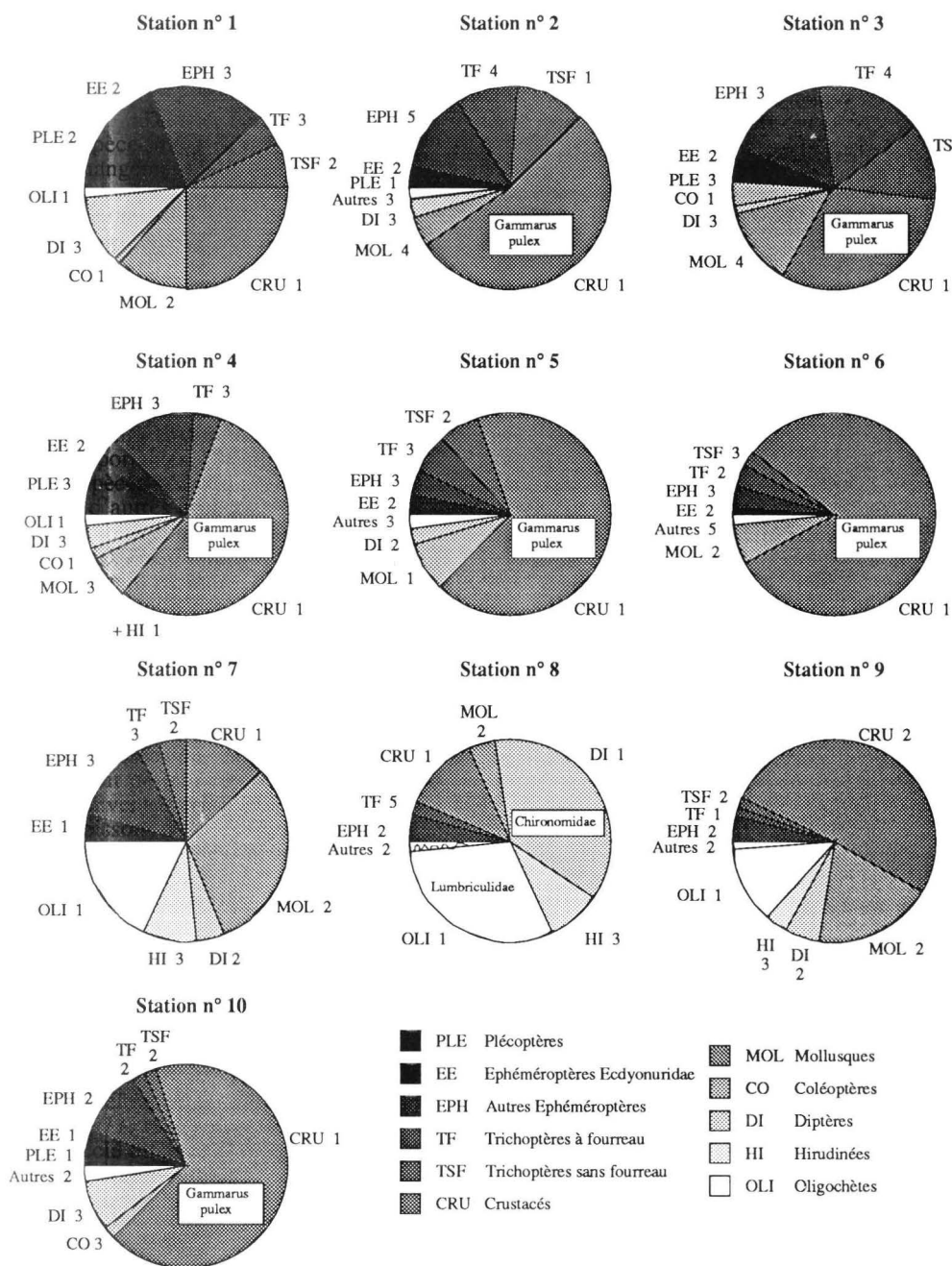


Fig. 1.9. Structure des populations d'invertébrés benthiques de l'Ourthe en aval du confluent avec l'Aisne. Les nombres présentés en regard de chaque groupe taxonomique indiquent le nombre d'unités systématiques de cette unité présentes dans la station considérée. Stations 1 à 10 comme sur la figure 1.8. (Redessiné après Herman, 1989).

## Vertébrés (poissons)

L'ichtyocénose de la zone d'étude est variée, contenant vingt-trois espèces indigènes (Philippart, 1977), dont une espèce de cyclostome (*Lampetra planeri*). Les espèces de poissons téléostéens indigènes occupant la zone de notre étude sont reprises dans la liste ci-dessous, tirée des échantillonnages effectués au cours des années 1970 (Philippart, 1977). Notons également la présence dans notre liste d'espèces du saumon de l'Atlantique, *Salmo salar*, dont les populations font depuis quelques années l'objet d'une reconstitution démographique (Philippart *et al.*, 1990 a, b). Les espèces capturées au cours de nos propres sessions de capture sont renseignées par plusieurs sigles :

- + : abondant ou relativement abondant (> 100-200 ind. capturés)  
 ± : peu fréquent (10-100 ind. capturés)      \* : exceptionnel (1 ou 2 ind. capturés)  
 - : très rare (2-10 ind. capturés)      0 : non capturé

## Liste des espèces indigènes présentes dans la zone d'étude.

|                                    |                        |                       |
|------------------------------------|------------------------|-----------------------|
| <b>Anguillidae</b>                 |                        |                       |
| <i>Anguilla anguilla</i>           | anguille européenne    | (±)                   |
| <b>Cobitidae</b>                   |                        |                       |
| <i>Nemacheilus barbatulus</i>      | loche franche          | (+)                   |
| <b>Cottidae</b>                    |                        |                       |
| <i>Cottus gobio</i>                | chabot                 | (+)                   |
| <b>Cyprinidae</b>                  |                        |                       |
| <i>Abramis brama</i>               | brème commune          | (*)                   |
| <i>Alburnoides bipunctatus</i>     | ablette spiralin       | (- à ±)               |
| <i>Alburnus alburnus</i>           | ablette commune        | (0)                   |
| <i>Barbus barbus</i>               | barbeau fluviatile     | (+)                   |
| <i>Chondrostoma nasus</i>          | hotu                   | (± à +)               |
| <i>Cyprinus carpio</i>             | carpe                  | (-)                   |
| <i>Gobio gobio</i>                 | goujon                 | (+)                   |
| <i>Leuciscus cephalus</i>          | chevaine               | (+)                   |
| <i>Leuciscus leuciscus</i>         | vandoise               | (+) surtout juvéniles |
| <i>Phoxinus phoxinus</i>           | vairon                 | (±)                   |
| <i>Rutilus rutilus</i>             | gardon                 | (- à ±)               |
| <i>Scardinius erythrophthalmus</i> | rotengle               | (0)                   |
| <i>Tinca tinca</i>                 | tanche                 | (*)                   |
| <b>Esocidae</b>                    |                        |                       |
| <i>Esox lucius</i>                 | brochet                | (+)                   |
| <b>Gasterosteidae</b>              |                        |                       |
| <i>Gasterosteus aculeatus</i>      | épinoche               | (-)                   |
| <b>Percidae</b>                    |                        |                       |
| <i>Acerina cernua</i>              | grémille               | (*)                   |
| <i>Perca fluviatilis</i>           | perche                 | (+)                   |
| <b>Salmonidae</b>                  |                        |                       |
| <i>Salmo salar</i>                 | saumon de l'Atlantique | (+)                   |
| <i>Salmo trutta fario</i>          | truite de rivière      | (+)                   |
| <i>trutta trutta</i>               | truite de mer          | (±)                   |
| <b>Thymallidae</b>                 |                        |                       |
| <i>Thymallus thymallus</i>         | ombre commun           | (+)                   |

En 1973-1974, le barbeau fluviatile représentait 65,8 à 72,2 % de la biomasse capturée (Philippart, 1977) et les autres cyprins rhéophiles (hotu, chevaine, vandoise) entre 15,5 et 18,3 %, contre 6,9-8,7 % pour les salmonidés et thymallidés et moins de 5 % pour les prédateurs (anguilles, brochets, perches). Au fil des années, la dynamique des peuplements a sensiblement évolué, notamment par une augmentation de la biomasse de l'ombre commun, abondant sur la majorité des secteurs que nous avons étudiés. La situation actuelle des peuplements de barbeaux sur la zone d'étude est précisée dans le **paragraphe 3**.

### 3. Situation actuelle des peuplements de barbeaux sur la zone d'étude

Les résultats présentés dans ces paragraphes proviennent d'une couverture complète par pêche à l'électricité de la zone d'étude, en parallèle avec les études d'habitat présentées dans la troisième partie du travail. Les méthodologies d'échantillonnage sont détaillées dans le **chapitre 6** (§ 1.2). Les poissons capturés étaient marqués par mutilation de la nageoire pelvienne et par apposition d'une bague métallique ovale sur la nageoire dorsale de manière à permettre leur identification lors de pêches de recapture destinées à l'évaluation des densités et biomasses.

Deux campagnes de pêche ont été effectuées, au cours de la première décennie de décembre 1989 et de la dernière décennie d'août 1990, dans des conditions de débit faibles et comparables (hauteur d'eau à l'échelle limnimétrique du pont de Hamoir (h) = 10-15 cm, correspondant à un débit de 10-12 m<sup>3</sup>/s) et à des régimes thermiques typiques des deux saisons (température moyenne entre 0 et 4 °C en décembre 1989 et entre 15,5 et 19,5 °C en août 1990). En raison d'une brusque montée du niveau d'eau au cours de la seconde décennie de décembre 1989, la pêche hivernale de recapture n'a pu être effectuée.

Au plan de la population, l'étude estivale permet une comparaison avec les résultats obtenus au début des années 1970 par Philippart (1977, 1987) dans des conditions saisonnières, thermiques et hydrologiques comparables sur un tronçon de l'Ourthe englobant notre zone d'étude.

#### 3.1. Structure et caractéristiques de la population (fig. 1.10)

La structure de la population estivale est présentée sur la **figure 1.10 B**. Les 1441 individus capturés ont une taille variant entre 61 et 526 mm (moyenne = 244,7 mm ; SD = 83,8 mm). La distribution présente l'allure globale d'une population équilibrée et comparable à celle observée au début des années 1970 par Philippart (**fig. 1.10 C**), excepté pour la classe des individus 0+ ( $\leq 60$  mm) qui sont absents de notre échantillonnage. Cette absence reflète à la fois la difficulté de capturer des individus de taille inférieure à 60 mm (attraction plus faible, détection visuelle plus difficile d'individus de petite taille), ainsi qu'un recrutement faible en 1990. Au contraire, la classe d'âge 1989 est bien représentée dans la population de l'été 1990, alors qu'elle était absente de l'échantillonnage hivernal (2 barbeaux < 150 mm capturés sur un total de 1086 individus ; **fig. 1.10 A**), reflétant la faible efficacité de la pêche à l'électricité vis-à-vis des juvéniles à très basse température (< 4 °C). Cette inefficacité relative de la pêche à l'électricité vis-à-vis des juvéniles nous a amené à séparer les barbeaux < 150 mm du reste de la population dans les statistiques de capture.

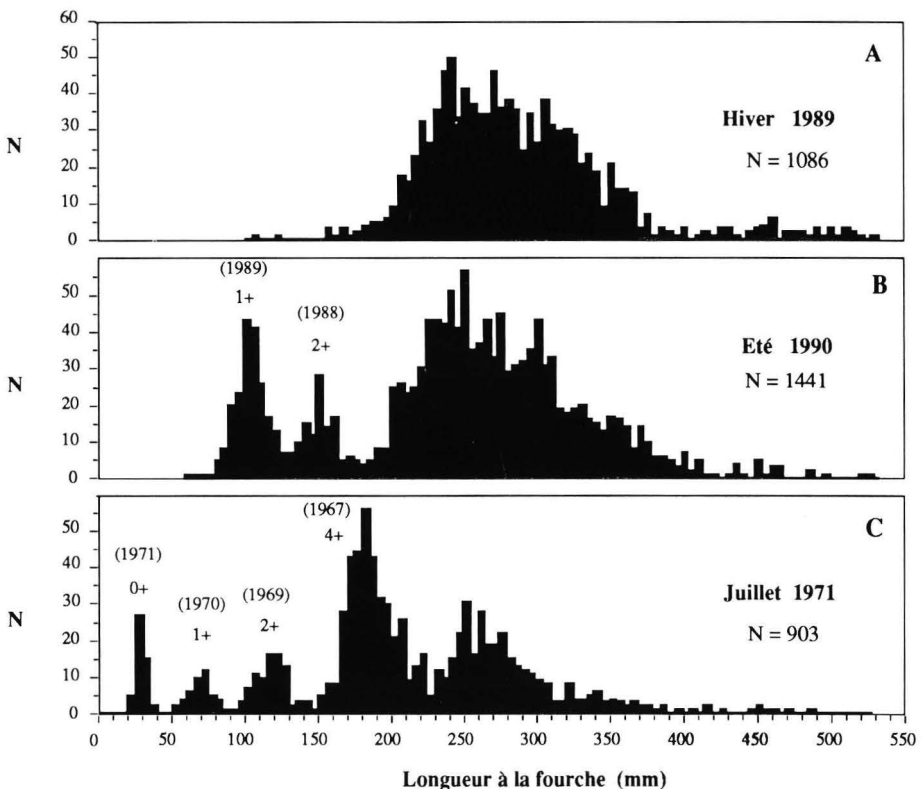
#### 3.2. Densité et biomasse globales sur la zone d'étude

##### 3.2.1. Densité

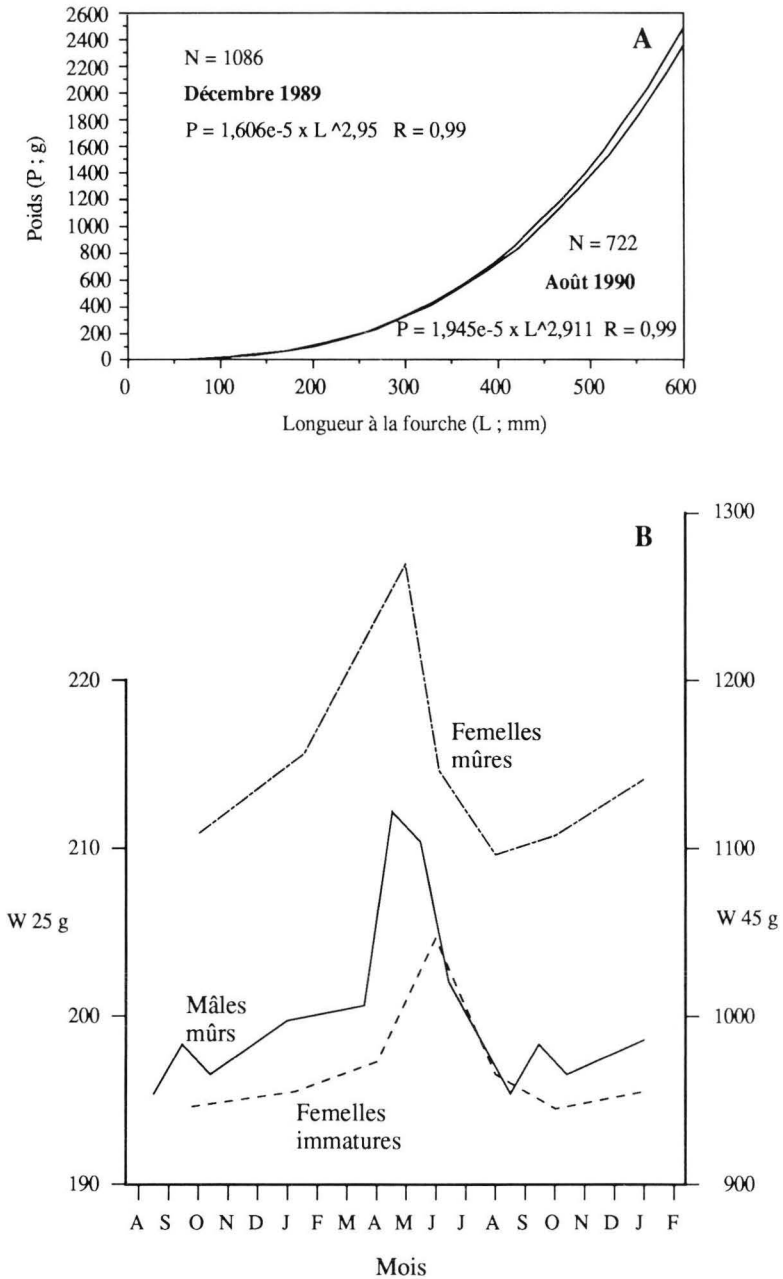
La densité globale de capture sur la zone d'étude de 11,94 ha au cours de la période estivale est de 0,2 ind. / 100 m<sup>2</sup> pour les individus < 150 mm et 1,0 ind./ 100 m<sup>2</sup> pour les  $\geq 150$  mm. Si nous tenons compte de l'efficacité de capture de la pêche à l'électricité, estimée par marquage-recapture simple (mutilation de nageoire pelvienne) à 29 % pour les  $\geq 150$  mm et 18 % pour les < 150 mm, les densités estimées seraient de

1,17 ( $\pm 0,41$ ) ind./100 m<sup>2</sup> pour les < 150 mm et 3,45 ( $\pm 0,98$ ) ind./100 m<sup>2</sup> pour les > 150 mm. En hiver, la densité globale de capture est comparable pour les  $\geq 150$  mm (0,91 ind./100 m<sup>2</sup>) et infime pour les < 150 mm, pour les raisons expliquées plus haut. Si nous supposons une efficacité de capture comparable à celle mesurée pour la période estivale (29 % pour les  $\geq 150$  mm) sur base de la similitude des conditions hydrologiques, la densité hivernale estimée est de 3,14 ( $\pm 0,89$ ) ind./100 m<sup>2</sup>.

Ces valeurs moyennes contrastent avec la situation étudiée par Philippart (1977) au début des années 1970, où la densité moyenne estimée par marquage-recapture sur un secteur de 27,2 ha englobant notre zone d'étude était de 9,48 ( $\pm 0,82$ ) ind./100 m<sup>2</sup> pour les  $\geq 150$  mm et de 1,89 ind./100 m<sup>2</sup> pour les 120-150 mm (correspondant à notre catégorie < 150 mm). Même si nous supposons une efficacité de capture comparable à celle de Philippart (soit en moyenne 20 % pour les  $\geq 150$  mm et 15 % pour les < 150 mm), les densités estimées (respectivement 5,0 ind./100 m<sup>2</sup> et 1,4 ind./100 m<sup>2</sup> en été) sont toujours nettement inférieures à celles observées au début des années 1970.



**Fig. 1.10.** Histogrammes des fréquences des tailles (longueur du corps jusqu'au creux de la nageoire caudale) de la population de barbeaux au sein de la zone d'étude en hiver 1989 (A) et été 1990 (B). L'absence quasi complète d'individus de taille < 150 mm en hiver reflète la faible efficacité de la pêche à l'électricité sur les juvéniles à très basse température (< 4 °C). La taille modale des groupes d'âge jeunes est indiquée par les signes 1+, 2+, ... (chiffre = nombre d'années entières ; + = croissance en cours) et par l'année de naissance (entre parenthèses). Comparaison avec la structure de la population sur le même tronçon de rivière au début des années 1970 (C in Philippart, 1977).



**Fig. 1.11.** A. Relations poids-longueur chez le barbeau fluviatile en été 1990 et hiver 1989. Été 1990 : échantillon de 722 individus sur 1441 capturés.  
B. Cycle saisonnier de la condition chez le barbeau fluviatile : poids moyen à une taille arbitraire (25 cm pour les mâles mûrs et femelles immatures ; 45 cm pour les femelles mûres) (Philippart, 1977).

### 3.2.2. Biomasse

La biomasse capturée sur la zone d'étude est de 333,0 kg au cours de la période estivale, dont 5,0 kg pour les  $< 150$  mm et 328,0 kg pour les  $\geq 150$  mm (soit respectivement 4,2 et 275 g/100 m<sup>2</sup>). En hiver, la biomasse capturée des  $\geq 150$  mm s'élève à 353,2 kg, soit 296 g/100 m<sup>2</sup>.

La différence de biomasse / ha entre périodes hivernale et estivale pour les  $\geq 150$  mm peut être expliquée par deux facteurs. D'une part, la taille moyenne des individus  $\geq 150$  mm capturés en hiver (286 mm) est significativement supérieure à celle des individus capturés en été (273 mm) (t test :  $t = 4,923$  ;  $p < 0,01$  ; 2274 DL). D'autre part, les courbes poids/longueur (courbes bilogarithmiques ; **fig. 1.11 A**) pour les deux saisons présentent des pentes significativement différentes (2,95 en hiver et 2,91 en été ; test de parallélisme ;  $F = 5,8$  ;  $p < 0,01$  ; 2274 DL), de telle sorte qu'un individu de 300 mm pèse en moyenne 10-11 g de plus en décembre qu'en fin août (poids moyens estimés : 316 g en août et 327 g en décembre). Cette différence s'inscrit dans le cycle saisonnier de condition mis en évidence par Philippart (1977 ; **fig. 1.11 B**) et traduit une reprise de la maturation des gonades en automne de même qu'une accumulation probable de réserves pour la période hivernale.

Les biomasses moyennes estimées pour les  $\geq 150$  mm (efficacité de capture 29 %) sont respectivement de 947 ( $\pm 268$ ) g/100 m<sup>2</sup> en été et 1020 ( $\pm 288$ ) g/100 m<sup>2</sup> en hiver, soit environ 50-60 % de la valeur estimée au cours des années 1970 (1881 ( $\pm 164$ ) g/100 m<sup>2</sup>). Même si nous supposons une efficacité de capture comparable à celle de Philippart (soit 20 % pour les  $\geq 150$  mm), les valeurs estimées (1373 g/100 m<sup>2</sup> en été 1990 et 1479 g/100 m<sup>2</sup> en hiver 1989) sont toujours inférieures de 20 % à celles de la situation antérieure.

**Remarque :** Nous avons choisi une expression des densités en nombre d'individus par 100 m<sup>2</sup> et des biomasses en g / 100 m<sup>2</sup>, de manière à pouvoir établir des comparaisons cohérentes avec les paramètres sectoriels, les superficies des secteurs étant toujours inférieures à l'hectare.

### 3.3. Variations de la répartition de la densité et de la biomasse

Les distributions hivernale et estivale des captures, densités et biomasses estimées sont décrites dans les **tableaux 1.2**. Au cours des deux saisons, la distribution longitudinale des peuplements se présente sous la forme d'une alternance de secteurs riches et pauvres, mais le contraste est plus marqué au cours de la période hivernale, pendant laquelle 50 % des effectifs sont regroupés sur trois secteurs (16, 28 et 38).

La correspondance des densités et biomasses entre saisons est extrêmement faible à l'échelle sectorielle : les secteurs les plus représentatifs de chaque saison présentent une densité et une biomasse très faibles voire nulles au cours de la saison opposée. Ainsi, le secteur 16, correspondant au maximum de capture (densité et biomasse) en hiver était inoccupé pendant la période estivale. Inversement, le secteur 40, contenant en été 178 individus  $\geq 150$  mm pour une biomasse de 37,9 kg, est non occupé pendant la période hivernale. En dépit de cette opposition à l'échelle sectorielle, qui se retrouve mais à un degré moindre sur l'ensemble de la zone d'étude, la comparaison des situations estivale et hivernale reflète une constance de la distribution globale des peuplements au fil des saisons, les secteurs à forte densité hivernale étant contigus aux secteurs à forte densité estivale (ex. : secteurs 16 et 17 ; secteur 38 vs 37 et 40). Cette situation apparaît plus clairement sur la **figure 1.12**, où sont présentées les captures cumulées depuis l'aval jusqu'à l'amont de la zone d'étude. Les courbes estivale et hivernale sont parallèles et se croisent en plusieurs points, définissant de



1.2.A.

Tableau 1.2.A.

Nombre et biomasse des barbeaux de taille  $\geq 150$  mm capturés dans la zone d'étude en hiver 1989 et été 1990. Pour les deux saisons, les densités et biomasses par unité de surface de 100 m<sup>2</sup> sont présentées. Surface totale de la zone d'étude = 11,94 ha.

Tableau 1.2.B.

Densités des peuplements de barbeaux fluviaux estimées pour chacun des 45 secteurs en tenant compte de l'efficacité de capture. Efficacité globale estimée à 29 % chez les  $\geq 150$  mm et à 18 % chez les  $< 150$  mm dans notre étude. Efficacité globale estimée à 20 % chez les  $\geq 150$  mm et à 15 % chez les  $< 150$  mm (Philippart, 1977).

Tableau 1.2.C.

Biomasses (g/100 m<sup>2</sup>) des peuplements de barbeaux fluviaux estimées pour chacun des 45 secteurs en tenant compte de l'efficacité de capture. Efficacité globale estimée à 29 % chez les  $\geq 150$  mm et à 18 % chez les  $< 50$  mm dans notre étude. Efficacité globale estimée à 20 % chez les  $\geq 150$  mm et à 15 % chez les  $< 150$  mm (Philippart, 1977).

| Secteur | Hiver 1989        |                                            |                              |                                             | Été 1990          |                                            |                              |                                             |
|---------|-------------------|--------------------------------------------|------------------------------|---------------------------------------------|-------------------|--------------------------------------------|------------------------------|---------------------------------------------|
|         | Nombre<br>capturé | Densité<br>calculée<br>N/100m <sup>2</sup> | Biomasse<br>calculée<br>(kg) | Biomasse<br>calculée<br>g/100m <sup>2</sup> | Nombre<br>capturé | Densité<br>calculée<br>N/100m <sup>2</sup> | Biomasse<br>calculée<br>(kg) | Biomasse<br>calculée<br>g/100m <sup>2</sup> |
| 1       | 32                | 1.1                                        | 15.7                         | 534                                         | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0.0                                         |
| 2       | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 56                | 2.1                                        | 31.7                         | 1196                                        |
| 3       | 4                 | 0.2                                        | 4.7                          | 191                                         | 31                | 1.3                                        | 14.4                         | 585                                         |
| 4       | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 6                 | 0.3                                        | 5.4                          | 230                                         |
| 5       | 32                | 1.5                                        | 9.1                          | 421                                         | 14                | 0.7                                        | 2.7                          | 125                                         |
| 6       | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 4                 | 0.1                                        | 0.9                          | 30                                          |
| 7       | 51                | 1.9                                        | 5.6                          | 211                                         | 27                | 1.0                                        | 3.4                          | 128                                         |
| 8       | 51                | 2.1                                        | 13.7                         | 576                                         | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 9       | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 10      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 79                | 2.8                                        | 25.9                         | 932                                         |
| 11      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 12      | 39                | 1.4                                        | 11.9                         | 422                                         | 58                | 2.1                                        | 17.6                         | 624                                         |
| 13      | 3                 | 0.1                                        | 0.5                          | 17                                          | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 14      | 16                | 0.5                                        | 3.8                          | 121                                         | 37                | 1.2                                        | 7.2                          | 229                                         |
| 15      | 5                 | 0.2                                        | 1.8                          | 55                                          | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 16      | 253               | 7.4                                        | 83.2                         | 2426                                        | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 17      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 112               | 2.8                                        | 25.8                         | 653                                         |
| 18      | 2                 | 0.1                                        | 0.3                          | 7                                           | 11                | 0.3                                        | 2.8                          | 65                                          |
| 19      | 3                 | 0.1                                        | 0.8                          | 26                                          | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 20      | 14                | 0.5                                        | 6.3                          | 231                                         | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 21      | 4                 | 0.2                                        | 1.5                          | 58                                          | 3                 | 0.1                                        | 1.6                          | 62                                          |
| 22      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 23      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 32                | 1.4                                        | 4.9                          | 207                                         |
| 24      | 45                | 1.6                                        | 11.7                         | 413                                         | 38                | 0.1                                        | 8.9                          | 314                                         |
| 25      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 27                | 1.1                                        | 7.5                          | 298                                         |
| 26      | 7                 | 0.4                                        | 1.3                          | 72                                          | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 27      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 23                | 0.9                                        | 2.7                          | 107                                         |
| 28      | 106               | 3.2                                        | 71.5                         | 2187                                        | 34                | 1.0                                        | 16.9                         | 517                                         |
| 29      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 30      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 31      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 32      | 17                | 0.6                                        | 8.9                          | 300                                         | 8                 | 0.3                                        | 1.8                          | 61                                          |
| 33      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 5                 | 0.2                                        | 1.8                          | 63                                          |
| 34      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 35      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 36      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           |
| 37      | 31                | 1.6                                        | 11.0                         | 579                                         | 119               | 0.8                                        | 3.05                         | 124                                         |
| 38      | 184               | 9.9                                        | 38.7                         | 2081                                        | 63                | 2.3                                        | 23.4                         | 1232                                        |
| 39      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 49                | 2.6                                        | 15.0                         | 806                                         |
| 40      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 41                | 2.3                                        | 8.0                          | 452                                         |
| 41      | 38                | 1.9                                        | 9.5                          | 468                                         | 178               | 9.1                                        | 37.9                         | 1844                                        |
| 42      | 12                | 0.6                                        | 2.8                          | 142                                         | 41                | 2.0                                        | 15.5                         | 764                                         |
| 43      | 92                | 4.3                                        | 23.8                         | 1117                                        | 49                | 2.5                                        | 12.4                         | 629                                         |
| 44      | 44                | 2.1                                        | 15.1                         | 693                                         | 69                | 3.2                                        | 24.3                         | 1141                                        |
| 45      | 0                 | 0.0                                        | 0.0                          | 0                                           | 20                | 0.9                                        | 4.6                          | 211                                         |
| Total   | 1086              | 0.91                                       | 353.2                        | 296                                         | 1190              | 1.0                                        | 328.0                        | 275                                         |

## 1.2.C.

| Secteur | Hiver 1989                                                             |                                                                        | Eté 1990                                                               |                                                                     |                                                                           |      |
|---------|------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------|------|
|         | Biomasse $\geq 150$ mm<br>estimée (g/100 m <sup>2</sup> )<br>20 % 29 % | Biomasse $\geq 150$ mm<br>estimée (g/100 m <sup>2</sup> )<br>20 % 29 % | Biomasse $\geq 150$ mm<br>estimée (g/100 m <sup>2</sup> )<br>20 % 29 % | Biomasse $< 150$ mm<br>estimée (g/100 m <sup>2</sup> )<br>15 % 18 % | Biomasse totale<br>estimée (g/100 m <sup>2</sup> )<br>(20-15 %) (29-18 %) |      |
| 1       | 2670                                                                   | 1841                                                                   | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 0    |
| 2       | 0                                                                      | 0                                                                      | 5981                                                                   | 4125                                                                | 0                                                                         | 5981 |
| 3       | 955                                                                    | 659                                                                    | 2927                                                                   | 2018                                                                | 0                                                                         | 4125 |
| 4       | 0                                                                      | 0                                                                      | 1149                                                                   | 792                                                                 | 0                                                                         | 2927 |
| 5       | 2106                                                                   | 1453                                                                   | 625                                                                    | 431                                                                 | 31                                                                        | 1149 |
| 6       | 0                                                                      | 0                                                                      | 148                                                                    | 102                                                                 | 0                                                                         | 656  |
| 7       | 1057                                                                   | 729                                                                    | 642                                                                    | 442                                                                 | 50                                                                        | 148  |
| 8       | 2878                                                                   | 1985                                                                   | 0                                                                      | 0                                                                   | 42                                                                        | 692  |
| 9       | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 484  |
| 10      | 0                                                                      | 0                                                                      | 4658                                                                   | 3213                                                                | 0                                                                         | 0    |
| 11      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 4658 |
| 12      | 2110                                                                   | 1455                                                                   | 3120                                                                   | 2152                                                                | 24                                                                        | 3213 |
| 13      | 85                                                                     | 58                                                                     | 0                                                                      | 0                                                                   | 20                                                                        | 3144 |
| 14      | 605                                                                    | 417                                                                    | 1146                                                                   | 791                                                                 | 64                                                                        | 2172 |
| 15      | 277                                                                    | 191                                                                    | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 3144 |
| 16      | 12128                                                                  | 8364                                                                   | 0                                                                      | 0                                                                   | 53                                                                        | 844  |
| 17      | 0                                                                      | 0                                                                      | 3266                                                                   | 2252                                                                | 135                                                                       | 1210 |
| 18      | 35                                                                     | 24                                                                     | 320                                                                    | 226                                                                 | 47                                                                        | 844  |
| 19      | 132                                                                    | 91                                                                     | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 265  |
| 20      | 1154                                                                   | 796                                                                    | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 374  |
| 21      | 290                                                                    | 200                                                                    | 309                                                                    | 213                                                                 | 0                                                                         | 265  |
| 22      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 0    |
| 23      | 0                                                                      | 0                                                                      | 1034                                                                   | 713                                                                 | 197                                                                       | 309  |
| 24      | 2067                                                                   | 1426                                                                   | 1572                                                                   | 1084                                                                | 0                                                                         | 213  |
| 25      | 0                                                                      | 0                                                                      | 1488                                                                   | 1026                                                                | 0                                                                         | 877  |
| 26      | 361                                                                    | 249                                                                    | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 1084 |
| 27      | 0                                                                      | 0                                                                      | 534                                                                    | 368                                                                 | 185                                                                       | 1026 |
| 28      | 10933                                                                  | 7540                                                                   | 2584                                                                   | 1782                                                                | 0                                                                         | 718  |
| 29      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 522  |
| 30      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 1782 |
| 31      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 0    |
| 32      | 1498                                                                   | 1033                                                                   | 603                                                                    | 209                                                                 | 0                                                                         | 0    |
| 33      | 0                                                                      | 0                                                                      | 316                                                                    | 218                                                                 | 0                                                                         | 303  |
| 34      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 209  |
| 35      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                   | 0                                                                         | 316  |
| 36      | 0                                                                      | 0                                                                      | 622                                                                    | 429                                                                 | 11                                                                        | 218  |
| 37      | 2895                                                                   | 1996                                                                   | 6158                                                                   | 4247                                                                | 316                                                                       | 438  |
| 38      | 10403                                                                  | 7175                                                                   | 4032                                                                   | 2781                                                                | 0                                                                         | 6474 |
| 39      | 0                                                                      | 0                                                                      | 2260                                                                   | 1559                                                                | 11                                                                        | 4510 |
| 40      | 0                                                                      | 0                                                                      | 9718                                                                   | 6702                                                                | 103                                                                       | 2781 |
| 41      | 2340                                                                   | 1614                                                                   | 3818                                                                   | 2633                                                                | 07                                                                        | 2271 |
| 42      | 711                                                                    | 490                                                                    | 3147                                                                   | 2170                                                                | 135                                                                       | 9820 |
| 43      | 5587                                                                   | 3853                                                                   | 5704                                                                   | 3934                                                                | 0                                                                         | 6787 |
| 44      | 3463                                                                   | 2388                                                                   | 1055                                                                   | 728                                                                 | 15                                                                        | 3824 |
| 45      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                      | 0                                                                   | 5                                                                         | 2638 |
|         |                                                                        |                                                                        |                                                                        |                                                                     |                                                                           | 3283 |
|         |                                                                        |                                                                        |                                                                        |                                                                     |                                                                           | 2283 |
|         |                                                                        |                                                                        |                                                                        |                                                                     |                                                                           | 3934 |
|         |                                                                        |                                                                        |                                                                        |                                                                     |                                                                           | 740  |
|         |                                                                        |                                                                        |                                                                        |                                                                     |                                                                           | 4    |

## 1.2.B.

| Secteur | Eté 1990                                                              |                                                                       |                                                                    |                                                                          | Hiver 1989                                                            |                                                                       |
|---------|-----------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------|
|         | Densité $\geq 150$ mm<br>estimée (g/100 m <sup>2</sup> )<br>20 % 29 % | Densité $\geq 150$ mm<br>estimée (g/100 m <sup>2</sup> )<br>20 % 29 % | Densité $< 150$ mm<br>estimée (g/100 m <sup>2</sup> )<br>15 % 18 % | Densité totale<br>estimée (g/100 m <sup>2</sup> )<br>(20-15 %) (29-18 %) | Densité $\geq 150$ mm<br>estimée (g/100 m <sup>2</sup> )<br>20 % 29 % | Densité $\geq 150$ mm<br>estimée (g/100 m <sup>2</sup> )<br>20 % 29 % |
| 1       | 5.4                                                                   | 3.8                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 10.6                                                                  | 7.3                                                                   |
| 2       | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.6                                                                   | 4.4                                                                   |
| 3       | 0.8                                                                   | 0.6                                                                   | 0.0                                                                | 6.3                                                                      | 4.4                                                                   | 7.3                                                                   |
| 4       | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 1.3                                                                      | 0.9                                                                   | 4.4                                                                   |
| 5       | 7.4                                                                   | 5.1                                                                   | 0.0                                                                | 4.8                                                                      | 3.5                                                                   | 0.9                                                                   |
| 6       | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.7                                                                      | 0.4                                                                   | 3.5                                                                   |
| 7       | 9.6                                                                   | 6.6                                                                   | 0.0                                                                | 8.1                                                                      | 6.0                                                                   | 0.4                                                                   |
| 8       | 10.7                                                                  | 7.4                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 9       | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 10      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 14.2                                                                     | 9.8                                                                   | 0.0                                                                   |
| 11      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 12      | 6.9                                                                   | 4.8                                                                   | 0.0                                                                | 11.2                                                                     | 7.9                                                                   | 0.0                                                                   |
| 13      | 0.5                                                                   | 0.4                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 14      | 2.6                                                                   | 1.8                                                                   | 0.0                                                                | 8.2                                                                      | 6.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 15      | 0.8                                                                   | 0.5                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 16      | 36.9                                                                  | 25.4                                                                  | 0.0                                                                | 20.9                                                                     | 15.4                                                                  | 0.0                                                                   |
| 17      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 5.6                                                                      | 3.2                                                                   | 0.0                                                                   |
| 18      | 0.2                                                                   | 0.1                                                                   | 0.0                                                                | 1.6                                                                      | 0.9                                                                   | 0.0                                                                   |
| 19      | 0.5                                                                   | 0.3                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 20      | 2.6                                                                   | 1.8                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 21      | 0.8                                                                   | 0.5                                                                   | 0.0                                                                | 0.6                                                                      | 0.4                                                                   | 0.0                                                                   |
| 22      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 23      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 15.5                                                                     | 11.9                                                                  | 0.0                                                                   |
| 24      | 7.9                                                                   | 5.5                                                                   | 0.0                                                                | 6.7                                                                      | 4.6                                                                   | 0.0                                                                   |
| 25      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 5.4                                                                      | 3.7                                                                   | 0.0                                                                   |
| 26      | 1.9                                                                   | 1.3                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 27      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 8.4                                                                      | 14.6                                                                  | 11.5                                                                  |
| 28      | 16.2                                                                  | 11.2                                                                  | 0.0                                                                | 5.2                                                                      | 3.6                                                                   | 0.0                                                                   |
| 29      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 30      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 31      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 32      | 2.9                                                                   | 2.0                                                                   | 0.0                                                                | 1.4                                                                      | 0.9                                                                   | 0.0                                                                   |
| 33      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.6                                                                      | 0.6                                                                   | 0.0                                                                   |
| 34      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 35      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 36      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.0                                                                      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   |
| 37      | 8.1                                                                   | 5.6                                                                   | 0.0                                                                | 4.2                                                                      | 2.9                                                                   | 0.0                                                                   |
| 38      | 49.5                                                                  | 34.1                                                                  | 0.0                                                                | 48.5                                                                     | 36.9                                                                  | 0.0                                                                   |
| 39      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 13.2                                                                     | 9.1                                                                   | 0.0                                                                   |
| 40      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 12.0                                                                     | 8.3                                                                   | 0.0                                                                   |
| 41      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 50.8                                                                     | 35.8                                                                  | 0.0                                                                   |
| 42      | 9.4                                                                   | 6.5                                                                   | 0.0                                                                | 10.4                                                                     | 7.2                                                                   | 0.0                                                                   |
| 43      | 21.6                                                                  | 14.9                                                                  | 0.0                                                                | 16.2                                                                     | 11.2                                                                  | 0.0                                                                   |
| 44      | 10.3                                                                  | 7.1                                                                   | 0.0                                                                | 5.2                                                                      | 3.7                                                                   | 0.0                                                                   |
| 45      | 0.0                                                                   | 0.0                                                                   | 0.0                                                                | 0.5                                                                      | 0.4                                                                   | 0.0                                                                   |

manière empirique quatre zones principales (notées A-D) où la densité des peuplements est semblable en été et en hiver. La zone D, qui regroupe 47,5 % des captures estivales (soit 566 individus) pour une surface de 1,83 ha, présente une densité estimée 10,7 ind./100 m<sup>2</sup>, soit une valeur légèrement supérieure à la moyenne calculée par Philippart et contraste par sa richesse avec la pauvreté relative des zones A-C.

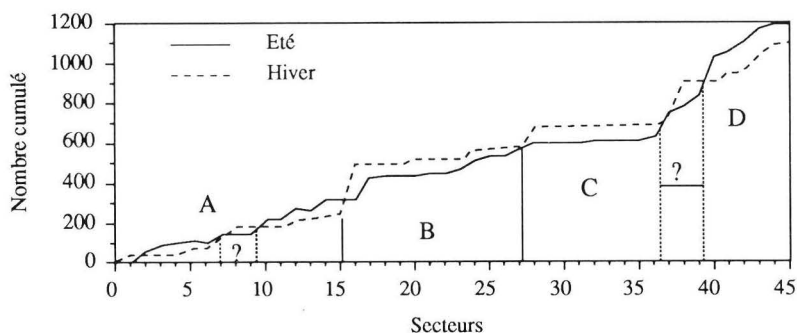


Fig. 1.12. Distribution cumulée des captures de barbeaux > 150 mm sur la zone d'étude de l'Ourthe en décembre 1989 (N = 1086) et août 1990 (N = 1190). Secteurs numérotés 1-45 de l'aval vers l'amont. A, B, C et D = zones présumées groupant des sous-populations.

## 4. Conclusions

Sur la base de ses caractéristiques physiographiques, thermiques, chimiques et biocénétiques, la zone étudiée est typique d'une zone à barbeau alcaline et présente une qualité environnementale compatible avec l'approche d'une situation qualifiée de « physiologique ». Cette notion se doit d'être relativisée par notre étude récente de la population de barbeaux de la zone d'étude. La confrontation des paramètres estimés sectoriels avec les paramètres globaux et structurels de la population de barbeaux sur l'ensemble de la zone d'étude révèle en effet que :

- les effectifs de la population de barbeaux de la zone d'étude sont en diminution sensible depuis le début des années 1970 ;
- la diminution des effectifs n'est pas le fait d'un recrutement déficitaire permanent, les classes d'âge jeunes (surtout 1989) étant représentées ;
- la diminution n'est pas homogène selon les secteurs ou tronçons de rivière, certains d'entre eux présentant des densités estimées (**tableau 1.2 B**) comparables voire supérieures aux estimations de Philippart (1977, 1987).

Cette régression démographique se traduit donc principalement par la concentration plus marquée de la population dans certains secteurs ou tronçons de rivière relativement localisés et dont la caractérisation apparaît nécessaire dans le cadre de l'étude des stratégies d'occupation de l'espace à l'échelle de la population, de même que pour des études de gestion de l'écosystème. Ce problème sera abordé dans la troisième partie du travail, à la lumière des préférences de l'espèce pour les variables du microhabitat.

## Chapitre 2

# Méthodologie de récolte des données sur l'occupation du temps et de l'espace au moyen de la téléométrie

### 1. Choix de la méthode

#### 1.1. Bref inventaire des techniques de récoltes de données et adéquation avec le cadre de l'étude

L'approche de l'occupation du temps et de l'espace par un poisson peut être effectuée par un ensemble de techniques complémentaires de récolte de données dont l'efficacité varie cependant considérablement en fonction de l'espèce et de l'environnement dans lequel se déroule l'étude. Les principales techniques utilisées, leurs avantages et limites d'applications (ou de performances) sont présentés dans le **tableau 2.1**.

Aucune des techniques de récolte indirecte de données ne peut remplacer *stricto sensu* l'observation directe, mais leur utilisation s'avère souvent indispensable dans le cadre d'études éco-éthologiques où les possibilités d'observation directe sont extrêmement limitées, par exemple dans le cas d'espèces migratrices, benthiques ou cryptiques, ou encore d'espèces développant des rythmes d'activités à tendance nocturne.

Considérant, d'une part, les objectifs de notre étude, à savoir la possibilité de récolter en toutes conditions des informations sur les déplacements et rythmes d'activités, et, d'autre part, les caractéristiques de l'Ourthe (turbidité variable, largeur supérieure à 20 m, écoulements turbulents et présence de nombreux abris potentiels) et de l'espèce étudiée (mobile, benthique, relativement mimétique et activité supposée nocturne), nous avons choisi la biotéléométrie comme technique principale de récolte de données.

#### 1.2. Définition et champ d'application de la biotéléométrie

Le champ de la biotéléométrie recouvre toutes les utilisations des marques actives et prises de mesures réalisées à partir du signal produit par un émetteur fixé à l'animal étudié. Les applications de cette technique englobent donc le pistage (détection de position), de même que la mesure de facteurs environnementaux, physiologiques et comportementaux. Depuis les années 1960 et les premiers émetteurs développés aux Etats-Unis (Trefethen, 1956 ; Johnson, 1960 ; Cochran & Lord, 1963), les progrès accomplis dans la miniaturisation des composants électroniques et des batteries ont permis une réduction considérable de l'encombrement et du poids des émetteurs (jusqu'à un minimum de 0,8 g) et rendu possible le pistage d'espèces et d'individus de

taille modeste, comme les campagnols ou, chez les poissons, les smolts de saumon de l'Atlantique, de telle sorte qu'au fil des années, la biotélémétrie a progressivement émergé comme l'une des techniques majeures en éco-éthologie aquatique. En 1972, Malinin & Svirskii présentaient une revue bibliographique consacrée au sujet et recensait 35 publications. Stasko, dans une remarquable bibliographie annotée publiée en 1975, dénombrait 147 publications ; le travail de revue le plus récent consacré à la biotélémétrie aquatique recense plus de 1100 publications, faisant référence à 168 espèces aquatiques dont 102 espèces de poissons (Baras, 1991).

**Tableau 2.1.** Efficacité comparée des différentes techniques de récolte de données utilisées dans le cadre d'études éco-éthologiques d'espèces aquatiques. (d'après Baras & Philippart, 1989).

- Les **marques semi-actives** sont des marques ne possédant pas leur propre source d'énergie mais pouvant émettre un signal porteur d'un code lorsqu'elles sont excitées par une onde électromagnétique de fréquence appropriée.
- Les **marques actives**, au contraire, possèdent une source d'énergie (déterminant leur durée de vie) et émettent, sous forme d'énergie radiative, un signal pouvant être perçu par un récepteur approprié.

| Méthodes                                                                                     | Avantages                                                                                                                                                           | Inconvénients et limitations                                                                                                                                                                                                       |
|----------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Observation directe</b>                                                                   | <ul style="list-style-type: none"> <li>suivi continu et précis des comportements.</li> </ul>                                                                        | <ul style="list-style-type: none"> <li>difficulté d'identifier l'individu suivi en l'absence de marquage.</li> </ul>                                                                                                               |
| <b>1. Depuis la berge</b>                                                                    | <ul style="list-style-type: none"> <li>pas de stress de capture ni d'interaction directe.</li> </ul>                                                                | <ul style="list-style-type: none"> <li>limitation par la profondeur, la turbidité et la luminosité.</li> </ul>                                                                                                                     |
| <b>2. En plongée</b>                                                                         | <ul style="list-style-type: none"> <li>pas de perte de contact à grande profondeur.</li> </ul>                                                                      | <ul style="list-style-type: none"> <li>risques d'interaction avec l'animal étudié ;</li> <li>problèmes posés par les espèces nocturnes, mimétiques, benthiques et/ou cryptiques ;</li> <li>limitation par la turbidité.</li> </ul> |
| <b>Sonar</b>                                                                                 | <ul style="list-style-type: none"> <li>possibilité de suivi continu ;</li> <li>pas de stress de capture.</li> </ul>                                                 | <ul style="list-style-type: none"> <li>faible résolution pour la plupart des espèces ;</li> <li>pas d'identification individuelle ;</li> <li>faible pouvoir de détection pour les espèces strictement benthiques.</li> </ul>       |
| <b>Marquage</b>                                                                              | <ul style="list-style-type: none"> <li>reconnaissance individuelle ou de groupe.</li> </ul>                                                                         | <ul style="list-style-type: none"> <li>stress de capture et de marquage.</li> </ul>                                                                                                                                                |
| <b>1. Marques passives individuelles</b><br>(Carlin, spaghetti, barettes métalliques,...)    | <ul style="list-style-type: none"> <li>marquage rapide.</li> </ul>                                                                                                  | <ul style="list-style-type: none"> <li>mesures ponctuelles ;</li> <li>stress de recaptures multiples ;</li> <li>manipulations souvent longues de l'individu pour son identification.</li> </ul>                                    |
| <b>2. Marques semi-actives</b><br>(« PIT-tags »)                                             | <ul style="list-style-type: none"> <li>identification immédiate avec peu ou pas de manipulations de l'individu marqué ;</li> <li>durée de vie illimitée.</li> </ul> | <ul style="list-style-type: none"> <li>observations ponctuelles ;</li> <li>stress de recaptures multiples en raison de la faible portée des marques (3m).</li> </ul>                                                               |
| <b>3. Marques actives</b><br>(diodes électroluminescentes, émetteurs radio ou ultrasoniques) | <ul style="list-style-type: none"> <li>identification immédiate ;</li> <li>absence de stress de recapture ;</li> <li>possibilité de suivi continu.</li> </ul>       | <ul style="list-style-type: none"> <li>procédure de marquage plus longue et complexe ;</li> <li>marques « encombrantes » ;</li> <li>manque d'information sur l'appartenance de l'individu à un groupe.</li> </ul>                  |

### 1.3. Choix du type de radiation

Les techniques de biotélémétrie en milieu aquatique peuvent faire appel à trois types d'énergie radiative : les ondes lumineuses, ultrasonores ou radio. Les **ondes lumineuses** font référence à l'utilisation de diodes électroluminescentes et constituent un cas tout à fait particulier de biotélémétrie, puisque nous pouvons assimiler leur principe à celui d'une amplification de la « visibilité » de la marque pour l'observateur. Leur cadre d'utilisation est généralement limité à l'étude d'espèces ou d'individus de très petite taille, ne pouvant être équipés de marques sonore ou radio, et vivant dans un milieu ouvert et peu profond (ex. : gastéropodes intertidaux, Chelazzi *et al.*, 1983). Ces dernières caractéristiques étant relativement incompatibles avec notre milieu d'étude et les habitus écologiques du barbeau, nous ne pouvions retenir ce type de radiations.

Le choix entre **ondes ultrasonores et radio** s'avère plus délicat à effectuer, les deux types d'énergie présentant des avantages et inconvénients spécifiques, comme décrit dans le **tableau 2.2**. Les ondes ultrasonores sont particulièrement intéressantes étant donné leur portée à grande profondeur et la faible diminution de la force du signal dans des eaux de conductivité élevée ( $\geq 300\text{-}400\text{ }\mu\text{S/cm}$ ), mais leur utilisation apparaît limitée dans le cadre de milieux à écoulement turbulent. De plus, la détection d'ondes ultrasonores requiert l'utilisation d'hydrophones (émergés) qui s'avèrent d'un manière peu pratique en rivière, principalement lorsque l'étude nécessite un suivi continu des déplacements (au cours du cycle journalier, par exemple). Suite à ces arguments, nous avons opté pour l'utilisation des ondes radio. Les paragraphes qui suivent abordent les différents aspects liés au développement de l'étude par radiopistage (technique, faisabilité, récoltes de données).

**Tableau 2.2. Comparaison des principales caractéristiques des ondes radio et ultrasonores.**  
Limitations du cadre d'application des deux types de radiations en biotélémétrie aquatique.

| Caractéristiques                                              | Ondes radio                                                                                                      | Ondes « sonores » (ultrasons)                                                                                         |
|---------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Fréquence                                                     | 30-104 MHz                                                                                                       | 20-300 KHz                                                                                                            |
| Origine du signal                                             | quartz                                                                                                           | plomb zirconium titane (PZT)                                                                                          |
| <b>Influence de plusieurs facteurs sur la force du signal</b> |                                                                                                                  |                                                                                                                       |
| Profondeur                                                    | atténuation rapide                                                                                               | peu d'atténuation                                                                                                     |
| Conductivité                                                  | atténuation rapide                                                                                               | peu d'atténuation                                                                                                     |
| Pluie                                                         | —                                                                                                                | création d'un bruit de fond pouvant atteindre 25 db                                                                   |
| Végétation aquatique                                          | —                                                                                                                | absorption (1 db)                                                                                                     |
| Turbulences                                                   | —                                                                                                                | absorption par bulles d'air (1 db)                                                                                    |
| Glace                                                         | —                                                                                                                | barrière infranchissable                                                                                              |
| Thermocline                                                   | —                                                                                                                | barrière infranchissable                                                                                              |
| Cadre principal d'utilisation                                 | rivières, fleuves et lacs de faible profondeur et/ou de faible conductivité ( $\leq 300\text{ }\mu\text{S/cm}$ ) | mer, estuaires, lacs et fleuves de grande profondeur et/ou de forte conductivité ( $\geq 300\text{ }\mu\text{S/cm}$ ) |

## 2. Méthodes de radiotélémetrie

Dans un souci de clarté, nous rappelons dans un premier temps le principe du radiopistage en milieu aquatique, les divers aspects pris en compte et développés dans notre approche méthodologique du problème étant soulignés dans ce paragraphe. Nous ne développerons pas les aspects techniques et méthodologiques liés aux autres types de radiations, renvoyant le lecteur à la synthèse exemplaire de Stasko & Pincock (1977) pour les ondes ultrasonores.

### 2.1. Principe du radiopistage en milieu aquatique (cf., entre autres, Stasko & Pincock, 1977 ; Winter *et al.*, 1978 ; Solomon, 1982) (fig. 2.1)

L'animal est **équipé** d'un émetteur radio muni d'une batterie et qui émet, sur une **fréquence déterminée**, un signal pulsé (afin de diminuer le drain de courant de la batterie et donc d'augmenter la **durée de vie de l'émetteur**) sous la forme d'ondes électromagnétiques (fréquence pilotée par quartz), qui **se propagent** omnidirectionnellement dans le milieu. Toutefois, en vertu des lois de la réfraction, seules les ondes dont les vecteurs forment un angle inférieur à  $6^\circ$  avec la perpendiculaire à l'interface air-eau peuvent traverser cet interface et se propager dans l'air (Bultitude, 1975). Le signal peut alors être capté par une **antenne** qui reçoit l'onde électromagnétique dont les impulsions, filtrées et amplifiées par le récepteur, sont rendues perceptibles pour l'opérateur sous la forme de « bips » sonores et/ou de déviations de l'aiguille d'un galvanomètre.

L'antenne utilisée est généralement caractérisée par un diagramme de réception asymétrique (ou non uniforme) qui permet de déterminer (avec une **précision** dépendant du type d'antenne) la direction de la source d'émission du signal capté par la station réceptrice. Une fois cette direction identifiée, l'opérateur peut décider de s'approcher de la source d'émission afin d'en préciser la localisation (pistage par « homing ») ou d'effectuer un second pointage à partir d'un autre point de mesure afin de déterminer par **biangulation** la position de l'émetteur.

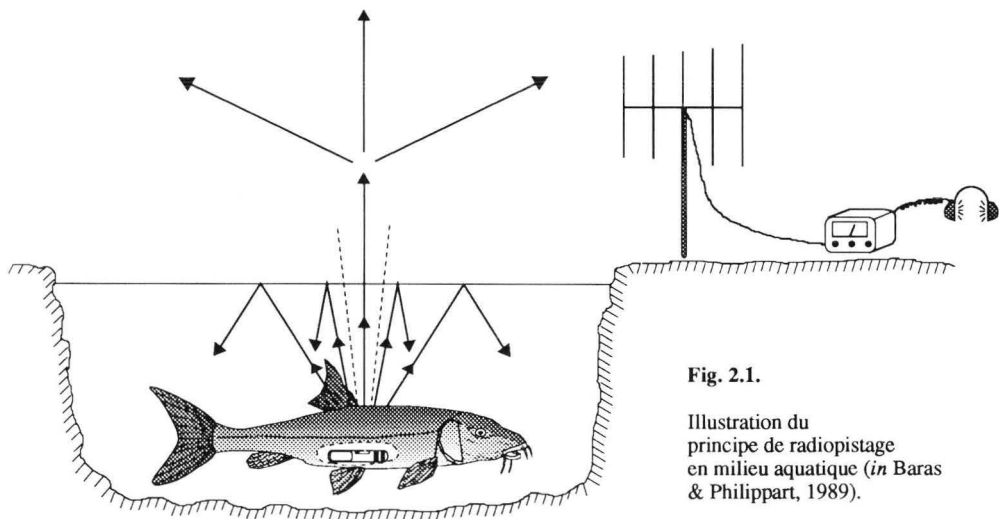


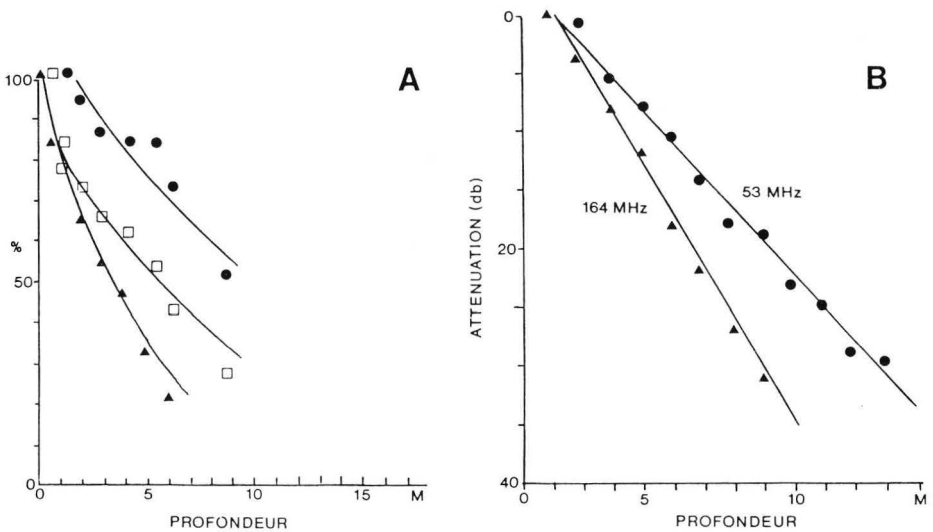
Fig. 2.1.

Illustration du principe de radiopistage en milieu aquatique (*in* Baras & Philippart, 1989).



## 2.2. Transmission du signal et choix de la fréquence d'émission

Le signal transmis par l'antenne émettrice se propage omnidirectionnellement dans l'air comme dans l'eau. Toutefois, dans le milieu aquatique, le champ de force électromagnétique rayonné par l'antenne émettrice immergée s'atténue beaucoup plus rapidement que dans l'air, et exponentiellement avec la profondeur d'immersion (Saran & Held, 1960 ; Winter *et al.*, 1978). Cette diminution de la force du signal est d'autant plus importante que la conductivité électrique de l'eau augmente (fig. 2.2 A) et que la fréquence d'émission est élevée (Kuechle, *in* Winter, 1983) : les ondes électromagnétiques se propageant dans l'eau y induisent une augmentation locale de la conductivité (ayant pour effet de rendre le milieu moins perméable à leur propagation), qui est directement proportionnelle à la fréquence d'émission (fig. 2.2 B).



**Fig. 2.2.** A. Atténuation d'un signal radio en fonction de la profondeur d'émission, dans des eaux de différente conductivité. L'axe des ordonnées exprime la distance maximale de réception, en pourcentage de la portée maximale (émetteur à la surface de l'eau). Points = 80 µS/cm (Lac Supérieur, Minnesota) ; carrés et triangles = 300 µS/cm (Lac Bemidji, Minnesota).  
B. Comparaison de l'atténuation du signal radio en fonction de la profondeur d'émission, dans une eau de 70 µS/cm de conductivité (Lac Supérieur) pour des fréquences de 53 et 164 MHz. (A et B *in* Winter *et al.*, 1978)

Pour cette raison, la bande de fréquence la plus utilisée en radiopistage aquatique est celle des 30-50 MHz, les hautes fréquences (150-160 MHz) utilisées en radiopistage terrestre s'atténuant en effet beaucoup plus rapidement que les basses fréquences (respectivement 12 et 18 dB d'atténuation à une profondeur de 5 m dans une eau de conductivité 80 µS/cm). Le choix précis de la gamme de fréquence utilisée dans notre étude sur le barbeau fluviatile (40,600 - 40,700 MHz) a été effectué après avoir testé l'environnement électromagnétique de la zone centrale d'étude à l'aide d'un Spectrum Analyser.

**Tableau 2.3. Liste exemplative des problèmes liés à la présence de l'émetteur ou consécutifs à la procédure de marquage rencontrés dans les études de biotélémétrie chez les poissons (transposé de Baras, 1991).** Le terme « mode » désigne le mode d'attachement de l'émetteur : S = insertion intrastomacale ; E = attachement externe ; A = implantation abdominale (intrapéritonéale).

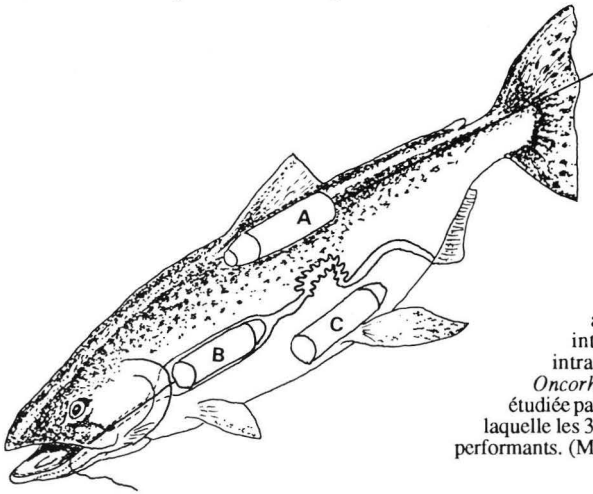
| Problème rencontré                            | Espèce                                                   | Attachement | Référence                       |
|-----------------------------------------------|----------------------------------------------------------|-------------|---------------------------------|
| Mortalité.                                    | <i>Esox masquinongy</i>                                  | A           | Dombeck, 1979.                  |
|                                               | <i>Perca flavescens</i>                                  | E           | Ross & McCormick, 1981.         |
|                                               | <i>Pylodictis olivaris</i>                               | A           | Ross & Kleiner, 1982.           |
|                                               | <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>                       | A           | Nall & Schardt, 1980.           |
|                                               | <i>Micropterus treculi</i>                               | A           | Manns, 1981.                    |
| Induction de flottabilité négative.           | <i>Lepomis macrochirus</i>                               | S           | Gallegg & Magnuson, 1972.       |
|                                               | <i>Salmo salar</i>                                       | E           | Fried <i>et al.</i> , 1976.     |
| Régurgitation.                                | <i>Oncorhynchus</i> sp.                                  | S           | Johnson, 1971.                  |
|                                               | <i>Oncorhynchus mykiss</i>                               | S           | Johnson, 1971.                  |
|                                               | <i>Salmo trutta trutta</i>                               | S           | Solomon & Storeton-West, 1982.  |
|                                               | <i>Anguilla rostrata</i>                                 | S           | Stasko & Rommel, 1974.          |
|                                               | <i>Seriola quinqueradiata</i>                            | S           | Ichihara <i>et al.</i> , 1972.  |
|                                               | <i>Micropterus dolomieu</i>                              | S           | McLean <i>et al.</i> , 1982.    |
|                                               | <i>Morone chrysops</i>                                   | S           | Henderson <i>et al.</i> , 1966. |
|                                               | <i>Ictalurus nebulosus</i>                               | S           | Kelso, 1974.                    |
| Rupture de l'oesophage.                       | <i>Salmo salar</i>                                       | S           | Solomon & Storeton-West, 1982.  |
|                                               | <i>Salmo clarki</i>                                      | S           | McCleave & Horrall, 1970.       |
| Atrophie du tube digestif.                    | <i>Oncorhynchus tshawytscha</i>                          | S           | Haynes, 1978.                   |
| Hyperactivité post-lâcher.                    | <i>Gadus morhua</i>                                      | S           | Hawkins <i>et al.</i> , 1974.   |
| Réduction des capacités de nage.              | <i>Salmo salar</i>                                       | S, E        | McCleave & Stred, 1975.         |
| Dévalaison.                                   | <i>Oncorhynchus tshawytscha</i>                          | S           | Haynes & Gray, 1979.            |
| Perte de l'émetteur.                          | <i>Salmo trutta trutta</i>                               | E           | Langford <i>et al.</i> , 1977.  |
| Emetteur coincé dans la végétation.           | <i>Perca flavescens</i>                                  | E           | Ross & McCormick, 1981.         |
| Emetteur arraché sur substrat rocheux.        | <i>Salmo salar</i>                                       | E           | Nettles & Gloss, 1987.          |
| Erosion des écailles.                         | <i>Catostomus commersonni</i>                            | E           | Lonsdale & Baxter, 1968.        |
| Erosion des muscles dorsaux.                  | <i>Morone chrysops</i> X<br><i>M. saxatilis</i> hybrides | E           | Yeager, 1982.                   |
|                                               | <i>Barbus barbus</i>                                     | E           | Kalpers <i>et al.</i> , 1989.   |
| Hypoactivité.                                 | <i>Oncorhynchus mykiss</i>                               | E           | Zimmermann, 1980.               |
|                                               |                                                          |             | Zimmermann, 1977.               |
| Diminution de la nutrition.                   | <i>Micropterus salmoides</i>                             | E           | Ross & McCormick, 1981.         |
| Augmentation de la consommation d'oxygène.    | <i>Oncorhynchus mykiss</i>                               | E           | Lewis & Muntz, 1984.            |
| Réduction de l'hydrodynamisme.                | <i>Anguilla anguilla</i>                                 | E           | Tesch, 1987.                    |
| Modifications de l'équilibre.                 | <i>Salmo salar</i>                                       | E           | Thorpe <i>et al.</i> , 1981.    |
| Gêne des mouvements de la dorsale.            | <i>Cyprinus carpio</i>                                   | E           | Trocherie & Bercy, 1984.        |
| Nage irrégulière.                             | <i>Oncorhynchus mykiss</i>                               | E           | Mellas & Haynes, 1985.          |
| Rupture de la zone d'incision.                | <i>Micropterus dolomieu</i>                              | A           | Peterson, 1975.                 |
|                                               | <i>Micropterus punctatus</i>                             | A           | Peterson, 1975.                 |
|                                               | <i>Micropterus treculi</i>                               | A           | Manns, 1981.                    |
|                                               | <i>Stizostedion vitreum canadense</i>                    | A           | Wrenn & Hackney, 1979.          |
|                                               | <i>Lepomis macrochirus</i>                               | A           | Prince & Maughan, 1978.         |
|                                               | <i>Oncorhynchus mykiss</i>                               | A           | Lucas, 1989.                    |
| Encapsulation de l'émetteur par le péritoine. |                                                          |             |                                 |
| Expulsion transintestinale.                   | <i>Ictalurus punctatus</i>                               | A           | Summerfelt & Mosier, 1984.      |
|                                               |                                                          |             | Marty & Summerfelt, 1986.       |
|                                               | <i>Oncorhynchus mykiss</i>                               | A           | Chisholm & Hubert, 1985.        |
| Infection fongique.                           | <i>Salmo salar</i>                                       | S           | Solomon & Storeton-West, 1982.  |
|                                               | <i>Morone americana</i>                                  | A, E        | Mellas & Haynes, 1985.          |
| Irritation par fil de suture permanent.       | <i>Barbus barbus</i>                                     | A           | Kalpers <i>et al.</i> , 1989.   |
| Nécrose de la ceinture pelvienne.             | <i>Lepomis macrochirus</i>                               | A           | Prince & Maughan, 1978.         |
| Erosion rectale.                              | <i>Ctenopharyngodon idella</i>                           | A           | Schramm & Black, 1984.          |
| Altération des gonades.                       | <i>Oncorhynchus mykiss</i>                               | A           | Bidgood, 1980.                  |
| Hémorragies internes.                         | <i>Ambloplites rupestris</i>                             | A           | Chamberlain, 1979.              |
| Perte de poids à long terme.                  | <i>Micropterus salmoides</i>                             | A           | Mesing & Wicker, 1986.          |
|                                               |                                                          | A           | Crumpton <i>et al.</i> , 1980.  |
| Comportement erratique.                       | <i>Micropterus salmoides</i>                             | A           | Mesing & Wicker, 1986.          |
| Réduction des tendances sociales.             | <i>Micropterus treculi</i>                               | A           | Manns, 1981.                    |

## 2.3. Fixation de l'émetteur

Toute étude par marquage suppose de manière implicite que la présence de la marque ou la procédure de marquage n'affecte pas significativement, à court et à long terme, la survie, les performances ou le comportement de l'animal. Cette présomption est particulièrement importante dans les études utilisant des techniques de récolte indirecte de données (comme le radiopistage), au cours desquelles l'opérateur n'a que très rarement l'opportunité d'observer ou de recapturer l'individu étudié. Nous insistons donc particulièrement sur cet aspect du problème, qui est souvent une des clés de la réussite et de la validité d'une étude par télémétrie.

### 2.3.1. Modes de fixation de l'émetteur et biais méthodologiques potentiels

Les trois modes de fixation les plus couramment utilisés chez les poissons sont illustrés par la **figure 2.3**. Ils consistent soit en un attachement externe, généralement dorsal ou latérodorsal, soit en une insertion intrastomacale (forcée ou par ingestion) ou encore en une implantation intrapéritonéale.



**Fig. 2.3.** Illustration des trois principaux modes d'attachement utilisés chez les poissons : **A** = attachement externe ; **B** = insertion intrastomacale ; **C** = implantation intrapéritonéale. espèce représentée : *Oncorhynchus tshawytscha*, première espèce étudiée par biotélémétrie (Johnson, 1960), chez laquelle les 3 modes d'attachement se sont avérés performants. (Modifié de Haynes & Gray, 1979).

Une analyse approfondie de la bibliographie consacrée au problème (Baras, 1991) a permis de vérifier que le type d'attachement influence considérablement le succès et la validité de l'étude. Les principaux problèmes rencontrés sont décrits dans le **tableau 2.3**. Cette liste non exhaustive indique, d'une part, qu'aucune technique ne peut faire office de panacée, et, d'autre part, la variabilité extrême des réactions d'espèces même très proches. Ainsi, le saumon de l'Atlantique *Salmo salar*, migrateur anadrome, ne s'alimente pas au cours de sa migration vers les sites de reproduction et retient très bien un émetteur inséré dans son tube digestif. Au contraire, la truite de mer *Salmo trutta trutta*, qui montre un comportement migrateur similaire mais s'alimente lorsqu'elle remonte les cours d'eau, régurgite systématiquement l'émetteur, en moyenne 7 jours après le marquage (Solomon & Storeton-West, 1983 ; Cazemier, com. pers.).

La spécificité extrême des réactions consécutives à la procédure de marquage ou à la présence de la marque elle-même souligne la nécessité d'effectuer, lorsqu'aucune donnée n'est disponible sur l'espèce-cible, une étude de faisabilité visant à déterminer les procédures et conditions optimales d'attachement de l'émetteur.

### 2.3.2. Etude de faisabilité du radiomarquage chez *Barbus barbus*

Afin de déterminer laquelle des trois techniques d'attachement d'émetteur s'avérerait la plus fiable et la moins perturbatrice pour le barbeau fluviatile, nous avons réalisé des expériences préliminaires sur des barbeaux élevés en bassins (4 m<sup>2</sup>, 1,5 m<sup>3</sup>) au CERER-Pisciculture à Tihange. Les dimensions, formes et densités des simulacres en résine époxy (4 composants), utilisés en lieu et place des émetteurs dans ces expériences, étaient calquées sur des modèles d'émetteurs disponibles dans le commerce et destinés à représenter 2 % maximum du poids du poisson (valeur couramment admise comme limite supérieure de la non-réduction significative de flottabilité ; Stasko & Pincock, 1977).

#### 2.3.2.1. Synthèse de l'étude de faisabilité

Les méthodes d'attachement et protocoles d'expériences ayant été décrits dans des publications précédentes (Kalpers *et al.*, 1989 ; Baras & Philippart, 1989), nous ne présentons dans ce paragraphe que la synthèse des résultats et les conclusions de cette étude de faisabilité, renvoyant le lecteur à ces publications pour les détails d'ordre technique.

Le **tableau 2.4** résume les résultats de cette étude expérimentale et montre que le mode de fixation externe (inspiré de celui décrit par Mellas & Haynes, 1985) s'est révélé tout à fait inadéquat et déontologiquement inacceptable chez *Barbus barbus* : forte mortalité (notamment par hydropisie infectieuse), sensibilité accrue au stress, faible croissance, érosion des écailles, de la peau et des champs musculaires dorsaux, perte des marques et/ou absence de cicatrisation complète chez les individus retenant les marques. L'insertion intrastomacale (inspirée du protocole proposé par Solomon & Storeton-West, 1983), pratiquée sur cinq individus, a également été rejetée, mais pour des raisons d'ordre logistique. En effet, le barbeau fluviatile, comme nombre de cyprins, ne possède pas d'estomac défini anatomiquement. En outre, l'étroitesse pharyngienne et oesophagienne ne nous permettait pas d'insérer des émetteurs de taille (et donc de puissance et de durée de vie) compatible avec les objectifs de l'étude, et qui, de plus, auraient pu, en raison de leurs dimensions réduites et l'absence de poche stomacale, être éliminés par le péristaltisme intestinal : 3 individus ont ainsi perdu leur simulacre (observation de la dilatation anale caractéristique du phénomène, notée dans le cadre de l'expulsion transintestinale d'émetteurs implantés chirurgicalement ; Marty & Summerfelt, 1986) alors que les deux autres l'ont gardé jusqu'à la fin de la période d'étude (3 mois), comme observé chez *Cyprinus carpio* (N = 1) par Steinbach (1986).

**Tableau 2.4.** Synthèse des résultats de l'étude de faisabilité de radiomarquage chez *Barbus barbus*, réalisée avec des simulacres en résine époxy dans les installations du CERER-Tihange (bassin de 4 m<sup>2</sup>, 1,5 m<sup>3</sup> ; température moyenne = 16,5 °C). Dans la rubrique « Rétention de marques », nous ne tenons compte que du pourcentage de rétention chez les individus vivants à la fin de l'étude. T.M.C.C. = Temps Moyen de Cicatrisation Complète (muscles et peau), exprimé en jours. %  $\Delta$  poids (100 jours) = variation du poids moyen des individus survivants du lot considéré, exprimée en % du poids moyen initial. (In Baras & Philippart, 1989).

|                               | Matériel de suture    | N  | Survie (%) | Rétention de marques (%) | T.M.C.C. (jours) | % $\Delta$ poids (100 jours) | Remarques                                                                  |
|-------------------------------|-----------------------|----|------------|--------------------------|------------------|------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|
| Attachement externe           | Nylon (0,5 mm)        | 20 | 35,0       | 42,8                     | —                | — 8,0                        | érosion de la peau, des écailles et des muscles dorsaux                    |
| Insertion intrastomacale      |                       | 5  | 100,0      | 40,0                     |                  |                              | expulsion par péristaltisme                                                |
| Implantation intrapéritonéale | Catgut (résorbable)   | 40 | 97,5       | 100,0                    | 42               | 4,1                          | perte des fils de suture en 24 h<br>irritation par fil de suture permanent |
|                               | Dexon (résorbable)    | 7  | 100,0      | 100,0                    | 45               | 3,8                          |                                                                            |
|                               | Flexocrin (permanent) | 15 | 100,0      | 100,0                    | 65               | — 2,0                        |                                                                            |
|                               |                       |    |            |                          |                  |                              |                                                                            |

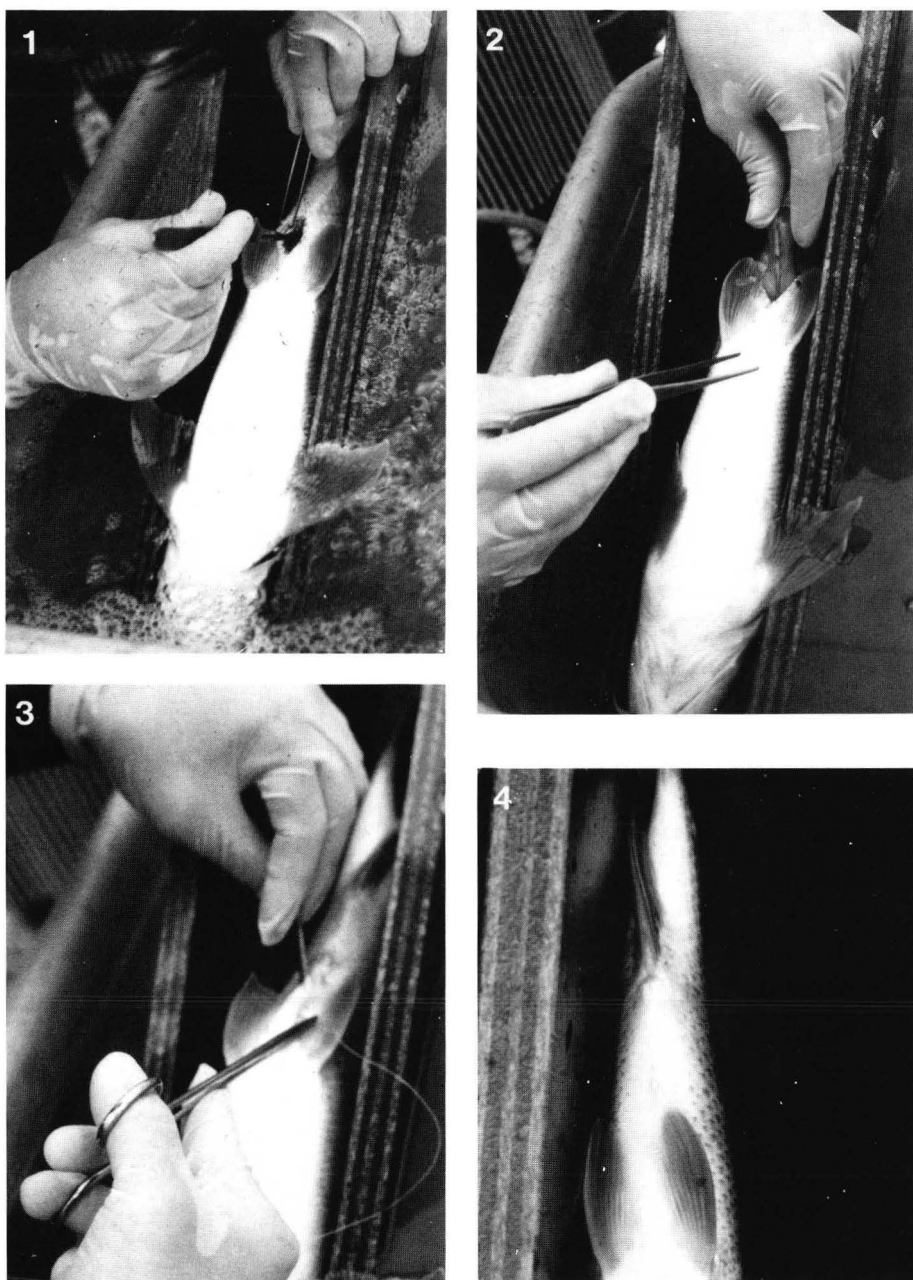
Au contraire, l'implantation intrapéritonéale, inspirée des protocoles proposés par Hart & Summerfelt (1975) et Vallière *et al.* (1986), s'est révélée particulièrement performante pour autant que les points de suture aient été réalisés à l'aide de matériel résorbable, de type catgut ou dextron. En effet, si on excepte un stress post-opératoire de 2 à 5 jours, les résultats indiquent l'absence de perturbation majeure de cette technique d'attachement et de la présence de la marque sur la survie, la croissance et la rétention de marques à long terme (100 % après 12 mois). Aucun phénomène d'encapsulation de l'émetteur par le péritoine ou par une capsule conjonctive n'a été noté chez les individus sacrifiés au terme de l'expérience ou chez les individus recapturés en milieu naturel au terme de l'étude de pistage. Ces résultats concordent avec les observations réalisées par d'autres chercheurs et confirment que, pour la plupart des espèces, l'implantation chirurgicale représente la méthode la plus fiable pour le radiomarquage à long terme en radiopistage : rétention d'un émetteur pendant 3 ans chez *Cyprinus carpio* (Johnsen, 1980) et pendant 9 ans chez *Stizostedion vitreum* (Winter, com. pers.). Rappelons également qu'un émetteur implanté dans la cavité intrapéritonéale se situe au niveau du centre de gravité de l'animal, ce qui minimise les risques de déséquilibres posturaux et leurs conséquences sur les capacités de nage.

En raison du « succès » de la méthodologie employée chez *Barbus barbus*, de même que son application possible à d'autres espèces de poissons — application réussie notamment chez *Salmo trutta fario*, *Leuciscus cephalus* et récemment *Silurus glanis* (en collaboration avec le Professeur L. Caillière, Université de Lyon) — le protocole d'implantation est détaillé dans le paragraphe suivant, de manière à permettre au lecteur de s'inspirer de cette technique et de la mettre en oeuvre dans les conditions supposées optimales.

### 2.3.2.2. Protocole d'implantation chirurgicale des émetteurs radio

Le poisson est placé dans une solution d'anesthésique dont la concentration a été optimisée afin de permettre une sédation, une anesthésie et une récupération rapide. Des expériences préliminaires effectuées sur 27 barbeaux de toutes tailles ont permis de fixer cette concentration optimale à 100 mg/l de MS222 (méthane-sulfonate-tricaine), à une température comprise entre 14 et 20 °C, le taux d'oxygène dissous étant supérieur ou égal à 6 mg/l. Le poisson est progressivement amené en phase d'anesthésie III.2 (définie par MacFarland & Klontz, 1969 et Bonath, 1977), caractérisée par un rythme operculaire rapide ( $\geq 100/\text{min}$  vs 50-70/min avant la sédation), une perte complète d'équilibre et l'absence de réponse aux stimuli tactiles et douloureux. Ce stade stable et propice à la réalisation d'une intervention chirurgicale est atteint après 8 à 10 min dans les conditions précisées.

Le poisson est ensuite placé dans un support opératoire adapté à la biométrie de l'espèce et incliné de manière à exonder la zone opératoire et permettre une activité respiratoire normale chez le poisson. Une incision de la peau, des muscles et du péritoine est pratiquée sur la ligne médioventrale, entre la ceinture pelvienne et l'anus (**fig. 2.4, photo 1**). La longueur de l'incision est proportionnelle au diamètre de l'émetteur (rapport = 1,5-1,7), de sorte que l'émetteur passe dans l'ouverture en forçant légèrement. Une incision trop longue augmenterait les risques de rejet. L'émetteur, préalablement désinfecté à l'alcool, est inséré dans la cavité péritonéale (**photo 2**) et placé sur la ceinture pelvienne, afin de minimiser les risques de tension sur la zone d'incision. Celle-ci est ensuite refermée par des points séparés (1 point tous les 8-10 mm) réalisés à l'aide de matériel de suture résorbable serti sur une aiguille demicourbe, de section ronde et atraumatique (**photo 3**). L'intervention est complétée en moyenne après 5-6 min, mais peut être effectuée en moins de 3 min par un opérateur expérimenté. Le poisson est replacé dans un bassin d'eau bien oxygénée jusqu'à la récupération de ses réponses aux stimuli tactiles et douloureux, de son équilibre et d'un



**Fig. 2.4.** Illustration de la procédure d'implantation intrapéritonéale des émetteurs radio retenue dans notre étude de pistage. Une incision est pratiquée sur la ligne médioventrale, entre la ceinture pelvienne et l'anus (**photo 1**) et l'émetteur est inséré dans la cavité péritonéale (**photo 2**). La zone d'incision est ensuite refermée (**photo 3**) au moyen de points séparés à l'aide de matériel de suture résorbable de type Catgut. La cicatrisation est terminée en moyenne après 42 jours (**photo 4**), la seule trace externe de l'intervention chirurgicale étant constituée par une fine ligne mélanisée (due au recouvrement irrégulier des écailles) au niveau de la zone d'incision. (*In* Baras & Philippart, 1989).



rythme respiratoire normal (50-70/min). Dans ces conditions, la cicatrisation complète de la zone d'incision est terminée en moyenne après 42 jours (**photo 4**), la seule trace de l'intervention chirurgicale étant constituée par une fine ligne mélanisée due au recouvrement irrégulier des écailles au niveau de la zone d'incision.

## 2.4. Matériel de pistage utilisé

### 2.4.1. Emetteurs

#### 2.4.1.1. Critères de choix des émetteurs

Le choix des émetteurs utilisés dans nos opérations de pistage était conditionné par la recherche du meilleur compromis entre des critères antagonistes, d'ordre biologique (non interférence avec le comportement du poisson étudié), logistique (puissance et portée) et stratégique (durée de vie).

Par ordre d'importance, nous nous devons de considérer en premier lieu le critère biologique de non-interférence, lié, d'une part, au poids de l'émetteur, qui ne peut excéder un maximum de 2-2,5 % du poids de l'individu et, d'autre part, au type d'antenne utilisée. Les antennes émettrices appartiennent à deux catégories principales, boucle et fouet, la seconde étant libre dans le milieu ambiant et permettant un rayonnement d'intensité supérieure à 45 % à celui de la première, qui est intégrée dans l'enrobage de l'émetteur. L'utilisation des antennes de type fouet, certes plus performantes, est toutefois limitée par les mêmes facteurs que ceux évoqués dans le cadre de l'étude de faisabilité de radiomarquage : risques d'inflammation importante due à la présence permanente d'un matériel externe, gêne potentielle dans la recherche d'abri par modification du gabarit et du schéma corporel et risques d'accrochage d'un tel type d'antenne dans la végétation. Ces considérations nous ont amené à sélectionner des antennes émettrices de type boucle.

En fonction de la portée minimale requise pour nos études dans l'Ourthe et du choix d'une antenne émettrice de type boucle, le poids du plus petit émetteur pouvant être utilisé était de 2,7 g, limitant notre champ d'investigation (en vertu de la règle selon laquelle le poids de l'émetteur ne doit pas dépasser 2% du poids du poisson) aux individus d'un poids supérieur ou égal à 135 g (correspondant à une longueur à la fourche de 22 cm chez le barbeau). La durée de vie de ces émetteurs de poids minimal était toutefois relativement faible ( $\pm 20$  jours). Pour des individus de grande taille ( $\geq 40$  cm), la durée de vie des émetteurs était supérieure ou égale à 4 mois.

#### 2.4.1.2. Matériel utilisé

Les types d'émetteurs utilisés [Advanced Telemetry Systems (ATS), Inc.] sont illustrés par le **figure 2.5 A**. La majorité des émetteurs utilisés (sauf ceux de 2,7 g) sont équipés d'un tilt à mercure orienté longitudinalement et qui permet, par le biais d'un **circuit d'activités**, la génération de deux rythmes de pulsation du signal, qualifiés en termes de lent (40-45 pulsations /min) et rapide (60-80 P/min). Dans nos protocoles d'implantation, nous avons orienté les émetteurs de manière standardisée, de sorte qu'une inclinaison du corps du poisson (et donc de l'émetteur) vers l'avant corresponde à un rythme rapide. L'utilisation de ces circuits d'activités peut être simple ou relativement sophistiquée. Nous détaillons ces aspects dans la section méthodologique du chapitre 4, consacré aux rythmes d'activités de *Barbus barbus*.



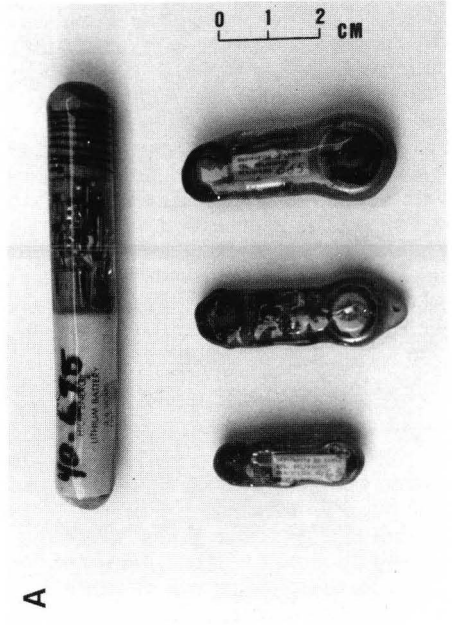
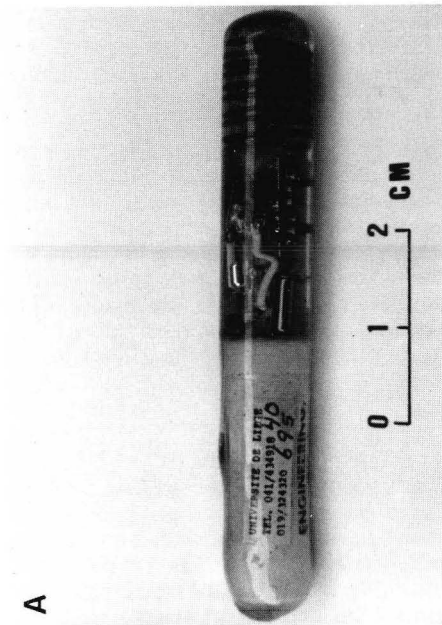


Fig. 2.5.

Illustration du matériel de radio-pistage utilisé dans notre étude sur le barbeau fluviatile.

A. Emetteurs radio, munis d'un circuit d'activité (T = tilt au mercure), d'un coupe-circuit magnétique et d'une notice indiquant la provenance de l'équipement (en prévision d'une capture par pêche à la ligne).

B. Station réceptrice portable, constituée d'un récepteur (Falcon Five) et d'une antenne de type « diamant », équipée d'une boussole à bain d'huile.

## 2.4.2. Station réceptrice

La station réceptrice, illustrée par la **figure 2.5 B** était composée d'un récepteur à haute capacité de discrimination de signal (modèle Falcon Five, Wildlife Materials, Inc. ou Fieldmaster, ATS, Inc.) et d'une antenne directionnelle portable de type diamant (ATS, Inc.). Le choix d'une antenne à faible gain de réception (dite « à perte » : - 3 dB), comme un modèle boucle ou diamant, nous a été imposé par la bande de fréquence utilisée : en effet, pour une fréquence de 40 MHz, les antennes classiques à haut gain ( $\geq 7$  dB pour le type Yagi 5 ou 7 éléments) doivent avoir une longueur physique (proportionnelle à la longueur de l'onde utilisée) de 3,75 m et s'avèrent donc extrêmement peu maniables et peu pratiques pour des opérations de suivi par pistage pédestre aux fréquences que nous avons utilisées. De plus, dans des situations de pistage extrêmement rapproché (distance entre opérateur et individu pisté inférieure à 10 m), nous aurions été inévitablement confrontés à une saturation du récepteur par le signal émis et aurions été dans l'incapacité la plus complète d'effectuer des localisations précises.

## 2.5. Méthode de localisation

L'opérateur, muni de son récepteur et de son antenne, arpente les berges du cours d'eau, à la recherche du poisson porteur d'émetteur. Une fois le contact établi, il identifie par recherche du signal maximum (« peak ») ou minimum (« null peak ») la direction de la source d'émission et mesure, à l'aide d'une boussole de type bain d'huile à cadran tournant, un azimut relatif à partir d'un point fixe. Une seconde mesure est ensuite effectuée à partir d'un site voisin. Les deux pointages permettent de localiser l'émetteur par biangulation dans un polygone d'erreur (cf. § 2.6). L'intervalle entre les deux pointages est réduit au minimum ( $\leq 30$  s) afin de ne pas entacher les mesures d'une erreur potentielle imputable à un déplacement du poisson entre les deux prises d'azimuts. Cette opération est répétée pour chaque localisation et les informations récoltées sont consignées sur une feuille de pistage type.

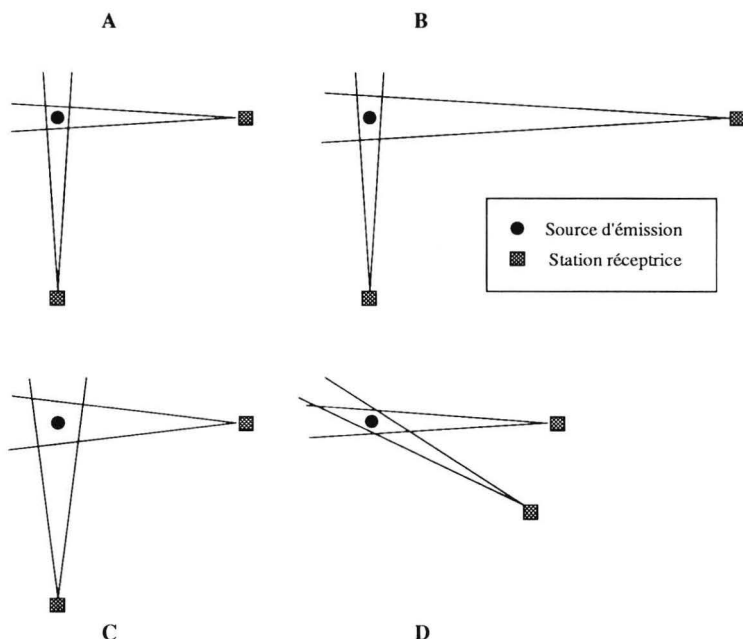
Les positions ainsi mesurées permettent de situer l'animal par rapport à l'observateur, sur base de coordonnées angulaires. Ces mesures strictement relatives demandent à être replacées dans un contexte spatial bien défini, qui est celui du cours d'eau. Aussi, de manière à standardiser notre récolte de données, nous avons balisé les berges de la zone d'étude à l'aide de piquets bicolores distants en moyenne de 20 m. L'intervalle entre les balises n'était pas fixe, de manière à sélectionner des sites bien dégagés pour effectuer les mesures azimutales. Cette flexibilité avait pour but principal de minimiser les risques de réflexion du signal sur la végétation ligneuse rivulaire, et donc les erreurs subséquentes de localisation.

## 2.6. Précision des localisations

### 2.6.1. Principe théorique

La précision de la localisation et la fiabilité subséquente des informations récoltées dépendent de plusieurs facteurs dont l'importance relative est illustrée par la **figure 2.6** : distance entre station réceptrice et source d'émission, angle entre les azimuts d'une localisation et précision de la station réceptrice. L'opérateur doit donc tendre à optimiser le compromis entre ces divers paramètres et l'intervalle de temps entre les deux pointages afin de réduire au minimum la surface du polygone d'erreur. Il convient de rappeler que le choix de ce compromis doit également tenir compte de la distance de

fuite de l'animal étudié. Confrontés au problème en milieu naturel, nous nous sommes rapidement aperçus que le compromis théorique idéal ne recouvrait pas systématiquement l'aspect pratique, d'autres facteurs entrant en ligne de compte, parmi lesquels des problèmes d'absorption ou de réflexion du signal. Le balisage mis en place a donc été progressivement complété sur la base de l'expérience acquise au cours des premières semaines de suivi (1 mois avant le début des sessions présentées dans ce travail), de manière à optimiser la récolte de données.



**Fig. 2.6.** Variations de la surface du polygone d'incertitude en fonction de la stratégie de pistage. La position présumée de l'animal est définie par bilocalisation dans un polygone d'incertitude dont la surface dépend de la précision intrinsèque du système de repérage (A et C). La surface de ce polygone double si la distance entre l'individu pisté et l'opérateur est multipliée par un facteur 2 (B). D'autre part, elle augmente d'autant plus que l'angle formé entre les vecteurs joignant l'animal pisté aux stations réceptrices s'éloigne de la valeur optimale de  $90^\circ$  (D). L'opérateur doit donc trouver le meilleur compromis entre distance et angle optimum, en prenant soin de ne pas perturber l'animal qu'il étudie. (in Baras & Philippart, 1989).

## 2.6.2. Précision réelle des localisations et potentialités d'application

La précision de la station réceptrice a été testée dans divers types d'environnements, les tests révélant une précision angulaire de  $\pm 2^\circ$ , soit une erreur maximale de localisation de l'ordre de 1 m à une distance de 30 m, valeur correspondant globalement aux distances maximales entre source d'émission et station réceptrice sur l'Ourthe (largeur moyenne = 26,5 m sur la zone étudiée). Cette précision s'avère nettement suffisante pour l'étude des déplacements et de l'occupation de l'espace. En raison de l'hétérogénéité modérée de l'habitat dans l'Ourthe, cette précision est également compatible avec la caractérisation des habitats occupés par *Barbus barbus* au cours des cycles journalier et annuel. Ces aspects sur la fiabilité du radiopistage pour l'étude du microhabitat d'une espèce sont précisés dans le **chapitre 6**, consacré spécifiquement aux méthodes mises en oeuvre pour l'étude de l'habitat des poissons.

## 3. Récolte des données

### 3.1. Définition des échelles

Plusieurs échelles temporelles peuvent être utilisées pour l'approche de l'occupation du temps et de l'espace par une espèce animale. Les deux principales sont l'**échelle annuelle**, liée au cycle des saisons (et donc de la photopériode et de la température, du moins à des latitudes non tropicales), et l'échelle journalière, caractérisée par la succession des alternances photophase-scotophase. Une troisième échelle, plus large, s'inscrit dans le cadre du cycle de vie de l'espèce et suggère d'étudier les variations de l'occupation du temps et de l'espace aux deux échelles déjà citées, en fonction de l'âge et de la taille de l'animal, si possible en étudiant le phénomène de manière longitudinale, de génération en génération. Pour des raisons techniques et logistiques évidentes, ce problème n'a pu être abordé de manière directe chez l'espèce étudiée, en raison de sa croissance lente et de sa longévité élevée, qui nous aurait amené à étaler l'étude sur environ 25 années. Nous avons donc effectué une approche transversale, en étudiant simultanément des individus de tailles différentes. Pour les raisons précisées dans le paragraphe 2.4.1.2, nous avons été amenés à travailler exclusivement sur des individus de taille  $\geq 22-23$  cm. (en fonction du rapport poids/longueur chez le barbeau ; chapitre 1 ; fig. 1.11).

### 3.2. Capture et maintenance des poissons

#### 3.2.1. Protocole

Les poissons étudiés proviennent tous de la zone centrale d'étude, où ils ont été capturés par pêche à l'électricité (groupe électrogène E.P.M.C., 2,5 KW), le site précis de capture étant noté pour chacun des individus. Les poissons sont mesurés, pesés, sexés (au cours de l'opération chirurgicale) et équipés, suivant le protocole décrit dans le paragraphe 2.3.2.2, d'un émetteur de fréquence précise. Un double marquage complémentaire est alors effectué : fixation d'une bague ovale individuelle sur la nageoire dorsale, et mutilation du tiers postérieur de la nageoire anale. Ce marquage de groupe, réservé exclusivement aux poissons porteurs d'émetteurs, est une conséquence indirecte du succès de la procédure d'implantation utilisée (absence de cicatrice nette) et s'avère indispensable pour l'identification rapide de ces poissons en cas de capture par pêche à la ligne, ou de recapture par pêche à l'électricité. Les deux situations ont été rencontrées au cours de notre étude et ont prouvé l'utilité de ce marquage externe complémentaire.

Après opération, les poissons étaient ensuite maintenus dans un enclos installé en amont du lieu-dit « Gravier des Enfants » (centre de la zone d'étude) pendant une période de 2 jours au cours de laquelle étaient effectués plusieurs contrôles de leur état de santé (rythmes respiratoires, rupture de la zone d'incision, inflammation). Le site précis d'installation de l'enclos était variable en fonction des conditions de débit, de manière à placer les poissons dans des conditions de vitesse de courant acceptables, mais aussi afin de pouvoir effectuer les contrôles de leur état de santé quelles que soient les conditions. Une nourriture d'appoint (granulés utilisés en pisciculture et vers de vase) était également apportée de manière quotidienne (soir) afin d'éviter une baisse de condition sensible. 40-48 h après leur capture et l'intervention chirurgicale, les poissons étaient relâchés ensemble au voisinage de l'enclos et suivis par radiopistage dès leur lâcher.

**Tableau 2.5. Caractéristiques des 21 individus radiopistés dans l'Ourthe.** Dans ce tableau, nous conférons aux individus pistés un numéro d'ordre auquel nous ferons référence dans la suite du travail. Les tailles des individus sont exprimées en mm et correspondent aux longueurs mesurées à la fourche de la nageoire caudale. Les sites de lâcher et de capture sont exprimés en distances (m) par rapport à la limite aval de la zone d'étude. Les types d'émetteurs sont définis en fonction du type de batterie qui les équipe et de la présence de circuits d'activités, notée par la lettre A.

| Code | Taille (mm) | Poids (g) | Sexe | Date de lâcher | Site de lâcher | Site de capture | Fréquence (MHz) | Emetteur    |
|------|-------------|-----------|------|----------------|----------------|-----------------|-----------------|-------------|
| 1    | 316         | 380       | M    | 15/04/89       | 2450           | 2825            | 40,614          | RM 625 A    |
| 2    | 403         | 883       | F    | 15/04/89       | 2450           | 2855            | 40,634          | RM 625 A    |
| 3    | 271         | 266       | M    | 15/04/89       | 2450           | 1780            | 40,664          | RM 675 A    |
| 4    | 530         | 2020      | F    | 15/04/89       | 2450           | 2500            | 40,674          | BEI 10-35 A |
| 5    | 272         | 230       | M    | 23/08/89       | 2500           | 4040            | 40,623          | RM 675      |
| 6    | 340         | 362       | M    | 23/08/89       | 2500           | 4040            | 40,643          | RM 625 A    |
| 7    | 325         | 408       | M    | 10/02/90       | 2380           | 2825            | 40,605          | RM 625 A    |
| 8    | 378         | 668       | F    | 10/02/90       | 2380           | 3075            | 40,635          | BEI 10-35 A |
| 9    | 342         | 470       | M    | 10/02/90       | 2380           | 1920            | 40,665          | RM 625 A    |
| 10   | 525         | 1430      | F    | 10/02/90       | 2380           | 2825            | 40,675          | BEI 10-35 A |
| 11   | 385         | 631       | F    | 03/09/90       | 3790           | 2825            | 40,602          | RM 625 A    |
| 12   | 359         | 552       | F    | 03/09/90       | 2825           | 2825            | 40,642          | RM 625 A    |
| 13   | 348         | 523       | F    | 03/09/90       | 1920           | 2825            | 40,682          | RM 625 A    |
| 14   | 465         | 1219      | F    | 03/09/90       | 1920           | 2825            | 40,702          | BEI 10-35 A |
| 15   | 465         | 1165      | F    | 03/09/90       | 2825           | 2825            | 40,712          | BEI 10-35 A |
| 16   | 495         | 1363      | F    | 03/09/90       | 3790           | 2825            | 40,732          | BEI 10-35 A |
| 17   | 234         | 150       | M    | 08/03/91       | 2500           | 2415            | 40,612          | SO 393      |
| 18   | 338         | 482       | M    | 08/03/91       | 2500           | 1780            | 40,617          | RM 625 A    |
| 19   | 351         | 534       | M    | 08/03/91       | 2500           | 2645            | 40,622          | RM 625 A    |
| 20   | 402         | 785       | F    | 08/03/91       | 2500           | 2825            | 40,662          | BEI 10-35 A |
| 21   | 252         | 185       | M    | 08/03/91       | 2500           | 1740            | 40,682          | SO 393      |

### 3.2.2. Taille de l'échantillon

5 sessions de pistage ont ainsi été effectuées sur 21 individus sauvages, originaires de l'Ourthe, d'avril 1989 à avril 1991, permettant d'aborder le cycle annuel chez l'espèce étudiée. Les sessions de pistage couvraient chacune un nombre d'individus volontairement restreint, de manière à pouvoir, quelles que fussent les conditions, effectuer les localisations journalières chez tous les poissons étudiés, tout en permettant la réalisation parallèle d'autres activités de recherches (cf. troisième et quatrième partie du travail). A cet égard, signalons que le temps imparti quotidiennement aux localisations

journalières pouvait atteindre des valeurs supérieures à 8 h au cours de certaines périodes de l'année. Le suivi d'un plus grand nombre d'individus nous aurait immanquablement amenés à nous concentrer exclusivement sur ce type de données, au détriment des autres activités développées, voire même à devoir délaisser plusieurs individus au cours des périodes de forte mobilité. Ajoutons également qu'en raison du coût des émetteurs radio ( $\pm 8\,000$  FB / pièce), une sous-utilisation du matériel était difficilement acceptable. Pour ces raisons, nous avons préféré une approche moins quantitative, préférant constance, précision et multiplicité des approches au détriment de la taille de l'échantillon. Les caractéristiques des 21 barbeaux étudiés sont reprises dans le **tableau 2.5**.

### 3.3. « Récolte des données »

#### 3.3.1. Mobilité globale, à l'échelle annuelle : macro-occupation de l'espace

Dès le lâcher des poissons, nous avons effectué un **minimum de 1 localisation par jour** jusqu'à l'arrêt des émetteurs. De manière à standardiser les données, ces localisations journalières ont toujours été effectuées lorsque le poisson occupait un « gîte » (cf. définition, § 4.1) et ne développait aucune activité apparente (immobilité, fréquence de changement de rythmes de pulsation de l'émetteur faible ou nulle). Ces localisations journalières devaient nous permettre d'approcher de manière descriptive et causale la dispersion et mobilité spatiale au cours du cycle annuel, à une **échelle macroscopique**. Ces résultats seront présentés dans le **chapitre 3**. Nous y envisageons également les notions de dispersion et de mobilité « écosystémique » (cf. § 4.1).

#### 3.3.2. Mobilité à l'échelle journalière, approche des rythmes et de la micro-occupation de l'espace

Nous avons également effectué à intervalles réguliers des cycles de 24 h et des cycles partiels d'activités permettant de préciser la répartition des activités du barbeau fluviatile au cours du cycle journalier et d'étudier leurs variations au cours du cycle annuel, sur un plan qualitatif (timing des composantes actives du cycle journalier) et quantitatif (notion de budget d'activités). Cette approche devait également permettre d'aborder la micro-occupation de l'espace.

Au cours des cycles, la récolte des données était aussi régulière que possible, avec un minimum de 1 localisation par intervalle de 10 min. Ce rythme de récolte de données s'avérait suffisant au cours des périodes pendant lesquelles l'animal occupait un gîte mais nettement insuffisant pour l'approche des composantes actives, où un rythme de 1 localisation par intervalle de 1 ou 2 min était adopté afin de mieux rendre compte de l'utilisation réelle de l'espace par l'animal. Pour compenser l'hétérogénéité de cette récolte de données, nous avons pondéré les localisations par l'intervalle de temps qui les séparait. Ce traitement, lié à la notion de densité d'occupation, est précisé dans les paragraphes 4.2. Outre les pointages, nous mesurons à intervalle régulier (15 à 30 min) des indices relatifs d'activités par comptage du nombre de changements de rythmes de pulsation de l'émetteur radio par intervalle de 5 min. Ces mesures permettaient de discriminer plus aisément la durée et le début des composantes actives du cycle lorsque gîtes et centres d'activités (voir définitions) étaient proches spatialement. Les résultats sont présentés dans les **chapitres 4 et 5**.

### 3.3.3. Considérations sur les possibilités d'application de stations automatiques dans le cadre de l'étude

Cette stratégie de récolte de données permet un échantillonnage cohérent de l'utilisation du temps et de l'espace par *Barbus barbus* aux échelles envisagées, mais présente le désavantage majeur d'être limitée par la disponibilité de l'opérateur et par sa résistance physique, ne permettant pas, par exemple, d'effectuer plusieurs cycles de 24 h consécutivement dans le but de tester la stabilité des comportements au cours de jours consécutifs. Pour ces motifs, nous avions envisagé l'emploi de stations de pistage fixes, automatisées et pilotées par ordinateur, permettant une collecte continue des informations.

De telles stations, développées initialement par le Cedar Creek Laboratory de l'Université du Minnesota (Cochran *et al.*, 1965) ont donné d'excellents résultats sur plusieurs espèces animales et notamment chez les poissons (Zinnel, 1980 ; Kuechle *et al.*, 1981). Toutefois, leur utilisation nous est apparue comme trop délicate dans un environnement très hétérogène et pour une espèce comme *Barbus barbus*, à la fois pour des raisons d'ordre logistique et de précision des mesures. En effet des déplacements sur de longues distances risquent d'amener le poisson à sortir du secteur de rivière couvert par les stations automatiques. De plus, même si le poisson restait dans le secteur couvert par les stations automatiques, la précision des localisations serait extrêmement hétérogène, variant en fonction de la distance entre source d'émission et station réceptrice (cf. § 2.6.1). En outre, notre expérience du pistage suggère qu'une station automatique fixe s'avérerait particulièrement inadaptée lorsque l'animal occupe un habitat à caractère cryptique. Cette situation peut en effet produire une réflexion du signal et donc une erreur de localisation importante. Dans certains cas, dépendant des positions relatives de la source d'émission et de la station réceptrice, le signal se présente sous la forme d'un double « null peak », avec des azimuts différant souvent de plus de 90°. L'opérateur peut aisément contourner cette difficulté en changeant de balise pour le pointage, alors qu'une station fixe (en fonction de sa programmation) conclurait à des déplacements permanents à des vitesses supérieures à 20 m/s ou ne pourrait effectuer le pointage dans ces conditions. Enfin, l'utilisation de stations fixes en milieu « public » nécessiterait une surveillance constante pour éviter les risques de vol ou de dégradation du matériel par l'homme ou des espèces sinanthropes (chiens, bétail).

### 3.3.4. Prétraitement et informatisation des données récoltées.

Comme précisé dans le paragraphe 2.5, la position de la source d'émission est donc mesurée de manière relative, sous forme de coordonnées angulaires à partir de balises, dont les coordonnées cartésiennes ont été calculées lors de l'établissement du balisage. Afin de standardiser et de faciliter l'utilisation de cette base de données, nous avons développé un logiciel informatique permettant de transformer les coordonnées angulaires en coordonnées cartésiennes portées sur un repère orthonormé dont l'axe des ordonnées représente la direction du Nord géographique (« X-Y PGM TRACK » ; Baras & Cherry, 1989). Ce logiciel contient les coordonnées cartésiennes de toutes les balises utilisées dans notre étude (non présentées car peu informatives pour le lecteur). Outre les coordonnées cartésiennes des localisations, ce logiciel calcule les coordonnées des sommets du polygone d'erreur de chaque localisation, de même que la longueur des déplacements minimaux (supposés en ligne droite) accomplis entre deux localisations successives et les vitesses absolues (m/min) ou relatives (longueur corporelle / min). Aucune correction de ces déplacements ou vitesses n'a été effectuée en fonction des polygones d'erreur de biangulation suite aux travaux de Savitz *et al.* (1983), montrant que l'erreur commise était négligeable par rapport à la variation de vitesse.



Comme les cartes de la zone d'étude ont été réalisées en rapport avec notre balisage (voir § mesures d'habitats), les coordonnées des limites des berges du cours d'eau ont pu être calculées et utilisées pour la création de cartes digitalisées auxquelles sont confrontées les localisations des individus pistés. Toute localisation dont le polygone d'erreur ne présentait pas de recouvrement avec la carte digitalisée du cours d'eau a été considérée comme erronée et exclue des traitements statistiques subséquents. Un premier examen de ces localisations erronées a révélé qu'elles correspondaient, dans 90 % des cas, à des déplacements continus et rapides du poisson sur de longues distances ( $\geq 100$  m), situations pour lesquelles l'intervalle de temps séparant les deux pointages d'une même localisation pouvait constituer un biais méthodologique conséquent. Dans ce cas de figure particulier, nous avons modifié sensiblement notre méthode de récolte de données, préférant nous limiter à l'étude des longueurs et vitesses de déplacement, aux dépens de la localisation précise de l'individu au cours du trajet. Le passage de l'individu pisté au niveau de la perpendiculaire au cours d'eau passant par une balise était identifié par « null peak » et l'heure de passage notée. L'opération était répétée pour les autres balises jalonnant les berges, permettant le calcul de vitesses de déplacement minimales (supposant des déplacements linéaires).

#### 4. Caractérisation de l'occupation du temps et de l'espace

L'occupation du temps et de l'espace par *Barbus barbus* est donc principalement envisagée sous l'angle des données récoltées par radiopistage, qui permettent une collecte d'informations quels que soient les conditions hydrologiques ou le comportement de l'animal. Dans les paragraphes qui suivent, nous présentons les principales méthodes utilisées pour la caractérisation des paramètres de l'occupation du temps et de l'espace chez *Barbus barbus*, les détails de la procédure employée étant précisés dans les chapitres correspondants. Nous rappelons également les définitions de certains termes couramment utilisés dans notre manuscrit. Ces termes apparaissent régulièrement dans la littérature mais sont souvent associés à des concepts ou notions très différentes, de telle sorte qu'il nous apparaît indispensable de préciser au lecteur dans quel contexte précis nous les employons. (fig. 2.7).

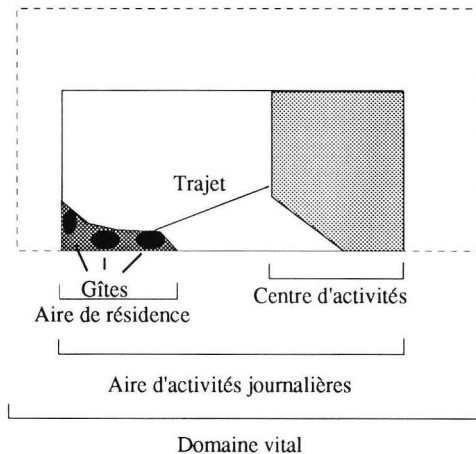


Fig. 2.7. Illustration des paramètres pris en compte pour l'approche de l'occupation de l'espace chez le barbeau fluviatile. Les définitions des différents termes employés sont présentées dans le paragraphe 4.1.

## 4.1. Définitions

• **Domaine vital** (« home range ») : la définition la plus couramment admise du domaine vital le présente comme l'aire occupée par un animal y développant ses activités normales, quelles qu'elles soient (Burt, 1943). Dans notre étude, le **domaine vital total** occupé par l'animal correspond au secteur de rivière occupé entre le jour de lâcher du poisson et la perte du signal consécutive à l'arrêt de l'émetteur radio. Pour des raisons détaillées dans le **chapitre 3**, et notamment l'hétérogénéité de la durée de vie des émetteurs radio, nous serons amenés à choisir une expression de type « **domaine vital hebdomadaire** ». Toujours dans l'optique d'une standardisation des résultats, les localisations prises en compte correspondent exclusivement aux localisations quotidiennes du poisson au « gîte ». Le domaine vital constitue un **indicateur de dispersion spatiale**.

• **Mouvement journalier net** (« net daily journey ») : solde migratoire à l'échelle journalière. En pratique, il correspond à la distance séparant deux localisations espacées de 24 h. Cet indicateur de **mobilité spatiale** complète l'indicateur de **dispersion spatiale** représenté par le domaine vital.

• **Aire d'activités journalières** (« daily activity area ») : zone du cours d'eau dans lequel l'animal développe ses activités journalières et dont la surface est délimitée par les localisations les plus extrêmes de la distribution. Définie sur base de cycles de 24 h par radiopistage, elle englobe les **gîtes, aires de résidence et centres d'activités**.

• **Gîte** (« resting place ») : le gîte est défini comme une zone de surface réduite dans laquelle l'animal est localisé avec la plus grande fréquence au cours du cycle journalier et où il ne développe aucune activité particulière (excepté le « repos » de l'animal), du moins aucune activité détectable par radiopistage. Pour le pisteur, cette absence apparente d'activité se traduit par un « null peak » fixe, associé à une fréquence de changement de rythme de pulsation de l'émetteur qui est nulle ou très faible ( $\leq 10 \Delta R/5 \text{ min}$ ). Le rythme de pulsation du signal présente une dominante lente ( $\pm 40 \text{ P/min}$ ). Les gîtes portent un qualificatif en fonction de la période de la journée où ils jouent ce rôle (gîtes diurnes, nocturnes,...). La notion de gîte est utilisée pour l'approche de la **mobilité** et de la **dispersion** dites « **écosystémiques** ».

• **Aire de résidence** (« residence area ») : l'aire de résidence est définie comme une zone de surface réduite, dont les caractéristiques physiographiques (profondeur, vitesse de courant) sont homogènes, et qui englobe plusieurs gîtes voisins entre lesquels des aller et retour fréquents sont observés. Comme dans le cas du gîte, l'aire de résidence n'est associée à aucune activité particulière pouvant être détectée par radiopistage et est utilisée pour l'approche de la mobilité et de la dispersion « **écosystémiques** ».

• **Centre d'activités** (« activity core » ou « activity centre ») : zone où l'animal développe des activités fréquentes et précises, liées à des comportements de nutrition ou de reproduction. Comme les gîtes, ils portent un qualificatif en fonction de la période de la journée au cours de laquelle l'animal développe ses activités (centres d'activités diurnes, crépusculaires,...). La localisation et la délimitation spatiale de ces centres d'activités est effectuée en fonction des localisations interprétées comme liées à une activité, correspondant à des changements de position très fréquents voire incessants, de même qu'à des fréquences de changements de rythmes de pulsation de l'émetteur qui sont  $\geq 15 \Delta R/5 \text{ min}$ . La délimitation spatiale de ces centres d'activités est d'autant plus

aisée qu'ils sont généralement spatialement distincts des gîtes et aires de résidence. Dans ce cas, l'aire d'activités journalières inclut une composante de type « **trajet** ».

- **Trajet** (« path ») : mouvement de l'animal entre aire de résidence et centre d'activités, souvent effectué à une vitesse élevée. Ce mouvement est perçu par le pisteur comme un déplacement constant et unidirectionnel de la source d'émission, associé à un rythme de pulsation à dominante rapide ( $\pm 60-70$  P/min) et peu fluctuant ( $\leq 10 \Delta R/5$  min).

- **Mobilité et dispersion « écosystémiques »** : le terme « écosystémique » est utilisé en opposition au terme « spatial ». Essentiellement de nature non paramétrique, il considère tous les déplacements comme égaux, indépendamment de leur amplitude. Il est intimement lié à la notion de « gîte » et d'« aire de résidence ». La dispersion écosystémique fait référence au nombre de gîtes (ou d'aires de résidence) occupés pendant un laps de temps donné et complète la notion de domaine vital. La mobilité écosystémique décrit la fréquence des changements de gîte (ou d'aire de résidence) et complète la mobilité spatiale. Ces notions ont été utilisées de manière à relativiser l'occupation de l'espace : à l'échelle spatiale, un déplacement de 800 m est certes 4 fois plus important qu'un déplacement de 200 m, mais rien ne permet de présumer que ces déplacements n'ont pas la même « valeur » ou signification biologique, par exemple, en fonction de la disponibilité des habitats préférés sur un secteur de rivière.

- **Budget temporel d'activités** : par budget d'activités, nous entendons le temps passé par l'animal hors de son gîte au cours duquel il effectue des déplacements de type trajets ou est actif au sein d'un centre d'activités. Nous distinguons le **budget total** et le **budget des différentes composantes actives** d'un cycle d'activités, qualifiées en fonction de la période pendant laquelle l'animal développe ses activités (budget crépusculaire, diurne, nocturne,...). Cette distinction est effectuée de manière à pouvoir prendre en compte les données récoltées au cours des cycles partiels d'activités qui ne couvrent pas l'ensemble des composantes actives du cycle journalier. Le budget total est exprimé en pourcentage du budget disponible (soit 24 h) alors que les budgets partiels sont exprimés en pourcentages absolus (vs 24 h) et relatifs (par rapport au budget total).

## 4.2. Méthodes d'estimation des dimensions du domaine vital et de l'aire d'activités

Plusieurs méthodes d'approche et d'estimation de la forme et de la surface du domaine vital et de l'aire d'activité ont été développées au cours des cinquante dernières années, principalement dans le cadre de l'étude d'oiseaux et mammifères, espèces animales peu ou pas limitées dans leur utilisation de l'espace par la configuration topographique. L'application de ces techniques aux espèces de l'ichtyofaune soulève de sérieux problèmes d'utilisation puisqu'en règle générale les poissons sont strictement inféodés à la présence de l'élément aquatique.

Les méthodes de délimitation de la taille et de la forme du domaine vital ou de l'aire d'activités les plus couramment utilisées appartiennent à trois catégories principales : les **polygones convexes** (Mohr, 1947 ; Odum & Kuenzler, 1955), les **modèles normaux bivariés** (elliptiques ou circulaires ; Jenrich & Turner, 1969 ; Calhoun & Casby, 1958) et les **grilles à maille carrée et fonctions de distribution d'utilisation** (« Utilization distribution », UD) (Siniff & Tester, 1965 ; Winter, 1977 ; MacDonald *et al.*, 1980).

Comme le montre le **tableau 2.6**, la surface estimée varie considérablement selon les méthodes utilisées. En raison des limitations inhérentes à l'emploi des dernières catégories citées (conditions de binormalité pour les modèles normaux bivariés et pour la distribution d'utilisation, influence de critères subjectifs comme la taille de la maille choisie pour la méthode des grilles), il ressort que la méthode du polygone convexe constitue la seule méthode vraiment objective permettant d'approcher l'occupation de l'espace chez *Barbus barbus*, et ce, de manière cohérente au niveau du domaine vital, de l'aire d'activités journalières et des centres d'activités. Dans le cadre de ces derniers, pour rendre comparables des individus pistés pendant des phases actives de durées différentes et approcher **l'utilisation de l'espace**, nous avons défini une fonction de **densité d'occupation** ( $\text{min/m}^2$ ), correspondant au quotient de la durée de l'activité par la surface (polygone convexe) occupée pendant ces activités. Cette fonction se rapproche de la fonction de distribution d'utilisation (UD) mais présente l'avantage d'être strictement objective (vs dépendance vis-à-vis de la taille de la maille ou du % de confiance pour l'UD) et compatible avec notre récolte de données.

En ce qui concerne plus précisément le domaine vital, la détection de déplacements supérieurs à 8 km chez plusieurs individus pistés nous amène à envisager un domaine vital total dont la longueur excéderait plus de 250 fois la largeur maximale, et qui se rapproche donc d'un système de type « linéaire » simple (cours principal) ou multiple (cours principal + affluents). Dans un tel système et compte tenu des méandres du cours d'eau, les limites du polygone convexe engloberaient principalement des zones émergées ne pouvant être occupées par l'individu pisté. Aussi, nous avons choisi d'exprimer le domaine vital (total ou hebdomadaire) par son extension longitudinale, qui en est le paramètre déterminant. La superficie est ensuite rétrocalculée sur la base de la largeur moyenne du cours d'eau dans le secteur envisagé.

**Tableau 2.6.** Comparaison des surfaces de l'aire d'activités journalières calculées selon les différentes méthodes exposées dans le paragraphe 4.2 ; calculs effectués sur base des données récoltées au cours d'un cycle de 24 h de radiopistage, réalisé les 8 et 9 mai 1989 sur les activités du poisson P3 (358 localisations).

| Méthode                  | Surface estimée ( $\text{m}^2$ ) |
|--------------------------|----------------------------------|
| Polygone convexe         | 2196                             |
| Grilles à maille carrée  |                                  |
| maille 20 m              | 4800                             |
| maille 10 m              | 2700                             |
| maille 5 m               | 1300                             |
| UD à 95 %                |                                  |
| maille 20 m              | 2400                             |
| maille 10 m              | 1200                             |
| maille 5 m               | 850                              |
| Modèles normaux bivariés |                                  |
| Ellipse à 50 %           | 560                              |
| Ellipse à 62 %           | 833                              |
| Ellipse à 90 %           | 2318                             |
| Ellipse à 95 %           | 2778                             |

## Chapitre 3

# Etude par radiopistage du domaine vital et du cycle annuel de mobilité

## 1. Introduction

Dans ce chapitre, nous nous intéresserons à l'étude de la mobilité au cours d'un cycle annuel, sur la base de données récoltées par radiopistage sur des individus de taille > 200 mm. Signalons que l'étude de la mobilité spatiale du barbeau fluviatile a déjà fait l'objet de plusieurs études, mais qui sont principalement basées sur des techniques de capture-marquage-recapture. Citons principalement les travaux de Hunt & Jones (1974b), Philippart (1977) et Kolder (1965, *in* Philippart, 1977). Ce dernier auteur signale d'ailleurs un parcours de 414 km effectué sur une période de 3 années par un barbeau du bassin de la Vistule. Malgré cette migration record, le barbeau semble présenter un degré de stabilité élevé à l'échelle annuelle : Philippart (1977) estime ainsi par marquage-recapture le domaine vital annuel des barbeaux de l'Ourthe à 1000-1200 m, bien qu'il note des déplacements ponctuels atteignant près de 60 km.

La plupart de ces études sur la mobilité spatiale sont déformées par le caractère trop ponctuel des recaptures qui risque inévitablement de sous-estimer les dimensions réelles du domaine vital et ne permet en rien de présumer de la répartition temporelle de la mobilité populationnelle ou individuelle. Leur avantage principal est de permettre le suivi d'un grand nombre de poissons pendant de longues périodes, ce qui les rend complémentaires de l'approche que nous avons effectuée (grande précision mais sur un échantillon réduit). Nous utilisons donc ces travaux comme base de comparaison partielle avec les résultats acquis par radiopistage. Notre objectif dans ce chapitre est triple :

- 1) caractériser les paramètres fondamentaux de la mobilité-stabilité de l'espèce et leur variation à l'échelle annuelle ;
- 2) déterminer les facteurs modulant la mobilité et leur influence saisonnière ;
- 3) établir le cycle annuel de mobilité, à une échelle macroscopique.

Cette première approche nous servira également de guide, en précisant les axes d'investigation développés dans les autres parties de l'étude.

## 2. Matériel et méthodes

L'essentiel des méthodes mises en oeuvre pour la concrétisation de cette étude ont été développées dans le chapitre 2. Rappelons que 5 sessions de pistage ont été effectuées en 1989-1991. Les caractéristiques des 21 individus suivis (10 mâles et 11 femelles) par radiopistage dans la zone d'étude sur l'Ourthe ont été présentées dans le **tableau 2.5**. Le protocole de capture, d'implantation, de maintenance et de lâcher des poissons (chapitre 2, § 2.3.2.2 et 3.2.1) a été suivi pour toutes les sessions de pistage, hormis celle prenant place en septembre 1990, qui constitue un cas particulier (voir § 3.1.4 de ce chapitre). Précisons que les résultats présentés font exclusivement référence

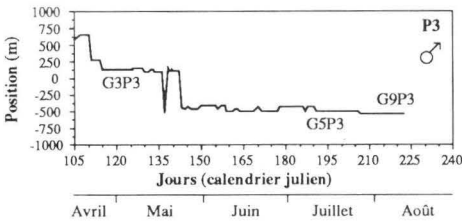
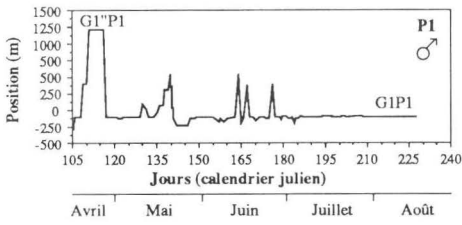
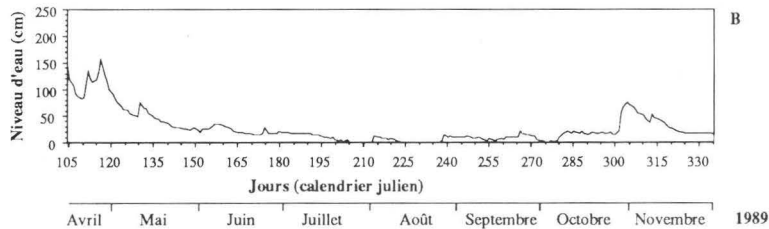
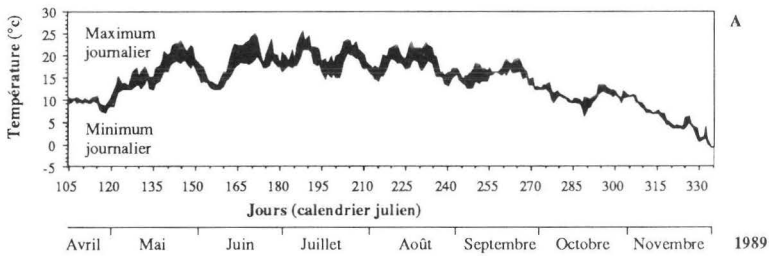
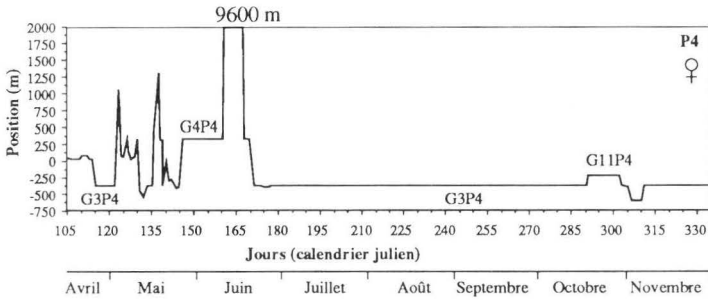
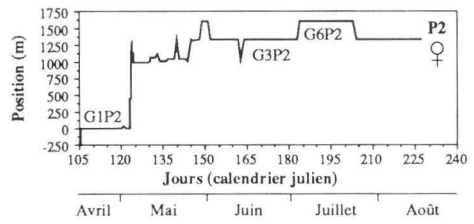


Fig. 3.1. Expression de base de la mobilité spatiale des 4 poissons (P1-4) de la première session de pistage dans l'Ourthe, débutée au printemps 1989. Date de lâcher = 15/04/89 (jour julien 105). Les positions de chaque individu sont exprimées en distances par rapport au site de capture en pêche à l'électricité, les valeurs négatives décrivant les positions à l'aval de ce point. Les codes GiPj font référence aux principaux gîtes i occupés par le poisson j pendant les semaines de suivi. Leurs fréquentations respectives sont reprises dans le **tableau 3.2 A**. Les deux graphiques inférieurs présentent les variations de la température de l'eau (A) et du niveau de l'Ourthe (B) pendant la session de pistage.



à des **localisations quotidiennes**, situant les individus pistés au gîte, et que nous n'abordons donc pas dans ce chapitre les aires d'activités journalières. Les paramètres de mobilité et de dispersion spatiale ou écosystémique ont été définis dans le chapitre 2 (§ 4.1 et 4.2). En ce qui concerne les gîtes et aires de résidence, dans le but de clarifier la présentation des données et de permettre leur utilisation dans les chapitres suivants, nous avons conféré à chaque gîte occupé un code multiple de type :

$G_i(n')P_j$  où  $j$  représente le numéro de code du poisson  
 $i(n')$  représente le code du gîte pour l'individu  $j$ . Les gîtes appartenant à une même aire de résidence ont des valeurs de  $i$  identiques et sont individualisés par le nombre «  $n$  ».

**Exemple :** G6P3 et G6'P3 constituent les 2 gîtes de la 6<sup>ème</sup> aire de résidence occupée par le poisson P3.

Les codes utilisés sont strictement individuels, plusieurs codes pouvant faire référence à un même site.

Les variables environnementales prises en compte dans l'analyse causale de la mobilité et de la dispersion sont principalement d'ordre thermique et hydrologique. Les températures de l'eau étaient enregistrées en continu pendant la durée de nos recherches par un thermographe (Richard Instruments, S.A.) installé au sein de la zone étudiée. Les niveaux d'eau étaient relevés, au minimum 1 fois par jour, sur l'échelle limnimétrique installée sur le pont routier de Hamoir (450 m en aval du centre de la zone d'étude).

## Présentation des résultats

### 3. Domaine vital global, gîtes et aires de résidence

#### 3.1. Expression des résultats de base : inventaire et description des patrons de mobilité-dispersion.

Les résultats de base sont présentés sur les **figures 3.1 à 3.5**. Chaque figure fait référence à des individus pistés au cours d'une même session. Les graphiques présentés illustrent les variations, en fonction du temps, des positions des gîtes occupés par les 21 individus radiopistés par rapport à leur point de capture. La situation précise des sites de capture dans la zone d'étude est indiquée dans le **tableau 2.5**, de même que leur situation relative par rapport au site de lâcher. L'avantage de cette représentation est de permettre une visualisation directe de la mobilité globale de chacun des individus. Jugeant ces graphiques suffisamment « explicites », nous ne décrirons pas en détails les mouvements de chaque individu, descriptions dont la longueur alourdirait considérablement la structure de notre chapitre sans apporter d'informations supplémentaires. Nous présentons une synthèse des cinq sessions de pistage dans les paragraphes 3.1.1 à 3.1.5. Nous renvoyons le lecteur soucieux de trouver des descriptions plus exhaustives à des publications précédentes (Baras & Philippart, 1989 ; Baras & Cherry, 1990).

##### 3.1.1. Première session de radiopistage (printemps-été 1989 ; fig. 3.1)

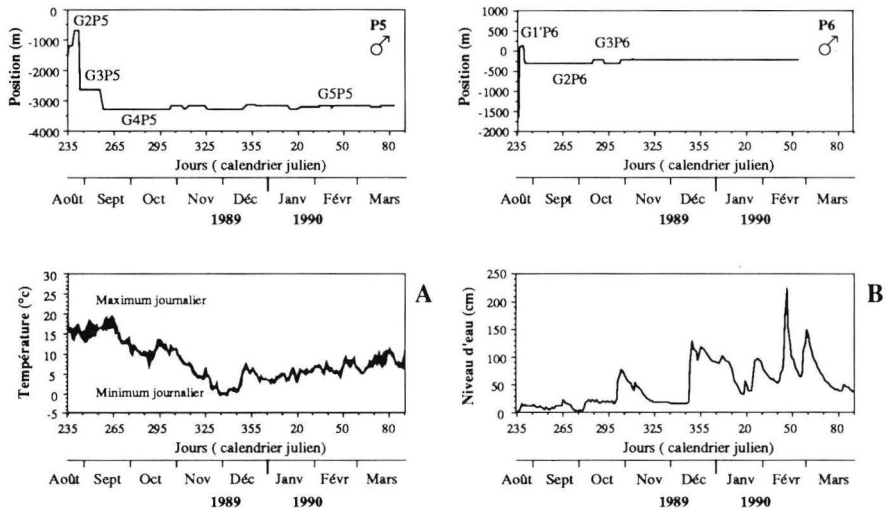
Les 4 poissons étudiés (mâles P1 et P3 ; femelles P2 et P4) ont été suivis pendant une période minimum de 4 mois, d'avril en août 1989, couvrant la période de reproduction de l'espèce. Les poissons P1-3 n'ont plus été détectés dans la seconde quinzaine du mois d'août, malgré une prospection intensive sur un secteur de rivière de



15 km englobant la zone d'étude. Sur base de la stabilité spatiale démontrée par ces poissons au cours des semaines précédentes, nous avons conclu à un arrêt du fonctionnement des émetteurs. Au cours des 4 mois de suivi, aucun de ces trois poissons n'a quitté la zone centrale d'étude. Le poisson P4 (femelle : 530 mm), équipé d'un émetteur plus puissant (batterie BEI 10-35), a été détecté jusqu'à la fin du mois de novembre 1989. Contrairement aux 3 autres individus pistés pendant la même période, il a quitté la zone d'étude pendant la première quinzaine de juin et a été localisé en aval du confluent de l'Aisne à Bomal. Ce mouvement de grande amplitude (9600 m) a été suivi d'un retour précis (au mètre près) au gîte qu'il occupait avant cette excursion (G4P4), puis d'une stabilisation au gîte G3P4, occupé pendant l'été et la majeure partie de l'automne. Cette stabilité remarquable contraste singulièrement avec la mobilité observée pendant les mois de mai et juin, en période circumreproduction. Précisons également que le poisson P1 a été recapturé en pêche à l'électricité en décembre 1989, au gîte précis (G1P1) qu'il occupait au cours de l'été. La femelle P2 a été capturée en pêche à la ligne en fin août 1989 dans le secteur qu'elle occupait avant l'arrêt de l'émetteur, le 15/08/89 (renseignements : M. Houyoux).

### 3.1.2. Deuxième session de pistage (automne-hiver 1989-1990 ; fig. 3.2)

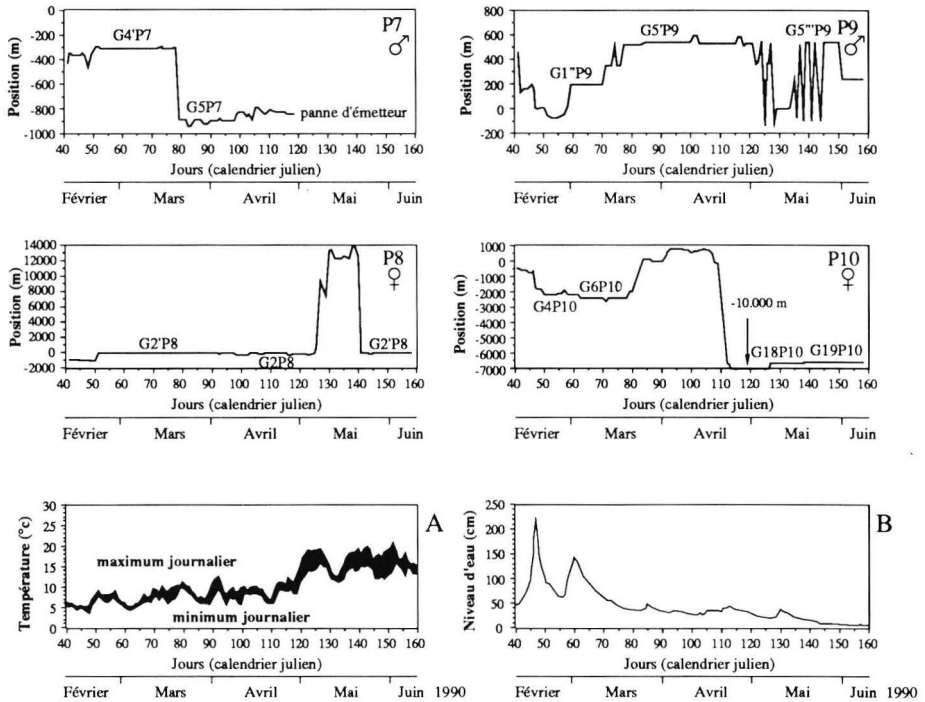
Les deux barbeaux mâles (P5-6) pistés pendant cette période provenaient de la partie amont de la zone d'étude. Ils ont pu être détectés pendant plus de 180 jours, avant l'arrêt de leur émetteur. Si nous exceptons les premières semaines de pistage, au cours desquelles le poisson P5 a effectué un mouvement de descente progressive sur environ 3000 m, cette session de pistage a été caractérisée par une absence de déplacements de grande amplitude, depuis septembre 1989 jusqu'en février-mars 1990. Ces observations peuvent être mises en parallèle avec le suivi de la femelle P4 (fig. 3.1) pendant la période automnale.



**Fig. 3.2.** Expression de base de la mobilité spatiale des 2 poissons (P5-6) de la deuxième session de pistage, effectuée pendant l'automne-hiver 1989-1990. Date de lâcher = 23/08/89 (jour julien 235). Les positions de chaque individu sont exprimées en distances par rapport au site de capture en pêche à l'électricité, les valeurs négatives décrivant les positions à l'aval de ce point. Les codes GiPj font référence aux principaux gîtes i occupés par le poisson j pendant les semaines de suivi. Leurs fréquentations respectives sont reprises dans le **tableau 3.2 A**. Les graphiques inférieurs présentent les variations de la température de l'eau (A) et du niveau de l'Ourthe (B) pendant la session de pistage.

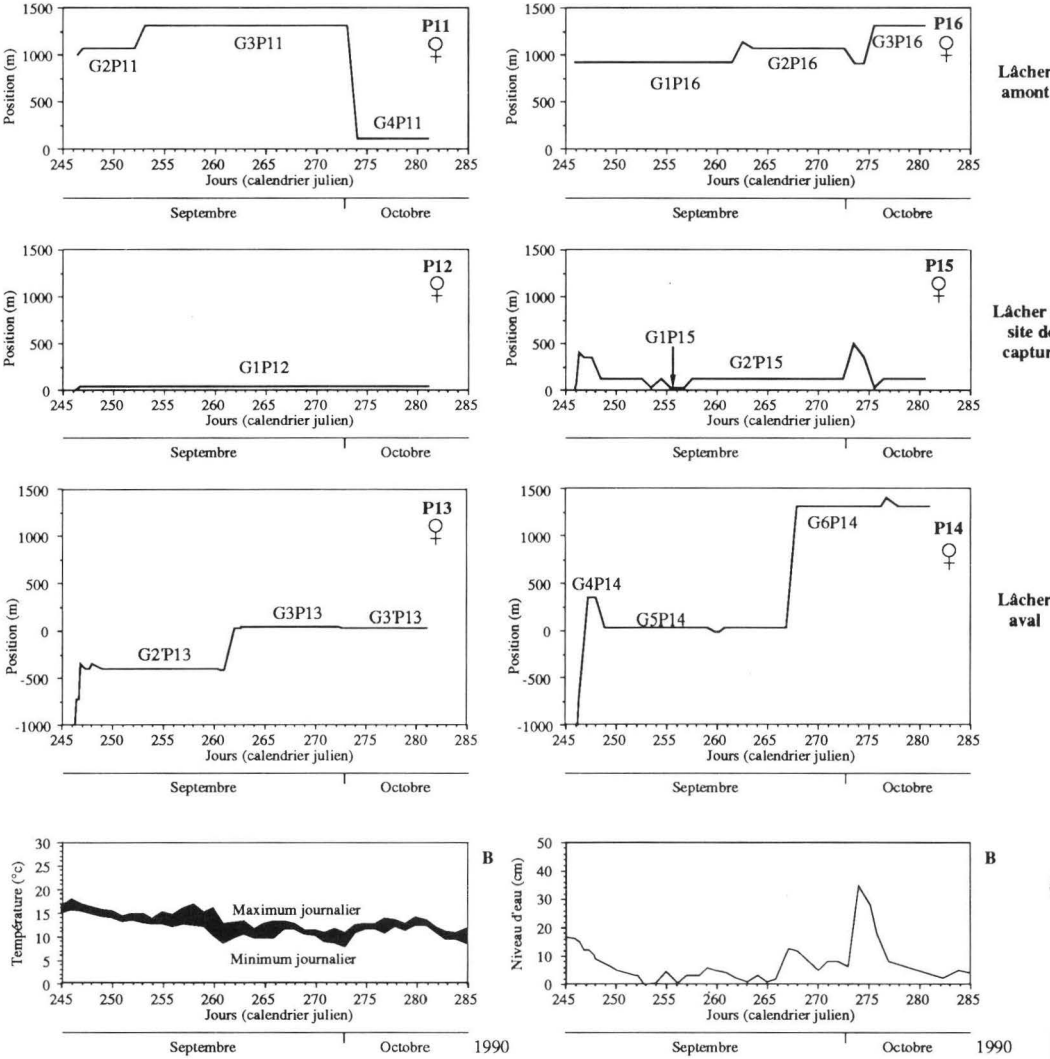
### 3.1.3. Troisième session de pistage (février-juin 1990 ; fig. 3.3)

Les 4 poissons étudiés (mâles P7 et P9 ; femelles P8-P10) ont été suivis du 10/02/90 au 07/06/90, à l'exception de P7, dont l'émetteur a cessé de fonctionner après 78 jours (28/04/90). Les 2 mâles P7 et P9 ont défini un domaine vital total inférieur à 1 km, au sein de la zone centrale d'étude. Le mâle P9 a présenté une mobilité élevée au cours du mois de mai et a été détecté à plusieurs reprises sur une frayère où il participait aux activités reproductrices (frayère du pont de Hamoir, voir quatrième partie). Les deux femelles ont défini des domaines vitaux nettement plus vastes, s'étendant en dehors de la zone d'étude.



**Fig. 3.3.** Expression de base de la mobilité spatiale des 4 poissons (P1-4) de la troisième session de pistage dans l'Ourthe, débutée en hiver 1990. Date de lâcher = 10/02/90 (jour julien 41). Les positions de chaque individu sont exprimées en distances par rapport au site de capture en pêche à l'électricité, les valeurs négatives décrivant les positions à l'aval de ce point. Les codes G1Pj font référence aux principaux gîtes i occupés par le poisson j pendant les semaines de suivi. Leurs fréquentations respectives sont reprises dans le **tableau 3.2 B**. Les graphiques inférieurs présentent les variations de la température de l'eau (A) et du niveau de l'Ourthe (B) pendant la session de pistage.

La femelle P10 a présenté une mobilité élevée pendant les 90 premiers jours de l'étude et nous n'avons pas été en mesure de la détecter à plusieurs reprises au cours de la troisième décade d'avril. L'indicateur « -10 000 », présenté sur le graphique de mobilité, fait référence à une localisation unique à hauteur de Comblain-au-Pont. Le contact a ensuite été à nouveau perdu pendant 5 jours, avant que nous ne puissions détecter à nouveau le poisson en amont du village de Comblain-la-Tour, soit 6300 m en aval du point de capture de l'animal, et plus de 4 km en aval de la zone centrale d'étude. Cette période de forte mobilité a été suivie d'une stabilisation dans ce dernier



**Fig. 3.4.** Expression de base de la mobilité spatiale des 6 poissons (P11-16) de la quatrième session de pistage, effectuée à la transition été-automne 1990. Date de lâcher = 03/09/90 (jour julien 246). Les six poissons étudiés sont des femelles et proviennent du même site de capture. Ils ont été relâchés, en 3 sites: 900 m à l'amont du site (P11 et P16), 900 m à l'aval du site (P13 et P14) ou au site même de capture (P12-P15). Les positions de chaque individu sont exprimées en distances par rapport au site de capture en pêche à l'électricité, les valeurs négatives décrivant les positions à l'aval de ce point. Les codes GiPj font référence aux principaux gîtes i occupés par le poisson j pendant les semaines de suivi. Leurs fréquentations respectives sont reprises dans le **tableau 3.2 C**. Les graphiques inférieurs présentent l'évolution de la température de l'eau (A) et du niveau de l'Ourthe (B) pendant la période considérée.

secteur. Cette progression globale d'amont en aval (ou dévalaison ?) contraste avec les autres patrons de mobilité présentés et peut être mise en relation avec la faible condition de l'individu (1430 g pour 530 mm).

La femelle P8 a présenté un patron de mobilité sensiblement différent et plus proche de celui observé chez les femelles P2 et P4 de la première session de pistage. Pendant les 10 premiers jours de suivi, caractérisés par des niveaux d'eau élevés, elle occupe un secteur de rivière en aval du site de lâcher. Elle regagne ensuite sa zone de capture où elle se stabilise jusqu'en début mai. Dès le début de la période de reproduction (début mai 1990), elle quitte la zone d'étude. Le 07/05, elle est détectée en périphérie d'une frayère, au confluent de l'Ourthe et de l'Aisne à Bomal, puis occupe un secteur de rivière à l'aval de la localité de Barvaux (limite amont du domaine vital). Comme observé chez la femelle P4, elle regagne ensuite la zone centrale d'étude, et rejoint l'aire de résidence qu'elle occupait avant son excursion (gîtes G2P8 et G2'P8).

### 3.1.4. Quatrième session de pistage (septembre-octobre 1990 ; fig. 3.4)

Comme nous l'avons précisé dans le paragraphe consacré aux méthodes, le protocole suivi au cours de cette quatrième session de pistage était sensiblement différent de celui présenté dans le paragraphe 3.2 du chapitre 2. Les 6 poissons étudiés (femelles, notées P11-P16) provenaient d'un même site de capture (secteur 28), où ils avaient été capturés en compagnie de 28 autres individus. Les 34 poissons ont été marqués (apposition d'une bague ovale sur la nageoire dorsale), stockés dans l'enclos pendant 2 jours et séparés en trois groupes (chacun comportant deux poissons porteurs d'émetteur), relâchés à des sites différents : au site de capture (N = 12 dont P12 et P15), 1000 m en aval (N = 11 dont P13 et P14) et 1000 m en amont (N = 11 dont P11 et P16). L'objectif de cette expérience était de tester la nature de la fidélité au point de capture observée dans les sessions précédentes (fidélité spatiale ou liée à un agrégat à structure sociale). Plusieurs cas de figures théoriques pouvaient se présenter :

- 1) regroupement de tous les individus au niveau de la zone de capture ;
- 2) regroupement de tous les individus en dehors de la zone de capture ;
- 3) regroupement d'une partie des individus au niveau de la zone de capture ;
- 4) regroupement d'une partie des individus en dehors de la zone de capture ;
- 5) pas de regroupement des différents lots.

Les deux poissons relâchés au site de capture sont restés dans la même zone, et plus particulièrement P12, qui a occupé pendant les 36 jours de suivi régulier un gîte voisin (30 m). Les deux poissons relâchés en amont ont montré des comportements relativement différents : P16 n'a pas regagné la zone de capture, se stabilisant dans le secteur de rivière correspondant à la zone de lâcher ; un comportement similaire a été observé chez P11, mais uniquement pendant les 4 premières semaines de suivi, le poisson regagnant sa zone de capture le 29<sup>ème</sup> jour. Par contre, les deux poissons relâchés à l'aval ont effectué une remontée rapide, couvrant 70 % du trajet au cours de la première soirée. La femelle P14 avait même rejoint la zone de capture endéans les 24 premières heures. Au cours des semaines suivantes, ces deux poissons ont poursuivi leur progression vers l'amont, P13 rejoignant la zone de capture et P14 remontant le cours jusqu'au secteur occupé par P16. Notons toutefois que ces deux individus n'ont **jamais** été détectés simultanément au sein de la même aire de résidence. Des opérations de pêche à l'électricité, effectuées durant la seconde décennie de septembre 1990, sur les sites occupés par les 6 individus pistés, n'ont permis la recapture que d'un seul individu de l'agrégat initial.

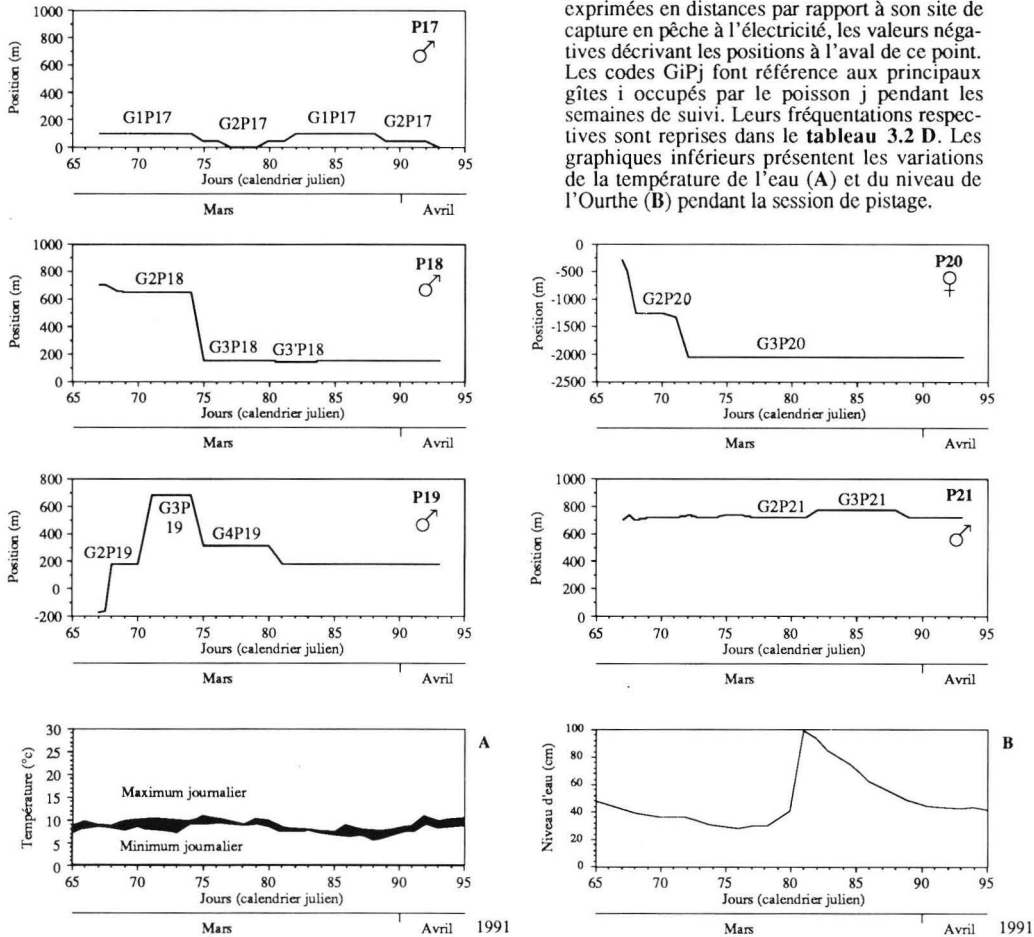
La situation observée se rapproche donc fortement du 3<sup>ème</sup> cas de figure théorique envisagé : un regroupement partiel au niveau de la zone de capture, des individus relâchés au site aval et au site de capture. Ces observations suggèrent donc

que la fidélité au gîte n'est pas stricte mais qu'elle intervient probablement davantage que la fidélité à une structure sociale dans les phénomènes de retour au gîte observés au cours des expériences précédentes.

### 3.1.5. Cinquième session de pistage (mars-avril 1991 ; fig. 3.5)

Les individus étudiés (mâles P17-19 et P21 ; femelle P20) ont été suivis du 08/03 au 03/04/1991, soit pendant 27 jours, correspondant à la durée de vie des émetteurs de plus petite taille, équipant les poissons P17 et P21. Ces deux poissons ont défini un domaine vital inférieur à 200 m, centré sur le site de lâcher. Les individus P18 et P19 ont occupé un secteur de rivière de 600-1000 m alors que la femelle P20, en faible condition (402 mm) et 785 g, a effectué un mouvement de descente de 1800 m au cours de la première semaine de suivi, avant de se stabiliser.

**Fig. 3.5.** Expression de base de la mobilité spatiale des 5 poissons (P17-21) de la cinquième session de pistage, effectuée pendant le printemps 1991. Date de lâcher = 08/03/91 (jour julien 67). Les positions de chaque individu sont exprimées en distances par rapport à son site de capture en pêche à l'électricité, les valeurs négatives décrivant les positions à l'aval de ce point. Les codes GiPj font référence aux principaux gîtes i occupés par le poisson j pendant les semaines de suivi. Leurs fréquentations respectives sont reprises dans le **tableau 3.2 D**. Les graphiques inférieurs présentent les variations de la température de l'eau (A) et du niveau de l'Ourthe (B) pendant la session de pistage.



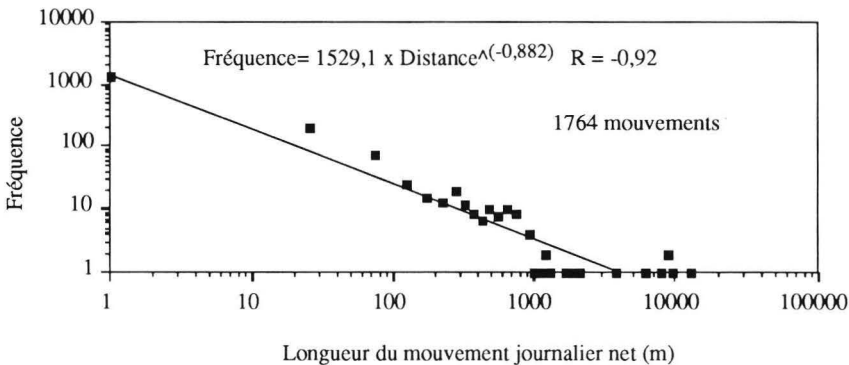
## 3.2. Utilisation globale de l'espace et de l'écosystème à l'échelle de l'échantillon

### 3.2.1. Utilisation globale de l'espace

#### 3.2.1.1. Mobilité spatiale : mouvements journaliers nets (« net daily journeys »)

Pour cette analyse, nous utilisons les 1784 localisations journalières illustrées sur les **figures 3.1-3.5**. Nous avons calculé les mouvements journaliers nets (définis dans le chapitre 2, § 4.1), regroupés en catégories de 50 m. Si nous faisons abstraction du sens du mouvement, la distribution des mouvements journaliers nets présente l'allure d'une exponentielle décroissante (**fig. 3.6**) : 74 % des mouvements journaliers nets étaient nuls ou < 5 m (maintien au gîte), 15,35 % étaient compris entre 5 et 50 m, 4,15 % entre 50 et 100 m, et seuls 18 mouvements (1,02 %) excédaient 1 km.

Le solde migratoire de l'échantillon (somme de tous les mouvements, tenant compte du sens du mouvement) est de - 970 m, soit une moyenne de - 0,56 m (SD = 578 m) par jour, avec des extrêmes de - 12 630 m et + 9 600 m. Cette valeur moyenne est toutefois fortement influencée par la fixation du poisson P10 (faible condition, 525 mm et 1 430 g seulement) plus de 6 km en aval de son point de capture, sans laquelle l'échantillon aurait une moyenne légèrement positive (+ 2,5 m/jour). Transposée à l'échelle annuelle (+ 0,91 km), cette valeur serait comparable à celle obtenue dans des études antérieures par marquage-recapture (+ 0,77 km ; Philippart, 1977). Selon la modélisation présentée sur la **figure 3.6**, le mouvement journalier maximum (obtenu en posant  $N = 1$ ) serait 4 074 m. Les mouvements supérieurs à cette valeur apparaissent donc comme exceptionnels et requièrent un statut particulier dans nos analyses. Comme ces mouvements sont effectués dans le cadre d'excursions (composantes aller et retour), nous serons amenés à définir deux variantes des paramètres de la dispersion spatiale, l'une incluant les excursions, et l'autre excluant ces mouvements de grande amplitude.



**Fig. 3.6.** Modélisation de la distribution des fréquences de mouvements journaliers entre gîtes (mouvements journaliers nets) en fonction de leur longueur (échelle bilogarithmique ; regroupement des mouvements par classes de 50 m de longueur).

### 3.2.1.2. Dispersion spatiale : domaine vital global

#### Description

Les domaines vitaux (totaux et excluant les excursions) définis par les 21 individus radiopistés sont présentés dans le **tableau 3.1**. Si nous incluons les phénomènes d'excursions, le domaine vital total a une valeur minimale de 30 m (P12) et s'étend jusqu'à 15 km (P8). Si nous excluons les excursions, seul l'individu P10 a défini un domaine vital supérieur à 10 km, alors que les 20 autres poissons ont occupé une longueur de cours d'eau inférieure à 3 km. Notons toutefois que les domaines vitaux les plus étendus ont été définis par les individus suivis sur de longues périodes (P4 : 9 760/1 930 m sur 230 jours ; P8 : 14 870/1 980 m sur 118 jours ; P10 : 11 210 m sur 118 jours), alors que les domaines vitaux les plus réduits ont été observés chez des individus suivis pendant des périodes relativement courtes (P12 : 30 m sur 36 jours ; P17 : 95 m sur 27 jours ; P21 : 75 m sur 27 jours). D'autre part, signalons l'influence possible du facteur taille (lié au sexe) de l'individu, puisque les poissons P17 et P21 (mâles) ont une taille inférieure à 300 mm alors que les poissons P4 et P10 (femelles) sont les plus grands individus pistés (530 et 525 mm).

**Tableau 3.1. Domaine vital (DV), nombres de gîtes et d'aires de résidences occupés par les 21 individus radiopistés.** Le domaine vital est exprimé par son extension longitudinale sur la base des localisations diurnes au gîte. Les valeurs minimales (poisson P12) doivent donc être considérées avec réserve, le domaine vital ayant à ce moment une extension comparable à celle de l'aire d'activités journalières. Les définitions précises des termes utilisés dans ce tableau ont été présentées dans le § 4.1 du chapitre 2. Pour les caractéristiques des différents individus, se référer au **tableau 2.5**.

| Poisson | Date de lâcher | Date fin pistage | Durée (jours) | DV total (m) | DV sans excursion | Nombre de gîtes | Nombre d'aires de résidence |
|---------|----------------|------------------|---------------|--------------|-------------------|-----------------|-----------------------------|
| 1       | 15/04/89       | 15/08/89         | 123           | 1760         | 1760              | 16              | 7                           |
| 2       | 15/04/89       | 15/08/89         | 123           | 2050         | 2050              | 13              | 6                           |
| 3       | 15/04/89       | 10/08/89         | 118           | 1200         | 1200              | 21              | 9                           |
| 4       | 15/04/89       | 30/11/89         | 230           | 9760         | 1930              | 18              | 12                          |
| 5       | 23/08/89       | 24/03/90         | 213           | 2600         | 2600              | 12              | 6                           |
| 6       | 23/08/89       | 21/02/90         | 182           | 1720         | 1720              | 6               | 4                           |
| 7       | 10/02/90       | 28/04/90         | 78            | 650          | 650               | 13              | 8                           |
| 8       | 10/02/90       | 07/06/90         | 118           | 14870        | 1980              | 21              | 14                          |
| 9       | 10/02/90       | 07/06/90         | 118           | 730          | 730               | 22              | 12                          |
| 10      | 10/02/90       | 07/06/90         | 118           | 11210        | 11210             | 26              | 20                          |
| 11      | 03/09/90       | 08/10/90         | 36            | 1205         | 1205              | 6               | 4                           |
| 12      | 03/09/90       | 08/10/90         | 36            | 30           | 30                | 1               | 1                           |
| 13      | 03/09/90       | 08/10/90         | 36            | 940          | 940               | 6               | 3                           |
| 14      | 03/09/90       | 08/10/90         | 36            | 2310         | 2310              | 8               | 6                           |
| 15      | 03/09/90       | 08/10/90         | 36            | 500          | 500               | 6               | 4                           |
| 16      | 03/09/90       | 08/10/90         | 36            | 415          | 415               | 5               | 3                           |
| 17      | 08/03/91       | 03/04/91         | 27            | 95           | 95                | 3               | 3                           |
| 18      | 08/03/91       | 03/04/91         | 27            | 560          | 560               | 5               | 3                           |
| 19      | 08/03/91       | 03/04/91         | 27            | 850          | 850               | 4               | 4                           |
| 20      | 08/03/91       | 03/04/91         | 27            | 1720         | 1720              | 5               | 4                           |
| 21      | 08/03/91       | 03/04/91         | 27            | 75           | 75                | 4               | 3                           |



### Analyse de l'influence des variables durée de l'étude et taille de l'individu

L'influence des facteurs durée de l'étude et taille des individus sur la taille du domaine vital a été testée par régression linéaire multiple pas à pas. Le premier test, effectué sur le **domaine vital total** intègre l'influence positive des deux variables explicatives ( $R^2 = 0,407$  ;  $p < 0,01$  ; 20 D.L.). Au contraire, le second test, effectué sur le **domaine vital excluant les excursions**, ne retient que l'influence positive et significative de la taille des individus ( $R^2 = 0,213$  ;  $p < 0,05$  ; 20 D.L.).

Les résultats de cette première analyse confirment notre perception intuitive selon laquelle le domaine vital défini par un individu sera proportionnel à sa taille mais rejettent l'hypothèse de dépendance de la taille du domaine vital par rapport à la durée du suivi, **suggérant que *Barbus barbus* n'occupe pas l'espace de manière séquentielle stricte**. L'exception à cette règle semble être constituée par les phénomènes d'excursions, puisque la taille du domaine vital total est liée à la durée du suivi, phénomène pouvant être interprété dans un premier temps comme l'expression d'une probabilité constante d'excursions. Nous en discuterons plus en détails dans les paragraphes suivants.

### 3.2.2. Occupation globale de l'écosystème (gîtes et aires de résidence)

#### 3.2.2.1. Dispersion écosystémique : nombres d'aires de résidence et de gîtes occupés.

Comme le montre le **tableau 3.1**, le nombre total d'aires de résidence et de gîtes occupés varie considérablement d'un individu à l'autre. Les valeurs minimales ont été observées pour le poisson P12 (1 seule aire de résidence et 1 seul gîte) alors que 4 individus (P3, P8, P9, P10) ont occupé plus de 20 gîtes chacun.

Comme dans l'approche de l'extension longitudinale du domaine vital, nous avons effectué une approche par régression multiple pas à pas afin de tester l'influence des facteurs temps et taille de l'individu sur les nombres totaux d'aires de résidence et de gîtes occupés par les poissons radiopistés. Ces tests montrent l'influence positive et significative de la durée de l'étude sur les 2 variables prises en compte ( $R = 0,53$  et  $R = 0,63$ , respectivement pour les aires de résidence et pour les gîtes) mais ne retiennent pas la taille des individus comme variable explicative. **Ce résultat suggère que la dispersion écosystémique est semblable chez des individus de taille différente.**

#### 3.2.2.2. Fréquence d'occupation des gîtes et aires de résidences

Les données relatives à la fréquence d'occupation des gîtes et aires de résidence sont présentées dans les **tableaux 3.2 A, B, C et D**. Rappelons que les 221 codes utilisés sont **strictement individuels** et que plusieurs codes peuvent dès lors faire référence à un même site, si celui-ci a été fréquenté (de manière simultanée ou non) par plusieurs individus. Dans ce cadre, précisons le cas remarquable du gîte G1P1, occupé par 11 des 21 individus radiopistés (P1-2, P4-5, P8, P10, P12-15, P19), et cumulant à lui seul 202 localisations au gîte, soit plus de 10 % du nombre total de localisations quotidiennes effectuées.

Tableaux 3.2. Fréquences d'occupation globale (N en jours) des gîtes (G) fréquentés par les 21 barreaux radiopistés :

- A. Première et deuxième session de pistage (respectivement P1 à P4 et P5-P6) ;
- B. Troisième session de pistage (P7 à P10) ;
- C. Quatrième session de pistage (P11 à P16) ;
- D. Cinquième session de pistage (P17 à P21).

Pour un même individu, les gîtes portant le même numéro et différenciés seulement par la présence de caractères (°) appartiennent à une même aire de résidence. Le gîte G17P10 (tableau B) présente une fréquence d'occupation notée  $\geq 1$  pour la raison suivante : ce gîte correspond à une localisation unique du poisson plusieurs kilomètres en aval de son domaine vital habituel (cf. § 3.1.3), après plusieurs jours pendant lesquels il n'avait pu être localisé ; dès lors, le nombre de jours pendant lequel l'animal a occupé ce gîte nous est inconnu et doit être considéré comme étant  $\geq 1$ , sans que nous puissions donner d'autres précisions.

| GP1 | N  | GP2 | N  | GP3 | N  | GP4 | N   | GP5 | N  | GP6 | N   |
|-----|----|-----|----|-----|----|-----|-----|-----|----|-----|-----|
| 0   | 1  | 1   | 18 | 0   | 2  | 1   | 8   | 0   | 1  | 0   | 1   |
| 1   | 67 | 1   | 1  | 1   | 2  | 1   | 1   | 1   | 3  | 1   | 1   |
| 1°  | 13 | 2   | 59 | 1   | 2  | 2   | 5   | 1   | 3  | 1   | 2   |
| 1°  | 6  | 3   | 2  | 2   | 4  | 2   | 2   | 2   | 4  | 1   | 4   |
| 1°  | 11 | 3   | 13 | 3   | 13 | 4   | 27  | 3   | 14 | 2   | 56  |
| 2   | 1  | 4   | 6  | 3   | 1  | 3   | 154 | 4   | 80 | 3   | 122 |
| 2°  | 1  | 4   | 6  | 3   | 4  | 3   | 3   | 4   | 1  | 3   | 1   |
| 2°  | 1  | 4°  | 2  | 4   | 4  | 4   | 22  | 7   | 2  |     |     |
| 2°  | 1  | 4°  | 1  | 4°  | 3  | 4   | 4   | 4   | 81 |     |     |
| 2°  | 1  | 4°  | 2  | 4°  | 2  | 4   | 5   | 5   | 4  |     |     |
| 3   | 6  | 4°  | 2  | 4°  | 2  | 5   | 1   | 5°  | 4  |     |     |
| 4   | 1  | 5   | 2  | 4°  | 1  | 6   | 1   | 5°  | 18 |     |     |
| 4°  | 1  | 5   | 1  | 4°  | 1  | 7   | 1   | 6   | 2  |     |     |
| 4°  | 1  | 6   | 23 | 5   | 32 | 8   | 1   |     |    |     |     |
| 5   | 2  |     |    | 6   | 3  | 9   | 1   |     |    |     |     |
| 5   | 2  |     |    | 6   | 13 | 10  | 7   |     |    |     |     |
| 5   | 5  |     |    | 7   | 1  | 11  | 12  |     |    |     |     |
| 5   |    |     |    | 7   | 7  | 6   | 5   |     |    |     |     |
|     |    |     |    | 7°  | 7  | 1   |     |     |    |     |     |
|     |    |     |    | 8   | 9  | 7   |     |     |    |     |     |
|     |    |     |    | 9   | 16 |     |     |     |    |     |     |

Tableau 3.2.A

| GP7 | N  | GP8 | N  | GP9 | N   | GP10 | N  |
|-----|----|-----|----|-----|-----|------|----|
| 0   | 1  | 0   | 1  | 0   | 1   | 0    | 1  |
| 1   | 4  | 1   | 4  | 1   | 4   | 1    | 1  |
| 1°  | 3  | 1°  | 5  | 1°  | 1   | 1°   | 2  |
| 2   | 1  | 1°  | 13 | 2   | 3   | 3    | 3  |
| 3   | 1  | 2   | 5  | 3   | 3   |      |    |
| 4   | 2  | 55  | 3  | 2   | 4   | 11   |    |
| 4°  | 21 | 2°  | 4  | 3°  | 5   | 4°   | 1  |
| 4°  | 5  | 2°  | 6  | 3°  | 3   | 5    | 3  |
| 5   | 16 | 3   | 4  | 4   | 6   | 6    | 13 |
| 6   | 5  | 4   | 6  | 4   | 2   | 7    | 1  |
| 7   | 15 | 4°  | 1  | 4°  | 1   | 8    | 3  |
| 7°  | 5  | 5   | 2  | 4°  | 1   | 9    | 1  |
|     | 2  | 5   | 4  | 5   | 10  | 2    | 2  |
|     |    | 6   | 21 | 5   | 5   | 5    | 5  |
|     |    | 7   | 9  | 5°  | 12  | 3    | 3  |
|     |    | 8   | 18 | 5°  | 13  | 1    | 1  |
|     |    | 10  | 14 | 6   | 14° | 2    | 2  |
|     |    | 11  | 1  | 7   | 15  | 2    | 1  |
|     |    | 12  | 5  | 8   | 15° | 1    | 1  |
|     |    | S   | 2  | 9   | 16  | 1    | 1  |
|     |    |     |    | 10  | 16° | 2    | 2  |
|     |    |     |    | S   | 2   | 17   | 21 |
|     |    |     |    |     |     | 18   | 12 |
|     |    |     |    |     |     | 19   | 19 |

Tableau 3.2.B.

| GP11 | N   | GP12 | N  | GP13 | N   | GP14 | N   | GP15 | N   | GP16 | N  |
|------|-----|------|----|------|-----|------|-----|------|-----|------|----|
| 1    | 0,3 | 1    | 36 | 1    | 0,6 | 1    | 0,3 | 1    | 5,3 | 1    | 18 |
| 1°   | 0,3 |      |    | 2°   | 1,3 | 2    | 0,3 | 2    | 0,3 | 1°   | 1  |
| 2    | 7   |      |    | 2°   | 13  | 3    | 0,3 | 2    | 27  | 2    | 10 |
| 2°   | 0,3 |      |    | 2°   | 1   | 4    | 2   | 3    | 0,3 | 2    | 1  |
| 3    | 21  |      |    | 3    | 10  | 5    | 18  | 3°   | 2   | 3    | 6  |
| 4    | 8   |      |    | 3°   | 10  | 5°   | 1   | 4    | 1   |      |    |
|      |     |      |    |      | 6   | 13   |     |      |     |      |    |
|      |     |      |    |      | 6°  |      |     |      |     |      |    |

Tableau 3.2.C.

| GP17 | N  | GP18 | N  | GP19 | N  | GP20 | N   | GP21 | N   |
|------|----|------|----|------|----|------|-----|------|-----|
| 1    | 15 | 1    | 1  | 1    | 1  | 0    | 0,5 | 1    | 1,5 |
| 2    | 8  | 2°   | 1  | 2    | 16 | 1    | 0,5 | 2    | 13  |
| 3    | 4  | 2    | 6  | 3    | 4  | 2    | 3   | 2    | 3,5 |
|      |    | 3    | 16 | 4    | 6  | 2    | 1   | 3    | 7   |
|      |    | 3°   | 3  |      | 3  | 22   |     |      |     |

Tableau 3.2.D.

Si le nombre d'aires de résidences et de gîtes occupés par un individu tend à augmenter en fonction du temps, la distribution des fréquences d'occupation n'est pas homogène. **A l'échelle de l'échantillon**, la courbe d'occurrence des fréquences d'occupation individuelles des 221 gîtes considérés présente une forme exponentielle décroissante (fig. 3.7) et montre que 113 de ces gîtes (51 %) n'ont été occupés que pendant 1 ou 2 journées et que 155 gîtes (70 %) n'ont pas été fréquentés à plus de cinq reprises. La fréquentation maximale observée a été de 154 jours (G3P4). **A l'échelle individuelle**, des tests par tables de contingence, réalisés sur base des **tableaux 3.2**, montrent que toutes les distributions observées s'écartent significativement d'une distribution homogène ( $p < 0,05$  pour tous les individus occupant plus de 1 gîte).

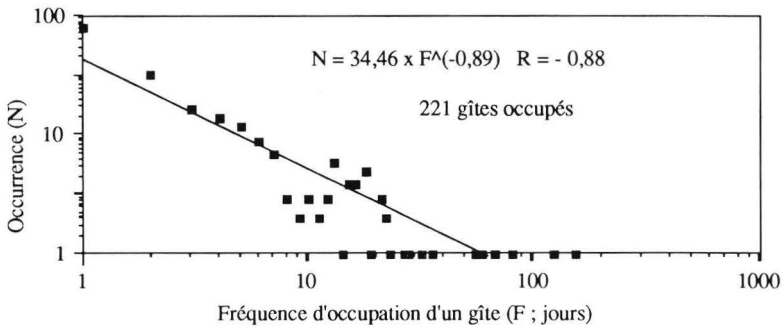


Fig. 3.7. Courbe d'occurrence de fréquentation des gîtes par les 21 individus radiopistés dans l'Ourthe. 221 gîtes occupés, dont 113 à 1 ou 2 reprises. Linéarisation de la modélisation sur graphique bilinéaire.

### 3.3. Discussion et conclusions partielles sur l'occupation globale de l'espace et de l'écosystème

Le premier élément intéressant qui ressort de ces analyses est que **le mode d'occupation globale de l'écosystème** (représenté par les paramètres gîtes et aires de résidence) **ne dépend pas de la taille de l'individu alors qu'au contraire, la taille du domaine vital est liée à ce paramètre**, suggérant une relativisation de la notion de distances et d'espace à l'échelle de l'individu. Le second élément concerne l'influence de la durée de l'étude sur le nombre d'aires de résidence et de gîtes occupés. Ce phénomène pourrait être interprété dans un premier temps comme l'expression d'une probabilité constante de changement (pouvant être estimée à 26 % sur base de la distribution des mouvements journaliers, § 3.2.1.1). Toutefois, il importe de préciser que des différences considérables sont observées entre des individus suivis pendant des durées comparables mais au cours de différentes périodes du cycle annuel. Ainsi, le poisson P6, dont les déplacements ont été étudiés sur une période de 182 jours, n'a occupé que 6 gîtes du 23 août 1989 au 21 février 1990, alors que le poisson P3, suivi pendant 118 jours, a occupé 21 gîtes du 15 avril au 10 août 1989. De plus, **les fréquences d'occupation non homogènes des gîtes tendent à infirmer l'hypothèse d'une exploitation globale de l'écosystème rivière de type aléatoire**. La seconde interprétation possible de l'influence du facteur temps consiste à supposer une occupation séquentielle de l'écosystème. Cette interprétation se doit toutefois d'être relativisée par l'absence d'augmentation significative de la taille du domaine vital (excluant les excursions) en fonction du temps, ce qui implique une **occupation non séquentielle de l'espace**. En outre, comme l'indiquent les **figures 3.1 à 3.5**, les retours à des gîtes déjà occupés sont relativement fréquents.

Ces éléments nous amènent à suggérer que l'occupation globale de l'écosystème rivière par *Barbus barbus* présente des composantes séquentielles et radiatives mixtes : le poisson occupe des gîtes principaux à partir desquels il effectue des déplacements vers des gîtes secondaires situés à l'intérieur ou à l'extérieur de l'espace qu'il a déjà occupé, définissant un domaine vital proportionnel à sa taille. Les variations saisonnières de ce patron global d'occupation de l'espace et de l'écosystème sont sensibles mais, en raison de la variabilité des échelles temporelles utilisées et de la taille de ces échelles (27 jours minimum), nous ne pouvons tirer à ce stade des enseignements significatifs quant à la nature de ces variations.

Ces conclusions partielles soulignent la nécessité d'une approche causale plus fine, visant à identifier les principaux facteurs influençant les paramètres de l'occupation de l'espace et de l'écosystème. Cette approche nécessite une standardisation de l'expression des résultats sur une même échelle temporelle. L'échelle hebdomadaire nous a paru le meilleur compromis entre, d'une part, l'expression statistique des différents paramètres et la réalité mathématique, et, d'autre part, la réalité biologique des phénomènes étudiés.

## 4. Analyse causale des paramètres globaux de dispersion et mobilité sur base temporelle hebdomadaire

### 4.1. Paramètres et variables

Dans les paragraphes qui suivent, nous utilisons des analyses de régression linéaire multiple pas à pas sur un échantillon composé de 252 points, chacun de ces points correspondant à un ensemble de 7 détections journalières consécutives pour un individu. Les définitions et modes de calcul des différentes variables dépendantes et indépendantes considérées sont précisées respectivement dans les paragraphes 4.1.1 et 4.1.2.

#### 4.1.1. Variables dépendantes (paramètres de mobilité-dispersion)

Les différentes variables de la stabilité et de la mobilité spatiale repris dans ces analyses consistent en :

- a) 2 indices de dispersion écosystémique
  - nombre de gîtes occupés/semaine
  - nombre d'aires de résidence occupées/semaine
- b) 2 indices de mobilité écosystémique
  - nombre de changements de gîtes/semaine
  - nombre de changements d'aires de résidence/semaine
- c) 1 indice de dispersion spatiale
  - domaine vital hebdomadaire (m)
- d) 1 indice de mobilité spatiale
  - mouvement journalier moyen

En ce qui concerne ces deux dernières variables, nous avons envisagé deux variantes, l'une tenant compte des excursions et l'autre les excluant.

**Remarque :** Plusieurs points de notre base de données correspondent à des semaines au cours desquelles un individu donné a toujours occupé le même gîte. Par convention, nous conférerons au domaine vital de ces semaines une valeur de 1 m, correspondant à la longueur du polygone d'incertitude de la localisation par radiopistage. Cette valeur minimale sous-estime certainement la valeur réelle du domaine vital hebdomadaire (dont la valeur s'approche alors de celle de l'aire d'activités journalières), mais nous semble la plus objective puisque nous ne sommes pas en mesure de préciser l'étendue exacte de cette aire d'activités pour tous les points considérés.

#### 4.1.2. Variables « indépendantes » (explicatives)

Les 15 variables explicatives utilisées dans nos analyses de régression multiple correspondent à des descripteurs :

a) d'ordre thermique (température de l'eau)

- **T° moy.** : température moyenne (°C)
- **S.D. T° moy.** : écart type de la température moyenne (°C) (sur base des températures moyennes journalières)
- **Moy (M-m) T° eau** : moyenne des amplitudes thermiques journalières (°C)
- **$\Delta T^{\circ} \text{sem}^{-1}$**  : écart thermique moyen par rapport à la semaine précédente (°C)

b) d'ordre photopériodique

- **Moy. Photo +** : durée d'éclairement journalière moyenne (min)
- **$\Delta \text{Photo} + / j$**  : variation journalière moyenne relative de la durée d'éclairement (min) ; les périodes de photopériode décroissante ont des valeurs négatives

c) d'ordre hydrologique

- **Moy. Niv. eau** : niveau d'eau moyen (cm)
- **(M-m) Niv. eau** : amplitude de la variation hebdomadaire du niveau d'eau (cm)
- **$\Delta \text{Niv sem}^{-1}$**  : écart moyen par rapport au niveau d'eau de la semaine précédente (cm)

d) d'ordre biologique

- **Taille** : longueur à la fourche des individus pistés (cm)

e) variables supplémentaires

- **Code semaine** : numéro d'ordre de la semaine (susceptible de jouer une influence dans le cas des phénomènes de « homing », ou d'une hyperactivité « post-release »)
- **Distances à la période de frai** : nous avons considéré pour chacune des trois années de pistage (1989, 1990 et 1991) les dates de la période de frai (cf. quatrième partie) Nous avons calculé les distances (jours) entre le jour médian de chaque semaine et le centre de la période de frai. Nous utilisons les variables reprenant les distances absolues à la période de frai [**Dis. abs. frai (j.)**] et les distances relatives [**Dis. rel. frai (j.)**]. Dans le second cas, les semaines prenant place avant la période de frai ont une distance négative (voir note technique).
- **Distances thermiques à la période de frai** : différence absolue ou relative entre la température moyenne hebdomadaire et la température moyenne au cours des jours de frai. (variables « **Dis. abs. T° frai (°C)** » et « **Dis. rel. T° frai (°C)** »).

**Note technique** : il est évident que toute semaine se situe avant une période frai et après une autre, ce qui implique la fixation d'une limite objective. Cette limite a été fixée au 21 décembre, puisque cette date constitue la limite inférieure des périodes au cours desquelles la photopériode n'est pas décroissante, condition indispensable pour permettre la maturation finale des gonades chez *Barbus barbus* (Poncin, 1988).

#### 4.2. Dégagement de périodes de stabilité et d'instabilité globale au cours du cycle annuel

Les résultats des analyses par régression multiple (**tableau 3.3**), indiquent l'influence prépondérante de 3 variables sur les 8 paramètres pris en considération. La première de ces variables, le code de la semaine, est corrélée négativement aux paramètres liés à l'occupation de l'écosystème et aux paramètres d'occupation de l'espace excluant les excursions. La deuxième variable, la distance absolue au frai (exprimée en jours), est corrélée significativement et négativement avec tous les paramètres pris en considération et constitue la première variable explicative intégrée

**Tableau 3.3. Résultats des analyses par régression multiple pas à pas effectuées dans le cadre de l'analyse causale de la mobilité au sein de l'espace et de l'écosystème sur un échantillon de 252 points.** Pour chaque paramètre envisagé, nous présentons le résultat du test en termes de F de Snedecor, de coefficient de détermination, de même que les variables retenues au seuil  $\alpha = 0,05$ . Ces variables sont présentées par ordre décroissant d'influence et sont assorties des signes + ou -, indiquant respectivement une corrélation partielle positive ou négative avec le paramètre considéré.

| Paramètre : Nombre de gîtes occupés.<br>F = 21,22 $R^2 = 0,256$ |             | Paramètre : Nombre d'aires de résidence occupées.<br>F = 12,71 $R^2 = 0,241$ |             |
|-----------------------------------------------------------------|-------------|------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| Variables                                                       | corrélation | Variables                                                                    | corrélation |
| Dis abs. frai (j)                                               | -           | Dis abs. frai (j)                                                            | -           |
| Code semaine                                                    | -           | Code semaine                                                                 | -           |
| $\Delta T^\circ \text{ moy. sem}^{-1} (^\circ\text{C})$         | +           | Taille poisson (cm)                                                          | +           |
| (M-m) Niv eau (cm)                                              | +           | Dis abs. $T^\circ$ frai ( $^\circ\text{C}$ )                                 | -           |
|                                                                 |             | Dis rel. frai (j)                                                            | -           |

| Paramètre : Nombre de changements de gîtes.<br>F = 25,17 $R^2 = 0,290$ |             | Paramètre : Nombre de changements d'aires de résidence.<br>F = 15,63 $R^2 = 0,201$ |             |
|------------------------------------------------------------------------|-------------|------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| Variables                                                              | corrélation | Variables                                                                          | corrélation |
| Dis abs. frai (j)                                                      | -           | Dis abs. frai (j)                                                                  | -           |
| Code semaine                                                           | -           | Code semaine                                                                       | -           |
| $\Delta T^\circ \text{ moy. sem}^{-1} (^\circ\text{C})$                | +           | $\Delta T^\circ \text{ moy. sem}^{-1} (^\circ\text{C})$                            | +           |
|                                                                        |             | Taille poisson (cm)                                                                | +           |

| Paramètre : Domaine vital hebdomadaire.<br>F = 6,32 $R^2 = 0,110$ |             | Paramètre : Domaine vital hebdomadaire (excursions exclues).<br>F = 10,75 $R^2 = 0,121$ |             |
|-------------------------------------------------------------------|-------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| Variables                                                         | corrélation | Variables                                                                               | corrélation |
| (M-m) $T^\circ$ eau                                               | -           | Dis abs. frai (j)                                                                       | -           |
| $\Delta T^\circ \text{ moy. sem}^{-1} (^\circ\text{C})$           | +           | Taille poisson (cm)                                                                     | +           |
| Taille poisson (cm)                                               | +           | Code semaine                                                                            | -           |
| Dis abs. frai (j)                                                 | -           |                                                                                         |             |

| Paramètre : Mouvement journalier moyen.<br>F = 6,61 $R^2 = 0,118$ |             | Paramètre : Mouvement journalier moyen (excursions exclues).<br>F = 12,90 $R^2 = 0,135$ |             |
|-------------------------------------------------------------------|-------------|-----------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| Variables                                                         | corrélation | Variables                                                                               | corrélation |
| (M-m) $T^\circ$ eau                                               | +           | Dis abs. frai (j)                                                                       | -           |
| $\Delta \text{ photo} + / j \text{ (min)}$                        | +           | Code semaine                                                                            | -           |
| Dis abs. frai (j)                                                 | -           | Taille poisson (cm)                                                                     | +           |
| Taille poisson (cm)                                               | +           |                                                                                         |             |

dans toutes les analyses, sauf celles portant sur les paramètres de l'occupation de l'espace tenant compte des phénomènes d'excursion (4<sup>ème</sup> place pour le paramètre domaine vital hebdomadaire et 3<sup>ème</sup> place pour le paramètre mouvement journalier moyen). Enfin, la variable taille du poisson est corrélée positivement et significativement aux paramètres liés aux aires de résidence, au domaine vital et aux mouvements journaliers moyens mais elle n'influence pas significativement les paramètres liés aux gîtes. Six autres variables explicatives ont été intégrées dans les différentes analyses mais leur influence globale est moins nette que celle des 3 variables décrites précédemment. Ces premiers résultats suggèrent :

- a) l'importance de la période de reproduction dans l'étude des phénomènes de la stabilité-mobilité, aussi bien dans l'écosystème que dans l'espace ;
- b) son caractère hypermobile par rapport aux autres périodes du cycle annuel, comme illustré sur les **fig. 3.1 et 3.3** ;
- c) la nécessité de dissocier cette période hypermobile du reste du cycle annuel dans le cadre de l'analyse causale de la mobilité, si nous supposons que certains facteurs influençant la stabilité-mobilité au cours de cette période sont spécifiques (ou non susceptibles d'intervenir au cours d'autres périodes du cycle annuel).

La dissociation de cette période hypermobile de la reproduction par rapport au reste du cycle annuel implique une détermination objective de ses limites inférieure et supérieure, devant correspondre à une triple réalité (mathématique, physiologique et éco-éthologique). Les études effectuées par Poncin (1988), démontrant que la maturation finale des gonades était inhibée par une photopériode décroissante, nous imposent de fixer une limite relative par rapport au solstice d'été (23 juin), représentant le point d'inflexion supérieur de la courbe de durée journalière d'éclairement en fonction du temps. Comme la période de frai la plus précoce que nous avons observée au cours des trois années d'étude a débuté le 4 mai (année 1990, quatrième partie), nous avons fixé la limite supérieure à + 50 jours. Le choix de la limite inférieure nous était imposé par des arguments d'ordre mathématique : puisque la variable explicative retenue dans nos analyses était liée à la distance absolue au frai, la limite inférieure devait d'être fixée à - 50 jours.

Cette période de 100 jours, définie sur base des réalités physiologique et mathématique, correspond à une entité éco-éthologique relativement homogène au plan de la mobilité spatiale et écosystémique (cf. § 5.1 ; **fig. 3.8 A et B**).

#### **4.3. Approche statistique des facteurs modulant l'occupation de l'espace et de l'écosystème au cours des périodes de stabilité globale (été-automne-hiver)**

##### **4.3.1. Résultats de l'analyse**

Les analyses effectuées portent donc sur un sous-échantillon de semaines dont le jour médian est distant du frai de plus de 50 jours, soit 161 semaines. Comme aucune « excursion » (au sens défini dans le paragraphe 3.2.1.1) n'a été détectée au cours de ces 161 semaines, nous n'avons considéré qu'un seul paramètre de dispersion spatiale et un seul paramètre de mobilité spatiale. Les résultats de ces analyses sont présentés dans le **tableau 3.4** et permettent de dégager l'influence déterminante et opposée de deux variables sur tous les paramètres pris en considération : l'amplitude de la fluctuation hebdomadaire du niveau d'eau et le numéro d'ordre de la semaine de pistage. La variable taille du poisson est corrélée significativement aux paramètres liés à l'occupation de l'espace mais n'intervient pas dans les modèles liés à l'exploitation de l'écosystème.



**Tableau 3.4. Résultats des analyses par régression multiple pas à pas effectuées sur les paramètres de l'occupation de l'espace et de l'écosystème sur un échantillon de 161 points** (1 point = pistage d'un individu pendant une semaine), excluant la période hypermobile centrée autour de la reproduction ( $\pm 50$  jours).

| Paramètre : Nombre de gîtes occupés.<br>F = 20,71 $R^2 = 0,289$                                           |                  | Paramètre : Nombre d'aires de résidence occupées.<br>F = 18,23 $R^2 = 0,191$      |             |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| Variables                                                                                                 | corrélation      | Variables                                                                         | corrélation |
| (M-m) Niv eau (cm)<br>Code semaine<br>$\Delta T^\circ$ moy. sem <sup>-1</sup> (°C)                        | +<br>-<br>+      | (M-m) Niv eau (cm)<br>Code semaine                                                | +<br>-      |
| Paramètre : Nombre de changements de gîtes.<br>F = 14,19 $R^2 = 0,272$                                    |                  | Paramètre : Nombre de changements d'aires de résidence.<br>F = 7,93 $R^2 = 0,173$ |             |
| Variables                                                                                                 | corrélation      | Variables                                                                         | corrélation |
| Code semaine<br>(M-m) Niv eau (cm)                                                                        | -<br>+           | Code semaine<br>(M-m) Niv eau (cm)                                                | -<br>+      |
| Paramètre : Domaine vital hebdomadaire.<br>F = 8,44 $R^2 = 0,182$                                         |                  | Paramètre : Mouvement journalier moyen .<br>F = 10,87 $R^2 = 0,176$               |             |
| Variables                                                                                                 | corrélation      | Variables                                                                         | corrélation |
| Code semaine<br>(M-m) Niv eau (cm)<br>Taille poisson (cm)<br>$\Delta T^\circ$ moy. sem <sup>-1</sup> (°C) | -<br>+<br>+<br>+ | Code semaine<br>(M-m) Niv eau (cm)<br>Taille poisson (cm)                         | -<br>+<br>+ |

Ces analyses indiquent, qu'en dehors de la période de reproduction, les barbeaux ont tendance à être d'autant plus mobiles au cours d'une semaine considérée que les fluctuations du niveau d'eau seront importantes et que cette semaine sera proche de la date de lâcher ou de marquage de l'individu. Nos résultats précisent également que **des poissons de tailles différentes** (au sein de la gamme de taille considérée : 23-53 cm) **présentent**, au cours de cette période, des **modes d'occupation de l'écosystème comparables** (indépendance vis-à-vis de la taille des individus), **mais définissent des domaines vitaux hebdomadaires proportionnels à leur taille**. Notons également l'absence de corrélation significative au cours de ces périodes avec les variables « distances au frai », confirmant la réalité de la délimitation effectuée dans le paragraphe 4.2.1 (de même que l'absence d'influence de variables liées à la reproduction sur les paramètres de la mobilité).

## 4.3.2. Interprétation

### 4.3.2.1. Influence des facteurs hydrologiques

L'influence de l'amplitude des fluctuations hebdomadaires du niveau d'eau sur la mobilité peut être appréhendée à deux niveaux, puisque la variable prise en compte traduit une valeur absolue, indépendante du sens de la variation. Le premier cas envisagé est celui d'une augmentation importante et brutale du niveau d'eau (crue printanière ou automnale) qui se traduit par l'abandon des gîtes d'étiage pour des gîtes de crue. Dans le cas d'amplitudes de variations exceptionnelles à l'échelle annuelle ( $\geq 1,5$  m), ces changements de gîte sont souvent accompagnés de mouvements de déva-

laison plus ou moins marqués, dont la longueur varie en fonction de la disponibilité en gîtes de crues dans les secteurs situés à l'aval du gîte occupé par le poisson avant la montée des eaux. L'importance du facteur disponibilité est illustrée par le contraste entre les poissons P9 et P10, qui occupaient avant les crues de février 1990 des gîtes distants de moins de 200 m (P9 localisé 200 m en amont de P10). Lors des crues, les deux poissons ont effectué un mouvement de dévalaison, de 200 m pour P9 et de 1 100 m pour P10, mais dans les deux cas, les sites où étaient localisés les poissons constituaient le gîte de crue aval le plus proche du site qu'ils occupaient avant la montée des eaux. De tels mouvements de dévalaison marquée consécutivement à des crues ont également été notés chez d'autres espèces, notamment *Esox lucius* (Langford, 1979), *Abramis brama* (Langford, 1981) et chez des hybrides de *Morone saxatilis* x *M. chrysops* (Yeager, 1982).

La mobilité élevée au cours de la baisse du niveau d'eau traduit probablement l'expression de deux phénomènes distincts. D'une part, elle fait référence au caractère marginal et temporaire des gîtes de crue, situés aux limites du lit majeur, voire en dehors du lit majeur au cours des crues exceptionnelles (localisation du poisson P10 sur une voie de halage au maximum de la crue). D'autre part, elle peut s'inscrire dans le cadre d'un mouvement de retour dans l'aire de résidence occupée avant la montée des eaux.

L'absence de relation significative, à l'échelle de l'échantillon, entre les paramètres de la mobilité et la valeur absolue du niveau d'eau peut s'expliquer par la variabilité des gîtes occupés par les poissons et principalement par la variabilité de leur degré de stabilité en fonction de la hauteur des eaux (ou de leur valeur-habitat selon les conditions environnementales ; cf. troisième partie). A l'échelle individuelle (et donc dans un cadre spatial réduit), l'influence de la valeur absolue du niveau d'eau est perceptible, notamment dans le cas du poisson P5, qui occupe alternativement les aires de résidence 4 et 5 au cours de la période hivernale, selon que le niveau d'eau est inférieur ou supérieur à 50 cm (fig 3.2). La signification de ce comportement sera envisagée dans les chapitres traitant de l'occupation de l'aire d'activités journalières et du choix de l'habitat.

#### 4.3.2.2. Influence des facteurs thermiques

L'approche statistique de l'influence des facteurs thermiques sur les paramètres de la mobilité en dehors de la période de reproduction peut être résumée par l'influence significative d'un paramètre relatif (lié à l'augmentation de température) et par l'absence d'influence de la valeur absolue de la température. Toutefois, le rôle des facteurs thermiques semble faible par rapport à celui du facteur hydrologique présenté dans le § 4.3.2.1.

Ces résultats sont comparables à ceux obtenus par Mesing et Wicker (1986) chez le black-bass *Micropterus salmoides* et par Langford (1981) chez la brème commune *Abramis brama*, qui ne notent aucune relation significative entre la valeur absolue de la température et le mouvement journalier moyen. Il importe toutefois de préciser la situation particulière de la période hivernale et des régimes thermiques extrêmement bas, puisqu'aucun changement de gîte n'a été détecté à des températures inférieures à 4 °C, que nous pouvons présenter comme le **seuil thermique inférieur de mobilité globale**. Des résultats similaires ont été obtenus sur plusieurs espèces, avec des valeurs spécifiques du seuil thermique (7 °C chez *Cyprinus carpio*, Gusar *et al.*, 1989 ; 5 °C chez *Abramis brama*, Langford, 1981, précisant Malinin, 1970 ; 10 °C chez *Micropterus salmoides*, Warden & Lorio, 1975). Ces observations peuvent être mises en parallèle avec les résultats présentés dans les chapitres traitant des rythmes d'activités et du choix de l'habitat (chapitres 4 et 7), qui suggèrent de distinguer la stabilité estivale et la stabilité hivernale sur la base de leur nature.

#### 4.3.2.3. Relativisation et interprétation de l'influence du facteur « code semaine »

L'influence de cette variable explicative sur les paramètres de la mobilité est surtout tangible au niveau de la première semaine de pistage, au cours de laquelle les changements de gîte et d'aires de résidence sont nettement plus fréquents, et l'amplitude des déplacements souvent plus grande, mais cette influence nous semble moins sensible à partir de la seconde semaine. Pour tester l'hypothèse d'une influence limitée à la première semaine, nous avons effectué à nouveau les tests de régression multiple pas à pas, après avoir exclu de notre base de données les semaines portant le code 1. Les résultats de ces nouveaux tests indiquent l'absence de corrélation significative (au seuil 0,05) entre la variable « code semaine » et les paramètres de la mobilité, nous amenant statistiquement à limiter l'influence de cette variable à la première semaine de suivi.

La mobilité plus élevée constatée au cours de cette première semaine de pistage peut être, dans un premier temps, interprétée comme l'expression d'une hyperactivité consécutive à la capture, au marquage et/ou au maintien de l'animal en captivité, phénomène observé dans plusieurs études biotéléométriques effectuées sur diverses espèces de poissons (Hawkins *et al.*, 1974 ; Haynes & Gray, 1979). Toutefois, ces études indiquent également que l'hypermobilité s'accompagne d'une hyperactivité générale, et notamment de modifications sensibles de la durée des activités de nutrition, ce qui n'est pas apparu dans notre étude (chapitre 4). La deuxième explication invoque un artéfact d'échantillonnage, 8 des 21 individus pistés (marquages d'avril 1989 et de février 1990) ayant été relâchés juste avant des crues importantes mais ponctuelles de l'Ourthe, correspondant à des variations extrêmement élevées de l'amplitude hebdomadaire des fluctuations du niveau d'eau. Comme cette variable a été intégrée dans les analyses causales de la mobilité, l'hypothèse de l'artéfact est caduque.

La troisième explication découle de l'examen des graphiques présentés au début du chapitre et s'inscrit dans le cadre du phénomène de homing vis-à-vis du point ou de la zone de capture. Le poisson, lâché dans un site différent de la zone où il a été capturé, a tendance à se déplacer et à rejoindre le plus rapidement possible le site ou la zone dans laquelle il a été capturé. Ce « homing » vis-à-vis de la zone de capture a été observé chez 15 des 21 individus radiopistés et dans 11 cas, il a été effectué endéans les 7 premiers jours. Nous précisons cet aspect dans la discussion générale du chapitre, notamment sur la base des résultats de la 4<sup>ème</sup> session de radiopistage, principalement consacrée à ce phénomène.

### 4.4. Approche statistique des facteurs modulant l'occupation de l'espace et de l'écosystème en période circumreproduction

#### 4.4.1. Résultats

L'analyse de la mobilité en période de reproduction apparaît d'emblée nettement plus complexe (**tableau 3.5**), faisant intervenir un nombre plus élevé de variables explicatives, d'ordre thermique, hydrologique et biologique. Le seul point commun tangible avec les analyses effectuées sur les périodes non liées à la reproduction réside dans l'indépendance de la mobilité dans l'écosystème vis-à-vis de la taille des individus, qui présentent donc en période de reproduction un mode comparable d'exploitation de l'écosystème au sein de la gamme de taille considérée (23-53 cm).

**Tableau 3.5. Résultats des analyses par régression multiple pas à pas effectuées sur les paramètres de l'occupation de l'espace et de l'écosystème sur un échantillon de 91 points (1 point = pistage d'un individu pendant une semaine), centré sur la période de reproduction ( $\pm 50$  jours).**

| Paramètre : Nombre de gîtes occupés.<br>F = 5,81 $R^2 = 0,161$ |             | Paramètre : Nombre d'aires de résidence occupées.<br>F = 7,46 $R^2 = 0,140$ |             |
|----------------------------------------------------------------|-------------|-----------------------------------------------------------------------------|-------------|
| Variables                                                      | corrélation | Variables                                                                   | corrélation |
| Dis abs. frai (j)                                              | –           | Dis abs. frai (j)                                                           | –           |
| Dis rel. frai (j)                                              | –           | Dis rel. frai (j)                                                           | –           |
| T° moy. (°C)                                                   | +           |                                                                             |             |

| Paramètre : Nombre de changements de gîtes.<br>F = 6,30 $R^2 = 0,19$ |             | Paramètre : Nombre de changements d'aires de résidence.<br>F = 6,74 $R^2 = 0,230$ |             |
|----------------------------------------------------------------------|-------------|-----------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| Variables                                                            | corrélation | Variables                                                                         | corrélation |
| Dis abs. frai (j)                                                    | –           | Dis abs. frai (j)                                                                 | –           |
| Dis rel. frai (j)                                                    | –           | (M-m) Niv eau (cm)                                                                | +           |
| T° moy (°C)                                                          | +           | $\Delta T^\circ \text{ moy. sem}^{-1}$ (°C)                                       | +           |
|                                                                      |             | SD T° moy (°C)                                                                    | –           |

| Paramètre : Domaine vital hebdomadaire.<br>F = 5,44 $R^2 = 0,106$ |             | Paramètre : Domaine vital hebdomadaire (excluant les excursions).<br>F = 6,02 $R^2 = 0,225$ |             |
|-------------------------------------------------------------------|-------------|---------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| Variables                                                         | corrélation | Variables                                                                                   | corrélation |
| $\Delta T^\circ \text{ moy. sem}^{-1}$ (°C)                       | +           | Dis abs. frai (j)                                                                           | –           |
| Dis abs. T° frai (°C)                                             | –           | (M-m) Niv eau (cm)                                                                          | +           |
| Taille poisson (cm)                                               | +           | Moy Niv eau (cm)                                                                            | –           |
|                                                                   |             | T° moy eau (°C)                                                                             | +           |

| Paramètre : Mouvement journalier moyen.<br>F = 4,98 $R^2 = 0,099$ |             | Paramètre : Mouvement journalier moyen (excursions exclues).<br>F = 5,18 $R^2 = 0,213$ |             |
|-------------------------------------------------------------------|-------------|----------------------------------------------------------------------------------------|-------------|
| Variables                                                         | corrélation | Variables                                                                              | corrélation |
| $\Delta T^\circ \text{ moy. sem}^{-1}$ (°C)                       | +           | Dis abs. frai (j)                                                                      | –           |
| Dis abs. T° frai (°C)                                             | –           | (M-m) Niv eau (cm)                                                                     | +           |
| Taille poisson (cm)                                               | +           | Moy Niv eau (cm)                                                                       | –           |
|                                                                   |             | T° moy eau (°C)                                                                        | +           |

Le nombre de gîtes et d'aires de résidence occupés par semaine, de même que les fréquences de changement, sont d'autant plus élevés qu'ils sont proches du frai, et proportionnellement plus élevés au cours du préfrai que pendant le postfrai (corrélation négative avec la variable « distance relative au frai »). Indépendamment, les tendances à la mobilité au cours de cette période sont favorisées par une température moyenne élevée (corrélation positive avec la variable «  $T^{\circ}$  moy ») et stable (corrélation négative avec la variable «  $SD\ T^{\circ}$  moy »), consécutivement à une augmentation importante de la température (corrélation positive avec la variable «  $\Delta T^{\circ}$  moy  $\text{sem}^{-1}$  »).

L'analyse de la dispersion et de la mobilité spatiales excluant les excursions tend à indiquer une structure symétrique des distributions des mouvements journaliers moyens et des tailles du domaine vital hebdomadaire par rapport au frai [corrélation positive avec la variable « Dis. abs. frai (j) » et indépendance vis-à-vis de la variable « Dis. rel. frai (j) »]. Indépendamment, la dispersion et la mobilité spatiales au cours de la période de reproduction sont favorisées par des débits faibles et en diminution [interaction des variables « Moy Niv eau » et « (M-m) Niv eau »], de même que par une température élevée. La dispersion et la mobilité au cours de cette période de reproduction semblent indépendantes de la taille de l'individu, du moins si nous ne prenons pas en considération les phénomènes d'excursions.

Au contraire, l'analyse de la dispersion et de la mobilité spatiale totales (excursions comprises) indique une corrélation positive avec la taille des individus, suggérant, par comparaison avec le paragraphe précédent, que les excursions sont davantage voire exclusivement le fait d'individus de grande taille (et donc des femelles). Les 2 autres variables intégrées dans cette analyse sont d'ordre thermique et précisent que ces excursions sont favorisées par une augmentation de la température (corrélation positive avec la variable «  $\Delta T^{\circ}$  moy  $\text{sem}^{-1}$  ») à condition que celle-ci amène le poisson dans des conditions thermiques proches de celles du frai (corrélation négative avec la variable « Dis. abs.  $T^{\circ}$  frai »).

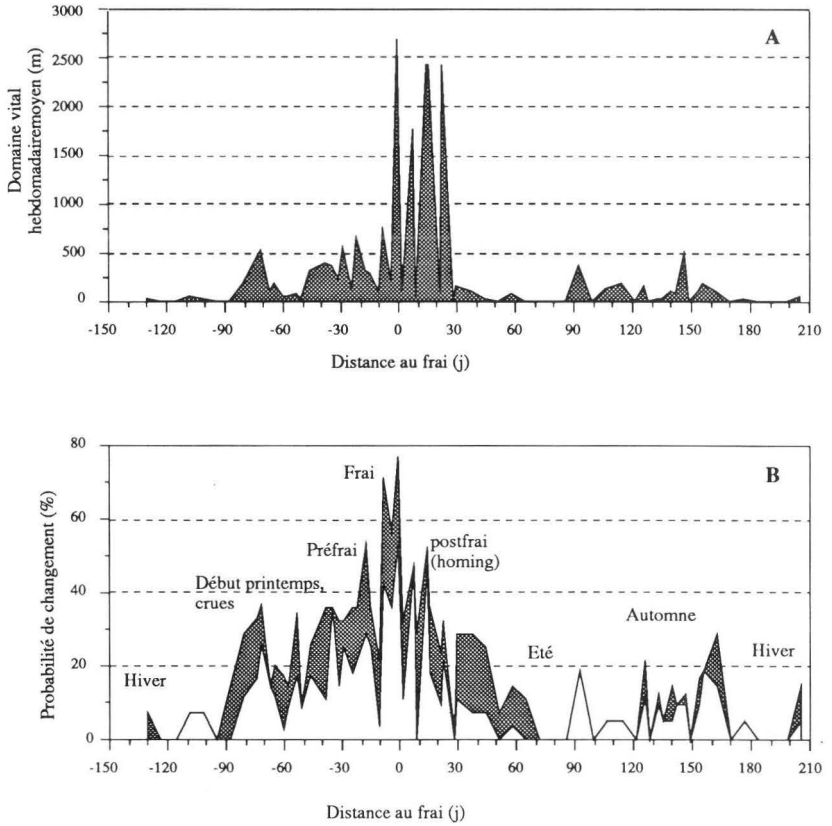
#### 4.4.2. Interprétation

Nous ne présentons pas, à ce stade du travail, une discussion approfondie traitant de l'influence des variables physiographiques et thermiques sur la période de reproduction, puisque cet aspect du problème est détaillé dans la quatrième partie de notre travail. Signalons que la température et le niveau de l'eau interviennent en termes de valeur absolue et de valeur relative, mais que ces deux aspects sont intimement liés à la proximité du frai.

## 5. Cycle annuel de mobilité

### 5.1. Synthèse des résultats

La synthèse des 2 années de suivi par radiopistage est présentée sur la **figure 3.8**, qui illustre les variations, en fonction de la distance au frai, du domaine vital hebdomadaire moyen (excursions incluses ; **fig. 3.8 A**) et des probabilités moyennes de changement de gîte et d'aire de résidence entre jours successifs (**fig. 3.8 B**). Les probabilités de changement sont calculées sur base des fréquences moyennes de changement enregistrées au cours d'une semaine. Ces figures permettent de définir les principales phases du cycle annuel à une échelle macroscopique, sur la base de leurs caractéristiques de mobilité-dispersion :



**Fig. 3.8.** Synthèse des résultats : cycle annuel de mobilité-dispersion chez *Barbus barbus* à une échelle macroscopique (1764 localisations quotidiennes sur 21 individus ; regroupement en 252 semaines).

- A. Domaine vital hebdomadaire moyen, en fonction de la distance à la période de frai, exprimée en jours.
- B. Probabilités (%) de changements de gîtes et d'aires de résidence entre jours successifs, en fonction de la distance à la période de frai, exprimée en jours. La courbe supérieure fait référence aux changements de gîte et la courbe inférieure aux changements d'aires de résidence. La bande grisée indique la probabilité de changements de gîtes au sein d'une même aire de résidence. Probabilités calculées sur la base de moyennes hebdomadaires.

- **deux périodes d'hyperstabilité spatiale et écosystémique** : l'hiver et l'été, pendant lesquels le domaine vital hebdomadaire moyen est inférieur ou égal à 100-200 m et les probabilités de changement d'aire de résidence entre jours successifs sont inférieures à 10 % (voire nulles). C'est au cours de ces périodes que les gîtes présentent les fréquences d'occupation les plus élevées, ce qui indique leur importance au plan de l'occupation de l'espace ;
- **une période intermédiaire, à faible mobilité spatiale et écosystémique** : l'automne, au cours duquel le domaine vital hebdomadaire moyen varie entre 100 et 500 m et les probabilités de changement d'aire de résidence entre jours successifs ne dépassent pas 20 %, les valeurs maximales correspondant à des variations du niveau d'eau ;

- **une période à faible mobilité spatiale mais forte mobilité écosystémique** : la fin de l'hiver et le début du printemps. Les probabilités de changement d'aire de résidence entre jours successifs dépassent 20 % (et 30 % pour les changements de gîte). A l'échelle de l'échantillon, le domaine vital hebdomadaire moyen atteint 500 m, valeur traduisant la dévalaison de certains individus lors des crues caractérisant cette période (§ 4.3.2.1) ;
- **une période d'hypermobilité spatiale et écosystémique** (en fin de printemps), qui coïncide avec le développement des activités reproductrices. Sur la base de la comparaison entre mobilités spatiales et écosystémique, cette période peut être divisée en trois phases distinctes :
  - une phase de **préfrai**, pendant laquelle les changements de gîte et d'aires de résidence sont extrêmement fréquents, particulièrement au cours du préfrai immédiat (semaine précédant le frai, respectivement 70 et 42 %). Par contre, les domaines vitaux hebdomadaires moyens sont inférieurs à 800 m. Intuitivement, la comparaison de ces deux paramètres nous amène à dégager la notion de « phase de recherche ».
  - une phase de **frai**, pendant laquelle mobilité spatiale et écosystémique sont maximales : probabilités de changement de gîtes et d'aires de résidence respectivement supérieures à 75 et 50 % ; domaine vital hebdomadaire moyen supérieur à 2.500 m à l'échelle de l'échantillon, avec des maxima individuels supérieurs à 9-10 km chez les individus femelles, qui effectuent des migrations vers les aires de frayère.
  - une phase de **postfrai**, à très forte mobilité spatiale mais caractérisée par une mobilité écosystémique en moyenne plus faible qu'en préfrai. Les domaines vitaux hebdomadaires moyens peuvent atteindre 2.000 m, reflet du homing suivant les excursions de reproduction (cf. individus P4, **fig. 3.1** et P8, **fig. 3.3**). Par contre, les probabilités de changement de gîte ne dépassent pas 50 % et sont particulièrement faibles en postfrai immédiat (en moyenne 33 % de changement de gîte et 10 % de changement d'aire de résidence vs respectivement 70 et 42 % en préfrai immédiat). Il est plausible, d'après les résultats présentés dans le § 4.4.1 (**tableau 3.5**), que cette diminution de la mobilité en postfrai immédiat soit liée à la baisse de température qui a caractérisé ces périodes en 1989 et 1990 (cf. quatrième partie). Une autre hypothèse serait d'envisager que le postfrai immédiat corresponde à une « phase de repos » consécutive à la dépense énergétique consentie pour le développement des activités reproductrices. Cette hypothèse tend à être confirmée par les observations en milieu contrôlé et thermiquement stable effectuées par Jendarme (1991), qui décrit une baisse générale d'activité du barbeau le lendemain du frai.

## 5.2. Comparaison avec d'autres patrons annuels de mobilité chez des téléostéens holobiotiques

Le patron de mobilité-dispersion sur le cycle annuel que nous avons mis en évidence chez les barbeaux adultes dans l'Ourthe est confirmé partiellement par les premières sessions de radiopistage effectuées sur des barbeaux d'élevage réintroduits en Méhaigne, du moins pour les périodes non circumreproduction (Baras & Philippart, 1989 ; Baras, non publié). Pelz et Kästle (1989), qui ont effectué un suivi de 8 barbeaux dans la Nidda (affluent du Main, RFA) pendant le mois de juillet 1989, concluent également à la stabilité du domaine vital chez le barbeau en période estivale. Pour la période circumreproduction, nos résultats concordent avec ceux de Hunt et Jones (1974 b), qui décrivent une mobilité accrue des barbeaux de la rivière Severn, en rapport avec la recherche de frayères.

Le cycle annuel de mobilité du barbeau fluvial peut être rapproché de celui du black-bass *Micropterus salmoides* (Mesing & Wicker, 1986), également caractérisé par une mobilité maximale au cours de la reproduction (mars à juin) et par une diminution



au cours des mois chauds de l'été et une stabilisation relative à partir de cette période jusqu'à la fin de l'hiver. De même, Langford (1979) constate chez la brème commune *Abramis brama* une alternance de périodes statiques, entrecoupées d'excursions, bien que le patron annuel de mobilité soit moins nettement défini que chez *Barbus barbus*.

D'autres espèces de téléostéens holobiotiques présentent également des cycles annuels de mobilité semblables, notamment par le caractère hypermobile de la période circumreproduction. Parmi les *Cyprinidae*, citons le gardon *Rutilus rutilus* (L'Abée-Lund & Vøllestad, 1985) et *Ptychocheilus lucius*, grand cyprin carnivore des rivières nord-américaines qui effectue des migrations de reproduction sur des distances de l'ordre de 150 km (Tyus, 1985). Notons également que les patrons annuels de mobilité comprennent souvent une phase de mobilité plus marquée au cours de la transition automne-hiver, qui s'accompagne de migrations sur plusieurs kilomètres. C'est notamment le cas chez *Morone saxatilis* (Farquhar & Gutreuter, 1989), *Tautoga onitis* (Labridae ; Olla & Strudholme, 1978) et chez *Acipenser ruthenus* (Behning, 1928 in Hynes, 1972). Précisons toutefois que cette mobilité automnale accrue est associée à la recherche d'habitats d'hivernage non disponibles dans les secteurs occupés pendant les périodes les plus chaudes de l'année. Sur la base des résultats obtenus chez le barbeau fluviatile, nous pourrions dès lors émettre deux hypothèses : soit une absence de variation des préférences pour l'habitat au cours du cycle annuel, soit une variation saisonnière des préférences, mais non perceptible à l'échelle macroscopique envisagée, en raison de la disponibilité de ces différents habitats dans un même secteur de rivière. Cet aspect sera développé dans la troisième partie de notre étude.

## 6. Discussion générale

### 6.1. Migrations de reproduction, homing reproducteur et flux d'énergie

Le phénomène de « homing » reproducteur est défini à l'origine comme le retour des géniteurs sur le site de leur naissance (ou sur le site au niveau duquel ils ont séjourné pendant les premières phases de leur existence ; voir Stabell, 1984). Par extension, la fidélité de géniteurs aux mêmes sites de frayères plusieurs années d'affilée est également qualifiée de homing reproducteur. Ce phénomène a fait l'objet d'études nombreuses et approfondies, particulièrement chez les migrateurs amphibiotiques de la famille des salmonidés, chez lesquels le taux de retour à la rivière d'origine (« home stream ») peut être supérieur ou égal à 95 % (Harden Jones, 1968 ; Hasler & Scholz, 1983 ; Stabell, 1984). Le homing reproducteur a également été observé et étudié chez plusieurs espèces de non-salmonidés : *Morone chrysops* (Hasler *et al.*, 1969), *Stizostedion vitreum* (Olson *et al.*, 1978), *Esox masquinongy*, avec un taux de retour sur les frayères de 20 % après un an et une fidélité maximale (observée) de 6 années (Crossman, 1990), *Micropterus salmoides*, chez lequel ont été observées des migrations répétées vers les mêmes frayères (Mesing & Wicker, 1986), *Catostomus commersonni* (Werner, 1979), de même que chez plusieurs espèces de cyprins : *Cyprinus carpio* (Otis & Weber, 1982), *Rutilus rutilus*, avec une précision de homing de l'ordre de 85-90 % (L'Abée-Lund & Vøllestad, 1985) et *Ptychocheilus lucius*, qui montre une fidélité consistante vis-à-vis d'aires de fraye situées à 150 km à l'amont des secteurs qu'il occupe en été et hiver (Tyus, 1985, 1986). A notre connaissance, le retour des géniteurs sur leur site de naissance n'a jamais été démontré chez le barbeau fluviatile, probablement en raison de la difficulté de capturer et de marquer des juvéniles à croissance très lente. De même, la fidélité répétée de géniteurs vis-à-vis de la même aire de fraye n'a pu être démontrée dans notre étude par pistage, en raison de la durée de vie trop faible (7-8 mois maximum) des émetteurs pouvant équiper les barbeaux de

l'Ourthe. Toutefois, il ressort de nos observations que l'occupation des aires de frayère n'est pas spatialement aléatoire ou basée sur le simple critère de proximité : certains barbeaux, et plus particulièrement les individus femelles, choisissent leur aire de frayère. Ainsi, les poissons P4 et P8 ont effectué des mouvements de plus de 9 km et ont été localisés à proximité d'une frayère au confluent de l'Aisne, à Bomal, alors que plusieurs frayères étaient « disponibles » sur le trajet de leur migration (cf. quatrième partie). L'hypothèse de homing reproducteur peut donc être avancée chez le barbeau fluviatile, mais avec réserve, demandant à être confirmée, par une étude comme celle décrite dans la section perspectives de recherches.

Le fait que les migrations de reproduction observées chez les barbeaux femelles se déroulent principalement de l'aval vers l'amont peut être interprété comme un mouvement de compensation partiel du flux longitudinal d'énergie de l'amont vers l'aval, matérialisé au plan de l'espèce par la dévalaison des alevins et juvéniles dans des conditions de débit élevé (selon les hypothèses de Margalef, 1963, 1968). Précisons que ce comportement de migration anadrome sur de longues distances n'a jamais été observé chez les mâles de notre échantillon en période circumreproduction ou en dehors de cette période. D'après ces observations, nous serions amenés à proposer que le « feedback » populationnel compensant la dérive et le transfert d'énergie amont-aval puisse être compensé de deux manières différentes : soit par une remontée globale et progressive de la population, matérialisée par un solde migratoire positif (+ 0,91 km/an, § 3.2.1.1 ; + 0,77 km/an ; Philippart, 1977), soit par une remontée temporaire (suivie de retour au gîte) de certains individus femelles, qui représentent l'élément limitant le potentiel reproducteur de l'espèce, soit encore par combinaison des deux phénomènes.

Les deux types de stratégies auraient des implications fondamentalement différentes, notamment au plan énergétique. Au niveau de la population, la solution la plus avantageuse au niveau de l'énergie investie est sans conteste représentée par la seconde stratégie, qui n'implique une dépense énergétique maximale que de la part d'une faible fraction de la population. Le fait que cette fraction de la population soit l'élément limite du potentiel reproducteur peut entrer en ligne de compte dans l'évaluation du gain énergétique, si nous considérons qu'une femelle doit être en parfaite condition lors des activités reproductrices. Rappelons toutefois qu'au sein de la population de barbeaux, les femelles matures représentent les classes de tailles supérieures ( $\geq 35$  cm ; Philippart, 1977), donc les individus dont la puissance musculaire absolue est la plus élevée et pour lesquels la longueur du trajet parcouru est proportionnellement la plus faible (expression du déplacement en termes de longueur de corps). Les différences entre les deux stratégies seraient également perçues au plan de la génétique, la première pouvant résulter en un isolement progressif de populations ou de souches alors que la seconde impliquerait un brassage des gènes d'individus spatialement distants en dehors de la période de reproduction (voir note de bas de page). Nous ne discuterons pas davantage de ce problème : seule une étude approfondie de la génétique des populations de barbeaux permettrait de confirmer ou d'infirmer cette réalité.

**Note.** Les différences entre les deux stratégies seraient également perçues au plan de la génétique des populations. Le cas d'une population ou sous-population occupant un domaine vital défini et présentant un solde migratoire légèrement positif (compensant la dérive) peut être rapproché de la situation de migration reproductrice et de homing reproducteur observé chez les salmonidés anadromes, dans le sens où le flux de gènes sera limité dans l'espace et dans la population (dans le premier cas aux individus occupant un domaine vital et dans le second cas aux individus qui effectuent un homing vis-à-vis d'une aire de frayère précise). Selon Saunders et Bailey (1978 ; hypothèse émise chez les salmonidés), ce phénomène permettrait le maintien d'une intégrité génétique et pourrait être à l'origine de l'émergence de sous-populations ou de souches distinctes adaptées à des conditions environnementales spécifiques, et évoluant suite à un isolement reproducteur spatial. Ce phénomène a été observé notamment chez le saumon de l'Atlantique, d'abord au niveau des phénotypes (polymorphisme des transférines ; Payne *et al.*, 1971) et par la suite au niveau des génotypes par Stahl (1982 ; distribution des fréquences d'allèles sur 45 loci). Au contraire, la seconde stratégie envisagée (migration des femelles sur de longues distances et relative stabilité spatiale des mâles pendant la période de reproduction) impliquerait un brassage génétique plus élevé et l'absence de sous-populations au sens génétique du terme.

## 6.2. Homing non reproducteur

### 6.2.1. Principe, signification

Le homing non-reproducteur constitue également un élément important des stratégies d'occupation de l'espace. Nous en avons observé deux expressions différentes au cours de nos sessions de radiopistage : le retour au gîte après déplacement libre (homing des poissons P4 et P8 en période de postfrai ; fig. 3.1 et 3.3) et après un déplacement forcé (lâcher des poissons à un site différent du site de capture), la principale différence entre les deux situations observées résidant dans la longueur des trajets (9,6 à 14 km dans le cas du déplacement libre et toujours moins de 2 km dans le cas du déplacement forcé). Précisons que le phénomène avait également été observé par Philippart (1977) à une échelle macroscopique (marquage-recapture). De même, le retour d'individus déplacés dans la zone ou au site précis de leur capture a été noté chez de nombreuses espèces de poissons appartenant à plusieurs familles : *Pylodictis olivaris* (Hart & Summerfelt, 1973), *Esox lucius* (Langford, 1979), *Micropterus salmoides* (Peterson, 1975 ; Mesing & Wicker, 1986) et notamment chez plusieurs espèces de cyprins, *Gobio gobio* (Stott *et al.*, 1963), *Phoxinus phoxinus* (Kennedy & Pitcher, 1975) et *Abramis brama* (Malinin, 1970, 1971 ; Langford, 1979, 1981).

La signification du homing non-reproducteur peut être dérivée des hypothèses fonctionnelles sur la signification du homing reproducteur. Ce dernier permet le retour de l'animal dans un environnement adéquat pour les activités reproductrices, à une période de l'année et sur un site où il pourra rencontrer d'autres géniteurs. Nous pourrions tirer un parallèle bioénergétique en émettant l'hypothèse que le homing après déplacement libre ou forcé ramène le poisson dans un environnement qu'il a déjà expérimenté et qu'il « reconnaît » comme convenable. Dans ce cadre, le homing non-reproducteur apparaîtrait comme une alternative à l'exploration d'un nouveau domaine vital, solution susceptible de permettre une « optimisation » des investissements énergétiques. Nous aborderons ce problème de manière indirecte dans le chapitre 5, en nous basant sur la permanence des aires d'activités et de la connaissance de l'espace. Dans une publication précédente (Baras & Cherry, 1990), nous avons émis une autre hypothèse plausible sur la signification du homing non-reproducteur, qui liait le phénomène de homing davantage à une fidélité vis-à-vis d'un groupe ou d'un banc plutôt qu'à un site spatial précis. Toutefois, sur la base des résultats de la quatrième session de pistage (§ 3.1.4), nous aurions tendance à rejeter cette hypothèse, puisqu'aucun regroupement n'a été observé mais que 5 des 6 barbeaux étudiés sont revenus dans la zone de capture.

### 6.2.2. Variabilité du phénomène

Langford (1979, 1981) et Malinin (1970, 1971) signalent que le taux de retour des individus déplacés de même que la vitesse à laquelle s'effectue ce retour sont extrêmement variables, comme nous l'avons observé chez *Barbus barbus* : homing vis-à-vis de la zone de capture chez 15 des 21 individus radiopistés et dans 11 cas, il a été effectué endéans les 7 premiers jours, alors que d'autres n'ont rejoint la zone de capture qu'après 4 semaines. Plusieurs hypothèses peuvent expliquer la double variabilité des observations.

- La première hypothèse fait état de la condition du poisson, paramètre que nous pouvons estimer par le rapport poids/longueur ( $K = 100 P / L^3$ ) : des poissons de faible condition ne seraient pas en mesure d'effectuer un homing à longue distance, de l'aval vers l'amont, surtout dans des conditions de débit élevé. Cette hypothèse semble étayée par le suivi des poissons P5 et P10, dont les coefficients de condition sont faibles

(respectivement 0,90 et 0,71) et qui n'ont pas fait preuve de homing mais ont effectué des mouvements de dévalaison sur des distances de l'ordre de 1-2 km.

- La deuxième hypothèse découle de l'examen des **tableaux 3.2** et de la **fig. 3.7** qui illustrent les fréquences d'occupation des gîtes. Comme nous l'avons montré dans le § 3.2.2.2, ces fréquences d'occupation sont éminemment variables (1-154 jours), ce qui laisse supposer que l'« importance » de ces gîtes est différente pour le poisson, certains de ces gîtes pouvant être principaux et d'autres secondaires, dans le cadre d'une occupation séquentielle et radiative mixte de l'espace et de l'écosystème. Selon cette hypothèse le homing serait plus élevé chez les individus capturés dans un gîte primaire que chez ceux capturés dans un gîte secondaire, mais encore une fois, nous devons considérer cette hypothèse comme spéculative puisque nous ne connaissons pas le passé des individus étudiés. Cet aspect sera partiellement envisagé sous l'angle des préférences pour l'habitat et des valeurs-habitat attribuées objectivement aux gîtes sur la base d'une étude des préférences pour l'habitat effectuée par pêche à l'électricité sur un échantillon de grande taille (chapitre 7).

- une troisième hypothèse susceptible d'expliquer la variabilité du homing non-reproducteur fait référence à l'importance de la situation relative des sites de lâcher et de capture, en termes de distances absolues et relatives (amont vs aval) entre site de lâcher et site de capture. La notion de distance absolue a été mise en évidence par Mesing et Wicker (1986), qui montrent que le homing de *Micropterus salmoides* est partiel dès que la distance entre sites de lâcher et de capture dépasse 3 km, valeur supérieure au domaine vital le plus étendu noté dans leur étude (2,5 km). Nous ne pouvons toutefois envisager le rôle déterminant de ce paramètre dans notre étude puisque les distances entre sites de lâcher et de capture étaient sensiblement inférieures à la taille du domaine vital défini par les poissons (**tableau 3.1**). L'importance de la distance relative est illustrée par les études sur *Abramis brama* effectuées par Malinin (1970, 1971), qui décrit un taux de homing plus élevé et surtout un retour effectué à une vitesse plus rapide lorsque le poisson est relâché à l'aval de son site de capture. Ces observations peuvent être mises en parallèle avec le suivi des poissons P1, P2, P4, P6 et P19 qui ont été relâchés à l'aval de leur site de capture et qui ont effectué un homing en moins de 48 h, alors que des poissons relâchés à l'amont du point de capture (P3, P21) n'ont pas effectué de mouvement de retour pendant les 4 premières semaines de suivi. Ces résultats sont confirmés en tous points par l'expérience réalisée au cours de la quatrième session de pistage (§ 3.1.4, **fig. 3.4**), soulignant le rôle prédominant de la distance relative dans le cas du homing consécutif à un déplacement forcé. Ce dernier élément contraste avec l'hypothèse émise dans le paragraphe 6.2.1, où nous interprétons le homing non-reproducteur sous l'angle d'une possibilité d'« optimiser » l'occupation de l'espace. Nous pouvons interpréter ce contraste sous l'angle des mécanismes permettant la reconnaissance d'indices environnementaux et l'expression du comportement de homing.

Ces mécanismes ont été principalement étudiés chez les salmonidés et ont fait l'objet de plusieurs articles de synthèse récents (McCleave *et al.*, 1984 ; Stabell, 1984 ; Smith, 1985). Des expériences d'altération des capacités sensorielles (« sensory impairment ») réalisées sur plusieurs espèces migratrices, dont les salmonidés *Oncorhynchus nerka* (Craigie, 1926 ; Clemens *et al.*, 1939 ; Lorz & Northcote, 1965), *Onc. kisutch* (Wisby & Hasler, 1954), *Onc. keta* (Hiyama *et al.*, 1966), *Onc. tshawytscha* (Groves *et al.*, 1968 ; DeLacy *et al.*, 1969) *Salmo salar* (Bertmar & Toft, 1969 ; Døving *et al.*, 1985), *Salmo clarki* (McCleave, 1967 ; Jahn, 1969) et *Salmo trutta trutta* (Shearer, 1959) et le clupéidé *Alosa sapidissima* (Dodson & Leggett, 1973 et 1974), ont démontré la nécessité pour les migrateurs anadromes de disposer d'un système olfactif fonctionnel pour accomplir la phase dulcicole de leur migration. La nature des attractants est encore incertaine, l'hypothèse la plus couramment acceptée consistant à postuler la reconnaissance par les migrateurs d'un bouquet spécifique, combinaison unique de facteurs abiotiques (comme la concentration en ions H<sup>+</sup>, Jones *et al.*, 1985 ;

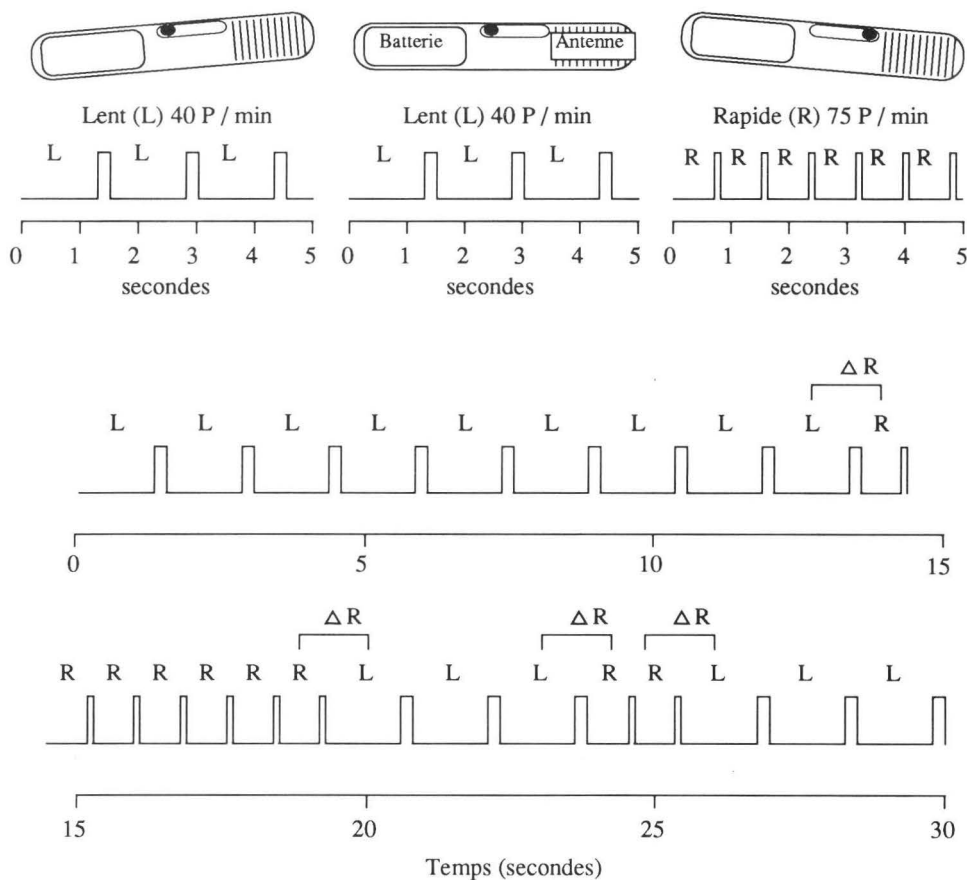
Yamashita *et al.*, 1989) ou biotiques (dont les phéromones émises par les juvéniles, Nordeng, 1977). Bien que l'olfaction soit le sens le plus couramment cité dans les mécanismes chémosensoriels impliqués dans le phénomène de homing, des expériences plus récentes (Døving *et al.*, 1980 ; Hara *et al.*, 1984 ; Groot *et al.*, 1986 ; Rehnberg & Schreck, 1986 ; Keefe & Winn, 1991) soulignent l'importance d'un autre mécanisme chémosensoriel, davantage lié à une reconnaissance gustative. Chez le barbeau fluviatile, un homing faisant principalement appel au sens olfactif ou gustatif serait donc facilité, selon le flux longitudinal caractérisant les écosystèmes d'eau courante, lorsque la progression se fait de l'aval vers l'amont, cette hypothèse chémosensorielle pouvant expliquer la variabilité du phénomène de retour au site de capture en fonction de la situation relative du site de lâcher. Indépendamment de l'importance des mécanismes chémosensoriels, signalons que la vision pourrait agir en synergie avec les mécanismes de nature chémosensorielle, particulièrement pour la reconnaissance à courte distance d'un site précis (gîte ou autre), comme l'ont montré les études de Cunjak et Power (1987) sur la truite.

## 7. Synthèse et conclusions partielles

Cette étude du cycle annuel de mobilité chez le barbeau fluviatile a établi les bases de l'occupation de l'espace à l'échelle macroscopique. Elle indique que les barbeaux occupent l'espace de manière séquentielle et radiative mixte, définissant un domaine vital proportionnel à leur taille, mais que le patron d'occupation de l'écosystème (faisant abstraction des distances) n'est pas dépendant de la taille de l'individu. Par la mise en évidence de la variabilité des paramètres de mobilité-dispersion, notre étude tend toutefois à relativiser la fixation à un domaine vital en période circumreproduction, caractérisée par une hypermobilité spatiale et écosystémique. Au plan des recherches fondamentales, elle suggère :

- de définir les rythmes et budgets d'activités de l'espèce, d'étudier leurs variations sur le cycle annuel et de préciser les interactions entre utilisation du temps et de l'espace (cf. chapitre 4) ;
- d'aborder les notions de connaissance de l'espace, susceptibles d'intervenir dans la gestion de l'aire d'activités et du domaine vital, justifiant le phénomène de homing (cf. chapitre 5) ;
- de préciser l'importance des gîtes par une étude détaillée de leurs caractéristiques, particulièrement au cours des périodes estivales et hivernales, au cours desquelles la fréquence de changement de gîte est extrêmement faible (cf. chapitre 7) ;
- de considérer la période de reproduction comme une entité séparée au plan de la mobilité, par son amplitude et sa nature, et de préciser la signification biologique des variables explicatives mises en évidence par les analyses présentées dans le § 4.4.1 (cf. chapitre 9) ;
- une étude plus approfondie du phénomène de homing et de ses implications au plan de la génétique des populations (cf. perspectives).

Au plan de la gestion et de la protection des populations de barbeaux en rivière, notre étude indique clairement qu'une attention toute particulière devrait être accordée, d'une part aux habitats de gîte, qu'il convient de préserver ou de restaurer, et d'autre part, au problème de libre circulation des poissons en période circum reproduction. Cet aspect sera partiellement développé dans le dernier chapitre de notre étude.



**Fig. 4.1.** Principe du fonctionnement des circuits d'activités équipant les émetteurs radio utilisés dans notre étude. Lorsqu'il est parallèle à l'horizontale ou incliné vers l'arrière (batterie), l'émetteur génère un train de pulsations qualifié de lent (40 P / min). S'il est incliné vers l'avant (antenne), il génère un train rapide de pulsations (75 P / min). Le passage d'une position à l'autre provoque un changement du rythme de pulsation ( $\Delta R$ ), nettement perceptible pour l'opérateur (situation imaginaire illustrée sur le graphique inférieur : 4  $\Delta R$ ). Le nombre de changements de rythmes par intervalle de temps est utilisé comme indice relatif d'activité.

De manière à standardiser les résultats obtenus, tous les émetteurs ont été implantés avec l'antenne dirigée vers la partie antérieure du corps du poisson.



## Chapitre 4

# Etude par radiotélémétrie des rythmes saisonniers et journaliers d'activités

## 1. Introduction

L'étude des rythmes d'activités constitue la deuxième entité de notre étude sur les stratégies d'occupation du temps et de l'espace. Elle se situe à deux échelles complémentaires : le cycle journalier (nycthéméral) et le cycle annuel. Au cours du cycle journalier, l'activité du poisson peut apparaître comme une succession de phases actives, au cours desquelles le poisson développe des comportements de recherche et de prise de nourriture, et de phases relativement inactives, liées le plus souvent à l'évitement passif des prédateurs et/ou au repos. Lorsque le patron de succession de phases actives et inactives se maintient d'un cycle journalier à l'autre, il est qualifié de rythme. L'arythmie chez les poissons apparaît comme un phénomène relativement rare dans le milieu naturel (Emery, 1973), ou extrêmement passager (Andreasson, 1973 ; El-Shamy, 1978) et, en règle générale, toutes les espèces développent des rythmes précis et souvent caractéristiques de la famille à laquelle elles appartiennent (bien que les exceptions apparaissent comme étant de plus en plus nombreuses ; Helfman, 1978, 1986). Plusieurs types de rythmes journaliers d'activités à connotation alimentaire principale ont été identifiés chez les poissons. Ils sont caractérisés par leur **périodicité** au cours du cycle journalier, leur **mode** (unimodal ou plurimodal), leur **durée** et/ou leur **intensité**, de même que par l'espace dans lequel ils se situent (**aire d'activités, gîtes et centres d'activités**).

L'objectif de ce chapitre est de caractériser les paramètres des rythmes journaliers d'activités chez le barbeau fluviatile, d'étudier leur variabilité ou leur constance au cours du cycle annuel et de préciser l'influence des variables modulant ces paramètres, en essayant de répondre à plusieurs interrogations fondamentales portant sur la signification stratégique des rythmes. Précisons que plusieurs études des rythmes d'activités du barbeau fluviatile ont déjà été effectuées : celles de Gougnard (1987) et Jendarme (1991), par observation directe en installations expérimentales (aquarium) au cours de la période circumreproduction, et celles de Karangwa (1975) sur l'étude du régime alimentaire et de la nutrition du barbeau dans l'Ourthe grâce à l'analyse des contenus stomacaux. Les acquis de ces recherches constituent des points de comparaison idéaux, permettant d'éclairer les résultats de nos propres recherches.

De manière à pouvoir étudier en milieu naturel les paramètres des rythmes d'activités sur l'ensemble du cycle annuel, nous avons eu principalement recours à la méthode de biotélémétrie, qui autorise une récolte de données quelles que soient les conditions environnementales. Nous sommes conscients que, par rapport à l'observation directe, cette approche demeure relativement imprécise et est notamment susceptible d'amener à une confusion entre rythmes d'activités locomotrices et rythmes alimentaires, dans la mesure où les derniers sont inclus dans les premiers (Barnett, 1963). Aussi, pour essayer de lever cette ambiguïté, nous avons développé une approche méthodologique complémentaire, que nous détaillons dans les paragraphes suivants.



## 2. Matériel et méthodes

### 2.1. Rappel de la méthodologie utilisée

L'étude des rythmes journaliers d'activités de *Barbus barbus* se base sur la réalisation de cycles de 24 h de suivi par radiopistage, selon la méthodologie décrite dans le chapitre 2. Les données de position récoltées sous forme de coordonnées angulaires sont transformées en coordonnées cartésiennes (cf. chapitre 2, § 3.3.4), à l'aide du logiciel « X-Y PGM TRACK » (Baras & Cherry, 1989). Les définitions des différents paramètres étudiés et termes utilisés dans ce chapitre (gîte, aire de résidence, centre d'activités,...) sont précisées dans le chapitre 2 (§ 4.1). Le régime thermique de l'Ourthe était enregistré en continu par un thermographe (Richard Instruments, S.A.) installé dans la partie centrale de la zone d'étude et le niveau d'eau était lu au début et à la fin de chaque cycle sur l'échelle limnimétrique du pont de Hamoir.

### 2.2. Utilisation des circuits d'activités équipant les émetteurs

#### 2.2.1. Principe et dégagement d'indices relatifs d'activités

Comme nous l'avons signalé dans le chapitre 2, une des limites principales imposées par l'utilisation des techniques de récolte indirecte de données réside dans la difficulté d'effectuer une discrimination correcte des comportements de l'animal. Ce problème est particulièrement perceptible lorsque l'animal est apparemment immobile (du moins en fonction des limites de précision du système utilisé), cette immobilité apparente pouvant refléter une absence d'activité (repos) ou au contraire une activité intense sur une zone de surface réduite, de dimensions comparables à celle du polygone d'erreur de la localisation. Pour contourner ce problème, nous avons utilisé des émetteurs à circuits d'activités, générant deux trains de pulsations, selon l'inclinaison de l'émetteur et du tilt au mercure longitudinal qui l'équipe.

Le principe des circuits d'activités est illustré sur la **figure 4.1**. Un changement d'inclinaison de l'émetteur dans un sens ou dans l'autre provoque donc un changement du rythme de pulsation, noté  $\Delta R$ . L'utilisation la plus simple et la plus fiable de ces circuits d'activités consiste en un comptage des nombres de changements de rythmes de pulsation pendant un intervalle de temps donné (5 min), ces comptages correspondant à des indices relatifs d'activités. Cette approche simple permet une discrimination aisée entre inactivité et activité lorsque la source d'émission est apparemment immobile. A l'échelle du cycle journalier, elle permet donc aisément de distinguer le repos au gîte (source d'émission immobile, rythme de pulsation peu ou pas fluctuant) des autres composantes du cycle. Cette utilisation simple est malheureusement limitée dans la mesure où elle ne permet pas à elle seule, d'une part, de faire la distinction entre les autres types de comportements (par exemple entre déplacement et activité de nutrition, et, d'autre part, de corréler indices d'activités et activités réelles (notion de seuil d'activité). Aussi, pour préciser ces différents types de comportements, nous avons développé une approche plus complexe, comparable à celle développée par Nams (1989) chez les mammifères, et qui fait appel à la correspondance entre un patron particulier de changements de rythmes de pulsation et une activité précise.

### 2.2.2. Essai de calibration des circuits d'activités

La correspondance entre un patron de changements de rythmes de pulsation et une activité précise ne peut être établie que par calibration lors d'observations visuelles des individus radiopistés. Dans un cours d'eau comme l'Ourthe, les situations permettant cette calibration sont relativement exceptionnelles puisqu'elles impliquent l'exploitation par le poisson de zones relativement peu profondes et proches des berges (problèmes de réfraction et de précision des observations). De même, lorsque ces activités se déroulent au cours de la scotophase, les possibilités d'observation directe sont limitées par les conditions de luminosité, qui doivent être suffisantes mais non perturbatrices (éclairage routier, par exemple). Aussi, la calibration des patrons de changements de rythmes de pulsation des émetteurs n'a pu être réalisée que dans trois situations estivales et automnales au cours desquelles l'ensemble de ces conditions étaient réunies.

La synthèse de ces observations est présentée sur la **figure 4.2**, où nous décrivons le comportement de nutrition du barbeau fluviatile en période estivale et automnale, de même que les implications de ce comportement au plan du signal capté par l'opérateur. Le poisson est localisé dans une aire de nutrition de faible profondeur (15-40 cm) et progresse d'aval en amont à faible distance du substrat, adoptant une posture caractérisée par une légère inclinaison du corps vers l'avant (**fig. 4.2.1**). L'inclinaison du corps vers l'avant s'accroît lors des épisodes de fouilles du substrat (**fig. 4.2.2**), qui sont suivis d'un ajustement ramenant le poisson dans une station horizontale (**fig. 4.2.3**). Ce comportement se traduit par le pisteur par la détection d'un déplacement aval-amont de la source d'émission et par l'enregistrement d'un rythme de pulsation à dominante rapide, suivi, au cours de la reprise de la position horizontale, d'un bref passage (1-2 pulsations) à un rythme lent (**fig. 4.2, situation 1**). Plusieurs comportements peuvent suivre cette séquence comportementale. Le premier type de comportement consiste en un nouveau déplacement vers l'amont et une répétition des comportements 1-3, ce schéma comportemental se traduisant pour le pisteur par un patron de pulsation de l'émetteur du type de celui illustré par la situation 1 (**fig. 4.2**), et par la détection d'une progression globale mais « saccadée » du poisson de l'aval vers l'amont.

Le deuxième cas de figure est celui d'un changement de position du poisson de l'amont vers l'aval, qui s'effectue comme suit : le barbeau quitte sa station benthique et remonte dans la colonne d'eau, où il est confronté à une vitesse de courant plus élevée ; il arque le corps, offrant ainsi une prise plus importante au courant, et dévale (mouvement à caractère passif) sur une distance généralement inférieure à 5 m (**fig. 4.2.4**). Ce mouvement s'effectue le plus souvent en ligne droite sauf dans sa partie terminale où il peut comporter une composante oblique, décalant légèrement le poisson de la trajectoire suivie. Suite à ce mouvement de dévalaison, il effectue une nouvelle progression vers l'amont, soit le long du trajet déjà parcouru, soit en suivant une trajectoire parallèle mais décalée. Pour le pisteur, un tel comportement, s'il est répété à plusieurs reprises par le poisson, apparaît d'abord globalement comme une série incessante d'allers et de retours (**fig. 4.2, situation 2**), et correspond à une impossibilité d'effectuer une localisation précise suivant la procédure précisée dans la section méthodologique (« null peak » fluctuant de manière permanente sur quelques degrés ; voir note technique). Au plan du signal perçu, ce patron de micro-exploitation de l'espace peut d'abord se traduire par une augmentation de la force du signal, consécutive à la remontée du poisson dans la colonne d'eau (cf. **fig. 4.2**). Notons toutefois que cette augmentation est difficilement perceptible dans les milieux peu profonds. Le signal perçu pendant le mouvement de dévalaison est caractérisé par un rythme lent de pulsation de l'émetteur (5-10 pulsations lentes consécutives suivant la longueur du mouvement





amont-aval). Il est suivi d'une reprise d'un rythme rapide dominant entrecoupé de phases brèves de pulsations lentes (1-3 pulsations) lors du mouvement de remontée du courant et de la fouille du substrat.

Un troisième type de comportement a été noté au cours de nos observations. Il se situe au cours des mouvements de dévalaison et correspond à un mouvement très bref ( $\leq 1$  s) de rotation du poisson autour de son axe sagittal (fig. 4.2.5). Ces mouvements, interprétés comme une prise en pleine eau de proies dégagées du substrat au cours de l'épisode de fouille situé en amont, se traduisent pour le pisteur par la perception d'une ou deux pulsations rapides (notées R, fig. 4.2) dans le rythme lent dominant caractérisant le mouvement de dévalaison (situation 3).

La situation la plus couramment observée correspond à une répétition des séquences comportementales 1-5 et 1-3 en alternance. Illustree par la situation 4 (fig. 4.2), elle se traduit par une progression amont-aval saccadée et entrecoupée de retours en arrière fréquents et par un rythme de pulsation à dominante rapide, caractérisé par une fréquence élevée des changements de rythmes de pulsation du signal. En fonction de la fréquence des comportements ou de la longueur des mouvements dépourvus d'épisodes de fouilles du substrat, les fréquences de changement varient considérablement, pouvant atteindre des valeurs de 60-70  $\Delta R$  / 5 min (maxima détectés au cours de notre étude), mais elles sont toujours supérieures ou égales à une valeur de 15  $\Delta R$  / 5 min, que nous considérerons comme valeur-seuil d'activité.

**Note technique :** Dans le cas des situations 2 et 3 (fig. 4.2), lorsque nous constatons de tels aller et retour sans pouvoir observer le poisson, nous déterminons les localisations comme suit : mesure des limites azimutales amont et aval à partir d'une balise A et répétition rapide ( $\leq 20$  s) de cette opération à partir d'une balise B, les positions amont et aval du poisson étant données par les intersections respectives des azimuts minimaux et maximaux.

### 2.2.3. Détermination des types de comportements en fonction des rythmes de pulsation de l'émetteur

D'après les observations et résultats présentés dans les paragraphes précédents, nous proposons une détermination précise de trois types principaux d'activités sur la base de l'utilisation des circuits d'activités :

- **repos au gîte** : source d'émission immobile ; rythme de pulsation à dominante lente ; nombre de changements de rythmes de pulsation  $\leq 10 \Delta R$  / 5 min ;
- **trajets non associés à une activité de nutrition** : source d'émission se déplaçant rapidement, suivant une progression régulière, continue et apparemment unidirectionnelle ; rythme de pulsation à dominante rapide (semblable au comportement 1, fig. 4.2) ; nombre de changements de rythmes de pulsation  $\leq 10 \Delta R$  / 5 min ;
- **activités de nutrition** : source d'émission se déplaçant dans plusieurs directions et sens, mais sur une zone de surface réduite ; rythme de pulsation à dominante rapide mais très fluctuant : nombre de changements de rythmes de pulsation  $\geq 15$  min.

Nous sommes conscients que ce dernier type de patron de pulsation pourrait également correspondre des activités reproductrices. Précisons toutefois que ces activités se déroulent dans des conditions plus favorables à l'observation directe (pendant le jour, en zone peu profonde) et qu'elles sont limitées à des périodes brèves et précises du cycle annuel (cf. quatrième partie), de telle sorte que le risque de confusion entre les deux types d'activités est minime.

### 2.3. Expression des résultats de base

Les cycles effectués sont illustrés par deux types de représentation graphique :

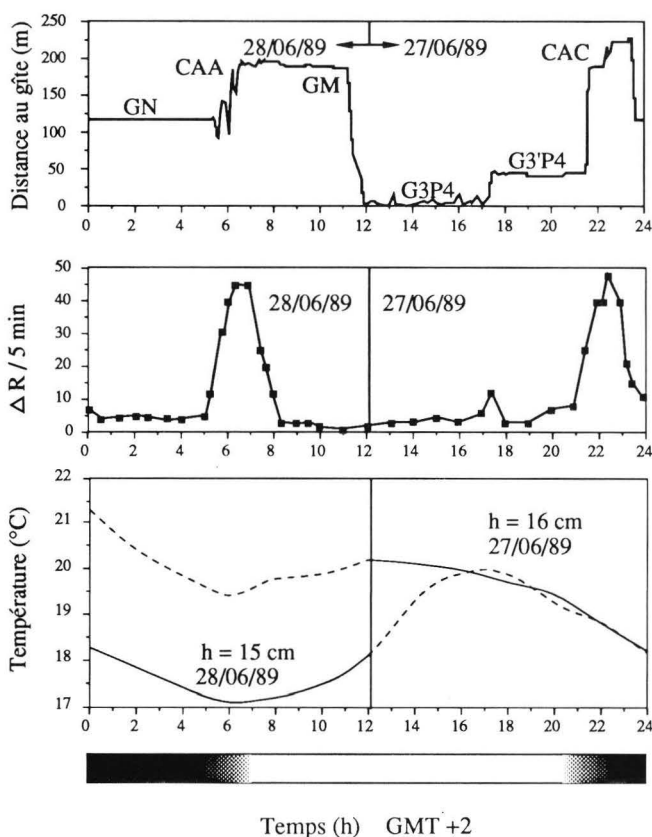
- **un graphique spatiotemporel**, qui exprime l'éloignement du poisson par rapport à son gîte diurne en fonction du temps ;
- **un graphique d'activités**, qui exprime les variations, en fonction du temps, de l'indice relatif d'activité ( $\Delta R / 5 \text{ min}$ ), suivant un échantillonnage minimum de 1 prise de mesure par demi-heure.

Ces graphiques permettent de visualiser directement l'amplitude des trajets, l'intensité des activités, de même que la taille de l'aire d'activités journalières. Dans un souci de clarté, nous avons toujours exprimé nos résultats sur une échelle de temps codée de 0 à 24 h, et cela, même si le cycle est étalé sur deux jours du calendrier (excepté lorsque le gîte initial et le gîte final sont différents).

Dans une publication précédente (Baras & Cherry, 1990), nous avons également illustré la répartition des activités locomotrices sous forme d'histogrammes normalisés, dans lesquels chaque classe totalisait les déplacements détectés par période de 3 h, exprimée en pourcentage de la mobilité journalière totale. Cette représentation est strictement objective et constitue une troisième approche discrète des rythmes d'activités et de nutrition. Précisons que cette approche n'est rigoureusement correcte et informative que dans le cas de figure où le gîte et le centre d'activités sont proches. Dans le cas contraire, et particulièrement si le centre d'activité a une superficie réduite, ce type de représentation risque de rendre compte davantage du timing de trajets brefs mais sur de grandes distances que de l'activité proprement dite. Si les deux situations envisagées étaient observées chez des individus différents, nous pourrions être amenés sur base statistique (table de contingence) à conclure à une différence dans la répartition des activités même si les deux individus débutaient et terminaient en même temps leurs activités. En raison des différences observées au sein de notre échantillon à l'échelle annuelle, nous n'avons pas retenu ce type de présentation.

## Présentation des résultats

58 cycles complets de 24 h ont été effectués, dont 37 en Ourthe et 21 en Méhaigne. Nous nous baserons principalement sur les observations Ourthe dans la section consacrée aux résultats, les cycles effectués en Méhaigne étant utilisés comme point de comparaison. De plus, nous avons effectué des cycles partiels d'activités (diurnes et nocturnes) nous permettant d'apporter des précisions complémentaires sur le timing des activités. Au total, plus de 80 cycles partiels ont été effectués en Ourthe, de telle sorte que les conditions de réalisation des cycles couvrent l'ensemble des situations pouvant être rencontrées au cours d'un cycle annuel, dans une gamme thermique variant de 0 à 25 °C, à des débits d'étiage ou de crue, au cours de la période de reproduction et en dehors de cette période.



**Fig. 4.3.** Patron journalier des activités en période estivale. Cycle de 24 h effectué sur le poisson P4 (femelle : 530 mm) les 27 et 28 juin 1989. Le régime thermique de l'Ourthe au cours des deux journées est présenté sur le graphique inférieur. Les traits pleins correspondent aux températures pendant le cycle et les traits pointillés aux températures avant et après le cycle.

$\Delta R / 5 \text{ min}$  = nombre de changements de rythmes de pulsation de l'émetteur par intervalle de 5 min ;

$h \text{ (cm)}$  = hauteur d'eau à l'échelle limnimétrique du pont de Hamoir ;

G3P4 et G3'P4 = gîtes diurnes (cf. tableau 3.2 A) ;

GN = gîte nocturne ;

CAA = centre d'activités aurorales ;

GM = gîte matinal ;

CAC = centre d'activités crépusculaires.

### 3. Variation des patrons journaliers d'activités au cours du cycle annuel : approche descriptive

Dans cette section, nous présentons tous les types de rythmes journaliers d'activités observés au cours des cycles de 24 h effectués sur les barbeaux pistés en Ourthe, selon une évolution saisonnière logique. Chaque situation est illustrée par un exemple représentatif. Cette présentation peut certes paraître longue, mais nous a semblé indispensable à une meilleure compréhension des résultats, avant une approche



plus synthétique et causale, développée dans les paragraphes suivants. Les caractéristiques des différents poissons dont nous illustrons les activités ont été précisées dans les **tableaux 2.5 et 3.1**. Les gîtes occupés portent les codes définis dans le chapitre 3 (**tableaux 3.2**).

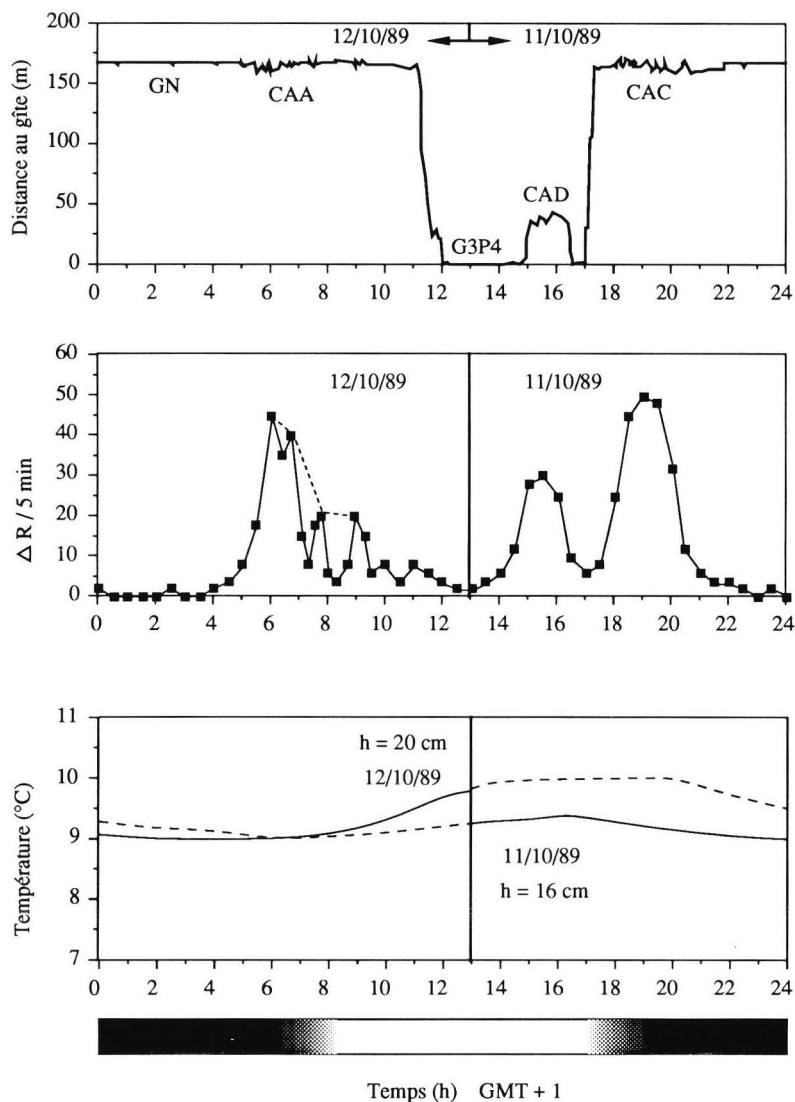
### 3.1. Cycles estivaux (juin, juillet, août)

Les graphiques de la **figure 4.3** illustrent les activités estivales développées par le poisson P4 (femelle, 530 mm) au cours d'un cycle de 24 h effectué les 27 et 28/06/1989, dans des conditions de débit d'étiage ( $h = 15-16$  cm), la température de l'eau variant de 17,1 à 20 °C au cours du cycle. Les premières localisations ont été effectuées le 27/06 à 12h30 et situent le barbeau dans le gîte diurne G3P4, occupé au cours de toute la période estivale et caractérisé par la présence d'un chablis en bordure d'une zone profonde ( $\geq 1$  m) et calme (vitesse de courant  $\leq 10$  cm/s). Au cours de l'après-midi (12h30-16h00), le barbeau occupe l'aire de résidence associée à ce gîte et effectue quelques déplacements de faible amplitude (5-10 m). Au cours de cette période, le signal capté est caractérisé par un rythme de pulsation à dominante lente et par un faible nombre de changements de rythme de pulsation de l'émetteur (2-6  $\Delta R / 5$  min). Un mouvement de plus grande amplitude (40 m vers l'aval) est détecté à 17h10, à la suite duquel le poisson est localisé dans un gîte secondaire de la même aire de résidence (G3'P4). Ce déplacement, accompagné d'une augmentation du nombre de changement de rythme de pulsation de l'émetteur (12  $\Delta R / 5$  min), est intervenu au moment où des groupes de kayaks passaient dans l'aire de résidence du poisson et est suivi d'une stabilisation à ce gîte secondaire jusqu'au début de la soirée (21 h).

De 21h31 à 21h38, le barbeau effectue un déplacement de 150 m vers l'aval et, à 21h47 (soit 13 min avant le coucher du soleil), commence à développer un patron d'activités caractérisé par des déplacements fréquents, au sein d'une zone de rivière peu profonde ( $\leq 50$  cm) et à courant plus rapide ( $\geq 20$  cm/s), et associés à des nombres élevés de changements de rythme de pulsation de l'émetteur (15-50  $\Delta R / 5$  min). Il développe ces activités sur une portion de cours d'eau d'une longueur de 50 m jusqu'à 23h33 (soit pendant 106 min), avant de gagner un gîte nocturne (GN, situé à mi-chemin entre le gîte diurne G3P4 et l'aire occupée au cours de la soirée) où il se stabilise à 23h45, et qu'il occupe jusqu'à 5 h du matin. Seuls quelques déplacements de faible amplitude ( $\leq 5$  m) furent détectés au cours de cette période, au cours de laquelle le  $\Delta R / 5$  min était toujours  $\leq 6$ .

A 5h10, soit 21 min avant le lever du soleil, il quitte le gîte nocturne GN et reprend progressivement ses activités, explorant de 5h17 à 7h20 (soit pendant 123 min) une zone proche de celle occupée pendant la soirée. A 7h30, il se stabilise dans un gîte temporaire GM (gîte matinal), où aucune activité n'est développée (déplacements rares et  $\leq 5$  m ;  $\leq 4 \Delta R / 5$  min). Il occupe ce gîte matinal cryptique (enrochements constitués par une ancienne pile de pont) jusqu'à 11h45, où il effectue un déplacement vers l'amont, l'amenant à 12h03 au gîte principal G3P4, qu'il occupera jusqu'à la fin du cycle (12h30).

Si l'on excepte l'heure de retour tardive au gîte et la présence d'un gîte matinal, **ce cycle, caractérisé par une activité bimodale au crépuscule et à l'aurore, est typique de la période estivale et du début de l'automne**. Sa structure bimodale et l'horaire des activités (au crépuscule et à l'aurore) ont été observés à maintes reprises, aussi bien au cours d'autres cycles de 24 h que lors de cycles partiels d'activités, réalisés **dans des conditions de débit d'étiage et à une température moyenne de l'eau supérieure à 10 °C**. La durée et l'horaire précis des activités étaient toutefois relativement variables selon les individus et la température de l'eau. Ce problème sera envisagé en détails dans le paragraphe 4.2.



**Fig. 4.4.** Patron journalier des activités en période automnale. Cycle de 24 h effectué sur le poisson P4 (femelle : 530 mm) les 11 et 12 octobre 1989. Le régime thermique de l'Ourthe au cours des deux journées est présenté sur le graphique inférieur. Les traits pleins correspondent aux températures pendant le cycle et les traits pointillés aux températures avant et après le cycle.

$\Delta R / 5 \text{ min}$  = nombre de changements de rythmes de pulsation de l'émetteur par intervalle de 5 min ;

$h \text{ (cm)}$  = hauteur d'eau à l'échelle limnimétrique du pont de Hamoir ;

G3P4 = gîte diurne (cf. **tableau 3.2 A**) ;

GN = gîte nocturne ;

CAA = centre d'activités aurorales ;

CAD = centre d'activité diurne ;

CAC = centre d'activités crépusculaires.

### 3.2. Cycles automnaux (septembre-octobre-novembre)

Trois types principaux de patrons journaliers d'activités ont été observés au cours de la période automnale.

#### 3.2.1. Patron bimodal d'activités à connotation estivale.

Le premier type correspond au patron bimodal d'activités crépusculaires et aurorales, présenté comme typique du cycle estival. Il a été noté à plusieurs reprises au cours de cycles partiels et de cycles de 24 h effectués lorsque la température de l'eau dépassait 10 °C.

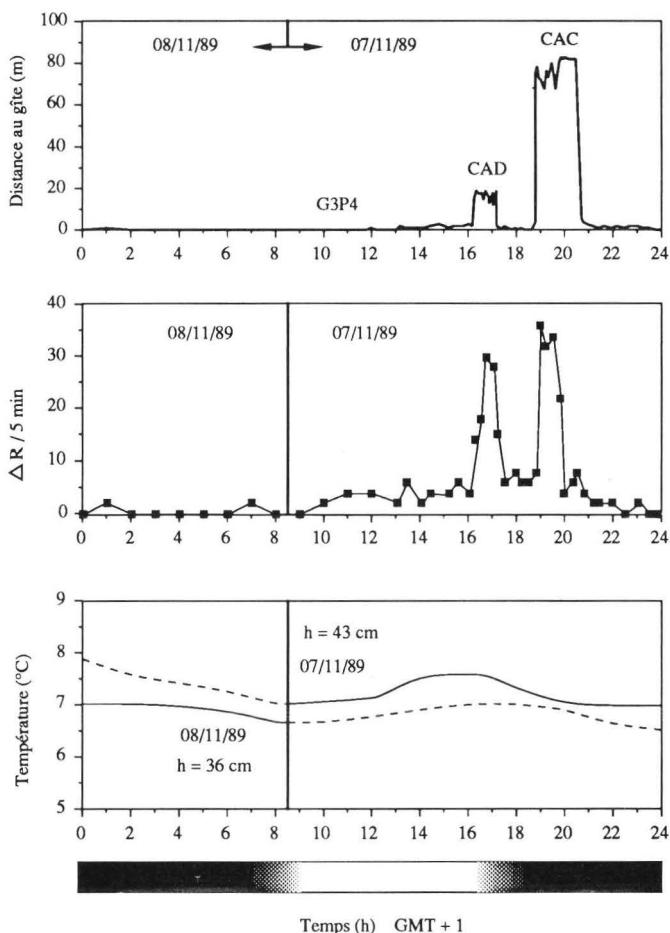
#### 3.2.2. Patron trimodal d'activités

Le second patron observé est illustré par le cycle effectué les 11-12/10/89 sur le poisson P4 (**fig. 4.4**), à une température moyenne de 9,3 °C (9,0-9,9 °C) et à un débit d'étiage, comparable à celui du cycle estival présenté dans le paragraphe précédent ( $h = 16-20$  cm). Le gîte diurne occupé par le barbeau au cours de ce cycle est identique à celui occupé au cours du cycle estival (G3P4). Le patron journalier d'activités présente, au cours de ce cycle automnal, **une structure trimodale**. La première activité est aurorale et débute à 5h25 (soit 94 min avant le lever du soleil), heure à laquelle le poisson quitte le gîte nocturne GN (confluent avec un affluent, le Néblon) et commence à développer ses activités, qui se poursuivent sans interruption apparente jusqu'à 7h02, moment où le poisson regagne le gîte nocturne GN et s'y stabilise. Deux périodes d'activités supplémentaires de faible durée (7h30-7h45 et 8h50-9h15) sont également enregistrées et correspondent à des activités développées par le barbeau dans le cours inférieur du Néblon. A 12h00, le poisson regagne son gîte principal G3P4, où aucune activité n'est enregistrée jusqu'à 14h45. La seconde phase d'activité débute à 14h47 et se termine à 16h05 (soit plus de 2h avant le coucher du soleil). Notons que cette activité diurne prend place dans une zone de rivière plus proche du gîte (40-50 m) que les zones occupées à l'aurore ou au cours de la troisième période d'activité, centrée sur le crépuscule. Cette troisième période débute à 17h10, par le départ du barbeau vers la zone de confluence avec le Néblon, qu'il atteint à 17h18, se stabilisant à son futur gîte de nuit GN (170 m de G3P4) jusqu'à 17h47 (soit 13 min avant le coucher du soleil), moment correspondant au début des activités crépusculaires. La période d'activités crépusculaires prend fin à 20h10 et est suivie d'une stabilisation du barbeau au gîte nocturne GN.

#### 3.2.3. Patron bimodal d'activités à connotation hivernale

Le troisième type de patron journalier d'activités (**fig. 4.5**) est observé au cours d'un cycle effectué les 7-8/11/89 sur le poisson P4, à une température variant entre 6,5 et 7,6 °C, et dans des conditions de débit sensiblement supérieures à celles des cycles précédents ( $h = 36-43$  cm). Comme pour les deux cycles présentés dans les paragraphes précédents, le gîte occupé par le barbeau est le gîte G3P4. Le patron journalier d'activités illustré par ce cycle est de type bimodal : la première composante active est diurne (16h15-17h10) et la seconde crépusculaire à nocturne (18h45-19h52). Les activités développées au cours des deux périodes se déroulent dans des zones différentes du cours d'eau, situées respectivement au cours des deux périodes se

déroulent dans des zones différentes du cours d'eau, situées respectivement à 20 et 80 m du gîte G3P4, ressemblant en cela au patron observé au mois d'octobre. Par contre, aucune activité aurorale ou matinale n'a été enregistrée au cours de ce cycle. Notons également que la taille de l'aire d'activité au cours de ce cycle n'excède pas 80 m alors qu'elle était comprise entre 150 et 230 m au cours des cycles illustrés sur les **figures 4.4 et 4.5**, et que, dans ces conditions, le gîte nocturne est identique au gîte diurne. Un patron d'activités identique (structure bimodale diurne et crépusculaire à nocturne, absence d'activités aurorales) a été observé au cours d'un cycle effectué sur le poisson P5 (mâle, 272 mm) le jour suivant.



**Fig. 4.5.** Patron journalier des activités en fin d'automne. Cycle de 24 h effectué sur le poisson P4 (femelle : 530 mm) les 7 et 8 novembre 1989. Le régime thermique de l'Ourthe au cours des deux journées est présenté sur le graphique inférieur. Les traits pleins correspondent aux températures pendant le cycle et les traits- pointillés aux températures avant et après le cycle.

$\Delta R / 5 \text{ min}$  = nombre de changements de rythmes de pulsation de l'émetteur par intervalle de 5 min ;

$h \text{ (cm)}$  = hauteur d'eau à l'échelle limnimétrique du pont de Hamoir ;

G3P4 = gîte diurne (cf. **tableau 3.2 A**) ;

CAD = centre d'activités diurnes ;

CAC = centre d'activités crépusculaires.

### 3.2.4. Patron unimodal d'activités diurnes

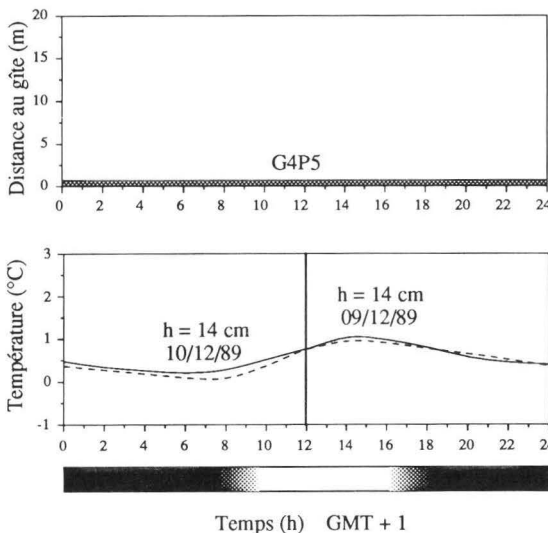
Un quatrième type de patron journalier d'activités a été observé (mais à une seule reprise) au cours de la période automnale, lors d'un cycle d'activités partiel (8-22h) du poisson P5 (mâle, 272 mm) effectué le 21/11/89. Au cours de ce cycle, la température de l'eau varie entre 3,5 et 5,8 °C, mais le débit est faible et comparable au débit d'étiage ( $h = 15$  cm). Dans ces conditions, nous n'avons observé qu'une seule période d'activités diurnes, prenant place entre 14h20 et 15h40 (respectivement 149 et 69 min avant le coucher du soleil), soit au moment où la température de l'eau atteint sa valeur maximale ( $\geq 5$  °C). La taille de l'aire d'activités est inférieure à 15 m, le poisson développant ses activités locomotrices autour de son gîte (G4P5). La structure unimodale et la taille réduite de l'aire d'activités au cours de ce cycle le rendent comparable à celui effectué sur le poisson P9 en situation hivernale (le 22/02/1990, illustré sur la figure 4.7).

### 3.3. Cycles hivernaux (décembre-février)

Deux types de patrons journaliers d'activités ont été observés au cours de la période hivernale.

#### 3.3.1. Patron d'« activités » à des températures inférieures à 5 °C.

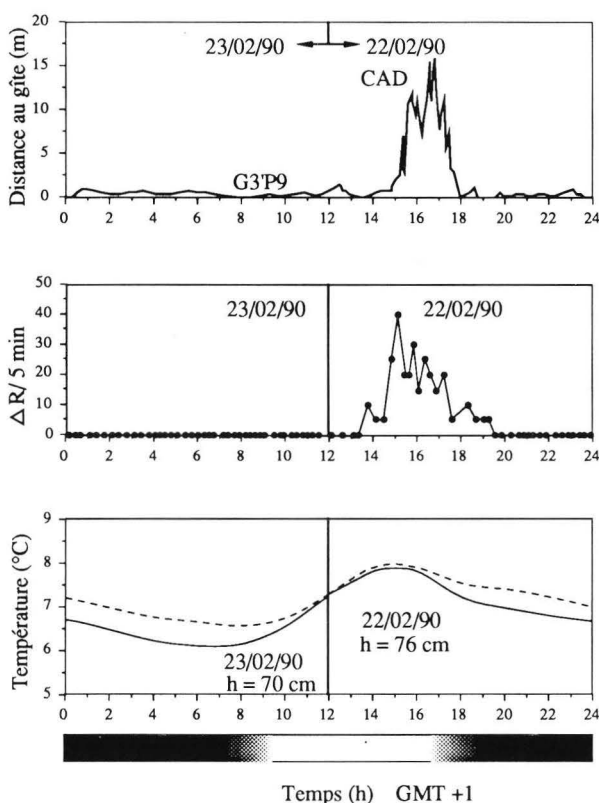
Le premier patron décrit une absence complète d'activité, aussi bien au cours des phases diurnes que nocturnes : aucun changement de rythme de pulsation de l'émetteur n'est détecté et le barbeau occupe exactement la même position de gîte pendant 24 h (« null peak » fixe). Le gîte occupé est situé en milieu lotique ou lentique mais toujours associé à la présence d'un abri (enrochements).



**Fig. 4.6.** Patron journalier des activités en période hivernale. Cycle de 24 h effectué sur le poisson P5 (mâle : 271 mm) les 9 et 10 décembre 1989. Le régime thermique de l'Ourthe au cours des deux journées est présenté sur le graphique inférieur. Les traits pleins correspondent aux températures pendant le cycle et les traits pointillés aux températures avant et après le cycle.

$h$  (cm) = hauteur d'eau à l'échelle limnimétrique du pont de Hamoir ;  
G4P5 = gîte diurne (cf. tableau 3.2 A).

Ce patron d'inactivité globale (fig. 4.6) a été observé à trois reprises, les 02/12 (poisson P6 ; 340 mm ;  $T^{\circ}$  : 0,0 °C), 09/12 (poisson P5 ; 272 mm ;  $T^{\circ}$  : 0,1 à 1,1 °C) et 27/12/89 (poisson P5 ; 272 mm ;  $T^{\circ}$  : 3,5 à 4,3 °C). Les deux premiers cycles correspondaient à des débits d'étiage (respectivement  $h = 15$  et  $14$  cm) tandis que le dernier cycle se déroulait dans des conditions de débit nettement plus élevées ( $h = 98$  cm). Les observations relatives aux deux premiers cycles peuvent être mises en parallèle avec les résultats de la campagne de pêche hivernale, effectuée du 31/11 au 13/12/89 sur la zone d'étude (cf troisième partie), et qui décrivent les barbeaux comme fortement associés à des vitesses de courant très faibles ( $\leq 10$  cm/s) et à la présence d'abris. Plusieurs individus capturés au cours de ces pêches étaient couverts d'une couche de sédiments fins recouvrant la partie postérieure de leur corps et pouvaient être collectés sans l'appoint de la pêche à l'électricité (capture manuelle). Ces observations tendent à confirmer **l'inactivité globale du barbeau lorsque la température est inférieure à un seuil compris entre 4,5 et 5 °C**. Précisons d'emblée qu'une situation similaire a été observée lors des expériences préliminaires réalisées sur des individus de repeuplement en Méhaigne (barbeau femelle, 475 mm, 04/01/89, température comprise entre 3,9 et 4,6 °C, aucun déplacement détecté).



**Fig. 4.7.** Patron journalier des activités en période hivernale. Cycle de 24 h effectué sur le poisson P9 (mâle : 342 mm) les 22 et 23 février 1990. Le régime thermique de l'Ourthe au cours des deux journées est présenté sur le graphique inférieur. Les traits pleins correspondent aux températures pendant le cycle et les traits pointillés aux températures avant et après le cycle.

$\Delta R / 5 \text{ min}$  = nombre de changements de rythmes de pulsation de l'émetteur par intervalle de 5 min ;

$h$  (cm) = hauteur d'eau à l'échelle limnimétrique du pont de Hamoir ;

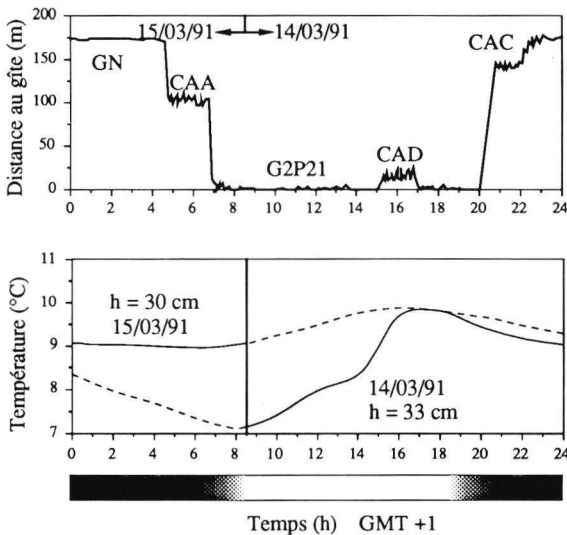
G3P9 = gîte diurne (cf. tableau 3.2 B) ; CAD = centre d'activités diurnes.

### 3.3.2. Patron unimodal d'activités diurnes (températures $\geq 5^{\circ}\text{C}$ )

Le second type de patron journalier d'activités au cours de la période hivernale est illustré sur la **figure 4.7**. Il a été enregistré au cours d'un cycle effectué sur le poisson P9 (mâle ; 342 mm) les 22-23/02/1990, à une température oscillant entre 6,55 et 8,00  $^{\circ}\text{C}$  et dans des conditions de débit élevé ( $h = 76\text{ cm}$ ). Dans ces conditions, le patron d'activités est de type unimodal. Le barbeau occupe le gîte cryptique G3'P9 (enrochements en milieu lentique) au cours de la nuit et de la matinée. Il quitte le gîte à 14h47, au moment où la température de l'eau atteint sa valeur maximale, et développe ses activités dans une zone lentique (10-20 cm/s) restreinte à proximité de son gîte, définissant une aire d'activités journalières dont la longueur est inférieure à 20 m. L'activité se termine à 18h15 (soit 5 min après le coucher du soleil) par le retour du poisson au gîte G3'P9. Par sa structure et le timing de ses activités, ce patron journalier se rapproche de ceux observés au cours de la période automnale (§ 3.2.4), lorsque la température était inférieure ou égale à 8  $^{\circ}\text{C}$ .

### 3.4. Cycles printaniers (excepté jours de frai)

La période printanière se caractérise par une grande variété des patrons journaliers d'activités chez *Barbus barbus*, aussi bien au niveau du nombre de périodes d'activités que de leur timing au cours du cycle journalier. Comme plusieurs de ces cycles s'apparentent à ceux décrits dans les paragraphes consacrés aux autres périodes du cycle annuel, nous ne présenterons des graphiques que pour les patrons d'activités spécifiques et observés exclusivement au cours de la période printanière. Nous aborderons dans un premier temps les patrons journaliers d'activités en dehors de la période de reproduction.



**Fig. 4.8.** Patron journalier des activités printanières. Cycle de 24 h effectué sur le poisson P21 (mâle : 252 mm) les 14 et 15 mars 1991. Le régime thermique de l'Ourthe au cours des deux journées est présenté sur le graphique inférieur. Les traits pleins correspondent aux températures pendant le cycle et les traits pointillés aux températures avant et après le cycle.

$h$  (cm) = hauteur d'eau à l'échelle limnimétrique du pont de Hamoir ;

G2P21 = gîte diurne (cf. **tableau 3.2 D**) ;

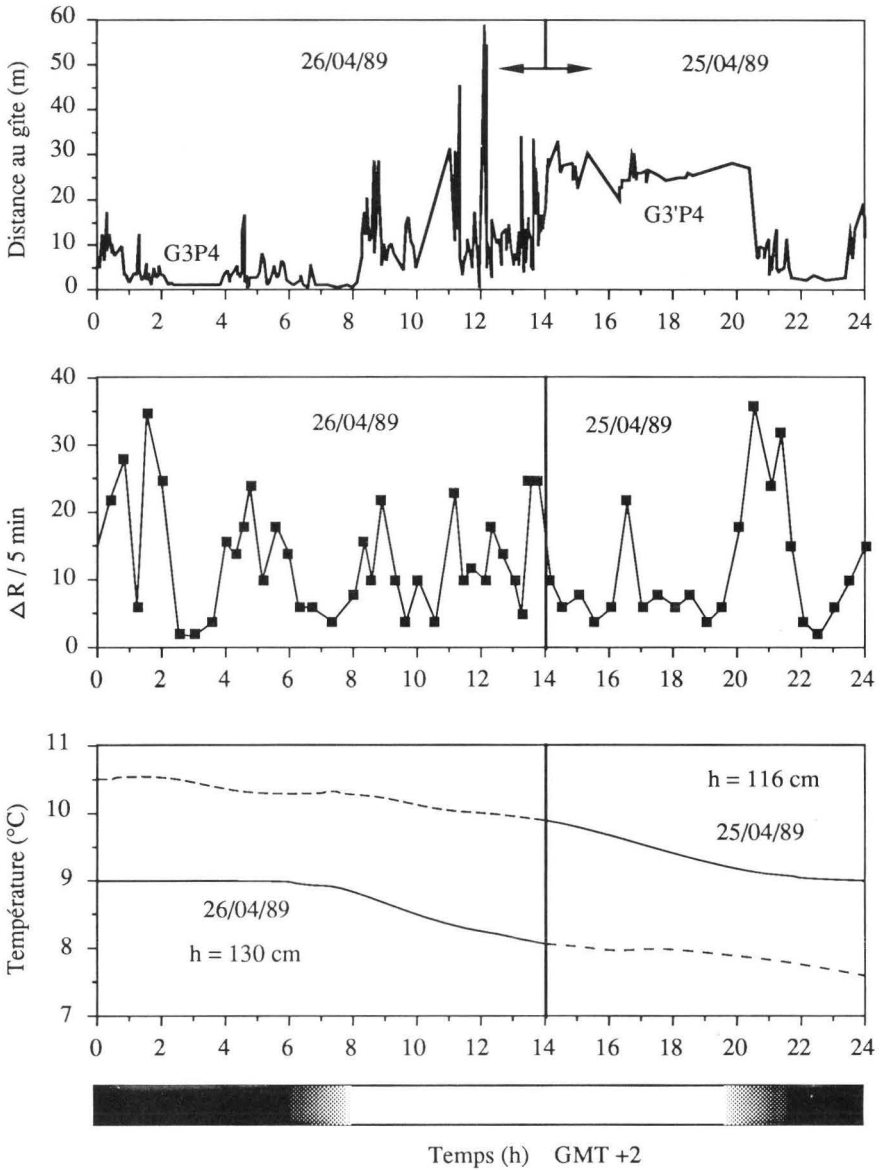
GN = gîte nocturne ;

CAA = centre d'activités aurales ;

CAD = centre d'activités diurnes ;

CAC = centre d'activités crépusculaires.





**Fig. 4.9.** Patron journalier des activités en période de crue. Cycle de 24 h effectué sur le poisson P4 (femelle : 530 mm) les 25 et 26 avril 1989. Le régime thermique de l'Ourthe au cours des deux journées est présenté sur le graphique inférieur. Les traits pleins correspondent aux températures pendant le cycle et les traits pointillés aux températures avant et après le cycle.  
 $\Delta R / 5 \text{ min}$  = nombre de changements de rythmes de pulsation de l'émetteur par intervalle de 5 min ;  
 h (cm) = hauteur d'eau à l'échelle limnimétrique du pont de Hamoir ;  
 G3P4 et G3'P4= gîtes diurnes (cf. **tableau 3.2 A**).

### 3.4.1. Patron trimodal d'activités

Le premier type de patron journalier d'activités printanières a été observé au cours d'un cycle de 24 h effectué sur le poisson P21 (mâle ; 252 mm), les 14-15/03/1991, dans des conditions de débit faible ( $h = 33$  cm) et à une température oscillant entre 9,0 et 9,9 °C (fig. 4.8). Dans ces conditions physiographiques et thermiques quasi identiques à celles du cycle effectué les 11-12/10/89 sur le poisson P4 ( $h = 36-43$  cm ; température variant entre 9,0 et 9,9 °C), nous avons également observé un patron journalier d'activités à structure trimodale, comparable à celui décrit au cours du cycle automnal (§ 3.3.2, fig. 4.4).

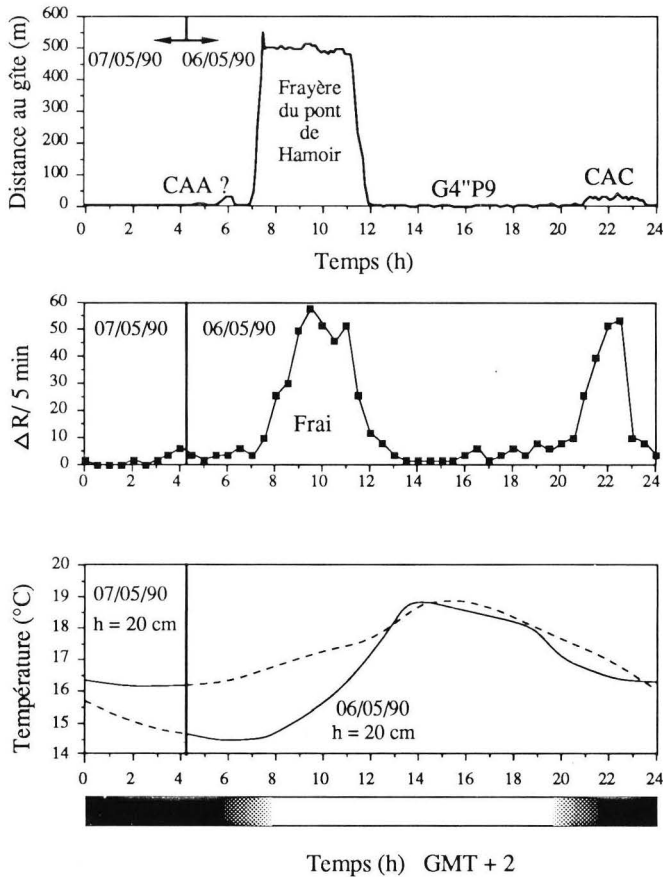
Au cours de la matinée et du début de l'après-midi, le barbeau occupe le gîte diurne G2P21. Une première période d'activité (diurne) est détectée entre 15h00 et 17h00 à proximité (10-25 mm) du gîte et est suivie d'une période inactive au cours de laquelle le barbeau occupe à nouveau le gîte diurne. La seconde phase est crépusculaire à nocturne : le barbeau quitte son gîte à 20h12 (soit 87 min après le coucher du soleil) et développe ses activités dans un secteur lotique (radiers et rapides), 150-180 m en amont du gîte diurne. A 22h45, il est localisé dans un gîte nocturne (GN) qu'il occupe jusqu'à 4h25, heure à laquelle il effectue un déplacement de 75 m vers l'aval, l'amenant à un centre d'activité auroral. Il y développe ses activités de 4h30 à 6h35 et regagne son gîte diurne G2P21 à 6h55, soit 3 min avant le lever du soleil.

### 3.4.2. Patron bimodal d'activités à connotation estivale

Le deuxième patron journalier d'activités printanières présente une structure bimodale crépuscule-aurore, comparable à celle du cycle estival présenté dans le paragraphe 3.1 (fig. 4.3). Il a été observé au cours de plusieurs cycles de 24 h effectués sur des individus mâles (P3, 08/05/89 ; P17, 02 et 14/04/91) et femelles (P2 03/05 et 321/05/89 ; P4, 03/05 et 05/06/89) de même qu'au cours de nombreux cycles partiels d'activités décrits dans une publication précédente (Baras & Cherry, 1990). Comme signalé dans les paragraphes consacrés aux activités automnales et estivales, ce patron bimodal a été détecté alors que la température de l'eau était supérieure ou égale à 10 °C, et dans des conditions de débit excluant les situations de crue.

### 3.4.3. Patron d'activités en situation de crue

Le troisième type de patron journalier d'activités fait référence aux situations de crue et a été observé chez les poissons P2, P3 et P4 au cours de trois cycles de 24 h consécutifs effectués du 24 au 27/04/89, période pendant laquelle nous avons enregistré des précipitations continues pendant 40 h d'affilée (24/04 à 21h45 jusqu'au 26/04 à 14h00), qui ont provoqué une augmentation sensible du niveau d'eau de l'Ourthe ( $h = 112$  à 156 cm). La figure 4.9 décrit les activités du poisson P4 les 25 et 26/04/89. Il apparaît clairement que la distribution des activités au cours du cycle journalier est nettement plus homogène que celles observées au cours des autres périodes du cycle annuel : le barbeau développe des activités diurnes, crépusculaires, nocturnes et auro-rales (ne présentant pas de mode bien défini), et toujours à proximité des gîtes G3P4 et G3'P4. Il définit une aire d'activités de faible extension longitudinale ( $< 0$  m) recouvrant exclusivement des habitats lentiques ( $\leq 20$  cm/s) et profonds ( $\geq 1$  m). Des patrons journaliers d'activités semblables (distribution relativement homogène des activités au cours du cycle journalier, absence de mode bien défini) ont été observés chez les poissons P3 (24-25/04) et P2 (26-27/04) en dépit des fluctuations de la température de l'eau au cours de la période de crue (10,6 °C le 25/04 à 0h00 et 7,2 °C le 27/04 à 8h00).



**Fig. 4.10.** Patron journalier des activités en période de reproduction (jours de frai). Cycle de 24 h effectué sur le poisson P9 (mâle : 342 mm) les 6 et 7 mai 1990. Le régime thermique de l'Ourthe au cours des deux journées est présenté sur le graphique inférieur. Les traits pleins correspondent aux températures pendant le cycle et les traits pointillés aux températures avant et après le cycle.  
 $\Delta R / 5 \text{ min}$  = nombre de changements de rythmes de pulsation de l'émetteur par intervalle de 5 min ;  
 $h \text{ (cm)}$  = hauteur d'eau à l'échelle limnimétrique du pont de Hamoir ;  
 $G4''P9$  = gîte diurne (cf. **tableau 3.2 B**) ;  
 $GN$  = gîte nocturne ;  
 $CAC$  = centre d'activités crépusculaires ;  
 $CAA$  = centre d'activités aurorales (présumé, car activité très réduite).

**3.5. Patron d'activités en période de reproduction (jours de frai)**

Le dernier type de patron journalier d'activités que nous avons observé au cours de nos sessions de pistage fait référence à la période de reproduction, et plus précisément aux jours de frai. Il est présenté sur la **figure 4.10**, illustrant les activités du poisson P9 (mâle ; 342 mm) les 06-07/05/1990, soit les 3<sup>ème</sup> et 4<sup>ème</sup> jours de frai du barbeau dans l'Ourthe en 1990 (cf. quatrième partie). Le niveau d'eau est faible ( $h = 20 \text{ cm}$ ), et la température oscille entre 14,5 et 19 °C. Les premières observations, effectuées le 06/05 à 4h20, situent le barbeau P9 au gîte  $G4''P9$ . A 5h35 (soit 34 min avant le

lever du soleil), il gagne le centre d'activités aurorales qu'il occupait habituellement en préfrai (50 m du gîte G4''P9) mais n'y développe que peu d'activités ( $\leq 10 \Delta R / 5 \text{ min}$ ) et rejoint le gîte à 6h15. De 7h00 à 7h30, il effectue un déplacement de plus de 500 m vers l'aval. Il est localisé visuellement à 7h45, en compagnie d'autres barbeaux, sur la frayère du pont de Hamoir, où il avait déjà été détecté la veille.

A partir de 8h00, il participe aux activités de reproduction observées sur la frayère et est repéré à plusieurs reprises dans des agrégats de frai. Il quitte la frayère à 11h15, alors que les activités de frai se poursuivent, et regagne le gîte G4''P9, où il est détecté au cours de l'après-midi et du début de la soirée. A 20h50 (soit 19 min avant le coucher du soleil), il effectue un déplacement l'amenant à un centre d'activités crépusculaires (CAC), où il développe des activités ( $15-55 \Delta R / 5 \text{ min}$ ) jusqu'à 23h20. Aucune activité reproductrice comparable à celles observées la matinée (décrites dans le chapitre 9) n'a été détectée au niveau de ce centre d'activités crépusculaires, fréquenté à plusieurs reprises par le poisson P9 en dehors des jours de frai, ce qui suggère que ce centre d'activités est lié à l'expression d'un comportement de nutrition. A 23h25, le poisson est localisé de nouveau au gîte G4''P9, qu'il ne quitte plus jusqu'à la fin du cycle (07/05 à 4h20).

Le patron journalier d'activités observé au cours de ce cycle en période de reproduction est donc caractérisé, comme ceux de tous les cycles effectués à une température supérieure à  $10^\circ\text{C}$ , par une structure bimodale, présentant une composante crépusculaire bien définie, mais dont la composante aurorale est absente et remplacée par une composante diurne matinale, correspondant aux activités reproductrices.

### 3.6. Composantes secondaires (ou occasionnelles) des patrons journaliers d'activités

Outre les trajets entre gîtes et les mouvements liés au comportement d'alimentation, qui constituent les composantes principales et permanentes du cycle journalier au cours de la période printemps-été-automne, où la température est supérieure ou égale à  $10^\circ\text{C}$ , nous avons observé, au cours de cette partie du cycle annuel, des déplacements et activités supplémentaires et non permanentes, que nous pouvons qualifier de **composantes secondaires ou occasionnelles**. Ces composantes sont diurnes ou nocturnes.

#### 3.6.1. Composantes secondaires diurnes

Si nous exceptons l'activité de reproduction proprement dite, qui constitue une situation tout à fait particulière au cours de la période printemps-été-automne, les composantes secondaires diurnes sont exceptionnelles, du moins en été et en automne. Il ressort de nos observations que la fréquence des composantes secondaires diurnes est maximale lors des jours précédant la reproduction, au cours desquels le poisson effectue des trajets diurnes de plusieurs centaines de mètres, hyperactivité pouvant être mise en relation avec la fréquence maximale de changement de gîte au cours de cette période décrite dans le chapitre précédent (probabilité moyenne de changement de gîte entre jours successifs = 70 % en préfrai immédiat).

Un second type de composante secondaire diurne intervient principalement au cours de la période estivale et correspond à des changements de gîte temporaires liés à une perturbation du poisson. Le cas le plus fréquemment observé intervient au cours du passage répété de groupes de kayaks dans l'aire de résidence du poisson, qui change alors de gîte diurne, de manière temporaire ou permanente. Cette situation rencontrée à maintes reprises (cf. Baras & Cherry, 1990) a été illustrée sur la **figure 4.3**.

Notons également la présence d'une légère activité diurne (mais non liée à une mobilité importante) lors de l'apport d'une nourriture diurne complémentaire par les pêcheurs qui amorcent leur futur site de capture (ou de pêche). Dans ces conditions, le poisson reste dans l'aire de résidence qu'il occupe et effectue des déplacements d'amplitude réduite d'amont en aval et d'aval en amont, le patron de changement de rythme de pulsation de l'émetteur s'apparentant fortement à celui observé au cours des phases de nutrition.

### 3.6.2. Composantes secondaires nocturnes

Les composantes secondaires nocturnes consistent principalement en des activités exploratoires, au cours desquelles la progression du poisson présente un patron discontinu, composé de phases de déplacement entrecoupées régulièrement d'épisodes d'« arrêts » au cours desquels l'animal explore une zone de superficie réduite (10-20 m<sup>2</sup>). Ces activités se situent dans des zones de rivière non occupées précédemment par le poisson (du moins, au cours de la période de suivi et sur base de notre échantillonnage) et prennent place dès la fin de l'après-midi, soit avant l'exploitation de l'aire d'activités crépusculaires habituelle, soit au cours de la nuit, après avoir exploité cette aire crépusculaire. Nous décrirons ces deux situations dans le chapitre 5, consacré à la « gestion » de l'espace par *Barbus barbus*.

Nous avons signalé dans les paragraphes consacrés à la description des patrons journaliers d'activités (§ 3.1, 3.2.2 et 3.4.1), l'existence d'un gîte nocturne, distinct du gîte occupé au cours de la photophase. Comme cette composante n'a pas été détectée au cours de tous les cycles effectués (cf. § 3.3.3), nous la qualifions également d'occasionnelle. En fait, il semble que l'existence d'un gîte de nuit distinct soit liée à la distance entre le gîte diurne et le centre d'activités : lorsque le gîte diurne est situé à proximité (moins de 100 m) de l'aire de nutrition, le gîte nocturne est souvent identique au gîte diurne. Cette situation a été observée à de nombreuses reprises et décrite dans des publications précédentes (Baras & Philippart, 1989). Au contraire, si le gîte diurne est distant de plus de 100 m du centre d'activités, le poisson tend à occuper un gîte nocturne distinct du gîte diurne. Notons également que les gîtes nocturnes semblent plus labiles que les gîtes diurnes et sont davantage liés à un centre d'activités. Ainsi, le poisson P4, qui a occupé le même gîte diurne (G3P4) au cours de la période estivale a été localisé dans plusieurs gîtes nocturnes au cours des différents cycles d'activités effectués (cf. chapitre 5).

## 4. Budget d'activités

La première partie du chapitre a introduit les notions de base des patrons journaliers d'activités chez *Barbus barbus* et décrit leurs variations au cours du cycle annuel. Cette approche descriptive est préliminaire à une analyse plus fine du « budget d'activités » et de son utilisation. Par « budget d'activités », nous entendons le temps passé par le poisson hors de son gîte ou de son aire de résidence. Nous distinguons le budget total d'activités journalières et les budgets partiels, ou budgets des différentes composantes actives du cycle journalier, en nous attachant principalement aux composantes crépusculaires et aurorales. Indépendamment de la durée totale des activités, nous examinons leur périodicité et principalement la localisation dans le temps du début des différentes phases actives, qui peuvent être interprétées dans le cadre d'un schéma motivationnel sur la « prise de décision », en analysant les facteurs ou variables susceptibles d'influencer cette « prise de décision ».

#### 4.1. Variations de l'amplitude et de la structure du budget total d'activités journalières au cours du cycle annuel

Le budget total d'activités journalières oscille entre 0 et 510 min (soit 0-35,5 % du budget journalier disponible), valeur maximale observée pour la femelle P2 (403 mm) au cours de la période de préfrai (03-04/05/89). La structure des budgets d'activités des cycles de 24 h décrits dans les paragraphes 3.1 à 3.5 est illustrée sur la figure 4.11, qui permet de visualiser l'importance relative des budgets totaux et de leurs composantes au cours des différentes périodes du cycle annuel.

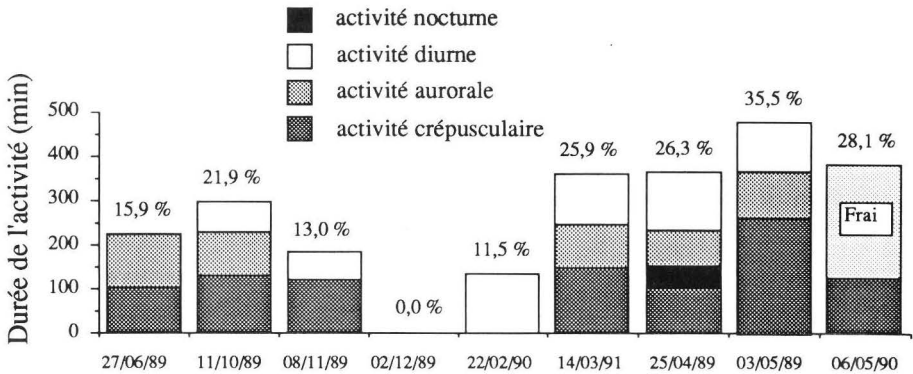


Fig. 4.11. Variations de l'amplitude et de la structure des budgets d'activités journalières au cours du cycle annuel. Illustration des cycles de 24 h décrits dans la section 3. Les budgets sont exprimés en pourcentages du budget journalier disponible. Des précisions complémentaires sont apportées dans le § 4.1.

Au cours de la période estivale, le budget total moyen s'élève à 18,0 % (13,5-21,0 % ; N = 11) du budget disponible de 24 h, en l'absence d'exploration de nouvelles aires d'activités. Les composantes sont aurales (A) et crépusculaires (C), le rapport A/C varie entre 0,74 et 1,20 et est corrélé positivement à la température journalière minimale de l'eau ( $R = 0,51$  ;  $p = 0,08$  ; 10 DL).

Au cours de l'automne et de l'hiver, le budget total d'activités varie considérablement. Au début de l'automne, à des températures moyennes dépassant 10 °C, il atteint des valeurs supérieures à celle de la période estivale (20-25 %, N = 3), principalement en raison d'une augmentation de la durée de la période crépusculaire ( $0,6 \leq A/C \leq 1$ ). Lorsque la température de l'eau est comprise entre 8 et 10 °C, le budget total est comparable (19-24 %, N = 2) de même que le rapport A/C (0,7-0,8), mais ces deux périodes d'activités ne contribuent qu'à 70-75 % du budget total, en raison de l'apparition d'une composante diurne (D). L'approche de l'hiver se traduit par une réduction globale du budget total d'activités en parallèle avec la température de l'eau : 13,0 % à 7,3 °C (07-08/11/89), 8,8 % à 6,7 °C (08-09/11/89), 5,5 % à 4,65 °C (21/11/89) et 0 % lorsque la température maximale de l'eau est inférieure à 4,5-5,0 °C. Au cours de cette diminution globale du budget d'activités en parallèle avec la température, la durée de la période aurale devient nulle (cf cycle du 07-08/11/89, fig. 4.5) et l'activité diurne contribue à une proportion croissante du budget total : 25-30 % à 9,4 °C, 34 % à 7,3 °C, 47,2 % à 6,7 °C et 100 % à 4,65 °C.

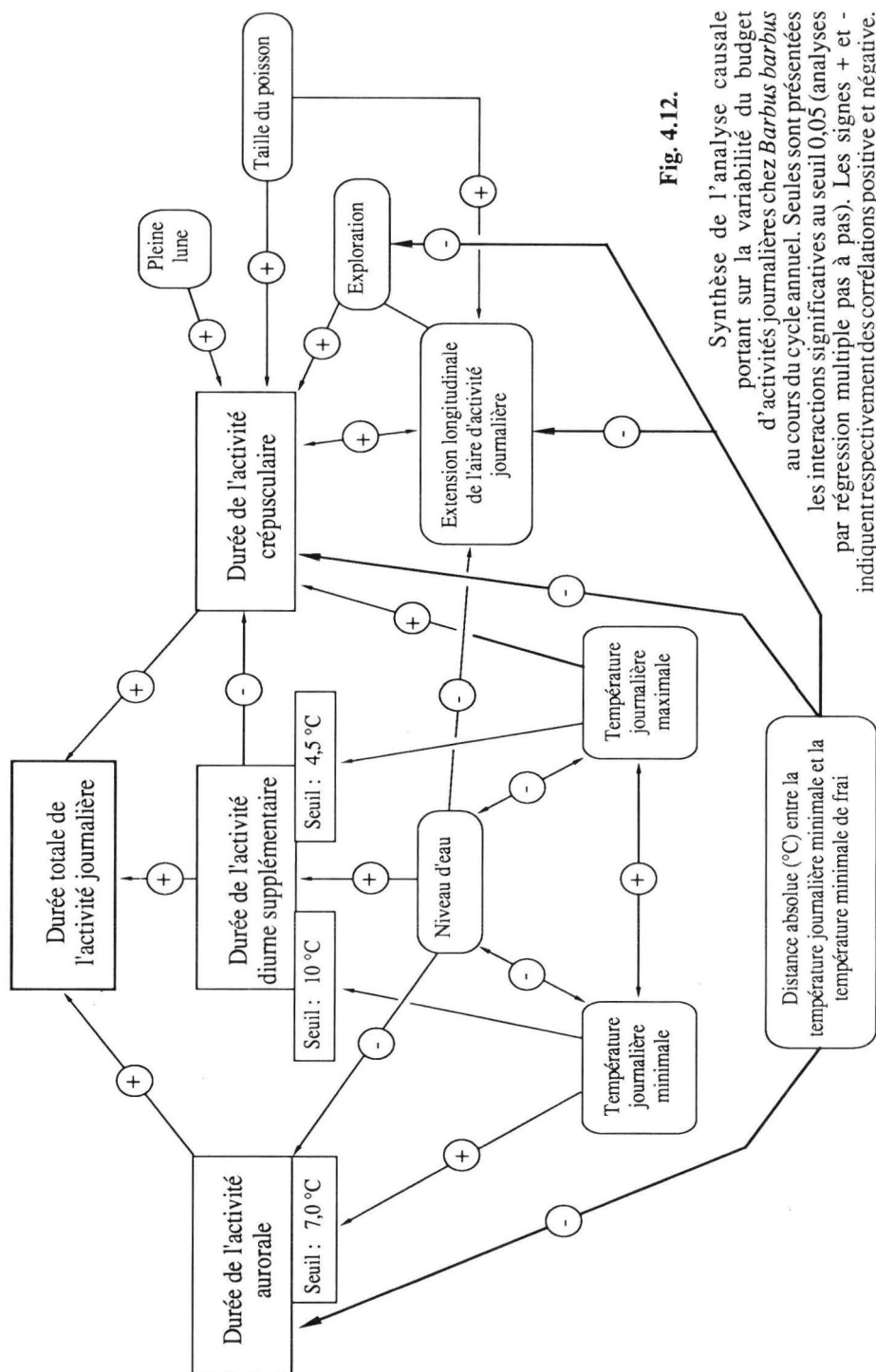


Fig. 4.12.

Synthèse de l'analyse causale portant sur la variabilité du budget d'activités journalières chez *Barbus barbuis* au cours du cycle annuel. Seules sont présentées les interactions significatives au seuil 0,05 (analyses par régression multiple pas à pas). Les signes + et - indiquent respectivement des corrélations positive et négative.



A la fin de l'hiver, nous observons le schéma inverse, avec une reprise des activités diurnes, suivies des activités crépusculaires et aurorales. Le budget total printanier est en moyenne plus élevé qu'au cours des autres périodes du cycle annuel ( $\geq 25\%$ ). En dehors des périodes de frai et de préfrai, et si nous exceptons les situations de crue, la distribution des activités présente une structure trimodale ou bimodale, dominée par la composante crépusculaire qui varie entre 41 et 52 % du budget total lorsque la structure est trimodale et entre 51 et 57 % lorsque la structure est bimodale. Pendant les épisodes de crue, l'activité est distribuée de manière beaucoup plus homogène avec en moyenne ( $N = 3$ ), 27 % d'activités crépusculaires, 20 % d'activités aurorales, 38 % d'activités diurnes et 15 % d'activités strictement nocturnes.

Au cours du préfrai, le budget total atteint des valeurs maximales (27,1 à 35,5 % du budget total disponible) et présente une composante crépusculaire dominante, pouvant atteindre 68 % du budget total d'activités. L'importance plus grande de la composante crépusculaire au cours de cette période peut être mise en parallèle avec les comportements exploratoires observés au cours de cette période (§ 3.6.2) et avec la fréquence de changements de gîte maximale au cours des jours précédant la reproduction (chapitre 3, **fig. 3.8 B**). Au cours du frai, le budget total d'activités est également élevé (28,1 % pour le poisson P9 le 06/05/89) et dominé par les activités diurnes liées à la reproduction (66 % du budget total d'activités). Précisons également que ces valeurs maximales observées sous-estiment probablement la réalité pour les individus femelles, qui peuvent effectuer des déplacements de l'ordre de 10 km en une nuit (cf poisson P8 en début mai 1990 ; **fig. 3.3**).

## 4.2. Facteurs modulant la structure du budget d'activités

Nous avons utilisé des analyses de régression linéaire multiple pas à pas pour dégager les variables environnementales influençant significativement les paramètres des rythmes d'activités. Ces variables sont d'ordre :

- **photopériodique** : durée d'éclairement, variation de la durée d'éclairement par rapport au jour précédent ;
- **hydrologique** : niveau d'eau moyen, variation journalière absolue du niveau d'eau ;
- **thermique** (régime thermique de l'Ourthe à Hamoir) : températures journalières moyenne, minimale et maximale, amplitude thermique journalière, écarts relatif et absolu par rapport à la température de frai ;
- **saisonnier** (selon le cycle biologique de l'espèce) : proximité du frai (jours), exprimée en valeurs absolues et relatives ;
- **spatial** : dimension de l'aire d'activités journalières et présence d'une composante exploratoire ;
- **biologique** : taille de l'individu.

De manière à intégrer le maximum de résultats dans notre base de données, nous aborderons le budget d'activités journalières par ses différentes composantes, ce qui nous permet d'utiliser les 80 cycles partiels d'activités en complément des 37 cycles de 24 h effectués sur l'Ourthe. Seules sont retenues les variables qui présentent des corrélations partielles significatives au seuil 0,05. Leur influence sur les paramètres du budget d'activités chez *Barbus barbus* est résumée par l'organigramme présenté sur la **figure 4.12**.

### 4.2.1. Budget d'activités crépusculaires

(58 observations : 37 cycles complets et 21 cycles partiels ; **tableau 4.1**)

La durée de la période d'activités crépusculaires sur l'échantillon de 58 observations varie entre 0 et 280 min (0,0-19,5 % du budget journalier disponible). Les variables retenues dans l'analyse de régression multiple expliquent 69,4 % de la variabilité de la durée de la période d'activités crépusculaires. Les deux premières variables explicatives intégrées sont d'ordre thermique et indiquent que l'activité crépusculaire sera d'autant plus longue que la température maximale sera élevée mais cette relation est pondérée par l'écart thermique absolu entre la température journalière minimale et la température minimale de frai (soit 13,5 °C). Sur base de ces deux seules variables explicatives, l'activité crépusculaire serait maximale lorsque la température journalière minimale atteindrait 15,1 °C (soit une valeur supérieure de 1,6 °C à la température de frai). Selon la relation existant entre minima et maxima thermiques journaliers dans l'Ourthe ( $t^{\circ} \text{ max} = 0,322 + 1,172 \times t^{\circ} \text{ min}$  ;  $R^2 = 0,96$  ; 729 DL ; données de 1989-1990), cette valeur correspondrait à un maximum thermique journalier de 18,5 °C.

**Tableau 4.1. Résultats de l'analyse statistique par régression multiple pas à pas sur la variable « durée de l'activité crépusculaire » chez le barbeau fluviatile.** Analyse effectuée sur 58 observations (37 cycles complets et 21 cycles partiels). Les variables sont retenues au seuil 0,05 et présentées par ordre d'entrée dans le modèle. « Dis. abs.  $t^{\circ} \text{ min}$  frai (°C) » = écart thermique absolu entre température minimale journalière du cycle et température minimale de frai (13,5 °C)

| Variable : durée de l'activité crépusculaire (min) |             |       |                                            |
|----------------------------------------------------|-------------|-------|--------------------------------------------|
| F = 40,83                                          | p < 0,01    | 57 DL | R <sup>2</sup> = 0,694    R global = 0,833 |
| Variable                                           | Coefficient | SE    | t                                          |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                   | 115,29      |       |                                            |
| Dis. abs. $t^{\circ} \text{ min}$ frai (°C)        | - 14,13     | 2,26  | - 4,02                                     |
| T <sup>°</sup> maximum (°C)                        | 0,68        | 0,10  | 3,75                                       |
| Taille de l'aire d'activités (m)                   | 0,10        | 0,02  | 3,29                                       |
| Taille du poisson (mm)                             | 0,11        | 0,05  | 2,08                                       |

La limite des 200 min d'activités crépusculaires a été franchie à 6 reprises, dans des conditions où le poisson effectuait des mouvements d'exploration et définissait une aire d'activités crépusculaires dont l'extension longitudinale était supérieure à 400 m. En moyenne, et compte tenu de l'influence des autres variables explicatives, la présence d'une composante exploratoire augmente le budget crépusculaire de 60 min (SD = 12 min). Comme ces composantes exploratoires ont surtout été détectées chez des individus de grande taille ( $\geq 400$  mm), qui définissent un domaine vital plus étendu (chapitre 3, § 3.2.1.2), il est possible que la corrélation entre la durée de l'activité crépusculaire et la taille du poisson soit le reflet de cette interaction. Nous avons également noté des différences dans la durée des activités crépusculaires pendant des nuits de pleine lune, au cours desquelles le poisson est plus actif (cycles crépusculaires du 3 et 4/09/90). En moyenne et compte tenu de l'influence des autres variables, l'incrément d'activité dû à ce facteur est de 31 min (SD = 6 min ; N = 6).

Les conditions de débit, représentées par la variable « niveau d'eau », modulent également le budget d'activités crépusculaires, mais principalement de manière indirecte. En effet, des conditions de niveau d'eau élevé tendent à réduire l'extension longitudinale de l'aire d'activités journalières (cf. § 6), elle-même corrélée positivement à la durée de l'activité crépusculaire. De plus, le niveau d'eau est corrélé positivement à la durée de l'activité diurne supplémentaire, qui semble avoir un effet dépresseur sur le budget crépusculaire, le résultat de cette interaction étant une activité distribuée de manière nettement plus homogène au cours du cycle journalier en période de crue (cf. **fig. 4.9**).

#### 4.2.2. Budget d'activités aurorales

(56 valeurs : 37 cycles complets + 19 cycles partiels)

La durée de la période d'activités aurorales sur l'échantillon de 56 observations varie entre 0 et 185 min (0-12,8 % du budget journalier disponible), gamme de variations inférieure à celle observée pour la période crépusculaire (0-280 min). La durée moyenne est de 98,5 min (SD = 56,9 min) et significativement inférieure à celle de la période crépusculaire (145,6 min ; SD = 66 min) ;  $t = 2,74$  ;  $p < 0,01$  ; 112 DL).

**Tableau 4.2. Résultats de l'analyse statistique par régression multiple pas à pas sur la variable « durée de l'activité aurorale » chez le barbeau fluviatile.** Analyse effectuée sur 58 observations (37 cycles complets et 19 cycles partiels). Les variables sont retenues au seuil 0,05 et présentées par ordre d'entrée dans le modèle. « Dis. abs.  $t^{\circ}$  min frai ( $^{\circ}\text{C}$ ) » = écart thermique absolu entre la température minimale journalière du cycle et la température minimale de frai de l'espèce dans l'Ourthe (13,5  $^{\circ}\text{C}$ ).

| Variable : durée de l'activité aurorale (min)         |             |       |                                              |
|-------------------------------------------------------|-------------|-------|----------------------------------------------|
| F = 33,91                                             | p < 0,01    | 55 DL | R <sup>2</sup> = 0,662      R global = 0,813 |
| Variable                                              | Coefficient | SE    | t                                            |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                      | 122,36      |       |                                              |
| Dis. abs. $t^{\circ}$ min frai ( $^{\circ}\text{C}$ ) | - 9,62      | 1,94  | - 4,97                                       |
| T $^{\circ}$ minimum ( $^{\circ}\text{C}$ )           | 3,60        | 1,32  | 2,72                                         |
| Niveau d'eau (cm)                                     | - 0,61      | 0,19  | - 3,18                                       |

Les variables retenues dans l'analyse de régression multiple expliquent 66,2 % de la variabilité des observations (**tableau 4.2**). Les deux premières variables explicatives sont d'ordre thermique (corrélation positive avec la température minimale de l'eau et corrélation négative avec l'écart absolu à la température minimale de frai). Sur la base de ces deux variables, la durée de l'activité aurorale serait maximale lorsque la température minimale de l'eau atteindrait une valeur comprise entre 16,0 et 16,5  $^{\circ}\text{C}$  (soit pour des maxima journaliers compris entre 19,0 et 19,7  $^{\circ}\text{C}$ ). Rappelons que l'absence d'activité aurorale a été notée au cours de plusieurs cycles hivernaux et automnaux (**fig. 4.5, 4.6 et 4.7**) et peut être mise en relation avec la température minimale journalière : aucune activité aurorale n'a été détectée en deçà d'une température minimale de 6,5-7,0  $^{\circ}\text{C}$ , qui peut être interprétée comme une valeur de seuil d'apparition cette composante du budget d'activités. Comme dans le cas du budget crépusculaire, l'activité aurorale est sensiblement plus faible dans des conditions de débit élevé (corrélation négative avec la variable niveau d'eau), mais en suggérant que la relation est directe. Par contre, aucune corrélation significative n'a été notée entre la taille du poisson ou l'extension longitudinale de l'aire d'activités et le budget auroral, probablement en raison de l'absence d'exploration aurorale.

#### 4.2.3. Budget d'activités diurnes (37 cycles complets et 40 cycles partiels)

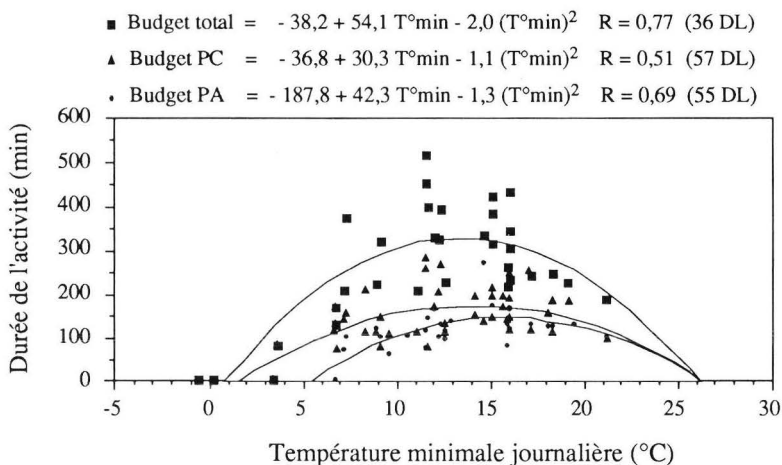
Comme nous l'avons précisé dans les paragraphes consacrés à la description des patrons journaliers d'activités, les activités diurnes ne sont pas permanentes au cours du cycle annuel et apparaissent comme des composantes secondaires des patrons journaliers d'activités. Ainsi, aucune activité n'a été détectée au cours de 23 cycles partiels diurnes effectués en été et en automne lorsque la température minimale de l'eau dépassait 10  $^{\circ}\text{C}$ . En dehors de la période de reproduction, leur durée oscille entre 50 et 172 min (3,5-12,0 % du budget journalier disponible).

Au cours des périodes automnale, hivernale et printanière, elles précèdent les activités crépusculaires lorsque la température maximale journalière est inférieure à 12 °C (soit pour une température minimale de 10 °C) et les remplacent en-deçà d'une température maximale de 7,0 °C. Elles constituent alors les seules composantes du patron journalier d'activités, et ce jusqu'à un seuil thermique compris entre 4,5 et 5,0 °C (cf cycles du 21/11/89 et du 27/12/89, § 3.2.4 et 3.3.1). Dans cette gamme thermique, la durée des activités diurnes est corrélée positivement au niveau d'eau et négativement à la durée de l'activité crépusculaire ; respectivement  $R = 0,49$  et  $R = -0,53$  ;  $p < 0,05$  ; 15 DL).

Lorsque la température maximale journalière dépasse 10 °C, les activités diurnes ne persistent qu'au cours de la période de frai et de préfrai, au cours desquelles leur durée est maximale (jusqu'à 270 min, soit 18,75 % du budget journalier disponible).

#### 4.2.4. Modélisation des budgets d'activités en fonction de la température

Les analyses par régression multiple pas à pas ont mis en exergue la corrélation hautement significative entre la température de l'eau et les différentes composantes du budget d'activités, en insistant sur la notion de température relative (pondération par la variable distance thermique absolue à la température minimale de frai). Ces tendances sont résumées sur la **figure 4.13**, qui présente une modélisation polynomiale (ordre 2) des budgets d'activités total, crépusculaire et auroral en fonction de la température minimale journalière de l'eau.



**Fig. 4.13.** Modélisations des budgets d'activités totaux, crépusculaires et auroraux en fonction de la température minimale journalière. Approche par régression polynomiale d'ordre 2. PC = période crépusculaire ; PA = période aurorale.

L'intérêt principal de cette représentation réside dans l'approche de la notion de **seuils d'activités**. En ce qui concerne le seuil inférieur d'activité aurorale, la valeur calculée (5,8 °C) est proche de la valeur observée (6,5-7,0 °C). Au contraire, le seuil inférieur d'activité crépusculaire calculé par modélisation polynomiale sous-estime sensiblement la réalité observée (1,8 °C calculé vs 5,5-6,0 °C observé). Cette différence peut être expliquée par une anticipation progressive des activités crépusculaires en parallèle avec la baisse de la température de l'eau (cf. **fig. 4.14** ; § 5.1).

La définition des seuils supérieurs d'activités est strictement empirique et ne peut être confrontée à nos observations, puisque la valeur la plus élevée de la température journalière minimale enregistrée en 1989-1990 était de 21,4 °C (05/08/90). Notons toutefois que les seuils supérieurs d'activités prédits par nos modèles ( $t^{\circ} \text{ min} = 26-27^{\circ} \text{C}$ ) correspondent à des moyennes thermiques journalières de 28,4-29,5 °C (maxima thermiques journaliers de 30,8-32,0 °C), valeurs comparables aux températures létales (maxima thermiques : 31-32 °C, correspondant à une moyenne journalière de 29,7 °C) observées pour des barbeaux acclimatés à 16 °C (Kraiem, 1979), soit une température moyenne proche de la température moyenne de frai sur l'Ourthe (16-16,5 °C).

## 5. Horaire des activités

Comme pour l'analyse causale portant sur le budget d'activités, nous avons utilisé des analyses de régression multiple pas à pas pour préciser la nature des variables modulant l'horaire des activités. Nous avons inclus deux variables supplémentaires dans la liste des variables explicatives : les heures de coucher et de lever du soleil. Nous nous attacherons principalement aux cycles dont le patron journalier présente une structure bimodale de type crépuscule-aurore (cycles réalisés à des températures supérieures à 10 °C).

**Tableau 4.3. Résultats de l'analyse statistique par régression multiple pas à pas sur la variable « début de l'activité crépusculaire » chez le barbeau fluviatile.** Analyse effectuée sur 32 cycles effectués à une température supérieure à 10 °C. Les variables sont retenues au seuil 0,05 et présentées par ordre d'entrée dans le modèle.

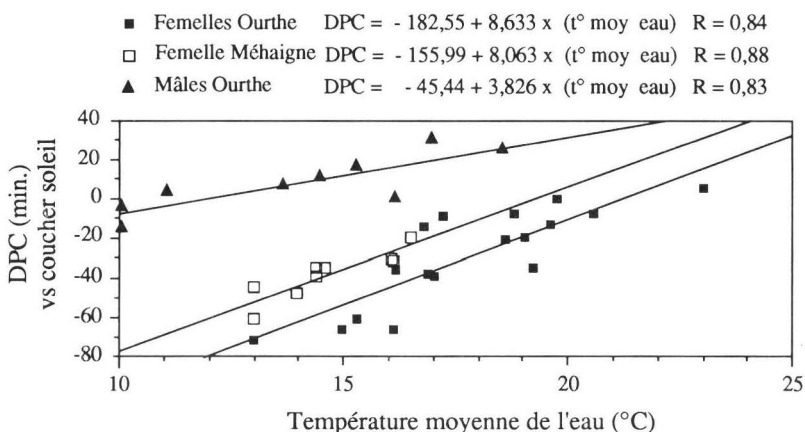
| Variable : début de l'activité crépusculaire (min) |             |       |                                              |
|----------------------------------------------------|-------------|-------|----------------------------------------------|
| F = 25,84                                          | p < 0,01    | 31 DL | R <sup>2</sup> = 0,637      R global = 0,798 |
| Variable                                           | Coefficient | SE    | t                                            |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                   | 191,16      |       |                                              |
| Coucher du soleil (min)                            | 0,89        | 0,13  | 6,76                                         |
| Taille du poisson (mm)                             | - 0,16      | 0,05  | - 2,58                                       |

### 5.1. Début de la période crépusculaire

L'analyse par régression multiple pas à pas effectuée sur le paramètre « début de l'activité crépusculaire » à des températures supérieures à 10 °C (tableau 4.3) indique l'influence prépondérante de l'heure de coucher du soleil (corrélacion positive), qui explique à elle seule 55,4 % de la variabilité des observations. La seconde variable prise en compte dans l'analyse est la taille du poisson (corrélacion négative), indiquant que les barbeaux ont tendance à débiter leurs activités crépusculaires d'autant plus tôt que leur taille est élevée (au sein de la gamme de taille échantillonnée, soit 23-53 cm). Suite à cette première analyse, nous avons relativisé le paramètre en fonction de l'heure de coucher du soleil, les valeurs négatives indiquant que l'activité débute avant l'événement. De plus, nous avons scindé notre échantillon en deux catégories liées à la taille des individus, en prenant pour limite la taille de 360 mm, valeur qui, dans notre échantillon, constitue la limite entre le sous-échantillon mâle (234-351 mm) et le sous-échantillon femelle (378-530 mm).

Lorsque le patron journalier d'activités est bimodal (crépuscule-aurore) et en l'absence d'exploration de nouvelles zones, l'activité crépusculaire des femelles ( $\geq 360$  mm) débute en moyenne 35 min avant le coucher du soleil ( $-72$  à  $+5$  min) et le timing est corrélé significativement et positivement à la température de l'eau ( $R = 0,84$ ;  $p < 0,05$ ; 22 DL). Dans la même gamme thermique, l'activité crépusculaire des mâles ( $\leq 360$  mm) débute en moyenne 15 min après le coucher du soleil ( $-15$  à  $+30$  min), soit plus tardivement que celle des femelles ( $t = 4,30$ ;  $p < 0,01$ ; 30 DL). Comme dans le cas des femelles, les activités crépusculaires débutent d'autant plus tôt que la température est basse ( $R = 0,83$ ;  $p < 0,05$ ; 8 DL).

Ces tendances sont illustrées sur la **figure 4.14**, où est également présentée la relation entre la température moyenne de l'eau et le début de la période d'activités crépusculaires chez un individu femelle de 465 mm suivi en Méhaigne au cours de l'été 1988 (9 cycles; Baras & Philippart, 1989). Les activités des femelles de l'Ourthe débutent en moyenne 15 min plus tôt qu'en Méhaigne, mais les pentes des équations de régression liant la température de l'eau et le début de l'activité crépusculaire des femelles en Ourthe (8,541) et Méhaigne (8,063) ne sont pas significativement différentes (test de parallélisme :  $t = 0,5$ ;  $p \geq 0,5$ ; 28 DL).



**Fig. 4.14.** Relation entre le moment du début de la période d'activités crépusculaires (DPC) et la température moyenne de l'eau dans l'Ourthe, lorsque le patron journalier d'activités est bimodal (crépuscule-aurore). Comparaison avec la situation observée chez un individu femelle pisté en Méhaigne (Baras & Philippart, 1989). Le début des activités est exprimé en fonction de l'heure de coucher du soleil, les valeurs négatives signifiant que l'activité débute avant l'événement.

## 5.2. Début de la période aurorale

Comme pour la période crépusculaire, nous avons utilisé des mesures relatives (cette fois par rapport au lever du soleil). De même, il est apparu que les activités aurorales des mâles ( $\leq 360$  mm) ont une connotation plus nocturne que celles des femelles : ils débutent en moyenne leurs activités aurorales plus tôt par rapport au lever du soleil ( $-61$  min pour les mâles vs  $-20$  min pour les femelles;  $t = 2,33$ ;  $p = 0,035$ ; 22 DL).

Si nous considérons l'ensemble des cycles réalisés en Ourthe à une température supérieure à  $10^\circ\text{C}$  ( $N = 24$ ), deux variables d'ordre thermique modulent le début des activités aurorales : la distance thermique absolue entre le minimum thermique journalier et la température minimale de frai (corrélation négative) et le carré de la température minimale (corrélation positive). Ces deux variables expliquent 48,8 % de



la variabilité des données ( $F = 10,84$  ; 22 DL ;  $p < 0,01$ ) et suggèrent que **l'activité aurorale aurait une connotation d'autant plus diurne que la température serait proche de celle du frai.**

Indépendamment des conditions thermiques et de la taille du poisson, nous avons noté une différence dans le timing des activités aurorales prenant place après une nuit de pleine lune (cycles du 03-04/09/90 dans l'Ourthe), l'activité débutant en moyenne 15-20 min plus tôt qu'au cours des autres cycles effectués dans des conditions saisonnières, thermiques et physiographiques comparables.

### 5.3. Début de la période diurne

Aucune des variables prises en considération ne module significativement le début de la période diurne d'activités, probablement en raison de son caractère composite sur l'ensemble du cycle annuel (activité principale en hiver, complémentaire au cours des crues, liée à l'exploration en préfrai). Intuitivement, nous pouvons percevoir qu'en dehors de la période de reproduction et en l'absence de crue, l'activité diurne débute alors que la température atteint sa valeur maximale et se stabilise ou décroît légèrement, donc à un moment de la journée nettement moins bien défini que ceux des transitions entre photophase et scotophase, qui entraînent les activités crépusculaires et aurorales.

## 6. Dimensions des aires d'activités journalières

Comme la durée et l'horaire des activités, la taille de l'aire d'activités journalières varie considérablement au cours du cycle annuel. Les valeurs minimales correspondent aux situations hivernales où la température est inférieure à 4,5 °C et au cours desquelles aucune activité n'est observée. Dans ces conditions, la dimension de l'aire d'activités journalières correspond à celle du gîte, soit une superficie très réduite ( $\leq 5 \text{ m}^2$ ) puisque les gîtes hivernaux sont liés à la présence d'un abri bien défini (cf. troisième partie).

En période de crue ou de débit élevé, deux situations contrastées ont été observées. La première fait référence à un changement de gîte lié à une dévalaison du poisson, phénomène fréquemment rencontré dans notre étude (chapitre 3, § 4.3.2.1). Ce phénomène a été observé chez le poisson P3 lors d'un cycle de 24 h effectué les 24-25/04/89, au cours duquel l'aire d'activités journalières avait une superficie de 0,5 ha et une extension longitudinale de 180 m, valeur légèrement supérieure à la distance entre les gîtes occupés le 24 et 25/04 (160 m). Si nous extrapolons cette situation aux mouvements entre jours successifs décrits dans le chapitre précédent (§ 3.2.1.1), nous obtenons une aire d'activités journalières maximale s'étendant sur 1 100 m pour le poisson P10 (16-17/02/90) et dont la superficie atteindrait 3 ha. En l'absence de changement de gîte, l'aire d'activités journalières en période de crue a une superficie réduite (0,01-0,15 ha) et une extension longitudinale comprise entre 18-60 m (respectivement poisson P9 et P4 les 22-23/02/90 et 25-26/04/89). Elle se situe au sein de milieux profonds et lenticules, où la vitesse de courant est inférieure à 20 cm/s.

Lorsque le débit est faible et la température supérieure au seuil d'activité, les aires d'activités journalières atteignent leur dimension maximale pendant la période de reproduction. Cette observation peut être mise en parallèle avec l'augmentation de la mobilité écosystémique (fréquence de changement de gîte) et spatiale à l'approche de la période de reproduction (cf. chapitre 3, **fig. 3.8**). Ainsi, les aires d'activités journalières



définies par les poissons P4 et P2 les 03-04/05/89 (préfrai) avaient une superficie de 2,4-2,9 ha. Leurs extensions longitudinales étaient de 960-1170 m et correspondaient globalement à la distance séparant les gîtes occupés au cours des deux journées (900-1000 m). Si nous intégrons dans notre base de données les données relatives aux déplacements entre jours successifs (chapitre 3, § 3.2.1.1), l'aire d'activités maximale estimée à partir de ces données aurait une extension longitudinale de 15 000 m (P8, 21/05/90) et une superficie (calculée sur la base de la largeur moyenne du cours d'eau sur la section considérée, soit 22 m) de 32,7 ha. Notons que, dans ce cas, le terme d'« aire d'activités » nous semble quelque peu inadapté à décrire la situation, et que nous préférons employer le terme d'« aire d'exploration entre pôles d'activités ». Précisons également que les mâles occupent ou définissent, au cours de la période de reproduction, des aires d'activités journalières dont la taille est nettement inférieure à celle des femelles : l'extension maximale, notée pour le mâle P9 (340 mm) pendant le frai (06/05/90), était de 550 m (correspondant à une superficie de 1,65 ha).

Au cours des périodes estivales et automnales, la mobilité écosystémique et spatiale est nettement plus réduite et les changements de gîte extrêmement peu fréquents. En l'absence de phénomènes exploratoires, l'extension longitudinale de l'aire d'activités journalières varie entre 30 et 300 m et sa superficie entre 0,04 (mâle P5) et 0,9 ha (femelle P4). Elle est corrélée positivement à la taille de l'unité morphodynamique (succession d'habitats entre deux points de rupture de pente) dans laquelle elle se situe ( $R = 0,39$  ;  $p = 0,01$  ; 25 DL). Cette relation est particulièrement perceptible si nous comparons les aires d'activités estivales des femelles pistées en Ourthe à celles de la femelle (465 mm) pistée en Méhaigne au cours de l'été 1988 (Baras & Philippart, 1989). Ainsi, la femelle P4 (530 mm, Ourthe) a défini, au cours de la période estivale, des aires d'activités journalières de 220-300 m d'extension longitudinale dans une unité morphodynamique de 530 m (soit 41,5-56,6 % de la longueur de l'unité). En Méhaigne, les activités de la femelle pistée prenaient place dans une zone nettement plus réduite, dont l'extension longitudinale variait de 20 à 25 m, mais se situaient au sein d'une unité morphodynamique de 38 m (soit 52,6 à 65,8 % de la longueur de l'unité).

En raison de cette hypervariabilité et de la disponibilité variable des habitats de gîte (cf troisième partie), le coefficient de détermination de l'analyse par régression multiple effectuée sur le paramètre « aire d'activités journalières » est extrêmement faible (tableau 4.4). La première variable retenue est la taille de l'unité morphodynamique (corrélation positive) et la seconde l'écart thermique absolu à la température de frai (corrélation négative).

**Tableau 4.4. Résultats de l'analyse statistique par régression multiple pas à pas sur la variable « extension longitudinale de l'aire d'activités journalières » chez le barbeau fluviatile.** Analyse effectuée sur 37 cycles de 24 h. Les variables sont retenues au seuil 0,05 et présentées par ordre d'entrée dans le modèle.

| Variable : Extension longitudinale de l'aire d'activités journalières (m) |             |                        |        |
|---------------------------------------------------------------------------|-------------|------------------------|--------|
| F = 5,38                                                                  |             | p < 0,01               | 36 DL  |
|                                                                           |             | R <sup>2</sup> = 0,235 |        |
|                                                                           |             | R global = 0,485       |        |
| Variable                                                                  | Coefficient | SE                     | t      |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                                          | 133,64      |                        |        |
| Taille de l'unité morphodynamique (m)                                     | 0,69        | 0,30                   | 2.24   |
| Ecart thermique absolu à la température de frai (°C)                      | - 37,66     | 16,82                  | - 2,12 |

Ces considérations nous inclinent à limiter l'importance de la taille de l'aire d'activités journalières en tant que paramètre fondamental des stratégies d'occupation de l'espace chez le barbeau fluviatile. Lorsque le poisson effectue des déplacements à caractère exploratoire et change de gîte, l'extension longitudinale de l'aire d'activités journalières peut en effet être estimée par les mouvements journaliers nets (chapitre 3, § 3.2.1.1) et sa signification biologique intrinsèque est réduite à la notion d'aire d'exploration entre pôles d'activités, que nous avons évoquée plus haut. En l'absence de composante exploratoire, sa signification se résume à la longueur des trajets entre gîtes et aires de nutrition, laquelle sera intimement liée aux caractéristiques de l'unité morphodynamique et aux préférences ou tolérances des individus pour les variables de l'habitat. Cet aspect sera abordé dans la troisième partie du travail.

Aussi, plutôt que de présenter une analyse détaillée des aires d'activités et de leur variabilité, nous avons préféré aborder le problème sous l'angle de la micro-occupation de l'espace au sein des centres d'activités et aires de nutrition, aspect développé dans le chapitre 5.

## 7. Discussion sur l'utilisation du temps par le barbeau fluviatile

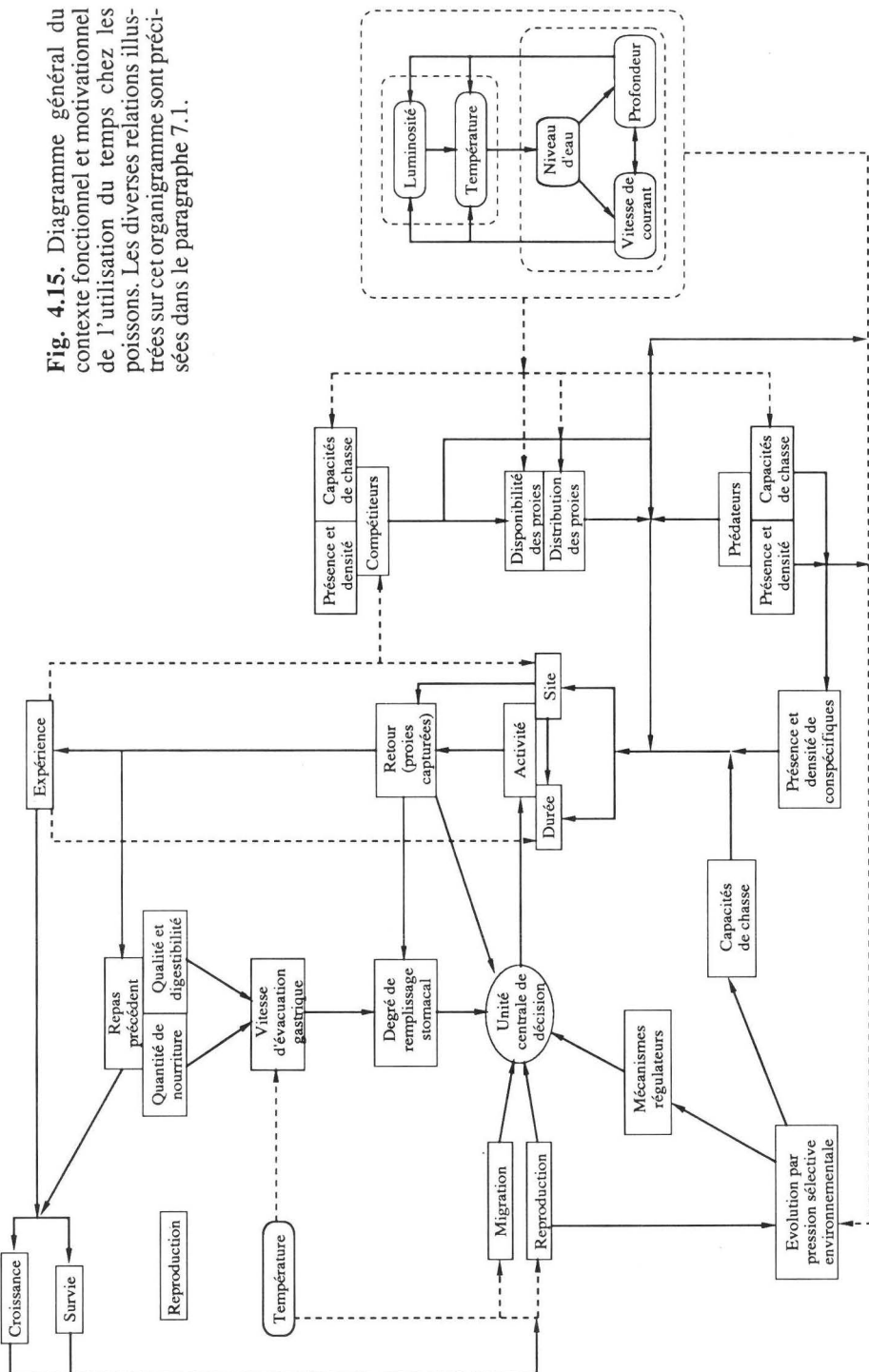
Nos études par radiopistage ont permis de décrire et de quantifier l'utilisation du temps par le barbeau fluviatile au cours du cycle annuel, en termes de budgets, de patrons et de rythmes d'activités, et mis en évidence l'influence d'un ensemble de variables environnementales sur ces trois paramètres (fig. 4.12, tableaux 4.1-4.3). Dans cette section du chapitre, nous essayons de préciser la signification biologique de la variabilité des paramètres de l'utilisation du temps et du rôle joué par les variables explicatives que nous avons mises en évidence. De manière à clarifier le propos de notre exposé et à resituer nos résultats dans leur contexte éco-éthologique, nous présentons d'abord une synthèse des connaissances sur l'utilisation du temps chez les poissons, en présentant le problème sous un angle motivationnel.

### 7.1 Contexte motivationnel de l'utilisation du temps chez les poissons

Le barbeau, en tant que poecilotherme et carnivore benthophage à tendance perturbatrice (classification de Keenleyside, 1979) se situe dans la partie supérieure (mais non terminale) de l'échelle trophique. Aussi, ses activités, comme celles de la majorité des espèces des ichtyocénoses, sont potentiellement tributaires d'un ensemble de facteurs externes (biotiques et abiotiques) et/ou internes, qui interagissent dans le cadre d'un contexte motivationnel sur une unité centrale de décision (Colgan, 1973) déterminant le début et la durée des activités, de même que l'emplacement du site où elles prennent place. Ces interactions sont illustrées par l'organigramme présenté sur la figure 4.15.

Les **facteurs externes biotiques** peuvent être subdivisés en trois catégories : **proies, prédateurs et compétiteurs**. Le facteur proie est exprimé en termes de variabilité de distribution et de disponibilité au cours des cycles journaliers et annuels. En rivière, la disponibilité des proies est conditionnée par leur activité, qui est modulée par la luminosité : de nombreux invertébrés benthiques enfouis dans le substrat en sortent en effet dès la tombée de la nuit, devenant plus accessibles pour leurs consommateurs potentiels (Bishop & Hynes, 1969 ; Neveu, 1974 ; Neveu & Echaubard,

**Fig. 4.15.** Diagramme général du contexte fonctionnel et motivationnel de l'utilisation du temps chez les poissons. Les diverses relations illustrées sur cet organigramme sont précitées dans le paragraphe 7.1.



1975). Leur abondance est liée à plusieurs facteurs, dont la charge en matières nutritives et la morphologie du cours d'eau, et leur distribution à leurs morphologies et préférences pour le substrat, la profondeur et la vitesse de courant, qui déterminent la localisation de leurs propres sources de nourriture, l'ensemble de ces facteurs variant au cours du cycle annuel en fonction de la température (exposé complet dans Hynes, 1972). Comme le notent Hambrick et Hibbs (1977) et El-Shamy (1978), l'abondance des proies peut moduler le rythme de nutrition, et les phénomènes d'arythmie observés par ces auteurs correspondent à des situations de faible disponibilité d'une nourriture adéquate. Les prédateurs et compétiteurs hétérospécifiques exercent un contrôle de l'utilisation du temps en limitant la fenêtre d'accès aux sources de nourriture, contrôle dont l'intensité est intimement liée aux variables taille des individus, densité de population de même qu'à leurs capacités sensorielles et physiques.

La conséquence du rapport entre position phylogénétique, habitus temporels et relations trophiques en situation interactive (Hobson, 1974) se traduit par une variabilité du succès individuel, en termes de survie et de condition, paramètres déterminant la participation de l'individu à la reproduction et donc la contribution de son patrimoine génétique dans les générations futures. Dans ce cadre, l'apparition de rythmes et de mécanismes internes contrôlant le fonctionnement de l'unité centrale de décision seront susceptibles d'être sélectionnés au fil des générations par pression sélective du milieu. Ce principe général de **compartimentalisation évolutive** expliquerait la répartition des espèces de poissons en trois grandes catégories (diurnes, nocturnes et « crépusculaires » pour les espèces actives au crépuscule et/ou à l'aurore, de même que la constance de leur représentativité respective dans les différents écosystèmes (50-66 % diurnes, 25-40 % nocturnes et 10 % crépusculaires), comme le résultat d'un même type d'interaction entre prédateurs, compétiteurs et proies (Helfman, 1978).

Les rythmes développés par les espèces sont sous la dépendance de **facteurs internes** qui peuvent être eux-mêmes sous le contrôle régulateur de facteurs abiotiques externes. Les facteurs internes font principalement référence au taux de remplissage stomacal (et à la notion de seuil de privation : « deprivation threshold », Colgan, 1973 ; Elliott, 1976), lui-même modulé par la vitesse d'évacuation gastrique, qui sera fonction non seulement de la température (Elliott, 1972, 1975), mais aussi de la quantité de nourriture ingérée au cours du repas précédent (Elliott, 1972) et de la digestibilité de cette nourriture (Rozin & Mayer, 1961 ; Elliott, 1976 ; Grove *et al.*, 1978 ; Jobling, 1980). Le développement des gonades et la proximité de la reproduction affectent également l'activité de nutrition (Lind *et al.*, 1973 ; Craig, 1977), de même que les phénomènes migratoires non liés à la reproduction (smolts de salmonidés). L'âge du poisson peut influer sur les rythmes et budgets d'activités, non seulement en raison des variations des capacités de nage avec la taille et des possibilités d'accès à des types de proies différentes (Emery, 1973), mais aussi suite à une modification des capacités sensorielles et notamment de l'acuité visuelle (ex. : *Esox lucius* ; Volkova, 1973), qui détermine implicitement la fin des activités des espèces chez lesquelles la prédation repose principalement sur ce sens. Indépendamment des facteurs physiologiques, le budget et les rythmes d'activités sont susceptibles d'être influencés par l'**expérience** du poisson, en termes de primoconnaissance de l'édibilité de la proie (Werner *et al.*, 1981) et de minimisation du temps de manipulation de cette proie (« concept of experience and prey handling » ; Kislalioglu & Gibson, 1976), de connaissance de l'espace (Beukema, 1968), de la distribution de la nourriture et des variations de sa disponibilité absolue (suggéré par Werner & Mittelbach, 1981), ces capacités étant potentiellement dépendantes de la dimension de l'espace occupé par l'animal (Gibson, 1986) et par ses facultés d'apprentissage (Hart, 1986).

Certains travaux (Andreasson & Müller, 1969 ; Baggerman, 1972, 1980, 1985) suggèrent l'existence d'un rythme endogène lié à la photoréceptivité, mais la majorité des auteurs considèrent que les rythmes sont sous le contrôle de facteurs externes et

principalement de la luminosité et de la température, dont l'action conjuguée permet d'expliquer la plasticité des rythmes au cours du cycle annuel : les différences entre rythmes saisonniers sont en effet d'autant plus marquées que l'amplitude de variation des variables considérées est importante, avec un maximum au niveau des cercles polaires (Andreasson et Müller, 1969 ; Andreasson, 1973).

## 7.2. Interprétation du rythme crépusculaire estival chez le barbeau

En période de croissance, lorsque la température est supérieure à 9-10 °C, le patron journalier d'activités est typiquement bimodal (fig. 4.3) et les premières variables expliquant la variabilité du timing des deux composantes actives du cycle journalier sont respectivement l'heure de coucher et de lever du soleil (cf. § 5.1 et 5.2). Aussi, le barbeau peut être classé indubitablement, selon la classification proposée par Helfman (1986), parmi les espèces dites « crépusculaires » (espèces développant des activités au cours des périodes de changement rapide de l'intensité lumineuse). Appartiennent à cette catégorie, qui regroupe environ 10 % des composantes des ichtyocénoses (Helfman, 1978, 1986), des espèces comme *Cottus bairdi* (Emery, 1973), *Micropterus dolomieu* (Emery, 1973 ; Todd & Rabeni, 1989), *Micropterus salmoides* (Mesing & Wicker, 1986), *Osmerus mordax* (Foltz & Norden, 1977), *Perca fluviatilis* (Rask, 1986) et bien d'autres espèces des ichtyocénoses dulcicoles et marines.

La réalité des patrons et rythmes d'activités en période estivale que nous avons mise en évidence par radiopistage est confirmée par plusieurs études réalisées en milieu contrôlé et en milieu naturel. Ainsi, Gougnard (1987) et Jendarme (1991), qui ont étudié le comportement du barbeau fluviatile en aquarium, décrivent également une absence de période d'activités bien définie au cours de la photophase (barbeaux sous abri et n'effectuant que quelques nages de plaisance), un début des activités dès l'extinction des lampes, une activité maximale au cours de la première heure d'obscurité et une persistance d'une activité à l'aube. L'étude des activités estivales des barbeaux de la Nidda (affluent du Main) décrit un patron d'activités comparable à celui que nous avons observé (Pelz & Kästle, 1989). Enfin, les travaux de Karangwa (1975) sur la périodicité de l'alimentation des barbeaux de l'Ourthe au cours du cycle journalier confirment nos résultats puisque, par l'étude des degrés de remplissage stomacal et des vitesses d'évacuation gastrique, Karangwa mettait en évidence que les barbeaux  $\geq 150$  mm ne se nourrissaient pas entre 9 et 18 h au cours de la période estivale et que l'activité était principalement crépusculaire à nocturne mais avec une reprise de l'activité à l'aube.

L'approche de la signification du rythme estival du barbeau dans un contexte motivationnel suggère l'existence d'une **photo-inhibition**, qui intervient dans la décision de débiter ses activités. En effet, les études de Karangwa (1975) sur les vitesses d'évacuation gastrique révèlent qu'au cours du mois de juillet, l'estomac des barbeaux est vide près de 2 heures avant le coucher du soleil. Selon le schéma présenté sur la figure 4.15, le barbeau se trouve dès ce moment dans des conditions où le stimulus interne de faim agissant sur l'unité centrale de décision est maximal. Malgré cela, il ne débute ses activités que bien plus tard au cours de la journée, au maximum 40 min avant le coucher du soleil à une température moyenne supérieure à 16 °C (fig. 4.14). Deux hypothèses peuvent expliquer cette absence d'activités en fin d'après-midi en dépit d'une stimulation interne maximale. La première fait appel à l'expérience trophique, en postulant que le barbeau retarde ses activités par connaissance des rythmes d'activités des invertébrés benthiques composant sa nourriture, cette expérience lui permettant d'éviter une dépense d'énergie peu rentable, puisque consentie dans des conditions où la disponibilité des proies et leur capturabilité sont faibles (cf. Neveu, 1974). La seconde interprète le phénomène par une photo-inhibition, en suggérant que le facteur déterminant la prise de décision et le début des activités est la diminution de

l'intensité lumineuse (en termes de vitesse de diminution ou de passage à une valeur seuil). Plusieurs éléments nous inclinent à rejeter le rôle exclusif de la première hypothèse. Ainsi, les barbeaux dont nous avons étudié les déplacements et activités en Méhaigne (été 1988 ; Baras & Philippart, 1989) provenaient d'un environnement contrôlé (pisciculture), où la nourriture était constituée de granulés et distribuée de manière continue, de telle sorte qu'ils n'avaient aucune expérience individuelle des rythmes d'activités des invertébrés benthiques. En dépit de ce manque d'expérience et du fait qu'ils étaient à jeun au moment de leur lâcher en rivière, le patron d'activités observé au cours de la première journée de radiopistage était exclusivement crépusculaire. De même, les études de Jendarme en aquarium (1991) montrent l'absence d'activités avant l'extinction des lampes, et ce bien que la nourriture soit distribuée à différents moments de la journée. Ces éléments nous amènent à suggérer que le début des activités crépusculaires du barbeau fluvial en période estivale est sous le contrôle d'un mécanisme photo-inhibiteur. D'après des mesures de luminosité effectuées au cours des cycles, le départ du gîte correspondrait à une luminosité approximative de 100-130 lux et la fin des activités crépusculaires à une luminosité de 0,01-0,02 lux. Le même raisonnement peut être tenu pour expliquer la fin de la période d'activités aurales.

**Note :** Les mesures de luminosité ont été effectuées au cours de 4 cycles estivaux, à l'aide d'une cellule d'appareil photographique Nikon, en mesurant la lumière réfléchie sur une feuille de gris 18 %. Les mesures sont ensuite converties en lux (ex. : sensibilité = 400 asa ; focale = 4 ; vitesse = 1/4 s correspond à 44 lux).

### 7.3. Modifications du rythme crépusculaire par la lune

La modification de l'activité du barbeau fluvial dans des conditions de pleine lune a été observée chez les poissons (P11-P16) pistés en septembre 1990 de même que chez un poisson étudié en Méhaigne (Baras & Philippart, 1989). Elle se traduit par une augmentation de la durée de l'activité crépusculaire (§ 5.1) et un décalage de la période aurale, qui débute en moyenne 15-20 minutes plus tôt qu'au cours de cycles effectués dans des conditions saisonnières et thermiques comparables (§ 5.2).

Cette modification du rythme d'activités habituel par la lune a principalement été décrite chez des espèces intertidales chez lesquelles le phénomène est régulier et se traduit par un rythme bimodal synchronisé avec la marée (Palmer, 1974). C'est notamment le cas des crabes violonistes du genre *Uca* (Brown, 1954) et du téléostéen *Blennius pholis* (Gibson, 1986), chez lesquels le rythme est endogène et donc de type circalunadien, alors que chez d'autres espèces, le rythme des marées est modulé par l'alternance photophase-scotophase (Gibson, 1978).

Chez les espèces dulcicoles, les modifications du rythme journalier d'activités enregistrées au cours du cycle lunaire se manifestent principalement au cours des phases de nouvelle lune et de pleine lune. Quartier (1975) remarque ainsi l'influence de la lune sur le succès de la pêche au filet dans les eaux du lac de Neuchâtel (Suisse), caractérisée par un maximum de captures au cours des phases de nouvelle lune et un minimum absolu lors de la pleine lune. En rivière, l'activité des invertébrés benthiques et la dérive endogène apparaît comme étant inhibée (ou fortement réduite) par la lumière de la pleine lune (Waters, 1962 ; Anderson, 1966 ; Neveu & Echaubard, 1975). Cet effet dépresseur de la lumière lunaire sur l'activité des invertébrés benthiques peut se traduire par une disponibilité moindre pour leurs prédateurs, qui seraient amenés à développer leurs activités pendant une période plus longue pour obtenir une même ration alimentaire. Cette hypothèse explique l'augmentation de la durée de l'activité crépusculaire du barbeau au cours des nuits de pleine lune. Quant à la modification de son rythme auroral (§ 5.2), elle peut être interprétée sous l'angle du phénomène



d'appétence, si nous supposons que le succès de la phase d'alimentation crépusculaire précédente est moindre au cours des phases de pleine lune ; selon cette hypothèse, le degré de remplissage stomacal serait moindre, l'estomac vidé plus rapidement, générant plus rapidement un état motivationnel de faim et déterminant ainsi un début précoce des activités aurorales, autorisé par la présence de nourriture et l'absence de photoinhibition.

## 7.4. Variation du budget d'activités au cours du cycle annuel

La constance du patron bimodal d'activités en période estivale contraste avec la plasticité du budget d'activités que nous avons observée à des températures inférieures à 9-10 °C. Si nous excluons la période circumreproduction, au cours de laquelle le budget d'activités élevé traduit l'importance d'activités exploratoires liées à une augmentation générale de la mobilité (chapitre 3), le budget d'activités est maximal au cours du printemps et de l'automne. L'hyperactivité printanière (mars-avril) s'inscrit dans le cycle de condition de l'espèce et principalement celui de maturation des gonades (Philippart, 1977 ; fig. 1.11. B). Le même raisonnement peut être tenu pour l'automne, le mois de septembre correspondant en effet à la reprise de la maturation des gonades. Indépendamment, l'hyperactivité automnale pourrait être interprétée sous l'angle d'une accumulation de réserves en vue de la période hivernale au cours de laquelle les activités sont nulles ou très réduites. Cette hyperactivité automnale a été notée chez d'autres espèces, et notamment chez *Micropterus salmoides* (Warden & Lorio, 1975) et chez le labridé *Tautoga onitis* (Olla & Strudholme, 1978), dont le cycle annuel d'activités comporte également une phase de « dormance » en hiver, dont la durée peut atteindre 80 jours.

Nos résultats mettent également en évidence la diminution rapide du budget d'activités en fin d'automne, lorsque la température devient inférieure à 7-8 °C et l'absence d'activités au cours des phases hivernales, lorsque la température est inférieure à 4-5 °C, température que nous pouvons considérer comme le seuil d'inactivité chez *Barbus barbus*. Le rôle de la valeur absolue de la température et l'existence de valeurs seuils dans les activités des poissons ont été montrés chez plusieurs espèces dont *Carassius auratus*, qui n'est actif qu'au-dessus d'une température de 10 °C (Hirata, 1957), *Cyprinus carpio* au-dessus de 7 °C (Gusar *et al.*, 1987) et *Tautoga onitis* au-delà de 2 °C (Olla & Strudholme, 1978 ; Olla *et al.*, 1980). L'influence de la température se manifeste également dans la partie supérieure de l'échelle thermique (corrélation négative entre budget d'activités et variable écart thermique absolu à la température de frai ; tableau 4.1 ; fig. 4.12 et 4.13), par une baisse globale de l'activité du barbeau lorsque la température journalière maximale excède 23-24 °C (correspondant à un minimum thermique journalier de 20 °C). Le phénomène peut être mis en parallèle avec plusieurs études effectuées chez les salmonidés et qui mettent en évidence une forte dépression de l'alimentation lorsque la température moyenne du cours d'eau dépasse 20 °C (soit pour un minimum thermique journalier de 17 °C) (Hoar, 1942, Baldwin, 1957 ; Elliott, 1975, 1981).

Dans un contexte bioénergétique, ces problèmes peuvent être interprétés sous l'angle de l'élévation constante du métabolisme standard  $R_s$  (suivant la définition de Fry, 1971 ; Brett & Groves, 1979) en fonction de la température (selon une relation du type :  $R_s = e^{bT}$  ; Brett, 1964, 1971), alors que le métabolisme actif ( $R_{max}$  : « maximum sustainable aerobic rate ») augmente jusqu'à une valeur limite à partir de laquelle il se stabilise ou diminue (Brett, 1964), de telle sorte que la différence entre les deux valeurs diminue progressivement au-delà d'une température-seuil, puis s'annule. La température d'annulation correspond à la température létale supérieure, alors que la température à laquelle la différence entre les deux métabolismes est maximale autorise le développement du maximum d'activités (« scope for activity », défini par Fry, 1971 et illustré par les études de Brett, 1964, Elliott, 1976).



Selon Priede (1985) — et par analogie avec la performance des appareils électriques —, la probabilité de mortalité est d'autant plus élevée que les dépenses énergétiques totales sont proches du métabolisme actif et qu'elles sont maintenues longtemps à ce niveau. Aussi, une situation où la température excède la valeur qui permet le développement maximum d'activités implique, dans un contexte énergétique, une réduction d'une ou des deux autres composantes du métabolisme total (Fry, 1971 ; Brett & Groves, 1979) : le budget énergétique consacré aux activités de locomotion ( $R_d$ ) et/ou celui consacré à la croissance et à l'élaboration de gonades ( $R_d$ ). La balance entre les deux stratégies énergétiques dépendra de l'espèce et des contraintes exercées par son environnement biotique et abiotique. Ce principe général de bioénergétique expliquerait la réduction du budget d'activités chez le barbeau à des températures supérieures à 20 °C, de même que la diminution du budget d'activités au cours de l'automne-hiver et l'existence du seuil thermique. Précisons que l'inactivité hivernale du barbeau peut également être liée à une limitation des capacités d'exploitation efficace du milieu et d'évitement des prédateurs, en raison de la diminution des capacités de nage et de l'augmentation de la latence des contractions musculaires avec la baisse de la température (Beamish, 1978 ; Batty *et al.*, 1991), lesquelles peuvent être mises en parallèle avec la recherche d'abris physiques (chapitre 7) et l'augmentation de la tendance agrégative (chapitre 8).

## 7.5. Variations des patrons d'activités au cours du cycle annuel

### 7.5.1. Comparaison avec d'autres rythmes saisonniers

Si le budget d'activités du barbeau fluviatile varie fortement sur l'ensemble du cycle annuel, les variations du patron d'activités sont encore plus spectaculaires, puisqu'à partir du patron bimodal crépusculaire caractérisant l'activité estivale, le barbeau présente successivement au cours de la transition automne-hiver : un patron trimodal (crépuscule-aurore-après-midi), un patron bimodal à connotation diurne (après-midi et crépuscule), un patron unimodal diurne puis une absence d'activités au seuil de 4-5 °C. La même séquence mais inversée est observée au cours de la transition thermique hiver-printemps. En outre, nous avons mis en évidence des cas d'arythmie en période de crue et un patron d'activités caractéristique de la période de frai, dont le mode diurne au cours duquel prennent place les activités reproductrices contraste avec la tendance photophobe de l'espèce à des températures supérieures à 9-10 °C.

La variation des patrons d'activités au cours des transitions thermiques a été observée chez plusieurs espèces. Ainsi, Warden et Lorio (1975), comme Mesing et Wicker (1986), mettent en évidence le caractère diurne des activités hivernales de *Micropterus salmoides*, en opposition avec la tendance crépusculaire qu'ils observent en été et automne. De même, le caractère plus diurne des activités au cours des phases hivernales a été noté chez des cottidés (*Cottus gobio* et *Cottus poecilopus* ; Andreasson, 1973) et des salmonidés (*Salmo trutta* et *Salmo salar* ; Eriksson, 1973) vivant à des latitudes circumpolaires. L'exemple qui se rapproche le plus de la variation des patrons d'activités que nous avons mise en évidence au cours des transitions thermiques est sans conteste celui du labridé *Tautoga onitis* (Olla *et al.*, 1974 ; Olla & Strudholme, 1978). A des températures estivales (10-15 °C), l'espèce est habituellement diurne, mais lorsque la température atteint 6,5-7,0 °C, elle développe une phase d'activités nocturnes complémentaires, présentant à ce moment une hyperactivité comparable à celle observée chez le barbeau fluviatile en automne, lorsque le patron d'activités devient trimodal. Remarquons que, comme dans le cas du barbeau fluviatile, la période d'hyperactivité est automnale, correspond à un changement de patron d'activités et se situe sur l'échelle thermique environ 5 °C au-dessus du seuil d'activité (6,5-7,0 °C vs 2 °C chez *Tautoga onitis* et 9-10 °C vs 4-5 °C chez *Barbus barbus*). Si la diminution de température se poursuit, les activités de *Tautoga onitis* déclinent progressivement avec

tout d'abord une disparition des composantes nocturnes puis une diminution progressive de l'activité diurne jusqu'à la cessation complète des activités en hiver, à des températures inférieures ou égales à 2 °C.

Dans les paragraphes qui suivent, nous discutons principalement des situations de crue et de transition thermique, la signification biologique de la rupture du patron d'activités bimodal à connotation crépusculaire en période de reproduction étant envisagée dans la quatrième partie du travail, consacrée à l'étude des comportements reproducteurs (chapitre 9).

### 7.5.2. Situations de crue

L'élévation du budget d'activités, l'absence de patron d'activités bien défini et la restriction de l'aire d'activités à des habitats exclusivement lenticques en période de crue (fig. 4.9 et 4.12) peuvent être toutes trois mises en parallèle avec la disponibilité absolue des proies en situations de débit élevé. Plusieurs études (McLay, 1968, Pearson & Franklin, 1968 ; Neveu, 1974) montrent en effet que l'activité et la dérive des invertébrés benthiques sont fortement réduites voire inhibées au cours de crues (pour autant que celles-ci ne modifient pas la structure du substrat). La réduction des ressources alimentaires disponibles s'accompagnerait de la perte de rythme suivant le principe d'arythmie mis en évidence notamment chez *Notropis venustus* (Hambrick & Hibbs, 1977) et chez *Lepomis macrochirus* (El-Shamy, 1978), dont les adultes ne présentent de rythme bien défini que dans la mesure où les proies sont suffisamment abondantes. Cette arythmie et le développement d'activités diurnes seraient d'autant plus favorisés que la turbidité serait élevée et permettrait le développement d'activités diurnes permanentes chez cette espèce fondamentalement crépusculaire, grâce à la levée de la photo-inhibition, phénomène mis en évidence chez d'autres espèces crépusculaires (*Oncorhynchus nerka*, Narver, 1970 ; *Perca fluviatilis*, Craig, 1977).

Suite à l'élévation globale de la vitesse de courant dans le cours d'eau lors des crues, le barbeau ne pourrait exploiter efficacement ses centres de nutrition habituels, soit en raison d'une impossibilité physique liée à ses capacités de nage, soit parce que l'investissement énergétique consenti pour atteindre et exploiter ces centres d'activités ne serait pas compensé par un retour suffisant en proies, suite à l'effet dépresseur de la crue sur l'activité de ces proies. Il est en effet apparu dans nos études de radiopistage que certains barbeaux essayaient, dans des conditions de débit très élevé, d'exploiter les milieux courants pendant l'après-midi, mais abandonnaient cette exploitation après quelques minutes et développaient leurs activités dans les zones marginales à caractère lentique.

L'exploitation de milieux plus lenticques au cours de ces périodes expliquerait les observations de Karangwa (1975), qui décrit la présence de nombreuses larves de *Sialidae* et de diptères *Tipulidae* dans le régime alimentaire des barbeaux  $\geq 150$  mm au cours du mois de février, ces larves occupant préférentiellement des milieux lenticques. La fréquence importante de ces proies dans l'alimentation du barbeau au cours des mois froids et à débit élevé et leur absence presque complète au cours des autres périodes de l'année, en dépit du maintien de leur disponibilité dans le cours d'eau, nous amènent à les considérer comme des composantes non préférées d'un régime alimentaire auxiliaire ou de subsistance, vers lesquelles s'orienteraient les barbeaux en raison de l'inaccessibilité relative de leurs proies habituelles. En raison de la disponibilité plus faible liée à la crue et du caractère inhabituel de ces proies pour le barbeau fluviatile (cf. concept d'expérience et de manipulation dans la séquence de nourrissage - « experience and prey handling », d'après Kislalioglu & Gibson, 1976), le budget d'activités journalières serait plus élevé, l'incrément d'activités dépendant également de la température (cf. tableau 4.1), des densités de populations des compétiteurs et de la valeur énergétique des proies ingérées (Rozin & Mayer, 1961 ; Grove *et al.*, 1978).

### 7.5.3. Transitions thermiques : postulat d'une thermorégulation comportementale par gestion de l'échelle temporelle

Nous interprétons la variation des patrons d'activités au cours des transitions thermiques dans le sens de la recherche par le barbeau de conditions se rapprochant le plus possible de sa plage de confort thermique (températures minimales journalières comprises entre 9-10 et 19-20 °C), phénomène pouvant être considéré comme une forme de **thermorégulation comportementale par gestion de l'échelle temporelle et donc de réduction, des contraintes énergétiques imposées par la température**. Cette hypothèse se base sur la structure du cycle thermique journalier, au cours duquel la température de l'eau atteint une valeur maximale en milieu d'après-midi et une valeur minimale dans l'heure qui suit le lever du soleil (cf cycles thermiques illustrés sur les **figures 4.3 à 4.10**) et sur la disparition progressive, lors de la baisse de la température, des composantes associées aux températures les plus basses du cycle journalier (aurorale, crépusculaire et finalement diurne lorsque la température atteint le seuil d'activité).

A priori, cette interprétation peut sembler incompatible avec la notion de photo-inhibition, dont nous postulons le rôle primordial dans la détermination du rythme crépusculaire en période estivale, et dont nous supposons la levée par la température. Cette contradiction apparente pourrait s'expliquer selon le principe de sommation hétérogène (Tinbergen, 1951), appliqué à des situations où des variables peuvent agir de manière synergétique ou concurrente selon leurs valeurs, la situation de concurrence impliquant une « titration » (au sens défini en éthologie par Baerends & Kruijt, 1973), par intégration de l'influence des stimuli. Aussi, si les conditions environnementales génèrent une situation où il y a indifférence vis-à-vis du stimulus premier, c'est le second stimulus qui devient déterminant dans le déclenchement de l'activité.

Comme la situation estivale correspond à la plage de confort thermique du barbeau, le rôle de la température au cours de cette période serait minime et la luminosité deviendrait le stimulus déterminant la périodicité de ses activités au cours de cette période. Dans la partie de l'échelle thermique située au-delà de la plage de confort ( $T^{\circ} \geq 19-20^{\circ}\text{C}$ ), le rôle déterminant de la température serait masqué à l'échelle du patron d'activités par la correspondance à l'échelle journalière entre luminosité et température préférées ou évitées : les activités au cours des journées très chaudes ne peuvent en effet prendre place pendant la photophase, non seulement en raison d'une luminosité trop forte mais aussi parce que la température y est plus élevée qu'au crépuscule ou à l'aurore, ce qui expliquerait l'absence de rupture du patron d'activités dans la partie supérieure de l'échelle thermique.

Si aucune différence n'est perceptible en été à l'échelle du patron d'activités, nous avons toutefois mis en évidence, au cours de cette période, des variations sensibles de l'importance respective des composantes et du début des activités en fonction de la température, variations qui tendent à soutenir notre hypothèse de l'influence prépondérante de la température et de thermorégulation par gestion du temps. Ainsi, au cours de l'été, le rapport des budgets des composantes aurorales et crépusculaires (A/C) varie entre 0,74 et 1,20. Ce rapport est corrélé positivement avec la température (§ 4.1), ce qui signifie que les activités journalières seront d'autant plus déplacées vers le début de la journée que la température de l'eau sera élevée, les activités aurorales devenant prédominantes à partir de 18-19 °C. Comme l'aurore correspond au minimum thermique journalier, cette corrélation peut être interprétée comme la recherche des conditions de température les plus proches de la plage de confort thermique. La même interprétation peut être retenue pour expliquer la relation illustrée sur la **figure 4.14**, qui montre que le barbeau débute ses activités crépusculaires d'autant plus tard que la température moyenne de l'eau est élevée. Le maintien de la phase d'activités crépusculaires, même à des températures supérieures à 20 °C, peut être interprété par l'intervention d'un

troisième stimulus, l'appétence. En effet, l'influence de ce facteur sera théoriquement d'autant plus sensible que le repas précédent sera éloigné sur l'échelle temporelle et que la vitesse d'évacuation gastrique sera élevée, donc dans une situation correspondant aux chaudes journées d'été (durée de la photophase et température maximales sur le cycle annuel).

Dans la partie inférieure de l'échelle thermique (températures journalières minimales  $< 9^{\circ}\text{C}$ ), qui correspond aux périodes de transition automne-hiver et hiver-printemps, luminosité et valeurs thermiques préférées — ou évitées — ne sont plus en correspondance à l'échelle du cycle journalier, puisque la température la plus proche de la plage de confort est atteinte au cours de l'après-midi, à un moment où la luminosité est encore très élevée ( $\geq 2000\text{-}3000\text{ Lux}$ ). Comme l'ont montré les suivis des barbeaux par radiopistage, la structure du patron d'activités au cours de cette période est davantage liée à la température, avec un maintien des activités diurnes jusqu'au seuil d'inactivité, alors que les périodes aurorales et crépusculaires sont plus labiles.

## 8. Synthèse et Conclusion

En conclusion, nos études par radiopistage suggèrent que, sur l'ensemble du cycle annuel, l'utilisation du temps par le barbeau fluviatile adulte ( $\geq 200\text{ mm}$ ) est principalement modulée par la recherche de conditions thermiques favorables et permettant le développement d'activités de nutrition. L'influence de la température est principalement perceptible lors des périodes de transition thermique (automne-hiver et hiver-printemps), au cours desquelles elle détermine non seulement l'intensité de l'activité (budget) mais aussi la périodicité des activités (patrons et moment de début des activités). Au cours de l'été, en raison de la correspondance entre régime thermique saisonnier et plage de confort thermique de l'espèce, l'influence apparente de la température est limitée au budget et aux moments de début des activités, qui sont principalement déterminés par la variation de la luminosité et probablement par l'appétence (Karangwa, 1975), l'ensemble générant un rythme bimodal d'activités prenant place au crépuscule et à l'aurore. La réduction du budget d'activités estivales à des températures supérieures à  $19\text{-}20^{\circ}\text{C}$  est interprétée sous l'angle de contraintes bioénergétiques liées à l'influence de la température sur le métabolisme.

Il importe de signaler qu'une diminution des possibilités d'investissement énergétique dans les activités de locomotion et de nutrition n'implique une diminution de l'apport d'énergie que dans la mesure où l'efficacité d'exploitation de l'environnement est constante, ce qui est loin d'être le cas : l'efficacité dépendra en effet de l'abondance et de la distribution des proies, qui présentent des fluctuations considérables au cours des saisons (Hynes, 1961, 1972), du mode d'occupation de l'espace dans les aires de nutrition, de l'influence de la connaissance de l'espace sur le budget d'activités et des critères déterminant le choix de l'aire et des sites de nutrition. Ces derniers aspects seront envisagés dans la discussion du chapitre 5.

## Chapitre 5

# Micro-occupation des centres d'activités et connaissance individuelle de l'espace en période estivale

### 1. Introduction

Au sein du cycle annuel de mobilité du barbeau fluviatile, la période estivale est caractérisée par une stabilité écosystémique et spatiale importante (probabilité moyenne de changement d'aire de résidence entre jours successifs  $\leq 10\%$ , entre 50 et 120 jours après le frai). Nos études par radiopistage indiquent également que cette mobilité réduite s'accompagne d'une fidélité consistante vis-à-vis du gîte occupé, qui se manifeste par un comportement de homing post-déplacement, phénomène que nous avons interprété comme une alternative à l'exploration d'un nouveau domaine vital et qui serait susceptible de permettre une optimisation des investissements énergétiques. En parallèle, l'étude des rythmes d'activités du barbeau fluviatile en période estivale (chapitre 4) a permis de préciser la constance des rythmes et patrons d'activités au cours de cette période, en indiquant toutefois une réduction du budget d'activités dans la partie supérieure de l'échelle thermique, réduction interprétée sous l'angle de contraintes bioénergétiques liées à l'influence de la température sur le métabolisme. Dans ce cadre, nous avons suggéré que cette réduction du budget d'activités estivales pouvait ou devait être compensée par une augmentation de l'efficacité d'exploitation de l'environnement, pouvant s'effectuer au travers d'une gestion de l'aire d'activités, laquelle serait facilitée par une stabilité spatiale et renforcée par le degré de connaissance de l'espace occupé (cf. synthèse bibliographique, chapitre 4, § 7.1, fig. 4.15).

L'objectif de ce chapitre est d'examiner en quelle mesure la stabilité estivale et l'attachement du barbeau fluviatile à un gîte et à un domaine vital peuvent correspondre à l'expression d'une telle stratégie. Pour tenter de circonscrire ce problème essentiel à la compréhension de l'éco-éthologie de l'espèce, nous envisageons principalement deux aspects de l'utilisation de l'espace par le barbeau :

- le mode d'occupation et de micro-occupation de l'aire d'activités et de ses composantes (autres que le gîte diurne) ;
- la connaissance de l'espace occupé.

Notre but est d'apporter des éléments de réponse à plusieurs sous-questions fondamentales :

- Au sein d'une période où le gîte est constant et où l'utilisation du temps est bien définie, y a-t-il permanence de l'aire d'activités et de l'aire de nutrition ? En corollaire, les centres d'activités varient-ils entre jours successifs ou entre phases actives successives ?
- Quelles sont les variables modulant la dimension des centres d'activités ?



- En quelle mesure varie le comportement d'un individu délaissant une aire de nutrition occupée préalablement pendant plusieurs semaines et comment pouvons-nous l'interpréter ?
- En quelle mesure la connaissance du milieu peut-elle influencer son utilisation par le poisson ?

Sur la base des aspects envisagés, nous essayerons de cerner les critères intervenant dans le choix de l'aire de nutrition et du centre d'activités, et de déterminer si, en été, l'occupation de l'aire d'activités journalières peut être interprétée comme une gestion de l'espace par le barbeau.

En raison de la dispersion sur plusieurs kilomètres des poissons pistés, il nous était impossible d'effectuer simultanément cette démarche sur plusieurs individus. De plus, si nous désirions étudier l'utilisation de l'espace au cours de la période estivale, nous devons considérer un poisson dont nous connaissions au moins partiellement le passé, et qui était équipé d'un émetteur dont la durée de vie permette un suivi sur une longue période (donc un poisson de grande taille). Pour ces raisons, nous avons choisi d'examiner l'utilisation de l'espace au sein des aires de nutrition par la femelle P4 (530 mm), suivie depuis le 15/04/89 et dont l'émetteur a fonctionné jusqu'au 30/11/89 (chapitre 3, § 3.1.1, **tableau 3.1, fig. 3.1**).

**Tableau 5.1. Caractéristiques des 15 cycles estivaux effectués sur le poisson P4 (juin-septembre 1989).** Le début des activités crépusculaires et aurales est exprimé respectivement par rapport au coucher et au lever du soleil. Les durées d'activités correspondent au budget d'activités de la période, dont nous avons décompté le temps imparti au trajet entre gîte et centre d'activités ( $\leq 8$  min). Les surfaces des centres d'activités sont établies par polygone convexe et sont exprimées en pourcentage de l'aire de nutrition totale occupée au cours de la période estivale (5693 m<sup>2</sup>). Les deux derniers cycles (07/09 et 19/09/89) comportent une activité supplémentaire (notée +), située en dehors de l'aire de nutrition estivale et dont la durée est précisée entre parenthèses dans la colonne « durée activité ». En raison de cette caractéristique, ils sont analysés séparément des autres cycles. Les densités globales d'occupation sont définies comme le quotient du temps consacré à l'activité par la surface occupée. Les densités globales au cours des deux derniers cycles sont calculées sur la première partie de la période d'activités.

| Date         | T° pendant l'activité (°C) | Début de l'activité (min) | Durée de l'activité (min) | Surface (m <sup>2</sup> ) | % aire de nutrition estivale | Densité globale d'occupation (min / m <sup>2</sup> ) | Activité suppl. |
|--------------|----------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|------------------------------|------------------------------------------------------|-----------------|
| 27/06 soir   | 18,7-18,2                  | - 13                      | 106                       | 251                       | 4,41                         | 0,422                                                | 0               |
| 28/06 aurore | 17,3-17,4                  | - 15                      | 123                       | 560                       | 9,84                         | 0,220                                                | 0               |
| 07/07 aurore | 21,0-21,1                  | - 18                      | 106                       | 245                       | 4,31                         | 0,433                                                | 0               |
| 07/07 soir   | 23,6-22,9                  | + 5                       | 88                        | 351                       | 6,17                         | 0,251                                                | 0               |
| 27/07 aurore | 19,1-19,0                  | - 30                      | 138                       | 746                       | 13,10                        | 0,185                                                | 0               |
| 04/08 aurore | 15,3-15,5                  | - 35                      | 110                       | 492                       | 8,64                         | 0,224                                                | 0               |
| 10/08 soir   | 20,9-20,2                  | + 18                      | 120                       | 282                       | 4,95                         | 0,426                                                | 0               |
| 11/08 soir   | 18,3-18,2                  | - 15                      | 118                       | 215                       | 3,78                         | 0,549                                                | 0               |
| 22/08 soir   | 19,4-18,4                  | - 22                      | 160                       | 241                       | 4,23                         | 0,664                                                | 0               |
| 24/08 soir   | 17,4-16,5                  | - 28                      | 136                       | 495                       | 8,69                         | 0,275                                                | 0               |
| 25/08 aurore | 15,5-15,4                  | - 29                      | 122                       | 456                       | 8,01                         | 0,268                                                | 0               |
| 29/08 soir   | 15,5-15,4                  | - 66                      | 144                       | 940                       | 18,48                        | 0,153                                                | 0               |
| 31/08 soir   | 16,2-16,0                  | - 58                      | 165                       | 340                       | 5,97                         | 0,485                                                | 0               |
| 07/09 soir   | 16,7-15,6                  | - 54                      | 98 (+92)                  | 5050                      | 88,79                        | 0,019 (*)                                            | +               |
| 19/09 soir   | 17,4-17,0                  | - 25                      | 114 (+108)                | 1500                      | 26,91                        | 0,076 (*)                                            | +               |

## 2. Matériel et méthodes

Les activités et déplacements du poisson P4 ont été étudiées par radiopistage, suivant la méthodologie développée dans le chapitre 2, et grâce à l'utilisation des circuits d'activités, précisée dans le chapitre 4 (§ 2). Les activités étudiées s'inscrivent dans une zone de l'Ourthe située au sein du village de Hamoir, en amont du pont routier, qui constitue la limite aval du domaine vital défini par le poisson P4. Cette zone, et notamment la confluence avec le Néblon avait déjà été occupée à plusieurs reprises par le poisson au cours de la période printanière (cf. **fig. 3.1**).

Au cours de la période estivale, l'aire d'activités journalières du poisson P4 est associée à l'occupation du gîte diurne G3P4 (rive droite, 180 m en amont du confluent avec le Néblon), où le poisson a été détecté tous les jours, depuis le 20 juin jusqu'au 17 octobre 1989. Nous avons effectué, selon la méthodologie présentée dans le chapitre 2 (§ 3.3.2), 15 cycles partiels d'activités (crépuscule-aurore) du 27/06 au 19/09/89, dont les caractéristiques sont reprises dans le **tableau 5.1**. En plus de ces cycles, au cours desquels nous pouvions déterminer les limites des centres d'activités (définis dans le chapitre 2, § 4.1) crépusculaires ou auroraux et les budgets d'activités des différentes composantes (au sens défini dans le chapitre 2, § 4.1), 25 localisations séparées (crépusculaires et aurorales) ont été effectuées à des jours différents et ont permis de délimiter l'aire de nutrition estivale. En raison de la présence de composantes exploratoires, nous traiterons séparément les 2 cycles effectués en septembre.

## Résultats et discussion

### 3. Stabilité et mode d'occupation de l'aire de nutrition estivale

Du 27/06 au 31/08, le poisson P4 a **toujours** été localisé, pendant ses activités crépusculaires ou aurorales, au sein d'un secteur de rivière représenté par la zone grisée sur les **figures 5.1**. Son extension longitudinale atteint 160 m et couvre une superficie de 0,57 ha, soulignant la **permanence globale de l'aire de nutrition estivale associée au gîte G3P4**. La superficie des centres d'activités crépusculaires et auroraux varie entre 215 et 940 m<sup>2</sup> (moyenne : 432 m<sup>2</sup> ; SD = 217 m<sup>2</sup>), soit entre 3,78 et 16,51 % de la surface totale de l'aire de nutrition estivale (moyenne = 7,59 %). Les superficies des centres d'activités crépusculaires et auroraux ne sont pas significativement différentes (390 vs 499 m<sup>2</sup> ;  $t = 0,88$  ;  $p = 0,40$  ; 11 DL) mais, comme l'illustrent les **figures 5.1 (A, B, C)**, leurs localisations diffèrent sensiblement d'un jour à l'autre. Plusieurs points intéressants peuvent être dégagés de l'examen des cartes montrant la répartition spatiale des activités du poisson P4.

Si nous considérons l'ensemble de l'échantillon (13 cycles du 27/6 au 31/8/89), nous observons que les centres crépusculaires et auroraux ne sont pas différents et peuvent présenter des recouvrements importants (ex. : 75 % du centre d'activités aurorales du 25/08 occupé le 29/08 au crépuscule ; **fig. 5.1 C**). Par contre, si nous réduisons l'échelle temporelle à 24 h, il apparaît que **les centres crépusculaires et auroraux consécutifs sont spatialement distincts (fig. 5.1 A et C)** : ils sont proches l'un de l'autre mais ne présentent pas de recouvrement, quel que soit le « timing » du cycle effectué (crépuscule puis aurore, 27-28/06/89 et 24-25/08/89 ; aurore puis crépuscule, 07/07/89). Cet « évitement » du centre de nutrition occupé au cours la période



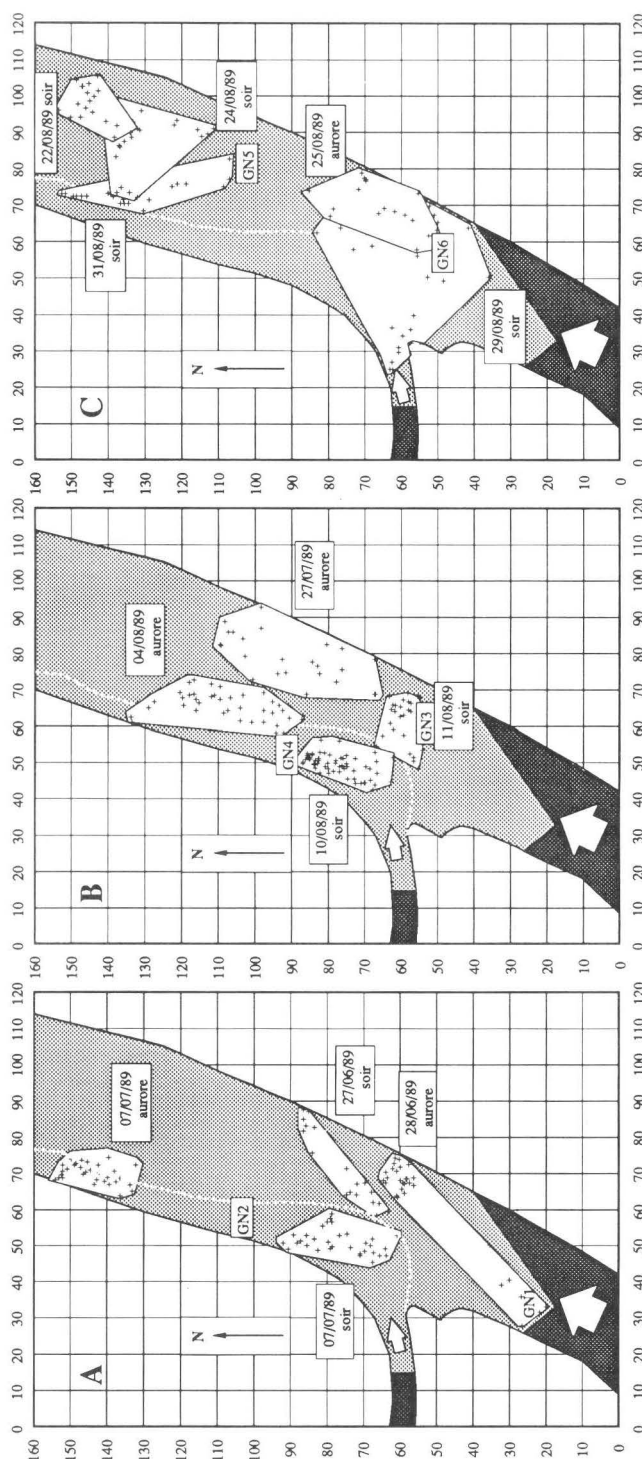


Fig. 5.1. Localisations des centres d'activités crépusculaires et auroraux du poisson P4 (femelle, 530 mm) en été 1989. L'aire de nutrition estivale totale est représentée par la zone gris clair et couvre une superficie de 0,57 ha. Elle englobe la zone de confluence avec un affluent, le Néblon. Sa limite aval est située dans le secteur 18, 30 m à l'amont du pont routier de Hamoir (450 m en aval du centre de la zone d'étude). Les échelles horizontale et verticale sont exprimées en m et correspondent aux coordonnées cartésiennes générées par le logiciel « X-Y PGM Track » (Baras & Cherry, 1989). Le gîte diurne G3P4 auquel est associé l'aire de nutrition estivale est situé à la coordonnée cartésienne (-42, -98), soit 180 m à l'amont de la limite de l'aire de nutrition estivale.

A. Localisation des centres d'activités en fin juin - début juillet

B. Localisation des centres d'activités en fin juillet - début août

C. Localisation des centres d'activités en fin août 1989.

Flèche creuse = sens du courant

Pointillé blanc = limite de mélange des eaux de l'Ourthe et du Néblon

GN 1 = gîte nocturne occupé les 27-28/06/89

GN 4 = gîte nocturne occupé le 10/08/89

GN 2 = gîte nocturne occupé le 07/07/89

GN 5 = gîte nocturne occupé les 22, 24 et 31/08/89

GN 3 = gîte nocturne des 27/07, 04/08 et 11/08/89

GN 6 = gîte nocturne occupé les 25 et 29/08/89

d'activités précédente est également notée pour la plupart des cycles de 24 h effectués dans l'Ourthe en été-automne, pour lesquels les recouvrements des aires crépusculaires et aurorales sont  $\leq 15\%$ . De même, il apparaît que les aires crépusculaires consécutives sont distinctes, comme illustré par les activités crépusculaires des 10 et 11/08/89 (fig. 5.1 B), dont les centres présentent un recouvrement inférieur à 5 %.

Les seules situations où les centres crépusculaires et auroraux consécutifs (ou centres crépusculaires consécutifs) présentent des recouvrements importants ( $\geq 50\%$ ) concernent des poissons occupant des aires d'activités journalières dont la superficie est faible ( $\leq 500 \text{ m}^2$ ) et comparable à la superficie moyenne des centres d'activités du poisson P4 (432  $\text{m}^2$ ). Ce cas a été observé chez le mâle P5 dans l'Ourthe (cycle du 03-04/10/89) et chez la femelle pistée en Méhaigne pendant l'été 1988 (Baras & Philippart, 1989). Dans les deux cas, les poissons gîtent à moins de 15 m de la limite de leur centre d'activités.

Au contraire, si nous envisageons une échelle temporelle plus grande, les recouvrements observés varient entre 0 et 100 % (centre crépusculaire du 11/08 inclus dans celui du 29/08). En dépit des faibles recouvrements entre centres d'activités consécutifs, **l'occupation de l'aire de nutrition estivale n'est pas strictement séquentielle**. En effet, si nous regroupons dans un polygone convexe les centres d'activités occupés les 27-28/06 et 07/07/89 (soit les 10 premiers jours), la surface de ce polygone correspond à 80 % de la surface totale de l'aire de nutrition estivale.

Ces résultats nous amènent à envisager l'utilisation de l'aire de nutrition comme l'expression d'un phénomène non aléatoire, dans lequel intervient le critère d'exclusion des zones occupées lors des périodes d'activités précédentes. Nous interprétons ce critère sous l'angle d'une déplétion partielle des ressources nutritives au niveau des centres de nutrition venant d'être exploités, centres dont la recolonisation sera assurée par la dérive endogène de la faune benthique (Müller, 1954 ; Waters, 1964, 1965 ; Neveu, 1974 ; Neveu & Echaubard, 1975), la distance parcourue étant variable selon les espèces et dépendante de la succession des habitats (ex. : 50-60 m pour l'éphéméroptère *Baetis vagans*). A priori, cette interprétation peut paraître caduque si nous considérons l'impact quantitatif de la prédation effectuée par un individu isolé sur le benthos. Par contre, si nous nous référons à la distribution grégaire des peuplements de barbeaux (chapitre 8), et notamment au fait que certains agrégats contiennent plus de 100 individus, elle devient plus plausible. Un autre argument en faveur de cette interprétation concerne la situation de l'aire de nutrition estivale, à l'aval d'un secteur lentique de près de 350 m, condition défavorable pour permettre une recolonisation rapide (en 1 ou 2 nuits) par le benthos.

## 4. Mode d'occupation des centres d'activités

### 4.1. Occupation des gîtes nocturnes

Comme le montrent le **tableau 5.1** et la **figure 5.1**, le barbeau P4 a occupé, au cours de chacun des 13 cycles estivaux, un gîte nocturne différent du gîte diurne dans lequel il était localisé quotidiennement. Ces gîtes sont situés au sein ou en périphérie de son aire de nutrition, et toujours à proximité du centre d'activités occupé au cours de la phase active précédente ou suivante. Ainsi que nous l'avons précisé dans le chapitre 4 (§ 3.6.2), ces gîtes nocturnes sont plus « labiles » que le gîte diurne, puisque 6 gîtes nocturnes ont été identifiés au cours des 13 cycles effectués.

L'existence de gîtes nocturnes distincts des gîtes diurnes de même que leur instabilité apparente peuvent être interprétées sous un angle bioénergétique. Pendant la scotophase, le choix du gîte n'est plus limité par la recherche d'un abri (photophobie, chapitre 7) ou par la nécessité d'évitement de prédateurs diurnes (le brochet, cf. discussion chapitre 8), le critère principal étant celui de la recherche d'une faible vitesse de courant permettant de minimiser les dépenses énergétiques consenties (cf. chapitre 7, § 7 pour synthèse). Selon cette interprétation, le barbeau aurait alors tendance à occuper un gîte nocturne aussi proche que possible du centre d'activités qu'il a exploité au cours de la phase crépusculaire et/ou du centre qu'il va exploiter au cours de la phase d'activités aurorales à venir. Ce mode d'occupation de l'espace lui permettrait de minimiser les dépenses énergétiques investies dans les trajets, dépenses dont l'importance relative dans le budget d'activités journalières est d'autant plus sensible que la température est élevée. Cette interprétation est étayée par l'absence de gîte de nuit distinct dans le cas où le gîte diurne est très proche du centre d'activités (cf. barbeau pisté en Méhaigne, dont le gîte diurne est situé entre 15 et 25 m du centre d'activités ; Baras & Philippart, 1989).

## 4.2. Localisation du centre d'activités dans l'aire de nutrition

Nous avons évoqué le rôle de l'emplacement du centre d'activités occupé au cours des périodes d'activités précédentes sur le choix de la localisation d'un centre de nutrition. Un second critère susceptible d'intervenir sur la détermination de son emplacement est la température de l'eau au moment de l'activité. A cet égard, l'aire de nutrition estivale du poisson P4 constitue un milieu d'étude particulièrement intéressant puisqu'elle englobe la confluence de deux cours d'eau (Ourthe et Néblon) aux régimes thermiques très différents. En effet, au cours de la période estivale, le maximum thermique journalier dans l'Ourthe est supérieur de 3-5 °C à celui du Néblon. Aussi, lors de la caractérisation des variables de l'habitat dans la zone étudiée, nous avons couplé des mesures de température aux relevés de profondeur et de vitesses le long des transects effectués en aval du confluent Ourthe-Néblon. Ces mesures ont indiqué que le mélange complet des eaux était réalisé (à un débit d'étiage) 200 m en aval de la confluence (soit à l'aval du pont routier de Hamoir). Dans la zone comprise entre le pont routier et la confluence (englobant l'aire de nutrition de P4), le mélange des eaux est incomplet et 3 zones thermiques distinctes apparaissent :

- une zone en rive gauche, constituée exclusivement de l'eau du Néblon, dont l'extension latérale atteint 20 m à la confluence et se réduit progressivement jusqu'à 6 m à la limite aval de l'aire de nutrition de P4 ;
- une zone en rive droite, constituée de l'eau de l'Ourthe, variant de manière inversement proportionnelle à la précédente et présentant donc une largeur minimale au niveau de la confluence ;
- une zone de mélange très étroite (0,5-2 m d'extension latérale dans l'aire de nutrition de P4) dans laquelle on observe un gradient thermique important (valeur maximale : 4,1 °C / m) ; cette zone de mélange est représentée par un trait pointillé blanc sur les cartes de la **figure 5.1**.

La **figure 5.1** montre que le poisson P4 a occupé, au cours de la période estivale, des centres d'activités situés exclusivement dans l'eau de l'Ourthe, d'autres exclusivement (ou presque) dans l'eau du Néblon et d'autres recouvrant les deux zones thermiques. La comparaison des localisations des centres d'activités avec les conditions thermiques de l'Ourthe au cours des cycles (**tableau 5.1**) indique clairement que les trois centres d'activités situés presque exclusivement dans la zone thermique du Néblon (07/07 aurore et crépuscule ; 10/08 crépuscule) correspondent aux conditions thermiques les plus élevées de notre échantillonnage, la température de l'Ourthe dépassant 20 °C au moment des activités).

Nous pouvons tracer un parallèle entre ces observations et les résultats présentés dans le chapitre sur les rythmes d'activités (§ 4) : nous constatons que ces températures sont supérieures aux températures d'activités maximales « prédites » par les modèles thermiques des budgets d'activités crépusculaires et auroraux (18,5-19,7 °C). Si nous considérons ces valeurs maximales en termes de limite d'une plage de confort thermique pour le poisson P4, le choix de centres d'activités dans la zone d'influence du Néblon pourrait être assimilé à une forme de **thermorégulation spatiale**, phénomène dont le rôle a été mis en évidence chez plusieurs espèces de poissons vivant à des latitudes tempérées ou tropicales (Murray, 1971 ; Beitinger & FitzPatrick, 1979 ; Caulton, 1981 ; Brett, 1983 ; Block *et al.*, 1983 ; Zimmermann, 1983 ; Neill, 1979 pour théorie générale). Certaines études comme celles de Neill et Magnuson (1974) sur *Lepomis macrochirus* et *Perca flavescens* mettent même en évidence que s'il existe une situation conflictuelle entre l'abondance ou la disponibilité de la nourriture et la température préférée, la priorité est donnée par le poisson au facteur thermique. Précisons que dans la situation que nous décrivons à la confluence Ourthe-Néblon, l'hypothèse d'une situation conflictuelle est caduque : en effet, les eaux du Néblon sont riches en  $\text{Ca}^{++}$  et fort alcalines, donc potentiellement à haute productivité (Cuinat, 1971 ; Hynes, 1972 ; Brylinski & Mann, 1973).

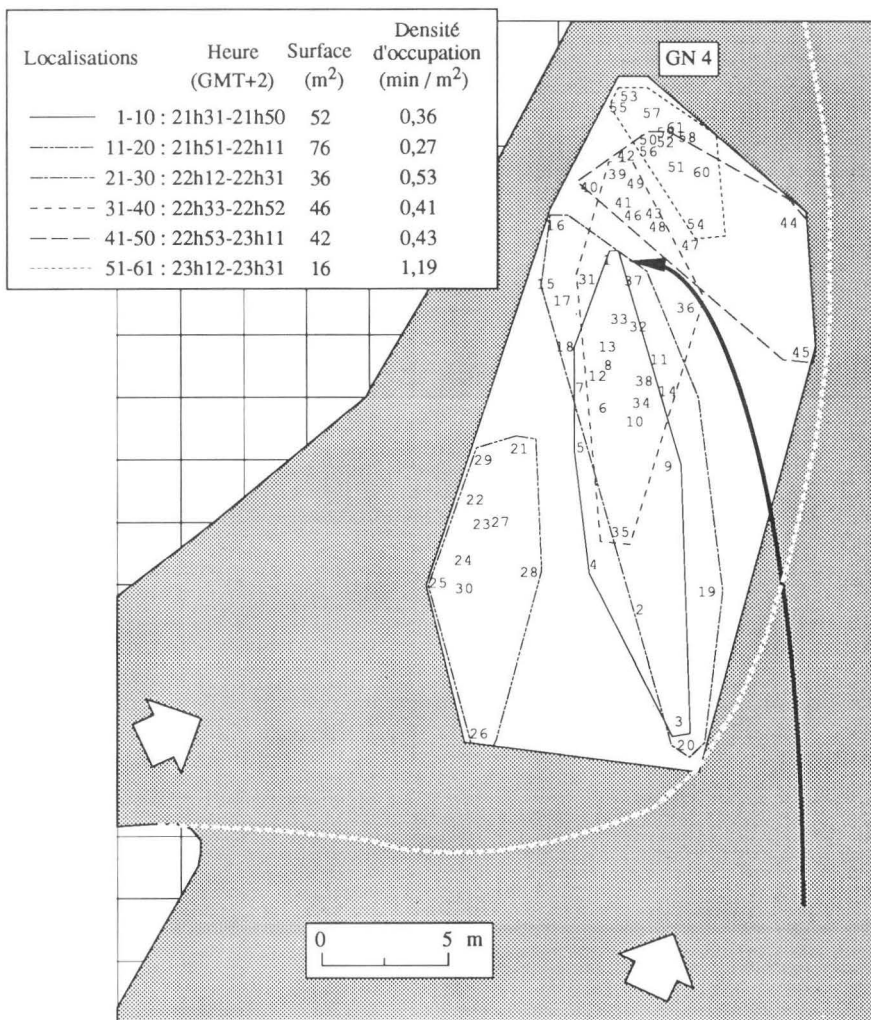
L'étude par radiopistage des mouvements du poisson P4 révèle également qu'au cours des journées où la température est supérieure à 20 °C, le barbeau ne développe pas d'activités préliminaires dans les eaux de l'Ourthe : au contraire (**fig. 5.2**), il se dirige directement vers la zone du Néblon où il va développer ses activités. Par analogie avec le modèle de thermorégulation proposé par Neill (1979), ce comportement peut être assimilé à une forme de **thermorégulation comportementale dite « prédictive »** et impliquant une connaissance (acquise) par le poisson de la structure spatiothermique de son environnement. Ce principe de thermorégulation spatiale peut également s'appliquer à la sélection des gîtes nocturnes, qui sont également situés dans la zone d'influence du Néblon lorsque la température de l'Ourthe dépasse les limites de la plage de confort thermique (cf. GN2 et GN4 occupés les 07/07/89 et 10/08/89).

La mise en évidence de cette thermorégulation spatiale chez le barbeau complète notre hypothèse fonctionnelle de thermorégulation par gestion de l'échelle temporelle (chapitre 4, § 7.5.3) et montre comment le barbeau adapte l'utilisation du temps et de l'espace en fonction de cette variable qui conditionne son métabolisme.

#### 4.3. Densité d'occupation des centres d'activités

Le mode d'occupation des centres estivaux d'activités est illustré par la **figure 5.2**, qui présente le centre d'activités occupé par le poisson P4 le 10/08/89, de 21h31 à 23h31. Nous avons choisi ce cycle comme exemple en raison de la faible distance (5-20 m) séparant le poisson pisté des balises d'où étaient effectuées les mesures, conditions permettant de maximiser la précision des localisations. 61 localisations ont été effectuées pendant ce cycle partiel, au rythme de 1 localisation par intervalle moyen de 2 min (intervalle réel : 1,5-2,5 min).

Nous avons divisé le cycle en 6 épisodes consécutifs de 10 localisations successives (1-10, 11-20,...), que nous avons délimités par polygone convexe et dont nous avons calculé les surfaces. Pour chaque zone, nous avons calculé la **densité d'occupation** (rapport du temps passé dans la zone et de la superficie de la zone), qui est exprimée en min/m<sup>2</sup>. La même démarche a été effectuée pour l'ensemble du centre d'activités occupé le 10/08 et répétée pour les autres cycles estivaux (13 valeurs moyennes et 58 épisodes de 10 localisations consécutives). Comme nous l'avons



**Fig. 5.2.** Mode d'occupation du centre d'activités crépusculaires par le poisson P4, le 10/08/89. 61 localisations effectuées de 21h43 à 23h43. La localisation n° 1 correspond à l'arrivée du poisson sur le centre d'activités, après le trajet effectué depuis le gîte diurne G3P4 et la localisation n° 61 situe le poisson à proximité du gîte nocturne qu'il occupera pendant les heures suivantes. Le mode de calcul des densités d'occupation est précisé dans le § 4.

GN 4 = gîte nocturne

Pointillé blanc = limite de mélange des eaux de l'Ourthe et du Néblon

Flèche creuse = sens du courant

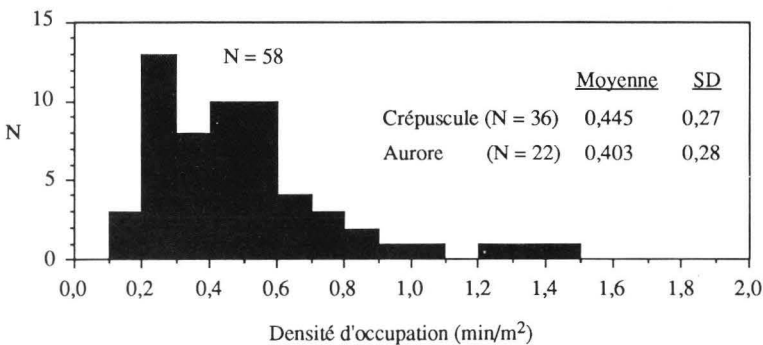
Flèche pleine = fin du trajet effectué depuis le gîte diurne G3P4

précisé dans la section méthodologique, cette approche nous semble plus correcte et surtout plus objective que les approches conventionnelles utilisées pour le traitement des données de pistage (cf. chapitre 2, § 4.2).

Le 10/08/89, le centre d'activités crépusculaires du poisson P4 a une superficie de 282 m<sup>2</sup> et est occupé pendant 120 min. La densité globale d'occupation est de 0,426 min/m<sup>2</sup>, valeur comparable à la moyenne des 13 cycles estivaux (0,35 min/m<sup>2</sup> ; 0,15-0,70 min/m<sup>2</sup> ; SD = 0,18 min/m<sup>2</sup> ; **tableau 5.1**).

L'occupation du centre d'activités crépusculaires présente un **patron de type séquentiel et radiatif mixte** (cf. note page 269 a) : au cours des 40 premières minutes (21h31-22h11), le poisson effectue de nombreux mouvements aller et retour au sein d'une zone de 83 m<sup>2</sup>, et plus particulièrement autour du point d'arrivée (n° 1) dans le centre d'activités. Ces mouvements peuvent être mis en parallèle avec le comportement d'alimentation décrit dans le chapitre 4 (§ 2.2.2). De 22h12 à 22h31, le poisson présente le même type d'activités, mais dans une zone spatialement distincte de celle englobant les 20 premières localisations. Il rejoint ensuite cette première zone (22h33-22h52), puis occupe au cours des 40 dernières minutes (22h53-23h31) une zone située à l'aval du point d'arrivée. Ce patron d'occupation séquentiel et radiatif mixte a été observé au cours de tous les cycles estivaux.

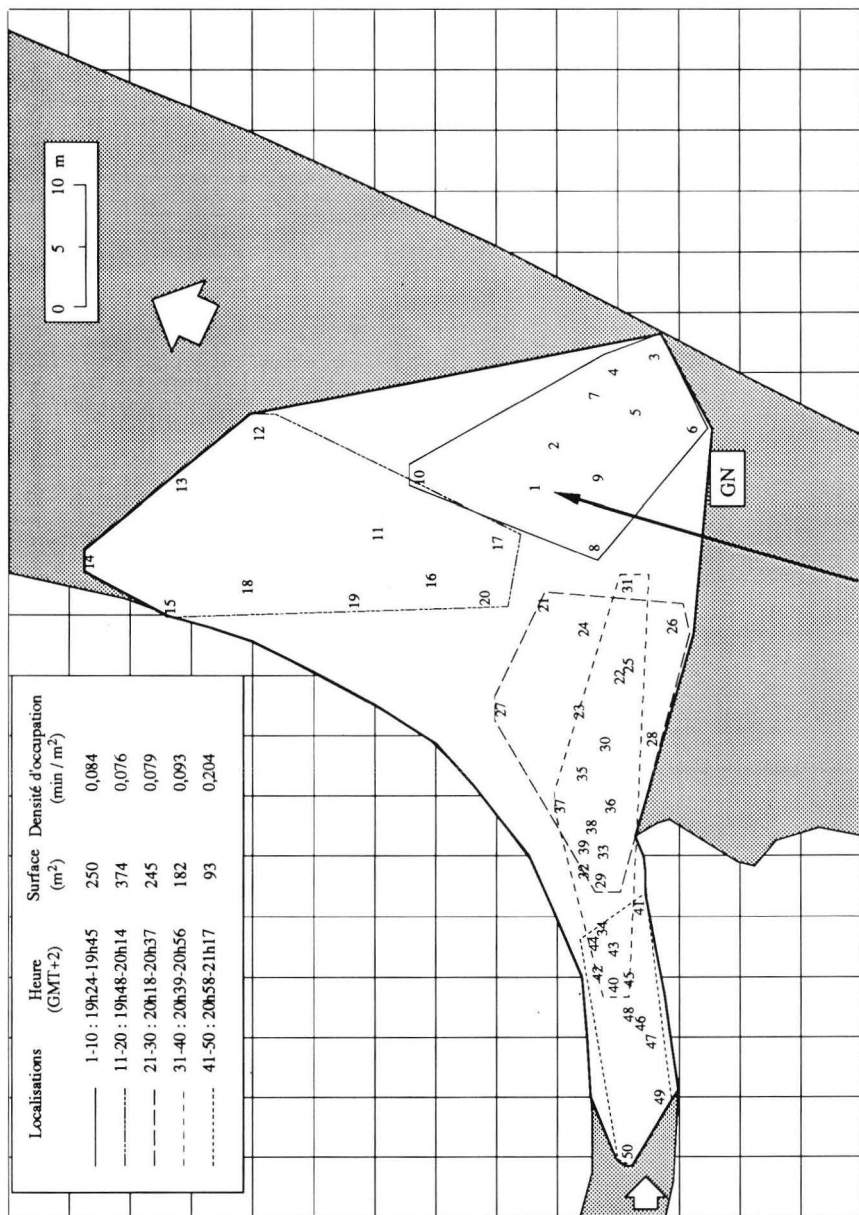
La densité partielle d'occupation des 6 zones occupées varie de 0,27 (21h52-22h11) à 1,19 min/m<sup>2</sup> (23h12-23h31), avec une moyenne de 0,53 min/m<sup>2</sup>, valeur légèrement supérieure à la densité globale d'occupation du centre d'activités crépusculaires (note de bas de page b). La gamme de variations observée au cours de ce cycle est comparable à celle de la distribution présentée sur la **figure 5.3**, qui est établie à partir des 58 épisodes de 10 localisations successives couvrant l'ensemble des 13 cycles estivaux effectués sur le poisson P4, du 27/06 au 31/08/89 (0,16-1,45 min/m<sup>2</sup> ; moyenne = 0,43 min/m<sup>2</sup> ; SD = 0,26 min/m<sup>2</sup>).



**Fig. 5.3.** Fréquences des densités partielles d'occupation des centres d'activités en période estivale au sein de l'aire de nutrition du poisson P4 (0,57 ha). 58 valeurs associées à 10 localisations consécutives réparties sur les 13 cycles estivaux (27/06/89-31/08/89).

Les moyennes des densités partielles d'occupation crépusculaire et aurorale (**fig. 5.3**) ne sont pas significativement différentes ( $t = 0,45$  ;  $p = 0,65$  ; 56 DL). Précisons que les valeurs supérieures à 1 min/m<sup>2</sup> ( $N = 3$ ) ont été notées lors des dernières minutes des phases d'activités crépusculaires ou des premières phases d'activités aurorales et correspondent à des zones contiguës au gîte nocturne. Il est possible que, dans ce cas, nous ayons surestimé la durée réelle des activités et donc la densité d'occupation.





**Fig. 5.4.** Mode d'occupation du centre d'activités crépusculaires par le poisson P4, le 19/09/89, avant exploration du cours inférieur du Néblon, zone adjacente à l'aire de nutrition estivale « habituelle ». La localisation n° 1 correspond à l'arrivée du poisson sur le centre d'activités, après le trajet effectué depuis le gîte diurne G3P4. La localisation n° 50 correspond à la limite de l'aire de nutrition occupée pendant l'été et le point de départ de l'excursion de 108 min effectuée dans le Néblon.  
GN = gîte nocturne ; flèche creuse = sens du courant ; flèche pleine = partie terminale du trajet effectué depuis le gîte diurne G3P4.



**Note :** a) un patron séquentiel d'occupation de l'espace correspond à l'occupation d'une suite de points différents (A,B,C,D,...), alors qu'un patron radiatif implique que l'activité trouve systématiquement son origine au niveau d'un point central (A), donc un patron de type (A,B,A,C,A,...). Un patron séquentiel et radiatif mixte combine les deux aspects.

b) en règle générale, la densité d'occupation moyenne (établie sur les différents épisodes de 10 localisations successives) est supérieure à la densité globale d'occupation de l'ensemble du centre. Cette différence traduit la non-occupation par le poisson de certaines zones au sein du centre d'activités, pouvant être liée à une incompatibilité entre les caractéristiques physiques de la zone et les préférences du poisson pour l'habitat (aspects détaillés dans la troisième partie du travail).

## 5. Variations de l'extension et de la localisation de l'aire de nutrition en fin d'été

Nous avons abordé les aspects liés à la permanence de l'aire de nutrition et à la stabilité de son mode d'exploitation au cours de la période estivale. Pourtant, plusieurs interrogations subsistent, et notamment les motifs pour lesquels un barbeau est amené à étendre son aire de nutrition vers des zones moins connues, voire à changer d'aire de nutrition. En corollaire, nous pouvons nous demander dans quelle mesure le comportement du poisson avant de quitter ou d'étendre son aire de nutrition serait différent de celui observé au cours de la période d'hyperstabilité estivale et, s'il y a des différences notables, en quoi ces différences pourraient expliquer la décision du poisson de changer ou d'étendre son aire de nutrition.

Nous avons eu l'opportunité d'observer les deux situations (extension et changement) pendant les deux derniers cycles crépusculaires effectués sur le poisson P4 au terme de la période estivale (respectivement les 19/09/89 et 07/09). Dans les deux cas, l'aire d'activités journalières est liée au gîte diurne G3P4 (comme au cours de l'ensemble de l'été) et les centres d'activités occupés au cours de la première partie de la soirée sont inclus dans l'aire de nutrition estivale. La température et le niveau d'eau (15,6-17,4 °C et  $h = 6$  cm) sont comparables à ceux observés lors des 4 derniers cycles effectués en fin août (15,4-17,4 °C et  $h = 8$  cm).

### 5.1. Extension de l'aire de nutrition à une zone voisine

#### 5.1.1. Description

Le 19/09, le poisson P4 occupe, pendant les 114 premières minutes de la période d'activités crépusculaires, un centre d'activités situé dans la partie amont de l'aire de nutrition estivale (fig. 5.4). La surface de ce centre (1 500 m<sup>2</sup>, soit 26,9 % de l'aire de nutrition estivale) est nettement supérieure à la moyenne estivale établie sur la base des 13 premiers cycles (432 m<sup>2</sup>) et la densité globale d'occupation (0,076 min/m<sup>2</sup>) est nettement inférieure à la moyenne (0,35 min/m<sup>2</sup>).

Le patron d'occupation du centre d'activités s'écarte également du patron décrit dans les paragraphes précédents (séquentiel et radiatif mixte) : il est globalement séquentiel et même strictement séquentiel au cours des 3 premiers épisodes de 10 localisations (19h24-20h37), dont les polygones sont voisins mais ne présentent pas de recouvrement (fig. 5.4). La densité partielle d'occupation est faible et homogène au cours des 4 premiers épisodes (0,076-0,093 min/m<sup>2</sup>), ces valeurs contrastant avec

la distribution estivale « stable » présentée sur la **figure 5.3**, où le minimum observé est de  $0,16 \text{ min/m}^2$ . Par contre, le cinquième épisode, situé dans le cours inférieur du Néblon, présente une densité d'occupation nettement plus élevée ( $0,204 \text{ min/m}^2$ ). Il est suivi d'une extension de l'aire de nutrition dans la direction suivie, c'est-à-dire en remontant le cours de l'affluent. Cette activité en dehors de l'aire de nutrition habituelle (= activité « exploratoire ») dure 108 minutes, pendant lesquelles le poisson occupe une surface de  $600 \text{ m}^2$  (densité globale d'occupation =  $0,18 \text{ min/m}^2$ ).

### 5.1.2. Précision sur la nature de la fonction de densité d'occupation

C'est notamment au cours de cette activité dans le Néblon que nous avons pu observer le comportement d'alimentation du barbeau et calibrer les émetteurs à activités (cf. chapitre 4, § 2.2.2). Grâce à l'observation directe de l'individu pisté, nous avons pu préciser la nature de la densité d'occupation, d'une part, en réduisant l'intervalle de temps contenant 10 localisations consécutives (5 min) et, d'autre part, en associant les densités d'occupation à des comportements de l'individu pisté.

Comme dans l'Ourthe, nous avons enregistré dans le cours inférieur du Néblon une succession de zones à faible et forte densité d'occupation. **Les zones à forte densité partielle d'occupation ( $0,25 - 0,6 \text{ min/m}^2$ ) sont associées à des changements de rythmes de pulsations de l'émetteur extrêmement fréquents ( $\geq 30 \Delta R/5 \text{ min}$ ) : elles correspondent à une activité de nutrition intense**, caractérisée par de nombreux mouvements aller et retour répétés au sein d'une zone de surface restreinte et par le « blanchissement » du poisson (rotation autour de l'axe sagittal). Ces patrons correspondent aux situations 2, 3 et 4 envisagées sur la **figure 4.2** (chapitre 4). Au contraire, les zones à faible densité d'occupation ( $\leq 0,15 \text{ min/m}^2$ ) correspondent à une progression lente, principalement en ligne droite et plus rarement en « zig-zag », mais sans composantes aller et retour marquées. Les comportements de nutrition sont rares et les changements de rythme de pulsation de l'émetteur moins fréquents ( $15-20 \Delta R/5 \text{ min}$ ), et principalement liés aux changements de direction (progression en zig-zag). Le patron observé correspond à une répétition du comportement 1 présenté sur la **figure 4.2**.

### 5.1.3. Interprétation de la variabilité des densités d'occupation au sein des centres d'activités.

Il ressort de ces observations que **les centres à forte densité d'occupation correspondent aux zones où le poisson développe ses activités de nutrition les plus intenses** et donc aux endroits où les proies qu'il consomme sont disponibles et probablement abondantes. En corollaire, les zones à faible densité d'occupation, où les comportements de nutrition sont rares (malgré une activité de recherche importante), correspondent probablement à des zones où la disponibilité des proies est moindre et que le poisson délaisserait, poursuivant sa progression jusqu'à une zone plus riche.

Cette hypothèse expliquerait le comportement du poisson P4 observé le 19/09/89 : pendant les 94 premières minutes du cycle, la densité d'occupation est faible ( $0,076-0,094 \text{ min/m}^2$ ), le poisson occupant des zones où le taux de retour (en proies) est probablement faible et qu'il délaisse, adoptant un mode d'occupation séquentiel de l'espace. Le taux de retour augmenterait considérablement au cours du 5ème épisode (en rapport avec la densité partielle d'occupation :  $0,204 \text{ min/m}^2$ ) et amènerait le poisson à développer ses activités dans la zone voisine de ce dernier centre. Comme celui-ci se situe dans la partie inférieure du cours du Néblon (soit un système nettement plus linéaire que l'Ourthe), le poisson poursuivrait son exploitation en remontant le cours de l'affluent.

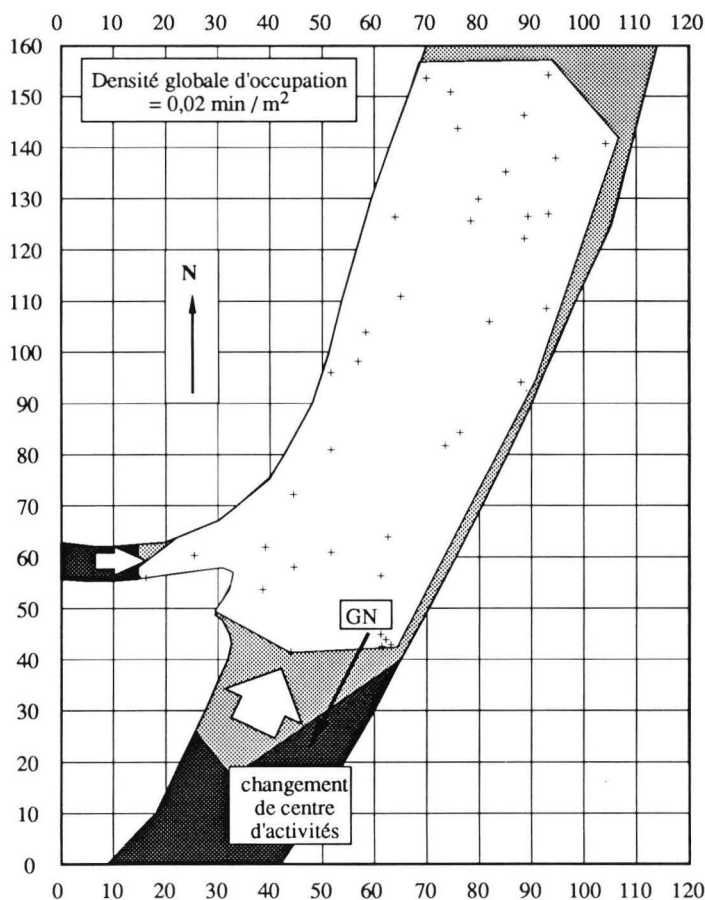
Cette interprétation se rapproche des théories sur l'exploitation optimale de l'espace (« optimal foraging theory », revue par Hart, 1986) et du théorème de valeur marginale (« Marginal Value Theorem » ; Charnov, 1976) selon lequel un animal quitterait ou délaisserait une zone de nutrition lorsque le taux de capture (correspondant à un retour énergétique ou « feedback ») serait inférieur à une valeur limite ou lorsque l'intervalle entre deux captures consécutives dépasserait une certaine durée. Il ne nous est pas possible de prouver rigoureusement cette hypothèse, puisque nous ne connaissons pas la distribution qualitative et quantitative précise des proies consommées par le barbeau. Signalons que, même si nous connaissons la répartition quantitative du benthos dans une zone donnée, le suivi par radiopistage ou des observations à une distance supérieure ou égale à 5 m ne nous permettraient en aucune façon de déterminer si les comportements de nutrition sont associés ou non à la capture d'une ou de plusieurs proies, de même que le type de proie capturé. En l'absence de preuves tangibles, nous pouvons toutefois étayer cette hypothèse par plusieurs arguments découlant de nos observations.

Le premier argument concerne le budget temporel (durée, min) consacré à l'activité de nutrition. Si nous supposons que, dans des conditions saisonnières, thermiques et hydrographiques comparables, le budget d'activités est inversement proportionnel à l'efficacité de l'exploitation, alors la durée des activités au cours d'une exploitation moins efficace devrait être nettement supérieure à celle d'une exploitation supposée efficace, l'incrément d'activités reflétant la durée des périodes inefficaces. Pendant les 13 cycles effectués de juin à août 1989, la durée de l'activité varie entre 88 et 165 min (moyenne = 125 min). Le 19/09/89, la durée totale de l'activité crépusculaire est de 222 min, dont 114 minutes dans l'aire de nutrition estivale habituelle et 108 min dans le cours inférieur du Néblon. Toutefois, si nous soustrayons de ce budget la durée des 4 premiers épisodes de 10 localisations (soit 92 min) au cours desquels la densité d'occupation est nettement inférieure à la moyenne estivale (correspondant probablement à une exploitation très peu efficace), nous obtenons un budget crépusculaire « efficace » de 130 min, tout à fait comparable à la moyenne estivale.

Le second argument fait référence à la situation où un poisson exploitant une aire de nutrition ne rencontrerait dans cette aire de nutrition que des zones où la nourriture est peu abondante. Dans cette situation, et selon l'hypothèse émise plus haut, le poisson devrait occuper de manière séquentielle un centre d'activités extrêmement étendu, avec des densités d'occupation extrêmement faibles. Au terme de son exploitation, si la quantité de nourriture récoltée n'était pas suffisante, le poisson pourrait être amené à délaisser son aire de nutrition de manière temporaire ou permanente, et à en sélectionner une autre, où le taux de retour serait supérieur à une valeur seuil (liée à une densité partielle d'occupation minimale de 0,15 min/m<sup>2</sup> ; cf. § 5.1.2). Cette situation théorique a été effectivement observée et est présentée dans le paragraphe 5.2.

## 5.2. Changement d'aire de nutrition

Le cycle illustré dans ce paragraphe a été effectué le 07/09/89. Ses caractéristiques ont été évoquées dans le **tableau 5.1**. Pendant la première partie de la soirée (19h22-21h00), le poisson P4 occupe de manière séquentielle un centre d'activités crépusculaires extrêmement étendu (**fig. 5.5**) dont la superficie représente 88,8 % de l'aire estivale totale. La densité globale d'occupation est de 0,02 min/m<sup>2</sup>. Les densités partielles par épisodes de 10 localisations consécutives varient entre 0,03 et 0,06 min/m<sup>2</sup>, soit des valeurs extrêmement faibles, et qui s'écartent nettement de la distribution estivale « stable » présentée sur la **figure 5.3**. Sur la base de la correspondance entre activités de nutrition et densité d'occupation de l'espace précisée dans le § 5.1.2, ce mode



**Fig. 5.5.** Centre d'activités crépusculaires du poisson P4, le 07/09/89, avant un changement d'aire de nutrition. Légende identique à celle de la **figure 5.1**.  
 GN = gîte nocturne (temporaire au cours de ce cycle) ;  
 Flèche creuse = sens du courant ;  
 Flèche pleine = retour vers le gîte diurne G3P4.

d'occupation de l'espace correspond plus que probablement à une exploitation inefficace de l'aire de nutrition. A 21h00, le poisson occupe un gîte nocturne, déjà fréquenté au cours des semaines précédentes (notamment les 25 et 29/08/89, **fig. 5.1 C**).

Contrairement aux situations observées lors des autres cycles présentés, le poisson quitte le gîte nocturne à 21h13 et remonte le cours de l'Ourthe jusqu'au gîte G3P4, premier élément étonnant puisque nous avions toujours mis en évidence chez ce poisson l'occupation durable d'un gîte nocturne situé au sein de l'aire de nutrition au cours des cycles estivaux précédents (**fig. 5.1**). Le second élément contrastant avec les cycles précédents réside dans la poursuite du déplacement au delà du gîte diurne G3P4 et en dehors de l'aire d'activités estivales : le poisson explore une zone de rivière en amont de G3P4 et délimite un nouveau centre d'activités de 200 m<sup>2</sup>, où il est actif pendant 54 min (160 m en amont de G3P4). La densité globale d'occupation de ce nouveau

centre d'activités est de  $0,27 \text{ min/m}^2$  et les densités partielles sur les deux épisodes de 10 localisations consécutives sont de  $0,24$  et  $0,32 \text{ min/m}^2$ , valeurs comparables à celles de la distribution estivale (fig. 5.3).

Notre interprétation du comportement du poisson au cours de ce cycle rejoint l'argumentation présentée dans le § 5.1.3. Précisons que ce nouveau centre d'activités n'est pas associé à un changement de gîte ou d'aire de résidence : le poisson P4 sera toujours détecté au gîte diurne G3P4 pendant les jours qui suivent (cf. fig. 3.1). Cette permanence du gîte diurne peut être expliquée par un critère de proximité, le nouveau centre d'activités n'étant pas plus distant du gîte diurne que les précédents (160 vs 200-300 m). Par ailleurs, signalons que la stabilité dans le temps de ce nouveau centre d'activités est inférieure à celle de l'aire estivale habituelle puisque le poisson sera à nouveau localisé dans ce secteur de rivière le 19/09/89 (fig. 5.4).

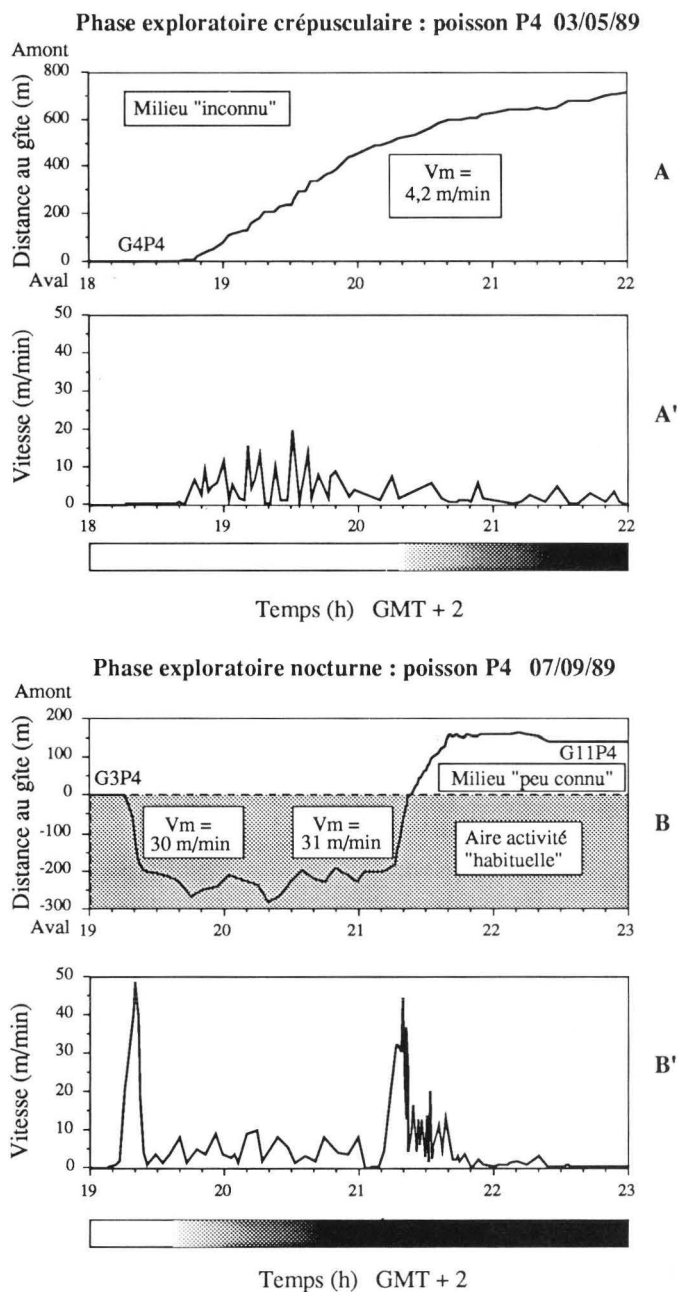
## 6. Vitesses de déplacement et connaissance de l'espace

### 6.1. Principe et hypothèse de base

Le second volet abordé dans ce chapitre concerne la notion de connaissance de l'espace, et notamment à l'utilisation de l'espace en fonction de l'expérience individuelle de l'environnement. L'importance de ce phénomène a été mise en évidence notamment par les expériences de Beukema (1968) sur *Gasterosteus aculeatus*. Notre propos dans ces paragraphes n'est évidemment pas de tester de manière rigoureuse la notion d'espace expérimenté, de connaissance ou de mémoire. Nos observations ne nous le permettent en aucune façon, puisque, d'une part, nous n'avons pas suivi en continu (24 h sur 24) les individus radiopistés depuis leur lâcher, et, d'autre part, nous ne connaissons pas l'« histoire » (ou passé) des individus avant leur marquage.

L'objectif de cette partie de l'étude est d'apporter un élément de réponse au problème posé grâce à l'analyse d'un paramètre simple : la vitesse de progression au cours des trajets. L'hypothèse de base repose sur les travaux de Berlyne (1966), qui montre que, chez le rat, la durée et l'intensité de l'exploration dépendent de la « nouveauté » de l'environnement : plus celui-ci est nouveau, plus les phases exploratoires sont importantes, de telle sorte qu'un environnement non occupé depuis une longue période est sujet à une exploration d'autant plus intense qu'il n'a plus été fréquenté depuis une longue période. En corollaire, nous postulons que le budget temporel d'activités consacré par le barbeau aux trajets est d'autant plus faible que l'environnement est connu, et donc que la vitesse apparente de progression sera d'autant plus rapide que l'environnement dans lequel prend place le trajet a été « expérimenté » (au sens de « experienced ») récemment par l'animal. Pour les raisons citées plus haut, nous ne pouvons envisager qu'une connaissance ou expérience à court et moyen terme (en jours, semaines ou mois, mais en aucun cas en années). Nous prenons en considération trois situations distinctes :

- un environnement « connu », fréquenté quotidiennement ;
- un environnement supposé « inconnu », dans lequel l'animal n'a jamais été détecté ;
- un environnement déjà fréquenté et situé à l'intérieur du domaine vital, mais délaissé depuis plusieurs mois ; nous le qualifions d'environnement « peu connu ».



**Fig. 5.6.** Mode d'occupation de l'espace et vitesses de déplacement en fonction de la connaissance antérieure de l'environnement.  
 A = environnement « inconnu » ;  
 B = environnements « connu » (aire d'activité estivale habituelle) et « peu connu » (déjà fréquenté au cours des mois précédents) ;  
 G3P4, G4P4 et G11P4 = gîtes du poisson P4 (cf. tableau 3.2 A) ;  
 $V_m$  = vitesse moyenne de progression.

Les deux derniers environnements correspondent à des activités dites « exploratoires » (chapitre 4 ; § 3.6.2), liées à un changement d'aire de résidence ou de centre d'activités. Pour tester l'hypothèse émise plus haut, nous nous basons sur le suivi du poisson P4 (femelle, 530 mm), chez lequel les trois situations ont été observées au cours de cycles de 24 h et cycles partiels de radiopistage. Le choix particulier de cet individu est également motivé par deux critères :

- la nécessité de comparer des vitesses de déplacement sur des distances du même ordre de grandeur, cette variable étant susceptible d'influencer les vitesses atteintes ou maintenues au cours de la progression du poisson.
- la nécessité de comparer ces vitesses de progression dans des environnements dont les caractéristiques physiographiques sont semblables. Outre l'aspect énergétique lié à la vitesse de courant, cette notion recouvre celle de l'homogénéité ou de l'hétérogénéité de l'environnement, quant aux repères visuels, tactiles ou rhéotactiques perçus par le poisson et lui permettant de s'orienter (Sale, 1970).

En raison de l'extension longitudinale de son aire d'activités estivales (200-300 m) et de l'environnement profond et lentique au sein duquel prend place le trajet entre gîte et centre d'activités (comparable à ceux au sein desquels nous avons observé ses activités exploratoires), le poisson P4 constitue un cas d'étude idéal pour tester l'hypothèse de base de l'influence de la connaissance de l'environnement sur le budget temporel consacré au déplacement.

## 6.2. Résultats

Les 3 situations envisagées sont résumées sur la **figure 5.6**. Les graphiques A et A' illustrent la progression et les vitesses de déplacement du poisson P4 le 03/05/89 dans un secteur de rivière où il n'avait jamais été détecté au cours de la période de suivi (environnement inconnu). Les graphiques B et B' présentent le cycle effectué le 07/09/89, décrit dans le paragraphe 5.2, au cours duquel le poisson occupe pendant la première partie de la soirée son aire d'activités habituelle, et explore pendant la seconde partie de la soirée un environnement qu'il n'a plus fréquenté depuis le 20/06/89 (environnement « peu connu »). Signalons que les trois situations envisagées prennent place en milieu lentique, à des vitesses de courant faibles et comparables ( $\leq 10-15$  cm/s), de telle sorte que si des différences de vitesse de déplacement sont observées, elles ne peuvent en aucune manière être imputées à des difficultés de progression dues au courant.

### 6.2.1. Déplacements en milieu inconnu

Le 03/05/89 (**fig. 5.6 A et A'**), le poisson quitte le gîte G4P4 à 18h47 et remonte le cours d'eau sur une longueur de 750 m, parvenant au terme de sa progression à 22h00. La progression est discontinue, et composée d'une succession de déplacements et de phases d'« arrêts », au cours desquelles le poisson occupe un section plus large du cours (5-10 m). La vitesse de progression moyenne (aval-amont) au cours de cette phase d'exploration en milieu inconnu est de 4,2 m/min (soit 0,13 L/s — longueur de corps / seconde — pour ce poisson de 530 mm ; 65 mesures), avec des vitesses maximales de l'ordre de 20-22 m/min (0,63 - 0,69 L/s) au cours des déplacements. Signalons qu'un patron d'exploration similaire a été observé chez le poisson P2 (403 mm) au cours de la même journée : la vitesse de progression moyenne était comparable (4,1 m/min) à celle de P4 de même que les vitesses maximales détectées (16 m/min soit 0,66 L/s), les deux poissons ayant débuté leurs activités à 11 min d'intervalle et progressant au même rythme, à 40-50 m l'un de l'autre.



### 6.2.2. Déplacements en milieu connu

Le 07/09/89 (fig. 5.6 B et B'), le poisson quitte le gîte G3P4 à 19h16 et effectue, au sein de l'aire d'activités qu'il occupe depuis la fin du mois de juin, un déplacement vers l'aval de 180 m l'amenant à son aire de nutrition. Ce déplacement en milieu connu est effectué de manière continue (pas de phases d'arrêt), à une vitesse moyenne de 30 m/min (0,94 L/s ; 7 mesures), la vitesse maximale enregistrée au cours du trajet étant de 48 m/min (1,51 L/s). De 19h22 à 21h00, il occupe l'aire de nutrition estivale habituelle (fig. 5.5 ; § 5.2). A 21h13, il commence le mouvement de retour vers le gîte, qui s'effectue, au sein de l'aire d'activités journalières habituelle, à une vitesse élevée (31 m/min, soit 0,97 L/s ; 6 mesures) et comparable à celle du trajet effectué en début de soirée ( $t = 0,138$  ;  $p > 0,8$  ; 11 DL). Les vitesses enregistrées au cours de ces trajets entre gîte et aire de nutrition en milieu connu sont comparables à la moyenne des observations (1,12 L/s ; SD = 0,59 L/s ; 192 mesures) effectuées au cours de la période estivale (fig. 5.7).

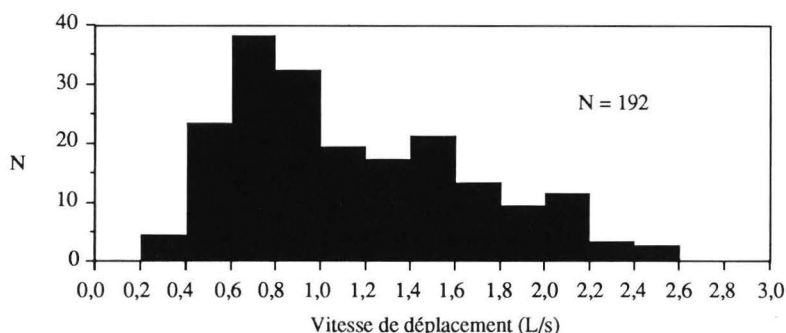


Fig. 5.7. Distribution des fréquences des vitesses de déplacement du poisson P4 au cours des trajets effectués entre les gîtes G3P4 et G3'P4 et l'aire de nutrition estivale dans un environnement occupé quotidiennement et qualifié de « connu ». Les vitesses sont exprimées en longueurs de corps / seconde (L/s).

### 6.2.3. Déplacements en milieu « peu connu »

Contrairement aux patrons observés au cours des autres cycles d'activités estivaux, le poisson P4 ne s'arrête pas au gîte, mais poursuit son déplacement en dehors de l'aire d'activités qu'il a occupée pendant l'été, jusqu'à une aire de nutrition située 160 m en amont du gîte diurne G3P4. La vitesse moyenne de progression au cours de ce trajet effectué en milieu « peu connu » est de 8,9 m/min (0,28 L/s ; 11 mesures), valeur significativement inférieure à celles enregistrées en milieu connu au cours de la même soirée ( $t = 6,697$  ;  $p < 0,01$  ; 22 DL). Comme au cours du trajet effectué en milieu inconnu, la progression est relativement discontinue et la vitesse variable (fig. 5.6 B'), mais la vitesse moyenne de progression est significativement plus élevée qu'en milieu inconnu ( $t = 3,07$  ;  $p < 0,01$  ; 74 DL). Comme les vitesses maximales enregistrées dans ces deux situations sont identiques (20 m/min soit 0,63 L/s), cette différence reflète principalement la proportion plus faible des phases d'arrêts lors de la progression en milieu peu connu. Dans la situation présentée dans le § 6.2.1, ces phases d'arrêts correspondent probablement à une exploitation temporaire d'aires de nutrition rencontrées par le poisson au cours de sa progression. Si nous envisageons le problème sous cet angle, nous ne pouvons strictement conclure à une différence des

vitesse de progression en milieu peu connu et inconnu (en rappelant que les observations effectuées en milieu inconnu prennent place 3 semaines après la capture du poisson et que rien ne nous permet de postuler que cet environnement n'a pas été fréquenté par le poisson avant sa capture). Par contre, **les vitesses de progression dans ces deux environnements sont significativement inférieures à celles observées dans un environnement fréquenté quotidiennement**, ce qui tend à confirmer l'hypothèse de base que nous avons émise.

#### 6.2.4. Migrations de reproduction

Si nous appliquons ces résultats au cas des migrations de reproduction, et plus particulièrement au poisson P8 (378 mm), qui a effectué une remontée de 8,5 km en une nuit dans un milieu supposé inconnu (chapitre 3, **fig. 3.3**, § 3.1.3), ce trajet ne peut avoir été effectué à une vitesse globale de progression comparable à celles décrites dans les paragraphes précédents (0,13-0,28 L/s), puisque, dans ces conditions, le trajet aurait nécessité près de 22h00. Au contraire, si nous supposons que le poisson n'a pas effectué de phases d'arrêts au cours de ce déplacement en milieu présumé inconnu, et qu'il a progressé à une vitesse maximale de 0,63-0,69 L/s (soit 14,3-16 m/min), il aurait atteint la zone frayère après un trajet dont la durée oscillerait entre 8h50 et 9h50, valeur compatible avec nos observations. Si cette hypothèse s'avère correcte, l'activité de nutrition au cours de la migration de reproduction (préfrai) serait nulle ou extrêmement réduite, ce qui rejoint les observations de Craig (1977) et Lind *et al.* (1977) sur la baisse de la consommation chez *Perca fluviatilis* à l'approche de la reproduction.

## 7. Synthèse et conclusion

Les résultats présentés dans ce chapitre étendent la notion de stabilité spatiale estivale mise en évidence dans le chapitre 3 à celle de la **permanence de l'aire d'activités** occupée au cours de cette période. Ils montrent aussi que l'occupation des centres d'activités au sein de l'aire d'activités estivales s'effectue selon un mode séquentiel et radiatif mixte (§ 4.3), lié à la fonction de densité d'occupation et interprété selon les théories d'exploitation optimale de l'espace (§ 5.1 et 5.2, Hart, 1986). Au plan du choix de la localisation du centre d'activités, ils indiquent également le rôle du critère d'exclusion des centres d'activités occupés peu de temps au préalable, de même que celui de la **thermorégulation spatiale** (§ 4.2), phénomène qui s'observe également au niveau du choix de la localisation du gîte nocturne. L'occupation de ces gîtes permettrait au barbeau un transfert partiel du budget temporel d'activités consacré au trajet vers celui consacré à l'activité de nutrition (§ 4.1). Ce gain potentiel est renforcé par la stabilité spatiale, qui permet au poisson d'effectuer plus rapidement le trajet entre gîte diurne et aire de nutrition, puisque l'environnement lui est familier (§ 6), cette connaissance de l'espace et de l'aire d'activités pouvant également lui permettre de se diriger directement vers le centre de nutrition qu'il va exploiter (§ 4.2, notion de thermorégulation prédictive).

L'ensemble de ces considérations nous amène à conclure à un **avantage majeur de la stabilité spatiale** et donc de la fixation du barbeau à un domaine vital en période estivale, ce qui permet d'expliquer le phénomène de homing non-reproducteur mis en évidence chez cette espèce. Il importe désormais de préciser les préférences du barbeau pour les variables du microhabitat au cours de ses différentes activités et de déterminer en quelles mesures ces variables peuvent influencer, non seulement le choix du centre d'activités mais aussi celui de l'aire d'activités ou du domaine vital, et donc d'expliquer ainsi la macrorépartition de la population. C'est l'objet de la troisième partie de ce travail.



L'équipe de pêche à l'électricité du Laboratoire de Démographie des Poissons de l'Université de Liège lors d'une session de capture.

## Chapitre 6

# Méthodologies utilisées pour l'étude du microhabitat

## 1. Méthodologies d'échantillonnage

### 1.1. Inventaire des méthodologies utilisées

L'étude de l'habitat des barbeaux a été effectuée à partir des données récoltées par trois méthodes complémentaires d'échantillonnage : le radiopistage, la pêche à l'électricité et l'observation directe. Cette dernière méthode a été exclusivement utilisée pour la caractérisation de l'habitat de frayère. Nous la décrirons dans la quatrième partie de l'étude. Les deux autres méthodes principales présentent une complémentarité intéressante : le radiopistage permet d'étudier le choix de l'habitat par une espèce à tout moment de la journée et de l'année, quelles que soient les conditions hydrologiques, mais la portée de l'étude est susceptible d'être limitée par la taille de l'échantillon ; au contraire, la récolte de données sur l'habitat des poissons par pêche à l'électricité est limitée par les conditions environnementales de lumière et de débit, mais permet de travailler sur des échantillons de grande taille, autorisant une approche statistique plus élaborée du problème. Les aspects méthodologiques particuliers à la technique de radiopistage ayant été développés dans le chapitre 2, nous ne ferons référence dans ce chapitre qu'aux aspects spécifiques des méthodes de récolte de données mises en oeuvre dans cette troisième partie du travail.

### 1.2. Technique de pêche à l'électricité

#### 1.2.1. Description

La capture des poissons est effectuée par la méthode de pêche à l'électricité en courant continu, méthode de loin la plus utilisée dans les cours d'eau. Le mode d'action du courant électrique sur le système neuromusculaire du poisson a été décrit en détails par Lamarque et Charlon (1973), de même que l'organisation du champ électrique entre deux électrodes (Vibert *et al.*, 1960) et la définition de 4 zones d'action concentriques autour de l'anode en fonction du gradient de voltage : du centre vers la périphérie, zones de galvanonarcose, de galvanotaxie, de fuite et d'indifférence.

Le groupe électrogène utilisé dans nos études est de type E.P.M.C., générant une tension de 400-450 V en courant continu. L'intensité varie en fonction de la conductivité de l'eau, atteignant 3 A à une conductivité de 200  $\mu\text{S}/\text{cm}$  (Ourthe) et 5-6 A à des conductivités supérieures à 500  $\mu\text{S}/\text{cm}$  (Méhaigne). Les pêches ont principalement été programmées au cours des périodes de basses eaux, conditions dans lesquelles l'efficacité de capture est acceptable (20-30 % ; Philippart, 1977) et permet de rendre compte effectivement de la distribution des poissons en rivière.

Dans les secteurs lotiques, où les populations locales de barbeaux présentent une forte densité, la pêche électrique est pratiquée suivant la méthode classique décrite par Micha et Ruwet (1970, *in* Philippart, 1977). La longueur des secteurs pêchés varie de 100 à 200 m en fonction de la topographie du cours d'eau. Dans ces secteurs, nous utilisons une base de travail (groupe électrogène + cathode) fixe, qui est installée au milieu du secteur, de manière à obtenir des conditions homogènes d'efficacité de capture (liées notamment à l'intensité du champ électrique et donc à la distance anode-cathode). La zone délimitée est balayée de manière systématique en progressant à contre-courant jusqu'à la limite amont du secteur. L'équipe de pêche était toujours constituée d'un minimum de 4 personnes.

Au cours des études couvrant des secteurs plus étendus, à faciès mixte (lotique et lentique), nous avons utilisé une méthodologie différente (décrite par Philippart, 1977), en opérant à partir d'une base mobile : le groupe électrogène est installé dans un canot pneumatique de type zodiac auquel est fixée la cathode. Dans les stations lenticques et profondes, inaccessibles par la pêche à pied, la progression se fait de l'amont vers l'aval, en balayant l'entièreté de la zone. Dans les stations lotiques, la progression s'effectue d'aval en amont.

Quels que soient les faciès étudiés, nous avons toujours travaillé **en secteur ouvert**, pour deux raisons principales. La première est d'ordre logistique, la largeur du cours d'eau ne permettant presque jamais l'installation efficace de filets ou d'écrans électriques aux limites du secteur étudié (Philippart, 1977). La seconde est d'ordre méthodologique, des poissons pouvant être déplacés de leur site originel et concentrés en aval des filets, dans des zones du cours d'eau dont les caractéristiques peuvent être très différentes des *preferenda* des espèces étudiées.

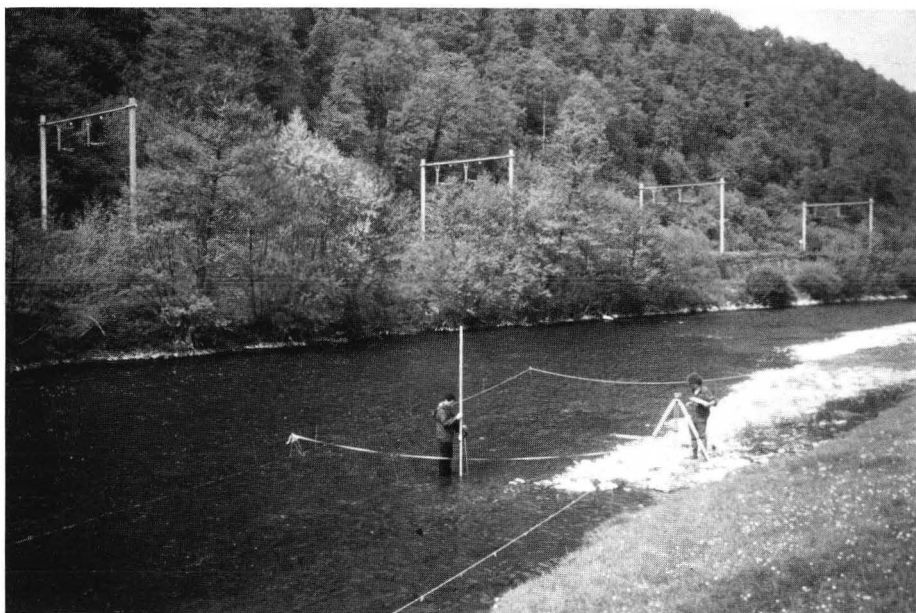


Fig. 6.1. Illustration d'un chantier de pêche-habitat.

## 1.2.2. Détermination de la position des poissons dans l'habitat

### 1.2.2.1. Principe

La localisation des poissons est effectuée de la manière suivante : dès qu'un poisson réagit au champ électrique entourant l'anode, le point de provenance (potentiellement différent du point de capture) est identifié par le porteur d'électrode. Étant donné le rayon d'attraction de l'anode (1 m), la précision de la localisation est relative. En milieu ouvert, lorsque le point de provenance n'a pu être identifié avec précision (turbidité élevée, plusieurs individus provenant de divers points capturés simultanément), nous procédons comme suit : division de la zone d'influence de l'anode en 4 quadrats de 1 m<sup>2</sup> et positionnement du poisson au centre du quadrat correspondant à sa provenance, sur la base de la direction du mouvement galvanotaxique. La précision minimale des localisations est donc de 1 m<sup>2</sup>, valeur comparable au polygone d'erreur d'une localisation par radiopistage (chapitre 2, § 2.6.2). Dans les situations où le poisson provient d'un habitat cryptique délimité spatialement (racines, sous-pierres), la précision est nettement supérieure. En fonction de la topographie du secteur de rivière étudié, plusieurs méthodologies ont été utilisées pour situer ces localisations relatives (par rapport à l'anode) dans un repère standardisé (carte du cours d'eau).

### 1.2.2.2. Adaptation de la méthodologie au secteur étudié

Dans les cours d'eau de faible section (moins de 8-10 m), la position de chaque poisson capturé est donnée immédiatement par rapport à un balisage longitudinal jalonnant les berges du cours d'eau et la distance à la rive la plus proche est mesurée à l'aide d'une télescopique. Si la largeur de la rivière ne permet pas d'effectuer rapidement une mesure précise (comme dans l'Ourthe), l'une des deux méthodes suivantes est utilisée. La première méthode se base sur l'emploi de marques colorées et numérotées, qui sont déposées au point de provenance du poisson et dont la position est déterminée à la fin de la pêche. Cette technique, employée par plusieurs chercheurs (dont Blase, 1988, Vassen, 1989) s'avère efficace et performante dans des habitats peu profonds et moyennement rapides, ainsi que dans des secteurs où la densité de population est relativement faible. Dans les secteurs rapides, le poids des marques utilisées doit être particulièrement élevé de manière à éviter une dévalaison de la marque et une erreur subséquente de localisation. En conséquence, les marques que nous utilisons au cours de nos premières expériences sur l'Ourthe pesaient en moyenne 1 kg, ce facteur poids rendant particulièrement lente et inefficace la progression de l'équipe de pêche dans les secteurs rapides à forte densité de population. Aussi, nous avons préféré, dans ces conditions, opter pour une seconde méthode plus sophistiquée (Philippart *et al.*, 1989, 1990), qui utilise un niveau de géomètre (Tenimat 3F, Theis, RFA). Dès la capture du poisson, un membre de l'équipe de pêche place une télescopique graduée en mm au point de provenance estimé. La position de la mire est déterminée en coordonnées polaires (distance + angle) par rapport au point fixe constitué par le niveau de géomètre. Ces coordonnées sont ensuite converties en coordonnées cartésiennes et portées sur un repère ortho-normé. Pour un opérateur entraîné, les mesures peuvent être effectuées en moins de 30 sec, avec une précision de 0,5 m à une distance de 100 m.

## 1.2.3. Récolte d'informations sur les individus capturés

Pour chaque poisson capturé, nous déterminons l'espèce, le sexe (en période de reproduction) et la taille au moment de la capture. En fonction du nombre de personnes composant l'équipe de pêche, ce dernier paramètre est mesuré ou estimé au cm près (et mesuré au terme de la session de capture). La précision de ces estimations a été vérifiée par confrontation des histogrammes de tailles estimées et mesurées, confirmant

l'estimation au cm près pour un opérateur expérimenté. Lorsqu'un site de provenance correspond à la présence d'un agrégat de poissons, les individus capturés sont stockés dans un vivier séparé et mesurés au terme de la pêche, permettant ainsi une approche de la composition des agrégats chez le barbeau fluviatile. En fonction du nombre de personnes composant l'équipe de pêche, les caractéristiques de l'habitat au niveau du site de provenance sont soit mesurées (cf. § 2.2) immédiatement après la capture (« méthodologie directe »), soit obtenues par repositionnement de la localisation du poisson sur les cartes-habitat du secteur (« méthodologie indirecte ») établies sur la base de l'échantillonnage par transects défini dans les paragraphes suivants.

## 2. Caractérisation de l'habitat des secteurs étudiés

### 2.1. Définition d'un échantillonnage par transects

L'habitat des secteurs étudiés par pêche à l'électricité et par radiopistage est caractérisé à partir de transects perpendiculaires aux berges, matérialisés par un pentadécamètre et dont l'orientation par rapport au Nord est déterminée à l'aide d'une boussole. L'intervalle entre les transects dépend de l'homogénéité du secteur d'étude, chaque transect devant être représentatif de la zone étudiée. Selon Malavoi et Souchon (1989), on estime entre 7 et 15 transects nécessaires pour décrire une station d'une centaine de mètres, en comptant un minimum de trois transects par unité morphodynamique. En pratique, nous utilisons des transects distants de 5 m dans les secteurs lotiques hétérogènes (radier, rapide, coulée) et de 10-20 m dans les secteurs homogènes (10 m pour les plats et 20 m pour les profonds ou mouilles). Des mesures ponctuelles complémentaires sont effectuées aux points présentant des discontinuités importantes (enrochements, blocs isolés, herbiers).

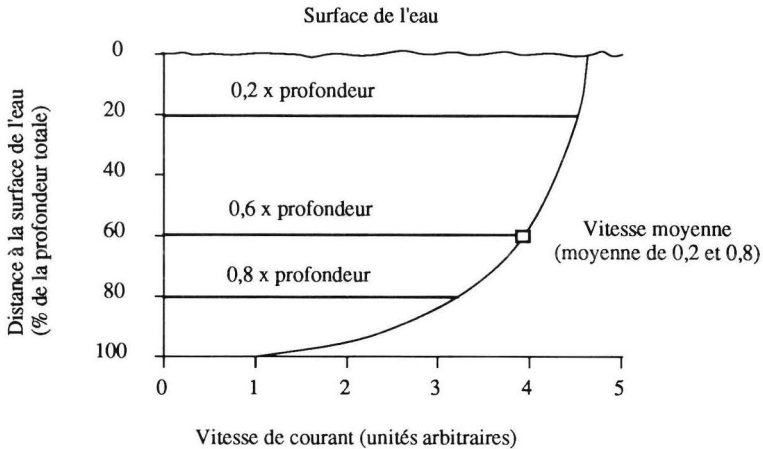
### 2.2. Mesures des variables d'habitat

Autant que possible, nous avons toujours effectué nos mesures dans des conditions de niveau d'eau identiques à celles des pêches électriques ou représentatives de la situation du cours d'eau à l'échelle annuelle pour les études de radiopistage. Dans ce cadre précis, signalons qu'il nous est strictement impossible d'effectuer ces mesures dans des conditions de débit moyen ou élevé, excepté dans les zones calmes et voisines des berges. Dans les autres parties du cours d'eau, la profondeur dépasse 1 m et est associée à une vitesse de courant en surface supérieure à 2-3 m/s (estimée par dérive d'objets flottants), conditions rendant impossible un échantillonnage régulier.

#### 2.2.1. « Profondeur » et vitesses

Sur chaque transect, des points de mesure sont définis, séparés d'une distance de 1 m ou de 0,5 m en fonction de la diversité propre au type de faciès échantillonné. La « profondeur » (ou hauteur de la colonne d'eau au point considéré) est mesurée au centimètre près et les vitesses de courant (cm/s) à l'aide d'un courantomètre magnétique de type Marsh McBirney, modèle 201. Nous mesurons les vitesses de courant en surface, permettant de rétrocalculer la vitesse moyenne dans la colonne d'eau, en appliquant un coefficient multiplicateur correctif de 0,8 ou 0,9 selon la rugosité du substrat (Orth, 1983). La vitesse moyenne peut également être obtenue (fig. 6.2) par une mesure de la vitesse de courant à 60 % de la profondeur, ou par la moyenne des vitesses à 20 et 80 % de la profondeur (Buchanan & Somers, 1969).



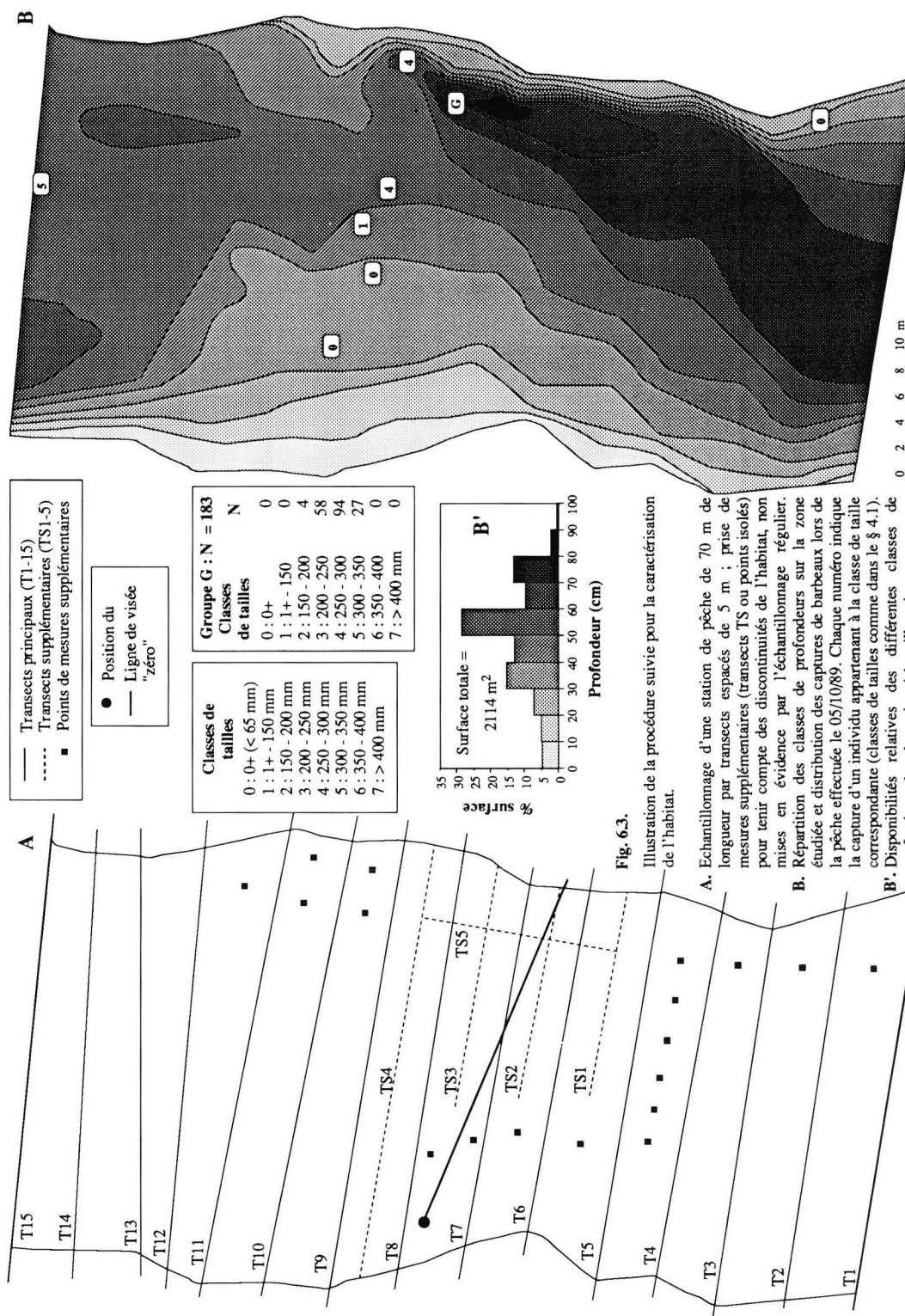


**Fig. 6.2.** Distribution verticale de la vitesse de courant en milieu ouvert (traduit et adapté de Buchanan et Somers, 1969).

**Tableau 6.1.** Classification du substrat en fonction de la taille des particules (modifié d'après Fagnoud, 1987).

| Type de substrat                   | Diamètre (mm) |
|------------------------------------|---------------|
| Rochers (large boulders and rocks) | $\geq 500$    |
| Blocs (boulders)                   | 250-500       |
| Pierres (large cobbles)            | 100-250       |
| Galets (pebbles and small cobbles) | 50-100        |
| Graviers (gravels)                 | 5-50          |
| Sable (sand)                       | 0,06-2        |
| Argile (silt-clay)                 | $< 0,062$     |

La mesure de la vitesse de courant moyenne au sein de la colonne d'eau s'avère certes indispensable pour l'élaboration de modèles hydrauliques mais, comme le signale Orth (1983), la vitesse moyenne ne correspond pas forcément à une « *vitesse biologique* » ou vitesse de courant effectivement rencontrée par le poisson, auquel cas la mesure de vitesse à un autre niveau de la colonne d'eau est souhaitable. L'examen de la littérature abondante sur l'habitat des poissons en rivière révèle qu'il n'existe pas de règle absolue à cet égard. Le choix idéal consiste bien évidemment à mesurer la vitesse focale (« nose or snout velocity »), c'est-à-dire au niveau du museau du poisson, ce qui implique des possibilités d'observation directe de l'animal, permettant de déterminer sa position par rapport au substrat. Cette approche, développée notamment par Shirvell & Dungey (1983) pour l'étude de la truite fario, est difficilement applicable sur l'Ourthe pour les mêmes raisons que celles qui nous ont amené à choisir le radiopistage comme méthode principale d'approche du problème. D'autres auteurs utilisent des vitesses à 12 cm du substrat (Smith, 1973) ou à 15 cm du substrat (Baltes & Vincent, 1969). Dans notre travail, nous avons mesuré la vitesse de courant à 10 cm du substrat, sur la base de la relation biométrique entre longueur et hauteur du corps chez l'espèce (hauteur =  $0,22 \times$  longueur). La vitesse mesurée correspondrait à notre sens à la vitesse de courant maximale rencontrée par un poisson occupant une station benthique et serait donc compatible avec le comportement décrit chez le barbeau fluviatile.



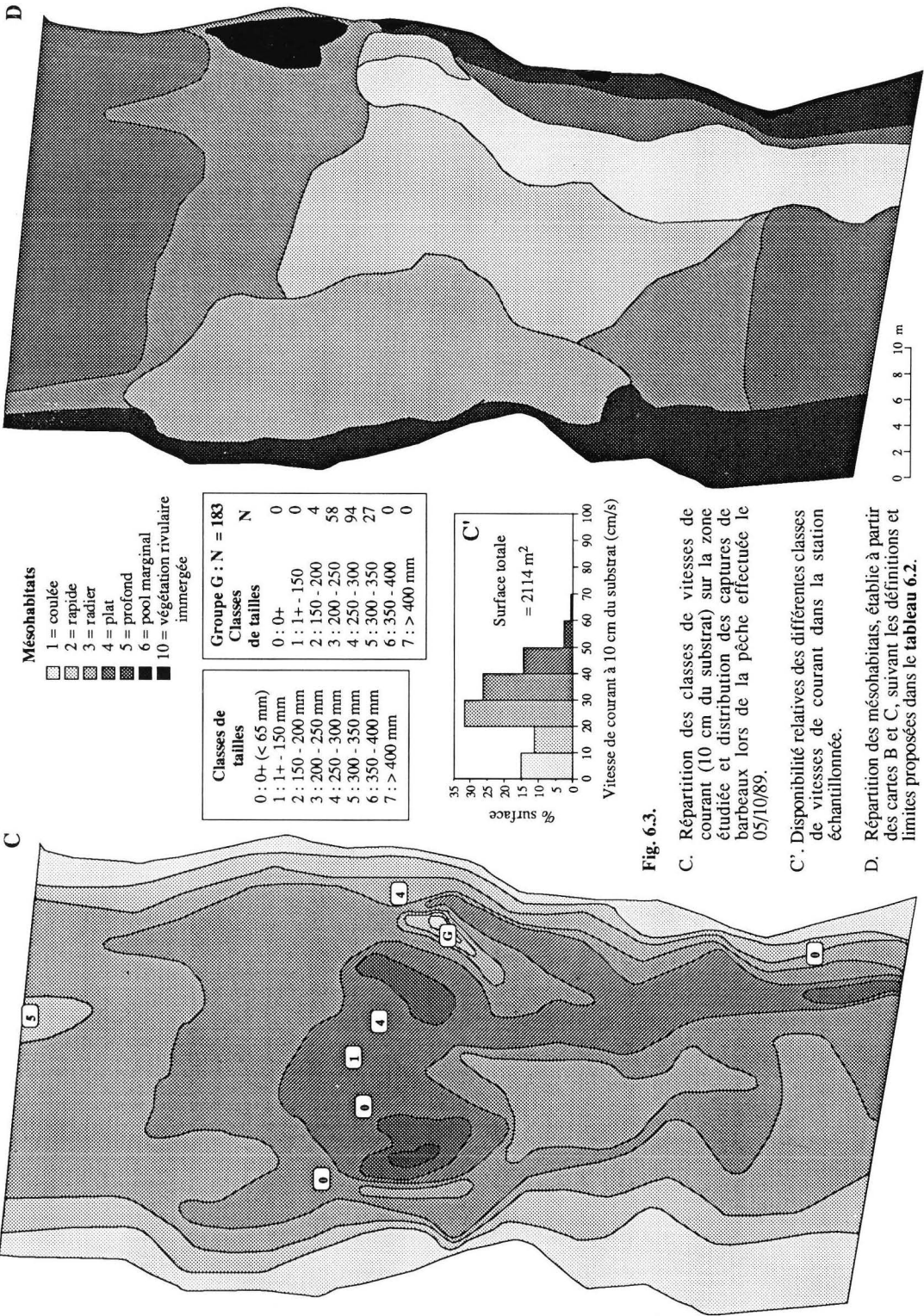


Fig. 6.3.

C. Répartition des classes de vitesses de courant (10 cm du substrat) sur la zone étudiée et distribution des captures de barreaux lors de la pêche effectuée le 05/10/89.

C' : Disponibilité relatives des différentes classes de vitesses de courant dans la station échantillonnée.

D. Répartition des mésohabitats, établie à partir des cartes B et C, suivant les définitions et limites proposées dans le tableau 6.2.

**Tableau 6.2. Description des onze types principaux de mésohabitats identifiés sur la zone d'étude sur l'Ourthe (4500 m, 11,94 ha).** La classification est inspirée de celle proposée par Bisson *et al.* (1982).  $V_s$  et  $V_s/V_f$  font référence respectivement à la vitesse de courant en surface et au quotient des vitesses en surface et à 10 cm du substrat. Un indice modifié de Wentworth est utilisé pour la classification du substrat en fonction de la taille des particules (**tableau 6.1**). La disponibilité globale de chaque type d'habitat est calculée sur base des transects effectués sur la zone d'étude (cf. principe illustré sur la **fig. 6.3**).

| Habitat                           | Description                                                                                                                            | Profondeur (cm) | $V_s$ (cm/s) | $V_s/V_f$  | Substrat                                         | Disponibilité (% surface) |
|-----------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------|--------------|------------|--------------------------------------------------|---------------------------|
| 1. Coulée                         | Habitat rapide et profond, caractérisé par un écoulement turbulent en surface et une faible vitesse de courant à proximité du substrat | 50-90           | 50-150       | 3,0-8,0    | Galets et pierres                                | 1,2 %                     |
| 2. Rapide                         | Habitat à forte pente, à vitesses de courant rapides, substrat grossier et écoulement turbulent                                        | 25-60           | 50-200       | 1,5-2,5    | Galets, pierres et blocs                         | 10,2 %                    |
| 3. Radier                         | Habitat peu profond, à vitesse de courant modérée ou rapide, substrat grossier et écoulement turbulent                                 | 5-25            | 15-80        | $\leq 1,5$ | Gravier et galets                                | 6,5 %                     |
| 4. Plat                           | Habitat moyennement profond et rapide, caractérisé par un substrat peu rugueux et un écoulement relativement laminaire                 | 25-60           | 50-100       | 1,5-2,5    | Galets, gravier, sable                           | 8,6 %                     |
| 5. Profond ou mouille             | Habitat profond à substrat peu rugueux et faible vitesse de courant, y compris en surface                                              | $\geq 60$       | 5-50         | 1,5-3,0    | Substrat variable couvert de vase                | 67,7 %                    |
| 6. « Marmite »                    | Pool marginal, de profondeur variable et à vitesse de courant très lente                                                               | variable        | 5-20         | 1,5-3,0    | Substrat variable, principalement dalles ou vase | 2,2 %                     |
| 7. Végétation aquatique           | Herbiers de <i>Ranunculus</i> ou <i>Potamogeton</i> sp.                                                                                | 20-80           | 5-50         | 2,0-3,0    | Variable + colmatage                             | 0,5 %                     |
| 8. Rochers et gros blocs          | Blocs ( $\geq 0,1 \text{ m}^3$ ) isolés dans le cours principal                                                                        | $\geq 50$       | 5-50         | 2,0-3,0    | Blocs ( $\geq 50 \text{ cm}$ )                   | 0,5 %                     |
| 9. Aménagements des rives         | Enrochements, gabions, tunages                                                                                                         | $\geq 40$       | 5-50         | 4,0-8,0    | Blocs (25-50 cm)                                 | 1,5 %                     |
| 10. Végétation rivulaire immergée | Végétation rivulaire ligneuse (souches, racines) et non ligneuse (baldingères et roselières) immergée                                  | $\geq 30$       | 5-15         | 2,0-3,0    | Argile                                           | 0,9 %                     |
| 11. Embâcles                      | Obstacles d'origine végétale ou anthropique modifiant l'écoulement de l'eau                                                            | 30-50           | 15-50        | 4,0-8,0    | Variable                                         | 0,2 %                     |

### 2.2.2. Substrat et abris

La nature du substrat autour du point de mesure était définie selon un indice modifié de Wentworth (Fragnoud, 1987), en estimant à vue la taille des éléments déterminant la rugosité du substrat. Les classes définies sont présentées dans le **tableau 6.1**. Nous déterminons également la nature et l'abondance relative (surface occupée) de structures susceptibles d'offrir un abri au poisson, et que nous classons dans une catégorie d'habitats dits « fermés » ou « semi-ouverts » par rapport aux autres milieux. Dans cette catégorie, nous rangeons la végétation aquatique (herbiers de potamot ou de renoncles), la végétation rivulaire immergée ligneuse (souches, racines) et non ligneuse (baldingères, roselières), les embâcles (débris d'origine végétale ou anthropique formant un obstacle artificiel à l'écoulement de l'eau) de même que les structures aménagées par l'homme pour consolider les berges (tunages, gabions, enrochements). Enfin, nous incluons également les abris naturels constitués par les caches présentes sous les rochers et gros blocs.

## 2.3. Utilisation de la banque de données sur l'habitat en rivière

Toutes les mesures prises sur le terrain ont été utilisées pour la constitution d'une base de données paramétriques et non paramétriques à usage multiple, principalement à partir de la réalisation de cartes d'habitat.

### 2.3.1. Principe des cartes d'habitat (fig. 6.3)

Les mesures effectuées sont replacées spatialement sur des cartes du cours d'eau et utilisées pour délimiter les zones de profondeurs (isobathes ; **fig. 6.3 B**) et de vitesses (isocites ; **fig. 6.3 C**) comparables. Lors de la réalisation de ces cartes, nous supposons que la variation des paramètres de profondeur et de vitesse de courant entre deux points de mesures consécutifs avait un caractère quasi-linéaire, sur base de la représentativité de notre échantillonnage. L'intervalle de classe choisi pour les profondeurs et vitesses de courant est respectivement de 10 cm et 10 cm/s, excepté pour l'étude des frayères (très délimitées spatialement), pour lesquelles nous avons défini des classes de 5 cm de profondeur suite à un échantillonnage plus intensif (transects distants de 1 m). La répartition des abris est précisée sur une carte annexe (carte des mésohabitats ; **fig. 6.3 D**).

### 2.3.2. Utilisation des cartes d'habitat.

#### 2.3.2.1. Caractérisation du microhabitat par méthodologie indirecte

Ces cartes sont principalement utilisées pour définir les caractéristiques de l'habitat des sites occupés par les poissons, sur base de la méthodologie indirecte présentée dans le paragraphe 1.2.3. Dans le secteur de 4,5 km où se sont déroulées nos études par radiopistage, ces cartes ont également été utilisées pour définir les différents habitats occupés par les barbeaux pistés au cours des cycles journaliers et annuels. Dans ce cadre précis, les transects effectués sont toujours resitués par rapport au balisage utilisé pour les prises de mesures en radiopistage. La précision des cartes et l'utilisation de classes de profondeur et de vitesse de 10 cm et 10 cm/s de largeur sont compatibles avec la précision de nos localisations (1 m). Au besoin, nous avons effectué, d'une part, des transects complémentaires dans les zones les plus exploitées par les barbeaux pistés — afin de mieux rendre compte de leur utilisation de l'habitat — et, d'autre part, des mesures ponctuelles visant à caractériser les gîtes occupés.



**Fig. 6.4.** Illustration des principaux types de mésohabitats identifiés sur la zone d'étude et dont les définitions sont précisées dans le **tableau 6.2.**

- (1) faciès lotique profond (rapide et coulée)
- (2) faciès lotique de faible profondeur (radier)
- (3) faciès lentique et homogène (profond)
- (4) bloc rocheux en faciès lotique
- (5) chablis en faciès lentique (gîte G3P4)



### 2.3.2.2. Identification des mésohabitats

A partir des mesures effectuées, nous avons déterminé 11 types principaux de mésohabitats présents dans les secteurs étudiés (**tableau 6.2**; **fig. 6.3 D et 6.4**). Chaque mésohabitat correspond à un milieu homogène présentant des combinaisons relativement précises de profondeurs, vitesses de courant, substrat et abris (Felleys & Felleys, 1986). Ils peuvent être regroupés en trois grandes catégories : milieux lotiques ouverts (coulée, rapide, radier), milieux lenticules ouverts (plat, profond ou mouille, et marmites) et milieux fermés caractérisés par la présence d'un abri. Cette échelle intermédiaire entre la macro et la microrépartition constitue une approche non paramétrique dont les principaux avantages résident dans :

- la compatibilité entre précision de récolte des données et expression des résultats (imprécision de la pêche à l'électricité liée au rayon d'attraction de l'anode, risque de déplacement des poissons par l'équipe de pêche,...) ;
- l'application aisée à toutes les conditions d'études, par détermination directe du type de mésohabitat ou rétrodétermination à partir de mesures ;
- la compréhension directe des résultats, aussi bien dans le cadre de l'écologie fondamentale que dans celui de l'écologie appliquée et de la gestion des habitats en rivière.

En outre, la nécessité de cette expression non paramétrique de l'habitat apparaît clairement dans le cadre des études par pistage, pour lesquelles les conditions rencontrées en période de hautes eaux s'écartent fortement des mesures effectuées en période estivale ou automnale et correspondent à des situations où un échantillonnage régulier de l'habitat par transects s'avère strictement impossible. Par contre, la détermination du type de mésohabitat occupé demeure possible. Pour ces raisons, nous avons choisi d'exprimer en sus l'habitat occupé en termes non paramétriques de mésohabitats, permettant une comparaison entre saisons différentes.

### 2.3.3.3. Caractérisation des secteurs étudiés

Pour chaque secteur étudié, nous avons calculé, à partir des cartes d'habitat, les moyennes et les écarts-types des distributions des variables d'habitat, de même que la disponibilité de chaque classe de variable, exprimée en valeur absolue (surface, m<sup>2</sup>) et relative (% du secteur étudié ; **fig. 6.3 B' et C'**). La disponibilité de l'habitat est notamment utilisée pour calculer les courbes de préférence d'une espèce pour une variable. Nous serons toutefois amenés à relativiser cette notion d'habitat disponible, ce point étant discuté en détail dans le paragraphe 4.3.3.

## 3. Discussion méthodologique

### 3.1. Validité de la procédure suivie au cours des pêches à l'électricité

Les études par pêche électrique visant à déterminer l'utilisation de l'habitat par les poissons reposent sur l'hypothèse fondamentale postulant que le site de capture (ou de provenance) du poisson correspond à une localisation au sein de l'habitat préféré et supposent une non-interférence de la méthodologie utilisée avec l'occupation effective de l'habitat par le poisson. De tels biais méthodologiques liés au déplacement des poissons par le courant ou l'équipe de pêche ont été mis en évidence dans nombre d'études d'habitat (Goldstein, 1978 ; Orth *et al.*, 1981 ; Rinne, 1985). En secteur ouvert, cette hypothèse postule que le poisson est capturé à l'endroit qu'il occupait avant le passage de l'équipe de pêche et/ou que si des poissons sont déplacés au cours de



la pêche, soit ils seront capturés par la suite dans des habitats semblables, soit ils ne seront pas capturés. Dans les cours d'eau de section et de turbidité très faibles, cette hypothèse fondamentale peut être testée par observation directe. Dans l'Ourthe, où la largeur du cours varie entre 20 et 40 m, et où la turbidité est moyenne à forte, une telle expérience s'avère impossible. Aussi, pour tester l'hypothèse émise plus haut, nous avons étudié le comportement au cours de pêches à l'électricité des seuls poissons dont nous pouvions connaître la localisation et suivre les déplacements, à savoir les individus porteurs d'émetteurs radio.

10 barbeaux ( $\geq 30$  cm ; 9 en Ourthe et 1 en Méhaigne) ont ainsi été suivis au cours de pêches électriques, aussi bien en faciès lotique que lentique. Au cours de ces expériences, la méthodologie de pêche était celle décrite dans les paragraphes précédents et un opérateur radio renseignait l'équipe de pêche sur la localisation du poisson pisté. Les résultats de ces expériences peuvent être résumés en deux points principaux. Trois des 10 individus pistés ont pu être capturés, et ce, au cours de la première tentative de capture et à l'emplacement exact qu'ils occupaient avant le passage de l'équipe de pêche. Les 7 autres poissons ont tous été déplacés par l'équipe de pêche et n'ont pu être capturés, malgré plusieurs tentatives consécutives ou séparées (jusqu'à 15 essais en 1 h). Le suivi de leurs comportements par pistage a révélé qu'ils effectuaient des aller et retour fréquents entre gîtes d'une même aire de résidence pendant la durée de l'expérience, la fréquence des mouvements étant liée à celle des tentatives de capture.

Ces expériences suggèrent donc que si un barbeau doit être capturé au cours d'une pêche-habitat, il le sera dès la première tentative et au site qu'il occupait à l'origine. D'autre part, les poissons déplacés par l'équipe de pêche n'auront pas tendance à être capturés ultérieurement, du moins si nous travaillons en secteur ouvert (non limité par des filets de barrage, écrans électriques ou obstacles naturels — barrages, seuils —). Une comparaison entre les habitats déterminés par radiopistage et pêche à l'électricité sera présentée dans le chapitre 7, complétant l'approche expérimentale limitée définie dans ces paragraphes.

Il ressort de cette approche que l'étude de l'utilisation de l'habitat par pêche à l'électricité s'avère valable et adaptée au cas de l'espèce *Barbus barbus*, du moins pour les pêches effectuées à des moments de la journée où le poisson est peu actif (chapitre 4) et occupe des gîtes spatialement définis. Pour les autres composantes de l'ichtyofaune et notamment pour des espèces plus pélagiques, n'occupant pas de gîte ou de territoire bien défini, nous ne pouvons tirer les mêmes conclusions.

### 3.2. Comparaison des méthodologies directe et indirecte : test de la précision des cartes et des données récoltées par pistage

La comparaison des méthodologies directe et indirecte (§ 1.2.3) présentées dans ces paragraphes a pour objectif de tester la précision et la représentativité des cartes élaborées. Elle permet également de tester de manière indirecte la validité de l'étude d'habitat par radiopistage, puisque la méthodologie indirecte utilise le même principe que le pistage (localisation + report sur carte). La comparaison entre les deux méthodologies a été effectuée pour 4 stations de pêche en base fixe (secteurs à faciès lotique dominant, profondeur maximale = 1 m), au cours desquelles 521 poissons furent capturés. Les mesures d'habitat étaient exprimées en termes d'appartenance à une classe de 10 cm de profondeur et de 10 cm/s de vitesse de courant (10 cm du substrat). Pour chaque individu, les classes d'appartenance définies par les deux méthodologies étaient comparées, l'individu étant classé correctement par la méthodologie indirecte en cas d'identité des classes d'appartenance.

Les résultats sont présentés dans le **tableau 6.3**. Sur la base des classes définies, les informations de profondeur et de vitesses recueillies par la méthodologie indirecte sont correctes à plus de 80 %. Si nous englobons les erreurs d'une classe, qui traduisent principalement des différences faibles (ex. : 19 cm vs 20-30 cm), le pourcentage de

mesures de profondeurs et de vitesses acceptables est  $\geq 90$  %. Par contre, la détermination de la fréquentation d'abris par la méthodologie indirecte apparaît plus délicate puisque seuls 67 des 125 individus (soit 53,6 %) provenant d'un abri étaient associés correctement à ce facteur sur base de la méthodologie indirecte. L'erreur inverse (associer à un abri un individu capturé en milieu ouvert) était minime (5 individus mal classés sur 396 individus effectivement capturés en milieu ouvert). Cette sous-estimation de la fréquentation des abris fait principalement référence à des herbiers et blocs de petite taille non détectés au cours de notre échantillonnage alors que les herbiers ou blocs de grande taille de même que la végétation rivulaire immergée étaient classés correctement.

**Tableau 6.3.** Comparaison entre méthodologies directe et indirecte pour les données d'habitat récoltées au cours de 4 pêches électriques effectuées sur l'Ourthe, 521 poissons (salmonidés et non salmonidés) étant pris en considération. Les données récoltées selon les 2 méthodologies sont regroupées par classes de 10 cm de profondeur et de 10 cm/s de vitesse de courant. La comparaison des différentes classes pour chaque individu permet de dégager les nombres et pourcentages d'individus reclassés correctement par la méthodologie indirecte. Les sigles DA et HA signifient respectivement « Dans Abri » et « Hors Abri ».

| Profondeur<br>(cm)       |                 | Vitesse de courant<br>10 cm substrat (cm/s) |                 | Abris                  |                        |
|--------------------------|-----------------|---------------------------------------------|-----------------|------------------------|------------------------|
| N<br>Corrects            | N<br>Incorrects | N<br>Corrects                               | N<br>Incorrects | N<br>Corrects          | N<br>Incorrects        |
| total : 438              | 83              | 435                                         | 86              | total : 458            | 63                     |
| 1 classe écart           | 69              | —                                           | 46              | DA classés DA : 67     | DA classés HA : 58     |
| 2 classes d'écart        | 14              | —                                           | 29              | HA classés HA : 391    | HA classés DA : 5      |
| $\geq 3$ classes d'écart | 0               | —                                           | 11              |                        |                        |
| %<br>correct             | %<br>incorrect  | %<br>correct                                | %<br>incorrect  | %<br>correct           | %<br>incorrect         |
| total : 84,1 %           | 15,9 %          | 83,5 %                                      | 16,5 %          | total : 87,9 %         | 12,1 %                 |
| 1 classe écart           | 13,2 %          | —                                           | 8,8 %           | DA classés DA : 53,6 % | DA classés HA : 46,4 % |
| 2 classes d'écart        | 2,7 %           | —                                           | 5,6 %           | HA classés HA : 98,7 % | HA classés DA : 1,3 %  |
| $\geq 3$ classes d'écart | 0,0 %           | —                                           | 2,1 %           |                        |                        |

La méthodologie indirecte donne donc des résultats très satisfaisants, excepté dans les milieux extrêmement hétérogènes pour lesquels des précisions complémentaires (notamment sur la nature de l'abri) doivent être apportées au cours de la pêche. Toutefois, en fonction de la précision de la détermination du point de provenance du poisson capturé, cette méthodologie indirecte nous apparaît comme tout à fait acceptable. D'autre part, elle présente l'avantage d'être strictement comparable aux informations recueillies par radiopistage, et de tester indirectement cette méthodologie ne pouvant être vérifiée de manière directe.

## 4. Expression des résultats

### 4.1. Définition des classes de tailles

De manière à comparer l'utilisation de l'habitat chez le barbeau fluviatile en fonction de la taille des individus, nous avons défini 8 classes de tailles (longueur de corps à la fourche) dont la largeur est fixée à 50 mm, excepté pour les classes 0, 1 et 7, qui couvrent des gammes de tailles plus étendues. Ces regroupements nous ont paru

nécessaires au maintien d'un effectif minimum par classe, problème particulièrement perceptible chez les individus de grande taille, peu représentés au sein des populations étudiées.

|                                       |                                 |
|---------------------------------------|---------------------------------|
| Classe 0 : individus 0+ (< 65 mm)     | Classe 4 : individus 250-300 mm |
| Classe 1 : individus > 0+ et < 150 mm | Classe 5 : individus 300-350 mm |
| Classe 2 : individus 150-200 mm       | Classe 6 : individus 350-400 mm |
| Classe 3 : individus 200-250 mm       | Classe 7 : individus > 400 mm   |

Le choix d'une structure par taille plutôt qu'une structure par âge et par sexe se justifie en raison de plusieurs critères :

- différences de croissance entre mâles et femelles à partir de la quatrième ou de la cinquième année de vie (Philippart, 1977) ;
- difficulté de distinguer les classes 5+ et suivantes sur base de l'histogramme de tailles où plusieurs classes d'âge des 2 sexes sont imbriquées dans la fraction de la population comprise entre 200 et 350 mm (6 à 19 ans pour les mâles et 5 à 8 ans pour les femelles) ;
- impossibilité de distinguer mâles matures et femelles immatures des classes d'âge 3, 4 et 5 (croissance comparable) d'après des critères morphologiques en dehors de la période de reproduction, donc risque de confusion et d'amalgame ;
- différences de croissance marquées selon les générations, en fonction des conditions environnementales pendant la croissance (Philippart, 1977) ;
- génération d'un très grand nombre de classes à faible effectif limitant le pouvoir de résolution des analyses statistiques.

De plus, nous pensons qu'en dehors de la période de reproduction, le choix de l'habitat est davantage lié la taille de l'individu qu'à son âge ou son sexe. Pour ces multiples raisons, nous avons choisi d'étudier la répartition dans l'habitat (macrohabitat sectoriel, mésohabitat et microhabitat) sur base de classes de tailles.

## 4.2. Utilisation de l'habitat

### 4.2.1. Courbes d'indices d'utilisation et des valeurs-habitat (fig. 6.5)

Pour chaque variable, nous établissons des histogrammes de fréquence d'utilisation des classes de variables (10 cm pour la profondeur et 10 cm/s pour les vitesses de courant) par une espèce ou une classe de tailles de cette espèce. Nous calculons pour chaque classe de la variable considérée un **indice d'utilisation** d'une variable en divisant les fréquences par la valeur du mode de la distribution, ce qui permet d'obtenir des polygones de fréquence relative normalisés (amplitude maximale = 1,0) et donc aisément comparables. Pour chaque distribution, nous définissons à partir de la base de données ordonnées, les **plages d'utilisation à 50, 75 et 90 %**, les limites inférieure et supérieure de ces plages (respectivement p 0,25-0,75, p 0,125-0,875 et p 0,05-0,95) correspondant aux limites de tolérance au degré de confiance correspondant. Plusieurs auteurs (dont Bovee, 1986) définissent également une plage d'utilisation à 95 %, mais sa signification biologique nous apparaît strictement réservée à des effectifs très élevés ( $\geq 200$ ).

Nous conférons des valeurs d'habitat de 0,5 et  $\geq 1,0$ , respectivement aux plages d'utilisation recouvrant 75 % et 50 % de la distribution d'une variable, suite à l'approche de l'indice normalisé de convenance (« normalized suitability index », NSI) par Gosse (1982). Pour la plage d'utilisation à 90 %, nous avons préféré suivre la recommandation de Bovee (1986), suggérant d'utiliser une valeur de 0,2 (vs 0,1 proposé par Gosse), de manière à présenter une échelle cohérente basée sur la formule :

$$\text{Valeur d'habitat (VH)} = 2 \times (1-P) \quad \text{où } P = \text{plage d'utilisation}$$

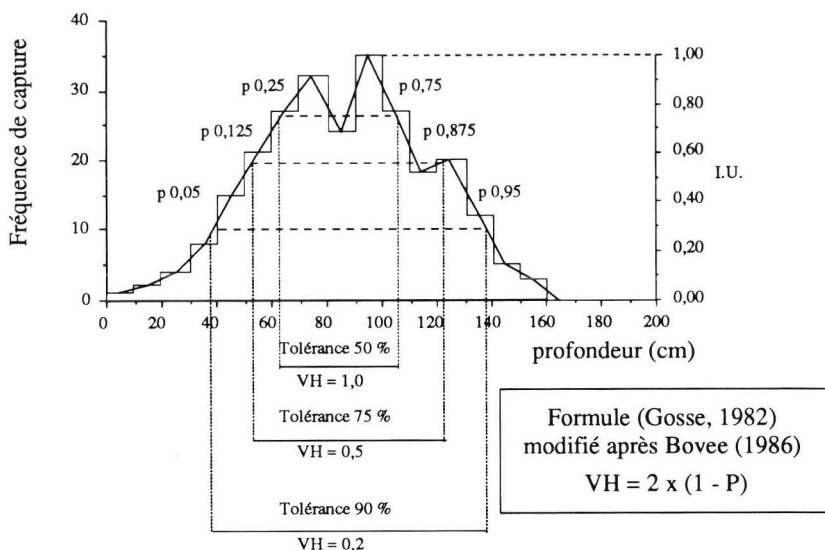


Fig. 6.5. Illustration du principe de calcul des indices d'utilisation (I.U.) et des valeurs d'habitat. Fréquences de capture portées en ordonnée et valeur de I.U. = 1,0 conférée au mode de la distribution. Détermination des plages d'utilisation à 50 % (p 0,25 - p 0,75), à 75 % (p 0,125 - p 0,875) et à 90 % (p 0,05 - p 0,95), auxquelles sont affectées les valeurs d'habitat VH selon la formule présentée. Exemple imaginaire.

La définition d'une valeur-habitat globale à l'échelle d'un microhabitat (ou point) est établie en intégrant les valeurs d'habitat respectives des différentes variables prises en compte pour sa caractérisation et en accordant à ce point la valeur d'habitat minimale de l'ensemble de ses descripteurs. (ex. : prof = 15 cm (VH < 0,2) ; Vf = 5 cm/s (VH = ≥ 1,0) et absence d'abri (VH = 0,5) donne une valeur-habitat résultante < 0,2). La même démarche est suivie à l'échelle du mésohabitat.

Dans les chapitres 7 et 8, aussi bien pour l'approche des variations annuelles de l'utilisation de l'habitat que pour les comparaisons avec les autres espèces, nous présenterons tous les résultats de manière standardisée sous la forme de graphiques d'indice d'utilisation sur lesquels nous indiquerons les valeurs limitant les plages à 50, 75 et 90 %. En parallèle avec cette approche non paramétrique, nous préciserons la valeur moyenne de chaque distribution, selon l'approche définie par Shirvell et Dungey (1980) pour l'étude du microhabitat de frai et de nutrition chez la truite fario (*Salmo trutta fario*), correspondant à la définition de Felley et Felley (1986) du terme de « préférence pour une variable » (« *A species preference for a variable is defined by the state of the variable where most individuals are likely to be found and is estimated by the arithmetic mean of the variable over all individuals collected* »).

#### 4.2.2. Mode de calcul d'une amplitude pondérée d'utilisation d'une variable

Le problème évoqué dans ces paragraphes est similaire à celui évoqué pour l'analyse de la dimension du domaine vital et de l'aire d'activités, à savoir les critères de choix d'un estimateur unique de l'amplitude d'utilisation d'une variable dans le cas d'une distribution non normale. Si le problème évoqué est comparable, le cadre d'utilisation est sensiblement différent puisque la variable spatiale envisagée pour l'étude du domaine vital est à caractère composite, basée sur les coordonnées des localisations d'un individu, qui traduisent aussi bien les préférences pour les variables

d'habitat que l'expérience vécue (chapitre 5), et ce dans le cadre d'activités différentes (repos au gîte, nutrition, activités de reproduction). Aussi, dans ce cadre hétérogène, aucune localisation ne peut être à priori écartée et l'estimation par polygone convexe représente la seule approche vraiment objective de l'occupation de l'espace (cf. chapitre 2, § 4.2). L'approche correspondante pour l'utilisation d'un descripteur physiographique comme la profondeur ou la vitesse de courant serait de considérer l'amplitude de la plage d'utilisation à 100 % de la variable. Toutefois, cette approche risquerait d'être biaisée, dans le cas d'une récolte de données par pêche à l'électricité, par les valeurs extrêmes pouvant correspondre à des sites occupés par des individus déplacés par l'équipe de pêche ou, dans le cadre d'une étude par radiopistage, par une erreur de localisation. De plus, les utilisations d'une variable sont considérées dans un cadre spatial et temporel précis, en fonction de l'activité qui leur est associée (habitat hivernal de gîte diurne, habitat estival de nutrition crépusculaire,...).

Aussi, en raison de l'homogénéité de ces descripteurs (par rapport à la variable spatiale) et des risques de surestimation de l'amplitude réelle par intégration des valeurs extrêmes, nous proposons un mode de calcul d'une amplitude d'utilisation d'une variable pondérée par sa distribution d'utilisation. Ce mode de calcul prend en compte les plages d'utilisation d'une variable, en conférant à ces plages le coefficient multiplicateur de leur valeur d'habitat [ $VH = 2 \times (1-P)$ ]. La somme des produits des plages d'utilisation par leur coefficient de valeur d'habitat est ensuite divisée par la somme des coefficients de valeurs d'habitat, donc selon la formule générale :

$$Ai = \sum_{j=1}^p (Pl_{j,i} \times VH_j) / \sum_{j=1}^p VH_j$$

où  $Ai$  = amplitude pondérée d'utilisation de la variable  $i$

$Pl_{j,i}$  = largeur de la plage d'utilisation de la variable  $i$  au degré de confiance lié à  $j$  (50, 75 ou 90 %)

$VH_j$  = valeur d'habitat conférée au degré de confiance lié à  $j$  (1,0 pour plage à 50 % 0,50 pour plage à 75 % ; ...)

Pour les plages d'utilisation prises en compte dans notre étude (50, 75 et 90 %), la formule devient :

$$Ai = [(Pl_{50,i} \times 1,0) + (Pl_{75,i} \times 0,5) + (Pl_{90,i} \times 0,2)] / (1,7)$$

**Exemple :** Considérons la distribution d'utilisation de la variable profondeur présentée sur la **figure 6.5**. L'amplitude pondérée d'utilisation de la variable est de 57,8 cm.

| Plages d'utilisation (amplitude) | Coefficient | Produit |
|----------------------------------|-------------|---------|
| P50 = 62-105 (43)                | 1,0         | 43 cm   |
| P75 = 52-122 (70)                | 0,5         | 35 cm   |
| P90 = 37-138 (101)               | 0,2         | 20,2 cm |
| Somme des produits =             |             | 98,2 cm |
| Somme des coefficients =         |             | 1,7     |
| Amplitude d'utilisation =        |             | 57,8 cm |

#### 4.2.3. Mode de calcul des recouvrements d'habitats

De manière à pouvoir effectuer des comparaisons entre les habitats d'une même espèce au cours de saisons différentes ou dans des cours d'eau différents, ou encore entre les habitats de différentes espèces ou classes de tailles au cours d'une même saison, nous proposons un mode de calcul des recouvrements des habitats utilisés par deux catégories (taxons, espèces ou classes de tailles). Les méthodes statistiques classiques

de comparaison (t-test, tables de contingence) permettent de préciser si les moyennes ou distributions d'utilisation d'une variable par deux catégories sont différentes ou non, mais ne permettent pas de quantifier ces différences ou similitudes. Notre mode de calcul présente l'avantage de quantifier ces différences ou similitudes en termes de pourcentages de recouvrement, en tenant compte de l'intensité d'utilisation des plages des descripteurs de l'habitat. Il repose sur la prise en compte des plages d'utilisation des différents descripteurs de l'habitat par les deux catégories et sur la pondération des recouvrements des plages par leur fréquence d'utilisation, suivant la formule générale :

$$\% \text{ recouvrement } (1,2) = \sum_{j=1}^p [P_i^n (C_{j,i} / Pl_{j,i,2}) \times VH_j] / \sum_{j=1}^p VH_j$$

où  $i$  = variable (1 à  $n$ ) ;  $j$  = degré de confiance de la plage d'utilisation ;

$\sum_j$  = somme liée au nombre de plages d'utilisation prises en considération,  $j$  indiquant le degré de confiance de la plage ;

$P_i$  = produit lié au nombre de variables  $i$  ;

$C_{j,i}$  = partie des plages d'utilisation de la variable  $i$  au degré de confiance  $j$  qui est commune aux catégories 1 et 2 ;

$Pl_{j,i,2}$  = largeur de la plage d'utilisation de la variable  $i$  au degré de confiance lié à  $j$  (50, 75, 90 ou 95 %) pour la catégorie 2 ;

$VH_j$  = valeur d'habitat conférée au degré de confiance lié à  $j$  (1,0 pour plage à 50 % ; 0,5 pour plage à 75 % ; ...).

**Exemple :** Soient 2 catégories (taxons, espèces ou classes de tailles) 1 et 2, dont l'habitat est caractérisé par les plages d'utilisation à 50, 75 et 90 % des variables a et b,

|            | Catégorie 1  | Catégorie 2  | Partie commune | Largeur plage d'utilisation par catégorie 1 | Largeur plage d'utilisation par catégorie 2 |
|------------|--------------|--------------|----------------|---------------------------------------------|---------------------------------------------|
| Variable a | P50 = 62-105 | P50 = 25-68  | 6              | 43                                          | 43                                          |
|            | P75 = 52-122 | P75 = 18-83  | 31             | 70                                          | 65                                          |
|            | P90 = 37-138 | P90 = 15-108 | 71             | 101                                         | 93                                          |
| Variable b | P50 = 15-35  | P50 = 25-48  | 10             | 20                                          | 23                                          |
|            | P75 = 10-48  | P75 = 18-63  | 30             | 38                                          | 45                                          |
|            | P90 = 7-60   | P90 = 15-77  | 45             | 53                                          | 62                                          |

Le recouvrement de l'habitat de la catégorie 2 par la catégorie 1 est obtenu en effectuant les produits des recouvrements des :

plages à 50 % :  $6/43 \times 10/23 = 6,1 \%$

plages à 75 % :  $31/65 \times 30/45 = 31,8 \%$

plages à 90 % :  $71/93 \times 45/62 = 55,4 \%$

en les multipliant par les valeurs d'habitat des plages considérées et en divisant leur somme par 1,7 (somme des valeurs d'habitat) :

$$[(6,1 \times 1,0) + (31,8 \times 0,5) + (55,4 \times 0,2)] / 1,7 = \mathbf{19,9 \%}$$

Le recouvrement de l'habitat de la catégorie 1 par celui de la catégorie 2 est calculé suivant le même principe et vaut 21,4 %.

Les résultats sont exprimés sous forme de matrice de pourcentages de recouvrements d'habitat, le recouvrement d'une catégorie par elle-même étant logiquement de 100 %.

|             | Catégorie 1 | Catégorie 2 |
|-------------|-------------|-------------|
| Catégorie 1 | 100,0       | 21,4        |
| Catégorie 2 | 19,9        | 100,0       |

### 4.3. Courbes de préférence pour l'habitat

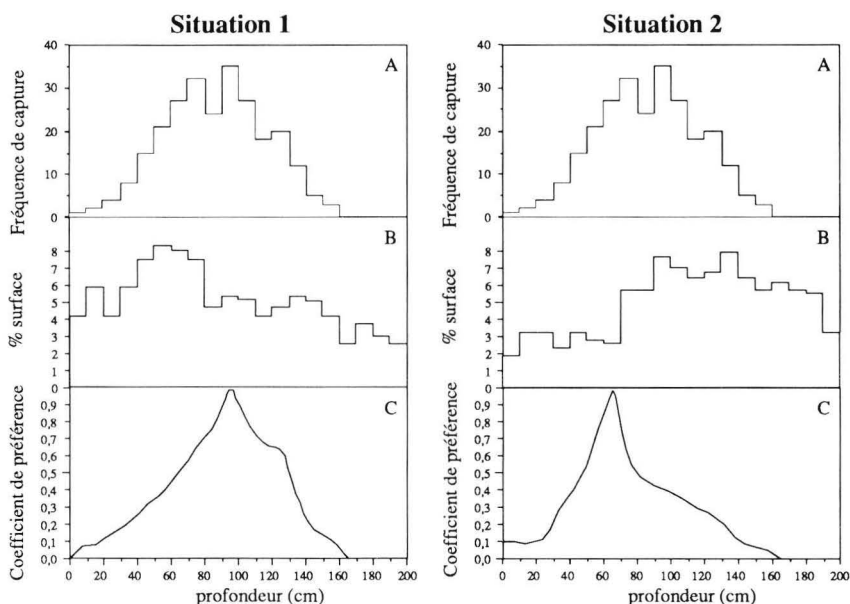
#### 4.3.1. Principe (fig. 6.6)

Au sens le plus couramment admis dans la littérature nord-américaine, le terme de préférence pour une classe d'une variable fait référence à la notion de choix, et donc aux notions d'utilisation de cette variable par une espèce (« habitat utilization ») et de disponibilité de cette variable (« habitat availability »). Les coefficients de préférences sont définis par la formule suivante (Bovee, 1986 ; DeGraaf & Bain, 1986) :

$$P_i = (F_i/F_t) / (D_i/D_t)$$

- où  $P_i$  = préférence de l'espèce pour la valeur  $i$  d'une variable  $X$   
 $F_i$  = nombre de poissons associés à la valeur  $i$  d'une variable  $X$   
 $F_t$  = nombre total de poissons  
 $D_i$  = nombre de mesures de la variable  $X$  ayant la valeur  $i$   
 $D_t$  = nombre total de mesures de la variable  $X$

Les coefficients de préférence sont ensuite normalisés en les divisant par le mode de préférence, de manière à rendre les courbes de préférences comparables entre différentes espèces ou cours d'eau. De même, des valeurs d'habitat peuvent être déterminées sur la base des courbes de préférence.



**Fig. 6.6.** Illustration du principe de calcul des coefficients de préférence.  
 A. Distribution des fréquences de captures par classes de la variable (= fréquentation des classes).  
 B. Distribution relative des fréquences des classes de variables sur la zone considérée (= disponibilité des classes).  
 C. Coefficient de préférence (fréquentation / disponibilité), normalisé en conférant la valeur de 1,0 à la préférence maximale.

**Situations 1 et 2 :** illustration de la variation de la préférence pour la variable considérée en fonction de sa disponibilité. Exemple imaginaire.



### 4.3.2. Restriction d'ordre méthodologique

Dans un premier temps, précisons que l'approche de la disponibilité de l'habitat sur base du nombre de mesures peut s'avérer incorrecte dans plusieurs situations, en fonction de la largeur de classe utilisée pour les variables étudiées.

**Exemple imaginaire :** Soient 2 transects A et B distants de 5 m, sur lesquels on mesure la profondeur : la profondeur sur le transect A varie entre 10 et 35 cm ; la profondeur sur le transect B varie entre 50 et 75 cm. Si la largeur de classe utilisée pour la variable profondeur est de 20 cm, aucun biais méthodologique n'est généré par cette approche. Par contre, si la largeur de classe est de 10 cm, la classe 40-49 cm ne sera pas représentée dans le calcul de disponibilité effectué à partir du nombre de mesures.

Il est évident que dans une situation aussi simpliste, l'erreur serait immédiatement corrigée par le chercheur. Le problème majeur est que la disponibilité d'une variable est souvent calculée à partir d'un grand nombre de transects et de mesures, de telle sorte que les erreurs sont nettement moins aisées à détecter. Aussi, nous préférons calculer la disponibilité de l'habitat sur base des cartes d'habitat dont le principe est présenté dans le paragraphe 2.3.1. Le principe est semblable mais les erreurs d'estimation de disponibilité sont minimisées par le principe de variation linéaire du paramètre envisagé entre points de mesure adjacents. Cette approche est nettement plus longue (report des points de mesures sur cartes, tracés d'isobathes, calcul de surfaces) mais nous apparaît comme plus correcte.

### 4.3.3. Restrictions d'ordre biologique

Indépendamment de la restriction méthodologique, nous émettons plusieurs restrictions d'ordre logique et biologique quant à l'utilisation de la notion de préférence au sens défini dans le § 4.3.1. La première restriction fait référence au risque de surestimation de la préférence pour des habitats très peu représentés sur le secteur d'étude, situation illustrée par l'exemple suivant. Soient deux classes *i* et *j* d'une variable *X*, dont les disponibilités relatives sur un secteur d'étude sont respectivement 1 % et 30 %. Leurs fréquentations relatives par une espèce *Y* sont respectivement de 5 % et 60 %. Les coefficients de préférence (non standardisés) de *Y* pour les classes *i* et *j* sont donc respectivement 5,0 et 2,0. Après standardisation, la classe *j* serait associée à un coefficient de préférence de 0,4 alors qu'elle est occupée par 60 % de l'effectif de l'espèce *Y*. En corollaire, si un biais méthodologique intervient au cours de la récolte de données, par exemple en déplaçant le poisson de son site d'origine vers un habitat peu représenté, l'erreur commise aura une importance relative nettement plus conséquente au niveau des courbes de préférence qu'à celui des courbes d'utilisation. Pour minimiser ce risque, Bovee (1986) suggère de ne pas prendre en compte les classes représentées par un effectif inférieur à 5 individus.

La deuxième restriction que nous émettons vis-à-vis de l'emploi des coefficients de préférence s'inscrit dans le cadre du mode d'occupation de l'espace par une espèce. Chez une espèce territoriale, comme la plupart des salmonidés juvéniles ou adultes, le calcul de coefficients de préférences prend un sens dans la mesure où existe une ségrégation spatiale entre les individus, laquelle risque en effet de déplacer des individus vers des habitats moins préférés en cas de dilution ou de raréfaction de l'habitat préféré. Chez une espèce non territoriale comme le barbeau, le problème est très différent, et, une fois encore, le risque de surestimation des préférences vis-à-vis des classes d'habitat à faible disponibilité reste important.

Le troisième aspect que nous envisageons fait référence à la notion de disponibilité d'habitat, et plus particulièrement à l'échelle à laquelle elle doit être calculée. En d'autres termes, quelle est la limite spatiale que nous fixons aux possibilités de choix du poisson ? En règle générale, la disponibilité est calculée sur le secteur où est effectué la pêche de capture, secteur dont les limites sont déterminées en fonction des caractéristiques physiographiques du milieu (ex. : rupture de pentes). Cette délimitation est logique et relativement objective, mais inadaptée pour des individus chez lesquels l'aire d'activités journalières a une taille supérieure à celle du secteur étudié. De même, si un individu occupe une aire d'activités dont la dimension est nettement inférieure à celle du secteur étudié, le calcul de coefficient de préférence sur base de la disponibilité de l'habitat à l'échelle du secteur constitue un biais méthodologique.

#### 4.3.4. Conclusion

Aussi, et principalement en raison de cette dernière restriction, nous n'aborderons pas le problème de l'utilisation de l'habitat chez le barbeau fluviatile sous l'angle des coefficients de préférence : les aires d'activités et domaines vitaux présentent une gamme de variations trop importante d'un individu à l'autre et ne permettent pas une approche cohérente du problème sous cet angle. La seule situation dans laquelle nous pouvons définir ce type d'approche chez le barbeau est l'occupation de frayères délimitées spatialement, sur lesquelles la densité de population est extrêmement élevée, et au niveau desquelles s'exerce un choix pour des microhabitats très précis. Nous aborderons cet aspect dans le chapitre 9. Pour les autres types de microhabitats sélectionnés (aire de résidence, habitat de nutrition), nous nous baserons exclusivement sur les courbes d'utilisation du microhabitat.

## Chapitre 7

# Etude de l'utilisation et de la selection du microhabitat au cours du cycle annuel, selon les activités et la taille des individus

### 1. Introduction, structure du chapitre

Dans ce chapitre, nous étudions l'habitat du barbeau fluviatile à l'échelle de la microrépartition des individus, en fonction de leurs préférences ou tolérances pour des valeurs précises des variables du microhabitat. L'objectif est d'esquisser le cycle annuel d'occupation de l'habitat du barbeau fluviatile, de quantifier les différences ou similitudes entre les classes de tailles composant la population et de définir les implications de ces paramètres sur les stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez l'espèce étudiée. Contrairement à l'approche descriptive de la macrorépartition des peuplements, présentée dans le chapitre 1, la microrépartition est susceptible de présenter des variations nettement plus marquées, notamment au cours du cycle journalier (chapitre 4). Elle est donc plus difficile à appréhender et se doit d'être relativisée en fonction du type d'activités associées à l'occupation de l'habitat, soulignant la nécessité d'une connaissance des variations saisonnières des rythmes d'activités de l'espèce étudiée, comme celle présentée dans le chapitre 4 de notre travail. Pour cette raison, lorsque nous emploierons les termes de mésohabitat et de microhabitat, nous leur adjoindrons systématiquement un qualificatif (ou complément de détermination) lié à la période de l'année et du jour, et au type d'activité qui lui est associé (ex. : mésohabitat hivernal de gîte diurne, estival de nutrition crépusculaire,...). Dans ce chapitre, nous faisons exclusivement référence à l'habitat physique, les relations intra- et interspécifiques étant abordées dans le chapitre 8. De même, nous n'aborderons pas dans ces paragraphes le microhabitat de frayère, qui sera décrit dans le chapitre consacré à l'étude de l'hyperespace reproducteur de l'espèce (chapitre 9).

Notre approche repose sur l'interaction entre les méthodologies de pêche-habitat développées dans le chapitre précédent et les techniques de biotélémetrie (chapitre 2), de manière à pouvoir couvrir l'ensemble des situations susceptibles d'être rencontrées au cours du cycle annuel. Nous nous attacherons tout d'abord à l'occupation du microhabitat dans deux situations bien tranchées sur l'échelle thermique, l'hiver (décembre 1989) et l'été (août 1990), mais qui situent toutes deux les barbeaux dans des conditions de mobilité spatiale réduite liée à une fidélité consistante vis-à-vis de l'aire de résidence (chapitre 3, **fig. 3.8**), soulignant l'importance du choix de l'habitat au cours de ces deux saisons. Ces situations extrêmes, étudiées par pêche à l'électricité sur la zone de l'Ourthe au sein de laquelle ont pris place nos sessions de radiopistage, seront qualifiées de situations de référence.

Nous complétons cette première analyse par une étude de l'habitat automnal (septembre-octobre), étalée sur les années 1989 et 1990, dans 13 stations à faciès lotique dominant, réparties dans la zone d'étude et dans la partie aval de la zone à barbeau alcaline de l'Ourthe (Comblain-la-Tour et Comblain-au-Pont). En raison de la similitude entre les patrons d'activités estivaux et automnaux et de la faible mobilité à la transition été-automne, nous émettons l'hypothèse que les préférences pour les variables du microhabitat sont comparables au cours des deux saisons. Cette étude devait donc nous permettre non seulement de tester la réalité des préférences mises en évidence par l'étude estivale, mais aussi d'étudier de manière quantitative les individus 0+, plus aisément capturables en cette saison (en rapport avec leur taille) et de comparer l'utilisation de l'habitat par le barbeau et par les autres espèces occupant ces milieux (cette dernière approche étant développée dans le chapitre 8). Le choix de stations lotiques était effectué sur base des préférences estivales des barbeaux pour des mésohabitats de type coulée, rapide et radier.

Selon Bovee et Cochnauer (1977), les préférences d'une espèce et, par extension, d'une classe de tailles d'une espèce sont relativement constantes d'un cours d'eau à l'autre au sein d'une entité géographique homogène (dans ce cas, le bassin de la Meuse en Belgique). Pour tester cette hypothèse, nous avons effectué une étude comparative de l'occupation de l'habitat par le barbeau fluvial dans la basse Méhaigne, petit affluent de Meuse hutoise (longueur 65 km), dont l'ichtyocénose est quasi exclusivement cyprinicole, dominée par les cyprins rhéophiles en biomasse et les cyprins d'eau lente et cyprins d'accompagnement en densité. Les populations de barbeaux, naguère abondantes, avaient presque complètement disparu du cours d'eau à la fin des années 1970, suite aux pollutions chroniques de l'industrie sucrière et aux aménagements effectués, notamment l'installation, dans la partie aval du cours, de barrages infranchissables bloquant la remontée potentielle des géniteurs de Meuse. Grâce à une amélioration sensible de la qualité de l'eau au début des années 1980, un programme de reconstitution des populations au moyen d'individus produits en pisciculture a été entrepris par le Laboratoire de Démographie des Poissons en collaboration avec la Commission Provinciale de Liège du Fonds Piscicole de la Région Wallonne (Philippart & Mélard, 1983 ; Philippart, 1987, 1990). Suite aux repeuplements successifs effectués à partir de barbeaux de 8-10 cm élevés en milieu contrôlé, la population présentait temporairement une structure déséquilibrée, caractérisée par l'absence de recrutement jusqu'en 1989 et donc de juvéniles < 100 mm, de même que par la rareté des individus > 300 mm, survivants des premiers repeuplements expérimentaux ou de la population sauvage relicte. L'étude effectuée en Méhaigne devait donc permettre également de tester si l'utilisation de l'habitat par différentes classes de tailles était influencée par la structure de la population.

Si l'hypothèse nulle présentée dans le paragraphe précédent était vérifiée, nous pourrions compléter le cycle annuel d'occupation de l'habitat chez le barbeau fluvial par les résultats d'une étude effectuée en période périhivernale (fin de l'automne, début du printemps) sur ce cours d'eau dans lequel les fluctuations du débit sont sensiblement plus modérées qu'en Ourthe et autorisent une récolte de données au cours de ces périodes (alors qu'un échantillonnage périhivernal par pêche à l'électricité dans l'Ourthe serait inévitablement biaisé en raison de la variabilité considérable d'accessibilité des différents habitats).

Les études d'habitat effectuées par biotélémétrie nous permettront d'une part, de tester la validité de la méthodologie de pêche-habitat utilisée pour la caractérisation des habitats diurnes, et, d'autre part, de caractériser les microhabitats ne pouvant être aisément étudiés par pêche à l'électricité, à savoir les microhabitats de crue, de gîte nocturne et de nutrition du barbeau fluvial.

## 2. Matériel et méthodes

### 2.1. Conditions d'études et de captures par pêche à l'électricité

#### 2.1.1. Pêches hivernales et estivales en Ourthe

Les études estivales et hivernales du microhabitat du barbeau fluviatile dans l'Ourthe ont été effectuées lors des deux couvertures complètes de la zone d'étude centrée sur Hamoir au cours desquelles nous avons caractérisé la structure de la population (chapitre 1, section 3). Les deux campagnes de pêche à l'électricité ont été réalisées au cours de la première décennie de décembre 1989 et de la dernière décennie d'août 1990, en suivant la méthodologie de type « base mobile » décrite dans le chapitre 6 (§ 1.2.1). Les conditions de débit étaient faibles et comparables au débit d'étiage au cours des deux saisons (hauteur d'eau à l'échelle limnimétrique du pont de Hamoir ( $h$ ) = 10-15 cm, correspondant à un débit de 10-12 m<sup>3</sup>/s) et les régimes thermiques étaient typiques des périodes étudiées (température moyenne journalière comprise entre 0 et 4 °C en décembre 1989 et entre 15,5 et 19,5 °C en août 1990). Les récoltes de données par pêche à l'électricité, prenant place exclusivement au cours de la photophase et débutant pendant la matinée, nous pouvons présumer raisonnablement, sur base des résultats obtenus par radiopistage (chapitre 4), que tous les barbeaux capturés dont la taille est  $\geq 200$ -250 mm occupent des microhabitats correspondant à une aire de résidence (et à son ou ses gîtes). Cette correspondance ne peut toutefois être étendue strictement aux barbeaux  $\leq 200$  mm, dont les rythmes d'activités n'ont pu être établis par radiopistage.

#### 2.1.2. Pêches automnales en Ourthe

Les pêches de la session automnale ont été réalisées en septembre-octobre 1989-1990 dans 13 stations à faciès lotique, réparties au sein de la zone à barbeau alcaline de l'Ourthe, et en suivant la méthodologie de type « base fixe » décrite dans la section 1.2.2.2 du chapitre 6 (relevés de position au niveau Tenimat 3 F). La température était comprise entre 8 et 13 °C, conditions thermiques intermédiaires entre les situations estivales et hivernales. Le niveau d'eau était sensiblement plus élevé que lors des campagnes de pêche estivale et hivernale (en moyenne, 10 cm). Les pêches étaient toujours été réalisées au cours de la photophase et terminées entre 13h00 et 14h00, de sorte que nous pouvons raisonnablement présumer, sur base des rythmes d'activités décrits dans le chapitre 4, que les barbeaux  $> 200$  mm que nous avons capturés occupaient un habitat de type aire de résidence.

#### 2.1.3. Pêches en Méhaigne

Les études d'habitat en Méhaigne ont été effectuées par pêche à l'électricité (base fixe) sur des secteurs couvrant une longueur de 660 m et une surface de 0,51 ha, localisés à Pîtet et Latinne-Hosdent. La largeur du cours d'eau variait entre 5,5 et 25 m (moyenne = 7,7 m), les valeurs maximales correspondant à un secteur situé à l'aval d'un ancien barrage. Si nous exceptons ce paramètre, les caractéristiques physiographiques des secteurs étudiés étaient comparables à celles de la zone étudiée sur l'Ourthe (chapitre 1, **tableau 1.1**). A titre informatif, ces caractéristiques sont précisées dans le **tableau 7.1**. La profondeur sur les secteurs étudiés atteignait un maximum de 2 m et la vitesse de courant ne dépassait 1 m/s que sur quelques points de mesure. La proportion de faciès lotiques était de 50 % et tous les types de mésohabitats décrits dans le **tableau 6.2** étaient présents, excepté les blocs ou rochers, rencontrés exceptionnellement sur la zone d'étude. La méthodologie de récolte de données était indirecte (localisation et report sur carte d'habitat). Les localisations des poissons étant déterminées directement

en termes de coordonnées longitudinales et transversales, suivant la première méthodologie proposée dans le § 1.2.2.2 du chapitre 6. Ces secteurs ont été couverts à 5 reprises en 1988 et 1989 :

- 1) mai-juin 1988 : situation estivale ( $t^{\circ} = 11-16^{\circ}\text{C}$ , conditions d'étiage) ;
- 2) fin octobre, début novembre 1988 : fin d'automne ( $t^{\circ} = 4-8^{\circ}\text{C}$ , niveau d'eau élevé) ;
- 3) janvier-février 1989 : fin de l'hiver thermique ( $t^{\circ} = 4-8^{\circ}\text{C}$ , niveau d'eau élevé) ;
- 4) juin 1989 : situation estivale ( $t^{\circ} = 12-16^{\circ}\text{C}$ , conditions d'étiage) ;
- 5) septembre-début octobre 1989 : automne ( $t^{\circ} = 9-12^{\circ}\text{C}$ , conditions d'étiage).

**Tableau 7.1. Caractéristiques des stations étudiées en Méhaigne. Les vitesses de courant indiquées correspondent aux mesures à 10 cm du substrat.** Les stations 1 à 9 sont jointives et forment le secteur de Pîtet ; les stations 10 à 16 sont également adjacentes et définissent le secteur de Latinne-Hosdent (stations numérotées de l'aval vers l'amont).

| Station | Longueur (m) | Surface (m <sup>2</sup> ) | Profondeur (cm) |          | Vitesse de courant (cm/s) |          |
|---------|--------------|---------------------------|-----------------|----------|---------------------------|----------|
|         |              |                           | moyenne         | maximale | moyenne                   | maximale |
| 1       | 50           | 393,3                     | 31,2            | 75       | 30,7                      | 105      |
| 2       | 55           | 294,4                     | 31,5            | 75       | 60,9                      | 125      |
| 3       | 80           | 479,4                     | 97,0            | 165      | 9,7                       | 95       |
| 4       | 25           | 142,9                     | 98,7            | 145      | 14,6                      | 85       |
| 5       | 75           | 488,6                     | 32,9            | 85       | 48,1                      | 135      |
| 6       | 35           | 169,7                     | 49,8            | 125      | 21,8                      | 85       |
| 7       | 25           | 360,0                     | 108,3           | 200      | 4,5                       | 25       |
| 8       | 30           | 298,4                     | 81,4            | 165      | 6,9                       | 65       |
| 9       | 35           | 408,7                     | 39,4            | 75       | 20,3                      | 35       |
| 10      | 50           | 378,5                     | 31,5            | 55       | 15,9                      | 35       |
| 11      | 55           | 410,6                     | 30,0            | 55       | 30,9                      | 105      |
| 12      | 45           | 329,3                     | 39,4            | 75       | 20,8                      | 75       |
| 13      | 40           | 432,7                     | 22,3            | 55       | 55,9                      | 95       |
| 14      | 30           | 360,2                     | 26,9            | 75       | 41,1                      | 105      |
| 15      | 15           | 141,8                     | 59,8            | 155      | 14,5                      | 105      |
| 16      | 15           | 49,6                      | 56,7            | 95       | 8,5                       | 25       |

Les points 1, 4 et 5 ont été regroupés, formant un ensemble homogène au point de vue hydrologique et thermique, caractéristique de la saison de croissance. Le regroupement s'avérerait nécessaire en raison des faibles densités de population sur les secteurs étudiés, une expression éclatée des résultats risquant en effet de générer des courbes d'utilisation peu informatives. Cet ensemble sera comparé aux situations estivales et automnales en Ourthe, étudiées dans des conditions thermiques et hydrologiques comparables.

Les points 2 et 3 ont été regroupés et assimilés à une période qualifiée de « périhivernale » (température =  $4-8^{\circ}\text{C}$ , débit plus élevé), intermédiaire d'un point de vue thermique entre la situation automnale et la situation hivernale typique étudiée en décembre 1989 sur l'Ourthe ( $t^{\circ} < 4^{\circ}\text{C}$ ). Ce second ensemble sera analysé séparément puisque nous ne disposons pas de base de données comparables pour l'Ourthe.

## 2.2. Récolte des données sur l'occupation du microhabitat

### 2.2.1. Pêche à l'électricité

Pour chaque poisson capturé, nous déterminons l'espèce, le sexe (en période de reproduction) et la taille au moment de la capture. Les individus capturés sont répartis selon les 8 classes de tailles définies dans le § 4.1 du chapitre 6. Les microhabitats

correspondant aux sites de provenance des poissons capturés sont décrits en termes de profondeurs, de vitesses de courant (10 cm du substrat et en surface) et d'abris, selon la classification présentée dans le § 2.2.2 du chapitre 6. Les variables du microhabitat sont soit déterminées soit par une méthodologie directe (mesures effectuées immédiatement après la capture), soit par méthodologie indirecte, en repositionnant la localisation du poisson sur les cartes d'habitat du secteur établies à partir d'un échantillonnage par transects du secteur étudié (chapitre. 6, § 2.1 et 2.3).

### 2.2.2. Radiopistage

Les études effectuées par radiopistage reposent exclusivement sur la méthodologie indirecte, en repositionnant les localisations définies en coordonnées cartésiennes par le logiciel X-Y PGM Track sur les cartes d'habitat du secteur de rivière.

## 2.3. Expression des résultats

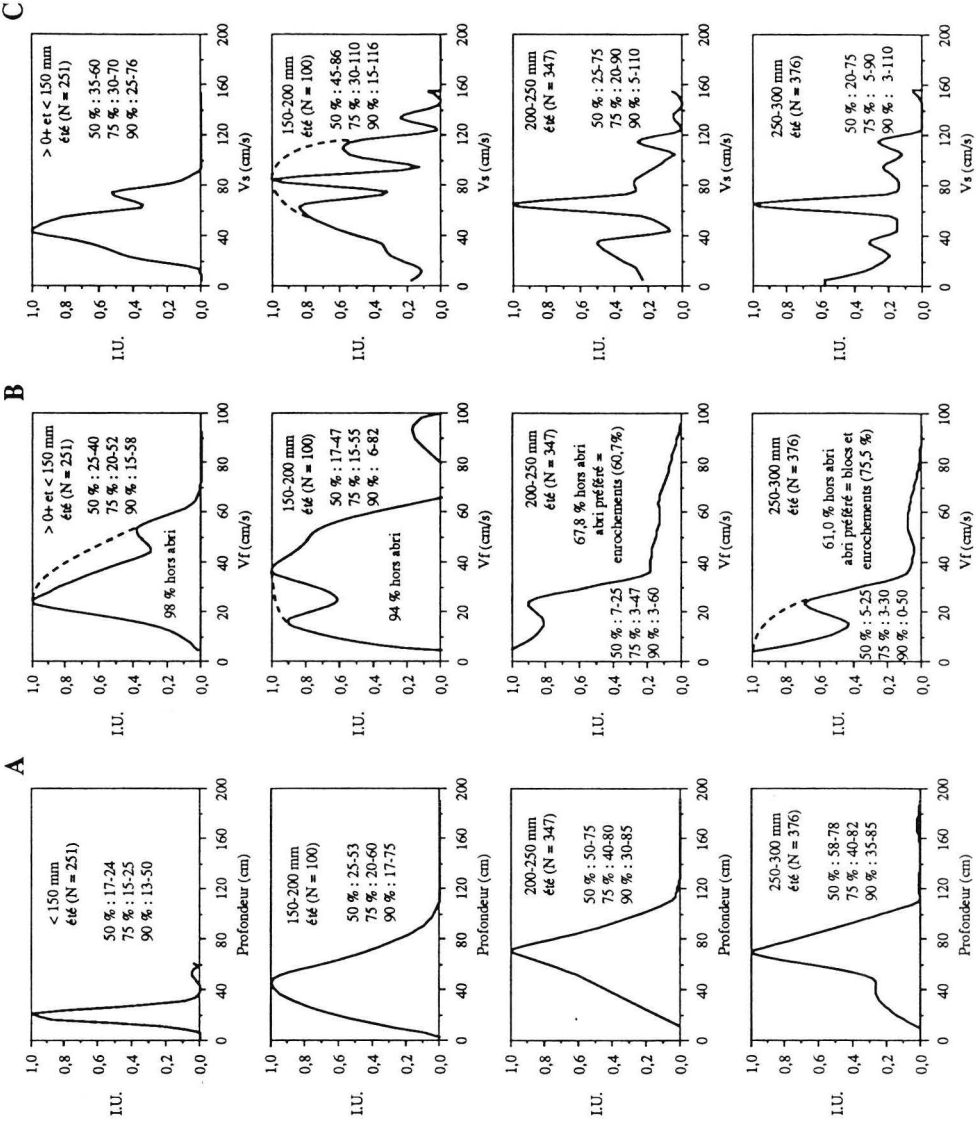
Suivant le principe décrit dans le chapitre 6 (§ 4.2, **fig. 6.5**), nous présentons les résultats de base de manière standardisée, sous forme de courbes d'indice d'utilisation des variables et de plages d'utilisation à 50, 75 et 90 %. Les courbes sont construites à partir d'histogrammes de fréquence, avec une largeur de classe de 10 cm pour la profondeur et de 10 cm/s pour les vitesses de courant. Les amplitudes pondérées d'utilisation (absolues et relatives) des différentes variables sont calculées d'après le principe présenté dans le § 4.2.2 du chapitre 6. Au sein de chaque saison, nous calculons les degrés de recouvrements entre les microhabitats utilisés par les différentes classes de tailles étudiées, en suivant le mode de calcul présenté dans le § 4.2.3. En parallèle, nous présentons également une approche paramétrique du problème en calculant la moyenne arithmétique de chaque distribution, selon la définition du terme de préférence proposée par Felley & Felley (1986 ; cf. chapitre 6, § 4.2).

## Résultats

### 3. Préférences pour les variables du microhabitat dans les aires de résidence estivales et hivernales

1441 barbeaux (61-526 mm) ont été capturés au cours de la campagne de pêche estivale d'août 1990 et répartis en 7 classes de tailles (1 à 7). Les individus 0+ (classe 0) n'étaient pas représentés dans l'échantillonnage estival. Cette absence reflète la difficulté de capturer des individus de taille inférieure à 50-60 mm ainsi qu'un recrutement relativement faible. Au cours de la campagne hivernale (décembre 1989), 1086 individus (105-530 mm) étaient capturés. La limite d'efficacité de la pêche à l'électricité vis-à-vis des juvéniles apparaît encore plus nettement au cours de cette période, puisque seuls 2 individus de taille inférieure à 150 mm ont été capturés. Aussi, pour compléter notre analyse de la situation hivernale, nous avons pris en considération les résultats d'une pêche-habitat en base fixe effectuée la veille de la campagne hivernale (29/11/89), dans des conditions thermiques et hydrologiques comparables ( $t^{\circ} = 0-1^{\circ}\text{C}$  ;  $h = 15\text{ cm}$ ), au cours de laquelle 29 individus de la classe 1 (80-120 mm) ont été capturés.





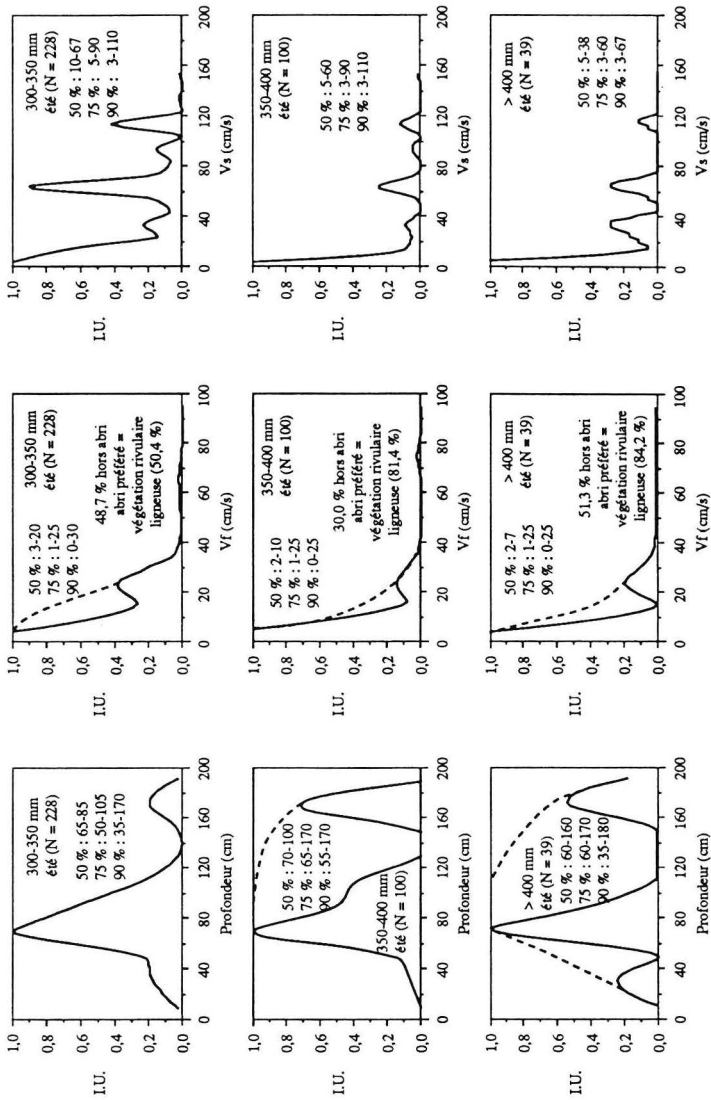


Fig. 7.1. Indices d'utilisation (I.U.) de la profondeur (A), de la vitesse de courant à 10 cm du substrat (B) et de la vitesse de courant en surface (C) dans les aires de résidence pour les 7 classes de tailles étudiées au cours de la période estivale (Outhie, août 1990). Les indices varient de 0.0 à 1.0 et sont obtenus par normalisation des effectifs. Les pourcentages 50, 75 et 90 % font référence aux plages d'utilisation au degré de confiance correspondant. La fréquentation des abris est précisée sur les graphiques B, les pourcentages hors abri étant accompagnés des valeurs relatives de la préférence pour un type donné d'abri.

### 3.1. Utilisation de la profondeur

#### 3.1.1. Situation estivale (fig. 7.1 A)

Au cours de la période estivale, la quasi-totalité de la gamme de profondeurs présentes sur la zone d'étude (10-180 vs 0-220 cm) est occupée par *Barbus barbus*. Cependant, les profondeurs sélectionnées varient considérablement et significativement en fonction de la taille des individus (table de contingence à 17 catégories de profondeurs occupées par au moins une classe de tailles :  $X^2 = 1369$  ;  $p < 0,01$  ; 96 DL). Sur base des plages d'utilisation à 50, 75 et 90 %, quatre catégories d'individus apparaissent clairement :

- 1) les  $< 150$  mm, qui occupent des milieux peu profonds ( $P50 = 17-24$  cm) et semblent éviter les profondeurs supérieures à 50 cm, cette tendance à l'évitement pouvant toutefois traduire une diminution d'efficacité de la pêche à l'électricité pour les juvéniles à des profondeurs plus élevées ;
- 2) les 150-200 mm, qui occupent des milieux intermédiaires, de profondeur moyenne ( $P50 = 25-53$  cm), mais peuvent être rencontrés dans les zones couvertes par les classes 1 et 3 ;
- 3) les 200-300 mm, présentant une distribution symétrique centrée sur des profondeurs supérieures à celles des catégories précédentes ( $P50 = 50-78$  cm) mais qui sont presque absents des milieux où la profondeur dépasse 1 m ;
- 4) les  $> 300$  mm, qui occupent principalement des milieux de profondeur comparable à ceux de la catégorie précédente, mais qui sont également rencontrés dans les habitats très profonds ( $\geq 1$  m). Notons que la limite inférieure de tolérance à 90 % de la classe de tailles  $\geq 400$  mm est relativement faible (35 cm) et nettement inférieure à celle de la classe 350-400 mm (55 cm). Cette différence est probablement imputable à l'effectif réduit de cette classe ( $N = 39$ ).

La relation entre profondeur moyenne et taille des individus (centres des classes de tailles) (fig. 7.3 A) révèle une corrélation positive et hautement significative, la profondeur sélectionnée augmentant en moyenne de 12 cm par classe de tailles de 5 cm.

#### 3.1.2. Situation hivernale (fig. 7.2 A)

Comme au cours de la situation estivale, les profondeurs sélectionnées varient selon les classes de tailles (table de contingence à 14 catégories de profondeurs occupées par au moins une des 6 classes de tailles :  $X^2 = 373$  ;  $p < 0,01$  ; 84 DL). Toutefois, comme le précise la valeur du  $X^2$ , les différences de répartition entre classes de tailles sont nettement moins contrastées qu'en été. A l'examen des graphiques de la figure 7.2 A, la situation hivernale apparaît d'emblée plus homogène : la limite inférieure de la plage d'utilisation à 90 % est supérieure ou égale à 50 cm pour toutes les classes de tailles considérées, excepté la classe 1. De plus, des profondeurs supérieures à 1 m sont sélectionnées par toutes les classes, excepté les  $< 200$  mm, mais cette absence peut être expliquée par la faible représentativité de l'effectif ( $N = 31$  et  $N = 29$  pour les classes 1 et 2). La différence de répartition mise en évidence par le  $X^2$  reflète principalement des différences au niveau des limites supérieures des plages d'utilisation de la variable et l'occupation de milieux profonds ( $\geq 1$  m) par les individus de grande taille.

Comme pour la situation estivale, la profondeur moyenne est corrélée positivement et significativement avec la taille des individus (fig. 7.3 A), augmentant de 8 cm par classe de tailles de 5 cm, soit une valeur significativement inférieure à celle observée en été (test de parallélisme :  $t = 3,252$  ;  $p < 0,05$  ; 9 DL). Cette modélisation permet également de visualiser directement que les différences entre moyennes saisonnières diminuent en parallèle avec l'augmentation de la taille, les deux droites de régression se croisant pour une taille de 400 mm.

## 3.2. Utilisation de la vitesse de courant

### 3.2.1. Vitesse de courant à 10 cm du substrat

#### 3.2.1.1. Situation estivale (fig. 7.1 B)

Les vitesses sélectionnées par les différentes classes de tailles sont significativement différentes (table de contingence :  $X^2 = 664$  ;  $p < 0,01$  ; 54 DL). Globalement, les mêmes catégories que celles définies pour la profondeur apparaissent pour les relations avec la vitesse de courant à 10 cm du substrat. Les juvéniles  $< 150$  mm occupent préférentiellement des milieux à vitesse moyenne ( $P50 = 25-40$  cm/s) et évitent les vitesses inférieures à 10 cm/s ou supérieures à 60-70 cm/s. Les 150-200 mm présentent une plage d'utilisation plus large mais centrée sur des valeurs comparables à celles des juvéniles ( $P50 = 17-47$  cm/s ;  $P90 = 6-82$  cm/s). Par contre, les individus  $> 200$  mm se distinguent par une plage d'utilisation beaucoup plus réduite et centrée sur des vitesses de courant plus faibles (0-15 cm/s), particulièrement pour les individus  $> 350$  mm ( $P50 = 2-10$  cm/s). La relation entre vitesse de courant moyenne et taille des individus est présentée sur la **figure 7.3 B** et révèle une corrélation négative et hautement significative entre les deux variables. Notons que cette modélisation ne peut être étendue aux individus 0+, non représentés dans notre échantillonnage et qui sélectionnent probablement des vitesses nettement plus faibles (cf. situation automnale, § 4). Le caractère logarithmique de la relation suggère une diminution des différences interclasses lorsque la taille des individus augmente. Cette modélisation peut être mise en parallèle avec la probabilité de fréquentation d'abri (§ 3.4), les deux variables étant d'ailleurs significativement et négativement corrélées à l'échelle des classes de tailles ( $R = -0,95$  ;  $p < 0,05$  ; 6 DL).

#### 3.2.1.2. Situation hivernale (fig. 7.2 B)

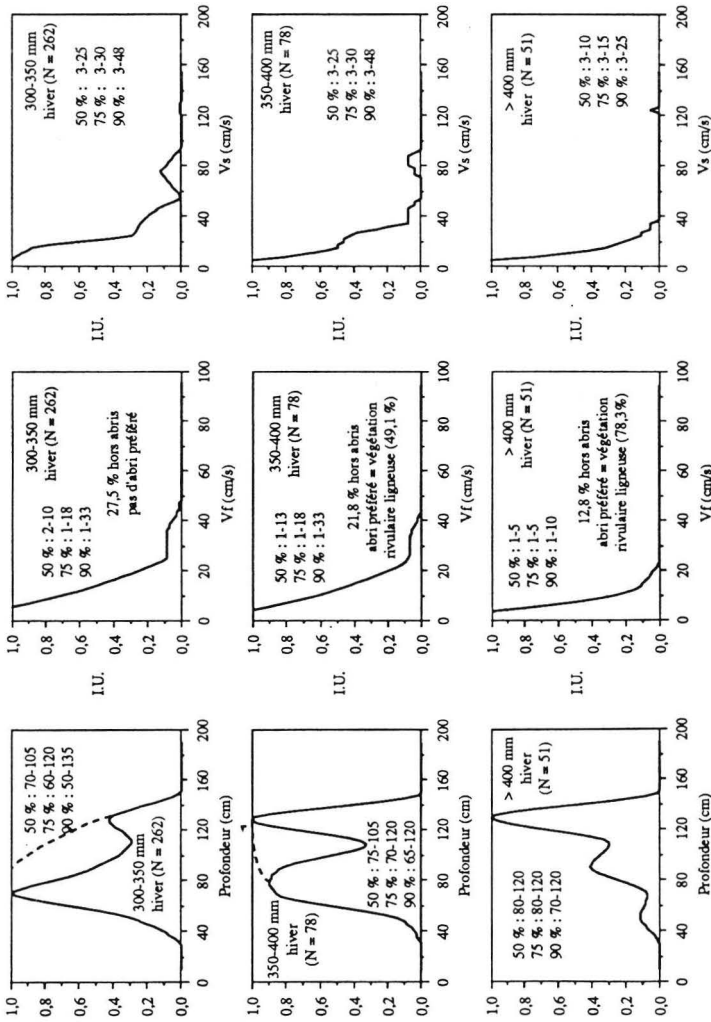
Comme pour la variable profondeur, la situation hivernale est nettement plus homogène. Les vitesses sélectionnées par les classes de tailles sont certes significativement différentes (table de contingence à 5 catégories de vitesses occupées par au moins une des 7 classes de tailles ;  $X^2 = 54,6$  ;  $p < 0,01$  ; 24 DL), mais comme l'indique la valeur de  $X^2$ , les différences sont nettement moins marquées que pendant l'été. Les vitesses de courant sélectionnées sont toutes très faibles ( $P50$  global = 1-10 cm/s) et peuvent être mises en relation avec la profondeur plus élevée occupée par les barbeaux, de même qu'avec la recherche d'abris. La modélisation de la relation entre vitesse moyenne et taille des individus (**fig. 7.3 B**), prend la forme d'un polynôme d'ordre 2 : les valeurs maximales sont atteintes pour les individus 300-350 mm, chez lesquels la probabilité de fréquentation d'abri est la plus faible. Les vitesses moyennes sélectionnées en hiver sont toujours plus faibles qu'en été, les deux courbes modélisées étant presque tangentes pour une taille de 400 mm (comparable à la valeur observée pour la variable profondeur).

### 3.2.2. Vitesse de courant en surface

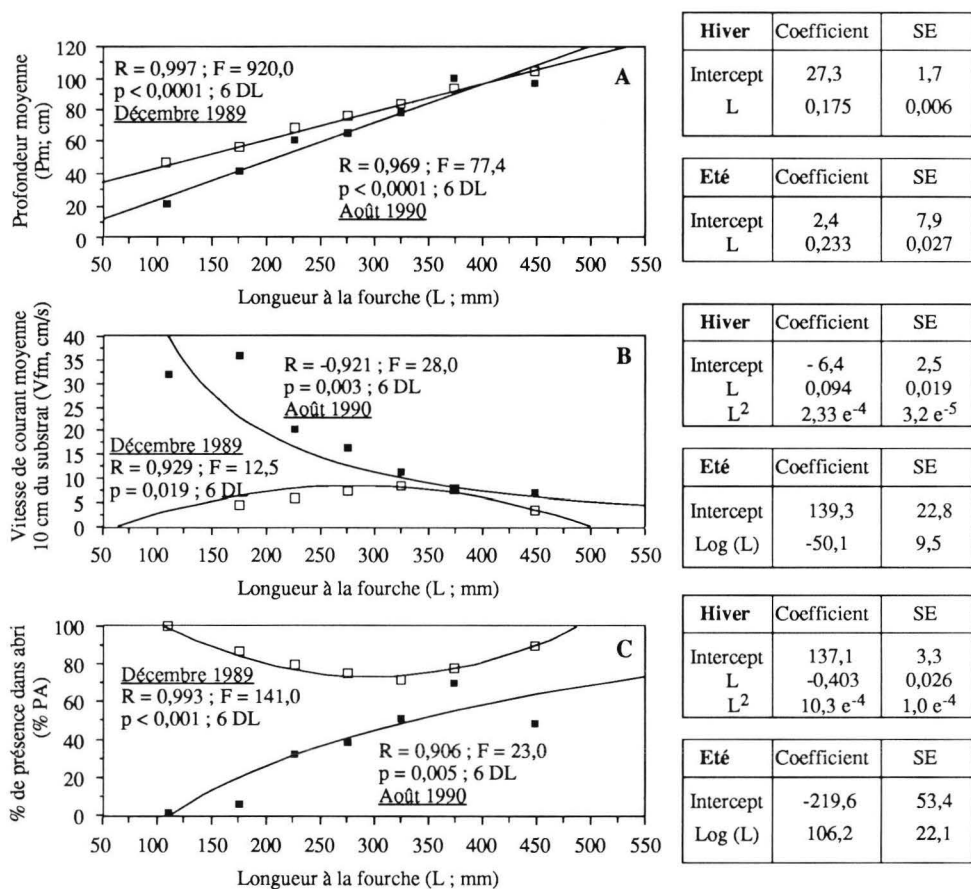
#### 3.2.2.1. Situation estivale (fig. 7.1 C)

Les vitesses de courant en surface présentent des plages d'utilisation très étendues, particulièrement pour les classes de tailles intermédiaires (200-300 mm), pour lesquelles les plages à 50 et 90 % s'étendent respectivement entre 20 et 75 cm/s et entre 3 et 110 cm/s. Les juvéniles  $< 150$  mm sélectionnent des vitesses comparables, mais dans une gamme plus réduite ( $P50 = 35-60$  cm/s) et évitent les vitesses supérieures à 80-90 cm/s et inférieures à 20 cm/s. Les individus de grande taille ( $\geq 350$  mm) préfèrent





**Fig. 7.2.** Indices d'utilisation (I.U.) de la profondeur (A), de la vitesse de courant à 10 cm du substrat (B) et de la vitesse de courant en surface (C) dans les aires de résidence pour les 7 classes de tailles étudiées au cours de la période hivernale (Ourthe, décembre 1989). Les indices varient de 0,0 à 1,0 et sont obtenus par normalisation des effectifs. Les pourcentages 50, 75 et 90 % font référence aux plages d'utilisation au degré de confiance correspondant. La fréquentation des abris est précisée sur les graphiques B, les pourcentages hors abris étant accompagnés des valeurs relatives de la préférence pour un type donné d'abri.



**Fig. 7.3.** Modélisation des préférences estivales et hivernales du barbeau fluviatile pour les variables profondeur (A), vitesse de courant à 10 cm du substrat (B) et abri (C) en fonction de la taille. Les « préférences » des différentes classes de tailles font référence aux moyennes arithmétiques de la variable considérée sur l'effectif de la classe (d'après la définition de Felley & Felley 1986). Les symboles ouverts et fermés font référence respectivement à l'hiver (1115 individus répartis en 7 classes de tailles) et à l'été (1441 individus répartis en 7 classes de tailles). Les résultats des analyses statistiques de régression entre la taille des individus et les variables considérées sont présentées dans les tableaux en vis-à-vis des graphiques.



des vitesses plus faibles. La principale caractéristique des distributions liées à cette variable est une hétérogénéité considérable, avec des pics multiples de l'indice d'utilisation, limitant la portée des analyses liées à cette variable. Cette hétérogénéité peut être interprétée comme une **indépendance de l'espèce vis-à-vis de la vitesse de courant en surface** pour le choix du microhabitat dans les aires de résidence, considération somme toute logique pour une espèce à tendance benthique et/ou cryptique (cf. § 3.4).

La même interprétation ne peut être strictement retenue pour les juvéniles < 150 mm, dont la distribution est nettement plus homogène, et où la limite supérieure peut être assimilée à une limite de capacité de nage sur base d'une relation de type longueur de corps par seconde (vitesse maximale = 6 L/s). Toutefois, comme les milieux occupés par cette classe de tailles ont une profondeur faible ( $P_{50} = 17-24$  cm), la vitesse en surface diffère relativement peu de la vitesse à 10 cm du substrat. Aussi, l'estimateur vitesse de courant à 10 cm du substrat nous apparaît comme un descripteur suffisant de la variable vitesse de courant pour l'ensemble des classes de tailles chez le barbeau fluviatile. En raison de l'hétérogénéité des distributions, aucune modélisation sur base des valeurs moyennes n'a été effectuée pour cette variable.

### 3.2.2.2. Situation hivernale (fig. 7.2 C)

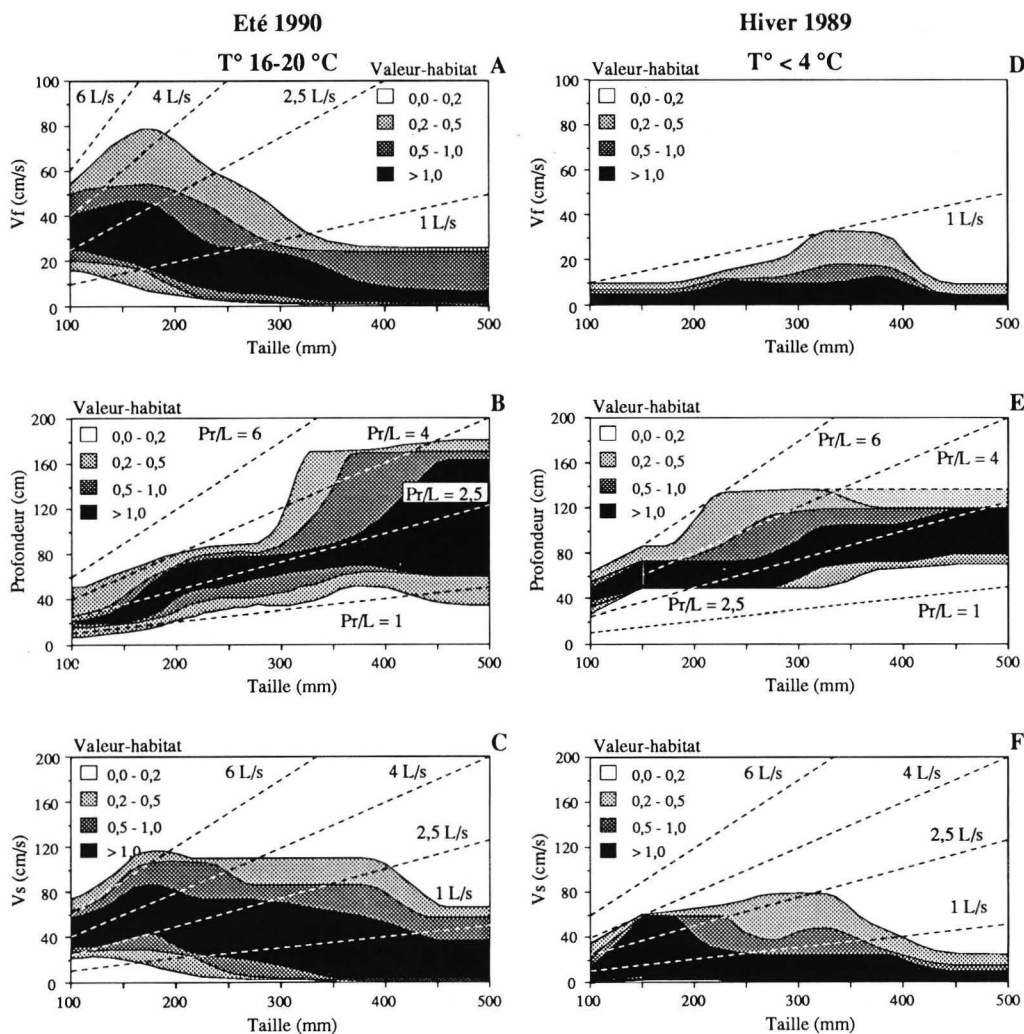
Contrairement à la situation estivale, les distributions sont nettement plus homogènes et les vitesses de courant en surface sélectionnées au cours de la période hivernale se rapprochent fortement des vitesses à 10 cm du substrat, avec un indice d'utilisation maximal pour les vitesses de courant inférieures à 10 cm/s (excepté pour la classe 2, dont l'effectif très réduit). Cette situation peut être mise en parallèle avec la recherche d'abris situés à proximité des rives où la vitesse de courant en surface est très faible.

## 3.3. Fréquentation des abris

Les préférences d'une classe de tailles pour un type d'abri donné sont précisées sur les **figures 7.1 B et 7.2 B**, mais doivent être interprétées avec réserve, en raison de l'hétérogénéité de la distribution des types d'abris dans la zone d'étude. Ainsi, les herbiers de renoncules aquatiques n'étaient présents en hiver que dans un seul des 45 secteurs étudiés (secteur 16), lequel ne contenait pas d'abri de type végétation rivulaire immergée, ni de rochers. Pour ce motif, nous avons choisi un estimateur global, en termes de probabilité de fréquentation d'abri, quel qu'il soit. Les relations entre taille des individus et probabilité de fréquentation d'abri sont présentées sur la **figure 7.3 C**.

La situation estivale est décrite par une augmentation logarithmique de la probabilité de fréquentation d'abri, en parallèle avec l'augmentation de la taille des individus, depuis une valeur minimale de 2 % pour les < 150 mm jusqu'à une valeur maximale de 70 % pour les 350-400 mm. La différence entre probabilités observée et modélisée pour les > 400 mm est probablement imputable à l'effectif réduit de la classe ( $N = 39$ ).

En hiver, les probabilités de fréquentation d'abris sont toutes supérieures à 70 %, les valeurs minimales étant relevées pour la classe de tailles 300-350 mm (72,5 %). La modélisation présentée est de type polynomial et prédit que tous les individus > 500 mm ou < 100 mm devraient être localisés dans des habitats caractérisés par la présence d'un abri. La première prédiction est entièrement vérifiée par nos observations. Quant à la seconde, elle est étayée par l'absence d'individus de taille < 100 mm dans les captures de la campagne de pêche hivernale, reflétant la difficulté d'attirer et de repérer ces juvéniles s'ils étaient localisés sous un abri de type pierre, bloc ou enrochement. A cet égard, notons que la majorité des 150-200 mm proviennent d'un même abri (cache sous un bloc de 0,3 m<sup>3</sup>) où la plupart ont dû être capturés à la main, soulignant la difficulté de récolter les poissons occupant ce type d'habitat.



**Fig. 7.4.** Variations des valeurs-habitat des variables vitesse de courant à 10 cm du substrat ( $V_f$ ), en surface ( $V_s$ ) et profondeur pour le barbeau fluviatile en fonction de la taille des individus. Situations estivale (A-C) et hivernale (D-F). Microhabitat diurne de type aire de résidence. Les valeurs d'habitat sont déterminées à partir des courbes d'indice d'utilisation des variables présentées sur les figures 7.1 et 7.2, en suivant le mode de calcul précisé dans le chapitre 6 (§ 4.2). Les droites  $Pr/L$  et  $L/s$  correspondent aux droites de régression de profondeur et de vitesses proportionnelles.

### 3.4. Synthèse des situations estivale et hivernale (microhabitat diurne)

#### 3.4.1. Etablissement des courbes de valeur d'habitat

Pour chaque variable, nous avons établi des courbes de valeur d'habitat en fonction de la taille des individus, en considérant les limites inférieures des plages d'utilisation à 50, 75 et 90 %. Les valeurs d'habitat ont été calculées sur base de la formule présentée dans le paragraphe 4.2 du chapitre 6. Les graphiques sont présentés sur la **figure 7.4**. Sur les graphiques de vitesses, nous avons représenté des droites de régression en termes de longueur de corps par seconde (L/s). Les valeurs choisies sont 1 L/s, 2,5 L/s [valeur intermédiaire entre 2-3 L/s, plage définie comme une gamme de vitesse soutenue pour le barbeau fluviatile (Kreitmann, 1932)], 4,0 L/s [vitesse maximale admise pour les cyprins (Kreitmann, 1932)] et 6 L/s [limite inférieure de la gamme de vitesse maximale admise pour les *Salmonidae*, 6-8 L/s (Wankowski & Thorpe, 1979)]. Le même type de relation a été envisagé pour la profondeur, où les droites de régression sont exprimées en termes de profondeur par longueur de corps (Pr/L). Les implications de cette détermination seront envisagées dans les paragraphes de discussion consacrés aux limitations dans le choix de l'habitat chez *Barbus barbus*. La validité de ces courbes sera testée dans les points 4 et 6 de ce chapitre.

#### 3.4.2. Amplitude d'utilisation des variables et recouvrement d'habitats

La synthèse des études d'utilisation des microhabitats diurnes estivaux et hivernaux est présentée dans les **tableaux 7.2**, soulignant, en été comme en hiver, une augmentation de la profondeur et de l'amplitude d'utilisation de cette variable avec la taille des individus, mais les différences sont plus marquées au cours de la période estivale. Le contraste est encore plus flagrant au niveau de la vitesse de courant, puisque les vitesses hivernales et leurs amplitudes d'utilisation sont comparables (principalement au plan des vitesses et amplitudes relatives) alors que la situation estivale est décrite par une diminution de la vitesse moyenne et de son amplitude d'utilisation lorsque la taille des individus augmente.

Ces différences saisonnières se traduisent dans les pourcentages de recouvrement d'habitats au sein d'une saison, présentés dans les **tableaux 7.3 A et B**, et qui ont été modélisés par analyse de régression multiple pas à pas. Les modèles décrivent des recouvrements d'habitat entre classes de tailles toujours supérieurs en hiver. Les % de recouvrement entre habitats saisonniers d'une même classe de tailles (**tableau 7.3 C**) indiquent un recouvrement toujours supérieur de l'habitat hivernal par l'habitat estival et une corrélation positive entre le % de recouvrement saisonnier et la taille des individus.

En conclusion, la situation hivernale se traduit par un resserrement des préférences autour des habitats sélectionnés par les individus de grande taille, dont l'habitat diurne hivernal est inclus dans l'habitat diurne estival. Ce principe est illustré par l'analyse factorielle des correspondances effectuée sur la répartition (**tableau 7.4**) des individus, en fonction de la saison et de la taille, dans la mosaïque des mésohabitats définis dans le **tableau 6.2**. Les plans factoriels générés par l'analyse des correspondances (**fig. 7.5**) indiquent que les milieux lotiques ouverts apparaissent comme typiques de la population estivale (radiers pour les < 150 mm, rapides pour les 150-200 mm et coulées pour les 200-350 mm) alors que la situation hivernale révèle un évitement marqué de ces mésohabitats et une concentration dans les mésohabitats dits « fermés », occupés par les individus de grande taille au cours de la période estivale. Cette approche multidimensionnelle à l'échelle des mésohabitats justifie également notre choix de secteurs à faciès lotiques dominants pour l'étude automnale décrite dans les paragraphes suivants.

**Tableaux 7.2. Synthèse des études sur l'utilisation du microhabitat estival (A) et hivernal (B) dans l'Ourthe. Les nombres entre parenthèses correspondent aux valeurs relatives (divisées par la taille des individus) des paramètres considérés.**

| <b>A. Été</b><br>Classe de tailles | Taille moyenne<br>(mm) | Nombre<br>capturé | Profondeur<br>moyenne (cm) | Amplitude pondérée<br>d'utilisation de<br>la profondeur | Vitesse (Vf)<br>moyenne (cm/s) | Amplitude pondérée<br>d'utilisation de<br>la vitesse de courant | % dans abri |
|------------------------------------|------------------------|-------------------|----------------------------|---------------------------------------------------------|--------------------------------|-----------------------------------------------------------------|-------------|
| classe 1 (65-150 mm)               | 110                    | 251               | 22,5 (2,04)                | 11,4 (1,04)                                             | 32,0 (2,91)                    | 23,3 (2,12)                                                     | 2,0         |
| classe 2 (150-200 mm)              | 175                    | 100               | 42,2 (2,41)                | 35,1 (2,01)                                             | 36,0 (2,06)                    | 39,2 (2,24)                                                     | 6,0         |
| classe 3 (200-250 mm)              | 225                    | 347               | 61,2 (2,72)                | 32,9 (1,46)                                             | 20,6 (0,92)                    | 30,2 (1,34)                                                     | 32,2        |
| classe 4 (250-300 mm)              | 275                    | 376               | 65,9 (2,39)                | 30,0 (1,09)                                             | 16,7 (0,61)                    | 25,6 (0,93)                                                     | 39,0        |
| classe 5 (300-350 mm)              | 325                    | 228               | 79,2 (2,43)                | 43,8 (1,35)                                             | 11,6 (0,36)                    | 20,6 (0,63)                                                     | 51,3        |
| classe 6 (350-400 mm)              | 375                    | 100               | 100,5 (2,68)               | 62,1 (1,66)                                             | 7,9 (0,21)                     | 14,7 (0,39)                                                     | 70,0        |
| classe 7 ( $\geq 400$ mm)          | 450                    | 39                | 97,1 (2,16)                | 108,2 (2,40)                                            | 7,2 (0,16)                     | 12,9 (0,29)                                                     | 48,7        |

| <b>B. Hiver</b><br>Classe de tailles | Taille moyenne<br>(mm) | Nombre<br>capturé | Profondeur<br>moyenne (cm) | Amplitude pondérée<br>d'utilisation de<br>la profondeur | Vitesse de<br>courant (Vf)<br>moyenne (cm/s) | Amplitude pondérée<br>d'utilisation de<br>la vitesse de courant | % dans abri |
|--------------------------------------|------------------------|-------------------|----------------------------|---------------------------------------------------------|----------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|-------------|
| classe 1 (65-150 mm)                 | 110                    | 31                | 47,6 (4,33)                | 21,5 (1,95)                                             | 2,9 (0,26)                                   | 4,5 (0,40)                                                      | 100,0       |
| classe 2 (150-200 mm)                | 175                    | 29                | 57,7 (3,30)                | 26,8 (1,53)                                             | 4,5 (0,26)                                   | 4,2 (0,24)                                                      | 87,1        |
| classe 3 (200-250 mm)                | 225                    | 294               | 69,0 (3,06)                | 32,1 (1,43)                                             | 6,2 (0,28)                                   | 9,2 (0,41)                                                      | 80,2        |
| classe 4 (250-300 mm)                | 275                    | 370               | 76,5 (2,78)                | 34,7 (1,26)                                             | 7,4 (0,27)                                   | 10,1 (0,37)                                                     | 75,4        |
| classe 5 (300-350 mm)                | 325                    | 262               | 84,8 (2,61)                | 40,9 (1,25)                                             | 8,7 (0,27)                                   | 13,5 (0,42)                                                     | 72,5        |
| classe 6 (350-400 mm)                | 375                    | 78                | 93,6 (2,50)                | 32,9 (0,88)                                             | 7,8 (0,21)                                   | 15,8 (0,42)                                                     | 78,2        |
| classe 7 ( $\geq 400$ mm)            | 450                    | 51                | 104,4 (2,32)               | 41,2 (0,91)                                             | 3,6 (0,08)                                   | 4,5 (0,10)                                                      | 87,2        |

**Tableau 7.3.** Matrices des recouvrements des habitats utilisés par les différentes classes de tailles chez le barbeau fluviatile, au cours de l'été (A), de l'hiver (B) et entre saisons (C) pour chaque classe de tailles. Les recouvrements sont calculés suivant le principe détaillé dans le paragraphe 4.2.3 du chapitre 6 et sont exprimés en %. Chaque case (i, j), où i est la ligne et j la colonne, contient le % de l'habitat de j recouvert par celui de i. Les analyses de régression multiple pas à pas sont effectuées sur les variables différence absolue de taille entre i et j, taille et effectif des classes i et j, exprimées en échelle linéaire et logarithmique. Seules sont retenues les interactions significatives au seuil 0,05 et les variables sont présentées par ordre d'entrée dans le modèle. Les signes + et - indiquent respectivement des corrélations partielles positives ou négatives.

| A. Été             |  | classe 1 (> 0+ et < 150 mm) | classe 2 150-200 mm | classe 3 200-250 mm | classe 4 250-300 mm | classe 5 300-350 mm | classe 6 350-400 mm | classe 7 ≥ 400 mm |
|--------------------|--|-----------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|-------------------|
| classe 1 (N = 251) |  | 100,0                       | 9,1                 | 3,2                 | 2,5                 | 0,7                 | 0,0                 | 0,5               |
| classe 2 (N = 100) |  | 25,2                        | 100,0               | 22,9                | 16,1                | 5,0                 | 1,6                 | 2,5               |
| classe 3 (N = 347) |  | 6,4                         | 14,0                | 100,0               | 84,1                | 41,1                | 10,3                | 8,5               |
| classe 4 (N = 376) |  | 3,9                         | 10,2                | 66,9                | 100,0               | 53,8                | 17,2                | 13,7              |
| classe 5 (N = 228) |  | 1,7                         | 4,4                 | 33,1                | 54,0                | 100,0               | 48,7                | 33,2              |
| classe 6 (N = 100) |  | 0,0                         | 1,0                 | 9,9                 | 19,1                | 47,9                | 100,0               | 55,1              |
| classe 7 (N = 39)  |  | 1,1                         | 2,0                 | 11,5                | 23,7                | 47,7                | 77,9                | 100,0             |

| B. Hiver           |  | classe 1 (> 0+ et < 150 mm) | classe 2 150-200 mm | classe 3 200-250 mm | classe 4 250-300 mm | classe 5 300-350 mm | classe 6 350-400 mm | classe 7 ≥ 400 mm |
|--------------------|--|-----------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|-------------------|
| classe 1 (N = 31)  |  | 100,0                       | 22,6                | 7,6                 | 4,0                 | 0,5                 | 0,0                 | 0,0               |
| classe 2 (N = 29)  |  | 25,5                        | 100,0               | 30,2                | 25,8                | 6,7                 | 2,2                 | 4,2               |
| classe 3 (N = 294) |  | 25,4                        | 100,0               | 100,0               | 73,2                | 21,8                | 11,7                | 15,9              |
| classe 4 (N = 370) |  | 18,0                        | 95,3                | 95,3                | 100,0               | 40,9                | 30,3                | 31,1              |
| classe 5 (N = 262) |  | 6,8                         | 41,2                | 45,6                | 57,6                | 100,0               | 80,4                | 68,8              |
| classe 6 (N = 78)  |  | 0,0                         | 13,2                | 22,1                | 42,2                | 82,5                | 100,0               | 77,9              |
| classe 7 (N = 51)  |  | 0,0                         | 5,9                 | 11,6                | 7,9                 | 22,3                | 25,1                | 100,0             |

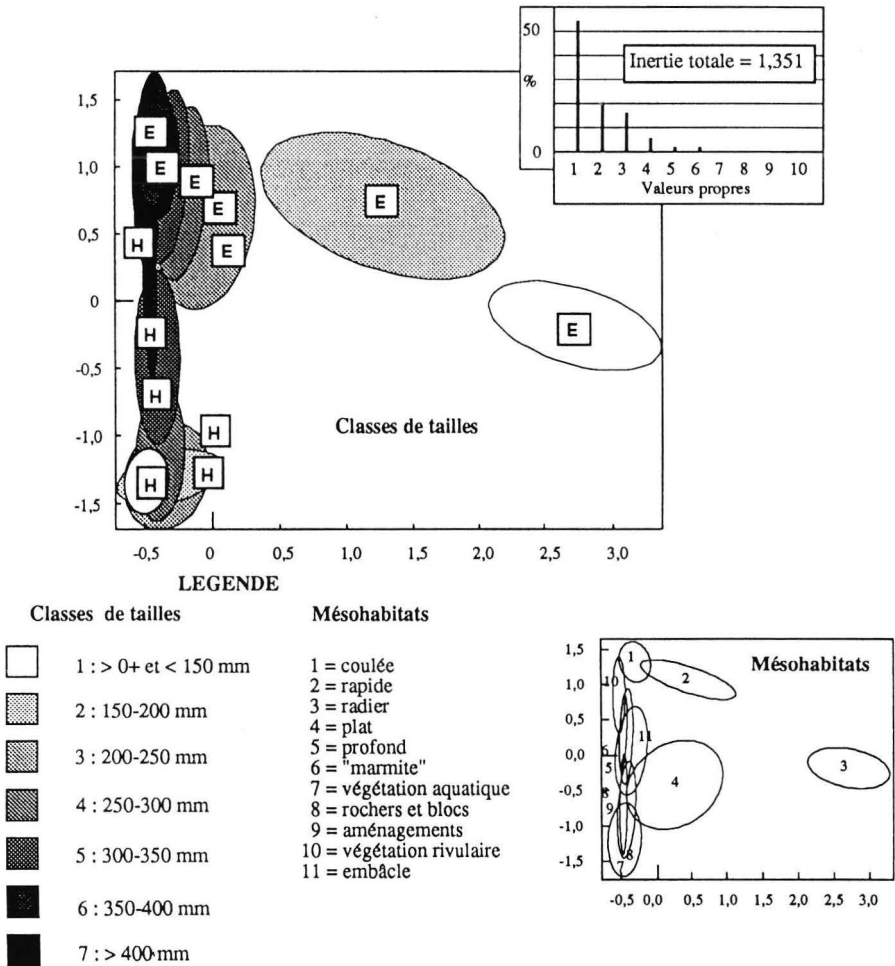
| C. Intersaison |  | classe 1 (> 0+ et < 150 mm) | classe 2 150-200 mm | classe 3 200-250 mm | classe 4 250-300 mm | classe 5 300-350 mm | classe 6 350-400 mm | classe 7 ≥ 400 mm |
|----------------|--|-----------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|-------------------|
| Été / hiver    |  | 0,0                         | 3,7                 | 46,4                | 44,3                | 54,8                | 86,9                | 85,4              |
| Hiver / été    |  | 0,0                         | 0,3                 | 15,9                | 26,0                | 42,3                | 64,6                | 24,5              |

| Variable : recouvrement de l'habitat hivernal par l'habitat estival (E/H) |  | 6 DL        | R <sup>2</sup> = 0,902 | R = 0,950 | Variable : recouvrement de l'habitat estival par l'habitat hivernal (H/E) |  | 6 DL        | R <sup>2</sup> = 0,569 | R = 0,754 |
|---------------------------------------------------------------------------|--|-------------|------------------------|-----------|---------------------------------------------------------------------------|--|-------------|------------------------|-----------|
| Variable                                                                  |  | Coefficient | SE                     | t         | Variable                                                                  |  | Coefficient | SE                     | t         |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                                          |  | - 31,57     | 0,041                  | 6,80      | Intercept (ordonnée à l'origine)                                          |  | - 12,68     | 0,051                  | 2,57      |
| Taille de la classe (mm)                                                  |  | 0,28        |                        |           | Taille de la classe (mm)                                                  |  | 0,13        |                        |           |

| Variable : recouvrement d'habitat hivernal |  | 48 DL       | R <sup>2</sup> = 0,686 | R = 0,828 | Variable : recouvrement d'habitat estival |  | 48 DL       | R <sup>2</sup> = 0,674 | R = 0,821 |
|--------------------------------------------|--|-------------|------------------------|-----------|-------------------------------------------|--|-------------|------------------------|-----------|
| Variable                                   |  | Coefficient | SE                     | t         | Variable                                  |  | Coefficient | SE                     | t         |
| Intercept (ordonnée à l'origine)           |  | 91,520      | 0,034                  | - 10,00   | Intercept (ordonnée à l'origine)          |  | 39,26       | 0,033                  | - 9,28    |
| Δ absolue taille (mm)                      |  | - 0,345     | 0,023                  | - 2,14    | Δ absolue taille (mm)                     |  | - 0,303     | 0,027                  | 2,31      |
| Effectif classe colonne                    |  | - 0,050     |                        |           | taille classe ligne (mm)                  |  | 0,060       | 0,027                  | 2,06      |
|                                            |  |             |                        |           | taille classe colonne (mm)                |  | 0,051       |                        |           |

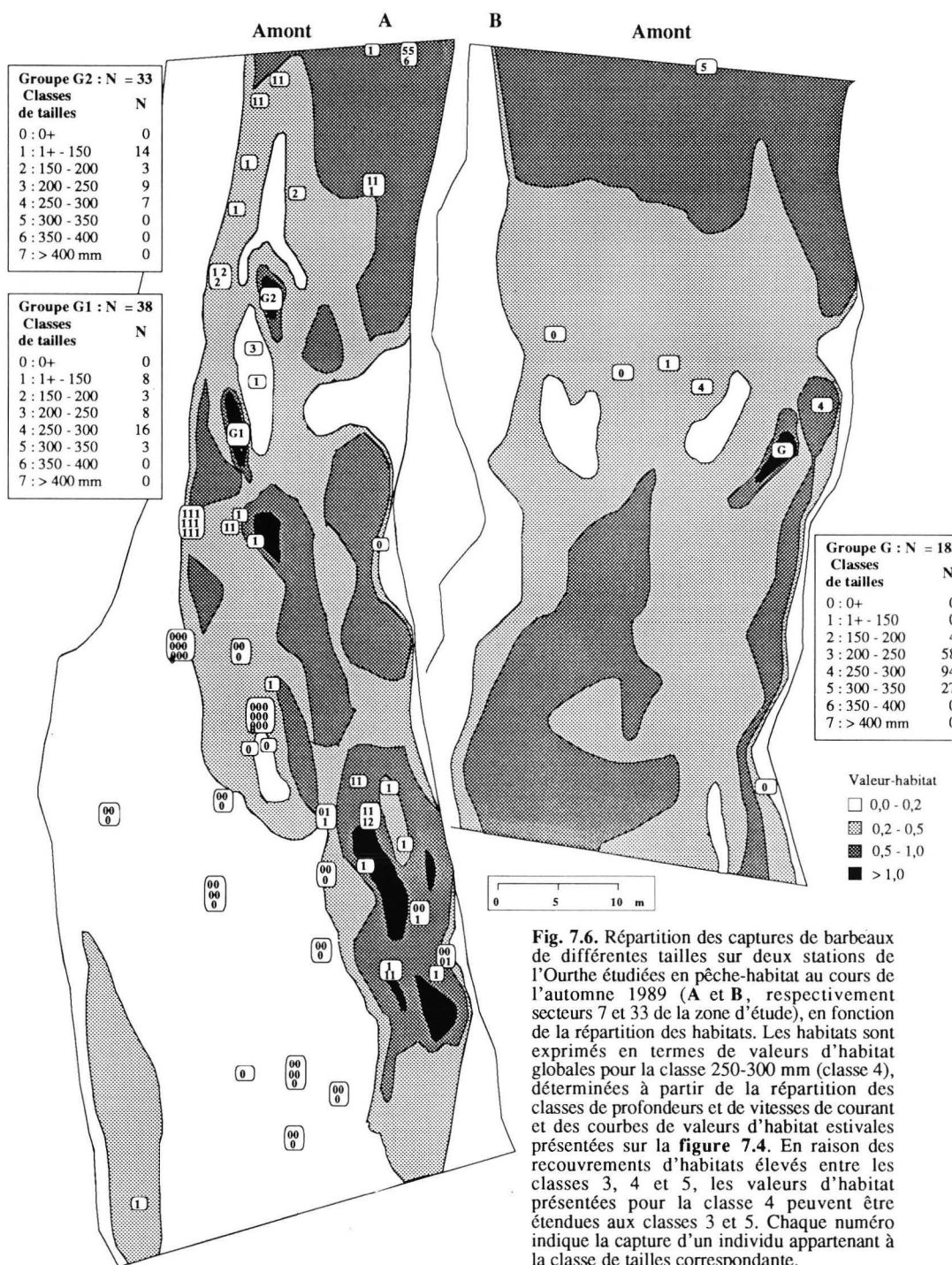
**Tableau 7.4. Répartition hivernale (décembre 1989) et estivale (août 1990) des effectifs selon les types de mésohabitats et la taille des individus (longueur à la fourche). Chaque case (i,j) du tableau contient l'effectif capturé de la classe de taille j dans l'habitat i, de même que le pourcentage de l'effectif total de la classe j. La dernière colonne compare la répartition des  $\geq 150$  mm en été et hiver selon les différents types d'habitats. Mésohabitats 1 à 11 caractérisés dans le tableau 6.2 : 1-3 : habitats lotiques ouverts ; 4-6 : habitats lenticques ouverts ; 7-11 : habitats caractérisés par un abri. Au sein de chaque période, les distributions sont significativement différentes (table de contingence ; hiver :  $X^2 = 599$  ;  $p < 0,001$  ; 60 DL ; été :  $X^2 = 1483$  ;  $p < 0,001$  ; 60 DL). De même, la distribution globale diffère significativement d'une saison à l'autre ( $X^2 = 837$  ;  $p < 0,001$  ; 10 DL). Ce tableau est la base de données de l'analyse factorielle des correspondances présentée sur la figure 7.5.**

| Mésos<br>habitat | Hiver (N = 1115 individus) |               |               |               |               |               |                  |             |               |               | Été (N = 1441 individus) |               |               |                  |                 |             |             |             |             |             |
|------------------|----------------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|------------------|-------------|---------------|---------------|--------------------------|---------------|---------------|------------------|-----------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
|                  | <150<br>1H                 | 150-200<br>2H | 200-250<br>3H | 250-300<br>4H | 300-350<br>5H | 350-400<br>6H | $\geq 400$<br>7H | <150<br>1E  | 150-200<br>2E | 200-250<br>3E | 250-300<br>4E            | 300-350<br>5E | 350-400<br>6E | $\geq 400$<br>7E | N $\geq 150$ mm |             | H           |             | E           |             |
| 1                | 0<br>0,0                   | 0<br>0,0      | 2<br>0,7      | 5<br>1,3      | 10<br>3,8     | 1<br>1,3      | 0<br>0,0         | 2<br>0,8    | 13<br>13,0    | 94<br>27,1    | 105<br>27,9              | 67<br>29,4    | 16<br>16,0    | 6<br>15,4        | 18<br>1,6       | 301<br>25,3 | 18<br>1,6   | 301<br>25,3 | 18<br>1,6   | 301<br>25,3 |
| 2                | 0<br>0,0                   | 0<br>0,0      | 0<br>0,0      | 1<br>0,3      | 2<br>0,8      | 0<br>0,0      | 0<br>0,0         | 24<br>9,6   | 30<br>30,0    | 53<br>15,3    | 41<br>10,9               | 10<br>4,4     | 2<br>2,0      | 1<br>2,6         | 3<br>0,3        | 137<br>11,5 | 3<br>0,3    | 137<br>11,5 | 3<br>0,3    | 137<br>11,5 |
| 3                | 0<br>0,0                   | 1<br>3,4      | 6<br>2,0      | 2<br>0,5      | 1<br>0,4      | 0<br>0,0      | 0<br>0,0         | 209<br>83,2 | 28<br>28,0    | 9<br>2,6      | 0<br>0,0                 | 0<br>0,0      | 0<br>0,0      | 0<br>0,0         | 10<br>0,9       | 37<br>3,1   | 10<br>0,9   | 37<br>3,1   | 10<br>0,9   | 37<br>3,1   |
| 4                | 0<br>0,0                   | 1<br>3,4      | 12<br>4,1     | 14<br>3,8     | 7<br>2,7      | 0<br>0,0      | 1<br>2,0         | 10<br>4,0   | 9<br>9,0      | 8<br>2,3      | 10<br>2,7                | 0<br>0,0      | 0<br>0,0      | 0<br>0,0         | 35<br>3,2       | 27<br>2,3   | 35<br>3,2   | 27<br>2,3   | 35<br>3,2   | 27<br>2,3   |
| 5                | 0<br>0,0                   | 1<br>3,4      | 21<br>7,1     | 44<br>11,9    | 40<br>15,3    | 15<br>19,3    | 3<br>5,9         | 1<br>0,4    | 13<br>13,0    | 43<br>12,4    | 42<br>11,1               | 15<br>6,6     | 4<br>4,0      | 8<br>20,5        | 124<br>11,4     | 125<br>10,5 | 124<br>11,4 | 125<br>10,5 | 124<br>11,4 | 125<br>10,5 |
| 6                | 0<br>0,0                   | 1<br>3,4      | 17<br>5,8     | 25<br>6,8     | 12<br>4,6     | 1<br>1,3      | 1<br>2,0         | 0<br>0,0    | 1<br>1,0      | 28<br>8,1     | 31<br>8,2                | 19<br>8,3     | 8<br>8,0      | 5<br>12,8        | 57<br>5,2       | 92<br>7,7   | 57<br>5,2   | 92<br>7,7   | 57<br>5,2   | 92<br>7,7   |
| 7                | 0<br>0,0                   | 1<br>3,4      | 62<br>21,1    | 98<br>26,5    | 63<br>24,0    | 16<br>20,4    | 8<br>15,7        | 4<br>1,6    | 0<br>0,0      | 13<br>3,7     | 10<br>2,7                | 8<br>3,5      | 1<br>1,0      | 0<br>0,0         | 248<br>22,8     | 32<br>2,7   | 248<br>22,8 | 32<br>2,7   | 248<br>22,8 | 32<br>2,7   |
| 8                | 27<br>87,1                 | 18<br>62,3    | 42<br>14,3    | 36<br>9,7     | 15<br>5,7     | 5<br>6,4      | 1<br>2,0         | 0<br>0,0    | 0<br>0,0      | 16<br>4,6     | 17<br>4,5                | 31<br>13,6    | 2<br>2,0      | 0<br>0,0         | 119<br>11,0     | 66<br>5,5   | 119<br>11,0 | 66<br>5,5   | 119<br>11,0 | 66<br>5,5   |
| 9                | 4<br>12,9                  | 6<br>20,8     | 121<br>41,1   | 120<br>32,5   | 43<br>16,4    | 4<br>5,1      | 0<br>0,0         | 1<br>0,4    | 4<br>4,0      | 68<br>19,5    | 59<br>15,7               | 16<br>7,0     | 10<br>10,0    | 3<br>7,7         | 294<br>27,1     | 160<br>13,4 | 294<br>27,1 | 160<br>13,4 | 294<br>27,1 | 160<br>13,4 |
| 10               | 0<br>0,0                   | 0<br>0,0      | 7<br>2,4      | 23<br>6,2     | 56<br>21,3    | 30<br>38,5    | 36<br>70,4       | 0<br>0,0    | 2<br>2,0      | 12<br>3,5     | 42<br>11,1               | 59<br>25,9    | 57<br>57,0    | 16<br>41,0       | 152<br>14,0     | 188<br>15,8 | 152<br>14,0 | 188<br>15,8 | 152<br>14,0 | 188<br>15,8 |
| 11               | 0<br>0,0                   | 0<br>0,0      | 4<br>1,4      | 2<br>0,5      | 13<br>5,0     | 6<br>7,7      | 1<br>2,0         | 0<br>0,0    | 0<br>0,0      | 3<br>0,9      | 19<br>5,0                | 3<br>1,3      | 0<br>0,0      | 0<br>0,0         | 26<br>2,4       | 25<br>2,1   | 26<br>2,4   | 25<br>2,1   | 26<br>2,4   | 25<br>2,1   |
| Total            | 31                         | 29            | 294           | 370           | 262           | 78            | 51               | 251         | 100           | 347           | 376                      | 228           | 100           | 39               | 1084            | 1190        | 1084        | 1190        | 1084        | 1190        |



**Fig. 7.5.** Appréciation de la distribution relative des barbeaux de différentes classes de tailles suivant la répartition dans 11 types de mésohabitats en hiver (décembre 1989) et été (août 1990). Plans factoriels de l'analyse factorielle des correspondances effectuées sur la table de contingence présentant les captures par types de mésohabitat (tableau 7.4 ; 14 classe-saison x 11 types de mésohabitats). Mésohabitats définis comme dans le tableau 6.2. Axe horizontal = facteur 1 (53,3 % de l'inertie totale) ; axe vertical = facteur 2 (20,5 % de l'inertie totale). Au cours de chaque saison, les classes de tailles sont décrites par leur position et leur diversité factorielle, matérialisée ici par une ellipse à 50 % d'inertie. Les positions et amplitudes (ellipses à 50 % d'inertie) des types de mésohabitats sont précisées sur le graphique inférieur, qui utilise le même type d'échelle. Ce type d'approche multidimensionnelle peut être rapproché de l'échantillonnage ponctuel d'abondance développé pour l'étude de l'ichthyofaune des fleuves par Nelva *et al.* (1979), mais où les espèces et taxons sont remplacés par les classes de tailles. L'analyse a été effectuée à l'aide des logiciels MacMul-GraphMu, développés sur ordinateur Macintosh par Thioulouse (1989).





**Fig. 7.6.** Répartition des captures de barbeaux de différentes tailles sur deux stations de l'Ourthe étudiées en pêche-habitat au cours de l'automne 1989 (A et B, respectivement secteurs 7 et 33 de la zone d'étude), en fonction de la répartition des habitats. Les habitats sont exprimés en termes de valeurs d'habitat globales pour la classe 250-300 mm (classe 4), déterminées à partir de la répartition des classes de profondeurs et de vitesses de courant et des courbes de valeurs d'habitat estivales présentées sur la figure 7.4. En raison des recouvrements d'habitats élevés entre les classes 3, 4 et 5, les valeurs d'habitat présentées pour la classe 4 peuvent être étendues aux classes 3 et 5. Chaque numéro indique la capture d'un individu appartenant à la classe de tailles correspondante.

## 4. Situation automnale

1396 barbeaux (45-475 mm) ont été capturés et répartis en 7 classes de tailles, comparables aux classes estivales, excepté la classe 0+ et la classe 6 qui regroupe tous les individus > 350 mm, en raison de l'effectif minime des > 400 mm ( $N = 4$ ). Cette quasi-absence des > 400 mm peut être mise en parallèle avec la limitation de la profondeur maximale à 1 m de même qu'avec la rareté relative des mésohabitats 8-11 sur les secteurs étudiés (notamment l'absence de leur abri préféré, la végétation rivulaire ligneuse).

Une première approche descriptive suggérant la similitude des situations estivale et automnale est illustrée sur la **figure 7.6**, où nous avons représenté la répartition des captures de barbeaux sur deux stations pêchées en automne en fonction de la répartition sur ces secteurs des valeurs d'habitat estivales globales pour les barbeaux de la classe 4 (250-300 mm). D'après les recouvrements entre les habitats des classes 3, 4 et 5 au cours de l'été (**tableau 7.3 A**), les valeurs d'habitat globales peuvent être étendues aux 200-350 mm. Sur les deux stations considérées, 97,3 % des 200-350 mm (215 / 221) occupent des sites dont les valeurs d'habitat sont  $\geq 1,0$ , confirmant de manière empirique la similitude des deux situations et la validité de l'étude estivale. Cette approche descriptive suggère également que les individus 0+ occupent des habitats extrêmement différents des adultes 200-350 mm, puisque 62,1 % (41/66) et 34,8 % (23/66) des 0+ occupent des sites dont la valeur d'habitat globale pour les 250-300 mm est respectivement inférieure à 0,2 et comprise entre 0,2 et 0,5.

Cette approche descriptive est précisée par la détermination des indices d'utilisation automnale des variables du microhabitat, présentés sur les graphiques de la **figure 7.7**. Pour les raisons citées dans l'étude estivale, nous avons centré notre approche sur deux variables : la profondeur et la vitesse de courant à 10 cm du substrat. Les probabilités de fréquentation d'abris sont précisées sur les **graphiques 7.7 B**, mais doivent être considérées avec réserve, en fonction de la variabilité des distributions des mésohabitats fermés.

### 4.1. Utilisation de la profondeur (fig. 7.7 A)

Pour les individus > 200 mm, les plages d'utilisation à 50, 75 et 90 % présentent des valeurs comparables aux valeurs estivales, excepté une sous-estimation probable des limites supérieures pour les individus > 300 mm (courbe d'indice d'utilisation « ouverte » dans sa partie extrême) et une légère augmentation des limites inférieures de tolérance à 75 et 90 % (45-50 cm vs 30-35 cm), qui peut être mise en relation avec la différence de niveau d'eau (en moyenne 10 cm) entre les deux saisons. Une hypothèse semblable a été émise par Sheppard & Johnson (1975) pour les comparaisons estivales et hivernales de l'occupation de l'habitat chez *Oncorhynchus kisutch* et *O. mykiss*. Le même raisonnement peut être tenu pour les deux classes de tailles inférieures, dont les plages d'utilisation ont une largeur comparable à la situation estivale, mais légèrement décalée vers des profondeurs supérieures.

La classe 0+ occupe des profondeurs plus faibles que l'ensemble des autres classes : la plage d'utilisation à 50 % varie entre 18 et 38 cm et les profondeurs supérieures à 60 cm apparaissent comme évitées (relativisation en fonction de l'efficacité de capture). Notons toutefois que cette plage est relativement large et traduit probablement l'évolution des préférences avec la taille (variant entre 45 mm en septembre et 65 mm en octobre). Comme au cours de la période estivale, la profondeur moyenne occupée est corrélée positivement et significativement la taille des individus ( $R = 0,95$  ;  $p < 0,05$  ; 6 DL ; **fig. 7.8**).

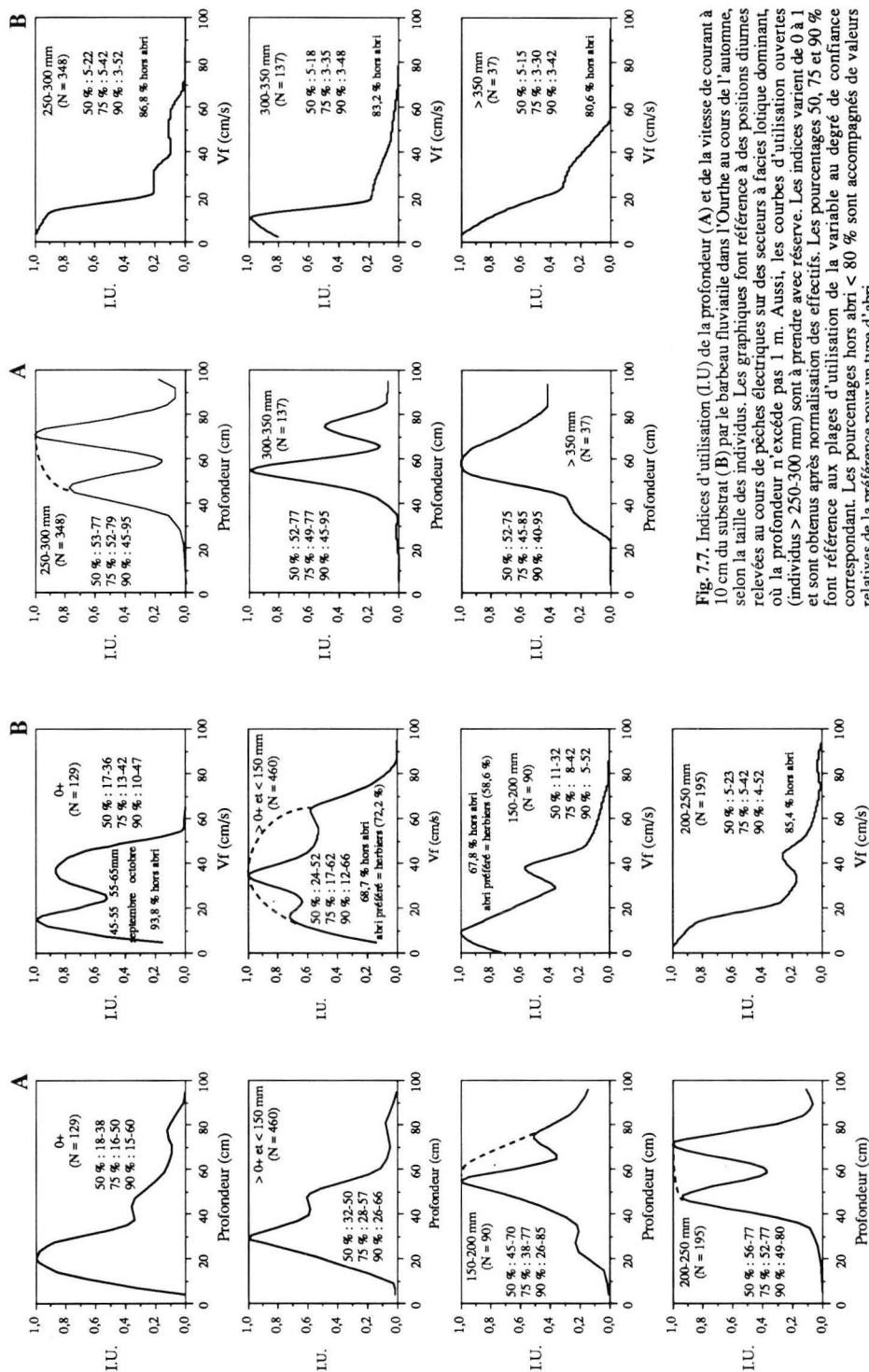


Fig. 7.7. Indices d'utilisation (I.U.) de la profondeur (A) et de la vitesse de courant à 10 cm du substrat (B) par le barbeau fluviatile dans l'Ourthe au cours de l'automne, selon la taille des individus. Les graphiques font référence à des positions diurnes relevées au cours de pêches électriques sur des secteurs à faciès lotique dominant, où la profondeur n'excède pas 1 m. Aussi, les courbes d'utilisation ouvertes (individus > 250-300 mm) sont à prendre avec réserve. Les indices varient de 0 à 1 et sont obtenus après normalisation des effectifs. Les pourcentages 50, 75 et 90 % font référence aux plages d'utilisation de la variable au degré de confiance correspondant. Les pourcentages hors abri < 80 % sont accompagnés de valeurs relatives de la préférence pour un type d'abri.

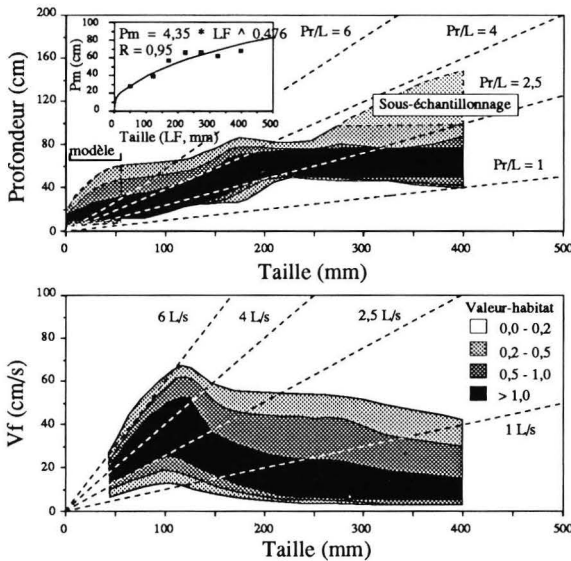
## 4.2. Utilisation de la vitesse de courant à 10 cm du substrat (fig. 7.7 B)

Une organisation similaire à celle décrite pour la profondeur est observée pour la vitesse de courant. Les vitesses sélectionnées par les individus 200-350 mm sont faibles ( $P50 = 5-20$  cm/s) et comparables aux valeurs présentées pour les mêmes classes dans la situation estivale, excepté pour les limites supérieures, légèrement plus élevées qu'en été, probablement en raison de la rareté, sur les secteurs étudiés, d'abris susceptibles d'accueillir des individus de cette taille. Comme pendant la période estivale, les 2 classes de tailles inférieures sélectionnent des vitesses plus élevées, particulièrement les individus  $> 0+$  et  $< 150$  mm ( $P50 = 24-52$  cm/s). Pour la classe  $0+$ , la distribution présente une allure bimodale, reflétant les situations de septembre et d'octobre : la plage d'utilisation à 50 % varie entre 17 et 36 cm/s, sa partie inférieure (17-25 cm/s) correspondant aux individus 45-55 mm (septembre) et la supérieure (25-36 cm/s) aux individus 55-65 mm (octobre), qui présentent un recouvrement important avec la classe de tailles supérieure. Notons que les vitesses supérieures à 50 cm/s apparaissent comme évitées par les  $0+$ .

## 4.3. Synthèse de la situation automnale

### 4.3.1. Etablissement des courbes de valeur d'habitat

Les courbes de valeur d'habitat de la profondeur et de la vitesse de courant sont présentées sur la **figure 7.8**. Pour la profondeur, la partie inférieure de la courbe est extrapolée sur base du modèle logarithmique présenté. Sur base des similitudes entre situations automnales et estivales, cette courbe de profondeur pourrait être appliquée aux individus  $0+$  pendant les premiers mois de leur vie.



**Fig. 7.8.** Synthèse des résultats pour la situation automnale (Ourthe, septembre-octobre 1989-1990). Variations des valeurs d'habitat des variables vitesse de courant à 10 cm du substrat ( $V_f$ ) et profondeur pour le barbeau fluviatile en fonction de la taille des individus. Données récoltées par pêche à l'électricité (1396 individus capturés) dans des secteurs à faciès lotique dominant (profondeur maximum 100 cm), avec risque de sous-échantillonnage des individus  $> 300-350$  mm (cf. situation estivale). Microhabitat diurne de type aire de résidence.

**Tableau 7.5.** A. Synthèse de l'étude sur l'utilisation du microhabitat autumnal par le barbeau fluviatile dans l'Ourthe. Les nombres entre parenthèses correspondent aux valeurs relatives (divisées par la taille des individus) des paramètres considérés.  
B. et C. Matrices des recouvrements des habitats utilisés par les différentes classes de tailles chez le barbeau fluviatile, au cours de l'automne (B) et entre saisons (C) pour chaque classe de tailles. Les recouvrements sont calculés suivant le principe détaillé dans le paragraphe 4.2.3 du chapitre 6 et sont exprimés en %. Chaque case (i, j), où i est la ligne et j la colonne, contient le % de l'habitat de j recouvert par celui de i. Les analyses de régression multiple pas à pas sont effectuées sur les variables différence absolue de taille entre i et j, taille et effectif des classes i et j, exprimées en échelle linéaire et logarithmique. Seules sont retenues les interactions significatives au seuil 0,05 et les variables sont présentées par ordre d'entrée dans le modèle. Les signes + et - indiquent respectivement des corrélations partielles positives ou négatives. En raison des différences dans les conditions d'échantillonnage, nous ne présentons pas de modélisation pour les comparaisons intersaison.

| A. Classe de taille      | Taille moyenne (mm) | Nombre capturé | Profondeur moyenne (cm) | Amplitude pondérée d'utilisation de la profondeur | Vitesse (Vf) moyenne (cm/s) | Amplitude pondérée d'utilisation de la vitesse de courant | % dans abri (*) |
|--------------------------|---------------------|----------------|-------------------------|---------------------------------------------------|-----------------------------|-----------------------------------------------------------|-----------------|
| classe 0 (< 65 mm)       | 55                  | 129            | 28,4 (5,16)             | 27,1 (4,93)                                       | 27,2 (4,94)                 | 24,1 (4,38)                                               | 7,2             |
| classe 1 (65-150 mm)     | 120                 | 460            | 38,9 (3,11)             | 23,8 (1,90)                                       | 38,2 (3,06)                 | 36,1 (2,89)                                               | 31,3            |
| classe 2 (150-200 mm)    | 175                 | 90             | 57,3 (3,27)             | 32,9 (1,88)                                       | 24,2 (1,38)                 | 27,9 (1,59)                                               | 32,2            |
| classe 3 (200-250 mm)    | 225                 | 195            | 66,0 (2,93)             | 23,4 (1,04)                                       | 19,5 (0,87)                 | 27,1 (1,20)                                               | 14,6            |
| classe 4 (250-300 mm)    | 275                 | 348            | 66,5 (2,42)             | 27,9 (1,01)                                       | 18,1 (0,66)                 | 26,6 (0,97)                                               | 13,2            |
| classe 5 (300-350 mm)    | 325                 | 137            | 62,5 (1,92)             | 28,8 (0,89)                                       | 17,0 (0,52)                 | 22,4 (0,69)                                               | 16,8            |
| classe 6 et 7 (≥ 350 mm) | 400                 | 37             | 68,5 (1,71)             | 31,8 (0,80)                                       | 17,0 (0,42)                 | 18,4 (0,46)                                               | 19,4            |

| B. Recouvrements d'habitat | classe 0 0+ | classe 1 (> 0+ et < 150 mm) | classe 2 150-200 mm | classe 3 200-250 mm | classe 4 250-300 mm | classe 5 300-350 mm | classe 6 et 7 ≥ 350 mm |
|----------------------------|-------------|-----------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|------------------------|
| classe 0 (N = 129)         | 100,0       | 27,3                        | 13,0                | 3,2                 | 2,7                 | 3,6                 | 5,9                    |
| classe 1 (N = 460)         | 35,9        | 100                         | 21,8                | 9,3                 | 7,7                 | 8,7                 | 8,7                    |
| classe 2 (N = 90)          | 19,3        | 24,1                        | 100,0               | 64,7                | 61,0                | 56,6                | 45,7                   |
| classe 3 (N = 195)         | 2,9         | 7,1                         | 43,9                | 100,0               | 85,9                | 81,2                | 72,9                   |
| classe 4 (N = 348)         | 1,3         | 7,4                         | 47,8                | 96,7                | 100,0               | 90,5                | 86,3                   |
| classe 5 (N = 137)         | 1,9         | 7,3                         | 37,4                | 77,4                | 78,1                | 100,0               | 91,1                   |
| classe 6 (N = 37)          | 5,1         | 7,7                         | 30,3                | 58,8                | 63,8                | 76,7                | 100,0                  |

| Variable : recouvrement d'habitat autumnal |  |             |  | R global = 0,873 |  |
|--------------------------------------------|--|-------------|--|------------------|--|
| F = 47,884                                 |  | p < 0,01    |  | 48 DL            |  |
| Variable                                   |  | Coefficient |  | SE               |  |
| Intercept (ordonnée à l'origine)           |  | 34,68       |  | 0,029            |  |
| Δ absolue taille (mm)                      |  | -0,296      |  | 0,024            |  |
| taille classe colonne (mm)                 |  | 0,123       |  | 5,07             |  |
| taille classe ligne (mm)                   |  | 0,096       |  | 0,024            |  |

| C. Intersaison  | classe 1 (> 0+ et < 150 mm) |     | classe 2 150-200 mm |      | classe 3 200-250 mm |      | classe 4 250-300 mm |      | classe 5 300-350 mm |      | classe 6 et 7 ≥ 350 mm |      |
|-----------------|-----------------------------|-----|---------------------|------|---------------------|------|---------------------|------|---------------------|------|------------------------|------|
|                 | Autonne / Été               | 7,6 | 25,3                | 60,8 | 74,0                | 47,9 | 25,2                | 25,2 | 25,2                | 25,2 | 25,2                   | 25,2 |
|                 | Été / automne               | 6,1 | 36,2                | 88,5 | 85,5                | 55,9 | 85,5                | 37,5 | 37,5                | 37,5 | 37,5                   | 37,5 |
| Autonne / hiver | 0,0                         | 5,6 | 44,3                | 47,1 | 20,5                | 13,7 | 13,7                | 13,7 | 13,7                | 13,7 | 13,7                   | 13,7 |
| Hiver / automne | 0,0                         | 3,7 | 23,7                | 27,5 | 21,9                | 10,9 | 10,9                | 10,9 | 10,9                | 10,9 | 10,9                   | 10,9 |

#### 4.3.2. Amplitude d'utilisation des variables et recouvrement d'habitats

La synthèse de études d'utilisation des microhabitats diurnes automnaux est présentée dans le **tableau 7.5 A**. Comme dans la situation estivale, les profondeurs moyennes et leur amplitude d'utilisation augmentent en parallèle avec la taille des individus alors que la situation inverse est observée pour la vitesse de courant (excepté pour les 0+). Cette similitude entre situations automnale et estivale se retrouve dans les pourcentages de recouvrement des habitats automnaux, présentés dans les **tableaux 7.5 B**, et dont la modélisation par analyse de régression multiple pas à pas intègre les mêmes variables que le modèle estival, avec des coefficients comparables pour la variable principale ( $\Delta$  absolue taille : 0,303 en été et 0,296 en automne).

Les % de recouvrement entre habitats saisonniers d'une même classe de tailles sont présentés dans le **tableau 7.5 C** et indiquent une similitude entre situations estivale et automnale, du moins pour les 200-350 mm, pour lesquels l'échantillonnage effectué est cohérent avec la distribution réelle de la population. Cette similitude nous permet de considérer l'ensemble été-automne comme une période homogène au plan de l'utilisation de l'habitat et de tester la constance des préférences dans des cours d'eau différents. Ce test sera effectué par l'analyse des recouvrements des habitats occupés en Méhaigne et en Ourthe, pour lesquels nous prendrons en considération les plages d'utilisation du **tableau 7.5 D**, établies à partir des valeurs estivales et automnales (excepté pour les  $\geq 300$  mm, dont les courbes d'utilisation automnale de la profondeur sont ouvertes et dont les plages d'utilisation sont établies à partir des seules valeurs estivales).

**Tableau 7.5.D.** Plages d'utilisation de la profondeur et de la vitesse de courant en période de croissance (été-automne) dans l'Ourthe par le barbeau fluviatile en fonction de la taille des individus. Plages établies à partir des données estivales (**fig. 7.1**) et automnales (**fig. 7.7**). Les regroupements de classes de tailles sont effectués en raison des similitudes observées et de manière à pouvoir comparer ces données avec celles récoltées en Méhaigne (faibles effectifs des classes de tailles  $\geq 250$ -300 mm).

| Été-automne    | classe 1 (> 0+ et < 150 mm) | classe 2 150-200 mm | classes 3 et 4 200-300 mm | classes 5, 6 et 7 $\geq 300$ mm |
|----------------|-----------------------------|---------------------|---------------------------|---------------------------------|
| Profondeur P50 | 26-47                       | 34-60               | 54-77                     | 66-110                          |
| P75            | 25-53                       | 27-69               | 46-79                     | 55-130                          |
| P90            | 16-57                       | 22-80               | 40-82                     | 41-171                          |
| Vitesse Vf P50 | 23-49                       | 15-44               | 5-24                      | 3-16                            |
| P75            | 17-59                       | 11-54               | 4-40                      | 1-25                            |
| P90            | 12-66                       | 5-69                | 2-54                      | 0-28                            |



## 5. Etudes par pêche à l'électricité du microhabitat diurne du barbeau fluviatile en Méhaigne

### 5.1. Période de croissance (été-automne)

635 barbeaux ont été capturés lors des couvertures estivales et automnales de la zone d'étude en Méhaigne. Leur taille variait entre 105 et 364 mm. En raison des similitudes observées sur l'Ourthe, les classes 200-250 mm et 250-300 mm ont été regroupées en un seul et même échantillon de 319 individus. De même, nous n'avons pas scindé en classes de tailles les individus > 300 mm, extrêmement peu représentés dans la population étudiée (N = 19). Les courbes d'utilisation de l'habitat estival-automnal de la population reconstituée en Méhaigne sont présentées sur la **figure 7.9**. Comme dans les situations observées sur l'Ourthe, les effectifs sont organisés selon la profondeur et la vitesse de courant en fonction de leur taille. De même, la probabilité de fréquentation d'abri croît également avec la taille des individus (de 37 % chez les 100-150 mm à 68,5 % chez les > 300 mm), phénomène également observé dans l'Ourthe pendant la période estivale.

#### 5.1.1. Utilisation de la profondeur (fig. 7.9 A)

Les profondeurs sélectionnées se rapprochent fortement de celles observées en Ourthe, aussi bien au plan des valeurs moyennes que des amplitudes d'utilisation (**tableau 7.6. A**). Ainsi, la plage d'utilisation à 50 % des 100-150 mm (29-52 cm) peut être assimilée à celle observée dans l'Ourthe (26-47 cm) et les profondeurs supérieures à 70-80 cm apparaissent comme évitées dans les deux situations. Le même parallèle peut être tracé pour les autres classes de tailles considérées, dont les plages d'utilisation présentent des recouvrements supérieurs à 80 % avec les plages d'utilisation de la profondeur chez les barbeaux de l'Ourthe.

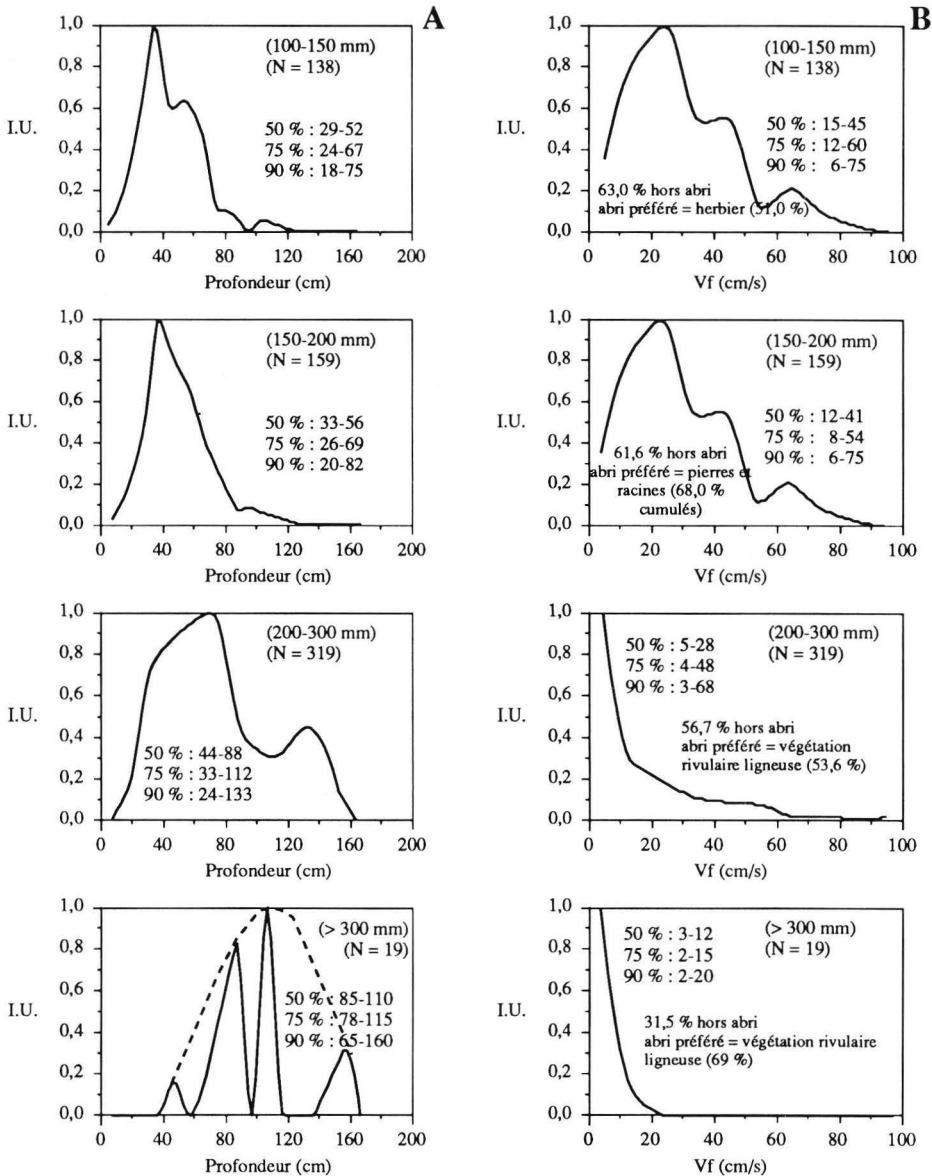
#### 5.1.2. Utilisation de la vitesse de courant à 10 cm du substrat (fig. 7.9 B)

Les vitesses de courant sont elles aussi comparables aux situations estivales et automnales observées sur l'Ourthe (ex. P50 des 100-150 mm = 15-45 cm/s en Méhaigne, 23-49 cm/s dans l'Ourthe ; P50 des 200-300 mm = 5-28 cm/s en Méhaigne, 6-25 cm/s et 5-24 cm/s dans l'Ourthe respectivement en été et automne), mais avec des limites inférieures de tolérance légèrement plus faibles en Méhaigne, reflétant la probabilité de fréquentation d'abri plus élevée. La fréquentation plus élevée des abris en Méhaigne peut être mise en parallèle avec la largeur plus faible du cours d'eau (7,7 m vs 26,5 m), offrant proportionnellement plus d'abris au niveau des berges que dans l'Ourthe.

#### 5.1.3. Conclusions

Les recouvrements des habitats occupés dans les deux rivières (**tableau 7.6 B**) soulignent la constance des préférences d'un cours d'eau à l'autre, puisqu'au sein de chaque paire de pourcentages de recouvrement (Ourthe / Méhaigne et Méhaigne / Ourthe), l'un des deux pourcentages dépasse le seuil des 80 %. Cette constance des préférences pour les variables du microhabitat nous permet de prendre en compte les données de l'échantillonnage de l'habitat périhivernal en Méhaigne pour compléter le cycle annuel d'utilisation du microhabitat diurne par le barbeau fluviatile. Ces résultats suggèrent également une indépendance de l'utilisation de l'habitat vis-à-vis de la structure de la population, puisque la situation étudiée en Méhaigne se place dans le cadre d'une structure démographique temporairement déséquilibrée (absence de juvéniles < 100 mm et rareté des ≥ 300 mm), et même vis-à-vis des autres composantes





**Fig. 7.9.** Indices d'utilisation (I.U.) de la profondeur (A) et de la vitesse de courant à 10 cm du substrat (B) par le barbeau fluviatile au cours de la période été-automne en Méhaigne (secteurs lotiques et lentiqes). Été et automne ont été regroupés sur base des similitudes observées dans l'Ourthe. Les graphiques font référence à des positions diurnes relevées au cours de pêches à l'électricité effectuées en juin, septembre et début octobre, à une température supérieure à 9-10 °C et à un débit d'étiage (années 1988 et 1989). En raison de la faible densité des effectifs, les classes 200-250 mm et 250-300 mm ont été regroupées, de même que les individus > 300 mm, très peu nombreux dans une population reconstituée à partir de barbeaux juvéniles (80-100 mm) depuis 1983. Les plages d'utilisation à 50, 75 et 90 % sont précisées pour chaque variable.

Tableau 7.6. A. Synthèse de l'étude sur l'utilisation par le barbeau du microhabitat estival et automnal en Méhaigne. Les nombres entre parenthèses correspondent aux valeurs relatives (divisées par la taille des poissons) des paramètres considérés.  
B. Recouvrements des habitats utilisés en Ourthe et en Méhaigne en été-automne. Les recouvrements sont calculés suivant le principe détaillé dans le paragraphe 4.2.3 du chapitre 6 et sont exprimés en %.

| A. Classe de tailles       | Taille moyenne (mm) | Nombre capturé | Profondeur moyenne (cm) | Amplitude pondérée d'utilisation de la profondeur | Vitesse (Vf) moyenne (cm/s) | Amplitude pondérée d'utilisation de la vitesse de courant | % dans abri |
|----------------------------|---------------------|----------------|-------------------------|---------------------------------------------------|-----------------------------|-----------------------------------------------------------|-------------|
| classe 1 (100-150 mm)      | 125                 | 138            | 39,2 (3,14)             | 32,9 (2,63)                                       | 35,3 (2,82)                 | 39,9 (3,19)                                               | 37,0        |
| classe 2 (150-200 mm)      | 175                 | 159            | 48,5 (2,77)             | 33,5 (1,91)                                       | 26,3 (1,50)                 | 38,7 (2,21)                                               | 38,4        |
| classe 3 et 4 (200-300 mm) | 250                 | 319            | 63,8 (2,55)             | 61,9 (2,48)                                       | 20,2 (0,81)                 | 34,1 (1,36)                                               | 43,3        |
| classe 5 (≥ 300 mm)        | 330                 | 19             | 97,1 (2,94)             | 36,8 (1,12)                                       | 7,1 (0,22)                  | 11,2 (0,34)                                               | 68,5        |

| B. Inter-rivière  |  |  | classe 1 (> 0+ et < 150 mm) | classe 2 150-200 mm | classe 3 et 4 200-300 mm | classe 5, 6 et 7 ≥ 300 mm |
|-------------------|--|--|-----------------------------|---------------------|--------------------------|---------------------------|
| Méhaigne /Ourthe  |  |  | 83,2                        | 85,8                | 99,8                     | 36,9                      |
| Ourthe / Méhaigne |  |  | 57,0                        | 87,3                | 40,0                     | 100,0                     |

Tableau 7.7. A. Synthèse de l'étude sur l'utilisation par le barbeau du microhabitat « périhivernal » en Méhaigne. Les nombres entre parenthèses correspondent aux valeurs relatives (divisées par la taille des poissons) des paramètres considérés.  
B. Recouvrements des habitats utilisés en période périhivernale et estivale (Méhaigne) et hivernale (Ourthe). Les recouvrements sont calculés suivant le principe détaillé dans le paragraphe 4.2.3 du chapitre 6 et sont exprimés en %.

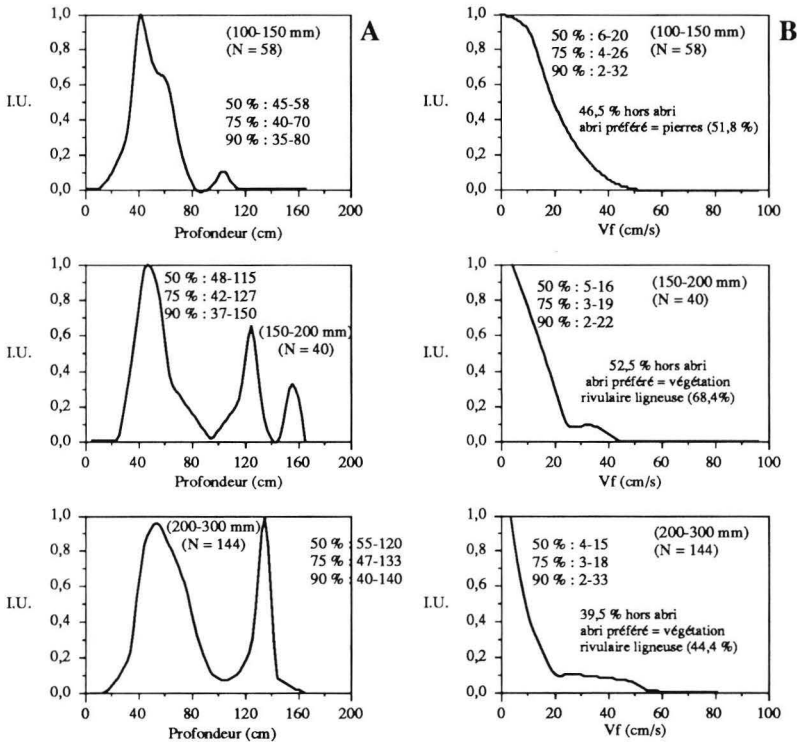
| A. Synthèse                | Taille moyenne (mm) | Nombre capturé | Profondeur moyenne (cm) | Amplitude pondérée d'utilisation de la profondeur | Vitesse (Vf) moyenne (cm/s) | Amplitude pondérée d'utilisation de la vitesse de courant | % dans abri |
|----------------------------|---------------------|----------------|-------------------------|---------------------------------------------------|-----------------------------|-----------------------------------------------------------|-------------|
| classe 1 (100-150 mm)      | 125                 | 58             | 50,3 (4,02)             | 21,8 (1,74)                                       | 24,4 (1,95)                 | 18,2 (1,46)                                               | 53,5        |
| classe 2 (150-200 mm)      | 175                 | 40             | 65,3 (3,73)             | 77,7 (4,44)                                       | 16,5 (0,94)                 | 13,5 (0,77)                                               | 47,5        |
| classe 3 et 4 (200-300 mm) | 250                 | 144            | 70,1 (2,81)             | 75,3 (3,01)                                       | 11,1 (0,44)                 | 14,5 (0,58)                                               | 60,5        |
| classe 5 (≥ 300 mm)        | 330                 | 10             | 75,0 (2,27)             | 35,3 (1,07)                                       | 7,0 (0,21)                  | 10,0 (0,30)                                               | 60,0        |

| B. Recouvrements Intersaison |  |  | classe 1 (> 0+ et < 150 mm) | classe 2 150-200 mm | classes 3 et 4 200-300 mm |
|------------------------------|--|--|-----------------------------|---------------------|---------------------------|
| Périhivernal / Eté-automne   |  |  | 5,3                         | 6,8                 | 47,7                      |
| Eté-automne / Périhivernal   |  |  | 7,8                         | 9,4                 | 35,5                      |
| Périhivernal / Eté-automne   |  |  | 5,3                         | 6,8                 | 47,7                      |
| Eté-automne / Périhivernal   |  |  | 7,8                         | 9,4                 | 35,5                      |

de l'ichtyofaune (mixte — cyprins rhéophiles et salmoniformes — en Ourthe et principalement représentée par les cyprinidés en Méhaigne). Cet aspect sera précisé par l'analyse des associations interspécifiques dans le chapitre 8.

## 5.2. Période « périhivernale »

En raison du niveau d'eau sensiblement plus élevé (20-25 cm de plus qu'au cours des pêches d'été-automne), l'effectif capturé au cours de cet échantillonnage est sensiblement plus faible (242 individus), mais la gamme de tailles échantillonnée reste comparable (100-358 mm). Les courbes d'utilisation de la profondeur et de la vitesse de courant sont présentées sur la **figure 7.10**.



Barbeaux > 300 mm : 10 individus capturés

Profondeur moyenne = 75 cm (45-130 cm)

Vitesse moyenne = 7 cm/s (3-28 cm/s)

4/10 individus hors abris

**Fig. 7.10.** Indices d'utilisation (I.U.) de la profondeur (A) et de la vitesse de courant à 10 cm du substrat (B) par le barbeau fluviatile au cours de la période dite « périhivernale » (fin de l'automne et de l'hiver) en Méhaigne (secteurs lotiques et lentiques). Les graphiques font référence à des positions diurnes relevées au cours de pêches à l'électricité effectuées en novembre et janvier, à une température inférieure à 8 °C et à un débit supérieur au débit d'étiage (années 1988 et 1989). En raison de la faible densité des effectifs, les classes 200-250 mm et 250-300 mm ont été regroupées, de même que les individus > 300 mm, très peu nombreux dans une population reconstituée à partir de barbeaux juvéniles ( $\pm 100$  mm) depuis 1983. Les plages d'utilisation à 50, 75 et 90 % sont précisées pour chaque variable. Les pourcentages hors abri < 80 % sont accompagnés des valeurs de la préférence pour un type donné d'abri.

Les résultats peuvent être résumés en trois points principaux :

- a) augmentation de la profondeur occupée et de la probabilité de fréquentation d'abri et diminution de la vitesse de courant occupée quand la taille des individus augmente ;
- b) par comparaison avec la situation présentée dans le paragraphe 5.1 et l'étude réalisée dans l'Ourthe (§ 4), augmentation de la profondeur occupée, diminution des vitesses de courant sélectionnées et augmentation de la probabilité de fréquentation d'abri, quelle que soit la classe de tailles envisagée, mais réduction de l'amplitude de variation saisonnière lorsque la taille des individus augmente, suivant le schéma observé dans l'Ourthe (**fig. 7.3 C**) ;
- c) par comparaison avec la situation hivernale typique ( $t^{\circ} < 4^{\circ}\text{C}$ ) étudiée dans l'Ourthe, les profondeurs sélectionnées ne sont pas différentes mais les vitesses de courant sont en moyenne plus élevées (ex. P50 des 150-200 mm = 6-20 cm/s en Méhaigne vs 2-5 cm/s en Ourthe) et les probabilités de fréquentation d'abri sensiblement plus faibles (toujours inférieures à 70 % en période périhivernale vs  $\geq 70\%$  en période hivernale dans l'Ourthe).

Quel que soit le paramètre envisagé, la situation « périhivernale » apparaît donc comme intermédiaire entre les deux grands ensembles (hiver thermique et période de croissance) que nous avons présentés, comme l'attestent les pourcentages de recouvrement présentés dans le **tableau 7.7 B**.

## 6. Tests des courbes de valeurs d'habitat : comparaison avec les données de radiopistage

Le dernier point que nous examinons avant de présenter une synthèse de l'utilisation des microhabitats diurnes au cours du cycle annuel est la confrontation des courbes de valeurs d'habitat pour la profondeur et la vitesse de courant avec les caractéristiques des gîtes occupés par les poissons pistés. Cette approche permet un test indirect de la méthodologie de récolte de données que nous avons utilisée, et notamment une évaluation des risques d'erreurs d'appréciation liées à un déplacement potentiel des poissons par l'équipe de pêche. Cet aspect a déjà été évoqué dans la section méthodologique consacrée à ce type de récolte de données et l'hypothèse de non-interférence majeure a été retenue, mais sur une base par trop empirique.

Pour ces tests, nous avons retenu les gîtes principaux (occupés pendant 2 semaines au moins) des 16 premiers poissons radiopistés (chapitre 3, **tableaux 3.2 A, B, C**), les poissons P17-P21 ayant en effet été exclusivement suivis pendant la période printanière, pour laquelle nous n'avons pas été en mesure de définir de courbe de valeur-habitat et qui ne peut à priori être supposée strictement comparable à l'une des saisons étudiées. Les caractéristiques des 23 gîtes retenus sont présentées dans le **tableau 7.8**, en termes de mésohabitat (et donc d'abri), de profondeur et de vitesse de courant à 10 cm du substrat. Pour chaque variable, les valeurs d'habitat saisonnières correspondantes sont déterminées à partir des courbes présentées sur les **figures 7.3 et 7.8**.

Le premier élément ressortant de l'examen du **tableau 7.8** est l'absence de valeurs d'habitats inférieures à 0,5 pour les gîtes sélectionnés par les barbeaux radiopistés. De plus, cette valeur de 0,5 n'est observée qu'à deux reprises pour la profondeur et à une seule reprise pour la vitesse de courant, tous les autres habitats sélectionnés ayant une valeur  $> 1,0$  (plage d'utilisation à 50 %). Notons également que 18 des 23 gîtes présentés sont associés à un abri (mésohabitat 7-11), nous amenant à conférer une valeur maximale de 1,0 à un habitat de gîte lié à un abri et de 0,5 en absence d'abri, exception faite des mésohabitats de type coulée profonde qui peuvent être assimilés à un milieu semi-ouvert et auxquels nous accorderons également une

**Tableau 7.8. Comparaison entre les résultats acquis par méthodologie directe (pêche à l'électricité) et indirecte (radiopistage).** Caractérisation des principaux gîtes diurnes occupés par 16 poissons radiopistés (occupés pendant 2 semaines ou plus) et qualification en termes de valeur d'habitat (V.H.) sur la base des courbes établies par la méthodologie directe.

E = situation estivale ( $t^{\circ} \geq 12-15^{\circ} \text{C}$  ; débit faible)

A = situation automnale ( $t^{\circ} = 8-12^{\circ} \text{C}$  ; débit faible)

H = situation hivernale ( $t^{\circ} < 5-6^{\circ} \text{C}$  ; débit faible à moyen)

P = situation printanière ( $t^{\circ} = 6-12^{\circ} \text{C}$  ; débit moyen à fort)

Les codes P1-P16 sont les codes individuels des 16 individus pistés au cours des 4 premières sessions de pistage. Les codes GjPi ont été précisés dans le chapitre 3 (tableaux 3.2). Les lettres E, A, H ou P qui leur sont associées indiquent les périodes (Été, Automne, Hiver et Printemps) au cours desquelles le poisson a occupé le gîte. Les codes de mésohabitats correspondent à ceux présentés dans le **tableau 6.2**.

| Code poisson et taille (mm) | Gîte et occupation saisonnière | Méso-habitat | Profondeur (cm) | Valeur-habitat profondeur | Vitesse de courant (Vf, cm/s) | Valeur-habitat vitesse Vf |
|-----------------------------|--------------------------------|--------------|-----------------|---------------------------|-------------------------------|---------------------------|
| P1 (316)                    | G1P1 (P,E)                     | 10           | 110-120         | >1,0 (E,A,H)              | < 5                           | >1,0 (E,A,H)              |
| P2 (403)                    | G1P2 (P,E)                     | 10           | 110-120         | >1,0 (E,A,H)              | < 5                           | >1,0 (E,A,H)              |
|                             | G3P2 (E)                       | 1            | 70-80           | >1,0 (E,A,H)              | 5-10                          | >1,0 (E,A)                |
|                             | G6P2 (E)                       | 1            | 70-90           | >1,0 (E,A,H)              | 5-15                          | >1,0 (E,A)                |
| P3 (271)                    | G5P3 (E)                       | 7            | 50-60           | >1,0 (E,A,H)              | 15-20                         | >1,0 (E,A)                |
| P4 (530)                    | G3P4 (P,E,A,H)                 | 10           | 75-90           | >1,0 (E,A,H)              | < 5                           | >1,0 (E,A,H)              |
|                             | G4P4 (P,E)                     | 10           | 110-120         | >1,0 (E,A,H)              | < 5                           | >1,0 (E,A,H)              |
| P5 (272)                    | G4P5 (E,A,H)                   | 8            | 60-70           | >1,0 (E,A,H)              | 5-10                          | >1,0 (E,A,H)              |
|                             | G5P5 (H,P)                     | 9            | 70-100          | >1,0 (H)                  | < 10                          | >1,0 (H)                  |
| P6 (340)                    | G2P6 (E,A)                     | 1            | 55-70           | <1,0 (E,A)                | 5-15                          | >1,0 (E,A)                |
|                             | G3P6 (H,P)                     | 9            | 65-75           | >1,0 (H)                  | < 5                           | >1,0 (H)                  |
| P7 (325)                    | G4'P7 (P,H)                    | 9            | 40-50           | 0,5 (H)                   | < 10                          | >1,0 (H)                  |
|                             | G5P7 (E)                       | 5            | 50-70           | >1,0 (E)                  | 5-15                          | >1,0 (E)                  |
| P8 (378)                    | G2'P8 (H,P,E)                  | 10           | 80-100          | >1,0 (H,E)                | < 10                          | >1,0 (H,E)                |
| P9 (342)                    | G5'P9 (P,E)                    | 8            | 70-80           | >1,0 (E)                  | 10-15                         | >1,0 (E)                  |
|                             | G5'''P9 (P)                    | 8            | 80-90           | >1,0 (H)                  | < 10                          | >1,0 (H)                  |
| P10 (525)                   | G19P10                         | 10           | 70-90           | >1,0 (E)                  | < 10                          | >1,0 (E)                  |
| P11 (385)                   | G3P11 (E,A)                    | 1            | 70-90           | >1,0 (E,A)                | 5-15                          | >1,0 (E,A)                |
| P12 (359)                   | G1P12 (E,A)                    | 10           | 110-120         | >1,0 (E,A,H)              | < 5                           | >1,0 (E,A,H)              |
| P13 (348)                   | G2'P13 (E,A)                   | 10           | 110-120         | >1,0 (E,A,H)              | < 5                           | >1,0 (E,A,H)              |
| P14 (465)                   | G5P14 (E,A)                    | 10           | 110-120         | >1,0 (E,A,H)              | < 5                           | >1,0 (E,A,H)              |
| P15 (465)                   | G2'P15 (E,A)                   | 10           | 65-80           | >1,0 (E,A)                | 5-10                          | 0,5 (E)-1,0 (A)           |
| P16 (495)                   | G1P16 (E)                      | 9            | 60-80           | 0,5-1,0 (E)               | 5                             | >1,0 (E)                  |

valeur d'habitat maximale (du moins en été et automne), en raison de leur fréquentation élevée au cours des périodes considérées. De plus, il convient de remarquer que la plupart des gîtes sélectionnés par les individus > 350 mm (8/12) sont caractérisés par un abri de type végétation rivulaire ligneuse, confirmant la préférence que nous avons supposée à partir des études par pêche à l'électricité.

Notre approche de l'habitat de gîte par radiopistage confirme donc pleinement la validité des études réalisées par pêche à l'électricité. Elle indique également que les gîtes fréquentés en hiver, à des températures très basses (< 5 °C), le sont également au printemps à des températures supérieures et proches des situations automnales (6-10 °C), mais à des débits plus élevés. Cette correspondance suggère que les valeurs d'habitat des gîtes hivernaux puissent être transposables à la situation printanière dans des conditions de débit élevé. **Enfin, plusieurs des gîtes sélectionnés s'avèrent être des gîtes toutes saisons (E, A, H), pouvant être interprétés comme optimaux pour les classes de tailles considérées et donc susceptibles de présenter un avantage certain dans le cadre d'une gestion de l'espace à l'échelle annuelle.** L'illustration parfaite de ces gîtes optimaux est le gîte G3P4 (mésohabitat 10, fig. 6.4, photo 5), occupé par la femelle P4 (530 mm) pendant 153 jours au cours des 4 saisons envisagées et le gîte G2P8, occupé pendant 55 jours par la femelle P8 (378 mm) en hiver, printemps et été. Le caractère optimal de ces gîtes expliquerait partiellement la fidélité démontrée par les barbeaux vis-à-vis de leur gîte et aires de résidence, de même que le homing post-lâcher et post-reproducteur noté chez les individus de grande taille (cf. chapitre 3).

## 7. Synthèse et modélisation de l'utilisation du microhabitat diurne par le barbeau fluviatile au cours du cycle annuel

La synthèse de nos études par pêche à l'électricité sur l'utilisation du microhabitat diurne par le barbeau fluviatile est contenue dans les **tableaux d'analyses 7.9 et 7.10**. Les modèles présentés ont été établis par analyses de régression multiple pas à pas. Le **tableau 7.9** porte sur l'utilisation de la profondeur, de la vitesse de courant à 10 cm du substrat et la fréquentation d'abri, en prenant en compte les 29 catégories (classe de tailles x saison) présentées dans les paragraphes précédents. Pour la probabilité de fréquentation d'abri, l'étude automnale effectuée en Ourthe n'a pas été retenue en raison de la faible disponibilité des mésohabitats fermés (7-11) dans les secteurs étudiés. Les variables dépendantes sur lesquelles sont effectuées les analyses sont d'ordre thermique, hydrologique et biologique (taille des individus), exprimées sur échelle linéaire ou logarithmique. Ces analyses sont complétées par des modélisations des pourcentages de recouvrements entre les habitats utilisés par différentes classes de tailles au sein d'une même saison (**tableau 7.10 A**) et entre habitats saisonniers d'une même classe de tailles (**tableau 7.10 B**). Seules les corrélations significatives au seuil 0,05 sont retenues et intégrées dans les modèles.

Les deux principales variables modulant l'utilisation de l'habitat sont donc la température et la taille de l'individu, alors que le niveau d'eau n'influence significativement que l'amplitude pondérée d'utilisation de la profondeur. L'indépendance relative des autres paramètres vis-à-vis de cette variable suggère une constance des préférences pour le microhabitat diurne quelles que soient les conditions de débit (compte tenu de la température). Ces modèles indiquent que les barbeaux occuperont des habitats à faciès d'autant plus lotiques et ouverts que leur taille sera faible et que la température sera élevée, avec des vitesses de courant maximales pour des températures de

**Tableau 7.9.** Modélisation de l'utilisation du microhabitat diurne par le barbeau fluviatile au cours du cycle annuel. Analyses par régression multiple pas à pas, seuil d'entrée dans les modèles = 0,05. Notion d'amplitude pondérée d'utilisation comme définie dans le chapitre 6 (§ 4.2).

| <b>A. Variable : profondeur moyenne (cm)</b> |             |       |                                              |
|----------------------------------------------|-------------|-------|----------------------------------------------|
| F = 68,011                                   | p < 0,001   | 28 DL | R <sup>2</sup> = 0,840      R global = 0,916 |
| Variable                                     | Coefficient | SE    | t                                            |
| Intercept (ordonnée à l'origine)             | 31,49       |       |                                              |
| Taille (mm)                                  | 0,176       | 0,016 | 11,32                                        |
| Log température (°C)                         | - 10,696    | 5,037 | - 2,13                                       |

| <b>B. Variable : amplitude pondérée d'utilisation de la profondeur (cm)</b> |             |       |                                              |
|-----------------------------------------------------------------------------|-------------|-------|----------------------------------------------|
| F = 5,448                                                                   | p = 0,011   | 28 DL | R <sup>2</sup> = 0,301      R global = 0,549 |
| Variable                                                                    | Coefficient | SE    | t                                            |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                                            | 9,29        |       |                                              |
| Taille (mm)                                                                 | 0,096       | 0,032 | 3,03                                         |
| Niveau d'eau vs étiage (cm)                                                 | 0,802       | 0,401 | 2,09                                         |

| <b>C. Variable : Log vitesse de courant moyenne à 10 cm du substrat (Vf, cm/s)</b> |                        |                     |                                              |
|------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|---------------------|----------------------------------------------|
| F = 20,465                                                                         | p < 0,001              | 28 DL               | R <sup>2</sup> = 0,711      R global = 0,843 |
| Variable                                                                           | Coefficient            | SE                  | t                                            |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                                                   | 0,602                  |                     |                                              |
| Log température (°C)                                                               | 1,503                  | 0,391               | 3,85                                         |
| Taille (mm)                                                                        | - 1,22 e <sup>-3</sup> | 3,2 e <sup>-4</sup> | - 3,80                                       |
| Température (°C)                                                                   | - 0,053                | 0,021               | - 2,46                                       |

| <b>D. Variable : Log amplitude d'utilisation de la vitesse de courant moyenne à 10 cm du substrat (Vf, cm/s)</b> |                       |                      |                                              |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------|----------------------|----------------------------------------------|
| F = 20,692                                                                                                       | p < 0,001             | 28 DL                | R <sup>2</sup> = 0,614      R global = 0,784 |
| Variable                                                                                                         | Coefficient           | SE                   | t                                            |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                                                                                 | 0,848                 |                      |                                              |
| Log température (°C)                                                                                             | 0,607                 | 0,032                | 5,95                                         |
| Taille (mm)                                                                                                      | - 6,5 e <sup>-4</sup> | 3,14 e <sup>-4</sup> | - 2,09                                       |

| <b>E. Variable : Probabilité de fréquentation d'abri (%)</b> |             |       |                                              |
|--------------------------------------------------------------|-------------|-------|----------------------------------------------|
| F = 21,868                                                   | p < 0,001   | 21 DL | R <sup>2</sup> = 0,697      R global = 0,835 |
| Variable                                                     | Coefficient | SE    | t                                            |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                             | 82,19       |       |                                              |
| Log température (°C)                                         | - 50,588    | 8,395 | - 6,026                                      |
| Taille (mm)                                                  | 0,073       | 0,030 | 2,41                                         |



13-14 °C (corrélation positive entre Log Vf et Log température, pondérée par la corrélation négative avec la température). Ils précisent également que la variation des préférences n'est pas linéaire sur les échelles de tailles et de température (relations logarithmiques ou bilogarithmiques), de telle sorte que les situations saisonnières seront d'autant plus différentes que les températures au cours des saisons comparées seront basses (**tableau 7.10 B**) et que les différences entre les habitats sélectionnés par deux classes de tailles au cours d'une même saison seront d'autant plus faibles que les tailles des classes seront élevées et que la température sera basse.

**Tableau 7.10.** Modélisation des recouvrements d'habitats par analyse de régression multiple pas à pas. Les variables sont présentées par ordre d'entrée dans le modèle (seuil = 0,05).

| <b>A. Variable :</b> pourcentage de recouvrement d'habitat interclasses au sein d'une saison |             |        |                                              |
|----------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|--------|----------------------------------------------|
| F = 64,916                                                                                   | p < 0,001   | 171 DL | R <sup>2</sup> = 0,662      R global = 0,813 |
| Variable                                                                                     | Coefficient | SE     | t                                            |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                                                             | 53,080      |        |                                              |
| Δ absolue taille (mm)                                                                        | - 0,318     | 0,019  | -16,83                                       |
| Taille classe associée (mm)                                                                  | 0,056       | 0,016  | 3,57                                         |
| Température (°C)                                                                             | - 0,572     | 0,275  | - 2,08                                       |
| Taille classe associante (mm)                                                                | 0,051       | 0,016  | 3,58                                         |
| Niveau d'eau vs étiage (cm)                                                                  | 0,928       | 0,342  | 2,71                                         |

| <b>B. Variable :</b> Pourcentage de recouvrement d'habitat intersaison pour une même classe de tailles |             |       |                                              |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|-------|----------------------------------------------|
| F = 26,606                                                                                             | p < 0,001   | 49 DL | R <sup>2</sup> = 0,634      R global = 0,796 |
| Variable                                                                                               | Coefficient | SE    | t                                            |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                                                                       | 53,080      |       |                                              |
| Log taille (mm)                                                                                        | 3,778       | 0,436 | 8,66                                         |
| Log Δ absolue Température (°C)                                                                         | - 1,272     | 0,407 | - 3,13                                       |
| Log température classe recouvrante (°C)                                                                | 0,491       | 0,226 | 2,17                                         |

## 8. Habitats de nutrition

Dans ces paragraphes, nous faisons exclusivement référence aux données récoltées par radiopistage. Sur base des résultats présentés dans le chapitre 4, nous distinguons deux situations précises : l'habitat de nutrition crépusculaire et auroral, à des températures supérieures à 9-10 °C et à un débit d'étiage, et l'habitat de nutrition diurne à des températures inférieures à 9-10 °C.

### 8.1. Habitat de nutrition crépusculaire et auroral des barbeaux adultes en période « estivale »

#### 8.1.1. Principe et cadre de l'étude

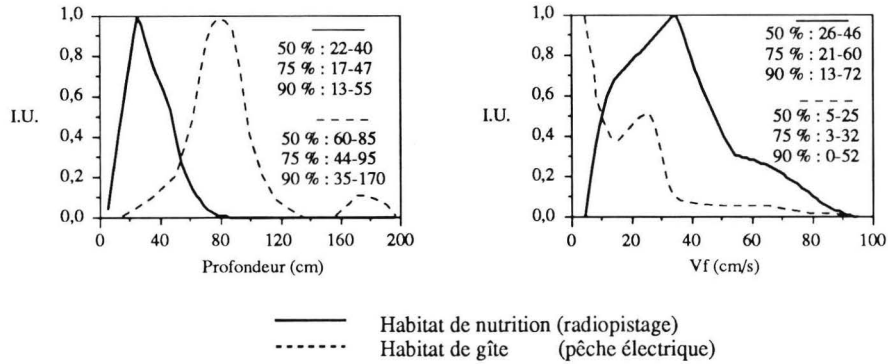
Les courbes d'indice d'utilisation de l'habitat de nutrition sont définies à partir des données récoltées par radiopistage dans des conditions où la température de l'eau dépasse 9-10 °C (printemps, été, début automne), situation que nous pouvons assimiler à la période globale de croissance sur le cycle annuel. Les conditions de hauteur d'eau pendant la période considérée étaient relativement homogènes (20 cm de variation) et correspondaient en moyenne aux conditions dans lesquelles ont été effectués les relevés d'habitat. La mise en évidence de l'absence de séparation nette entre les centres d'activités auroraux et crépusculaires (cf. chapitre 5, § 4) nous a amenés à traiter globalement les informations en terme d'habitat de nutrition crépusculaire et auroral. En raison du caractère indirect de la récolte de données et de l'imprécision liée aux polygones d'erreur des localisations, nous avons travaillé exclusivement par classes de 10 cm pour la profondeur et de 10 cm/s pour la vitesse de courant (10 cm du substrat). Les limites inférieures et supérieures des plages d'utilisation ont été calculées en supposant une distribution homogène au sein de chaque classe de variable.

#### 8.1.2. Caractérisation de l'habitat de nutrition crépusculaire et auroral

2949 localisations correspondant à des phases d'activités crépusculaires et aurorales ont été utilisées pour la définition des courbes d'indice d'utilisation. Elles font exclusivement référence aux barbeaux de tailles  $\geq 200$  mm (230-530 mm). Au sein de la gamme de taille considérée, les profondeurs et vitesses sélectionnées par les 5 classes de tailles initialement prises en compte n'étaient pas significativement différentes (tables de contingences : profondeur :  $X^2 = 31,9$  ;  $p = 0,66$  ; 36 DL ; vitesse de courant :  $X^2 = 37,7$  ;  $p = 0,39$  ; 36 DL). Aussi, en raison de l'homogénéité de l'utilisation de la profondeur et de la vitesse de courant par la fraction de la population  $\geq 200$  mm, nous avons établi pour chaque variable une seule courbe d'indice d'utilisation regroupant les 2949 observations effectuées. Les résultats sont présentés sur la **figure 7.11**. A titre de comparaison, nous avons également représenté sur cette figure les courbes d'utilisation des variables correspondant au microhabitat de gîte diurne pour la fraction de la population dont la taille est supérieure à 200 mm (courbes globales calculées sur base des données récoltées par pêche à l'électricité en période estivale : 1090 individus).

Les habitats de nutrition sont caractérisés par une profondeur toujours inférieure à 1 m. Sur la base des limites de tolérance à 90 %, les profondeurs supérieures à 55 cm ou inférieures à 13 cm apparaissent comme évitées. La distribution des vitesses de courant utilisées pour l'activité de nutrition est centrée sur la gamme 20-50 cm/s, alors que les vitesses inférieures à 10-15 cm/s ou supérieures à 70-80 cm/s ne sont fréquentées

qu'occasionnellement et que les vitesses supérieures à 1m/s sont évitées. Selon les cartes d'habitats, seules 3 % des localisations de nutrition correspondent à des abris et principalement à des herbiers de renoncules aquatiques. En termes de mésohabitats, l'habitat de nutrition crépusculaire et auroral des individus > 200 mm est donc principalement constitué de milieux lotiques, peu profonds et ouverts, soit les radiers et rapides et, dans une moindre mesure des plats (codes mésohabitat 2, 3 et 4). Le substrat correspondant aux mésohabitats occupés est principalement constitué de graviers grossiers et surtout de galets (5-10 cm), avec un degré de colmatage (% de sédiments fins) plus élevé dans les plats.



**Fig. 7.11.** Indices d'utilisation (I.U.) de la profondeur et de la vitesse de courant à 10 cm du substrat (Vf) par les barbeaux > 200 mm pour les activités crépusculaires et aurorales de nutrition. Indices établis sur base de 2949 localisations par radiopistage à des températures supérieures à 9-10 °C. Comparaison avec l'habitat de gîte diurne pour la fraction de la population > 200 mm (1090 individus, août 1990).

### 8.1.3. Recouvrements entre habitat de nutrition et habitat de gîte diurne-

Les recouvrements des habitats de nutrition et de gîte diurne en période de croissance sont présentés dans le **tableau 7.11**, illustrant le contraste entre les habitats occupés par les  $\geq 200$  mm au cours des différentes phases d'un cycle de 24 heures, puisque les recouvrements d'habitats sont toujours inférieurs à 5 % et même nuls pour les  $\geq 350$  mm. Par contre, l'habitat de nutrition crépusculaire et auroral des barbeaux  $\geq 200$  mm est fortement semblable à celui occupé au cours de la journée par les individus < 150 mm. Ces recouvrements élevés contrastent avec la séparation nette entre les habitats diurnes occupés par ces classes de tailles et nous inclinent à penser, en parallèle avec la constance des habitats de nutrition au sein de la gamme des > 200 mm, que les barbeaux juvéniles occupent leur habitat de nutrition au cours de la photophase. Cette hypothèse sera analysée en détails dans les paragraphes de discussion.

**Tableau 7.11.** Recouvrements entre les habitats de nutrition crépusculaires et auroraux des  $\geq 200$  mm (définis par radiopistage) et les habitats diurnes estivaux et automnaux des différentes classes de tailles de la population. La valeur supérieure indique le pourcentage de l'habitat de nutrition recouvert par l'habitat diurne et la valeur inférieure le pourcentage de l'habitat diurne recouvert par l'habitat de nutrition.

|                      | Habitat diurne estival et automnal |            |            |            |               |
|----------------------|------------------------------------|------------|------------|------------|---------------|
|                      | 65-150 mm                          | 150-200 mm | 200-300 mm | 300-350 mm | $\geq 350$ mm |
| Habitat de nutrition | 76,65                              | 43,00      | 3,40       | 0,85       | 0,00          |
|                      | 62,18                              | 25,53      | 3,78       | 0,63       | 0,00          |

## 8.2. Habitat de nutrition diurne des adultes (printemps, fin d'automne)

En raison de l'impossibilité d'effectuer un échantillonnage régulier par transects au cours des périodes de débit élevé, nous n'avons pas été en mesure de caractériser précisément le microhabitat de nutrition en termes de vitesses de courant. Aussi, nous avons opté pour une approche purement descriptive, en termes de mésohabitats.

En période de crue ou de débit élevé, les activités de nutrition diurne prennent place exclusivement dans des mésohabitats lenticques, à proximité du gîte occupé (cf. chapitre 4, **fig. 4.7 et 4.9**) et toujours à faible distance des rives (< 5-10 m), probablement en raison de l'augmentation de la vitesse de courant dans la partie centrale du cours d'eau. Le mésohabitat le plus typique de l'activité de nutrition diurne est représenté par les zones de contre-courant, situées à l'aval d'arbres immergés, de zones d'enrochement et localement au niveau des zones de confluence.

Lorsque le débit est faible et proche des valeurs d'étiage, l'activité diurne peut prendre place dans des habitats à faciès lentique dominant, ou au contraire dans des faciès lotiques mais plus profonds que ceux décrits par la **figure 7.11**. Cette situation a été notamment observée chez le mâle P5 (08-09/11/89), qui occupait en fin d'automne un centre d'activités diurnes où la profondeur et la vitesse de courant étaient respectivement de 40-55 cm et 30-50 cm/s. Rappelons que, même en période de débit faible ou modéré, les centres d'activités diurnes sont toujours nettement plus proches du gîte que les centres crépusculaires et auroraux, comme illustré sur les **figures 4.4 et 4.8**.

## 9. Comparaison entre macro et microrépartition. Dégagement de la notion de position stratégique des gîtes

### 9.1. Constat de la non-correspondance entre la disponibilité des habitats de gîte et la macrorépartition des peuplements

Les courbes d'utilisation des variables du microhabitat constituent une approche fiable des préférences des différentes classes de tailles et peuvent expliquer la microrépartition spatiale de la population sous l'angle de la recherche de gîtes présentant des caractéristiques les plus proches des préférences déterminées. Toutefois, ces courbes ne peuvent à elles seules expliquer la variabilité de la densité-biomasse sur la zone d'étude (cf. chapitre 1, point 3, **tableau 1.2**). Ainsi, la zone D contraste par sa richesse (47,5 % des captures et 43 % de la biomasse capturée en été pour une surface de 1,83 ha soit 15,3 % de la zone d'étude) avec la pauvreté relative des secteurs A, B et C.

A l'échelle sectorielle, les secteurs 29-31 présentent des caractéristiques apparemment optimales pour les individus > 300 mm (profondeur élevée, vitesse de courant inférieure à 15 cm/s, végétation rivulaire constituée de saules, frênes et aulnes immergés, nombreuses souches et développements racinaires aquatiques) mais ont une densité de présence apparemment nulle au cours de la période estivale. Le risque de sous-estimation critique de la densité dans les secteurs lenticques est réel, mais, comme le note

Philippart (1977), la variation d'efficacité par rapport à un secteur moins profond est au plus de 3 ou 5, ce qui n'explique absolument pas l'absence de barbeaux dans ces secteurs à forte densité de présence de valeurs-habitat  $\geq 1,0$ . De plus, le secteur 28 dont les caractéristiques sont comparables, est au contraire occupé par les barbeaux. La même remarque générale peut être formulée pour les secteurs 35 et 36 (**tableau 7.1**) qui présentent des caractéristiques de profondeur et de vitesses compatibles avec les préférences des barbeaux 200-300 mm mais qui s'avèrent eux aussi inoccupés. Ces considérations suggèrent que d'autres critères interviennent dans le choix de l'habitat de gîte estival (et par extension, de gîte automnal) chez le barbeau fluviatile.

## 9.2. Distance aux aires de nutrition

### 9.2.1. Principe et hypothèse de travail

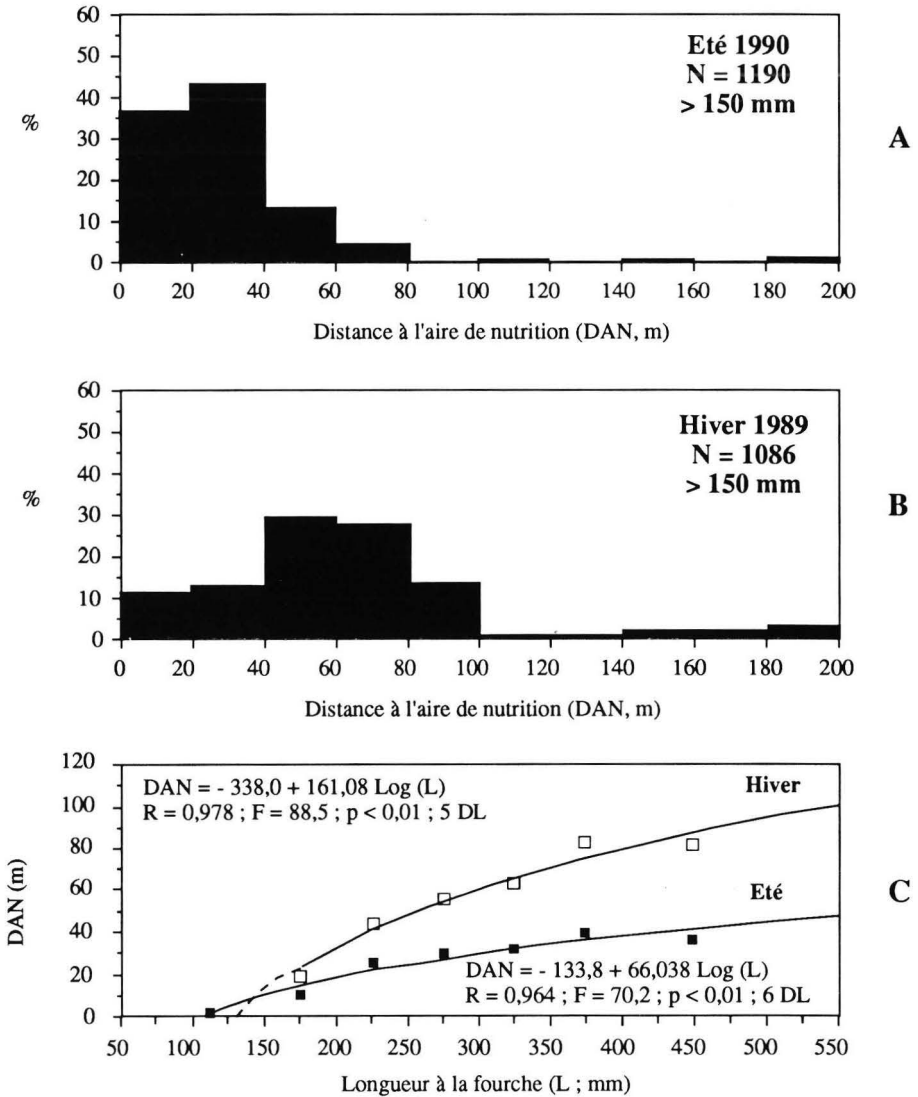
L'hypothèse de travail est qu'à valeur d'habitat égale, un gîte s'avère d'autant plus « valable » qu'il est situé à proximité directe d'une aire de nutrition, cette situation permettant de minimiser potentiellement le budget énergétique consacré aux déplacements, voire d'exploiter temporairement ces aires aux cours de la photophase si de la nourriture est disponible. Pour tester cette hypothèse, nous avons mesuré les distances entre les gîtes occupés par les barbeaux et les habitats de nutrition potentiels, dont les localisations au sein de la zone d'étude sont établies à partir des données de radiopistage (§ 8.1). Ces habitats sont supposés communs à l'ensemble de la population > 200 mm, en raison de l'absence de différences significatives entre les classes de tailles. Un contre-test est effectué par comparaison avec la période hivernale, au cours de laquelle les distances entre gîte et habitats de nutrition potentiels devraient être plus élevées, et la distribution des effectifs en fonction du facteur distance sensiblement plus homogène qu'en été, puisque notre étude des rythmes d'activités du barbeau fluviatile indique une absence complète d'activité à des températures inférieures à 4 °C (cf. chapitre 4, **fig. 4.6**), ce qui suggère une indépendance vis-à-vis des aires de nutrition. Nous avons utilisé des largeurs de classes de distance de 20 m pour construire les histogrammes de fréquences présentés sur les **figures 7.12 A et B**.

### 9.2.2. Comparaison des distributions estivale et hivernale

La distribution diurne globale des barbeaux > 150 mm (toutes classes de tailles confondues) au cours de la période estivale présente l'allure d'une décroissance exponentielle en fonction de la distance (**fig. 7.12 A**). 80 % des effectifs sont capturés à moins de 40 m des aires de nutrition potentielles et 93 % à moins de 60 m. Le mode de la distribution est constitué par la classe 20-40 m (43,3 % des effectifs). En hiver (**fig. 7.12 B**), conformément à l'hypothèse émise, la distribution est plus homogène et les barbeaux plus distants des aires de nutrition potentielles, les plages d'utilisation à 50 % des distributions saisonnières ne présentant aucun recouvrement ( $P_{50} = 14-35$  m en été et 41-76 m en hiver).

Ces résultats confirment pleinement l'hypothèse émise plus haut sur le choix d'un gîte proche des aires de nutrition en été, nous amenant à définir une notion de **valeur stratégique** pour des gîtes à valeur-habitat équivalente au sein d'une même zone de rivière. Cette valeur stratégique expliquerait l'évitement des secteurs lentiques, à forte valeur-habitat mais à très faible valeur stratégique et l'occupation préférentielle en été des secteurs à dominante lotique présentant des potentialités de gîte, comme le mésohabitat de coulée profonde, mode de la distribution des barbeaux > 150 mm dans la mosaïque de mésohabitats (25,3 % ; **tableau 7.4**), et qui représente probablement

la combinaison la plus favorable des variables prises en compte. Les distances maximales ( $\pm 200$  m) correspondent aux situations de dilution de l'habitat de gîte à haute valeur d'habitat. C'est notamment le cas de l'aire d'activités du poisson P4 (530 mm), au sein de laquelle aucun gîte à valeur d'habitat  $\geq 1,0$  n'est disponible à moins de 180 m de l'aire de nutrition (fig. 7.14).



**Fig. 7.12.** Distributions estivale (A) et hivernale (B) des barbeaux > 150 mm en fonction de la distance aux aires de nutrition dans l'Ourthe (capture par pêche à l'électricité). Les aires de nutrition potentielles sont identifiées sur la base des courbes d'utilisation d'habitat présentées sur la figure 7.11 et les distances mesurées à partir des cartes d'habitat de la zone d'étude. Le graphique C présente une modélisation de la distance moyenne aux aires de nutrition, en été et en hiver, en fonction de la taille des individus.

### 9.2.3. Variation en fonction de la taille des poissons

Pour chaque classe de tailles, nous avons calculé la distance moyenne entre gîtes diurnes et aires de nutrition, en été comme en hiver. Comme le montre la **figure 7.12 C**, les barbeaux occupent en moyenne des gîtes d'autant plus distants d'une aire de nutrition que leur taille moyenne est élevée, les différences interclasses au sein d'une même saison s'atténuant au fur et à mesure que la taille des individus augmente (caractère logarithmique de la relation). Nous sommes conscients de la portée limitée de cet indicateur moyen et de sa forte variabilité selon la morphologie de la section de rivière occupée. Cependant, il présente l'avantage de décrire une tendance générale pour la population. L'augmentation de la distance entre gîte et aire de nutrition avec la taille peut être mise en parallèle avec la recherche d'une profondeur proportionnelle elle aussi à la taille de l'individu et dont la probabilité de présence dans un secteur de cours d'eau sera, en règle générale, proportionnelle à la distance aux milieux lotiques peu profonds (principe de succession des habitats au sein d'une unité morphodynamique).

Les variations de la distance moyenne aux aires de nutrition en fonction de la taille des barbeaux peuvent également être mises en parallèle avec les variations des dimensions des aires journalières d'activités étudiées par radiopistage, où nous avons en effet mis en évidence que les aires d'activités aux dimensions minimales correspondaient à celles des individus mâles de tailles 200-300 mm, alors que les femelles de grande taille (> 400 mm) définissaient des aires d'activités nettement plus étendues (chapitre 4, § 6).

### 9.3. Relations entre densités-biomasses et disponibilité des habitats de nutrition

La notion de valeur stratégique d'un gîte explique la variabilité de la répartition de la population dans la zone d'étude à l'échelle sectorielle, en précisant la nature de la faible occupation des secteurs à dominante lentique. Par contre, elle ne permet pas d'expliquer le contraste entre la densité élevée des peuplements observée dans la zone amont (A) et la pauvreté relative des trois autres zones (B, C et D). L'objectif de ces paragraphes est de déterminer dans quelle mesure la macrorépartition est affectée par la disponibilité absolue ou relative des habitats de nutrition au sein de différents tronçons de la zone d'étude. Conformément aux remarques émises dans le chapitre 6 (§ 4.3.3), la notion de disponibilité est fonction de la limite que nous fixons aux possibilités de choix du poisson, ce qui implique une délimitation objective de l'extension des tronçons de rivière à partir desquels nous analyserons les relations entre densité-biomasse et disponibilité des habitats de nutrition.

En fonction de la mobilité journalière du barbeau fluviatile en période estivale et de la fidélité vis-à-vis du gîte occupé (chapitre 3, **fig. 3.8**), nous pouvons considérer que le domaine vital occupé au cours de cette période correspond globalement à la dimension de l'aire d'activités journalières, dont l'extension longitudinale maximale peut être estimée à  $\pm 250$  m (à l'aval ou l'amont du gîte diurne occupé, chapitre 4, § 6). Nous définissons ainsi, dans la zone d'étude, 9 tronçons de rivière d'une longueur de 500 m au sein desquels nous calculons, à partir des cartes d'habitat, la disponibilité des habitats de nutrition en termes de surfaces des aires de nutrition présentant des valeurs d'habitat globales (tenant compte de l'utilisation de la profondeur et de la vitesse de courant précisée sur la **figure 7.11**) de 0,2-0,5, 0,5-1,0 et  $\geq 1,0$ . Les disponibilités absolues (surface) et relatives (pourcentage) des habitats de nutrition des 9 tronçons de la zone d'étude sont présentées dans le **tableau 7.12 A**. Les densités et biomasses estivales sont exprimées en termes de nombre d'individus de taille  $\geq 150$  mm capturés/ha et de biomasse capturée par hectare.

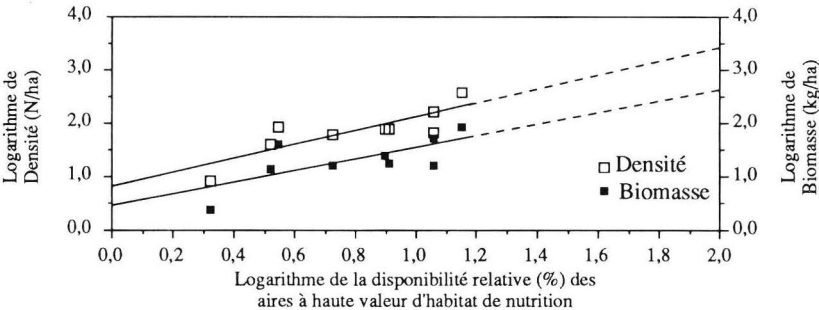


**Tableau 7.12. A.** Caractéristiques des 9 tronçons de 500 m définis au sein de la zone d'étude de l'Ourthe, en termes de densités et biomasses estivales de la population de barbeaux  $\geq 150$  mm (effectifs capturés) et de disponibilités absolues (surface, ha) et relative (%) des habitats utilisés pour les activités de nutrition, exprimés en fonction de leur valeur d'habitat globale (VHN = valeur d'habitat de nutrition). **B et C.** Résultats des analyses de régression bilogarithmique entre la disponibilité relative des aires de nutrition à haute valeur d'habitat ( $\geq 1,0$ ) et les densités (B) et biomasses (C) à l'hectare.

| A.<br>Tronçons et (secteurs) | Surface (ha) | Surface et (%)<br>VHN $\geq 1,0$ | Surface et (%)<br>VHN 0,5-1,0 | Surface et (%)<br>VHN 0,2-0,5 | Densité observée (N/ha) | Biomasse observée (kg/ha) |
|------------------------------|--------------|----------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------|---------------------------|
| D3 (1-5)                     | 1,256        | 0,044 (3,5)                      | 0,070 (5,6)                   | 0,127 (10,1)                  | 85,2                    | 43,15                     |
| D2 (6-10)                    | 1,308        | 0,102 (7,8)                      | 0,285 (21,8)                  | 0,161 (12,3)                  | 84,1                    | 25,15                     |
| D1 (11-15)                   | 1,481        | 0,078 (5,3)                      | 0,190 (12,8)                  | 0,184 (12,4)                  | 64,1                    | 16,34                     |
| C2 (16-20)                   | 1,742        | 0,199 (11,4)                     | 0,230 (13,2)                  | 0,246 (14,1)                  | 70,6                    | 16,42                     |
| C1 (21-25)                   | 1,270        | 0,102 (8,0)                      | 0,115 (9,06)                  | 0,170 (13,4)                  | 78,7                    | 18,03                     |
| B2 (26-30)                   | 1,340        | 0,044 (3,3)                      | 0,071 (5,3)                   | 0,074 (5,5)                   | 42,5                    | 14,63                     |
| B1 (31-35)                   | 1,466        | 0,031 (2,1)                      | 0,045 (3,1)                   | 0,047 (3,2)                   | 8,9                     | 2,46                      |
| A2 (36-40)                   | 0,993        | 0,141 (14,2)                     | 0,181 (18,2)                  | 0,183 (18,4)                  | 408,9                   | 88,02                     |
| A1 (41-45)                   | 1,081        | 0,123 (11,4)                     | 0,240 (22,2)                  | 0,142 (13,1)                  | 165,6                   | 52,54                     |

| B. Variable : Log densité observée (N barbeaux $\geq 150$ mm / ha) |             |                  |      |
|--------------------------------------------------------------------|-------------|------------------|------|
| F = 15,973                                                         |             | p = 0,005        | 8 DL |
|                                                                    |             | $R^2 = 0,695$    |      |
|                                                                    |             | R global = 0,834 |      |
| Variable                                                           | Coefficient | SE               | t    |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                                   | 0,832       | 0,274            | 3,04 |
| Log % VHN $\geq 1,0$                                               | 1,300       | 0,325            | 4,00 |

| C. Variable : Log biomasse observée (kg barbeaux $\geq 150$ mm / ha) |             |                  |      |
|----------------------------------------------------------------------|-------------|------------------|------|
| F = 6,82                                                             |             | p = 0,035        | 8 DL |
|                                                                      |             | $R^2 = 0,494$    |      |
|                                                                      |             | R global = 0,702 |      |
| Variable                                                             | Coefficient | SE               | t    |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                                     | 0,459       | 0,351            | 1,31 |
| Log % VHN $\geq 1,0$                                                 | 1,089       | 0,417            | 2,61 |



**Fig. 7.12. bis.** Représentation graphique des relations entre densité et biomasse de barbeaux dans l'Ourthe et la disponibilité relative (%) des zones à valeur-habitat de nutrition  $\geq 1,0$ . Les parties supérieures des courbes sont représentées en pointillés en raison de la non-représentativité dans notre étude sur l'Ourthe des disponibilités d'habitat qui leur sont associées. Modèles tirés des **tableaux 7.12 B et C.**

Les variables présentées dans le **tableau 7.12 A** sont exprimées sous forme linéaire et logarithmique et leurs relations sont analysées par régression multiple pas à pas (seuil = 0,05) de manière à identifier les corrélations les plus significatives. Pour la densité comme pour la biomasse, la meilleure corrélation est obtenue par expression bilogarithmique vis-à-vis de la variable « disponibilité relative des habitats dont la valeur pour la nutrition est  $\geq 1,0$  » (**tableaux 7.12 B et C, fig. 7.12 bis**).

Ces analyses confirment donc pleinement la réalité de notre hypothèse et expliquent les variations de la macrorépartition en fonction de la richesse du tronçon de rivière en termes d'habitat de nutrition. Elles précisent également que le barbeau recherche des zones dont les caractéristiques sont les plus proches de ses préférences (relation prépondérante avec les valeurs d'habitat  $\geq 1,0$ ) et que l'attraction effectuée par une concentration des ressources n'est pas linéaire.

Le coefficient de détermination pour la biomasse (0,494) est toutefois sensiblement inférieur à celui obtenu pour la densité (0,695). Cette différence peut s'expliquer par les risques de sous-estimation des possibilités d'accès des barbeaux des tronçons voisins aux aires de nutrition situées aux limites du tronçon de rivière considéré. Comme la distance moyenne entre gîte et aire de nutrition est proportionnelle à la taille des individus, la probabilité de sous-estimation est d'autant plus grande que la taille des individus est élevée. En fonction de la structure de la population de barbeaux de l'Ourthe, l'erreur commise au plan de la densité de population fréquentant les aires de nutrition du tronçon de rivière est minime alors qu'elle sera davantage perçue au plan de la biomasse, en raison du caractère bilogarithmique de la relation entre poids et longueur de corps.

## 10. Discussion

### 10.1. Variations saisonnières de l'utilisation de l'habitat

Notre étude met clairement en évidence les différences saisonnières de l'utilisation de l'habitat, à l'échelle de la microrépartition, en indiquant la recherche de profondeurs plus élevées et de vitesses de courant plus faibles lorsque la température diminue. Ces différences s'apparentent aux modifications observées chez plusieurs autres espèces des ichthyofaunes dulcicoles (et marines), dans des conditions de débit élevé et/ou de température faible : *Acipenseridae* : *Acipenser ruthenus* (Behning, 1928 in Hynes, 1972), *Salmonidae* *Salmo salar* (Allen, 1940 in Mills, 1989 ; Saunders & Gee, 1964 ; Rimmer *et al.*, 1985), *Salmo trutta fario* (Blase, 1988), *Oncorhynchus mykiss* (Smith & Li, 1983 ; Sheppard & Johnson, 1985) et *Oncorhynchus kisutch* (Sheppard & Johnson, 1985) ; *Labridae* : *Tautoga onitis* (Olla *et al.*, 1980), *Cyprinidae* : *Phoxinus phoxinus* (Tack, 1940 in Hynes 1972) *Ctenopharyngodon idella* et *Hypophthalmichthys molitrix* (Nikolsky, 1963 in Hynes, 1972), *Barbus graellsii*, *Barbus haasi* et *Chondrostoma toxostoma* (Grossman *et al.*, 1987 a et b).

En règle générale, ces modifications sont liées à la recherche d'habitats plus profonds et plus calmes, et souvent à la présence d'un abri physique. En l'absence d'abri, le substrat peut s'avérer déterminant et permettre par exemple au poisson de s'enterrer partiellement (*Ctenopharyngodon idella* et *Hypophthalmichthys molitrix*, Nikolsky, 1963 in Hynes 1972 ; *Tautoga onitis* ; Olla *et al.*, 1980). La recherche de conditions très stables par toutes les classes d'âges et de tailles de la population peut être mise en parallèle avec l'absence d'activité de nutrition révélée par nos études de pistage à des températures inférieures à 4-5 °C (chapitre 4, **fig. 4.6**), de même qu'avec l'absence de valeur stratégique déterminante pour les gîtes hivernaux étudiés en pêche à l'électricité (§ 9.2, **fig. 7.12 B**). Dans ce cadre, la position la plus profitable peut être assimilée à celle qui

permettra de minimiser les dépenses énergétiques instantanées (vitesse de courant lente voire quasi-nulle) et qui présentera des critères de stabilité en fonction du niveau d'eau. Ces critères peuvent expliquer la recherche d'abris pendant la période hivernale et le resserrement des préférences apparents des diverses classes de tailles. De plus, en raison de leur caractère semi-dormant (ou « torpeur ») à des températures très basses (latence des contractions musculaires accrues à basse température — Batty *et al.*, 1991), ces poissons seraient extrêmement vulnérables à une prédation diurne ou nocturne en l'absence d'abri, dont la sélection peut être interprétée comme une protection passive vis-à-vis des prédateurs. Aussi, en situation hivernale, le choix de l'habitat reflète-t-il donc probablement une limitation par les capacités physiques davantage qu'une préférence. Chez le barbeau fluviatile, cette limitation est matérialisée par la droite de régression 1L/s, qui constitue la limite supérieure de la plage d'utilisation à 90 % de la variable vitesse de courant (fig. 7.4 D).

## 10.2. Variation de l'utilisation de l'habitat en fonction de la taille

L'hiver thermique se présente donc comme une entité homogène, caractérisée par un resserrement des préférences de la population dans une gamme d'exigences précises pour les variables d'habitat, et particulièrement vis-à-vis de la vitesse de courant. Par contre, au cours des autres périodes du cycle annuel et à des températures supérieures au seuil thermique d'activité ( $t^{\circ} > 4-5^{\circ}\text{C}$ ), nous avons mis en évidence des différences marquées dans l'occupation de l'habitat en fonction de la taille des individus. Ces différences liées à la taille se retrouvent chez plusieurs espèces de poissons (« size-related preference or habitat utilization ») : augmentation de la profondeur avec la taille chez les juvéniles *Oncorhynchus tshawytscha* et *Onc. mykiss* (Everest & Chapman, 1972), *Salmo trutta fario* et *Catostomus occidentalis* (Moyle & Baltz, 1985), *Chondrostoma toxostoma* (Grossmann *et al.*, 1987a), *Gobio gobio* (Lelek & Lusk, 1965 ; Grossmann *et al.*, 1987a) et *Leuciscus cephalus* (Känno, 1969 ; Grossmann *et al.*, 1987a) ; vitesses de courant différentes selon la taille des individus : *Salmo trutta fario* et *Catostomus occidentalis* (Moyle & Baltz, 1985), *Thymallus thymallus* (suggéré mais non démontré par Persat, 1988). Pour cette seconde variable, les différences observées reflètent en règle générale une augmentation des vitesses sélectionnées avec la taille des individus.

Pour la variable profondeur, nos résultats confirment pleinement la tendance générale mise en évidence chez ces espèces, en apportant une précision plus grande grâce à la subdivision de la population en 8 classes de tailles. Ils montrent également que si les variations observées d'une classe à l'autre sont importantes, l'amplitude pondérée relative d'utilisation de cette variable est relativement constante quelle que soit la taille des individus (tableau 7.9 B) et ainsi que l'illustrent les figures 7.4 et 7.8, les limites inférieure et supérieure de la plage d'utilisation à 90 % des distributions suivent respectivement les droites de régression 1 Pr/L et 4 Pr/L et la moyenne peut être modélisée par une relation linéaire simple (pente = 2,4 - 2,5 Pr/L). Par contre, l'utilisation de la vitesse de courant reflète deux tendances bien distinctes : une augmentation des vitesses sélectionnées avec la taille chez les juvéniles (fig. 7.8), comparable aux données présentées pour les autres espèces, puis une inflexion de la courbe et une diminution progressive à partir d'une taille de 200 mm. Ces différences peuvent être interprétées sous deux angles complémentaires : la limitation du choix de l'habitat par les capacités physiques de l'individu et les activités associées au type d'habitat sélectionné.

## 10.3. Préférences et limitations du choix de l'habitat

Pour les individus  $> 200$  mm que nous qualifierons d'« adultes », nous pouvons employer sans trop de risque le terme de préférence (par opposition à limitation) pour l'habitat de gîte diurne : les plages d'utilisation à 50 % de la variable sont inférieures à

une vitesse de courant relative de 1 L/s, soit une valeur nettement inférieure à la vitesse maximale pouvant être atteinte par ces individus ( $\pm 4$  L/s). De même, les plages d'utilisation de la vitesse de courant pour l'habitat de nutrition (§ 8.1) restent dans la gamme de ses capacités physiques (plage à 50 % = 26-46 cm/s), les vitesses de courant correspondant aux capacités de nage supposées maximales n'étant rencontrées que dans moins de 1 % des cas chez les 200-250 mm (90-100 cm/s) et dans aucun cas chez les individus > 250 mm. La signification du choix de vitesses de courant relativement faibles chez les barbeaux « adultes » peut être raisonnablement interprétée à la lumière de l'hypothèse démontrée par Fausch (1984) chez les *Salmonidae*. Selon Fausch, un individu sélectionnera un microhabitat qualifié de « profitable », donc un microhabitat qui lui permettra de maximiser ses capacités d'utiliser efficacement les ressources en nourriture. Dans ce cadre, le choix pour une activité de nutrition de vitesses de courant nettement inférieures aux capacités de nage peut être interprété en terme de facilités de manoeuvre et de capture des proies, qui seraient d'autant plus réduites que les vitesses atteintes se rapprocheraient des limites physiques du poisson. Cette notion de « profitabilité » peut être étendue indirectement à l'habitat de gîte (non lié précisément à une activité de nutrition, comme chez les *Salmonidae*), arguant que le barbeau recherche des conditions permettant de minimiser les dépenses énergétiques à une période de la journée correspondant au repos. Ce principe est étayé par la recherche de gîtes caractérisés par des vitesses de courant très faibles, mais à haute valeur stratégique (proches des aires de nutrition).

Chez les juvéniles, au contraire, le choix de l'habitat diurne est susceptible de refléter l'expression d'une limitation par les capacités physiques. En effet, les vitesses de courant sélectionnées par les classes de tailles inférieures à 200 mm sont supérieures à celles occupées par les adultes, non seulement en termes de valeur absolue (rapport 1 à 2) mais davantage encore en terme de vitesse relative : les vitesses moyennes occupées par les barbeaux 0+ et 65-150 mm sont respectivement de 5 L/s et 3 L/s, et les limites supérieures des plages d'utilisation à 90 % de la vitesse de courant  $V_f$  correspondent à la droite de régression 6 L/s (correspondant à la vitesse de nage maximale). L'évitement de vitesses supérieures à ces valeurs peut être interprété en termes de limites des capacités physiques individuelles, liées à la notion de « vitesse de fatigue » ou de marge de sécurité par rapport à cette valeur (Lightfoot & Jones, 1979). Ainsi, chez le gardon *Rutilus rutilus*, les individus 0+ sélectionnent pour l'activité de nutrition des zones où la vitesse de courant est environ 40 % de la vitesse de fatigue.

#### 10.4. Interprétation de la variation du choix de l'habitat en fonction de la taille des individus et implications stratégiques

La sélection par les juvéniles de microhabitats à vitesse de courant élevée constitue le premier argument en faveur de l'hypothèse d'une activité diurne chez les barbeaux juvéniles au cours de la période été-automne. Les caractéristiques de leur habitat diurne sont en effet quasi identiques à celles de l'habitat de nutrition crépusculaire des adultes (§ 8.1.3). Selon une logique d'ordre énergétique, l'occupation de microhabitats caractérisés par de telles vitesses de courant relatives implique théoriquement des dépenses énergétiques élevées, devant être compensées par un apport d'énergie externe lié à la nutrition. Précisons toutefois que, si les barbeaux juvéniles occupent une station benthique, les dépenses énergétiques qu'ils consentent pour maintenir cette station sont probablement plus faibles que celles pouvant être dérivées de l'estimateur « vitesse de courant à 10 cm du substrat », puisque la hauteur de ces individus n'excède pas 3 cm. Si on se réfère aux travaux de Wankowski et Thorpe (1979) sur *Salmo salar*, les dépenses énergétiques en milieu courant peuvent être paradoxalement réduites par la vitesse de courant qui, lorsqu'elle dépasse 33 cm/s, entraîne la dérive de particules (vivantes ou non) > 1 mm, ce qui permet de minimiser l'activité de recherche et donc

d'augmenter le gain énergétique pour un prédateur développant un comportement d'attente et une prédation sur le drift (Schoener, 1969 ; Tusa, 1969).

Le second argument concerne l'occupation de l'habitat au cours de l'hiver, saison pendant laquelle l'habitat occupé peut être assimilé de manière quasi obligatoire à un habitat de gîte, en raison de la relation entre activité et température (inactivité à des températures  $< 4-5^{\circ}\text{C}$ , chapitre 4). Les caractéristiques des gîtes diurnes des juvéniles en période hivernale (fig. 7.2) ou « périhivernale » (fig. 7.10) se rapprochent de celles des gîtes des adultes (été ou hiver), mais contrastent fortement avec l'habitat diurne estival des juvéniles, suggérant une différence entre les activités associées aux deux types d'habitat.

De plus, comme le signale Kraiem (1980), le régime alimentaire des barbeaux juvéniles présente des composantes communes au régime alimentaire des adultes (larves d'éphéméroptères et de trichoptères) mais également des composantes spécifiques : phytoplancton (surtout diatomées du genre *Navicula*), zooplancton (principalement des daphnies) et microinvertébrés benthiques appartenant à la famille des *Simuliidae* et des *Chironomidae*. Ces différences peuvent être partiellement liées à la taille même des individus (relation entre taille du prédateur et taille de la proie) mais sont également susceptibles de refléter une différence de période d'activités : les *Chironomidae*, par exemple, présentent une plage d'activités journalières sans mode distinct (Anderson, 1966) et sont donc potentiellement capturables pendant la photophase. De plus, il est indéniable que les individus 0+ présentent une activité diurne au cours de la période estivale. Nous les avons observés à plusieurs reprises pendant cette période, mobiles et actifs dans des zones marginales de l'Ourthe (profondeur 5-15 cm,  $V_f < 10\text{ cm/s}$ ), où la température peut dépasser  $28^{\circ}\text{C}$  l'après-midi, et dont la productivité est potentiellement élevée.

L'ensemble de ces considérations suggère que les barbeaux juvéniles présentent des activités diurnes, et probablement un budget d'activités plus élevé que celui des adultes, ce qui les amènerait à séjourner davantage au sein des aires de nutrition, développant une stratégie de type « high cost - high return » (investissement majeur pour un profit majeur) autorisant des potentialités de croissance plus élevées que chez les adultes. Pour tester de manière indirecte cette hypothèse, nous avons examiné la relation entre distances moyennes aux aires de nutrition au cours de la période estivale et potentialités de croissance pour chaque classe de tailles. Les distances moyennes aux aires de nutrition des 7 classes de tailles envisagées sont obtenues à partir des données de pêche à l'électricité présentées sur la figure 7.12 C. La potentialité de croissance est exprimée en terme de croissance pondérale annuelle relative et est calculée selon le principe détaillé sur la figure 7.13.

La relation entre potentialité de croissance et distance moyenne aux aires de nutrition est de type logarithmique décroissante et hautement significative ( $R = -0,95$ ). Elle suggère un **passage progressif avec l'âge et la taille, d'une stratégie de présence-recherche permanente au niveau des aires de nutrition vers une stratégie où les activités sont davantage réparties selon un schéma temporel précis** (avec émergence de rythmes d'activités plus marqués, synchronisés avec la succession des alternances photophase-scotophase), qui correspondrait, sur l'ensemble du cycle journalier, à une expression de type « low cost-low return » (investissement mineur pour profit mineur). Selon cette hypothèse, les variations d'occupation de l'habitat diurne en fonction de la taille des individus seraient alors envisagées comme une conséquence indirecte de leurs potentialités ou « *nécessités* » de croissance. Le terme de nécessité est utilisé principalement pour les juvéniles, dont la survie dépend directement de la taille atteinte au terme de la première saison de croissance, conditionnant directement les capacités de nage et donc les potentialités d'alimentation au cours des périodes de débit élevé (Philippart, 1977), de même que la possibilité d'échapper aux prédateurs (considération également valable chez les individus juvéniles  $> 0+$ ).

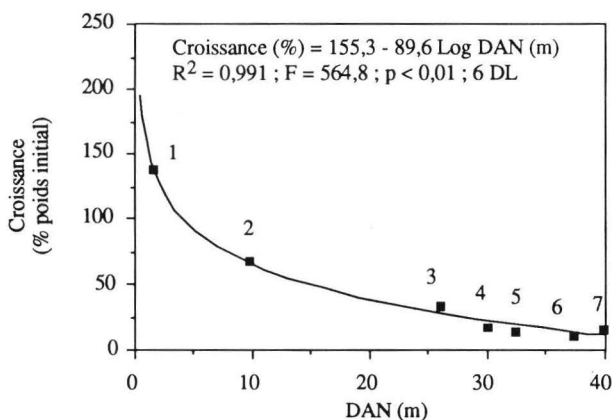


Fig. 7.13. Relation entre distance moyenne aux aires de nutrition (DAN) en été et la croissance potentielle de chaque classe de taille. Les potentialités de croissance sont estimées à partir des données de Philippart (1977) selon le principe détaillé ci-dessous. Les nombres 1 à 7 présentés sur le graphique correspondent aux 7 classes de tailles utilisées (1 = barbeaux > 0+ et < 150 mm, à 7 = barbeaux > 400 mm).

#### Mode de calcul de la croissance pondérale relative annuelle

- prise en compte de la croissance annuelle différentielle des mâles et femelles : (calculé à partir des données de Philippart, 1977) ;  
Femelles : Taille =  $-142,81 + 537,98 \log (\text{années})$   $R^2 = 0,991$  (12 DL) ;  
Mâles : Taille =  $30,09 + 244,36 \log (\text{années})$   $R^2 = 0,987$  (17 DL).
- prise en compte de la mortalité spécifique, en fonction de l'âge et de la taille :  
35 % chez mâles et femelles 2+/4++ et les femelles > 4++,  
16 % chez les mâles 4+/13++ et 47 % chez les mâles > 14++).
- calcul du sex ratio de chaque classe de taille sur base des points 1) et 2).
- détermination du poids initial d'un individu dont la taille correspond au centre de classe, suivant la relation présentée sur la figure 1.11 A.
- calcul de la taille finale après un an, selon la croissance différentielle des mâles et femelles, pondérée par le sex ratio de la classe de taille.
- calcul du poids final et expression de la croissance pondérale annuelle en pourcentage du poids initial.

D'après la modélisation présentée, la limite entre les deux types de stratégies se situerait au niveau de la classe 150-200 mm, limite intuitivement confirmée par les rythmes précis observés chez tous les individus > 200 mm étudiés par radiopistage (chapitre 4). Dans ce contexte général, l'émergence de rythmes d'activités précis chez les adultes (probablement en rapport avec le développement d'une tendance photophobe avec l'âge ou la taille) pourrait également être interprétée sous un angle évolutif : cette caractéristique permettrait de minimiser les risques de compétition intercohorte et de favoriser indirectement les classes juvéniles à haut risque, en leur autorisant un accès quasi exclusif (au niveau de l'espèce) aux ressources alimentaires pendant la majeure partie de la journée. Une telle stratégie aurait comme répercussion négative principale une diminution des possibilités de croissance des adultes, liée à une compétition potentiellement plus élevée pour la nourriture en raison de la synchronisation de leurs rythmes d'activités.

Cette stratégie pourrait toutefois s'avérer inefficace chez une espèce à maturité sexuelle tardive (8 ans chez les femelles, Philippart, 1977) si les adultes présentant rythmes précis et croissance faible étaient soumis à une forte prédation, ce qui, d'évidence, n'est pas le cas : par leurs habitus benthiques et cryptiques au cours de la journée, ils sont à l'abri de la prédation exercée par l'avifaune piscivore, et l'occupation de milieux courants (en surface) ou d'abris physiques peut être interprétée comme une garantie contre les grands prédateurs d'eau calme (brochet *Esox lucius*), cet aspect étant potentiellement renforcé par la tendance grégaire de l'espèce (chapitre 8).



## 10.5. Implications des variations des préférences saisonnières et liées à l'activité au plan de la mobilité

### 10.5.1. Cycle journalier

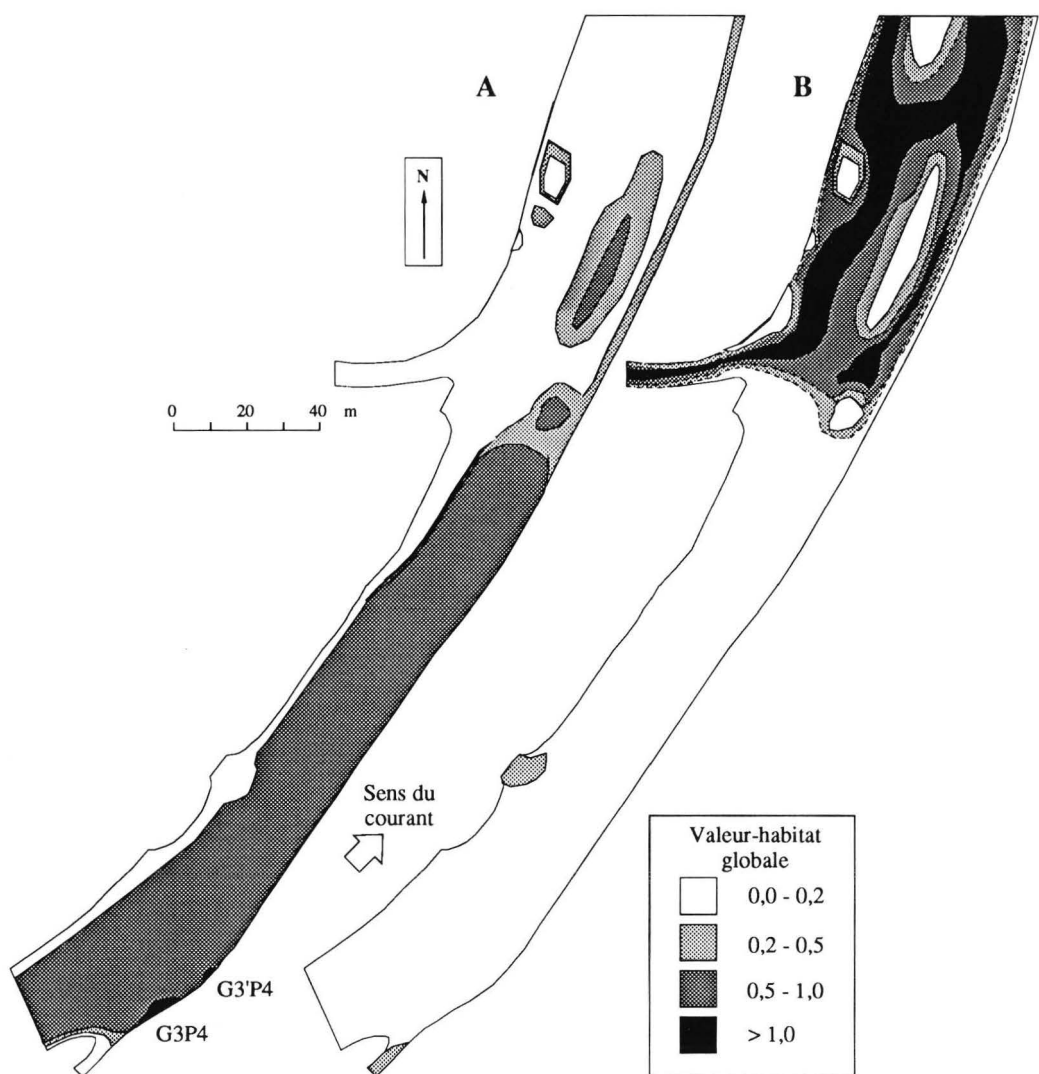
A l'échelle du cycle journalier, l'absence de recouvrement entre habitats de nutrition et de gîte (**tableau 7.11**) chez les barbeaux de taille supérieure à 200 mm explique la séparation spatiale des pôles d'activités du cycle journalier que nous avons mise en évidence par radiopistage au cours des cycles d'activités de 24 h (chapitre 4). Cette tendance est renforcée par la recherche d'aires de résidence et de nutrition dont les caractéristiques sont aussi proches que possible des préférences (respectivement **tableaux 7.8 et 7.12**), de même que par la relation entre la valeur stratégique du gîte et la taille des individus (**fig. 7.12**). Par comparaison avec les données de radiopistage, ces résultats précisent que **les barbeaux occupent des aires d'activités estivales et automnales proportionnelles à leur taille**, mais avec des variations considérables selon les secteurs de rivière, expliquant que l'influence de cette variable n'ait pu être mise en évidence dans les analyses statistiques effectuées sur les données récoltées par télémétrie.

Les aires d'activités aux dimensions les plus étendues correspondent à des situations de dilution de l'habitat de gîte préféré et principalement d'absence de gîte à valeur stratégique élevée. Ces cas de figures se rencontrent principalement pour des barbeaux de taille supérieure à 350 mm, en raison de leur association préférentielle avec un abri physique (probabilité de fréquentation d'abri  $\geq 50\%$ , **tableau 7.2**). C'est notamment le cas de l'aire d'activités estivales et automnales du poisson P4 (femelle, 530 mm), chez lequel nous avons analysé les paramètres de la micro-occupation de l'espace dans le chapitre 5 et dont la particularité était d'occuper un gîte distant de son aire de nutrition de près de 200 m, soit une valeur correspondant à la partie extrême de la distribution présentée sur la **figure 7.12 A**. Cependant, si nous examinons la disponibilité des habitats de gîte et de nutrition au sein de l'aire d'activités journalières (**fig. 7.14**), le trajet parcouru apparaît comme minimal si le poisson recherche pour ses différentes activités des habitats aux caractéristiques supposées optimales, puisque les deux seules zones présentant des valeurs d'habitat de gîte  $\geq 1,0$  correspondent précisément aux gîtes G3P4 et G3'P4 occupés par le poisson au cours de cette période. Aussi et paradoxalement, ces gîtes pourtant très distants de l'aire de nutrition sont également ceux correspondant à la meilleure position stratégique au sein du tronçon de rivière considéré.

### 10.5.2. Cycle annuel

Les études par pêche à l'électricité des habitats de gîte occupés au cours des différentes phases du cycle annuel (**tableaux 7.9 et 7.10**) mettent en évidence la permanence, au fil des saisons, des préférences pour l'habitat de gîte chez les individus de grande taille, dont l'habitat de gîte hivernal est inclus dans l'habitat estival. Cette constance explique partiellement le cycle annuel de mobilité (chapitre 3, **fig. 3.8**) et notamment l'absence de migration ou d'augmentation de la mobilité au cours des transitions été-automne et automne-hiver. Elle permet également de préciser l'influence du niveau d'eau sur les paramètres de mobilité-dispersion spatiale et écosystémique, puisque les situations de crue correspondent à une opposition entre constance des préférences et changement des caractéristiques de l'habitat occupé, impliquant une augmentation de la probabilité de changement de gîte au cours de la montée comme de la baisse des eaux, de manière à rencontrer au sein du gîte occupé des conditions stables.





**Fig. 7.14.** Application des courbes de valeurs d'habitat à l'étude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau radiopisté P4. Répartition spatiale des valeurs-habitat globales pour les habitats de gîte diurne (A) et de nutrition crépusculaire et aurorale (B) au sein de l'aire d'activités estivales du poisson P4. Les valeurs d'habitat globales sont calculées sur base des profondeurs, vitesses et abris, en conférant à une zone donnée la valeur minimale obtenue pour une des 3 variables. Les codes G3P4 et G3'P4 correspondent aux deux gîtes de l'aire de résidence 3 occupée par le poisson P4. Cet exemple illustre le choix des habitats préférés ( $VH \geq 1,0$ ) pour les deux types d'activités, expliquant les déplacements effectués par le poisson en fonction de la répartition des habitats dans la zone d'étude.

## 10.6. Autres facteurs influençant micro et macrorépartition

Grâce à la mise en oeuvre en synergie des méthodologies de pêche-habitat et de biotélémétrie, nous avons mis en évidence dans nos études le rôle prépondérant de la notion de valeur stratégique du gîte et de la disponibilité relative des habitats à haute valeur de nutrition, respectivement sur le choix de l'emplacement du gîte et sur la macrorépartition des peuplements de barbeaux, expliquant ainsi la richesse des secteurs situés dans la partie amont de la zone étudiée dans l'Ourthe. Indépendamment de ces variables, trois autres éléments peuvent expliquer cette variabilité de la répartition des peuplements.

Le premier élément fait appel à l'ensoleillement du cours d'eau, qui influe sur le développement de la végétation aquatique, support de la faune benthique, et donc sur la productivité. Modulé par la topographie du milieu et par l'ombrage de la ripisylve, il est maximal dans la zone amont (secteurs 36-45) où la plaine alluviale est large et la berge presque dépourvue de végétation ligneuse et en pente douce. Ce dernier critère implique également qu'en cas de montée des eaux, des zones à forte valeur d'habitat pourront toujours être disponibles tandis que dans des tronçons canalisés (secteurs 10-21), une montée des eaux impliquera une diminution systématique et progressive de la disponibilité des aires de nutrition. Enfin, la proximité de frayères permettrait une fixation de la population dans les secteurs voisins. Dans notre zone d'étude, 5 frayères ont été localisées dans les secteurs 8, 17, 27, 37 et 42-43, qui correspondent aux zones à forte densité de population (cf. **tableau 1.2 A**).

Le choix du gîte est lui aussi susceptible d'être modulé par d'autres facteurs que ceux qui ont fait l'objet des analyses présentées dans ce chapitre. Ainsi, l'appartenance d'un gîte à un complexe de gîtes voisins (constituant dans ce cas une aire de résidence) pourrait également intervenir dans le choix du microhabitat diurne : la multiplicité des gîtes dans un espace restreint permet au poisson d'occuper successivement ces habitats, en fonction des fluctuations des conditions hydrologiques et thermiques (cf. chapitre 3), voire des risques de perturbation par des prédateurs. Cette hypothèse est étayée par des observations en radiopistage, qui révèlent une continuité entre gîtes voisins, les aires de résidence occupées pendant de longues périodes contenant au moins deux gîtes (cf. **tableau 3.2**). Enfin, le choix du gîte peut être fonction des tendances ségrégationnistes de la part ou vis-à-vis d'autres espèces de même que des tendances associatives intraspécifiques, qui impliquent la prise en compte de la capacité d'accueil d'un gîte pour un agrégat d'une taille donnée. L'étude de ces relations intra- et interspécifiques est le propos du 8<sup>ème</sup> chapitre de ce travail.

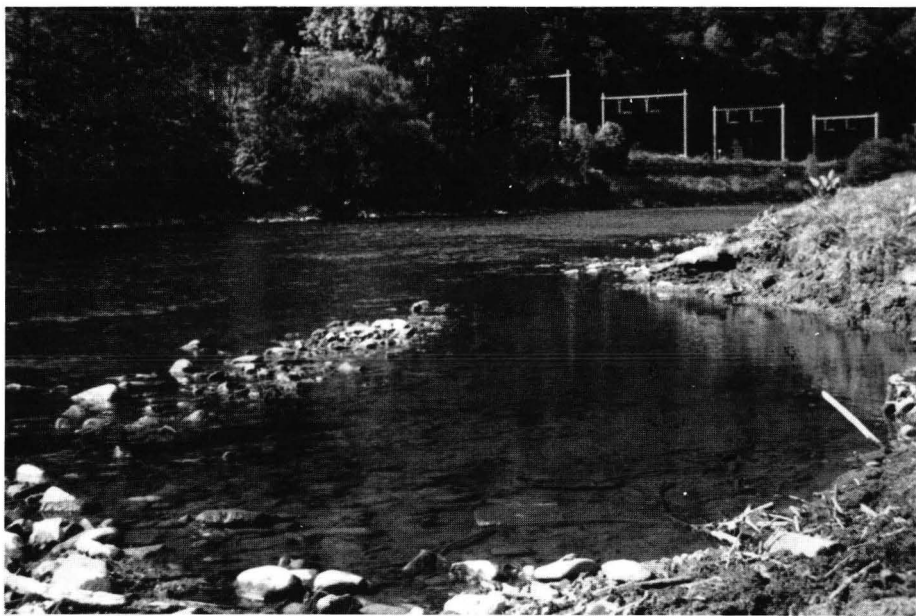
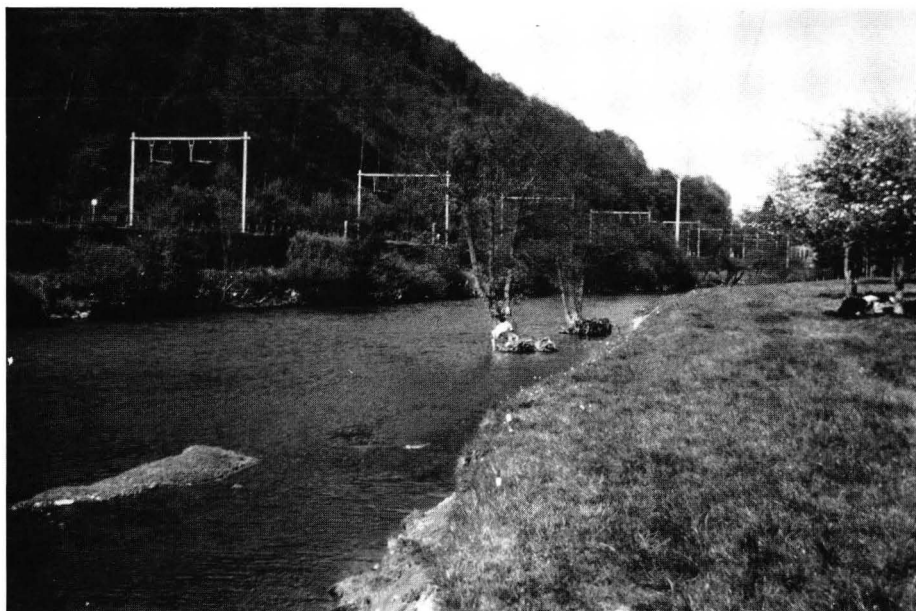


Illustration de la variété des habitats rencontrés dans la zone de Lassus : plats, îles, végétation rivulaire immergée, rapides, anses à contre-courant, ...

## Chapitre 8

# Etude de l'influence des relations intra- et interspécifiques sur l'occupation du microhabitat

### 1. Introduction

Les chapitres précédents ont abordé les principaux aspects des stratégies d'occupation du temps, de l'espace et de l'habitat par *Barbus barbus*, à l'échelle annuelle comme à l'échelle journalière, et analysé ces aspects dans l'ensemble des situations (excepté la situation du frai, qui fera l'objet d'un chapitre séparé). Dans ces chapitres, nous n'avons toutefois pas envisagé un élément fondamental : le rôle des autres composantes de l'ichtyofaune (consécifiques ou hétérospécifiques) sur l'occupation du temps et de l'espace par le barbeau fluviatile. La niche écologique occupée par une espèce correspond en effet à la notion de niche dite « réalisée », définie par Hutchinson (1958) comme « *le sous-ensemble de la niche fondamentale utilisé en présence de prédateurs et/ou de compétiteurs* » (repris par Pianka, 1981 et Giller, 1984), définition que nous aurions tendance à compléter en restreignant les potentialités d'interaction sur base des densités de population, des tendances agrégatives intraspécifiques et de la disponibilité absolue des habitats couverts par les composantes de l'écosystème entrant en interaction.

L'utilisation du temps et de l'espace par un poisson est en effet susceptible d'être influencée par la présence d'autres poissons et par leurs tendances associatives ou ségrégationnistes, selon trois cas de figure principaux (Wootton, 1990) :

- 1) Le poisson est indifférent à la présence d'autres individus et son patron d'occupation du temps et de l'espace n'est pas influencé par leur présence ;
- 2) Le poisson réagit à la présence d'autres individus (particulièrement les consécifiques) en s'associant à eux selon plusieurs modalités (cf. § 2.2, **fig. 8.1**) ;
- 3) Le poisson évite ou repousse les autres individus, le mode d'occupation du temps et de l'espace correspondant alors à une forme de territorialité, liée à la défense d'une zone restreinte et bien définie, le territoire. Si cette zone n'est pas défendue mais partagée avec d'autres individus, elle correspond davantage à la notion de domaine vital. Dans le cadre de relations interspécifiques, ce mode de ségrégation spatiale s'observe au sein de l'habitat commun aux deux espèces et correspond à une **ségrégation dite « interactive »**. Les implications de cette ségrégation interactive dépendent de l'environnement dans lequel elle prend place, pouvant se traduire par un déplacement ou une constance des préférences de l'espèce « dominée » selon que l'habitat commun aux deux espèces est ou non un facteur limitant (compte tenu des densités des deux espèces). Ce mode de ségrégation spatiale s'oppose à la notion de **ségrégation sélective** (Nilsson, 1967), définie comme une adaptation et une évolution par pression sélective d'une situation passée de ségrégation interactive.

La majorité des études visant à qualifier ou quantifier l'influence des tendances ségrégationnistes ou associatives sur l'utilisation du temps et de l'espace chez les poissons concernent principalement des espèces pouvant être observées en plongée (Foster, 1985 a,b,c) et/ou des individus ou espèces de petite taille, pouvant être étudiés dans des milieux reconstitués de type aquarium ou fluvarium, qui permettent une récolte optimale d'informations et la réalisation d'expériences. Citons dans ce cadre les travaux remarquables de Pitcher (synthétisés dans Pitcher 1986) sur la structure et la fonction des bancs chez le vairon européen *Phoxinus phoxinus*. Sur des espèces de grande taille comme le barbeau fluviatile, de telles études en milieu contrôlé s'avèrent quasi irréalisables pour des raisons d'ordre logistique (excepté chez les juvéniles 0+ ou 1+) puisque nécessitant un environnement de morphologie et de dimensions compatibles avec celles du domaine vital ou du moins de l'aire d'activités journalières.

Ces considérations impliquent que la première approche des relations intra- et interspécifiques du barbeau fluviatile doit impérativement être réalisée en milieu naturel. Pour les mêmes raisons que celles qui nous ont amenés à choisir la biotélémetrie comme méthode principale de récolte de données, notre étude ne permet pas d'aborder de manière quantitative les variations de l'utilisation de l'échelle temporelle par un individu en fonction de la présence ou de l'absence d'autres composantes de l'ichtyofaune. Par contre, l'échelle spatiale peut être étudiée au cours des pêches-habitat par la quantification des tendances associatives et ségrégationnistes, d'une part, au sein de la population de barbeaux et, d'autre part, entre le barbeau et les autres composantes de l'ichtyofaune des rivières de la zone à barbeaux.

Le principe de base de nos études par pêche-habitat s'apparente à celui d'un échantillonnage ponctuel d'abondance (Nelva *et al.*, 1979), où les individus provenant d'un même point de capture (environ 1 m<sup>2</sup>) sont considérés comme associés. La méthodologie de récolte de données sur les tendances associatives ou ségrégationnistes étant de type indirect, nous ne pouvons employer, dans l'expression des résultats, le terme de ségrégation interactive entre deux espèces. Nous lui préférons le terme de « **ségrégation effective** », que nous définissons comme la ségrégation spatiale restreinte à l'habitat commun aux deux espèces. Cette notion implique une connaissance de l'utilisation des variables du microhabitat par le barbeau fluviatile et les autres espèces dans des situations de sympatrie et d'allopatrie. Aussi, les résultats présentés dans ce chapitre sont-ils tirés d'une double base de données, récoltées en été-automne sur l'Ourthe et la Méhaigne, respectivement en situations de sympatrie et d'allopatrie vis-à-vis des salmoniformes (saumon atlantique, truite fario et ombre commun). Les études des tendances et modalités d'association intraspécifiques sont centrées sur les situations étudiées dans l'Ourthe (hiver, été, automne).

## 2. Matériel et Méthodes

### 2.1. Cadre de l'étude, méthodologie de capture et d'étude de l'habitat

Au cours des pêches-habitat, chaque point de capture (= point d'immersion de l'électrode de pêche) est traité séparément : les individus sont dénombrés, leur taille est mesurée ou estimée et les caractéristiques physiques du site de provenance sont déterminées en termes de profondeur, vitesses de courant (en surface et à 10 cm du substrat) et d'abris, suivant une méthodologie directe ou indirecte (cf. chapitre 6, § 1 et 2). Ces mesures permettent de caractériser les microhabitats occupés par les différentes composantes de l'ichtyofaune sous forme d'indices et d'amplitudes pondérées d'utilisation des variables qui les caractérisent et de calculer les recouvrements des habitats occupés par

les différentes espèces ou classes de tailles d'une espèce. Ces modes de calcul et d'expression des résultats ont été détaillés dans le chapitre 6 (§ 4.2).

Les relations intraspécifiques au sein de la population de barbeaux ont été étudiées dans les situations hivernale (décembre 1989), estivale (août 1990) et automnale (septembre-octobre 1989-1990) qui ont permis la caractérisation des préférences du barbeau fluviatile pour le microhabitat (chapitre 7, § 2.1). En raison de la longueur de la zone de l'Ourthe (4,5 km) prospectée en été et hiver, l'étude des relations interspécifiques n'a pu être abordée au cours de ces campagnes de capture, principalement pour des causes logistiques (multiplicité des points de captures incompatible avec l'unité temporelle de l'étude). Aussi, nous avons limité notre approche aux conditions automnales, situation que nous comparons à celle étudiée en été-automne dans la Méhaigne (cf. description dans chapitre 7, § 2.1.3).

Dans les paragraphes qui suivent, nous définissons les principes et modes de calcul utilisés pour l'étude des relations intra- et interspécifiques. Volontairement, dans cette section méthodologique, nous employons le seul terme « espèce » de manière à clarifier l'exposé, bien que, pour l'étude des modalités d'association intraspécifique chez le barbeau fluviatile, nous considérons des classes de tailles différentes (définies dans le § 4.1 du chapitre 6) et non des espèces différentes.

## 2.2. Définition des catégories d'association

Quelle que soit l'espèce considérée, les effectifs de sa population peuvent être répartis en 4 catégories :

- 1) les individus qui ne sont associés à aucun autre individu de leur propre espèce ou d'une autre espèce (= **isolés** dits « **stricts** ») ;
- 2) les individus qui ne sont associés qu'à 1 ou des conspécifiques, à l'exclusion de tout autre individu d'une autre espèce ;
- 3) les individus qui sont associés à 1 ou des individus d'une autre espèce, mais à aucun conspécifique (= **isolés** dits « **relatifs** ») ;
- 4) les individus qui sont associés à 1 ou des conspécifiques **et** à 1 ou des individus d'une autre espèce.

Les catégories 2, 3 et 4 forment l'**effectif groupé** de l'espèce, les catégories 3 et 4 l'**effectif associé** à des individus d'une autre espèce et les catégories 2 et 4 l'**effectif associé** à des conspécifiques. En fonction de la répartition de l'effectif de la population dans les 4 catégories, plusieurs grands types d'espèces peuvent être définis (**fig. 8.1**), avec des variantes (ex. espèce strictement solitaire ou essentiellement solitaire, en fonction des pourcentages). Chez les poissons, les associations intra- et interspécifiques sont principalement représentées par trois grands types :

- 1) le **groupe** (« shoal »), association d'individus demeurant ensemble pour des raisons sociales, sans aucune implication de structure ou de fonction (Kennedy & Pitcher, 1975 ; Pitcher, 1983).
- 2) le **banc** (« school »), groupe structuré au sein duquel les individus ont des comportements polarisés et synchronisés (Pitcher, 1983).
- 3) l'**agrégat** (« aggregation »), ou association non sociale de type « foule » (Bauchot, 1967) mono- ou multispécifique, au sein de laquelle les individus sont associés sur base d'une réponse identique à un stimulus (thermique, par exemple) ou de leurs préférences communes vis-à-vis des caractéristiques physiques de l'habitat.

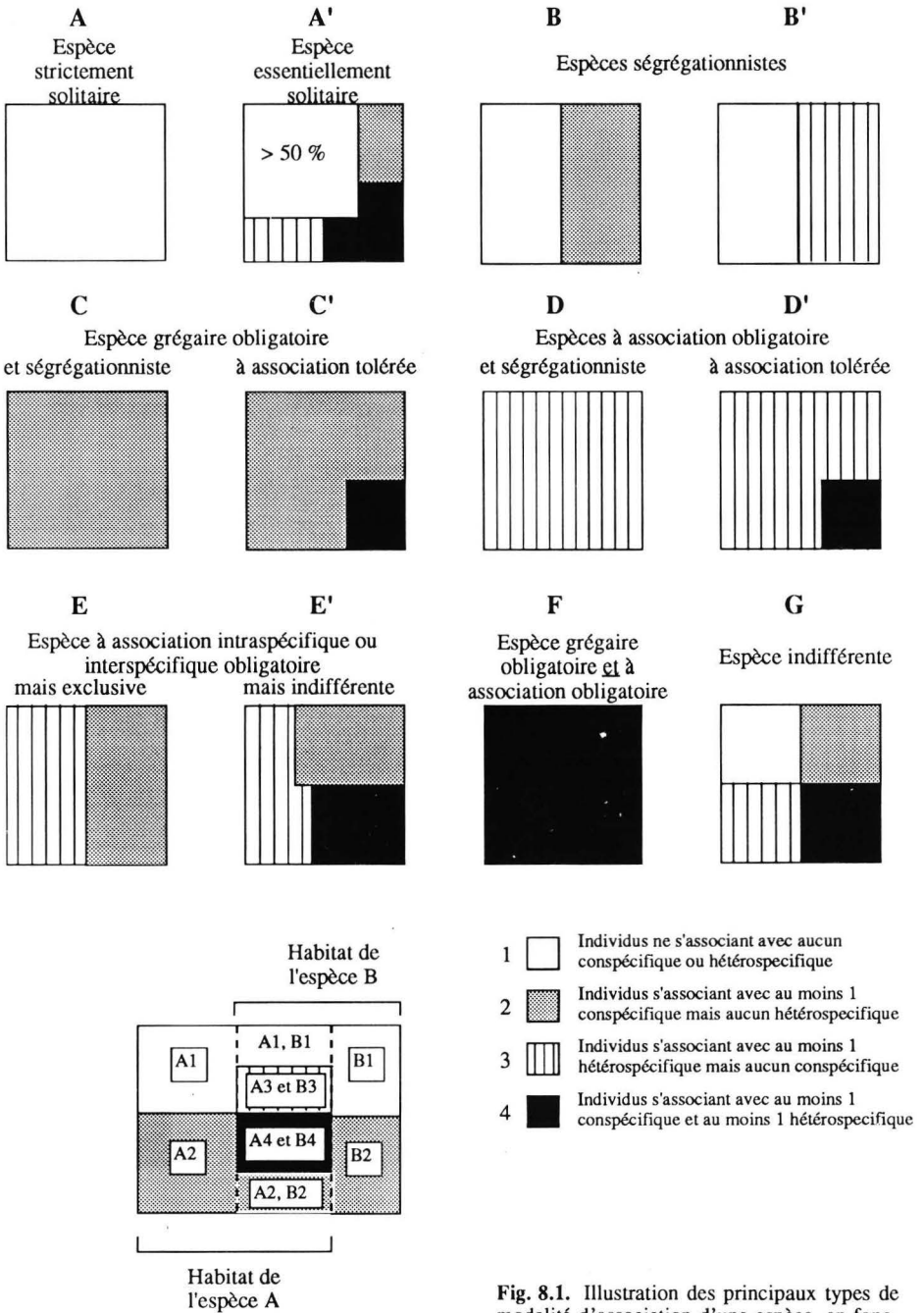


Fig. 8.1. Illustration des principaux types de modalité d'association d'une espèce, en fonction de la répartition de la population selon les 4 catégories définies dans le paragraphe 2.2.



### 2.3. Quantification des tendances associatives globales

Les tendances associatives globales d'une espèce vis-à-vis d'elle-même sont exprimées en termes de courbes de probabilité cumulée d'appartenance à des associations de taille croissante. Nous conférons à chaque individu une valeur associative, correspondant à la taille de l'association de conspécifiques dans laquelle il est capturé. Les valeurs associatives sont rangées en ordre croissant et leur fréquence dans la population est exprimée en pourcentages, puis en pourcentages cumulés.

Les valeurs associatives et pourcentages cumulés sont transformés en valeurs logarithmiques et modélisés par analyse de régression simple, permettant de quantifier les tendances associatives intraspécifiques en termes de pourcentages d'individus isolés (ordonnée à l'origine ou « intercept ») et de taille maximale des associations. Les pentes et ordonnées à l'origine des droites de régression modélisant les probabilités cumulées d'association sont comparées par analyse de covariance.

### 2.4. Quantification des modalités d'association interspécifique

Pour chaque paire d'espèces A-B, nous dénombrons les individus des 4 catégories définies. Le degré d'association interspécifique de A vis-à-vis de B (association A-B), où A est l'associant et B l'associé, est exprimé en % et défini comme la somme des catégories A3 et A4, pondérée par l'effectif total de la classe A. Notons que ce calcul n'est pas symétrique et que le degré d'association A-B peut différer sensiblement du degré d'association B-A. Le degré d'association intraspécifique (A-A) est obtenu en pondérant la somme des catégories A2 et A4 par l'effectif total de la classe A. Les pourcentages calculés suivant cette procédure sont définis comme **pourcentages absolus d'association**. Si une des espèces considérées est essentiellement solitaire, les pourcentages absolus seront extrêmement faibles. Aussi, pour permettre une comparaison plus aisée des degrés d'association, nous calculons des **pourcentages relatifs d'association**, en remplaçant dans le mode de calcul l'effectif total par l'effectif groupé (ou disponible pour les associations ; = somme des catégories 2, 3 et 4).

### 2.5. Modalités d'association et recouvrements d'habitats

Comme nous l'avons évoqué dans l'introduction du chapitre, la prise en compte des recouvrements d'habitats importe pour la quantification des paramètres de ségrégation et d'association entre espèces. En effet, parmi les 4 catégories définies dans le paragraphe 2.2, les catégories A1 et A2 sont susceptibles d'être rencontrées sur l'ensemble de l'habitat occupé par l'espèce A (cf. **fig. 8.1**), alors que les catégories A3 et A4 (individus associés à au moins 1 individu de l'espèce B) ne peuvent être rencontrées que dans la partie de l'habitat de l'espèce A recouvert par celui de l'espèce B (recouvrement B-A). Aussi, le pourcentage d'association A-B est théoriquement inférieur au degré de recouvrement B-A des habitats. Si l'habitat occupé par les deux espèces est identique (recouvrement A-B = B-A = 100 %), le pourcentage de **ségrégation effective** (non association au sein de l'habitat commun) est égal au pourcentage de **ségrégation spatiale** (100 % — pourcentage absolu d'association). Si l'habitat de l'espèce A est couvert à 50 % par celui de B, et si le pourcentage d'association de A vis-à-vis de B est de 50 %, la ségrégation spatiale est de 50 % mais la ségrégation effective est nulle puisque tous les individus de l'espèce A occupant des habitats communs aux deux espèces sont associés à au moins 1 individu de l'espèce B, et l'association entre les deux espèces peut être considérée comme obligatoire (ou préférentielle) au sein de cet habitat commun.

**Tableau 8.1.** Fréquences absolues et relatives des tailles des associations intraspécifiques et répartitions des populations de barbeaux capturés dans l'Ourthe au cours des pêches hivernales (gamme de tailles 105-530 mm), estivales (61-526 mm) et automnales (45-475 mm).

| Hiver 1989       |                          |                           | Été 1990         |                          |                           | Automne 1989-1990 |                          |                           |
|------------------|--------------------------|---------------------------|------------------|--------------------------|---------------------------|-------------------|--------------------------|---------------------------|
| Taille du groupe | Nombre et (%) de groupes | Nombre et (%) d'individus | Taille du groupe | Nombre et (%) de groupes | Nombre et (%) d'individus | Taille du groupe  | Nombre et (%) de groupes | Nombre et (%) d'individus |
| 1                | 7 (14,29)                | 7 (0,65)                  | 1                | 112 (42,26)              | 112 (7,77)                | 1                 | 190 (53,52)              | 190 (13,61)               |
| 2                | 6 (12,24)                | 12 (1,10)                 | 2                | 31 (11,70)               | 62 (4,30)                 | 2                 | 67 (18,87)               | 134 (9,60)                |
| 3                | 2 (4,08)                 | 6 (0,55)                  | 3                | 30 (11,32)               | 90 (6,24)                 | 3                 | 30 (8,45)                | 90 (6,45)                 |
| 4                | 4 (8,16)                 | 16 (1,47)                 | 4                | 15 (5,66)                | 60 (4,16)                 | 4                 | 20 (5,63)                | 80 (5,73)                 |
| 5                | 2 (4,08)                 | 10 (0,92)                 | 5                | 21 (7,92)                | 105 (7,29)                | 5                 | 8 (2,25)                 | 40 (2,87)                 |
| 7                | 1 (2,04)                 | 7 (0,65)                  | 6                | 12 (4,53)                | 72 (5,00)                 | 6                 | 5 (1,41)                 | 30 (2,15)                 |
| 8                | 1 (2,04)                 | 8 (0,74)                  | 7                | 5 (1,89)                 | 35 (2,43)                 | 7                 | 4 (1,13)                 | 28 (2,01)                 |
| 9                | 1 (2,04)                 | 9 (0,83)                  | 8                | 6 (2,26)                 | 48 (3,31)                 | 8                 | 5 (1,41)                 | 40 (2,87)                 |
| 11               | 1 (2,04)                 | 11 (1,01)                 | 9                | 3 (1,13)                 | 27 (1,87)                 | 9                 | 5 (1,41)                 | 45 (3,22)                 |
| 12               | 1 (2,04)                 | 12 (1,10)                 | 10               | 4 (1,51)                 | 40 (2,78)                 | 10                | 6 (1,69)                 | 60 (4,30)                 |
| 13               | 1 (2,04)                 | 13 (1,20)                 | 11               | 1 (0,38)                 | 11 (0,76)                 | 11                | 2 (0,56)                 | 22 (1,58)                 |
| 15               | 1 (2,04)                 | 15 (1,38)                 | 12               | 4 (1,51)                 | 48 (3,33)                 | 12                | 1 (0,28)                 | 12 (0,86)                 |
| 16               | 2 (4,08)                 | 32 (2,95)                 | 13               | 2 (0,76)                 | 26 (1,80)                 | 13                | 1 (0,28)                 | 13 (0,93)                 |
| 17               | 2 (4,08)                 | 34 (3,13)                 | 15               | 1 (0,38)                 | 15 (1,04)                 | 15                | 1 (0,28)                 | 15 (1,07)                 |
| 18               | 1 (2,04)                 | 18 (1,66)                 | 16               | 1 (0,38)                 | 16 (1,11)                 | 18                | 1 (0,28)                 | 18 (1,29)                 |
| 24               | 2 (4,08)                 | 48 (4,42)                 | 17               | 2 (0,76)                 | 34 (2,36)                 | 25                | 1 (0,28)                 | 25 (1,79)                 |
| 27               | 1 (2,04)                 | 27 (2,49)                 | 18               | 1 (0,38)                 | 18 (1,25)                 | 27                | 1 (0,28)                 | 27 (1,93)                 |
| 31               | 1 (2,04)                 | 31 (2,86)                 | 19               | 1 (0,38)                 | 19 (1,32)                 | 34                | 1 (0,28)                 | 34 (2,44)                 |
| 32               | 2 (4,08)                 | 64 (5,89)                 | 20               | 1 (0,38)                 | 20 (1,39)                 | 35                | 2 (0,56)                 | 70 (5,01)                 |
| 38               | 1 (2,04)                 | 38 (3,50)                 | 28               | 1 (0,38)                 | 28 (1,94)                 | 36                | 1 (0,28)                 | 36 (2,58)                 |
| 39               | 1 (2,04)                 | 39 (3,59)                 | 33               | 1 (0,38)                 | 33 (2,29)                 | 98                | 1 (0,28)                 | 98 (7,02)                 |
| 45               | 1 (2,04)                 | 45 (4,14)                 | 34               | 1 (0,38)                 | 34 (2,36)                 | 106               | 1 (0,28)                 | 106 (7,59)                |
| 49               | 1 (2,04)                 | 49 (4,51)                 | 36               | 1 (0,38)                 | 36 (2,50)                 | 183               | 1 (0,28)                 | 183 (13,11)               |
| 51               | 2 (4,08)                 | 102 (9,39)                | 42               | 1 (0,38)                 | 42 (2,92)                 |                   |                          |                           |
| 75               | 1 (2,04)                 | 75 (6,91)                 | 45               | 1 (0,38)                 | 45 (3,12)                 |                   |                          |                           |
| 82               | 1 (2,04)                 | 82 (7,55)                 | 52               | 1 (0,38)                 | 52 (3,61)                 |                   |                          |                           |
| 92               | 1 (2,04)                 | 92 (8,47)                 | 53               | 1 (0,38)                 | 53 (3,68)                 |                   |                          |                           |
| 184              | 1 (2,04)                 | 184 (16,49)               | 57               | 1 (0,38)                 | 57 (3,96)                 |                   |                          |                           |
|                  |                          |                           | 61               | 1 (0,38)                 | 61 (4,23)                 |                   |                          |                           |
|                  |                          |                           | 71               | 2 (0,76)                 | 142 (9,85)                |                   |                          |                           |
| <b>total</b>     | <b>49</b>                | <b>1086</b>               | <b>total</b>     | <b>265</b>               | <b>1441</b>               | <b>total</b>      | <b>355</b>               | <b>1396</b>               |

Rappelons (cf. § 1) que la pondération du pourcentage d'association interspécifique par le degré de recouvrement d'habitat n'est rigoureusement correcte que dans les situations où la ségrégation spatiale ne s'accompagne pas d'un déplacement des préférences d'une des deux espèces pour les variables d'habitat, comme ce peut être le cas pour deux espèces territoriales à préférences identiques dans un milieu présentant une disponibilité de l'habitat optimal trop faible pour les populations des deux espèces.

**Note technique.** Notre mode de calcul des recouvrements d'habitat, basé sur la prise en compte des plages d'utilisation à 50, 75 et 90 % des variables profondeur et vitesse de courant à 10 cm du substrat, sous-estime légèrement les recouvrements d'habitat totaux en excluant les 10 % extrêmes de la population. Aussi, dans le cas d'une association effective obligatoire, le pourcentage d'association interspécifique peut être supérieur de 10 % au pourcentage de recouvrement d'habitat.

## Résultats

### 3. Associations intraspécifiques

#### 3.1. Tendances associatives globales

##### 3.1.1. Description des tailles des associations

Les distributions des fréquences absolues et relatives des associations en fonction de leur taille sont présentées dans le **tableau 8.1**. En hiver, les 1086 individus capturés (105-530 mm) se répartissaient en 49 points de capture, dont 7 (14,3 %) correspondent à la capture d'un seul individu et 14 (28,6 %) à des associations comprenant de 2 à 5 individus, alors que 8 points de capture concernent des associations comportant plus de 40 individus, avec un maximum de 184 individus. En termes de répartition de population selon la taille des associations, la situation hivernale est caractérisée par une tendance grégaire élevée puisque le pourcentage d'individus solitaires est inférieur à 1 %, et plus de 93 % de l'effectif de la population est rencontré dans des associations d'au moins 10 individus.

En été, 1441 individus (61-526 mm) sont collectés sur 265 points de capture. 112 de ces 265 points (soit 42,3 %) correspondent à des individus isolés et 97 (36,6 %) à des associations comprenant 2 à 5 individus. Comme au cours de la période hivernale, 8 associations de taille  $\geq 40$  individus sont capturées, avec une taille maximale de 71 individus. La tendance grégaire est toutefois prédominante puisque seuls 7,7 % des individus sont solitaires mais la distribution est globalement moins agrégative qu'en hiver, 42,4 % de l'effectif de la population étant capturé dans des associations de moins de 10 individus.

En automne, dans les milieux à faciès exclusivement lotiques, 1396 individus (45-475 mm) se répartissent sur 355 points de capture, dont 190 (53,5 %) correspondent à la capture d'individus non associés à des conspécifiques et 125 (35,2 %) à des associations comprenant 2 à 5 individus. Le pourcentage d'individus solitaires (13,6 %) est nettement supérieur à ceux observés dans les situations hivernale et estivale, bien que cette différence se doive d'être relativisée en fonction des différences de structure des populations échantillonnées (prépondérance des juvéniles dans l'étude automnale). Par contre, la distribution globale est à peine moins agrégative qu'en été, avec 48,5 % (vs 42,4 %) des effectifs de la population capturés dans des associations de moins de 10 individus.

### 3.1.2. Modélisation des tendances globales à l'association en fonction de la taille des individus

Les modélisations saisonnières des tendances associatives globales en fonction de la taille des individus sont exprimées par des équations de régression entre la taille des associations et la probabilité cumulée d'appartenance à une association de taille croissante (cf. § 2.3). Les résultats des analyses sont présentés dans le **tableau 8.2**.

**Tableau 8.2.** Modélisation des tendances associatives globales des barbeaux de l'Ourthe en été, hiver et automne. Relations de régression simple entre le logarithme du pourcentage cumulé d'appartenance à une association de taille croissante (variable dépendante) et le logarithme de la taille des associations dans lesquelles sont capturés les barbeaux (variable indépendante). Pour chaque classe de tailles, la base de données est ordonnée selon la taille croissante des associations. Les pourcentages de l'effectif de la classe de tailles appartenant à une association de taille donnée sont calculés et la somme cumulée des pourcentages est portée en ordonnée par rapport à la taille des associations, les deux variables étant exprimées sur échelle logarithmique (cf. § 2.3). Les « isolés » présentés dans la colonne 3 sont des individus non associés à des conspécifiques (quelle que soit leur taille).

| Classe de tailles  | N total | N (%) isolés | Intercept (SE) | Coefficient (SE) | F      | R     | DL | p      |
|--------------------|---------|--------------|----------------|------------------|--------|-------|----|--------|
| 0+ automne         | 129     | 34 (26,4)    | 1,483 (0,049)  | 0,563 (0,081)    | 51,5   | 0,963 | 5  | < 0,01 |
| 65-150 mm été      | 251     | 39 (13,6)    | 1,240 (0,051)  | 0,647 (0,059)    | 122,4  | 0,961 | 11 | < 0,01 |
| 65-150 mm automne  | 460     | 102 (22,2)   | 1,561 (0,039)  | 0,358 (0,035)    | 68,4   | 0,963 | 17 | < 0,01 |
| 150-200 mm hiver   | 31      | 0 (0,0)      | 0,266 (0,174)  | 0,794 (0,121)    | 42,8   | 0,918 | 9  | < 0,01 |
| 150-200 mm été     | 100     | 19 (19,0)    | 1,527 (0,051)  | 0,302 (0,042)    | 50,9   | 0,872 | 17 | < 0,01 |
| 150-200 mm automne | 90      | 11 (12,2)    | 1,262 (0,027)  | 0,387 (0,035)    | 119,0  | 0,935 | 18 | < 0,01 |
| 200-250 mm hiver   | 294     | 3 (1,0)      | -0,067 (0,035) | 0,968 (0,026)    | 1426,3 | 0,991 | 25 | < 0,01 |
| 200-250 mm été     | 348     | 23 (6,6)     | 1,025 (0,051)  | 0,547 (0,036)    | 228,2  | 0,951 | 25 | < 0,01 |
| 200-250 mm automne | 195     | 14 (7,2)     | 0,854 (0,035)  | 0,516 (0,021)    | 581,8  | 0,984 | 20 | < 0,01 |
| 250-300 mm hiver   | 370     | 2 (0,5)      | -0,278 (0,044) | 1,128 (0,032)    | 1226,1 | 0,990 | 27 | < 0,01 |
| 250-300 mm été     | 376     | 17 (4,5)     | -0,746 (0,040) | 0,681 (0,032)    | 464,1  | 0,973 | 27 | < 0,01 |
| 250-300 mm automne | 348     | 13 (3,7)     | 0,699 (0,028)  | 0,591 (0,022)    | 690,4  | 0,987 | 19 | < 0,01 |
| 300-350 mm hiver   | 262     | 2 (0,8)      | 0,082 (0,053)  | 0,986 (0,039)    | 625,9  | 0,981 | 26 | < 0,01 |
| 300-350 mm été     | 228     | 6 (2,6)      | 0,555 (0,018)  | 0,752 (0,016)    | 2898,2 | 0,996 | 26 | < 0,01 |
| 300-350 mm automne | 137     | 5 (3,7)      | 0,628 (0,041)  | 0,625 (0,037)    | 352,9  | 0,977 | 18 | < 0,01 |
| 350-400 mm hiver   | 78      | 0 (0,0)      | -0,373 (0,121) | 1,219 (0,081)    | 225,5  | 0,964 | 18 | < 0,01 |
| 350-400 mm été     | 100     | 2 (2,0)      | 0,324 (0,045)  | 0,883 (0,034)    | 663,7  | 0,987 | 18 | < 0,01 |
| ≥ 350 mm automne   | 37      | 4 (10,8)     | 1,215 (0,054)  | 0,471 (0,050)    | 89,1   | 0,934 | 14 | < 0,01 |
| ≥ 400 mm été       | 39      | 2 (2,1)      | 0,897 (0,095)  | 0,570 (0,064)    | 79,0   | 0,942 | 11 | < 0,01 |
| ≥ 400 mm hiver     | 51      | 1 (5,1)      | 0,181 (0,134)  | 0,875 (0,100)    | 75,8   | 0,957 | 8  | < 0,01 |

Les pentes et ordonnées à l'origine des droites de régression modélisant les probabilités cumulées d'association saisonnière ont été comparées par analyse de covariance pour chaque classe de tailles. Tous les tests entre, d'une part l'hiver et, d'autre part, l'été ou l'automne, sont significatifs au seuil 0,05, aussi bien pour les pentes des droites (tests de parallélisme) que pour les ordonnées à l'origine, indiquant que l'accroissement de la tendance grégaire au cours de l'hiver est perceptible à tous les échelons de la population. La comparaison des situations estivale (tous milieux) et automnale (faciès lotiques) révèle une absence de différence significative pour les classes de tailles 150-300 mm. La différence significative observée pour les ≥ 350 mm doit être considérée avec réserves, en raison de l'effectif réduit de la classe automnale (N = 37) et de la faible représentativité des milieux échantillonnés pour ces individus. En ce qui concerne les juvéniles (65-150 mm), les situations estivale et automnale diffèrent principalement par le pourcentage d'individus non associés à des conspécifiques, plus élevé en automne qu'en été, alors que la taille maximale des associations dans

lesquelles ils sont capturés est comparable au cours des deux saisons (tailles modélisées : été = 15 individus ; automne = 19 individus).

Les comparaisons interclasses indiquent des différences significatives (seuil 0,05) entre les juvéniles et l'ensemble des autres classes de la population au cours de l'été et de l'automne, différences qui se traduisent par une réduction du pourcentage d'individus non associés à des conspécifiques et l'appartenance à des associations de plus grande taille chez les individus  $\geq 200$  mm.

Grâce aux coefficients de corrélation particulièrement élevés (0,87 à 0,99), nous pouvons utiliser ces modèles à des fins prédictives ou explicatives, notamment en ce qui concerne le statut des individus radiopistés et leur appartenance potentielle à une association. Ainsi, si nous considérons le poisson P5 (271 mm), sa probabilité d'être isolé au cours de la période hivernale est inférieure à 1 % ; si nous considérons un seuil de probabilité de 10 %, nous pouvons affirmer avec 10 % de risque d'erreur que ce poisson se trouvait dans une association comprenant au moins 12 individus.

### 3.2. Modalités d'association entre classes de tailles

Ces premiers résultats ont permis de vérifier que le barbeau fluviatile présente des tendances associatives perceptibles pour chacune des classes de tailles considérées, plus élevées chez les individus de grande taille en été, alors qu'en hiver, la variabilité des tendances associatives en fonction de la taille est moindre et la distribution toujours plus agrégative qu'en été.

Dans les paragraphes qui suivent, nous examinons les degrés d'association entre classes de tailles. Les pourcentages d'association entre classes de tailles sont présentés dans les **tableaux 8.3** et modélisés par régression multiple pas à pas (**tableaux 8.4**) en fonction de 5 variables explicatives : les effectifs des classes associantes et associées, la taille (mm) des classes associantes et associées et la différence de taille absolue (mm) entre classes associante et associée.

La situation hivernale (**tableaux 8.3 A**) est décrite par des pourcentages absolus d'association élevés entre toutes les classes de tailles, comme l'atteste l'intercept élevé du modèle statistique (76,5 % ; **tableau 8.4 A**), et corrélés négativement à la différence de taille entre classes associante et associée. Le rôle de la seconde variable, l'effectif de la classe de tailles associée peut être interprété comme l'expression d'un phénomène aléatoire partiel dans les associations, puisque liant la probabilité de s'associer à un individu d'une classe de tailles donnée à la probabilité absolue de le rencontrer (proportionnelle à l'effectif).

Au cours de l'été (**tableaux 8.3 B et 8.4 B**), les pourcentages absolus d'association maximaux correspondent aux associations au sein d'une même classe de tailles et sont nettement plus faibles qu'au cours de l'hiver, comme le montre la différence entre les intercepts des modèles saisonniers (29,67 % en été et 76,51 % en hiver). Comme en hiver, les pourcentages d'association sont d'autant plus faibles que l'écart de taille entre classe associante et associée est élevé. Le modèle précise toutefois que, pour une même différence de taille, le pourcentage d'association sera proportionnel à la taille des classes associante et associée, de telle sorte que les individus appartenant aux classes de tailles inférieures de la population formeront principalement des agrégats à distribution de taille homogène et contenant moins de 20 individus (cf. **tableau 8.2**), alors que les individus de grande taille ( $\geq 200$  mm) seront surtout associés dans des agrégats à distribution de taille hétérogène et contenant plus de 20-30 individus.

L'étude des associations dans le sous-ensemble lotique étudié en automne confirme en tous points l'étude estivale en intégrant les mêmes variables dans la modélisation statistique. Ainsi, les individus 0+ ne sont pas associés à plus de 5 % à des individus  $\geq 200$  mm, comme le prédit le modèle estival ( $\leq 2,5$  % pour l'association entre 0+ et 200-250 mm vs 1,5 % observé). Par contre, les pourcentages absolus d'association entre classes de tailles supérieures à 200 mm sont plus élevés en milieu lotique qu'au cours de l'échantillonnage tous milieux.

**Tableau 8.3.** Description des modalités d'association entre les classes de tailles composant la population de barbeaux de l'Ourthe. Chaque case du tableau comprend trois valeurs. La première correspond au pourcentage d'association absolu de la classe colonne avec la classe ligne (effectif de la classe colonne s'associant à au moins 1 individu de la classe ligne / effectif total de la classe colonne) et la deuxième (entre parenthèses) au pourcentage d'association relatif (N individus associant / effectif groupé de la classe colonne). La troisième valeur (inférieure) donne le pourcentage de recouvrement de l'habitat de la classe colonne par celui de la classe ligne.

A = Hiver (décembre 1989 ; 1086 individus répartis en 6 classes de tailles ; tous milieux) ;

B = Été (août 1990 ; 1441 individus répartis en 7 classes de tailles ; tous milieux) ;

C = Automne (septembre-octobre 1989-1990 ; 1396 individus répartis en 7 classes de tailles ; faciès lotiques).

| <b>A.<br/>Hiver</b> | 150-200 mm<br>N = 31 | 200-250 mm<br>N = 294 | 250-300 mm<br>N = 370 | 300-350 mm<br>N = 262 | 350-400 mm<br>N = 78 | ≥ 400 mm<br>N = 51   |
|---------------------|----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|
| 150-200 mm          | 77,4 (77,4)<br>100,0 | 36,0 (36,4)<br>30,2   | 33,7 (33,9)<br>25,8   | 16,4 (17,7)<br>6,7    | 7,7 (7,7)<br>2,2     | 3,9 (4,0)<br>4,2     |
| 200-250 mm          | 96,8 (96,8)<br>100,0 | 97,3 (98,3)<br>100,0  | 83,2 (83,7)<br>73,2   | 31,7 (31,9)<br>21,8   | 20,5 (20,5)<br>11,7  | 25,5 (26,0)<br>15,9  |
| 250-300 mm          | 96,8 (96,8)<br>95,3  | 98,0 (99,0)<br>95,3   | 97,8 (98,3)<br>100,0  | 50,8 (51,2)<br>40,9   | 39,7 (39,7)<br>30,3  | 37,2 (38,0)<br>31,1  |
| 300-350 mm          | 35,5 (35,5)<br>41,2  | 47,9 (48,4)<br>45,6   | 66,7 (67,1)<br>57,6   | 96,2 (96,9)<br>100,0  | 89,7 (89,7)<br>80,4  | 76,5 (78,0)<br>68,8  |
| 350-400 mm          | 16,1 (16,1)<br>13,2  | 23,8 (24,1)<br>22,1   | 52,2 (52,4)<br>42,2   | 84,4 (85,0)<br>82,5   | 87,2 (87,1)<br>100,0 | 88,2 (90,0)<br>77,9  |
| ≥ 400 mm            | 6,5 (6,5)<br>5,9     | 10,9 (11,0)<br>11,6   | 16,7 (16,8)<br>7,9    | 32,1 (32,3)<br>22,3   | 34,6 (34,6)<br>25,1  | 86,3 (88,0)<br>100,0 |

| <b>B.<br/>Été</b> | 65-150<br>N = 251    | 150-200<br>N = 100  | 200-250<br>N = 347   | 250-300<br>N = 376   | 300-350<br>N = 228   | 350-400<br>N = 100   | ≥ 400<br>N = 39      |
|-------------------|----------------------|---------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| 65-150 mm         | 85,3 (98,6)<br>100,0 | 18,0 (22,2)<br>9,1  | 1,7 (1,8)<br>3,2     | 0,0 (0,0)<br>2,5     | 0,0 (0,0)<br>0,7     | 0,0 (0,0)<br>0,0     | 0,0 (0,0)<br>0,0     |
| 150-200 mm        | 17,9 (20,7)<br>25,2  | 62,0<br>(76,5)100,0 | 32,8 (35,1)<br>22,9  | 26,1 (27,3)<br>16,1  | 14,9 (15,3)<br>5,0   | 11,0 (11,2)<br>1,6   | 10,2 (10,8)<br>2,5   |
| 200-250 mm        | 2,4<br>(2,8)6,4      | 22,0<br>(27,2)14,0  | 89,3 (95,3)<br>100,0 | 81,1 (85,0)<br>84,1  | 50,9 (52,2)<br>41,1  | 20,0 (20,4)<br>10,3  | 17,9 (18,9)<br>8,5   |
| 250-300 mm        | 0,0 (0,0)<br>3,9     | 14,0 (17,3)<br>10,2 | 76,7 (82,1)<br>66,9  | 91,5 (95,8)<br>100,0 | 63,6 (65,3)<br>53,8  | 27,0 (27,6)<br>17,2  | 23,1 (24,3)<br>13,7  |
| 300-350 mm        | 0,0 (0,0)<br>1,7     | 9,0 (11,1)<br>4,4   | 43,1 (46,2)<br>33,1  | 63,8 (66,8)<br>54,0  | 90,4 (92,8)<br>100,0 | 58,0 (59,2)<br>48,7  | 43,6 (45,9)<br>33,2  |
| 350-400 mm        | 0,0 (0,0)<br>0,0     | 3,0 (3,7)<br>1,0    | 19,5 (20,9)<br>9,9   | 29,0 (30,4)<br>19,1  | 57,0 (58,6)<br>47,9  | 89,0 (90,8)<br>100,0 | 64,1 (67,6)<br>5,1   |
| ≥ 400 mm          | 0,0 (0,0)<br>1,1     | 4,0 (4,9)<br>2,0    | 21,5 (23,1)<br>11,5  | 27,7 (29,0)<br>23,7  | 55,3 (56,8)<br>47,7  | 69,0 (70,4)<br>77,9  | 82,1 (86,5)<br>100,0 |

| <b>C.<br/>Automne</b> | 0+<br>N = 129        | 65-150<br>N = 460    | 150-200<br>N = 90    | 200-250<br>N = 195   | 250-300<br>N = 348   | 300-350<br>N = 137   | ≥ 350<br>N = 37      |
|-----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| 0+ < 65 mm            | 72,1 (97,9)<br>100,0 | 1,3 (1,7)<br>27,3    | 0,0 (0,0)<br>13,0    | 0,5 (0,6)<br>3,2     | 0,9 (0,9)<br>2,7     | 0,7 (0,8)<br>3,6     | 0,0 (0,0)<br>5,9     |
| 65-150 mm             | 7,0 (9,5)<br>35,9    | 73,9 (95,0)<br>100,0 | 31,1 (35,4)<br>21,8  | 18,4 (19,9)<br>9,3   | 15,8 (16,4)<br>7,7   | 17,5 (18,2)<br>8,7   | 18,9 (21,2)<br>8,7   |
| 150-200 mm            | 0,0 (0,0)<br>19,3    | 17,2 (22,1)<br>24,1  | 65,6 (74,7)<br>100,0 | 74,4 (80,1)<br>64,7  | 69,8 (72,5)<br>61,0  | 76,6 (79,5)<br>56,6  | 54,1 (60,6)<br>45,7  |
| 200-250 mm            | 1,5 (2,1)<br>2,9     | 13,0 (16,8)<br>7,1   | 53,3 (60,8)<br>43,9  | 85,6 (92,3)<br>100,0 | 82,2 (85,4)<br>85,9  | 83,2 (86,4)<br>81,2  | 56,8 (63,6)<br>72,9  |
| 250-300 mm            | 3,9 (5,3)<br>1,3     | 12,6 (16,2)<br>7,4   | 50,0 (57,0)<br>47,8  | 81,0 (87,3)<br>96,7  | 93,7 (97,3)<br>100,0 | 82,5 (85,6)<br>90,5  | 70,3 (78,8)<br>86,3  |
| 300-350 mm            | 1,5 (2,1)<br>1,9     | 8,7 (11,2)<br>7,3    | 44,4 (50,6)<br>37,4  | 68,7 (74,0)<br>77,4  | 78,4 (81,5)<br>78,1  | 86,1 (89,4)<br>100,0 | 62,2 (69,7)<br>91,1  |
| ≥ 350 mm              | 0,0 (0,0)<br>5,1     | 3,9 (5,0)<br>7,7     | 28,9 (32,9)<br>30,3  | 15,9 (17,1)<br>58,8  | 33,6 (34,9)<br>63,8  | 43,8 (45,5)<br>76,7  | 62,2 (69,7)<br>100,0 |



**Tableaux 8.4. (A-C)** Modélisations des pourcentages absolus d'association entre classes de tailles présentés dans les **tableaux 8.3** par analyses de régression multiple pas à pas, les variables étant présentées par ordre d'entrée dans le modèle (seuil = 0,05).  
**(A'-C')** Analyses de régression simple entre le pourcentage de recouvrement d'habitat et le pourcentage absolu d'association, pour lesquelles ne sont prises en compte que les associations entre classes différentes au sein d'une même saison.

| <b>A. Variable : % d'association entre classes de tailles (Ourthe, hiver 1989)</b> |             |       |                        |                  |
|------------------------------------------------------------------------------------|-------------|-------|------------------------|------------------|
| F = 48,649                                                                         | p < 0,01    | 35 DL | R <sup>2</sup> = 0,747 | R global = 0,864 |
| Variable                                                                           | Coefficient | SE    | t                      |                  |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                                                   | 76,51       |       |                        |                  |
| Δ absolue taille (mm)                                                              | - 0,324     | 0,038 | - 8,56                 |                  |
| Effectif classe associée                                                           | 0,066       | 0,022 | 2,51                   |                  |

| <b>A'. Régression simple : % d'association interclasse vs % de recouvrement d'habitat en hiver</b> |                  |        |       |    |        |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|--------|-------|----|--------|
| Intercept (SE)                                                                                     | Coefficient (SE) | F      | R     | DL | p      |
| 6,42 (1,54)                                                                                        | 0,982 (0,028)    | 1230,6 | 0,989 | 29 | < 0,01 |

| <b>B. Variable : % d'association entre classe de tailles (Ourthe, été 1990)</b> |             |       |                        |                  |
|---------------------------------------------------------------------------------|-------------|-------|------------------------|------------------|
| F = 47,836                                                                      | p < 0,01    | 48 DL | R <sup>2</sup> = 0,761 | R global = 0,873 |
| Variable                                                                        | Coefficient | SE    | t                      |                  |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                                                | 29,67       |       |                        |                  |
| Δ absolue taille (mm)                                                           | - 0,272     | 0,024 | -11,12                 |                  |
| taille classe associante (mm)                                                   | 0,073       | 0,020 | 3,55                   |                  |
| taille classe associée (mm)                                                     | 0,067       | 0,020 | 3,27                   |                  |

| <b>B'. Régression simple : % d'association interclasse vs % de recouvrement d'habitat en été</b> |                  |       |       |    |        |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|-------|-------|----|--------|
| Intercept (SE)                                                                                   | Coefficient (SE) | F     | R     | DL | p      |
| 4,34 (1,22)                                                                                      | 1,029 (0,039)    | 699,4 | 0,973 | 41 | < 0,01 |

| <b>C. Variable : % d'association entre classes de tailles (Ourthe, faciès lotiques, automne 1989-1990)</b> |             |       |                        |                  |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|-------|------------------------|------------------|
| F = 32,649                                                                                                 | p < 0,01    | 49 DL | R <sup>2</sup> = 0,685 | R global = 0,828 |
| Variable                                                                                                   | Coefficient | SE    | t                      |                  |
| Intercept (ordonnée à l'origine)                                                                           | 26,531      |       |                        |                  |
| Δ absolue taille (mm)                                                                                      | - 0,236     | 0,029 | - 8,14                 |                  |
| taille classe associante (mm)                                                                              | 0,124       | 0,024 | 5,10                   |                  |
| taille classe associée (mm)                                                                                | 0,066       | 0,024 | 2,70                   |                  |

| <b>C'. Régression simple : % d'association interclasse vs % de recouvrement d'habitat en automne</b> |                  |       |       |    |        |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|-------|-------|----|--------|
| Intercept (SE)                                                                                       | Coefficient (SE) | F     | R     | DL | p      |
| 1,06 (3,20)                                                                                          | 0,849 (0,065)    | 171,3 | 0,900 | 41 | < 0,01 |



**Tableau 8.5. A.** Caractérisation de l'habitat des principales composantes (salmoniformes) de l'ichtyofaune des secteurs lotiques dans l'Ourthe, en automne 1989-1990. Les habitats sont caractérisés en termes de profondeurs, de vitesses de courant à 10 cm du substrat et de fréquentation d'abris. Plages d'utilisation et amplitudes pondérées d'utilisation d'une variable définies et calculées comme précisé dans le chapitre 6 (§ 4.2). Les nombres entre parenthèses correspondent aux valeurs relatives (divisées par la taille des individus) des paramètres considérés. Tm = taille moyenne. **B.** Modélisation des tendances associatives intraspécifiques par relations de régression simple entre le logarithme du pourcentage cumulé d'appartenance à une association de taille croissante (variable dépendante) et le logarithme de la taille des associations (nombre de conspécifiques). Les « isolés » présentés dans la colonne 3 sont des individus non associés à des conspécifiques (somme des isolés « stricts » et « relatifs »).

| A. Espèce, Gamme de tailles, Nombre                                                            | Plage d'utilisation de la profondeur (cm) | Profondeur moyenne (cm) | Amplitude pondérée d'utilisation de la profondeur | Plage d'utilisation de la vitesse de courant (Vf, cm/s) | Vf moyenne (cm/s) | Amplitude pondérée d'utilisation de Vf (cm/s) | % dans abri |
|------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|-------------------------|---------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|-------------------|-----------------------------------------------|-------------|
| <i>Salmo salar</i><br>Saumon atlantique (N = 327)<br>Tm = 108 mm (65-174 mm)                   | P50 : 28-45<br>P75 : 23-52<br>P90 : 20-60 | 36,8 (3,33)             | 23,2 (2,15)                                       | P50 : 30-50<br>P75 : 20-58<br>P90 : 13-68               | 38,8 (3,59)       | 29,4 (2,72)                                   | 11,2        |
| <i>Salmo trutta fario</i><br>Truite de rivière < 150 mm (N = 128)<br>Tm = 111 mm (75-145 mm)   | P50 : 25-40<br>P75 : 20-46<br>P90 : 14-52 | 32,7 (2,95)             | 20,9 (1,88)                                       | P50 : 25-50<br>P75 : 15-58<br>P90 : 9-60                | 36,7 (3,31)       | 33,3 (3,00)                                   | 10,2        |
| <i>Salmo trutta fario</i><br>Truite de rivière ≥ 150 mm (N = 126)<br>Tm = 215 mm (150-300 mm)  | P50 : 32-50<br>P75 : 25-65<br>P90 : 22-68 | 41,3 (1,92)             | 27,8 (1,29)                                       | P50 : 16-42<br>P75 : 8-55<br>P90 : 5-65                 | 29,2 (1,36)       | 36,2 (1,68)                                   | 34,1        |
| <i>Thymallus thymallus</i> 0+<br>Ombre commun ≥ 170 mm (N = 531)<br>Tm = 134 mm (110-165 mm)   | P50 : 30-40<br>P75 : 26-49<br>P90 : 23-54 | 36,4 (2,72)             | 16,3 (1,22)                                       | P50 : 30-48<br>P75 : 22-56<br>P90 : 15-65               | 38,5 (2,87)       | 26,5 (1,98)                                   | 5,3         |
| <i>Thymallus thymallus</i> ≥ 1+<br>Ombre commun ≥ 170 mm (N = 126)<br>Tm = 255 mm (190-350 mm) | P50 : 52-68<br>P75 : 44-79<br>P90 : 40-93 | 61,2 (2,40)             | 25,9 (1,02)                                       | P50 : 30-50<br>P75 : 20-58<br>P90 : 13-68               | 41,3 (1,62)       | 29,4 (1,16)                                   | 1,0         |

| B. Espèces                 | N   | N (%) isolés | Intercept (SE) | Coefficient (SE) | F     | R     | DL | P     |
|----------------------------|-----|--------------|----------------|------------------|-------|-------|----|-------|
| Saumon atlantique          | 327 | 278 (78,9)   | 1,910 (0,013)  | 0,145 (0,028)    | 27,6  | 0,950 | 4  | 0,01  |
| Truite de rivière < 150 mm | 128 | 88 (68,8)    | 1,859 (0,023)  | 0,224 (0,048)    | 21,9  | 0,938 | 4  | 0,01  |
| Truite de rivière > 150 mm | 126 | 85 (67,4)    | 1,855 (0,028)  | 0,244 (0,058)    | 17,6  | 0,924 | 4  | 0,03  |
| Ombre commun 0+            | 531 | 136 (25,6)   | 1,480 (0,038)  | 0,601 (0,056)    | 116,6 | 0,971 | 8  | <0,01 |
| Ombre commun ≥ 1+          | 126 | 55 (43,7)    | 1,648 (0,019)  | 0,372 (0,030)    | 157,7 | 0,985 | 6  | <0,01 |

La comparaison par régression simple des pourcentages absolus d'association et de recouvrements d'habitats entre classes de tailles différentes (**tableau 8.4 A'-C'**) indique des corrélations hautement significatives et des pentes proches de l'unité (0,982 en hiver et 1,029 en été). Ces tests indiquent donc qu'au sein de la plage d'habitat d'une classe A commune à une classe B, la quasi-totalité des individus de A sont associés à au moins 1 individu de la classe B, **impliquant l'absence de ségrégation intraspécifique effective chez le barbeau**. La signification écologique de cette absence de ségrégation et les fonctions des associations « préférentielles » sont abordées dans la discussion générale du chapitre.

## 4. Relations avec les autres espèces

### 4.1. Compositions des ichtyofaunes, caractérisation de l'utilisation de l'habitat par les différentes espèces et description de leurs tendances associatives intraspécifiques

#### 4.1.1. Cours d'eau à ichtyocénose composée de cyprinidés rhéophiles et de salmoniformes (Ourthe, automne 1989-1990)

Sur les secteurs à faciès lotiques étudiés au cours de l'échantillonnage automnal dans l'Ourthe, les principales composantes de l'ichtyofaune (outre le barbeau fluviatile) étaient des espèces salmoniformes : le saumon de l'Atlantique (*Salmo salar*, N = 327), la truite de rivière (*Salmo trutta fario*, N = 254) et l'ombre commun (*Thymallus thymallus*, N = 657). Les cyprins d'eau vive (chevaîne, hotu, vandoise) étaient extrêmement peu représentés (N < 20 individus, excepté les individus 0+) et n'ont pas été retenus dans nos analyses. Comme pour le barbeau fluviatile, nous avons tenu compte du facteur taille des individus dans nos analyses et scindé les populations de truites et d'ombres en 2 catégories (< et ≥ 150 mm pour la truite ; individus 0+ (< 170 mm) et ≥ 1+ (≥ 170 mm) pour l'ombre commun).

Les habitats et tendances associatives intraspécifiques globales des différentes catégories de salmoniformes sont présentées dans les **tableaux 8.5 A et B**. Les salmonidés (saumons et truites) et les juvéniles 0+ de l'ombre commun occupent principalement des mésohabitats de type radier ou rapide, avec une probabilité de fréquentation d'abri faible (< 12 %), excepté pour les truites ≥ 150 mm (34,1 %). Les ombres ≥ 1+ occupent des mésohabitats de type rapide ou queue de coulée, caractérisés par une profondeur supérieure à 40 cm et une vitesse de courant élevée, avec une probabilité minimale de fréquentation d'abri (1 %). Au plan des tendances associatives intraspécifiques globales, les salmonidés sont caractérisés par un fort pourcentage d'individus ne s'associant à aucun conspécifique (≥ 65 %) et ne forment en aucun cas des associations de taille supérieure à 5 individus. Les ombres communs s'associent principalement en petits groupes (taille maximale = 10 individus), le pourcentage d'individus isolés étant toujours inférieur à celui observé chez les salmonidés (26 et 44 % vs ≥ 65 %).

**Tableau 8.6. A.** Caractérisation de l'habitat des principales composantes de l'ichtyofaune de la Méhaigne (été-automne 1988-1989). Plages d'utilisation et amplitudes pondérées d'utilisation d'une variable définies et calculées comme précisé dans le chapitre 6 (§ 4.2). Les nombres entre parenthèses correspondent aux valeurs relatives (divisées par la taille des individus) des paramètres considérés. Tm = taille moyenne. B. Modélisation des tendances associatives intraspécifiques par relations de régression simple entre le logarithme du pourcentage cumulé d'appartenance à une association de taille croissante (variable dépendante) et le logarithme de la taille des associations (nombre de conspécifiques). Les « isolés » présentés dans la colonne 3 sont des individus non associés à des conspécifiques (somme des isolés « stricts » et « relatifs »).

| A. Espèce, Gamme de tailles, Nombre                                                  | Plage d'utilisation de la profondeur (cm)   | Profondeur moyenne (cm) | Amplitude pondérée d'utilisation de la profondeur | Plage d'utilisation de la vitesse de courant (Vf, cm/s) | Vf moyenne (cm/s) | Amplitude pondérée d'utilisation de Vf (cm/s) | % dans abri |
|--------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------|-------------------------|---------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|-------------------|-----------------------------------------------|-------------|
| <i>Gobio gobio</i><br>Goujon (N = 747)<br>Tm = 116 mm (70-165 mm)                    | P50 : 30-48<br>P75 : 23-58<br>P90 : 16-75   | 41,9 (3,61)             | 27,8 (2,40)                                       | P50 : 12-38<br>P75 : 6-55<br>P90 : 4-68                 | 27,3 (2,35)       | 37,2 (3,19)                                   | 28,4        |
| <i>Phoxinus phoxinus</i><br>Vairon (N = 319)<br>Tm = 65 mm (55-80 mm)                | P50 : 20-35<br>P75 : 16-49<br>P90 : 12-60   | 29,7 (4,57)             | 24,2 (3,72)                                       | P50 : 8-30<br>P75 : 5-50<br>P90 : 4-65                  | 25,6 (3,94)       | 33,3 (5,12)                                   | 38,2        |
| <i>Alburnoides bipunctatus</i><br>Ablette spirin (N = 151)<br>Tm = 95 mm (60-132 mm) | P50 : 35-62<br>P75 : 27-68<br>P90 : 21-75   | 50,1 (5,27)             | 34,3 (3,61)                                       | P50 : 15-30<br>P75 : 10-45<br>P90 : 7-57                | 25,7 (2,70)       | 25,0 (2,63)                                   | 23,2        |
| <i>Leuciscus cephalus</i><br>Chevaine (N = 112)<br>Tm = 258 mm (198-345 mm)          | P50 : 52-83<br>P75 : 30-105<br>P90 : 20-124 | 66,8 (2,59)             | 52,5 (2,04)                                       | P50 : 4-8<br>P75 : 3-20<br>P90 : 2-37                   | 10,2 (0,40)       | 11,5 (0,45)                                   | 50,4        |
| <i>Rutilus rutilus</i><br>Gardon (N = 520)<br>Tm = 142 mm (80-227 mm)                | P50 : 43-88<br>P75 : 33-107<br>P90 : 27-120 | 66,9 (4,71)             | 59,2 (4,17)                                       | P50 : 3-20<br>P75 : 2-30<br>P90 : 2-41                  | 14,9 (1,05)       | 22,8 (1,61)                                   | 61,6        |
| <i>Anguilla anguilla</i><br>Anguille (N = 62)<br>Tm = 454 mm (200-745 mm)            | P50 : 23-60<br>P75 : 15-95<br>P90 : 10-130  | 45,6 (1,00)             | 59,4 (1,31)                                       | P50 : 5-15<br>P75 : 4-21<br>P90 : 3-35                  | 9,5 (0,21)        | 14,6 (0,32)                                   | 89,7        |
| <i>Percia fluviatilis</i><br>Perche (N = 46)<br>Tm = 133 mm (87-253 mm)              | P50 : 60-85<br>P75 : 40-95<br>P90 : 25-120  | 73,7 (5,54)             | 42,0 (3,16)                                       | P50 : 3-7<br>P75 : 3-9<br>P90 : 2-10                    | 5,3 (0,40)        | 4,6 (0,35)                                    | 76,1        |
| <i>Salmo trutta fario</i><br>Truite de rivière (N = 145)<br>Tm = 243 mm (98-474 mm)  | P50 : 25-58<br>P75 : 18-73<br>P90 : 14-105  | 47,4 (1,95)             | 46,3 (1,91)                                       | P50 : 12-39<br>P75 : 6-54<br>P90 : 4-65                 | 26,2 (1,08)       | 37,2 (1,53)                                   | 46,2        |

| B. Espèces     | N   | N (%) Isolés | Intercept (SE) | Coefficient (SE)   | F     | R     | DL | P     |
|----------------|-----|--------------|----------------|--------------------|-------|-------|----|-------|
| Goujon         | 747 | 281 (37,6)   | 1,693 (0,039)  | 0,281 (0,048)      | 34,5  | 0,891 | 10 | <0,01 |
| Vairon         | 319 | 62 (19,4)    | 1,346 (0,036)  | 0,591 (0,047)      | 160,9 | 0,976 | 9  | <0,01 |
| Ablette spirin | 151 | 34 (22,5)    | 1,407 (0,045)  | 0,535 (0,060)      | 78,5  | 0,958 | 8  | <0,01 |
| Chevaine       | 112 | 34 (30,4)    | 1,522 (0,025)  | 0,451 (0,036)      | 166,4 | 0,982 | 7  | <0,01 |
| Gardon         | 520 | 98 (18,8)    | 1,358 (0,025)  | 0,498 (0,026)      | 366,3 | 0,981 | 15 | <0,01 |
| Anguille       | 62  | 54 (87,1)    |                | taille maximum = 2 |       |       |    |       |
| Perche         | 46  | 22 (47,8)    | 1,672 (0,018)  | 0,388 (0,034)      | 132,3 | 0,989 | 4  | <0,01 |

#### 4.1.2. Cours d'eau à ichtyocénose composée de cyprinidés (Méhaigne, été-automne 1988-1989)

Outre le barbeau fluviatile, les principales composantes de l'ichtyofaune de la moyenne et de la basse Méhaigne sont les cyprins d'accompagnement (goujon, vairon et ablette spiralin) et cyprins d'eau lente (gardon et occasionnellement rotengle et tanche). Les cyprins rhéophiles et ubiquistes sont principalement représentés par le chevaine, la vandoise étant exceptionnelle et le hotu absent des secteurs étudiés. Les salmoniformes sont absents des secteurs étudiés, excepté la truite fario dont la population est surtout constituée d'individus de taille supérieure à 150 mm. Trois espèces prédatrices piscivores complètent l'ichtyofaune : l'anguille, la perche et le brochet, cette dernière espèce étant peu représentée dans les captures ( $N = 19$ ) en raison de l'efficacité limitée de la pêche à l'électricité dans les habitats lenticques et profonds qu'elle occupe.

Les habitats et tendances associatives intraspécifiques globales des principales composantes de l'ichtyofaune de la Méhaigne sont présentés dans les **tableaux 8.6 A et B**. Les goujons et ablettes spiralins occupent les radiers, rapides et plats, de même que les herbiers et embâcles, isolés ou en petits groupes de 2-5 individus. Les vairons préfèrent les radiers et les zones marginales peu profondes, qu'ils occupent en groupes (2-10 individus). Les gardons et chevaines occupent des profondeurs et vitesses semblables dans des milieux lenticques ouverts ou caractérisés par la présence de végétation ligneuse ou herbacée immergée. Les deux espèces sont grégaires, formant des groupes dont la taille peut atteindre ou dépasser 20 individus chez le gardon.

La truite occupe une vaste gamme d'habitats, depuis les milieux rapides de type coulée ou rapide jusqu'aux profonds et mésohabitats cryptiques. Comme dans l'Ourthe, elle est principalement solitaire (71,7 % d'individus isolés). Les espèces piscivores (anguille et perche) sont principalement capturées dans des mésohabitats cryptiques, la perche préférant les zones profondes et la présence de végétation ligneuse immergée tandis que l'anguille occupe les caches entre pierres et blocs en faciès lotique. Les deux espèces sont essentiellement solitaires, bien que les perches de petite taille ( $< 12\text{-}13$  cm) puissent être capturées en petits groupes (2-3 individus).

#### 4.2. Recouvrements d'habitat et associations avec le barbeau fluviatile : résultats et interprétations

Les recouvrements d'habitats et modalités d'association entre les populations de barbeau fluviatile et celles des principales autres espèces composant l'ichtyofaune de l'Ourthe et de la Méhaigne sont présentés dans les **tableaux 8.7 et 8.8** et illustrés sur les **figures 8.2 et 8.3**. Dans les deux situations étudiées, la ségrégation spatiale interspécifique entre les différentes composantes de l'ichtyofaune est extrêmement élevée, et particulièrement entre barbeaux et salmoniformes dans l'Ourthe, puisqu'à l'exception d'une paire de catégories (barbeaux 65-150 mm et ombres 0+ < 170 mm), aucun pourcentage absolu d'association n'est supérieur à 22 %.

## 4.2.1. Salmoniformes

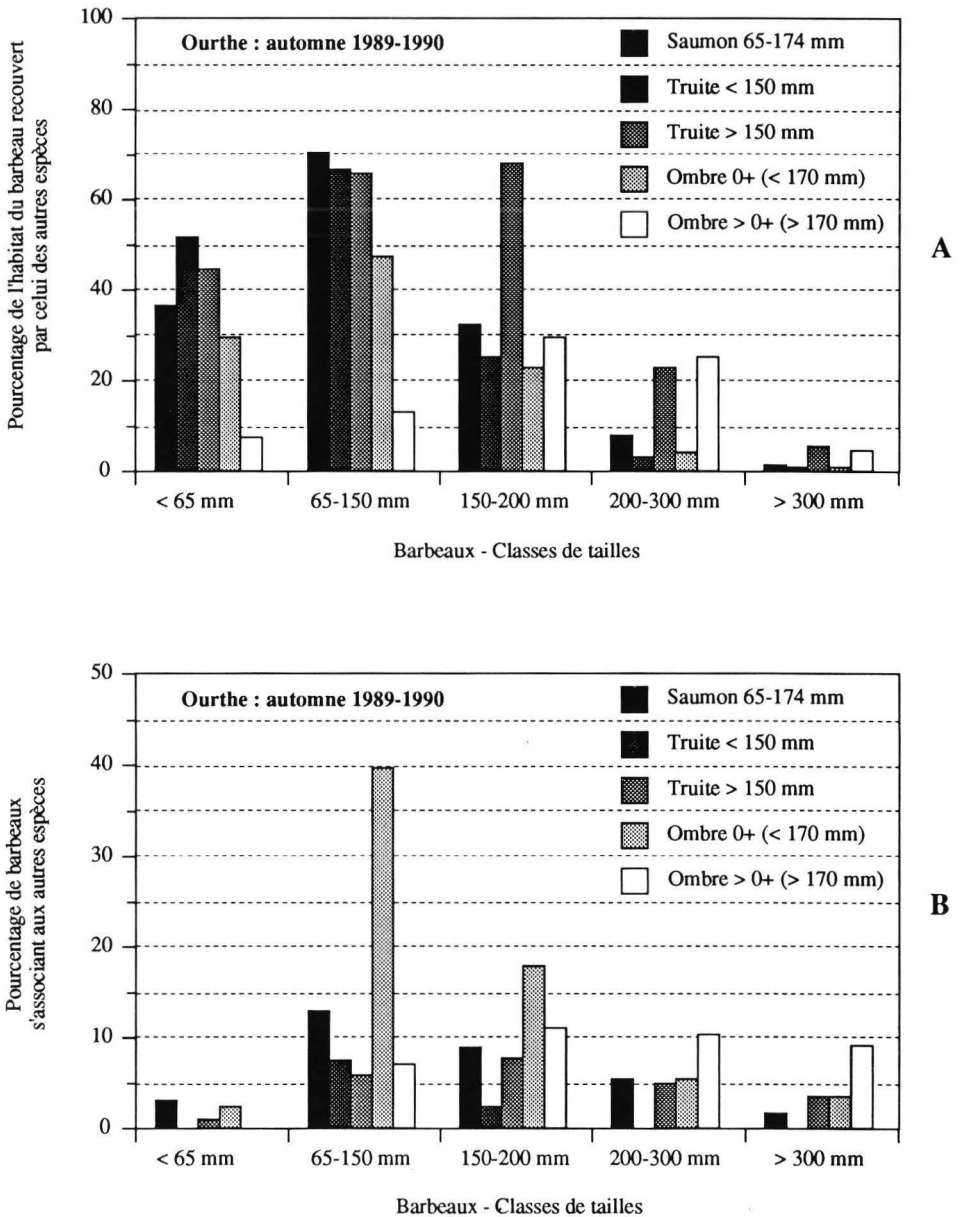
### 4.2.1.1. Salmonidés

La comparaison des **tableaux 8.7 A et B** révèle que, dans le cas des barbeaux de taille supérieure à 200 mm, la faible association avec les salmonidés peut être expliquée par le faible recouvrement de leurs habitats respectifs, mais qu'au sein des habitats communs à deux catégories, la ségrégation effective est faible. Par contre pour les barbeaux de taille inférieure à 200 mm et plus particulièrement pour la classe de tailles 65-150 mm, le même raisonnement ne peut être tenu puisque leur habitat recouvre entre 59 et 94 % celui des salmonidés alors que le pourcentage de salmonidés associés aux barbeaux au sein de ces catégories est toujours inférieur à 16 %.

**Tableau 8.7. A.** Recouvrements des habitats occupés par le barbeau fluviatile et les principales espèces composant l'ichtyofaune de l'Ourthe (automne 1989-1990). Les valeurs supérieure et inférieure de chaque case indiquent respectivement le pourcentage de l'habitat du barbeau recouvert par l'espèce salmoniforme et le pourcentage de l'habitat de l'espèce salmoniforme recouvert par celui de la classe de la population de barbeaux. **B.** Pourcentages absolus d'association interspécifique entre le barbeau fluviatile et les espèces salmoniformes dans l'Ourthe (automne 1989-1990). La ligne supérieure de chaque case contient les pourcentages de barbeaux s'associant à au moins 1 individu de l'espèce salmoniforme considérée et la ligne inférieure le pourcentage de salmoniformes s'associant à au moins 1 barbeau de la classe de la taille considérée. Nombres entre parenthèses = pourcentages relatifs d'association (nombre associant / effectif groupé).

| <b>A. Pourcentages de recouvrement d'habitat</b> | barbeaux 0+<br>( < 65 mm) | barbeaux > 0+<br>et < 150 mm | barbeaux<br>150-200 mm | barbeaux<br>200-300 mm | barbeaux<br>≥ 300 mm |
|--------------------------------------------------|---------------------------|------------------------------|------------------------|------------------------|----------------------|
| Saumon atlantique<br>(65-174 mm)                 | 36,6<br>33,5              | 70,9<br>93,7                 | 32,4<br>63,4           | 7,4<br>7,6             | 0,9<br>1,5           |
| Truite de rivière < 150mm<br>(75-145 mm)         | 52,7<br>49,1              | 66,8<br>85,8                 | 25,8<br>46,6           | 2,9<br>3,3             | 0,7<br>1,3           |
| Truite de rivière ≥ 150mm<br>(150-300 mm)        | 45,1<br>31,9              | 65,3<br>58,8                 | 67,8<br>89,6           | 22,4<br>15,3           | 4,8<br>5,3           |
| Ombre commun 0+<br>(110-165 mm)                  | 29,4<br>40,5              | 47,2<br>100,0                | 22,9<br>65,6           | 4,3<br>6,2             | 0,5<br>1,3           |
| Ombre commun ≥ 1 +<br>(190-350 mm)               | 7,3<br>4,8                | 13,3<br>11,2                 | 29,5<br>48,3           | 25,6<br>21,5           | 4,6<br>5,8           |

| <b>B. Pourcentages d'association</b>      | barbeaux 0+<br>( < 65 mm) | barbeaux > 0+<br>et < 150 mm | barbeaux<br>150-200 mm     | barbeaux<br>200-300 mm     | barbeaux<br>≥ 300 mm   |
|-------------------------------------------|---------------------------|------------------------------|----------------------------|----------------------------|------------------------|
| Saumon atlantique<br>(65-174 mm)          | 3,1 (3,9)<br>1,2 (2,5)    | 13,0 (14,7)<br>9,2 (18,6)    | 8,9 (9,5)<br>1,2 (2,5)     | 5,3 (5,5)<br>3,6 (7,4)     | 1,7 (1,8)<br>0,3 (0,6) |
| Truite de rivière < 150mm<br>(75-145 mm)  | 0,0 (0,0)<br>0,0 (0,0)    | 7,4 (8,3)<br>12,5 (24,6)     | 2,2 (2,4)<br>0,8 (1,5)     | 0,0 (0,0)<br>0,0 (0,0)     | 0,0 (0,0)<br>0,0 (0,0) |
| Truite de rivière ≥ 150mm<br>(150-300 mm) | 0,8 (1,0)<br>0,8 (1,2)    | 5,9 (6,6)<br>15,9 (24,7)     | 7,8 (8,3)<br>6,3 (9,9)     | 4,8 (4,9)<br>5,6 (8,6)     | 3,4 (3,6)<br>3,2 (4,9) |
| Ombre commun 0+<br>(110-165 mm)           | 2,3 (2,9)<br>1,1 (1,3)    | 39,8 (44,8)<br>30,3 (36,0)   | 17,8 (19,0)<br>2,4 (2,9)   | 5,5 (5,7)<br>5,3 (6,2)     | 3,4 (3,6)<br>1,8 (2,1) |
| Ombre commun ≥ 1 +<br>(190-350 mm)        | 0,0 (0,0)<br>0,0 (0,0)    | 7,0 (7,8)<br>11,1 (11,8)     | 11,1 (11,2)<br>14,3 (15,3) | 10,3 (10,6)<br>21,4 (22,9) | 9,1 (9,6)<br>6,8 (7,2) |



**Fig. 8.2.** Illustration des relations entre le barbeau fluviatile et les espèces salmoniformes occupant les milieux lotiques de l'Ourthe en automne 1989-1990.

**A.** Pourcentages des habitats des barbeaux des différentes classes de tailles recouverts par ceux des espèces salmoniformes (données du **tableau 8.7 A**)

**B.** Pourcentages absolus d'association des barbeaux des différentes classes de tailles vis-à-vis des espèces salmoniformes (données du **tableau 8.7 B**).

Même si nous prenons en compte les pourcentages relatifs d'association (tenant compte des isolés « stricts »), aucune valeur supérieure à 30 % n'est observée (maximum 28 % entre truites  $\geq 150$  mm et barbeaux 100-150 mm en Méhaigne ; **tableau 8.8 B**). Toutefois, cette ségrégation effectuée par les salmonidés n'est pas restrictive vis-à-vis du barbeau, puisque le pourcentage absolu d'association intraspécifique des salmonidés est inférieur à 35 % (cf. % d'isolés présentés dans les **tableaux 8.5 B** et **8.6 B**). Cette ségrégation spatiale effective traduit le comportement territorial des salmonidés, qui constitue la base de leur mode d'exploitation trophique des milieux lotiques (Heland, 1982) et dont la signification biologique est généralement interprétée en termes de familiarisation et de connaissance d'un espace restreint, permettant d'optimiser les dépenses énergétiques et de trouver un abri plus rapidement à l'approche d'un prédateur (Keenleyside, 1979).

Comme le suggère la similitude des habitats occupés par les barbeaux en Ourthe et en Méhaigne (chapitre 7, **tableau 7.6 B**), respectivement en situations de sympatrie et d'allopatricie vis-à-vis des salmonidés juvéniles, la ségrégation spatiale mise en évidence dans l'Ourthe ne s'accompagne pas d'un déplacement des préférences pour les variables du microhabitat. La comparaison de ces deux paramètres suggère que l'habitat utilisé n'est pas un facteur limitant pour la répartition des juvéniles dans les conditions où nous avons effectué nos études, probablement en raison de densités de population trop faibles par rapport à la capacité d'accueil des milieux. Cette hypothèse est étayée par les recouvrements très élevés ( $\geq 70$  %) entre les habitats occupés par les truites et saumons juvéniles, alors que leurs pourcentages absolus d'association sont extrêmement faibles ( $< 10$  %) et traduisent une ségrégation spatiale entre les deux espèces, situation bien connue et décrite par de nombreux auteurs (Jones, 1975 ; Egglishaw & Shackley, 1982 ; Baglinière & Arribé-Moutounet, 1985 ; Kennedy & Strange, 1986a et b ; Vassen, 1989).

#### 4.2.1.2. Thymallidés

La ségrégation spatiale observée entre barbeaux  $\geq 200$  mm et ombres communs est importante (pourcentages absolus d'association  $< 25$  % ; **tableau 8.7 B**) mais, si nous la comparons au degré de recouvrement d'habitat (**tableau 8.7 A**), cette ségrégation est apparente et correspond principalement à la différence des habitats occupés par les deux espèces. En effet, si les ombres  $\geq 1+$  ( $\geq 170$  mm) occupent des profondeurs comparables à celles sélectionnées par les barbeaux  $> 200$  mm ( $\pm 50$ -70 cm ; Blase, 1988 ; Persat, 1988 ; notre étude), ils choisissent en moyenne des vitesses de courant plus élevées (15-40 cm/s) et des milieux plus ouverts, correspondant à des positions plus centrales dans le cours d'eau (Blase, 1988). Ces caractéristiques peuvent être mises en relation avec les modalités de nutrition de l'espèce au cours de la photophase : l'ombre commun reste en permanence dans le courant pour s'y nourrir, et toujours à distance du substrat (Persat, 1988), le choix de cet habitat lui étant apparemment imposé par son incapacité à se maintenir sur place pour prendre sa nourriture, mais autorisé par ses capacités exceptionnelles à manoeuvrer avec un minimum d'effort dans le courant (Persat, 1988).

L'importance de la variable vitesse de courant dans la colonne d'eau explique partiellement la faible association entre ombres 0+ ( $< 170$  mm) et barbeaux  $< 200$  mm par une surestimation du recouvrement des habitats des deux espèces. Indépendamment de ces considérations, si la ségrégation effective entre les deux espèces est réelle chez les juvéniles, elle ne s'accompagne pas, comme nous l'avons précisé dans le cas des salmonidés, d'un déplacement des préférences du barbeau pour les variables du microhabitat.



## 4.2.2. Cyprinidés (tableau 8.8, fig. 8.3)

### 4.2.2.1 Cyprins rhéophiles

#### Chevaine

En Méhaigne, les pourcentages d'association entre chevaines et barbeaux sont d'autant plus élevés que les tailles des individus sont proches et comparables aux recouvrements des habitats des deux espèces (tableau 8.8 A et B), de telle sorte que la ségrégation spatiale apparente ne reflète probablement que les différences des préférences pour les variables du microhabitat et en aucun cas une ségrégation effective, du moins à l'échelle spatiale considérée. De plus, la ségrégation effective apparente entre les deux espèces est probablement surestimée par la non-prise en compte de la variable vitesse de courant en surface dans le mode de calcul des recouvrements d'habitats : si le barbeau, qui occupe une position benthique est relativement indépendant de cette variable, ce n'est probablement pas le cas du chevaine, qui occupe la partie médiane ou supérieure de la colonne d'eau (Grossman *et al.*, 1987 a et b). Aussi, l'influence de cette espèce dans le choix de l'habitat de gîte du barbeau fluvial est-elle purement hypothétique — du moins dans le contexte de notre étude — d'une part en raison des faibles densités de population du chevaine et, d'autre part, de la tendance agrégative intraspécifique élevée du barbeau fluvial, de telle sorte que les habitats de gîtes communs aux deux espèces ne s'avèrent probablement pas limitants. Ce raisonnement peut également être retenu pour la situation étudiée en Ourthe où le contraste démographique entre les deux espèces était encore plus accentué.

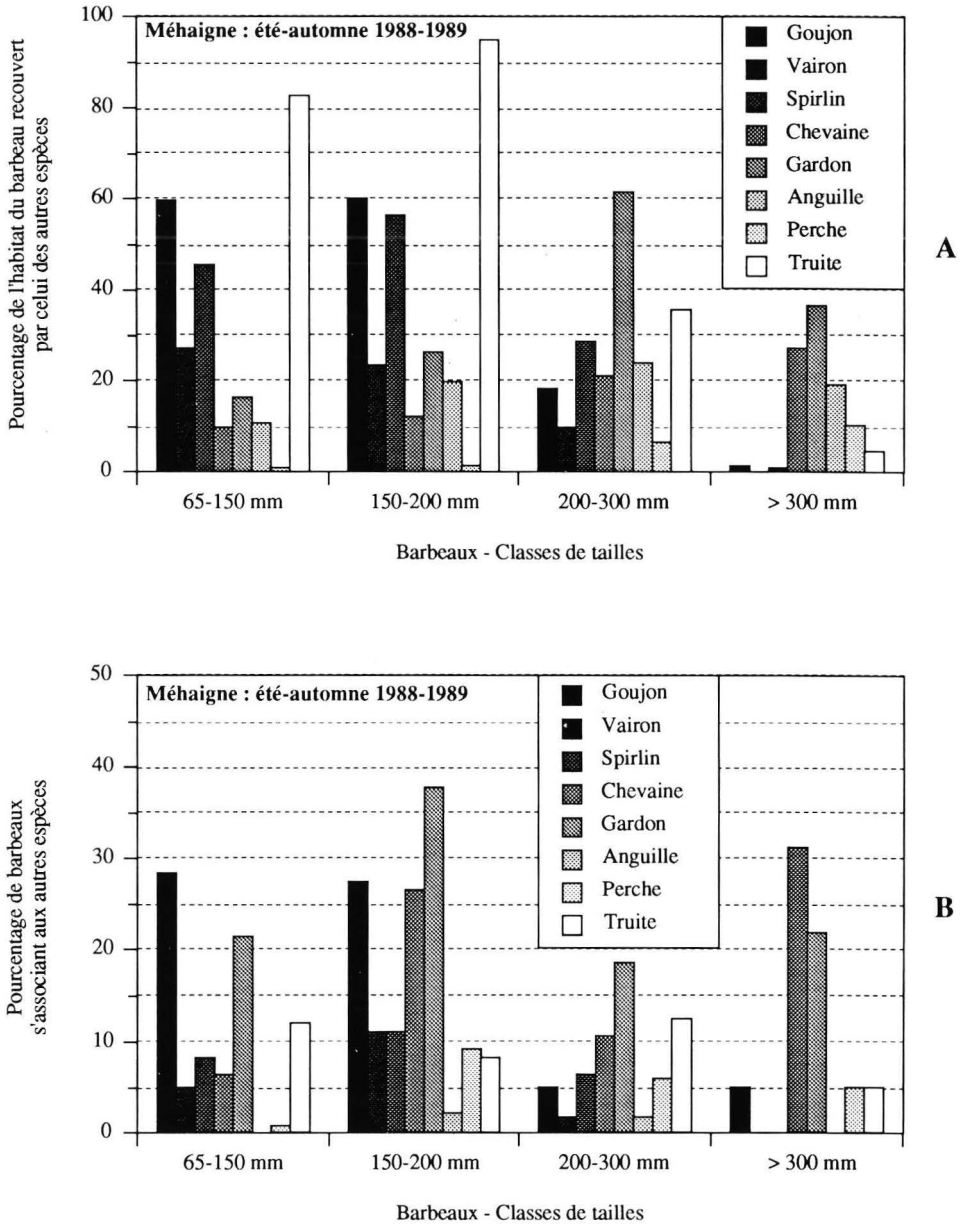
Le même parallèle ne peut être établi de manière rigoureuse pour les habitats de nutrition crépusculaires et auroraux des barbeaux > 200 mm, pour lesquels nous ne disposons pas de données comparatives dans notre étude. Les modes d'alimentation des deux espèces sont toutefois sensiblement différents, le chevaine adoptant une alimentation de type gobage en pleine eau alors que le barbeau fluvial, du fait de sa morphologie, est davantage inféodé à un mode de nutrition benthophage, bien que nos observations par pistage suggèrent qu'une prise de nourriture en pleine eau soit possible (cf. chapitre 4, fig. 4.2).

Pourtant, comme le note Philippart (1981), les fluctuations des populations des deux espèces dans l'Ourthe sont inversement proportionnelles mais principalement liées au degré de polluerésistance et de tolérance à des faibles teneurs en oxygène, ce qui explique que le chevaine domine la biomasse dans des secteurs (ou cours d'eau) où la qualité de l'eau est inférieure. Par contre, cette différence de polluerésistance ne permet pas de comprendre pourquoi, dans les rivières ou secteurs où la qualité de l'eau permet le maintien des deux espèces de cyprins rhéophiles, l'équilibre est déplacé vers le barbeau fluvial, en dépit de l'absence de compétition effective pour l'habitat. A notre avis, ce paradoxe apparent peut être interprété sous l'angle de la variabilité du succès de la reproduction et du recrutement chez le chevaine en fonction de la densité de population du barbeau. Les caractéristiques de l'habitat de frayère du chevaine sont en effet comparables à celles de l'habitat de nutrition du barbeau et nos observations des comportements des deux espèces en période de reproduction montrent que des barbeaux suivent les agrégats de géniteurs chevaines et fouillent le substrat au niveau de leurs sites de ponte, suggérant l'existence d'une prédation sur les oeufs. En principe, l'importance quantitative de cette prédation sera directement proportionnelle à la densité de la population de barbeaux, ce qui pourrait expliquer la causalité de la relation mise en évidence par Philippart (1981) dans les secteurs de rivières où la qualité de l'eau n'est pas limitante pour le barbeau.

**Tableau 8.8. A.** Recouvrements des habitats occupés par le barbeau fluviatile et les principales espèces composant l'ichtyofaune de la Méhaigne (été-automne 1988-1989). Les valeurs supérieure et inférieure de chaque case indiquent respectivement le pourcentage de l'habitat du barbeau recouvert par l'espèce considérée et le pourcentage de l'habitat de l'espèce recouvert par celui de la classe de la population de barbeau. **B.** Pourcentages absolus d'association interspécifique entre le barbeau fluviatile et les autres espèces composant l'ichtyofaune de la Méhaigne (été-automne 1988-1989). La ligne supérieure de chaque case contient les pourcentages de barbeaux s'associant à au moins un individu de l'espèce considérée et la ligne inférieure, le pourcentage de la population de l'espèce s'associant à au moins un barbeau de la classe de la taille considérée. Nombres entre parenthèses = pourcentages relatifs d'association (nombre associant / effectif groupé).

| <b>A. Pourcentages de recouvrement d'habitat</b> | <b>barbeaux &gt; 0+ et &lt; 150 mm</b> | <b>barbeaux 150-200 mm</b> | <b>barbeaux 200-300 mm</b> | <b>barbeaux ≥ 300 mm</b> |
|--------------------------------------------------|----------------------------------------|----------------------------|----------------------------|--------------------------|
| <b>Goujon (70-165 mm)</b>                        | 59,4<br>88,1                           | 59,6<br>77,8               | 18,0<br>36,2               | 1,1<br>0,5               |
| <b>Vairon (55-80 mm)</b>                         | 27,0<br>44,8                           | 23,2<br>33,6               | 9,5<br>22,4                | 0,0<br>0,0               |
| <b>Ablette spirilin (60-132 mm)</b>              | 45,5<br>75,9                           | 56,5<br>86,9               | 28,2<br>70,2               | 0,9<br>0,6               |
| <b>Chevaine (198-345 mm)</b>                     | 9,3<br>12,3                            | 12,3<br>17,0               | 20,8<br>81,6               | 27,1<br>40,9             |
| <b>Gardon (80-227 mm)</b>                        | 16,8<br>17,6                           | 26,2<br>25,5               | 61,2<br>90,9               | 36,9<br>25,6             |
| <b>Anguille (200-745 mm)</b>                     | 10,5<br>13,4                           | 19,3<br>28,6               | 23,8<br>58,6               | 19,0<br>8,6              |
| <b>Percche (87-253 mm)</b>                       | 0,6<br>3,1                             | 1,5<br>6,1                 | 6,3<br>64,2                | 10,3<br>67,3             |
| <b>Truite de rivière (98-474 mm)</b>             | 82,9<br>73,2                           | 94,2<br>70,8               | 35,5<br>38,2               | 4,4<br>1,4               |

| <b>B. Pourcentages d'association</b> | <b>barbeaux &gt; 0+ et &lt; 150 mm</b> | <b>barbeaux 150-200 mm</b> | <b>barbeaux 200-300 mm</b> | <b>barbeaux ≥ 300 mm</b>   |
|--------------------------------------|----------------------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|
| <b>Goujon (70-165 mm)</b>            | 28,3 (37,1)<br>6,3 (8,7)               | 27,7 (41,9)<br>10,4 (14,3) | 4,7 (6,2)<br>8,1 (11,5)    | 5,3 (5,6)<br>0,1 (0,2)     |
| <b>Vairon (55-80 mm)</b>             | 5,1 (6,7)<br>2,2 (2,5)                 | 10,7 (16,2)<br>10,7 (12,0) | 1,6 (2,1)<br>6,3 (7,1)     | 0,0 (0,0)<br>0,0 (0,0)     |
| <b>Ablette spirilin (60-132 mm)</b>  | 8,0 (10,5)<br>28,5 (30,0)              | 10,7 (16,2)<br>20,5 (21,7) | 6,3 (8,3)<br>19,9 (21,0)   | 0,0 (0,0)<br>0,0 (0,0)     |
| <b>Chevaine (198-345 mm)</b>         | 5,8 (7,6)<br>9,8 (11,6)                | 26,4 (40,8)<br>25,9 (30,5) | 20,3 (26,9)<br>47,3 (55,8) | 31,5 (33,3)<br>36,6 (43,2) |
| <b>Gardon (80-227 mm)</b>            | 21,0 (27,6)<br>11,9 (13,6)             | 37,8 (57,1)<br>18,1 (20,6) | 18,8 (24,8)<br>22,5 (25,7) | 21,1 (22,2)<br>9,6 (11,0)  |
| <b>Anguille (200-745 mm)</b>         | 0,0 (0,0)<br>0,0 (0,0)                 | 1,9 (2,9)<br>4,8 (25,0)    | 1,6 (2,1)<br>12,9 (66,7)   | 0,0 (0,0)<br>0,0 (0,0)     |
| <b>Percche (87-253 mm)</b>           | 0,7 (1,0)<br>4,3 (4,8)                 | 9,4 (12,4)<br>26,1 (28,6)  | 6,1 (8,0)<br>60,9 (66,7)   | 5,2 (5,6)<br>65,2 (71,4)   |
| <b>Truite de rivière (98-474 mm)</b> | 12,3 (16,2)<br>13,8 (28,2)             | 8,2 (12,6)<br>8,3 (16,9)   | 12,5 (16,5)<br>16,6 (33,8) | 5,1 (5,6)<br>0,7 (1,4)     |



**Fig. 8.3.** Illustration des relations entre le barbeau fluviatile et les espèces de l'ichtyofaune de la Méhaigne (tous milieux) en été-automne 1988-1989.

- A.** Pourcentages des habitats des barbeaux des différentes classes de tailles recouverts par ceux des autres espèces (données du **tableau 8.8 A**).
- B.** Pourcentages absolus d'association des barbeaux des différentes classes de tailles vis-à-vis des autres espèces (données du **tableau 8.8 B**).

### Autres cyprins rhéophiles

En ce qui concerne les autres cyprins rhéophiles (hotu et vandoise), nos études ne nous permettent pas de quantifier ou même de préciser l'influence de ces espèces sur le choix de l'habitat par le barbeau fluviatile, en raison de leur faible représentativité dans nos échantillonnages. D'après les observations effectuées dans le bassin du Doubs par Grandmottet (1983), une compétition pour l'habitat de nutrition pourrait survenir entre le hotu et le barbeau, qui adoptent tous deux un mode de nutrition benthophage en faciès lotique, peu profond et sur fond pierreux. Toutefois, cette interférence est probablement minime dans le contexte démographique des situations que nous avons étudiées (faible densité des populations du hotu et de la vandoise).

#### 4.2.2.2. Cyprins d'accompagnement (ablette spirilin, vairon, goujon)

Les pourcentages d'associations entre cyprins d'accompagnement et barbeaux de taille supérieure à 200 mm sont tous inférieurs à 20 %, mais la ségrégation effective est minime, en raison du faible recouvrement d'habitats. Les différences entre pourcentages d'association et pourcentages de recouvrements d'habitat entre cyprins d'accompagnement et barbeaux < 200 mm admettent plusieurs hypothèses explicatives mais dont la portée est limitée à un cadre spécifique.

En ce qui concerne l'ablette spirilin, les pourcentages d'association sont sous-estimés par l'évolution des peuplements de l'espèce dans le cours d'eau. Notre étude se déroule en effet lors de la phase initiale de recolonisation de la Méhaigne par cette espèce, dont les effectifs étaient faibles au cours de la première saison de capture (1988) et exclusivement rencontrés sur les stations 1-7 (**tableau 7.1**). Cette situation explique notamment le fait que le pourcentage d'ablettes s'associant aux barbeaux soit le double du pourcentage de barbeaux s'associant aux ablettes.

La faible association entre vairons et barbeaux fait appel, d'une part, au rapport de tailles entre les deux espèces et, d'autre part, au comportement de banc chez le vairon (Pitcher, 1986 pour synthèse), qui implique une synchronisation des activités des membres de l'association, de telle sorte que les vairons sont principalement capturés dans des groupes monospécifiques. Accessoirement, ils pourront être rencontrés en compagnie de cyprins de plus grande taille comme le barbeau en milieu lotique ou la brème en milieu lentique, situations généralement interprétées dans le sens d'une inspection visant à la distinction entre espèces prédatrices et indifférentes (ou « amicales ») (« *identification of friend and foe* », Magurran & Girling, 1985).

La faible association entre goujons et barbeaux juvéniles est probablement le reflet d'une ségrégation effective entre les deux espèces aux morphologies et modes d'alimentation les plus proches et qui sont susceptibles d'entrer en concurrence pour l'habitat de gîte comme pour les sites de nutrition. Le pourcentage de recouvrement d'habitat entre les deux espèces est extrêmement élevé mais probablement légèrement surestimé, le goujon étant principalement psammophile et accessoirement lithophile alors que les barbeaux juvéniles sont essentiellement lithophiles.

#### 4.2.2.3. Cyprins d'eau lente

En ce qui concerne le gardon, principal représentant des cyprins d'eau lente dans la Méhaigne, les pourcentages d'association avec le barbeau fluviatile sont nettement inférieurs aux pourcentages de recouvrement d'habitat, particulièrement pour les barbeaux de taille 200-300 mm. Ces différences ne nous permettent toutefois pas de conclure à une ségrégation effective entre les deux espèces, le recouvrement des habitats étant probablement surestimé par la non-prise en compte de la variable « vitesse de courant en surface » pour la caractérisation de l'habitat. Comme nous l'avons suggéré

dans le chapitre 7 (§ 3.2.2.1), le choix du gîte par le barbeau (espèce benthique) est relativement indépendant de cette variable, mais ce n'est probablement pas le cas du gardon, espèce pélagique et rhéophobe à ubiquiste, dont les capacités de nage (vitesse de croisière = 0,18 m/s ; Jens, 1982) sont nettement plus limitées que celles du barbeau (vitesse de croisière = 0,5 m/s ; Kreitmann, 1932). En milieu lentique, les associations entre les deux espèces sont supérieures à 75 %, confirmant l'absence de ségrégation effective entre les deux espèces.

#### 4.2.3. Espèces prédatrices piscivores

La faible association entre barbeaux  $\geq 200$  mm et anguilles ( $< 15$  %, **tableau 8.8 B**) contraste avec les pourcentages de recouvrement des habitats des deux espèces. Cette différence peut être expliquée par deux facteurs. Le premier facteur concerne la probabilité de fréquentation très élevée chez l'anguille et sa prédilection pour des caches entre pierres et blocs, qui ne peuvent être facilement occupées par des barbeaux de taille supérieure à 150 mm. Le second facteur fait appel à la faible tendance associative de l'anguille, y compris vis-à-vis de conspécifiques ( $< 15$  % ; **tableau 8.6 B**).

La perche préfère les milieux calmes et profonds (**tableau 8.6 A**) au sein desquels elle ne peut entrer en interaction qu'avec des barbeaux de taille supérieure à 200 mm, sur lesquels elle peut difficilement effectuer une prédation, en raison du rapport de tailles et vis-à-vis desquels elle n'effectue pas de ségrégation spatiale, puisque 60 % des perches capturées étaient associées à des barbeaux de ces classes de tailles (soit un pourcentage comparable à celui du recouvrement d'habitat). Ce raisonnement peut être étendu à la population de perches de l'Ourthe, au sein de laquelle les individus de taille supérieure à 300 mm apparaissent comme exceptionnels (maximum maximum : 375 mm en décembre 1989 ; Philippart & Vrancken, 1983 ; notre étude).

En ce qui concerne le brochet, la faible représentativité de l'espèce dans notre échantillonnage ( $N = 19$ ) ne nous permet pas de tirer des conclusions à valeur statistique. En raison du rapport de tailles, l'espèce est en effet potentiellement capable d'exercer une prédation sur la majorité des classes de tailles de la population de barbeaux fluviatiles, y compris sur les individus de grande taille qui occupent les milieux lenticques et profonds où se rencontre le prédateur. Cette possibilité se doit d'être tempérée en fonction des habitats écologiques des deux espèces, qui diffèrent considérablement : le brochet chasse à l'affût exclusivement pendant la journée, en pleine eau, et exerce une prédation principalement sur des espèces pélagiques comme le gardon ou l'ablette, alors que le barbeau fluviatile est principalement benthique. De plus, il semble que les barbeaux de grande taille ( $\geq 400$  mm) puissent « cohabiter » avec les brochets. Ainsi, le gîte G3P4 illustré sur la **figure 6.4 (photo 5)**, et occupé en toutes saisons par un barbeau femelle de 530 mm, était contigu au territoire de chasse d'un brochet de 80 cm (capturé en pêche électrique). Malgré cette présence d'un grand prédateur à proximité immédiate, le gîte a été occupé pendant 153 jours en 1989.

#### 4.3. Conclusion

Ces résultats suggèrent que le facteur « présence et distribution des salmonidés » doit être pris en compte pour l'étude des stratégies d'utilisation de l'espace par les barbeaux juvéniles de taille inférieure à 200 mm. Ils précisent toutefois que, dans le cadre de notre étude, la ségrégation spatiale ne s'accompagne pas d'un déplacement des préférences pour l'habitat, puisque les habitats occupés dans l'Ourthe par les juvéniles rhéophiles sont semblables, de même que ceux occupés en Ourthe et Méhaigne par les barbeaux juvéniles, respectivement en situation de sympatrie et d'allopatie vis-à-vis

des salmoniformes juvéniles. Au contraire, la distribution des autres composantes de l'ichtyofaune de la zone à barbeau ne semble pas influencer de manière déterminante la position du site occupé par le barbeau fluvial dans le cours d'eau, excepté peut-être en ce qui concerne les barbeaux juvéniles par rapport aux peuplements de goujons.

## 5. Discussion

Nos résultats mettent clairement en évidence l'absence de ségrégation intraspécifique effective dans le choix de l'habitat diurne chez le barbeau fluvial et une distribution de la population toujours plus agrégative en hiver qu'en été, phénomène observé chez d'autres espèces de cyprins dont la carpe commune *Cyprinus carpio*, (Johnsen & Hasler, 1979). Cette absence de ségrégation intraspécifique et sa conséquence directe, la distribution agrégative de la population, peuvent admettre plusieurs interprétations possibles.

### 5.1. Agrégation forcée versus tendance grégaire

La première hypothèse postule que la distribution agrégative que nous avons observée puisse être interprétée comme l'expression d'une concentration obligatoire (ou agrégation forcée) dans des conditions de faible disponibilité de l'habitat de gîte optimal. Cette interprétation expliquerait notamment la distribution plus agrégative en hiver comme une conséquence de la baisse globale de l'euryécie et du resserrement des préférences pour l'habitat lorsque la température atteint des valeurs inférieures au seuil d'activité (cf. chapitre 7, § 3.4.2). Si notre hypothèse d'agrégation forcée est plausible dans des secteurs canalisés (berges droites) ou à faciès lotique homogène (rectifiés par dragage, par exemple), au sein desquels les seuls gîtes potentiels sont les habitats de type coulée dans lesquels sont concentrés la majorité des individus constituant la population du secteur (cf. **fig. 7.6 B** ; un seul habitat de gîte disponible), plusieurs observations tendent à infirmer sa généralisation à l'ensemble des situations étudiées. Ainsi, au cours de la période hivernale, deux associations comportant respectivement 72 et 92 individus ont été capturées dans deux herbiers de renoncules aquatiques bien distincts, situés au milieu d'une zone de profondeur homogène (65-80 cm) et de faible vitesse de courant ( $\leq 10$  cm/s), où nous avons recensé plus de 20 autres herbiers de dimensions comparables mais non occupés par les barbeaux. De même, l'association de taille maximale que nous avons recensée en hiver contenait 184 individus, concentrés sur une zone de 1-2 m<sup>2</sup> située dans un complexe d'enrochements soutenant la rive sur une longueur de plus de 50 m et présentant des caractéristiques de profondeur, de vitesse et de type d'abris (blocs calibrés) homogènes.

Des considérations similaires peuvent être tenues pour la période estivale, où le même phénomène a été observé, ce qui nous amène à écarter l'hypothèse d'agrégation forcée au profit de celle d'une tendance grégaire préférentielle, et à suggérer qu'**au sein de la gamme d'habitats définie par ses marges de tolérance ou de préférence, le choix final de la position de gîte par un individu dans son aire d'activités journalières est partiellement indépendant des variables physiques de l'habitat et**



**principalement déterminé par sa tendance grégaire.** Dans ce cadre, la taille et la structure des agrégats rencontrés seront susceptibles d'être influencées par trois facteurs principaux :

- 1) La densité de la population limite ipso facto la taille maximale des agrégats à celle de la population de l'unité morphodynamique, et donc à la disponibilité relative (%) des aires à haute valeur de nutrition (chapitre 7, § 9.3), ce phénomène étant modulé par la taille du domaine vital et de l'aire d'activités journalières des individus (proportionnelles à la taille de l'individu ; chapitres 3 et 4) ; cette relation expliquerait notamment les captures d'agrégats d'environ 300 individus au début des années 1970 (Philippart, communication personnelle), à une époque où la densité de population était plus élevée qu'au cours de notre étude (cf. chapitre 1, § 3).
- 2) La dimension (ou capacité d'accueil) de l'abri, dans le cas d'un gîte à caractère cryptique (ex. souche, sous-pierres), limite la taille de l'agrégat de même que celle de ses constituants. L'exemple le plus explicite est illustré par la situation présentée sur la **figure 7.6 A**, où les deux agrégats de grande taille (34 et 36 individus) occupent des gîtes constitués par des caches sous des blocs rocheux (mésohabitat 8), caches dont la hauteur n'excède pas 7-8 cm. Selon la relation entre longueur et hauteur corporelle chez le barbeau (hauteur =  $0,22 \times$  longueur), aucun individu de taille supérieure à 35 cm ne pourrait occuper cet abri, ce qui effectivement le cas.
- 3) La profondeur et la vitesse de courant s'avèrent également déterminantes mais principalement vis-à-vis de la structure des agrégats, suivant les préférences des différentes classes de tailles (chapitre 7, synthèse dans paragraphe 7).

Ce raisonnement explique qu'en période estivale ou automnale, les agrégats de dimension et d'hétérogénéité maximale se rencontrent dans les mésohabitats de coulée, peu limitants quant à la capacité d'accueil et dont les caractéristiques conviennent à l'ensemble des classes de tailles de la population de barbeaux  $\geq 150$  mm. Il éclaire également la nature de la corrélation négative entre la variable « différence absolue de taille » et le pourcentage d'association, mais de manière partielle, d'autres paramètres étant susceptibles d'expliquer la signification de cette variable.

## 5.2. Interprétations du phénomène de non-association entre classes de tailles

L'interprétation biologique du rôle de la variable « différence de taille absolue » peut faire appel aux notions de capacités physiques, de préférences intrinsèques ou encore d'hétérogénéité des comportements et rythmes biologiques. La non-association des individus 0+ avec les poissons de taille supérieure à 150 mm peut admettre l'influence conjuguée de ces trois interprétations. En effet, les poissons 0+ ont des capacités physiques limitées qui ne leur permettent pas d'exploiter les zones plus courantes (rapide, coulée) occupées par les poissons  $\geq 150$  mm, lesquels ayant une tendance relativement photophobe (chapitre 4), choisissent un habitat de gîte fondamentalement différent de celui occupé par les 0+. D'autre part, des observations réalisées au cours de la période estivale indiquent que les poissons 0+ sont actifs au cours de la phase diurne, occupant les zones marginales réchauffées et à forte productivité biologique, alors que nos études de pistage montrent un rythme bimodal crépusculaire et auroral chez les poissons de taille supérieure à 200 mm. Enfin, la non-association pourrait être envisagée sous l'angle des risques de cannibalisme, une composante piscivore occasionnelle ayant en effet été notée dans le régime alimentaire des barbeaux de grande taille au cours de la période estivale (Rivière Mures, Roumanie ; Gyurko & Nagy, 1964 in Karangwa, 1975).



La faible association des barbeaux 65-150 mm avec les individus de taille supérieure à 200 mm ne peut être expliquée strictement sur base d'une limitation des capacités physiques, puisque les 1+ occupent des habitats de radier où la vitesse de courant est en moyenne plus élevée que dans les milieux occupés par les barbeaux de taille supérieure (fig. 7.4 et 7.8). L'interprétation du phénomène de non-association sous l'angle d'une ségrégation à caractère éthologique des juvéniles par les individus plus âgés nous semble elle aussi peu probable, de même que les risques de cannibalisme, compte tenu du rapport de tailles et de volumes, nettement plus favorable que pour les 0+. A notre avis, et compte tenu de la différence de régime alimentaire entre les juvéniles et les adultes (Kraiem, 1979), l'hypothèse la plus plausible est celle émise dans le chapitre 7, selon laquelle les barbeaux 1+ adopteraient une stratégie « high cost - high return », impliquant des phases de nutrition diurne. Cette hypothèse serait étayée par le pourcentage relativement élevé d'individus isolés capturés au cours de l'été et de l'automne (respectivement 14 et 22 %), mais demande à être confirmée par une étude de la périodicité de l'alimentation des juvéniles (en comparaison avec celle des adultes, étudiée par Karangwa, 1975).

### 5.3. Hypothèses sur la signification biologique de la tendance grégaire chez *Barbus barbus*

L'hypothèse fonctionnelle la plus couramment admise dans la littérature présente la tendance agrégative (et plus particulièrement la formation de groupes ou de bancs) comme la réponse sélectionnée par une espèce au cours de l'évolution pour contrer les stratégies développées par les prédateurs (Dawkins & Krebs, 1979). Dans ce cadre, l'avantage pour un individu d'appartenir à un groupe s'exprime en termes de diminution de la probabilité individuelle de capture, liée à une confusion du prédateur confronté à des « cibles » multiples (voir Pitcher & Wyche, 1983 pour synthèse), à une augmentation de la probabilité de détection de l'approche du prédateur (« many eyes hypothesis », émise pour les oiseaux par Bertram, 1978), voire même à une « inhibition » du prédateur par des groupes de très grande taille (suggéré par Breder, 1959 ; Hobson, 1968 et Pitcher, 1979). Cette hypothèse est plausible dans le cas des individus 0+, qui sont confinés, par leurs capacités de nage, aux zones marginales et lenticques en période estivale et qui constituent des proies potentielles pour nombre d'espèces de l'Ourthe (brochet, perche, chevaine). Ils forment des agrégats qui s'apparentent davantage à des bancs, au sein desquels les individus semblent présenter des comportements synchronisés et polarisés.

Par contre, l'hypothèse de protection vis-à-vis des prédateurs ne nous semble pas être applicable aux agrégats d'individus de grande taille ( $\geq 200$  mm), qui occupent certes des microhabitats à faible vitesse de courant, mais principalement au sein de faciès lotiques où la présence du brochet, seule espèce piscivore indigène de grande taille, est exceptionnelle (Philippart, 1977 ; notre étude). D'autre part, le caractère cryptique ou benthique des gîtes occupés, de même que l'immobilité relative des barbeaux  $\geq 200$  mm pendant la photophase (chapitre 4), semblent incompatibles avec le mode de prédation développé par le brochet (chasse diurne, à l'affût et en pleine eau). Une hypothèse complémentaire nettement plus plausible consiste à considérer l'agrégat comme une protection mobile lors des trajets entre gîtes et aires de nutrition, pouvant impliquer le passage dans l'aire d'activités d'un brochet.

Indépendamment du paramètre de protection passive vis-à-vis des prédateurs, la tendance agrégative des barbeaux  $\geq 200$  mm pourrait être interprétée sous l'angle du caractère photophobe des individus et/ou de la réduction des dépenses énergétiques. Selon cette interprétation, l'agrégat constituerait une structure dont le rôle serait comparable à celui d'un abri permanent, réduisant la vitesse de courant et la luminosité

moyenne pour chaque individu. Cette hypothèse attrayante se doit toutefois d'être strictement limitée à un cadre statique. En effet, selon Partridge et Pitcher (1979), l'hypothèse d'un avantage hydrodynamique lié à l'existence d'un groupe en mouvement — suggérée à l'origine par Breder (1965) et formulée par Weihs (1973, 1975) — s'avère peu probable en raison de la nécessité de maintien d'un schéma trop rigide d'organisation du groupe au cours du déplacement, particulièrement dans un environnement à écoulement non laminaire voire turbulent, comme celui rencontré en faciès lotique dans l'Ourthe.

Une troisième interprétation fait référence aux notions d'optimisation de l'exploitation de l'aire d'activités journalières et des centres de nutrition, en termes de localisation plus rapide d'une nourriture distribuée de manière aléatoire (probabilité de rencontre, Pitcher *et al.*, 1982) ou des zones plus riches lorsque la distribution de la nourriture est non aléatoire. L'occupation des centres de nutrition en groupes ou agrégats, permettrait également une exploitation plus complète de l'aire de nutrition, et notamment des zones à plus faible densité de proies (Pitcher & Magurran, 1983). Une hypothèse complémentaire fait appel à la notion de **transfert d'information passif** (« Passive Information Transfer », Magurran, 1984) et de collectivisation de l'expérience individuelle ou de la connaissance, soit de comportements alimentaires performants, soit des centres de nutrition à forte densité de proies, ou encore des trajets entre gîtes et aires de nutrition (chapitre 5 ; Helfman & Schultz, 1984).

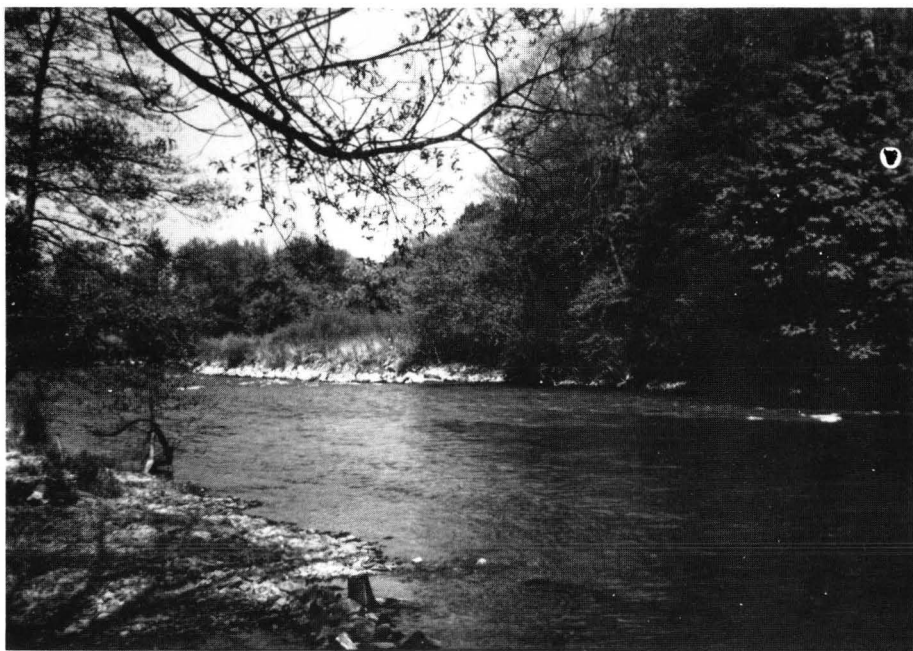
La confirmation de ces hypothèses ne pourrait être apportée que par la réalisation d'expériences en milieu contrôlé, en testant l'efficacité comparée de l'exploitation des centres d'activités en fonction de la dimension de l'agrégat et de la présence d'individus ayant une expérience du milieu, qu'il conviendrait de quantifier et dont la possibilité de transfert pourrait être évaluée par transplantation d'individus. Si ce type d'expérience peut être effectué chez des juvéniles ou espèces de petite taille (études de Pitcher sur le vairon), sa réalisation avec des agrégats de barbeaux adultes nécessiterait une infrastructure dont la mise en oeuvre se trouverait confrontée à des problèmes logistiques considérables.

## 6. Conclusion

En conclusion et dans un contexte stratégique, le caractère préférentiel des associations intra- et interclasses suggère qu'il convient de prendre en compte la variable « présence de conspécifiques de taille proche ou similaire » comme facteur modulant le choix de la localisation du gîte et donc l'utilisation de l'espace par le barbeau fluviatile. Précisons que la tendance grégaire observée chez le barbeau fluviatile ne peut en aucun cas nous permettre de déduire l'existence d'une structure sociale au sein de ces agrégats. Au contraire, les résultats de notre 4<sup>ème</sup> session de pistage montrent clairement que chez les barbeaux adultes, le phénomène de « homing » est davantage lié au domaine vital qu'à l'appartenance à une association à caractère social (chapitre 3, § 3.1.4). La conclusion de cette expérience est également étayée par plusieurs observations effectuées au cours des autres sessions de pistage, et plus particulièrement par la situation observée en mai 1989 (§ 3.1.1, **fig. 3.1**), où les poissons P1, P2 et P4 occupaient le même gîte le 03/05 mais occupaient des positions distantes de plus de 1 km le lendemain.

En ce qui concerne les relations avec les autres espèces, nos études dans l'Ourthe et la Méhaigne, en situations de sympatrie et d'allopatricie avec les salmoniformes, ont mis en évidence et quantifié la ségrégation spatiale entre les différentes

composantes de l'ichtyofaune de la zone à barbeaux. Si elles suggèrent que l'utilisation de l'espace par les barbeaux juvéniles puisse être influencée par celle des salmoniformes et des cyprins d'accompagnement, elles indiquent par contre que le choix de l'habitat par les barbeaux de taille supérieure à 200 mm n'est pas influencé de manière déterminante par les autres composantes de l'ichtyofaune, de telle sorte que la situation étudiée correspond à la niche fondamentale de ces classes de tailles, ou du moins à la « niche fondamentale actuelle ». Cette distinction entre niche fondamentale actuelle et réelle (ou originelle) est effectuée sur base des remarques de Ebersole (1985), qui postule que la préférence d'une espèce pour un habitat en l'absence de compétiteurs ou de prédateurs ne peut être systématiquement assimilée à la niche fondamentale de l'espèce : celle-ci peut en effet avoir évolué à partir de la niche fondamentale originelle suite à des interactions compétitives ou de type prédateur-proie avec des espèces aujourd'hui absentes du cours étudié, ou dont les effectifs ont connu une régression démographique considérable.



Secteur de l'Ourthe à dominante lotique, entourant une aire de frayère : le « Gravier des Enfants ».

### Chapitre 9

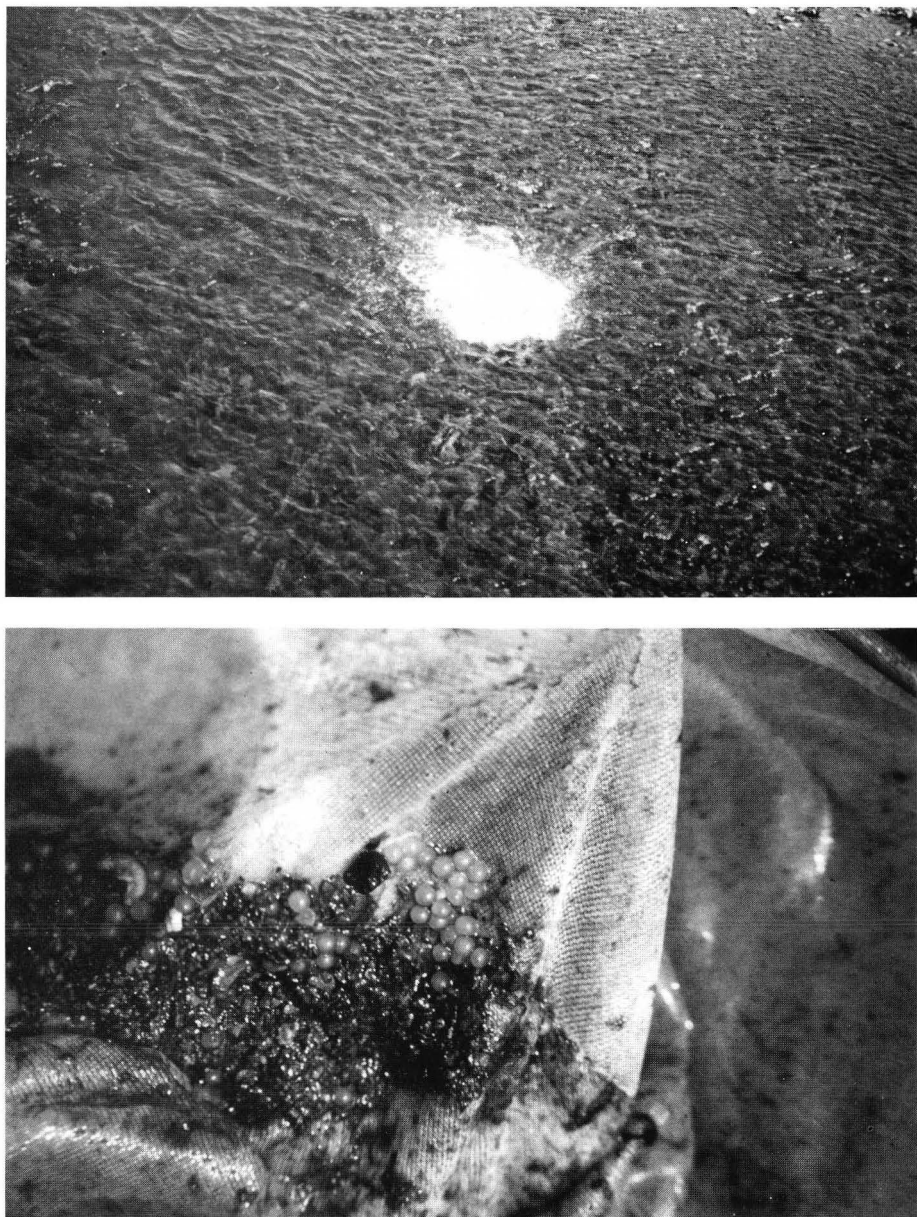
# Etude de l'hyperespace reproducteur

## 1. Introduction

Les résultats présentés dans les précédents chapitres ont permis d'apprécier l'importance de la reproduction dans l'occupation du temps et de l'espace par le barbeau fluviatile, aussi bien au plan de la mobilité et de la dispersion spatiales et écosystémiques, qu'à celui des rythmes d'activités, caractérisés par une rupture du patron bimodal d'activités au cours des jours de frai. Nos études sur le choix de l'habitat ont montré une compartimentalisation des préférences selon les types d'activités et la taille des individus, différences qui s'estompent fortement pendant la période de reproduction au cours de laquelle tous les individus sexuellement mûrs occupent le même habitat.

Notre analyse sur la reproduction du barbeau fluviatile repose sur l'hypothèse de base selon laquelle une espèce est amenée à choisir au sein d'un hyperespace à  $p$  dimensions (variables temps : jours et heures, photopériode, température, espace, variables physiographiques,...), un point ou une zone précise permettant de maximiser les possibilités de recrutement et la pérennité de l'espèce. Nous définissons ce point ou zone en tant qu'« **hyperespace reproducteur** ». La localisation et les limites de cet hyperespace reproducteur sont matérialisées par plusieurs conditions, liées principalement aux exigences des stades de vie précoces (« early life-history stages ») et aux mécanismes contrôlant la maturation des gonades et l'émergence des comportements reproducteurs chez les géniteurs, ces deux ensembles de facteurs étant interdépendants et sélectionnés au cours de l'évolution suite à des pressions environnementales sélectives de nature abiotique et/ou biotique. Le succès d'une espèce est étroitement lié à la précision de ces mécanismes mais également à leur faculté d'adaptation (plasticité génotypique et/ou phénotypique), permettant à l'espèce de répondre à un nouvel environnement.

Dans ce chapitre, nous essayons de cerner les limites de l'hyperespace reproducteur du barbeau fluviatile, à 4 niveaux complémentaires : périodicité des activités reproductrices au cours du cycle annuel et du cycle journalier, choix de l'habitat de frayère et du microhabitat de ponte, approche des comportements des géniteurs. Ces différents aspects seront ensuite analysés dans le cadre d'un contexte stratégique, sur la base de l'hypothèse de maximalisation de la survie de la progéniture et de la pérennité de l'espèce.



**Fig. 9.1.** A. Illustration d'un épisode de frai sur la frayère du pont de Hamoir.  
B. Récolte de pontes de barbeaux provenant du substrat de la frayère de Lassus.



## 2. Matériel et Méthodes

### 2.1. Etude de la périodicité de la reproduction

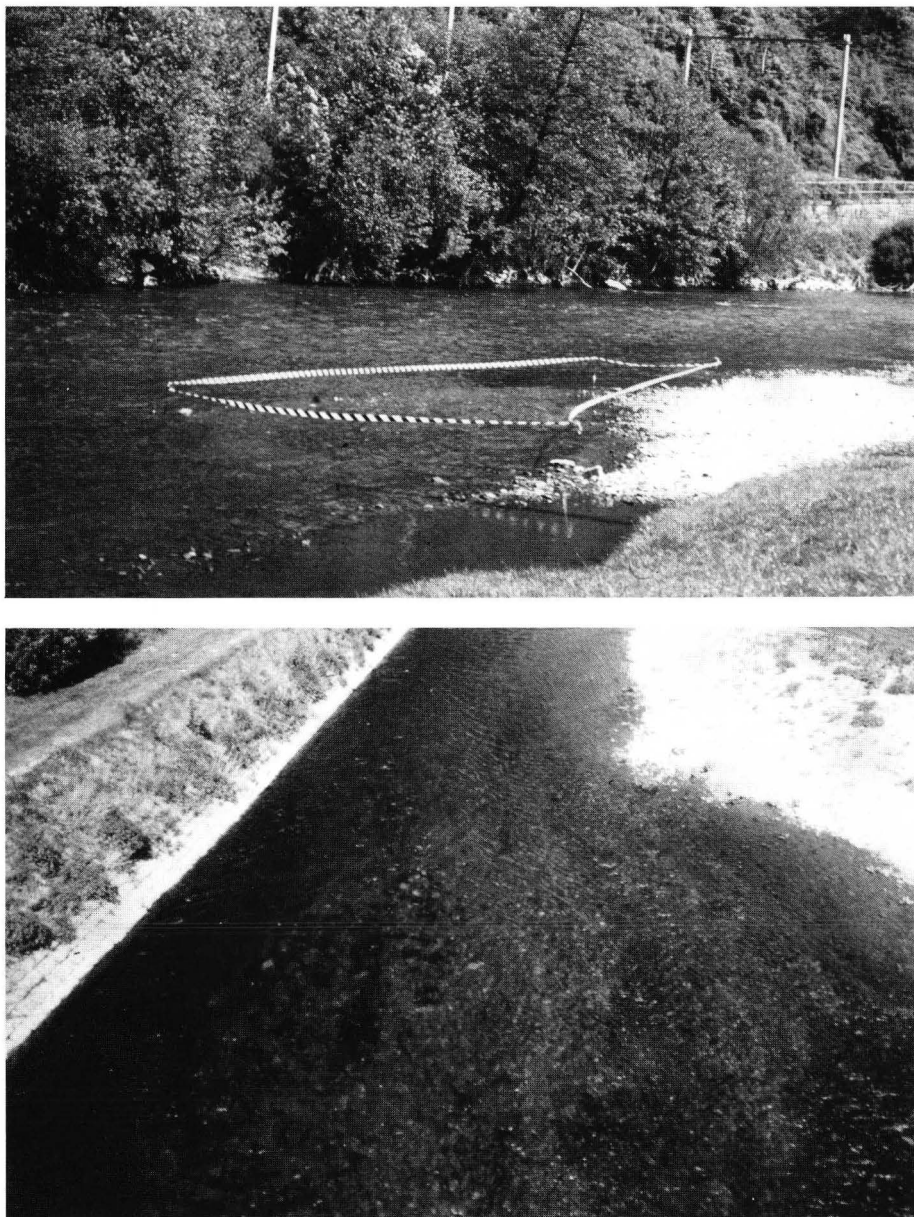
La périodicité des comportements reproducteurs du barbeau fluviatile dans l'Ourthe a été déterminée au cours de trois années (1989-1991) de récolte de données. Grâce aux données déjà disponibles sur la périodicité du frai chez cette espèce en milieu naturel (Hunt & Jones, 1974 ; Hancock *et al.*, 1976 ; Philippart, 1977), et contrôlé (inhibition par la diminution de la photopériode ; Poncin, 1988), nous avons concentré nos observations au cours de la période printemps-été. Au cours de cette période, les zones de frayères de la zone d'étude (secteurs 8, 17, 27, 37 et 42-43 ; cf. **tableau 1.1**) furent examinées quotidiennement et à différents moments de la journée, à la recherche d'agrégats de reproducteurs et de comportements de frai, caractéristiques (Hancock *et al.*, 1976) et aisément repérables (**fig. 9.1 A**). La température était enregistrée en continu par un thermographe (Richard Instruments) et le niveau d'eau était lu au minimum 1 fois par jour sur l'échelle limnimétrique du pont de Hamoir.

### 2.2. Etude de l'habitat de frayère

L'étude du choix du microhabitat de frayère a été réalisée sur deux sites de l'Ourthe (**fig. 9.2**), où des comportements reproducteurs ont été observés : dans le secteur de Lassus (secteur 37, **photo 1**) et en aval du pont de Hamoir (secteur 17, **photo 2**). Les méthodologies utilisées sur les deux frayères étaient sensiblement différentes.

Sur la frayère du pont de Hamoir, nous utilisons une méthode « indirecte » (au sens précisé dans le chapitre 6) en déterminant la position des sites de frai et en reportant cette position sur des cartes d'habitat. Les localisations étaient exprimées en coordonnées longitudinales et transversales (repère orthonormé constitué par l'axe de la rivière et l'axe du pont qui lui est perpendiculaire). La coordonnée longitudinale était estimée à partir de repères terrestres jalonnant la rive gauche du cours d'eau et la berge de l'île centrale, dont les anses et plages de galets présentaient un dessin caractéristique (**fig. 9.2 et 9.3**). Des marques complémentaires immergées, constituant des points de repère aisés furent également utilisés. La coordonnée transversale était déterminée à partir du poste d'observation du pont de Hamoir. Ces estimations permettaient de situer les épisodes ou tentatives de frai dans un polygone d'erreur de 1 m de côté. La localisation de chaque site de frai était reportée sur des cartes de profondeur et vitesses de courant (**fig. 9.3**) établies par échantillonnage régulier (mesures tous les 50 cm sur des transects distants de 1 m). Les profondeurs et vitesses de courant (10 cm du substrat) étaient exprimées en classes dont la largeur était proportionnelle à l'étendue de la distribution de ces variables sur l'aire de frayère et compatibles avec la précision des observations : classes de 5 cm pour la profondeur (0-55 cm) et de 10 cm/s pour la vitesse de courant (0-100 cm/s). Précisons qu'en 1991, le frai s'est déroulé sur une frayère différente, située en amont du pont, suite au dragage survenu en septembre 1990 et qui a fortement modifié la morphologie du secteur. Pour cette raison, l'étude précise du microhabitat de frai n'a pu être effectuée au cours de cette troisième année.

Sur la frayère de Lassus (**fig. 9.2, photo 1**), nous avons pu bénéficier des informations collectées par P. Absil (1989) grâce à une méthode directe, basée sur une fouille systématique du substrat de frayère afin de situer les pontes déposées par des agrégats repérés sur cette frayère (**fig. 9.1 B**). La zone a été quadrillée sur base de transects distants de 1 m et perpendiculaires au cours principal. Une fouille du substrat a été effectuée tous les mètres le long des transects, la profondeur et la vitesse de courant à 10 cm du substrat étant mesurées à chaque point d'échantillonnage. Ces mesures ont ensuite été corrigées pour tenir compte de la différence de hauteur d'eau entre les jours de frai et d'échantillonnage.



**Fig. 9.2.** Illustration des deux frayères étudiées : frayère de Lassus (secteur 37, **photo 1**) et frayère du pont de Hamoir (secteur 17, **photo 2**).



## 2.3. Etude de l'occupation des frayères et des comportements reproducteurs

Les paragraphes traitant de l'occupation des frayères et des comportements reproducteurs font exclusivement référence à des récoltes de données au niveau de la frayère du pont de Hamoir. Le site de Lassus présentait en effet des berges en pente douce rendant les observations difficiles ou extrêmement imprécises. Au contraire, la situation de la frayère du pont de Hamoir (berges surélevées et présence du pont routier) correspondait à un contexte idéal pour l'observation directe, permettant de localiser les sites de ponte sur un repère orthonormé et d'étudier le comportement des géniteurs sans perturbation majeure.

### 2.3.1. Densité d'occupation

Pour chaque jour d'observation, nous comptons le nombre de géniteurs présents sur la frayère, directement lorsque la densité de population était faible ou par rétrospection à partir de diapositives lorsque la densité était élevée ( $\geq 200$  individus). Nous supposons que tous les poissons présents sur les frayères étaient potentiellement des géniteurs, mâles ou femelles. Les comptages étaient effectués en début de journée (8-9 h), lorsque la densité d'occupation était maximale.

### 2.3.2. Identification des géniteurs

Comme dans les études effectuées par Hancock *et al.* (1976) sur l'aire de frayère aménagée de Driffield Beck, il était impossible d'identifier strictement les mâles (excepté ceux porteurs d'émetteurs radio), principalement en raison du nombre élevé de géniteurs sur la frayère que nous avons étudiée et de la confusion régnant au cours des phases d'émission des gamètes (cf. fig. 9.1 A). Par contre, les femelles étaient peu nombreuses et aisément identifiables par leur taille et leurs comportements. Chaque femelle recevait un numéro de code lors de son arrivée sur la frayère et pouvait être suivie au cours des différents épisodes de frai, jusqu'à son départ de la frayère. La taille des femelles était estimée directement par l'observateur dans une gamme de 5 cm et reportée au centre de la classe de tailles estimée (ex. : 42,5 cm pour une classe de tailles estimée de 40-45 cm). La précision de ces estimations a été confirmée par comparaison des tailles estimées et calculées à partir de diapositives, pour lesquelles nous notons le code de la femelle, l'heure et la localisation précise de la situation photographiée. Seules 5 femelles pour lesquelles nous possédions des diapositives très précises ont pu être utilisées pour cette comparaison (tableau 9.1). La différence entre valeurs estimées et calculées est toujours inférieure à 15 mm. De plus, un test de corrélation de Spearman entre les deux types de valeurs donne un « intercept » (ordonnée à l'origine) de -3,3 cm et une pente de 1,07 ( $F = 240$  ;  $p = 0,001$  ; 4 DL) suggérant que les tailles des femelles ne sont ni surestimées ni sous-estimées par l'observateur dans la gamme de tailles observée.

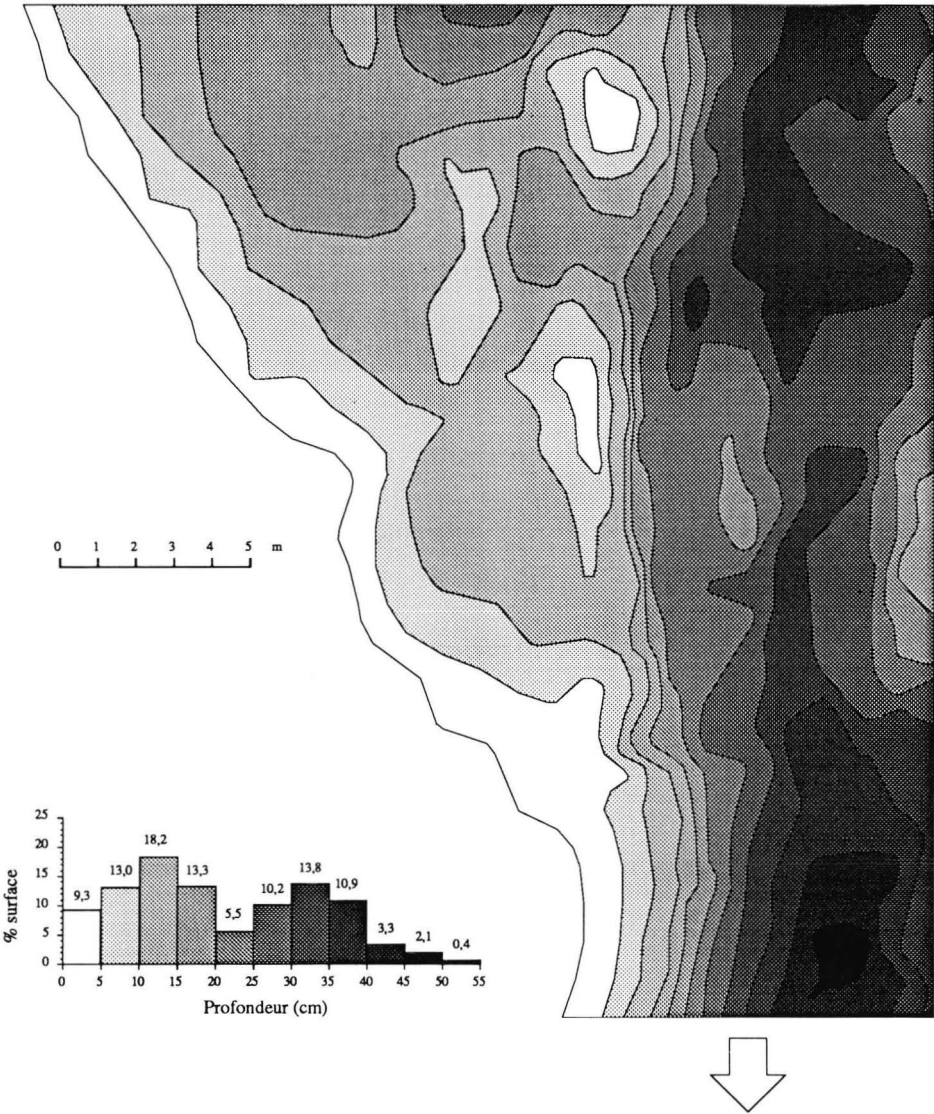


Fig. 9.3.A. Répartition spatiale et fréquence relative des classes de profondeur (cm) sur la frayère du pont de Hamoir (1989-1990).

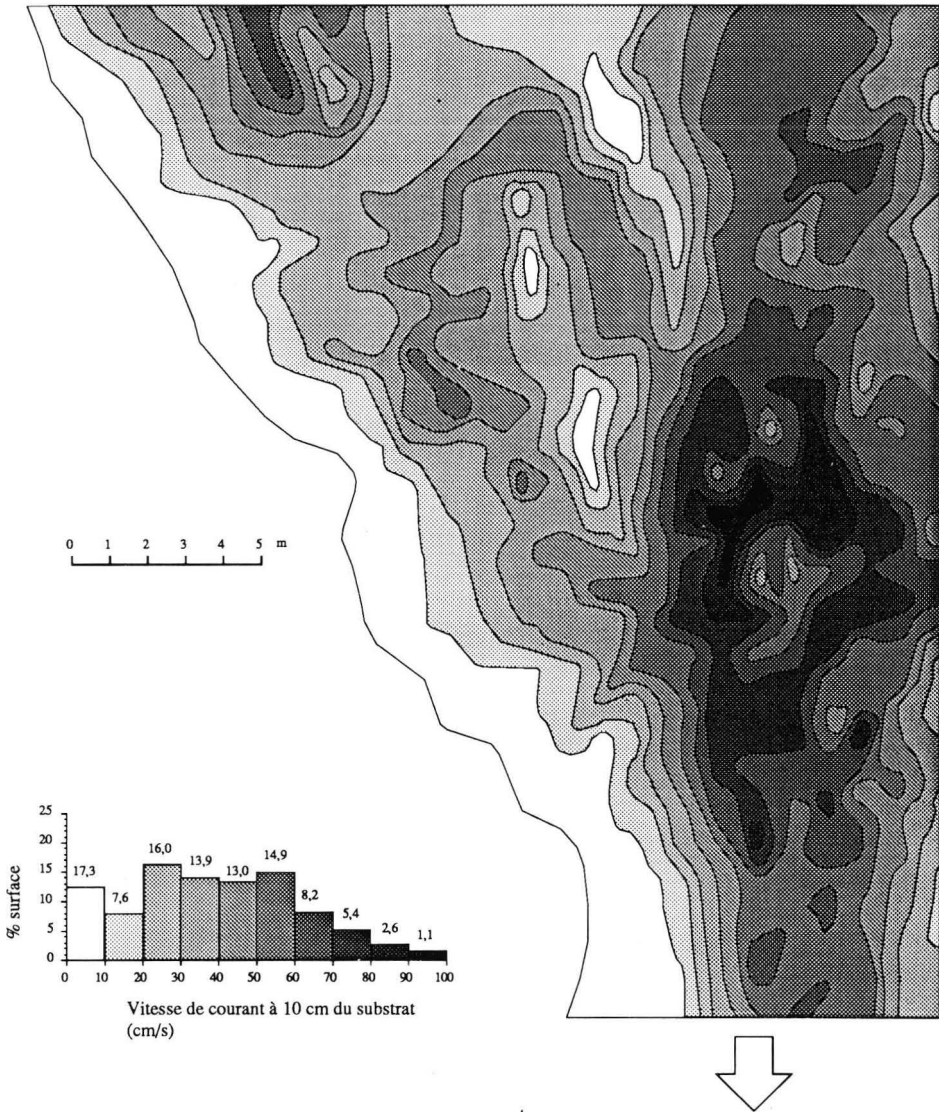


Fig. 9.3.B. Répartition spatiale et fréquence relative des classes de vitesse de courant à 10 cm du substrat (cm/s) sur la frayère du pont de Hamoir (1989-1990).

**Tableau. 9.1.** Comparaison des tailles estimées à vue et calculées (diapositives) de 5 géniteurs femelles, confirmant la précision des estimations. Les codes indiqués correspondent aux codes individuels des femelles étudiées (cf. **tableau 9.4**).

| Code femelle | Estimation | Valeur centrale | Taille calculée |
|--------------|------------|-----------------|-----------------|
| F6           | 45-50 cm   | 47,5 cm         | 47,0 cm         |
| F7           | 50-55 cm   | 52,5 cm         | 53,0 cm         |
| F8           | ± 35 cm    | 35 cm           | 34,6 cm         |
| F18          | 40-45 cm   | 42,5 cm         | 41,5 cm         |
| F24          | 45-50 cm   | 47,5 cm         | 46,8 cm         |

**Tableau 9.2.** Caractéristiques des jours où des comportements de frai furent observés sur la frayère du pont de Hamoir en 1989, 1990 et 1991. Notons qu'en 1989, le frai débute plus tôt dans l'année (18/05/89), dès que la température minimale journalière de l'eau dépasse 13,5-14 °C. Toutefois, la frayère du pont de Hamoir n'est effectivement occupée qu'à partir du 23/05, probablement en raison du niveau d'eau trop élevé (et lié à des vitesses de courant trop rapides). En 1991, le frai se déroule sur une frayère différente, située en amont du pont, suite au dragage survenu en septembre 1990 et qui a fortement modifié la morphologie du secteur, d'où l'emploi d'astérisques (\*) pour signaler la différence de signification du niveau d'eau.

| Date     | T° min (°C) | T° max (°C) | Niveau eau (cm) | N géniteurs | N femelles | Rang du jour de frai |
|----------|-------------|-------------|-----------------|-------------|------------|----------------------|
| 23/05/89 | 18,3        | 22,5        | 28              | 500         | 8          | 1 (+)                |
| 24/05/89 | 18,4        | 22,6        | 27              | 400         | 5          | 2 (+)                |
| 25/05/89 | 18,0        | 23,0        | 26              | 250         | 3          | 3 (+)                |
| 26/05/89 | 18,9        | 21,5        | 25              | 250         | 2          | 4 (+)                |
| 04/05/90 | 13,6        | 18,7        | 22              | 600         | 9          | 1                    |
| 05/05/90 | 14,1        | 19,1        | 22              | 450         | 4          | 2                    |
| 06/05/90 | 14,5        | 19,0        | 21              | 320         | 3          | 3                    |
| 07/05/90 | 16,1        | 19,1        | 20              | 200         | 5          | 4                    |
| 22/05/90 | 14,9        | 19,1        | 16              | 75          | 2          | 5                    |
| 23/05/90 | 15,0        | 19,7        | 14              | 50          | 1          | 6                    |
| 22/05/91 | 13,6        | 18,0        | 24 (*)          | —           | —          | 1                    |
| 23/05/91 | 13,5        | 15,2        | 23 (*)          | —           | —          | 2                    |
| 30/05/91 | 13,6        | 19,5        | 14 (*)          | 230         | 4          | 3                    |
| 31/05/91 | 14,5        | 19,0        | 13 (*)          | 130         | 2          | 4                    |
| 01/06/91 | 14,7        | 18,9        | 12 (*)          | 80          | 1          | 5                    |

## Résultats

### 3. Etude de la périodicité de la reproduction

#### 3.1. Délimitation saisonnière des périodes de reproduction en 1989-1991 (tableau 9.2)

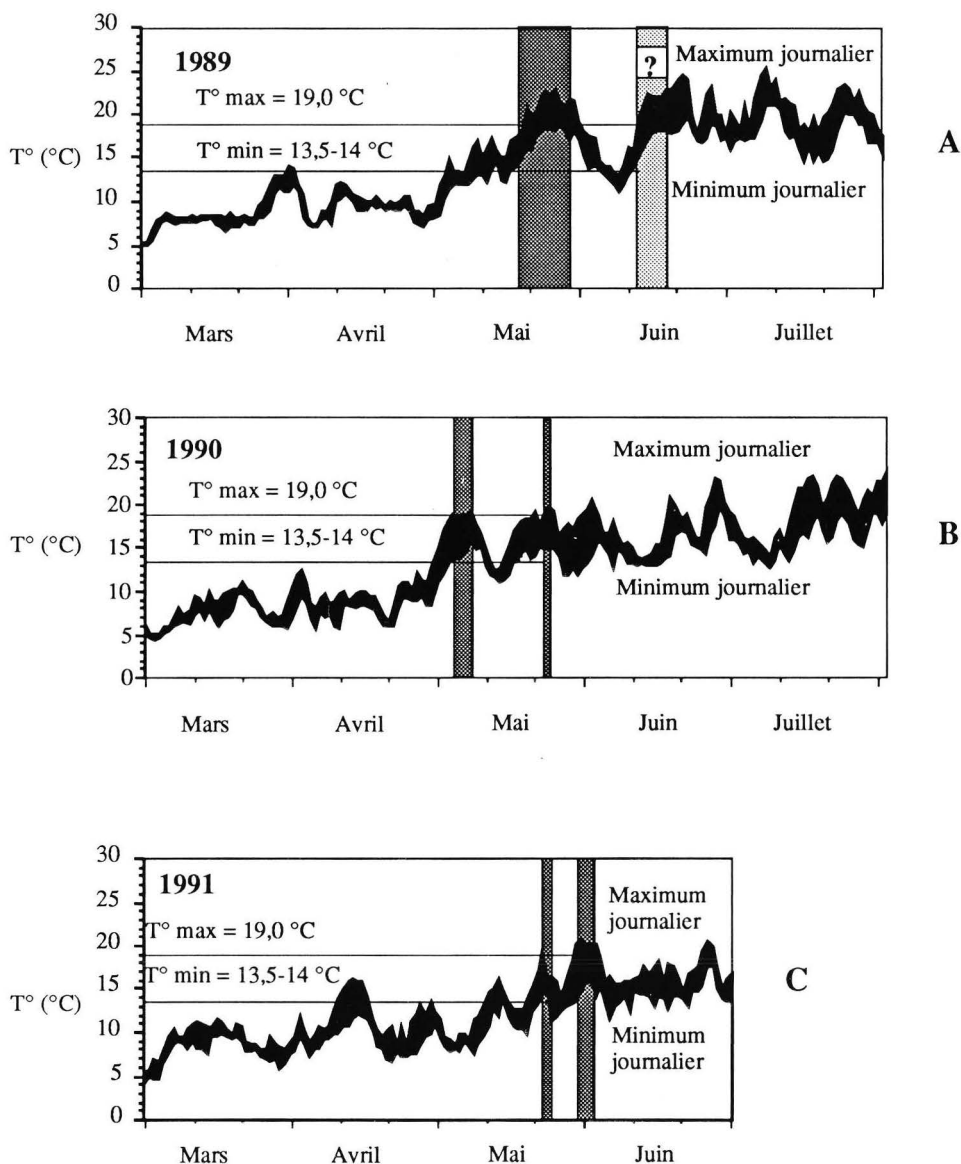
En 1989, des comportements de frai sont observés au cours d'une période continue s'étalant du 19/05 au 26/05. Les premières observations font référence aux aires de frayères de Xhignesse (secteur 8 ; 18/05/89) et Lassus (secteur 37 ; 20-21/05/89) alors que la frayère du pont de Hamoir n'est occupée qu'à partir du 23/05. En 1990 et 1991, deux périodes de frai distinctes sont observées, séparées respectivement de 15 jours en 1990 et de 7 jours en 1991. Malgré une prospection intense des sites de frayères au cours des mois d'avril, mai et juin de ces trois années, aucun comportement reproducteur n'a été décelé en dehors de ces périodes. Nos études par pistage suggèrent toutefois qu'une seconde période de frai serait survenue en 1989, au cours de la seconde semaine de juin, pendant laquelle les poissons radiopistés présentaient une grande mobilité spatiale comparable à celle notée au cours de la deuxième et de la troisième décade du mois de mai (particulièrement la femelle P4, effectuant une excursion de plusieurs km et localisée en aval d'une frayère à Bomal, fig. 3.1).

#### 3.2. Conditions environnementales au cours des périodes de reproduction

##### 3.2.1. Description

Plusieurs descripteurs d'ordre photopériodique, hydrologique et thermique sont utilisés pour qualifier la période de frai. Tous les paramètres pris en compte montrent des variations importantes si nous considérons l'ensemble des jours où des comportements reproducteurs sont observés en 1989-1991 (tableau 9.2). La photopériode varie de 14h57 min le 04/05/90 à 16h12 min le 01/06/91, jours correspondant à des augmentations journalières de la durée d'éclairement respectivement de + 4 et + 2 min. Les conditions de débit, évaluées par le niveau d'eau (échelle limnimétrique) sont elles aussi très différentes, avec un écart de 24 cm entre les valeurs minimales et maximales observées (38 cm : 19/05/89 et 16 cm : 22/05/90). De même, la température de l'eau variait considérablement selon les années ou les journées de frai : de 14,0 à 20,2 °C pour la moyenne journalière ; de 13,5 à 18,9 °C pour le minimum thermique journalier et de 15,3 à 23,0 °C pour le maximum thermique journalier.

Les variations de ces paramètres sont telles qu'il est impossible de définir les conditions moyennes de frai du barbeau dans l'Ourthe. D'autre part, la définition d'une moyenne nous semble écologiquement et éthologiquement d'un intérêt secondaire et nettement moins primordial que la définition de valeurs-seuils autorisant ou n'autorisant pas le développement des comportements de frai de *Barbus barbus* dans l'Ourthe. Dans ces paragraphes, nous ferons principalement référence aux seuils inférieurs ou seuils d'apparition des comportements, les aspects liés au seuil supérieur ayant été mis en évidence dans les travaux de Poncin (1988, 1989).



**Fig. 9.4.** Régimes thermiques de l'Ourthe en 1989-1991 au cours du printemps et du début de l'été. Les zones gris foncé correspondent aux périodes au cours desquelles des comportements reproducteurs furent observés. La zone gris clair indiquée en 1989 correspond à une période de forte mobilité spatiale chez les barbeaux pistés et supposée correspondre à une seconde période de frai.

### 3.2.2. Définition de seuils d'apparition des comportements reproducteurs

#### 3.2.2.1. Seuils photopériodiques et hydrologiques

Sur la base de notre seul échantillonnage 1989-1991, la définition de seuils photopériodiques est extrêmement aléatoire et imprécise. Conformément aux travaux de Poncin (1988, 1989), nous pensons que le rôle de la photopériode est crucial dans le cas d'une diminution (rôle inhibiteur) mais relativement secondaire pour la détermination du *timing* précis du frai au cours de la saison. Cette hypothèse est étayée par la situation observée en 1990, où le frai débute au minimum 2 semaines plus tôt qu'au cours des 2 autres années étudiées. De même, aucun seuil lié au niveau d'eau ne ressort clairement de nos observations, probablement parce que chaque année, le frai s'est déroulé dans des conditions de débit et de vitesse de courant permettant l'expression des comportements de frai. Notons cependant que le niveau d'eau peut avoir joué un rôle dans la non-occupation de la frayère du pont de Hamoir avant le 23/05/89, probablement en raison de vitesses de courant trop élevées dans cette zone de rivière très délimitée lorsque le niveau d'eau dépasse 30 cm. Ce phénomène affecterait moins nettement les autres aires de frayère en milieu plus naturel, qui sont situées sur des plages de galets en pente latérale douce, permettant aux géniteurs de décaler latéralement leurs sites de pontes en fonction du niveau d'eau et donc de trouver les conditions recherchées à une plus vaste gamme de débits. Ces aspects seront précisés par l'étude du microhabitat de frai, présentée dans le paragraphe 6.

#### 3.2.2.2. Seuil thermique (régime thermique de l'Ourthe)

Contrairement aux variables photopériode et hauteur d'eau, la valeur absolue de la température de l'eau intervient comme un élément déclencheur, dont l'action apparaît clairement sur la **figure 9.4**, qui présente la distribution des périodes de frai en 1989-1991 en fonction des maxima et minima thermiques journaliers. Aucun frai n'est observé quand la température journalière minimale de l'eau est inférieure à 13,5 °C, mais, dès que cette valeur-seuil est atteinte pour la première fois en conditions de photopériode croissante, des comportements de frai sont observés. Si la température redescend en dessous de cette valeur-seuil 1 ou 2 jours après le début de la période de reproduction, les activités reproductrices cessent et ne reprennent que lorsque la température journalière minimale atteint à nouveau cette valeur, justifiant l'emploi du terme « seuil ». La situation observée en 1991 (**fig. 9.4 C**) est à cet égard parfaitement illustrative. Le frai des barbeaux débute le 22/05/91, premier jour de l'année où la température minimale journalière atteint 13,5 °C, et les activités se poursuivent le lendemain ( $t^{\circ} \text{min} = 13,5^{\circ} \text{C}$ ). Le 24/05, la température redescend en dessous du seuil et aucune activité reproductrice n'est observée, jusqu'au 29/05 ( $t^{\circ} \text{min} : 10,6-12,8^{\circ} \text{C}$ ). Le 30/05, la température minimale atteint 13,6 °C et des activités de frai sont à nouveau observées. Cet exemple met en exergue le rôle déterminant de la température comme seuil de déclenchement des activités de reproduction. Deux éléments doivent cependant être précisés.

Le premier élément concerne la **nature de la température-seuil**. Dans le paragraphe précédent, nous avons pris en considération la température journalière minimale, mais nous aurions pu développer le même type de raisonnement pour les températures journalières moyenne et maximale, ces trois paramètres étant étroitement corrélés à l'échelle annuelle. Il importe toutefois de se demander si la notion de seuil thermique est globale ou liée principalement à l'une des trois variables envisagées. Pour tester cette hypothèse, nous avons considéré l'ensemble des jours où des comportements de frai ont été observés et nous avons retenu la valeur la plus faible de chaque variable thermique comme valeur-seuil. Sur base de notre échantillonnage 1989-1991, ces valeurs sont de 13,5 °C, 14,0 et 15,3 °C, respectivement pour les températures



journalières minimales, moyennes et maximales. Nous avons confronté ces valeurs avec la situation observée en 1991, afin de tester la valeur prédictive des différents seuils. Une situation dans laquelle une température supérieure au seuil était associée à l'observation de comportements reproducteurs est considérée comme correcte et l'absence d'association comme incorrecte. Les résultats sont présentés dans le **tableau 9.3**. Sur les 23 jours envisagés, la température seuil est dépassée 5, 9 et 10 fois respectivement pour les températures journalières minimale, moyenne et maximale. Les erreurs de classement associées aux différents seuils supposés sont respectivement au nombre de 0, 4 et 5, ce qui confirme pleinement **la réalité du seuil thermique lié à la température journalière minimale** alors que la prédiction des activités reproductrices sur la base des autres variables thermiques est nettement plus aléatoire.

**Tableau 9.3. Associations entre températures journalières minimales, maximales et moyennes dans l'Ourthe en mai-juin 1991 et l'observation de comportements de frai chez *Barbus barbus*, dont l'occurrence est notée par un signe +. Les astérisques (\*) ajoutés dans les colonnes contenant les valeurs thermiques indiquent les jours où la variable thermique correspondante était supérieure à la valeur minimale de la variable pour laquelle des comportements de frai ont été observés (seuil supposé). Les seuils supposés étaient respectivement de 13,5 °C pour la température minimale, 14,0 °C pour la température moyenne et 15,3 °C pour la température maximale. Un astérisque associé à un signe + indique un classement correct (C). Au contraire, un astérisque associé à un signe – indique un classement non correct (NC). Cette situation illustre le rôle déterminant de la température journalière minimale, qui est extrêmement prédictive quant au seuil thermique d'activité de frai, alors que les deux autres variables sont nettement plus imprécises.**

| Date     | Température minimale (°C) | Température moyenne (°C) | Température maximale (°C) | Comportements de frai observés |
|----------|---------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------------|
| 10/05/91 | 9,0                       | 10,7                     | 12,5                      | –                              |
| 11/05/91 | 9,9                       | 11,8                     | 13,7                      | –                              |
| 12/05/91 | 11,8                      | 12,9                     | 14,1                      | –                              |
| 13/05/91 | 11,0                      | 13,1                     | 15,1                      | –                              |
| 14/05/91 | 12,9                      | 13,5                     | 14,1                      | –                              |
| 15/05/91 | 11,0                      | 11,8                     | 12,8                      | –                              |
| 16/05/91 | 10,0                      | 10,8                     | 12,0                      | –                              |
| 17/05/91 | 9,8                       | 10,6                     | 11,9                      | –                              |
| 18/05/91 | 9,7                       | 10,6                     | 11,9                      | –                              |
| 19/05/91 | 9,3                       | 11,1                     | 13,1                      | –                              |
| 20/05/91 | 11,7                      | 12,9                     | 14,4                      | –                              |
| 21/05/91 | 12,5                      | NC 14,0 (*)              | NC 16,0 (*)               | –                              |
| 22/05/91 | C 13,6 (*)                | C 15,3 (*)               | C 18,0 (*)                | +                              |
| 23/05/91 | C 13,5 (*)                | C 14,0 (*)               | C 15,3 (*)                | +                              |
| 24/05/91 | 10,7                      | 12,8                     | NC 15,4 (*)               | –                              |
| 25/05/91 | 11,0                      | 12,9                     | 14,9                      | –                              |
| 26/05/91 | 11,7                      | 12,7                     | 13,3                      | –                              |
| 27/05/91 | 12,1                      | 13,3                     | 15,0                      | –                              |
| 28/05/91 | 12,4                      | NC 14,4 (*)              | NC 17,0 (*)               | –                              |
| 29/05/91 | 12,8                      | NC 15,5 (*)              | NC 18,8 (*)               | –                              |
| 30/05/91 | C 13,6 (*)                | C 16,5 (*)               | C 19,5 (*)                | +                              |
| 31/05/91 | C 14,5 (*)                | C 16,6 (*)               | C 19,0 (*)                | +                              |
| 01/06/91 | C 14,8 (*)                | C 16,6 (*)               | C 18,9 (*)                | +                              |
| 02/06/91 | 13,2                      | NC 16,1 (*)              | NC 19,1 (*)               | –                              |

Le second élément requérant quelques éclaircissements concerne la situation observée au cours de la seconde quinzaine du mois de mai 1990. Nous avons précisé l'existence en 1990 d'une seconde période de frai, très ponctuelle prenant place les 22-23/05/90, soit 15 jours après le terme de la première période. Compte tenu du seuil thermique décrit dans le paragraphe précédent et du régime thermique de l'Ourthe au cours de cette période, nous aurions dû également observer des comportements reproducteurs les 17 et 18 mai, jours pendant lesquels la température journalière minimale était supérieure au seuil thermique, ce qui n'a pas été le cas. Par contre, des géniteurs

mâles (dont P9) étaient présents en grand nombre sur la frayère (150 et 110 individus respectivement les 17/05 et 18/05). L'hypothèse la plus plausible permettant d'expliquer ce paradoxe apparent est de supposer qu'aucune femelle n'était *disponible* pour la reproduction au cours de cette période et, en corollaire, que les activités observées les 22 et 23/05 correspondent à un second frai d'individus femelles ayant déjà participé à des activités reproductrices la même année. Cette hypothèse de plusieurs maturations successives en milieu naturel au cours d'un même cycle annuel avait déjà été émise par Poncin (1988). Nous y reviendrons dans la discussion générale du chapitre.

## 4. Densité d'occupation des frayères

### 4.1. Variation de la densité d'occupation des frayères au cours des jours de frai

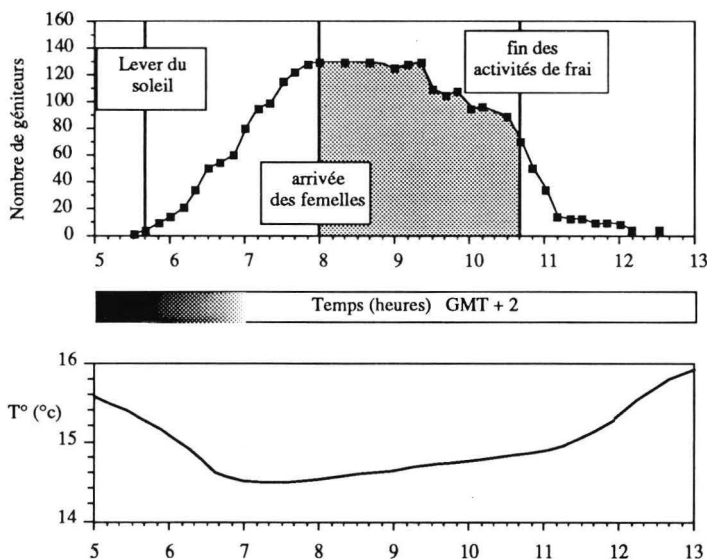
Le nombre total de géniteurs présents sur la frayère du pont de Hamoir varie entre 75 et 600 individus (**tableau 9.2**), les valeurs maximales étant observées au cours des premiers jours de frai. Le nombre total de géniteurs présents sur la frayère est corrélé négativement et significativement au rang du jour de frai ( $R = -0,96$  ;  $p < 0,01$  ; 12 DL). Le nombre de géniteurs femelles est également corrélé négativement avec ce paramètre ( $R = -0,87$  ;  $p < 0,01$  ; 12 DL), les nombres maximaux de femelles étant respectivement de 8 et 9 en 1989 et 1990. Ces valeurs contrastent avec les densités d'occupation observées par Hancock *et al.* (1976) sur l'aire de frayère de Driffield Beck, particulièrement sur le plan du nombre total de géniteurs. Indirectement, ces résultats mettent également en évidence la synchronisation des géniteurs, particulièrement au début de la période de reproduction, ce qui souligne le rôle du seuil thermique décrit dans les paragraphes précédents. En raison de l'impossibilité d'identifier les géniteurs, il ne nous a pas été possible de déterminer s'ils occupaient la frayère pendant une seule ou plusieurs journées. Le suivi par radiopistage du poisson P9 (mâle, détecté sur la frayère du pont de Hamoir les 05-06/05 et 22/05/90) semble toutefois indiquer que des géniteurs mâles puissent participer à des épisodes de frai s'étalant sur plusieurs journées, qu'elles soient ou non consécutives.

Cette observation tend à être confirmée par les calculs de densités de population de barbeaux dans la zone d'étude (chapitre 1). En effet, si nous supposons que tous les géniteurs participent à plusieurs journées de frai, la population maximale occupant la frayère peut être approximée par la densité observée le premier jour, soit environ 600 individus. Si nous supposons que tous les poissons observés sont des mâles mûrs et en tenant compte du sex ratio moyen de l'échantillon 150-350 mm (7 mâles pour 3 femelles ; calculé à partir des distributions des classes de tailles et des sex ratio par classe de tailles, **fig. 7.13**), une population de 600 mâles correspondrait à un secteur de 1100 m. Cette valeur est compatible avec la distribution des frayères dans le cours d'eau (5 frayères recensées sur un secteur de 4500 m) de même qu'avec la mobilité des mâles en période de reproduction, les plus grands déplacements journaliers détectés par radiopistage étant de 550 m (mâle P9, cf. chapitre 3, **fig. 3.3**). Par contre, si nous supposons que les individus observés ne participent qu'à une seule journée de frai, nous obtenons une population de 1645 individus mâles occupant la frayère en 1990, soit une population correspondant à un secteur de rivière s'étendant sur plus de 3 km. Cette valeur est tout à fait incompatible avec les paramètres de mobilité des mâles et de dispersion des frayères.

### 4.2. Variation de la densité d'occupation au cours du cycle journalier

Au cours d'une même journée, le nombre de géniteurs présents sur la frayère varie considérablement. Ce paramètre a pu être examiné au cours des derniers jours de frai de l'année 1991, au cours desquels le nombre de géniteurs était relativement faible

et permettait des comptages réguliers. De plus, comme le secteur avait été modifié par le dragage effectué en septembre 1990, l'aire de frayère était située en amont du pont routier de telle sorte que les géniteurs, arrivant principalement par l'aval de la frayère, passaient à l'aplomb de notre poste d'observation et pouvaient être aisément détectés et comptés. La **figure 9.5** présente l'évolution du nombre de géniteurs présents sur la frayère le 31/05/91.



**Fig. 9.5.** Variation du nombre de géniteurs présents sur la frayère du pont de Hamoir le 31/05/91 en fonction du moment de la journée. La période d'observation s'étalait entre 5h30 et 12h10. Les comptages étaient effectués de manière directe ou à partir de documents photos ou video.

Au lever du soleil (05h40), les premiers comptages révèlent une population inférieure à 10 individus de taille 15-35 cm, non groupés et occupant le centre de la frayère. Au cours des deux heures qui suivent, de nouveaux géniteurs de taille comparable arrivent sur la frayère, isolés ou par petits groupes (5-10 individus). A 07h45, 128 géniteurs sont recensés sur la frayère, occupant une surface de  $\pm 100 \text{ m}^2$ . Aucun agrégat de reproduction n'est observé avant 08h00, heure à laquelle deux géniteurs de plus grande taille (femelles : 40-45 cm) arrivent sur la frayère. Deux agrégats de reproduction se constituent alors que la population reproductrice est à sa valeur maximale (130 individus). Les épisodes de frai débutent à 8h30 et prennent fin à 10h40, période pendant laquelle le nombre de géniteurs décroît progressivement de 130 à 80 individus. Au cours de l'heure suivant le dernier frai et le départ de la dernière femelle de l'aire de frayère, le nombre de géniteurs décroît rapidement pour atteindre une valeur minimale à 12h10, où seuls trois individus sont recensés. Un échantillonnage ponctuel, effectué au cours de l'après-midi, a toujours dénombré moins de 10 géniteurs sur la frayère, soit un nombre comparable à celui observé au lever du soleil. Ces géniteurs correspondent probablement à une fraction de la population occupant une aire d'activités journalières englobant partiellement ou totalement l'aire de frayère.

Les trois éléments essentiels qui se dégagent de ces observations sont donc :

- l'augmentation progressive du nombre de géniteurs, principalement après que la température de l'eau ait atteint sa valeur minimale (06h00-07h00) ;
- le fait que la population de géniteurs mâles est maximale avant l'arrivée des femelles sur la frayère ;
- le caractère matinal de l'occupation des frayères, les activités reproductrices étant rares ou nettement moins fréquentes au cours de l'après-midi (cf. § 5.5).

## 5. Caractérisation des comportements et agrégats de reproduction

La terminologie utilisée dans ces paragraphes descriptifs est inspirée de celle utilisée par Hancock *et al.* (1976), qui furent les premiers à décrire le comportement de l'espèce sur une frayère aménagée en milieu naturel.

### 5.1. Séquence comportementale « classique » (fig. 9.6)

Au cours des premières heures du jour, seuls des barbeaux de petite taille ( $\leq 35$  cm LF : individus supposés mâles) sont présents sur l'aire de frayère, qui est colonisée progressivement à partir du lever du soleil (cf. § 4.2). Les femelles mûres ( $\geq 35$  cm LF) arrivent plus tard dans la journée, isolées (fig. 9.6, photo 1) ou par groupes de 2 ou 3. L'arrivée d'une femelle sur la frayère est suivie de la formation, dans la partie aval et profonde de l'aire de frayère, d'un **agrégat de reproduction** (« spawning aggregate »), constitué d'un nombre variable de **mâles courtisans** (« courting males ») et en règle générale d'une seule femelle (photo 2). L'agrégat progresse ensuite de la limite aval vers le centre et la partie amont de la frayère (« approach period »), la progression étant discontinue et entrecoupée de nombreuses phases d'arrêts dans un habitat de type coulée peu profonde jouxtant les sites de frai, où la femelle repose passivement sur le fond de gravier. Au cours des phases d'arrêt précédant un épisode de frai (**préfrai immédiat** ou « pre-spawning phase »), les mâles courtisans changent fréquemment de position, recherchant la proximité de la femelle. Des interactions de type nage de front (« chase-away interaction ») sont observées entre les mâles à la limite aval de l'agrégat. Le préfrai immédiat est suivi de l'**épisode de frai**, qui peut être subdivisé en plusieurs phases distinctes.

Au cours des secondes précédant l'acte de frai proprement dit, les mâles courtisans entrent en interaction avec la femelle, en plaçant leur museau contre ses flancs et en soulevant ses nageoires pectorales (photo 3). Cette phase est suivie du départ de la femelle, qui nage vigoureusement vers l'amont (photo 4) s'éloigne des mâles courtisans de plus d'une longueur de corps et atteint un site de frai (« spawning site ») situé dans un radier peu profond ( $\leq 30$  cm). Elle redresse la partie antérieure de son corps, creuse le substrat à l'aide de sa nageoire caudale et dépose ses oeufs (photo 5), rejointe à ce moment par les premiers mâles qui émettent leurs gamètes. La durée de cette séquence (depuis le départ de la femelle) est inférieure à 10 secondes.

La femelle s'éloigne ensuite du site de frai alors que la majorité des mâles courtisans l'occupent (photo 6). Elle gagne un site de repos (phase de **postfrai immédiat** ou « postspawning phase ») dont les caractéristiques sont semblables à celles du site occupé au cours de la phase de préfrai (profondeur plus élevée, vitesse de courant faible à proximité du substrat). Elle est suivie par les mâles, l'agrégat de reproduction étant reformé après moins de 20 secondes (photo 7).

Les périodes de postfrai immédiat sont suivies soit de nouveaux épisodes de frai, soit du départ de la femelle, qui quitte l'aire de frayère par sa partie amont, accompagnée par quelques mâles (photo 8). L'intervalle de temps séparant deux épisodes de frai consécutifs (intervalle de frai ou « interspawning period »), de même que le nombre d'épisodes sont extrêmement variables selon les femelles. Dans les minutes précédant son départ de la frayère et suivant son dernier épisode de frai, la femelle adopte un comportement sensiblement différent : en phase de postfrai, elle ne réagit plus aux mouvements des mâles (passivité) ou, au contraire, tend à les éviter en nageant vers des zones plus profondes et distantes de la frayère. Progressivement, le nombre de mâles suivant la femelle diminue et seuls quelques mâles la suivent hors de l'aire de frayère. Notons également que la fin de la phase reproductrice chez une femelle coïncide avec une recherche d'habitats différents, benthiques ou cryptiques dont les caractéristiques se rapprochent des habitats de gîte diurne sélectionnés au cours de la période estivale (cf. chapitre 7, § 4).

**Fig. 9.6.** Illustration des différentes phases de la séquence comportementale observée au cours du frai des barbeaux dans l'Ourthe (cf. § 5.1).

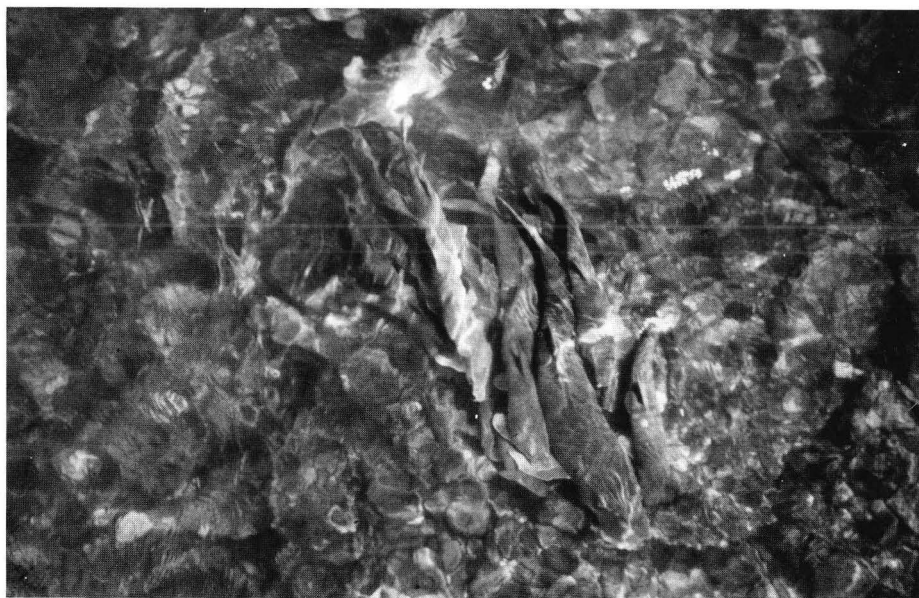


**Photo 1.** Progression d'une femelle isolée vers la frayère.

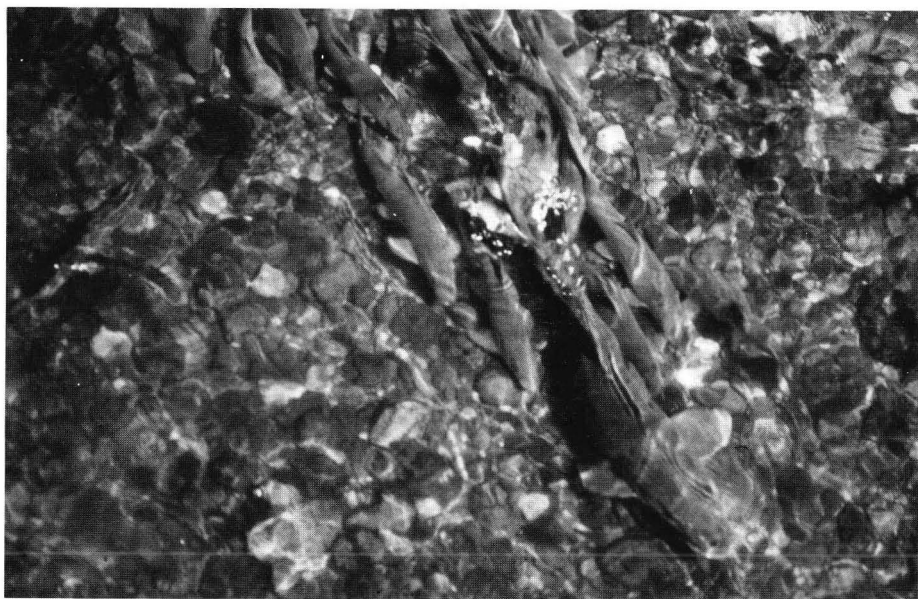


**Photo 2.** Agrégat de reproduction lors d'une phase d'arrêt en bordure d'une coulée.





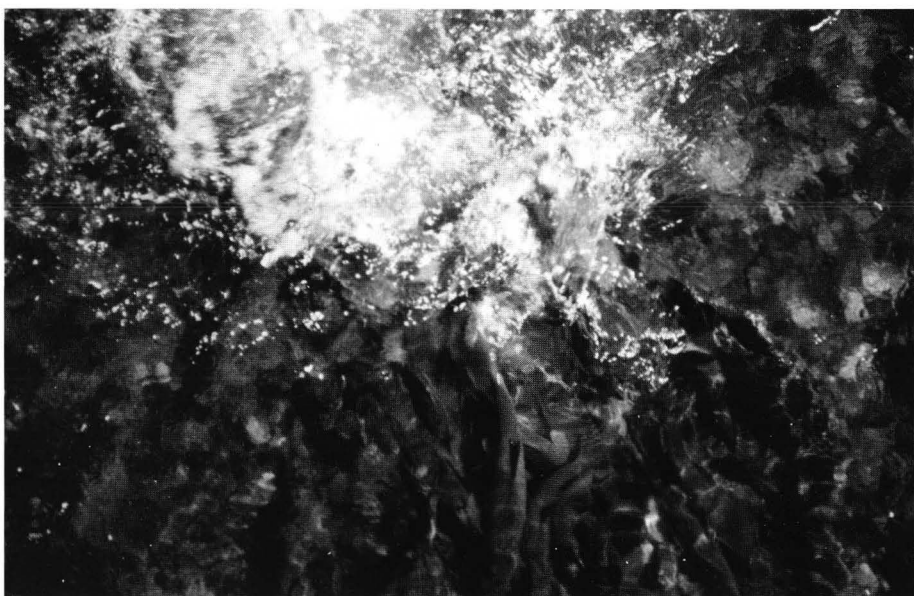
**Photo 3.** Agrégat de reproduction en phase de préfrai immédiat. Remarquer le mâle qui soulève la nageoire pectorale droite de la femelle, de même que les interactions entre mâles prenant place à l'arrière de l'agrégat.



**Photo 4.** Départ de la femelle vers le site de frai.

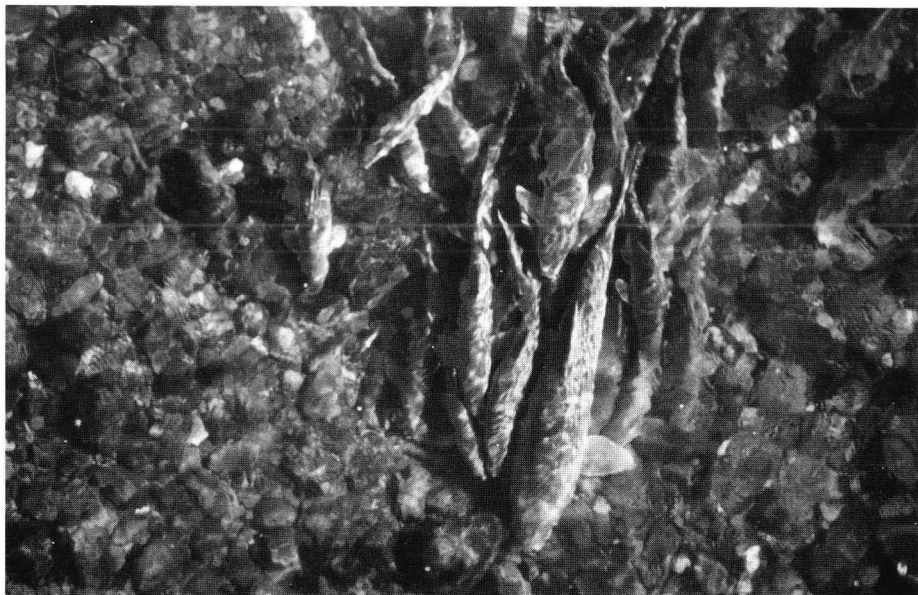


**Photo 5.** Phase de creusement du substrat par la femelle et d'émission des gamètes.

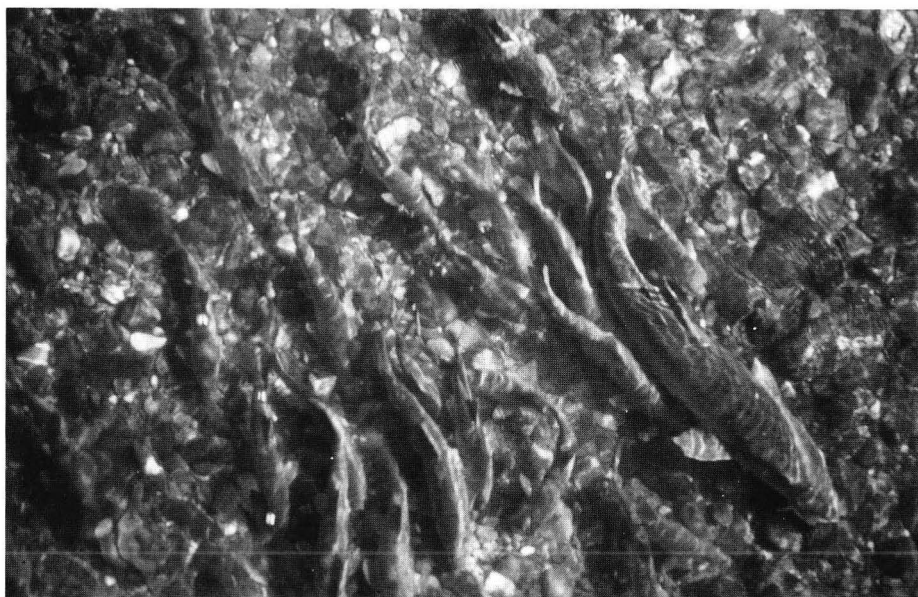


**Photo 6.** Agitation sur le site de ponte liée à l'arrivée des mâles non-courtisans.





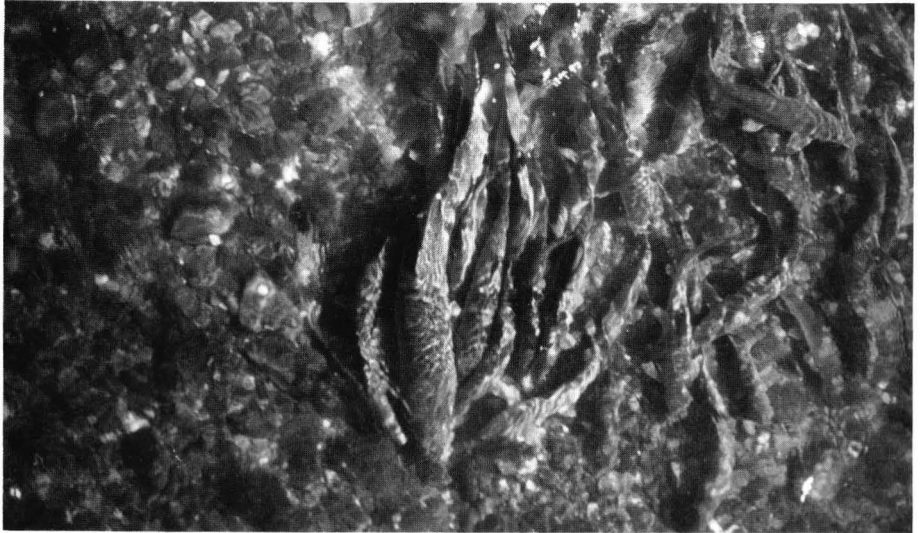
**Photo 7.** Reformation de l'agrégat de reproduction en postfrai immédiat.



**Photo 8.** Départ de la femelle, accompagnée de quelques mâles.

## 5.2. Stratégie d'abandon

Nous avons classé les épisodes de frai en épisodes réussis et en tentatives avortées, sur la base de deux critères. Lorsque la femelle a le temps de s'éloigner des mâles d'une longueur de corps et de creuser le substrat avant de déposer ses gamètes, l'épisode de frai est considéré comme réussi (cf. **photos 5 et 6**). Au contraire, si la femelle ne peut se dégager de l'agrégat (photo 9), ou si elle est écartée du substrat de frai par des mâles trop pressants (et ne peut donc creuser un puits pour la ponte), l'épisode est considéré comme une tentative avortée. Ces tentatives avortées font référence à la stratégie d'abandon (« abandoned strategy ») décrite par Hancock *et al.* (1976). Sur les 189 épisodes de frai observés en 1989 et 1990, la moitié (N = 95) sont des tentatives avortées (**tableau 9.4**, page 402).



**Photo 9.** Illustration d'une tentative avortée. La femelle tente de se dégager de l'agrégat de reproduction et d'atteindre un site de ponte, mais est gênée dans sa progression par des mâles trop pressants qui lui coupent la route et l'amènent à avorter sa tentative.

## 5.3. Mâles non courtisans

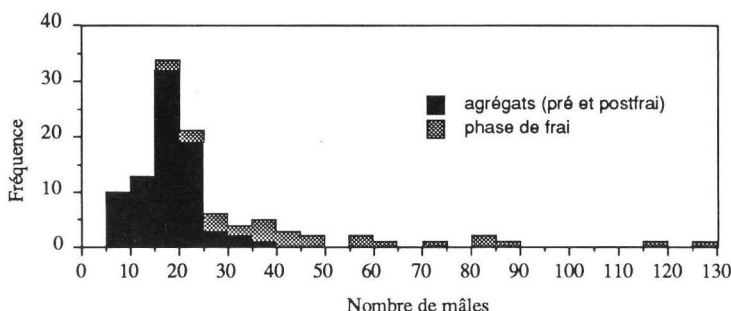
Outre les agrégats de reproduction dont nous avons décrit le comportement, sont présents sur la frayère de nombreux mâles dont le comportement est proche de celui observé en l'absence de femelles et qui ne participent pas de manière permanente aux activités décrites dans les précédents paragraphes. Ces mâles, que nous pouvons qualifier de « **non-courtisans** » (« non-courting males »), occupent la partie centrale de l'aire de frayère où ils reposent sur le fond de gravier, à faible distance les uns des autres (1-2 longueurs de corps). Des nages de front sont observées entre ces mâles non-courtisans, mais leur fréquence absolue est faible. Les mâles non-courtisans ne participent qu'à l'épisode de frai, nageant énergiquement vers un site de frai voisin lorsqu'un agrégat est engagé dans la phase d'émission des gamètes. Notons que, dans ce cadre précis, les mâles non-courtisans participant aux épisodes de frai proviennent de zones situées à l'aval et à l'amont du site de frai, le facteur principal déterminant leur participation à un épisode de frai semblant être la distance les séparant du site (évalué à 4-5 m maximum à partir de film vidéo). Comme le signalent Hancock *et al.* (1976), il ne nous

est pas permis de préciser quels sont les facteurs déterminant les mâles à accompagner ou non une femelle. Toutefois, les localisations d'un barbeau radiopisté sur cette frayère (poisson P9, **fig. 4.10**) de même que les observations de poissons porteurs de bague sur la nageoire dorsale indiquent une modification permanente de la constitution des agrégats entre épisodes de frai consécutifs : les mâles passent du statut de courtisan à celui de non-courtisan et réciproquement, ces changements prenant place juste après la phase d'émission des gamètes.

## 5.4. Caractérisation des agrégats de reproduction

### 5.4.1. Taille des agrégats de reproduction

Comme les fréquents changements de position des mâles au sein des agrégats de reproduction ne permettaient pas aisément d'effectuer des comptages de manière directe, la taille des agrégats de reproduction a été déterminée à l'aide de diapositives. En raison du caractère répétitif des séquences de frai, nous avons regroupé dans une même catégorie les situations de préfrai et de postfrai, au cours desquelles l'agrégat de reproduction est nettement défini et constitué d'une femelle et de mâles courtisans. Nous avons séparé les phases d'émission des gamètes, au cours desquelles les mâles non-courtisans sont susceptibles d'intervenir. Seules ont été retenues les diapositives permettant d'effectuer des comptages relativement fiables, soit 80 diapositives pour les situations de préfrai et postfrai et 27 diapositives pour les phases d'émission des gamètes. Pour cette dernière catégorie, les diapositives utilisées se rapportent à la phase suivant immédiatement la ponte de la femelle, puisque l'agitation de la surface de l'eau au moment précis du frai de la femelle rend strictement impossible tout comptage. Les résultats sont présentés sur la **figure 9.7**, où nous avons utilisé une largeur de classe de 5 individus afin de tenir compte d'erreurs potentielles (risque de sous-estimation de la présence d'individus de petite taille masqués par les géniteurs de grande taille).



**Fig. 9.7.** Nombres de mâles accompagnant les femelles pendant les épisodes de frai. Comptages effectués à partir de diapositives des agrégats en phase de préfrai et postfrai (noir, 80 diapositives) et pendant les phases de ponte (gris, 27 diapositives). Regroupement par classes de 5 individus.

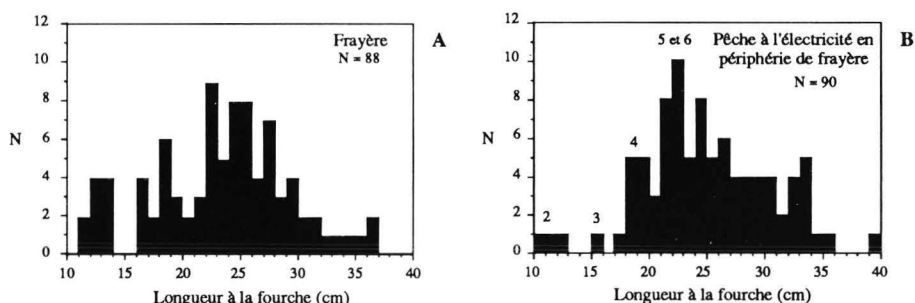
Le nombre de mâles courtisans au sein des agrégats de reproduction varie entre 8 et 37 individus, les valeurs maximales ayant été observées pour des agrégats occupant le centre de l'aire de frayère. La classe 15-20 constitue le mode de la distribution (32 diapositives, soit 40 % du total) et englobe la moyenne (18 individus ; SD = 6 individus). Ces observations contrastent avec la situation observée par Hancock *et al.* (1976) sur la frayère de Driffield Beck, où le nombre de mâles courtisans accompagnant les femelles est en moyenne inférieur à 4 (1-13 individus ; moyenne calculée = 3,7 sur 41 comptages) et même inférieur à 3 individus lors des épisodes de frai correspondant à une tentative réussie (1-5 individus ; moyenne calculée = 2,6 individus sur 31 comptages). Un test par table de contingence (8 classes de largeur = 5 individus) révèle que les distributions observées dans les deux cours d'eau diffèrent significativement ( $X^2 = 102,0$  ;  $p < 0,01$  ; 7 DL). Si nous transposons les données de

Hancock *et al.* à notre étude sur l'Ourthe, nous arriverions à la conclusion que toutes les femelles courtisées par plus de 5 mâles opteraient pour une stratégie d'abandon, ce qui d'évidence n'est pas le cas.

Si nous considérons les phases d'émission des gamètes, le nombre de mâles participant à cette phase varie entre 15 et 125-130 individus (moyenne = 48 individus). Ces valeurs sont probablement sous-estimées en raison de l'impossibilité d'effectuer des comptages au moment où le nombre de mâles est maximal sur le site de frai (écume, gerbes d'eau, **fig. 9.6, photo 7**). Par comparaison avec la distribution des tailles des agrégats en préfrai et postfrai, elles indiquent la participation élevée des mâles non-courtisans aux phases d'émission des gamètes, au prorata de 5 mâles non courtisans pour 2 mâles courtisans (en moyenne). Les valeurs minimales de la distribution font référence à des épisodes de frai survenant en périphérie de l'aire de frayère (et donc distants de plusieurs mètres des positions occupées par les mâles non-courtisans) et qui n'impliquent que les seuls membres de l'agrégat de reproduction.

#### 5.4.2. Structure et organisation des agrégats de reproduction

La structure des agrégats de reproduction a été étudiée au moyen de 5 diapositives précises permettant de calculer la taille des individus (mâles et femelle) présents dans les agrégats. Ces 5 diapositives se rapportent à une situation de préfrai immédiat, seul cas de figure où l'agrégat présente une structure suffisamment lâche que pour permettre un calcul des tailles individuelles. La distribution des tailles des 88 individus mesurés (**fig. 9.8 A**) varie entre 11 et 37 cm, gamme de variation comparable à celle de la population mâle occupant les zones voisines de l'aire de frayère au cours des jours précédant le frai (10-39,5 cm ; **figure 9.8 B**). Ces résultats suggèrent que les mâles de toutes les classes de tailles (et d'âge) participent effectivement à la reproduction dès l'âge de la première maturité sexuelle (11 cm et 2 ans, Philippart, 1977).



**Fig. 9.8.**

**A.** Distribution des tailles des mâles participant aux agrégats de reproduction sur l'aire de frayère. Calcul des tailles à partir de 5 diapositives illustrant 88 individus (données de 1990).

**B.** Distribution des tailles des mâles mûrs capturés en périphérie de la frayère du pont de Hamoir en période de préreproduction (17/05/89). Les nombres présentés correspondent à l'âge des individus. 1 seule femelle de 475 mm avait été capturée sur le secteur pêché.

Nous avons mesuré la distance séparant mâles et femelle, en considérant la distance du museau du mâle aux pectorales de la femelle et analysé la corrélation entre cette variable de position et la taille des individus. Ce traitement est illustré par la **figure 9.9**. Sur les 5 diapositives analysées, nous avons toujours noté une corrélation significative et négative entre la taille des mâles et la position occupée par rapport à la femelle ( $R$  variant de  $-0,58$  à  $-0,72$  ;  $p$  toujours  $< 0,05$ ) : les mâles de grande taille occupent une position proche de la femelle et sont donc les premiers à atteindre le site de ponte alors que les mâles de plus petite taille ( $\leq 15-20$  cm) occupent la partie médiane ou aval de l'agrégat et rejoignent le site de ponte après les individus de taille supérieure.

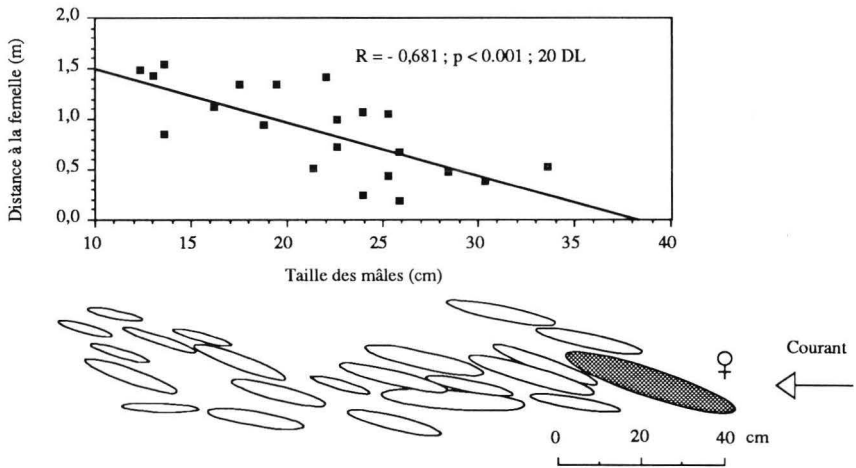


Fig. 9.9. Relation entre la taille des mâles et la position par rapport à la femelle dans un agrégat de reproduction en préfrai immédiat, établie à partir d'une diapositive dont la projection schématique est illustrée en dessous du graphique. La femelle est la femelle F13, dont la taille est estimée à 40-45 cm (42,5 cm) et qui est accompagnée de 21 mâles.

## 5.5. Durée de présence des femelles sur la frayère

Le **tableau 9.4** (p. 402) montre que les activités de reproduction sont principalement matinales : les femelles arrivent sur la frayère en moyenne 3h45 après le lever du soleil (SD 1h10 ; N = 21 ; **tableau 9.4**), la femelle la plus précoce ayant été observée le 04/05/90, 2h20 après le lever du soleil (femelle F7 : 52,5 cm) alors que l'arrivée la plus tardive a été notée chez la femelle F14 (37,5 cm ; + 6h18) le 05/05/90. Elles séjournent sur la frayère pendant en moyenne 2 heures (SD = 1h13 ; N = 19), les durées de présence s'avérant toutefois extrêmement variables selon les femelles et les jours de frai (48 min pour F17 le 05/05/90 et 5h58 min pour F7 le 04/05/90).

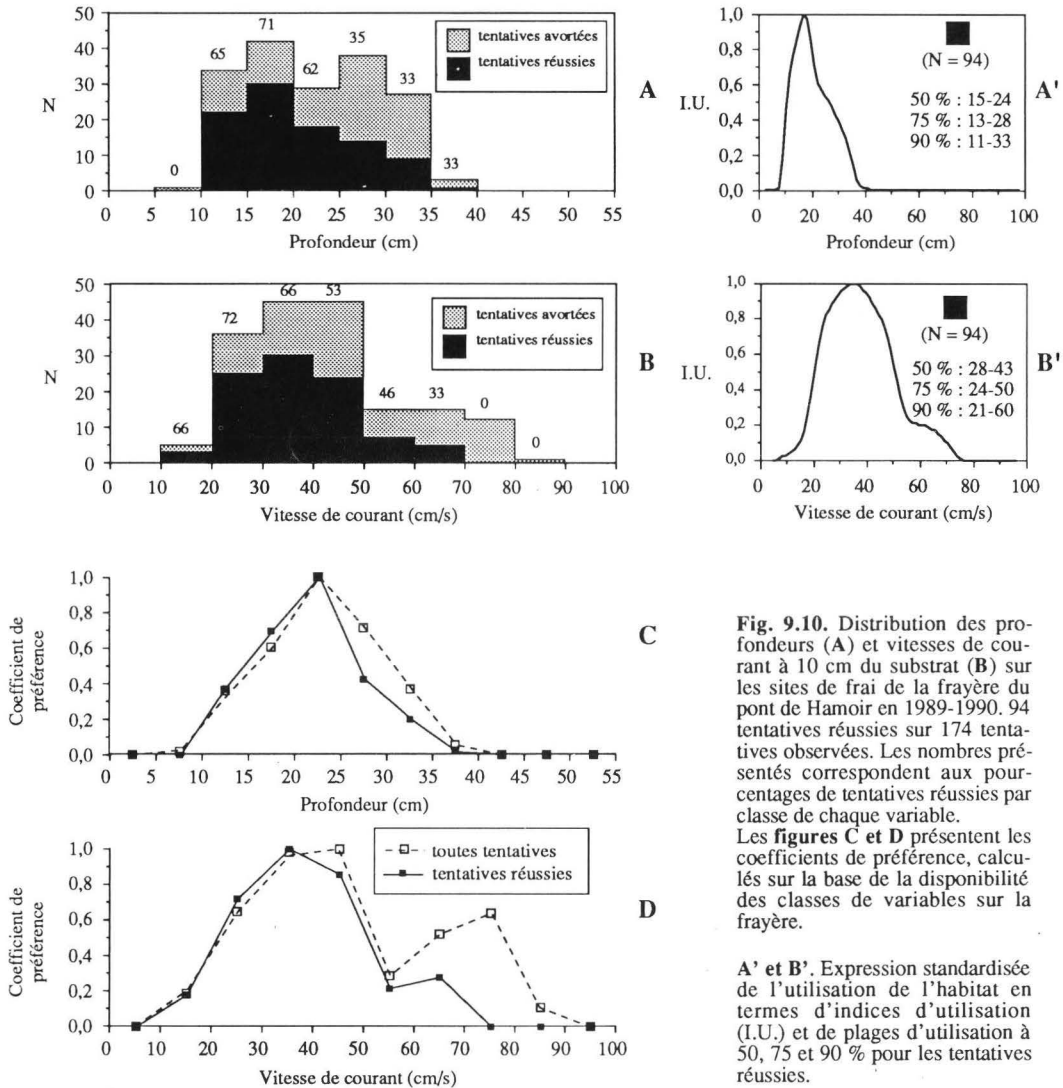
Des tests de régression simple entre ces paramètres et la taille estimée des femelles indiquent des corrélations significatives au seuil 0,1 (**tableau 9.5**) : **les femelles arrivent d'autant plus tôt et séjournent d'autant plus longtemps sur la frayère que leur taille est élevée**. Les coefficients de détermination de ces tests sont toutefois relativement faibles. Ils traduisent probablement la rareté relative des aires de frayère et le fait que les femelles proviennent vraisemblablement de différents secteurs du cours d'eau, devant donc effectuer des trajets de longueur très variable, particulièrement si on se réfère à l'hypothèse d'un homing reproducteur vers les aires de frayère (chapitre 3, § 6.1).

## 6. Caractérisation de l'habitat de frayère

### 6.1. Caractérisation des sites de frai par méthode indirecte

Les distributions des profondeurs et vitesses de courant sur les sites de frai sélectionnés sur la frayère du pont de Hamoir sont présentées sur la **figure 9.10**, où nous distinguons les 94 tentatives qualifiées de réussies de l'ensemble des 174 tentatives que nous avons localisées (sur 189 épisodes observés, **tableau 9.4**). Aucun site de

frai correspondant à une tentative réussie n'est localisé à une profondeur inférieure à 10 cm ou supérieure à 40 cm, la plage d'utilisation à 50 % de la variable étant comprise entre 15 et 24 cm, soit des valeurs nettement plus faibles que celles occupées au cours des autres périodes du cycle annuel, quelles que soient les activités (cf. chapitre 7). Les vitesses de courant (10 cm du substrat) sélectionnées pour les tentatives réussies présentent une plage d'utilisation à 50 % comprise entre 28 et 43 cm/s, comparable à celle des activités de nutrition (26-46 cm/s, **fig. 7.11**). Aucune tentative réussie n'est observée à des vitesses de courant inférieures à 10 cm/s ou supérieures à 70 cm/s. Plusieurs tentatives furent observées à des profondeurs ou vitesses hors de ces gammes, mais se sont avérées des échecs. Les moyennes des distributions de profondeur et vitesse pour les tentatives réussies sont respectivement de 20 cm (SD = 6,1 cm) et 36 cm/s (SD = 11,6 cm/s).



**Fig. 9.10.** Distribution des profondeurs (**A**) et vitesses de courant à 10 cm du substrat (**B**) sur les sites de frai de la frayère du pont de Hamoir en 1989-1990. 94 tentatives réussies sur 174 tentatives observées. Les nombres présentés correspondent aux pourcentages de tentatives réussies par classe de chaque variable. Les **figures C et D** présentent les coefficients de préférence, calculés sur la base de la disponibilité des classes de variables sur la frayère.

**A' et B'.** Expression standardisée de l'utilisation de l'habitat en termes d'indices d'utilisation (I.U.) et de plages d'utilisation à 50, 75 et 90 % pour les tentatives réussies.



## 6.2. Comparaison avec mesures directes sur des sites de pontes

Au cours de l'échantillonnage effectué sur la frayère de Lassus (Absil, 1989), 23 des sites examinés contiennent des oeufs ou larves. Les profondeurs varient entre 10 et 30 cm (moyenne : 18 cm ; SD = 4,1 cm). Les vitesses de courant s'étaient de 15 à 60 cm/s (moyenne : 38 cm/s ; SD = 8,9 cm/s). Les oeufs et larves sont enfouis en moyenne 5 à 7 cm sous la surface du substrat. Le substrat est constitué de plusieurs couches successives : gravier grossier et principalement galets (2-10 cm) en surface, couche de gravier (0,4-2,0 cm), gravier fin et sable grossier ( $\leq 0,4$  cm), précédant une zone compacte constituant le lit de la rivière. La couche au niveau de laquelle sont trouvées les pontes (**fig. 9.1 B**) correspond à un substrat meuble, bien aéré, constitué à 80 % d'un gravier de diamètre supérieur à 0,4 cm.

La comparaison entre les vitesses moyennes sur les sites de ponte (Lassus, mesures directes) et de frai (Hamoir ; tentatives réussies, mesures indirectes) ne révèle aucune différence significative entre les deux stations (38 vs 36 cm/s ;  $t = 0,68$  ;  $p = 0,39$  ; 115 DL). Un résultat similaire est obtenu pour la variable profondeur (18 vs 20 cm ;  $t = 1,6$  ;  $p = 0,11$  ; 115 DL). Ces résultats confirment indirectement la validité de la méthodologie indirecte que nous avons utilisée. Ils suggèrent que les barbeaux choisissent, au sein d'une aire de frayère, des sites dont la profondeur et la vitesse de courant sont précises et constantes. Toutefois, ces conditions pourraient être sélectionnées sur la base de leur disponibilité absolue sur l'aire de frayère.

Pour tester cette hypothèse, nous avons établi des coefficients de préférence (Bovee, 1977) pour les variables profondeur et vitesse de courant, dont le mode de calcul est précisé dans le chapitre 6 (§ 4.3). Ces calculs n'ont pu être effectués pour les sites de pontes de la frayère de Lassus, suite aux recommandations de Bovee (1986), qui suggère de ne pas calculer ou utiliser des coefficients de préférence pour des classes dont l'effectif d'occurrence est  $\leq 5$ . Les courbes de préférence établies pour la frayère du pont de Hamoir (disponibilité de l'habitat précisée sur la **figure 9.3**) sont présentées sur la **figure 9.10 (C et D)**, où nous distinguons les tentatives réussies de l'ensemble des tentatives observées. Les coefficients de préférence les plus élevés sont observés pour des profondeurs de 20-25 cm et des vitesses de 30-40 cm/s. Ces valeurs sont incluses dans les plages d'utilisation à 50 % des variables considérées, confirmant que l'utilisation de l'habitat reflète une préférence. Compte tenu de la séquence comportementale décrite dans le paragraphe 5, ces préférences sont celles des femelles, qui s'éloignent des mâles courtisans au début de l'épisode de frai et occupent d'abord seules le futur site de frai.

## 7. Analyses de l'« efficacité » du frai

Nous avons défini dans le § 5.2 la notion de stratégie d'abandon. Nous allons à présent essayer de cerner l'ensemble des composantes déterminant le succès ou l'échec d'un épisode de frai. Nous envisagerons des composantes abiotiques (spatiales et physiographiques) et biotiques (extrinsèques et intrinsèques). Pour chaque composante envisagée, nous calculons un pourcentage de succès (ou d'efficacité), défini comme le quotient du nombre d'épisodes de frai réussis par le nombre total de tentatives liées à une classe d'une variable (classe de profondeur, de vitesse, d'excentricité spatiale), ou à un individu.



**Tableau 9.4. Caractéristiques des 24 femelles étudiées sur la frayère du pont de Hamoir en 1989-1990. Le début des activités correspond au moment où la femelle arrive sur la frayère.** Les données sont exprimées en heures, et relativement par rapport au lever du soleil (valeurs entre parenthèses). Les femelles F19-23 (signalées par un astérisque) n'ont pu être suivies complètement au cours de la journée du 07/05/90. Aussi, les nombres de tentatives, de même que les pourcentages de succès sont-ils probablement partiels (échantillonnage). Dans ce cas précis où cinq femelles étaient présentes et développaient quasi simultanément des comportements de frai, nous n'avons pas été en mesure de localiser précisément toutes les tentatives de frai. Nous avons préféré situer exclusivement les épisodes réussis pour ces 5 femelles.

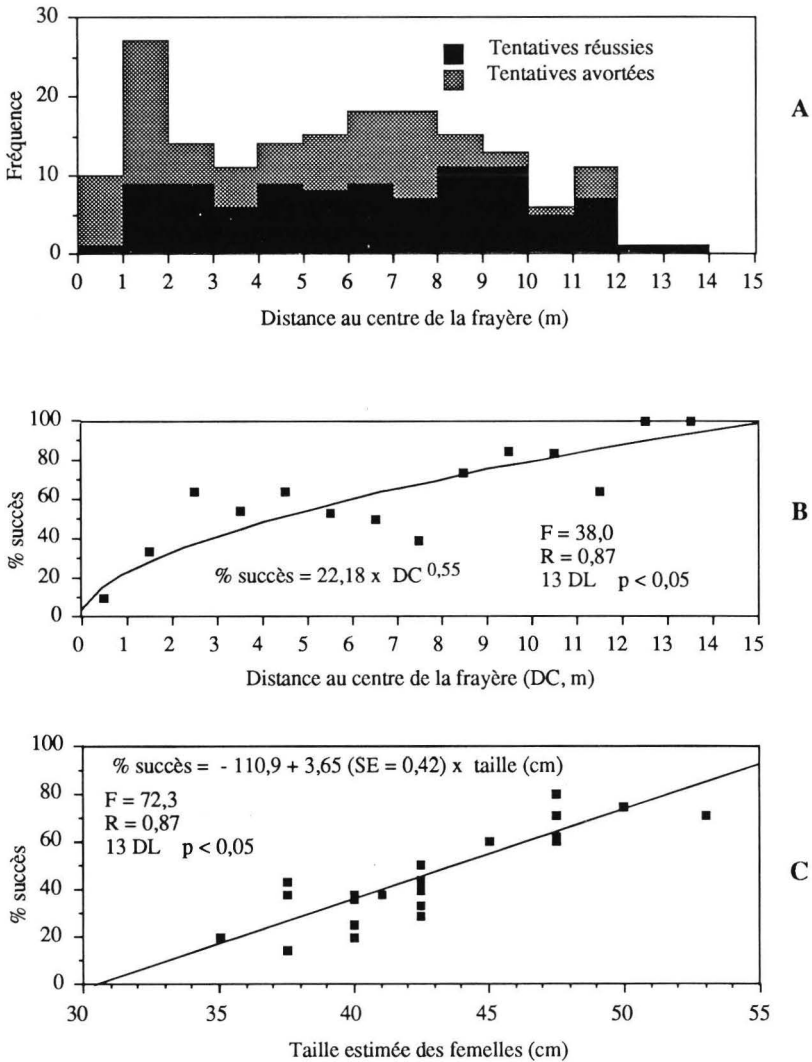
| Femelle | Taille (cm) | Nombre de tentatives | Tentatives réussies | % succès | Date     | Début de l'activité | Durée de l'activité |
|---------|-------------|----------------------|---------------------|----------|----------|---------------------|---------------------|
| F1      | 37,5        | 7                    | 3                   | 42,9     | 25/05/89 | 9h55 (+4h14)        | 1h26                |
| F2      | 42,5        | 9                    | 4                   | 44,4     | 25/05/89 | 9h48 (+4h07)        | 0h59                |
| F3      | 37,5        | 8                    | 3                   | 37,5     | 25/05/89 | 11h20 (+5h39)       | 2h14                |
| F4      | 40,0        | 11                   | 4                   | 36,4     | 26/05/89 | 9h15 (+3h35)        | 4h06                |
| F5      | 47,5        | 13                   | 9                   | 61,5     | 26/05/89 | 8h00 (+2h20)        | 2h09                |
| F6      | 47,5        | 8                    | 5                   | 62,5     | 04/05/90 | 9h20 (+3h08)        | 2h13                |
| F7      | 52,5        | 24                   | 17                  | 70,8     | 04/05/90 | 8h20 (+2h08)        | 5h58                |
| F8      | 35,0        | 5                    | 1                   | 20,0     | 04/05/90 | 8h55 (+2h43)        | 1h45                |
| F9      | 45,0        | 5                    | 3                   | 60,0     | 04/05/90 | 8h55 (+2h43)        | 1h35                |
| F10     | 40,0        | 4                    | 1                   | 25,0     | 04/05/90 | 8h55 (+2h43)        | 1h35                |
| F11     | 47,5        | 5                    | 3                   | 60,0     | 04/05/90 | 9h35 (+3h23)        | 1h50                |
| F12     | 40,0        | 5                    | 1                   | 20,0     | 04/05/90 | 9h35 (+3h23)        | 2h31                |
| F13     | 42,5        | 7                    | 2                   | 28,6     | 04/05/90 | 11h22 (+5h10)       | 2h03                |
| F14     | 37,5        | 7                    | 1                   | 14,3     | 04/05/90 | 12h30 (+6h18)       | 1h45                |
| F15     | 42,5        | 9                    | 3                   | 33,3     | 05/05/90 | 9h30 (+3h20)        | 0h50                |
| F16     | 40,0        | 8                    | 3                   | 37,5     | 05/05/90 | 9h35 (+3h25)        | 1h23                |
| F17     | 42,5        | 7                    | 3                   | 42,9     | 06/05/90 | 9h00 (+2h52)        | 0h48                |
| F18     | 42,5        | 5                    | 2                   | 40,0     | 06/05/90 | 11h55 (+5h47)       | 1h10                |
| F19 (*) | 42,5        | 6                    | 3                   | 50,0     | 07/05/90 | ?                   | ?                   |
| F20 (*) | 50,0        | 8                    | 6                   | 75,0     | 07/05/90 | 8h50 (+2h43)        | ?                   |
| F21 (*) | 40,0        | 8                    | 3                   | 37,5     | 07/05/90 | ?                   | ?                   |
| F22 (*) | 47,5        | 8                    | 5                   | 62,5     | 07/05/90 | 10h45 (+4h38)       | ?                   |
| F23 (*) | 47,5        | 7                    | 5                   | 71,4     | 07/05/90 | 10h45 (+4h38)       | ?                   |
| F24     | 47,5        | 5                    | 4                   | 80,0     | 22/05/90 | 9h45 (+4h00)        | 1h39                |

## 7.1. Composantes abiotiques

### 7.1.1. Efficacité spatiale

Les 174 tentatives de frai que nous avons localisées ont été exprimées en coordonnées cartésiennes absolues mais également en termes d'excentricité ou distance des tentatives au centre de l'aire de frayère, correspondant au centre de la distribution des mâles non-courtisans. Les valeurs d'excentricité ont été groupées par classes de 1 m. La distribution des tentatives totales et réussies est présentée sur la **figure 9.11 A**, qui situe le mode de la distribution à proximité du centre de la frayère (1-2 m). Remarquons toutefois que ce mode correspond à un pourcentage élevé de tentatives avortées alors que la distribution des tentatives réussies présente une allure plus homogène.

Le pourcentage de succès est corrélé significativement à l'excentricité des sites de frai, la relation présentée sur la **fig. 9.11 B** étant de type bilogarithmique et significative au seuil 0,05. Cette relation précise donc que **la probabilité de succès d'une tentative de frai est d'autant plus élevée que cette tentative est distante de la zone où sont concentrés les mâles non-courtisans**. Intuitivement, nous pouvons concevoir qu'une tentative de frai prenant place au sein de la zone occupée par les mâles non-courtisans impliquera un plus grand nombre de mâles participant à l'épisode de frai, facteur invoqué par Hancock *et al.* (1976) comme une des origines de la stratégie d'abandon, les mâles non-courtisans bloquant la femelle au cours du trajet vers le site de ponte ou la rejoignant au début de la phase de creusement du substrat. Au contraire, les épisodes de frai situés en périphérie de la frayère n'impliqueront quasi exclusivement que les mâles courtisans, ce qui permet d'augmenter sensiblement la probabilité de succès de la tentative de frai (voir aussi § 7.2.2).



**Fig. 9.11. A.** Distribution des localisations des tentatives de frai par rapport au centre de la frayère, correspondant à la zone de concentration maximale des mâles non-courtisans.

**B et C.** Modélisations du pourcentage de succès en fonction de l'excentricité des sites de frai et de la taille du géniteur femelle.

### 7.1.2. Efficacité liée aux caractéristiques du site de frai

Ce critère a déjà été partiellement envisagé dans les paragraphes traitant de l'habitat de frayère, précisant que la probabilité qu'une tentative de frai soit réussie est maximale pour les classes correspondant aux *preferenda* et plages d'utilisation de ces variables (respectivement 15-20 cm et 30-40 cm/s) et décroît sensiblement à des valeurs plus élevées ou plus faibles (fig. 9.10 A et B).

## 7.2. Composantes biotiques

### 7.2.1. Composante biologique intrinsèque (liée à la femelle)

Pour chacune des 24 femelles étudiées, nous avons calculé un pourcentage de succès, défini comme le quotient du nombre d'épisodes de frai réussis par le nombre de tentatives effectuées (**tableau 9.4**). Ce pourcentage varie entre 14,3 (F14) et 80,0 % (F24). Il est corrélé positivement et significativement à la taille estimée de la femelle (**fig. 9.11 C**). Compte tenu du coefficient de détermination élevé de cette relation ( $R^2 = 0,768$ ), nous pourrions définir la taille minimale des femelles pouvant participer au frai, du moins si nous supposons qu'une femelle ne participerait pas aux activités de reproduction si son efficacité absolue était nulle. La taille minimale prédite par cette équation est de 30,4 cm, valeur tout à fait comparable avec la taille minimale observée par Philippart (1977) dans l'Ourthe (30-31 cm). Le rôle de la taille de la femelle peut être interprété en termes de puissance et de vitesse de nage maximale, liées directement à la taille de l'individu (Kreitmann, 1932). Une femelle de grande taille pourra atteindre des vitesses plus élevées et donc se dégager plus aisément de l'agrégat de reproduction pour atteindre les sites de ponte ; de plus, sa puissance plus grande lui permettra aussi de creuser plus rapidement le substrat, ces deux facteurs pouvant expliquer l'accroissement du pourcentage de succès avec la taille de la femelle sur base d'une relation directe entre taille et puissance physique absolue.

Indépendamment du facteur puissance physique, la variation du pourcentage de succès des femelles pourrait être liée à d'autres variables corrélées à la taille du géniteur femelle. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons effectué des tests de corrélation simple entre la taille estimée des femelles et plusieurs variables pour lesquelles nous avons calculé des moyennes individuelles. Les résultats de ces tests sont présentés dans le **tableau 9.5**. Ils indiquent que les femelles de grande taille choisissent des sites de frai plus distants des zones où sont rassemblés les mâles non-courtisans. D'autre part, les profondeurs et vitesses caractérisant les sites de frai des géniteurs femelles de grande taille sont en moyenne plus proches des préférences de l'espèce présentés sur la **figure 9.10**. Selon les explications fournies dans les paragraphes précédents, ces trois facteurs pourraient intervenir en sus du critère de puissance pour expliquer le pourcentage de succès plus élevé chez les géniteurs femelles de grande taille.

**Tableau 9.5. Relations entre la taille des femelles et diverses variables liées aux comportements de frai. (\*) indique que nous avons inclus en sus les femelles F20, F22 et F23, pour lesquelles nous disposons des informations sur cette variable.** L'excentricité des sites de frai est mesurée sur les cartes d'habitat par rapport au centre géométrique de la frayère, où sont rassemblés les mâles non-courtisans. Les variables « différences moyennes... » ont été obtenues après calcul de la moyenne des variables profondeur et vitesse pour chaque femelle et comparaison avec la moyenne des tentatives réussies de la population étudiée en 1989-1990 (§ 6 ; **fig. 9.10**).

| Variable                                                                        | R      | F     | p      | DL     |
|---------------------------------------------------------------------------------|--------|-------|--------|--------|
| Nombre de tentatives réussies                                                   | 0,47   | 24,99 | < 0,01 | 18     |
| Excentricité moyenne des sites de frai                                          | 0,58   | 8,71  | < 0,01 | 18     |
| Différence moyenne entre vitesses choisies et vitesses pour la population       | - 0,43 | 3,90  | 0,06   | 18     |
| Différence moyenne entre profondeurs choisies et profondeurs pour la population | - 0,45 | 4,40  | 0,05   | 18     |
| Heure d'arrivée sur la frayère (vs lever soleil)                                | - 0,37 | 3,19  | 0,08   | 21 (*) |
| Durée de présence sur la frayère                                                | 0,41   | 3,41  | 0,08   | 18     |

### 7.2.2. Composantes biologiques extrinsèques

Par composantes biologiques extrinsèques, nous entendons l'influence de la présence des autres géniteurs, mâles ou femelles, sur le pourcentage de succès d'un individu femelle déterminé. La relation entre le nombre de géniteurs mâles et le pourcentage de succès des femelles avait déjà été abordée indirectement par Hancock *et al.* (1976), qui observaient une stratégie d'abandon lorsque le nombre de mâles courtisans dépassait 5 individus. Dans nos analyses, nous n'avons pu prendre en compte le nombre de mâles courtisans : d'une part, nous ne disposions pas de comptages précis pour toutes les tentatives de frai et, d'autre part, des mâles non-courtisans participaient également aux épisodes de frai et il s'est rapidement avéré impossible de les compter voire même de donner une estimation fiable pour chaque tentative. Pour cette raison, nous avons préféré exprimer le nombre de mâles en tenant compte de l'ensemble des géniteurs mâles présents sur l'aire de frayère (valeur maximale journalière : **tableau 9.2**). Nous avons également pris en compte le nombre de géniteurs femelles présents quotidiennement sur l'aire de frayère. Un test de corrélation multiple a été effectué entre ces deux variables et les pourcentages de succès individuels des 24 femelles.

Les deux variables ont des corrélations partielles significatives au seuil 0,1, la corrélation partielle étant négative pour le nombre de géniteurs mâles et positive pour le nombre de géniteurs femelles ( $F_{\text{total}} = 3,74$  ;  $p < 0,05$  ;  $R = 0,51$  ; 23 DL). Ces résultats tendent à confirmer les observations de Hancock *et al.* (*op. cit.*), en indiquant un pourcentage accru de tentatives avortées lorsque le nombre de géniteurs mâles est élevé, mais pondèrent cette relation par le nombre de géniteurs femelles, qui diminue proportionnellement le nombre de mâles par femelle. Il convient également de rappeler, comme nous l'avons précisé dans le paragraphe 5.4.1, que l'importance du nombre de mâles doit être relativisée par rapport aux études de Hancock *et al.*, puisque la taille des agrégats de reproduction observés dans nos études dépasse toujours 5 individus, limite qu'ils avaient interprétée comme seuil obligatoire d'orientation vers une stratégie d'abandon de la part de la femelle.

## Discussion générale

Dans cette discussion, nous aborderons les différents aspects de l'hyperespace reproducteur de *Barbus barbus* de manière séquentielle, selon l'ordre de présentation des résultats, en nous attachant d'abord au caractère saisonnier de la reproduction, puis au *timing* journalier, aux critères spatiaux et physiographiques et enfin aux aspects comportementaux.

## 8. Caractère saisonnier de la reproduction

Comme le signale Wootton (1990), dans une revue récente consacrée au problème, les mécanismes contrôlant le *timing* de la reproduction sont le résultat d'une interaction entre des facteurs endogènes contrôlant la maturation des gonades et un mécanisme permettant de synchroniser ce cycle endogène aux variables environnementales ou facteurs exogènes. Pour les espèces vivant à des latitudes élevées (espèces tempérées, arctiques ou antarctiques), les périodes de reproduction peuvent s'avérer extrêmement stables et présenter au fil des années un écart-type de moins d'une

semaine, comme observé par Cushing (1969) chez *Oncorhynchus kisutch*, *Pleuronectes platessa*, *Clupea harengus* et *Gadus morhua*. A ces hautes latitudes, la photopériode et la température apparaissent comme les deux principaux facteurs exogènes contrôlant le caractère saisonnier de la reproduction (revue dans Poncin, 1988), de manière directe ou indirecte (relation avec la disponibilité de la nourriture, ou du développement de la végétation pour les espèces requérant ce type de substrat).

## 8.1. Rôle de la photopériode

Le rôle de la photopériode sur le caractère saisonnier de la reproduction a été mis en évidence et expérimenté par de nombreux auteurs, particulièrement chez les *Salmonidae* chez lesquels une décroissance de la durée d'éclairement stimule la maturation et induit la ponte (*Salmo salar*, Eriksson & Lundqvist, 1980 ; *Oncorhynchus mykiss*, Breton *et al.*, 1983 ; *in* Poncin, 1988). Chez les *Cyprinidae*, deux modes d'action principaux ont été observés. Ils font intervenir :

- soit la **valeur absolue de la durée d'éclairement** : retard de la maturation des gonades en photopériode courte et constante (*Phoxinus laevis* ; Scott, 1979), voire inhibition de la maturation (*Carassius auratus* ; Vodc尼克 *et al.*, 1978) ; reproduction plus intense chez les géniteurs femelles de *Cyprinus carpio* maintenus à des photopériodes élevées (Davies & Hanyu, 1986) ;
- soit la **variation de la durée d'éclairement** : stimulation de la maturation sexuelle par l'augmentation de la durée d'éclairement (*Rutilus rutilus*, Worthington *et al.*, 1982) ; inhibition de la maturation par la décroissance de la photopériode (*Rhodeus ocellatus* et *Acheilognathus tabira* ; Hanyu *et al.*, 1982 *in* Poncin, 1988 ; *Gobio gobio*, Kestemont, 1987 b ; *Tinca tinca* ; Poncin *et al.*, 1987 ; *Leuciscus cephalus* ; Poncin, 1988).

Chez le barbeau fluviatile (Poncin, 1988, 1989), c'est ce dernier mode d'action qui a été observé au cours d'expériences réalisées en environnement contrôlé où une diminution de la photopériode met un terme à la ponte (ou du moins à la production d'oeufs) des barbeaux femelles et à la spermiation des mâles. Poncin (*op. cit.*) interprète ce mode d'action de la photopériode comme un contrôle inhibiteur de la reproduction, dont la fonction biologique serait de minimiser les risques d'investissements énergétiques réalisés à mauvais escient : en effet, les mois d'août et de septembre sont susceptibles de présenter les conditions environnementales (thermiques et hydrologiques) requises pour la reproduction de l'espèce (excepté le sens de la variation de la photopériode) mais les individus nés au cours de cette période n'auraient qu'une période de croissance très brève, et n'atteindraient probablement pas la taille minimale (au moins 4-5 cm, Philippart, 1977) leur permettant de franchir avec succès le cap de la période hivernale. Dans ces conditions, une ponte en août-septembre serait associée à un recrutement extrêmement faible, voire nul et correspondrait à un investissement énergétique extrêmement peu rentable. Ces considérations expliqueraient l'absence de reproduction chez le barbeau fluviatile en conditions naturelles au-delà du 15 juillet (Philippart, 1977 ; Poncin, 1988 ; notre étude).

La photopériode constitue donc le principal facteur déterminant la périodicité de la reproduction de *Barbus barbus*, en délimitant une période s'étalant de mi-janvier à mi-juillet. Comme le signale Poncin (1988), le rôle de la photopériode ou de ses variations au sein de cette période est probablement accessoire en milieu naturel. Cette hypothèse est confirmée par nos observations de comportements reproducteurs prenant place à des photopériodes différant de plus d'une heure selon les années et à des variations journalières de la durée d'éclairement très différentes (+ 4 min en 1990 vs + 2 min en 1991).

## 8.2. Rôle de la température

Le rôle de la température sur la périodicité de la reproduction a été noté chez plusieurs espèces de *Cyprinidae* : 10-12 °C chez *Chondrostoma nasus* (Lusk, 1967), 15-16 °C chez *Rutilus rutilus* (Escaffre & Billard, 1976) et *Gobio gobio* (Kestemont, 1987a), et 20 °C chez *Tinca tinca* (Breton *et al.* 1980). Chez *Barbus barbus*, le rôle déterminant de la température sur la périodicité de la reproduction avait été suggéré par Philippart (1977), ses résultats (t° 14-16 °C) confirmant les études de Hancock *et al.* (1976) et étant confirmés par la suite par les études de Poncin (1988) en milieu contrôlé, mais sur des barbeaux soumis au régime thermique naturel de la Meuse.

Nos études précisent le mode d'action de la température en faisant appel à la notion de **seuil thermique** autorisant l'expression des comportements reproducteurs et inhibant ces comportements lorsque la température redescend au-dessous de cette valeur. Nous montrons également que le seuil thermique est lié, non pas à la température moyenne journalière ou au maximum thermique journalier, mais strictement à la température minimale journalière (**tableau 9.3**), correspondant à l'heure de lever du soleil, qui précède le développement des comportements reproducteurs sur la frayère.

### 8.2.1. Signification écologique du seuil thermique de ponte

La signification du seuil thermique de ponte peut être abordée sur la base des travaux d'Absil (1989) qui décrivent l'influence de la température sur la mortalité et le développement des oeufs et larves de *Barbus barbus*. En effet, Absil remarque en milieu contrôlé qu'une température moyenne inférieure à 14,7 °C ne permet pas l'achèvement du développement, qui s'arrête au stade de la neurulation. Si la température est inférieure à 12 °C, le stade *morula* n'est pas dépassé. Ces observations sont confirmées par les expériences réalisées en milieu naturel consistant en des implantations d'oeufs (paniers d'incubation) dans des rivières d'accueil, et notamment dans l'Aisne où la mortalité des oeufs est totale à une température moyenne oscillant entre 13,4 et 14,4 °C. Ces expériences pourraient expliquer, du moins si nous lions la stratégie de reproduction au paramètre de survie de la progéniture, pourquoi le frai ne se déroule pas dans l'Ourthe à des températures inférieures à celles observées : la mortalité des oeufs et larves produits à des températures inférieures au seuil thermique serait totale, ce qui se traduirait par un investissement énergétique à rentabilité nulle, solution écologiquement inacceptable, particulièrement pour une espèce présentant une stratégie à degré d'itéroparité élevé (maturité tardive chez les femelles, une ponte par cycle annuel).

Ces considérations n'éclairent toutefois qu'une partie de la notion de seuil thermique, en expliquant son rôle de limite inférieure d'efficacité. Toutefois, elles n'expliquent pas son caractère obligatoire et notamment pourquoi le frai se déroule dès que la valeur-seuil est atteinte et pas plus tard dans la saison. Les travaux d'Absil (1989) en milieu contrôlé indiquent en effet que le taux de survie est proportionnel à la température au-dessus du seuil thermique. De plus, la température influence la vitesse du développement, dont la durée à une température moyenne de 16 °C est double de celle observée à 20 °C (Penaz, 1973 ; Absil, 1989). Des pontes déposées à des températures nettement supérieures au seuil thermique se trouveraient dans un contexte écologique plus favorable : meilleure survie initiale, développement plus rapide et donc probabilité moindre d'exposition aux risques de baisse de la température en deçà du seuil, de colmatage du substrat (cf. § 10.2), de modification du substrat par les crues, voire même de prédation par les invertébrés benthiques (Mills, 1980). Dès lors, et si nous nous basons strictement sur l'hypothèse d'une stratégie de reproduction liée à la survie initiale de la progéniture, *Barbus barbus* devrait pondre dans l'Ourthe au cours des mois de juin-juillet pendant lesquels la probabilité que la température descende au-dessous du seuil thermique est minimale (**fig. 9.12**). Dès lors comment expliquer cette « hâte » des barbeaux à pondre dès que la température dépasse ce seuil critique ?



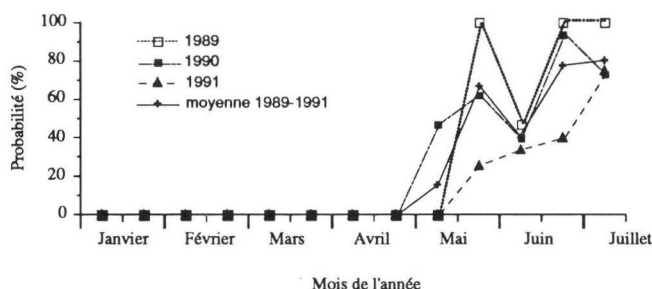


Fig. 9.12. Probabilités de dépassement du seuil thermique (température minimale journalière de l'eau = 13,5 °C) par quinzaine dans l'Ourthe au cours des périodes de l'année où la reproduction n'est pas limitée par la décroissance de la photopériode (janvier -15 juillet). Données de 1989-1991.

### 8.2.2. Interprétation du caractère obligatoire du seuil thermique

Plusieurs phénomènes de rétrocontrôle sont susceptibles d'expliquer le caractère obligatoire du seuil. Le premier a déjà été évoqué dans les paragraphes traitant du rôle de la photopériode et fait référence à la notion de **taille minimale devant être atteinte avant la période hivernale** qui constitue une phase critique dans les courbes de mortalité des générations (Philippart, 1977). Les survivants de ponte précoce auraient tendance à être sélectionnés en tant que meilleurs compétiteurs vis-à-vis des survivants des pontes tardives : leurs capacités physiques plus grandes (liées à la taille) augmenteraient la probabilité d'échapper aux prédateurs et de se nourrir en automne dans des milieux lotiques, où la capacité de nage constitue un facteur limitant (cf. chapitre 7). Une autre hypothèse plausible fait appel à l'action indirecte de la température comme principal facteur modulant les variations du niveau d'eau. Cette hypothèse trouve un cadre d'application dans les cours d'eau d'Europe Méridionale et Centrale, qui sont soumis à des assèchements partiels et dont le cours est intermittent pendant l'été. Dans ces conditions, une espèce pondant tardivement dans la saison risquerait de confiner sa progéniture dans une zone très restreinte du cours d'eau entourant l'aire de frayère et donc d'augmenter les risques de compétition intraspécifique chez les larves et alevins se nourrissant sur une ressource quantitativement limitée et peu renouvelable. Cette hypothèse expliquerait la ponte précoce de certains cyprins méridionaux comme *Barbus haasi*, qui se reproduit dès que la température est favorable, et donc dans des conditions où la présence d'un flux d'eau continu permet une dispersion des alevins (De Magalhaes, communication personnelle). Cette hypothèse ne peut s'appliquer directement au cas actuel du barbeau fluviatile en région tempérée mais pourrait se révéler comme une réponse comportementale développée par l'espèce avant la colonisation des zones tempérées actuelles de son aire de répartition.

Le caractère obligatoire du seuil peut également s'interpréter en termes d'**avantage lié à la synchronisation des géniteurs**. Cette synchronisation marquée, illustrée dans nos études par le nombre maximum de géniteurs observés les premiers jours de frai, permettrait d'augmenter la probabilité de rencontrer des partenaires mûrs dans des conditions où l'investissement reproducteur peut être efficace et constituerait un avantage certain à l'échelle individuelle mais également au plan de l'espèce en maximisant la diversité ponctuelle de la population reproductrice et donc potentiellement la diversité génétique (bien que ce dernier point doive être relativisé sous l'angle de la fidélité à un domaine vital précis et du homing reproducteur probable chez *Barbus barbus*, cf. chapitre 3, § 6.1 et 6.2). Au plan de la population, la synchronisation agit principalement au niveau de la maturation finale des femelles et notamment au niveau des phases d'ovulation mais elle apparaît également nécessaire pour les individus



mâles, dont la maturation des gonades est atteinte bien avant celle des femelles (Philippart, 1977), et qui ne sont présents sur les frayères que pendant les journées où le seuil thermique est atteint. En l'absence de synchronisation au moyen d'un seuil, les mâles (mûrs plusieurs jours ou semaines avant les femelles) occuperaient les frayères en l'absence des femelles, cette situation apparaissant comme une prise de risque et un investissement peu rentable chez une espèce où les mâles ne préparent pas de site de ponte et ne défendent pas de territoire.

Enfin, un des avantages majeurs d'une ponte précoce pourrait être de **permettre un second frai** si les conditions favorables sont réunies, aspect que nous développons dans le § 8.2.3.

### 8.2.3. Argumentation en faveur d'une seconde maturité sexuelle au cours d'un cycle annuel

Le phénomène de pontes répétées au cours d'une même saison a été observé chez plusieurs espèces de cyprins à pontes asynchrones comme *Cyprinus carpio* (Horvath, 1986), *Alburnus alburnus* (Mackay & Mann, 1969) et *Gobio gobio* (Kestemont, 1987 a). Il a également été décrit en captivité chez *Barbus barbus*, dont les femelles peuvent accomplir jusqu'à 15 maturités successives au cours d'une année dans un environnement contrôlé où la température est maintenue à 20-21 °C en photopériode naturelle (Poncin, 1988). Bien que l'existence de pontes répétées n'ait jamais été mise en évidence en milieu naturel chez *Barbus barbus*, cette hypothèse semble plausible puisque des barbeaux femelles élevés en environnement contrôlé mais soumis à des conditions photopériodiques et thermiques naturelles (régime thermique de la Meuse à Huy) ont entamé une seconde ovulation à quelques semaines d'intervalle (Poncin, 1988). La présence, en 1990, de 2 périodes de frai distantes de 15 jours nous incline à cautionner cette hypothèse d'un second frai en milieu naturel.

Comme nous l'avons précisé dans le § 3.2.2.2, il est peu probable que cette seconde période de frai corresponde à l'expression de comportements reproducteurs par des individus femelles n'ayant pas frayé en début mai et dont la maturation finale des gonades aurait été bloquée par la chute de température qui a suivi cette première phase de frai : en effet, selon cette hypothèse et en raison de la précision du seuil thermique, ces femelles auraient dû frayer les 17 et 18 mai, dès que la température de l'eau dépassait le seuil thermique, ce qui n'a pas été le cas. Sans qu'il nous soit possible d'en apporter une preuve tangible, cette situation renforce l'hypothèse d'une seconde maturation au cours de cette année. En effet, si nous nous basons sur les études de Poncin (1988), la durée minimale des intervalles entre 2 périodes de pontes successives est de l'ordre de 12 jours à une température de 20,5 °C, soit 246 jours-degrés. Comparons maintenant cette valeur de 246 jours-degrés à la quantité de chaleur qu'auraient reçue les femelles ayant frayé dès le 4 mai. La somme cumulée des jours-degrés dans l'Ourthe (calculée sur la base de la température journalière moyenne) révèle une valeur de 173 jours-degrés accumulée du 5 au 17 mai inclus. Cette valeur est nettement inférieure à la valeur observée par Poncin et tend à nous montrer qu'une deuxième ponte n'aurait pas pu se dérouler le 17 ou le 18 mai (quantité de chaleur reçue insuffisante). Si nous prenons la date du 22 mai comme limite, la quantité de chaleur reçue par les femelles du 5 au 21 mai inclus est de 253 jours-degrés, soit une valeur comparable à celle observée par Poncin (*op. cit.*), et qui devrait donc pouvoir permettre une nouvelle maturation complète des gonades chez certaines femelles.

Au plan de la quantité de chaleur reçue, ces femelles n'auraient donc pas pu effectuer un second frai avant le 22 mai puisque la quantité minimale de chaleur reçue n'était pas atteinte. Selon cette argumentation, nous pouvons considérer que ces poissons auraient frayé dès que possible, à savoir dès que la température était favorable (minimum > 13,5 °C) et que la quantité de chaleur reçue avait permis à leurs gonades de mûrir complètement à nouveau. Cette nouvelle « hâte » à se reproduire confirmerait en tous points les hypothèses sur les stratégies de reproduction émises dans les paragraphes précédents et résumées dans le § 8.3.

## 8.2.4. Variabilité et origine du seuil thermique : hypothèse fonctionnelle de homing thermique

### 8.2.4.1. Constat de la variabilité du seuil thermique dans différentes situations

Le dernier aspect qu'il convient d'examiner est la variabilité du seuil thermique. Dans la situation étudiée en Ourthe, la constance du seuil est certes remarquable mais des observations effectuées dans des environnements différents révèlent une variabilité élevée de la température seuil déclenchant les activités reproductrices chez le barbeau fluviatile. Ainsi, dans la partie méridionale de l'aire de répartition du barbeau, des observations effectuées sur les barbeaux de la Lergues (bassin de l'Hérault, en France) indiquent que les activités reproductrices n'avaient pas encore débuté alors que la température moyenne du cours d'eau était de 19 °C, suggérant une variabilité géographique du seuil thermique. Les études réalisées par Poncin (1988), sur des barbeaux élevés à une température moyenne constante de 20-21 °C puis soumis au régime thermique naturel de la Meuse, montrent qu'au cours de la première saison suivant le changement de régime thermique, les femelles ne se reproduisent que lorsque la température moyenne atteint 20 °C. Cette variabilité du seuil thermique peut être interprétée comme l'expression de différences génotypiques (sélection au fil des générations des souches présentant des seuils thermiques les mieux adaptés au régime thermique du cours d'eau) ou d'une plasticité phénotypique.

Dans l'état actuel des connaissances sur le barbeau fluviatile, il ne nous est pas permis de statuer de manière rigoureuse sur le rôle prépondérant de l'une ou l'autre hypothèse, qui demandent une confirmation, par détermination rigoureuse des températures choisies pour la reproduction au sein de l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce et par expériences croisées de transplantation, comme celles effectuées par Mann *et al.* (1984) pour déterminer la nature de la périodicité de la reproduction chez le chabot *Cottus gobio*. Un élément de réponse est toutefois apporté par les études de Poncin (1988), qui montrent que la température à laquelle se reproduisent les barbeaux élevés à température constante puis soumis au régime thermique naturel de la Meuse correspond à la température d'élevage la première année, alors que la seconde année les premières activités reproductrices sont observées à une température comparable à celle des populations de l'Ourthe (température moyenne = 16-17 °C).

### 8.2.4.2. Formulation générale de l'hypothèse de mémoire et de homing thermique

A partir de ces différents éléments, et plus particulièrement en raison de la similitude entre conditions thermiques au cours du développement et de la reproduction, nous suggérons que **le seuil thermique auquel répondront les géniteurs est déterminé par les conditions rencontrées au cours des premières années de leur vie, et maintenu à long terme sous forme d'information mémoire au niveau du système nerveux central**. Cette hypothèse de mémoire thermique fait appel à la notion d'imprégnation, donc à l'existence d'une période sensible au cours de laquelle la mémorisation de l'information sera possible. L'étendue et la position de cette période sensible sur l'échelle temporelle sont variables selon le phénomène qui fait l'objet de l'empreinte et selon les espèces, mais en règle générale, l'imprégnation est maximale à un âge donné puis décroît progressivement après ce pic (cf. Hess, 1959 chez *Anas platyrhynchos*).

En théorie (selon Bateson, 1966), la capacité de répondre sélectivement à certains aspects de l'environnement dépend d'éléments qui sont acquis à un stade précoce du développement, au moment où le système sensoriel commence à être fonctionnel. Aussi, la mise en place d'une mémoire thermique pourrait en principe s'effectuer dès que l'individu peut percevoir et intégrer des stimuli thermiques, donc au cours de la période pendant laquelle son système nerveux et ses structures cérébrales se mettent en place. Si nous nous référons aux travaux de Penaz (1973) et d'Absil (1989), la mise en place des structures cérébrales chez *Barbus barbus* se fait dans un laps de temps

variant de 5 à 7 jours après la fécondation. Aussi, si la mise en place de la mémoire thermique s'effectue dès les premiers jours, le poisson est donc susceptible de garder en mémoire les conditions thermiques de son primo-développement. Selon notre hypothèse, si le poisson, devenu adulte, recherche pour se reproduire les mêmes conditions thermiques que celles qu'il a connues au cours de son primo-développement, nous pourrions parler d'un phénomène de **homing thermique**.

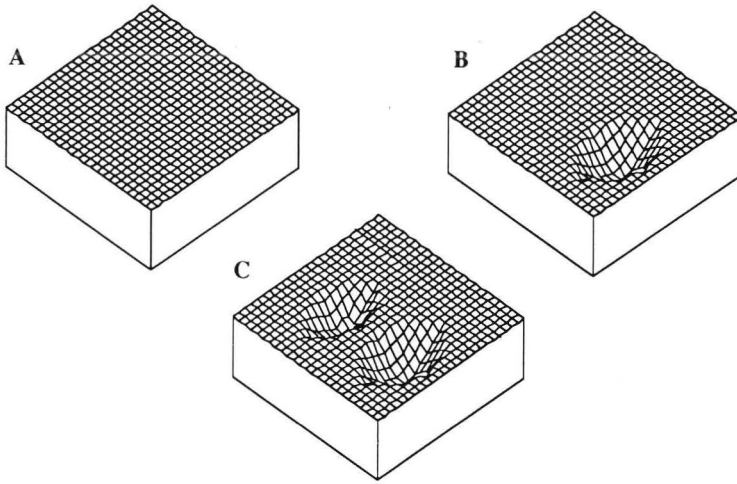


Fig. 9.13. Illustration du principe d'inscription d'une trace mnésique. (d'après Hopfield, 1982 in Godaux, 1990). Le bloc relief représente l'énergie calculatoire des différents états possibles d'un réseau de neurones constituant une zone mémoire. L'énergie calculatoire maximale correspond à la situation où l'efficacité des synapses du réseau est maximale, alors que l'inscription d'un souvenir en mémoire s'effectue par le biais d'une modification de l'efficacité des synapses, donc par une diminution de l'énergie calculatoire des états du réseau. Chaque point d'intersection représente un état du réseau dont l'énergie calculatoire est matérialisée par la hauteur du bloc relief à cet endroit. La situation A illustre une zone mémoire dont tous les états ont la même énergie calculatoire, donc une zone vierge. Si une première trace mnésique s'inscrit dans la zone mémoire (B), un ensemble de synapses voient leur efficacité se modifier, ce qui diminue l'énergie calculatoire d'un état particulier du réseau et une « vallée » se creuse (vallée, puisque l'énergie calculatoire des états voisins est elle aussi diminuée). Si une seconde trace mnésique différente de la première s'inscrit, une seconde vallée se creuse (C), situation pouvant correspondre à une ambiguïté.

#### 8.2.4.3. Plasticité du homing thermique

Présentée sous cette seule forme, notre hypothèse fonctionnelle du homing thermique traduit à la fois une plasticité quant à la valeur de la température seuil et une certaine rigidité dans ses conditions de mise en place, laquelle est relativement incompatible avec la dynamique de colonisation des cours d'eau par l'espèce au cours des périodes post-glaciaires, puisqu'empêchant une reproduction des géniteurs colonisateurs à des températures inférieures à celle de leur propre développement. Cette incompatibilité est toutefois levée (dans les limites des conditions thermiques autorisant la survie et le développement des oeufs et larves) par la plasticité individuelle observée par Poncin (*op. cit.*), puisqu'une femelle née et élevée à une température de 20-21 °C peut se reproduire à une température inférieure la deuxième année suivant sa remise dans les conditions d'un régime thermique naturel. Par comparaison avec le phénomène de homing spatial bien connu chez les salmonidés (cf. note page 412), l'existence de périodes sensibles supplémentaires (et donc d'inscriptions multiples d'informations en mémoire) est plausible, ces périodes correspondant aux pics d'hormones thyroïdiennes, donc aux périodes circumreproduction au cours du cycle annuel du barbeau fluviatile (Poncin, *op. cit.*).

Suivant l'hypothèse de la mémoire dynamique de Arbib (1972) et le principe de son fonctionnement selon lequel l'information s'inscrit par modification de l'efficacité des synapses, sous forme de diminutions d'énergie calculatoire des états d'un réseau de neurones (fig. 9.13, Hopfield, 1982), la concordance de traces mnésiques inscrites lors de périodes sensibles différentes permet un renforcement alors que la non-concordance de ces traces est théoriquement susceptible de générer une ambiguïté. Cette ambiguïté est réelle lorsque les éléments ou situations correspondant aux différentes traces mnésiques existent simultanément sur les échelles considérées, ce qui est effectivement le cas du homing « spatial » de salmonidés dont la smoltification s'est effectuée dans un environnement différent de celui de leur premiers stades de développement. Par contre, elle serait théoriquement inexistante pour le homing thermique, puisque les situations (températures A et B) n'existent pas simultanément, et, comme les activités reproductrices du barbeau fluviatile sont inhibées par une photopériode décroissante, le seuil thermique retenu correspondrait immanquablement à la plus basse des 2 températures inscrites en mémoire.

#### 8.2.4.4. Implications théoriques, limitations et avantages

Cette dernière considération (non-ambiguïté du seuil thermique en situation de non-concordance des traces mnésiques) impliquerait théoriquement que les seuils thermiques auraient tendance à évoluer progressivement vers la température limite de développement des oeufs. Précisons que cette hypothèse de non-ambiguïté n'est rigoureusement correcte qu'à l'échelle individuelle. Elle le sera également à l'échelle de la population à condition que la température soit la seule variable intervenant au plan de la survie. Si d'autres variables comme le débit, la disponibilité de la nourriture pour les alevins ou la présence de compétiteurs interviennent, la pression qu'elles exercent peut amener l'espèce à déplacer sa plage thermique de reproduction vers des températures plus élevées de manière à rencontrer les autres conditions nécessaires à sa pérennité. Cette interprétation s'appliquerait principalement pour la partie méridionale de l'aire de répartition du barbeau fluviatile, dont les cours d'eau présentent des régimes thermiques caractérisés par des températures estivales nettement plus élevées qu'en Ourthe.

L'avantage du mécanisme dans un contexte évolutif a déjà été discuté en termes de rentabilité d'investissement énergétique et de synchronisation des géniteurs (§ 8.2.1). En ce qui concerne la rentabilité de l'investissement, notre hypothèse de homing thermique l'explique à l'échelle individuelle en précisant le choix de la température de ponte en termes de conditions thermiques sécurisantes puisqu'elles ont permis à l'individu de survivre, de se développer et finalement d'arriver au stade de géniteur. Quant à la synchronisation, elle serait théoriquement maximale au sein de chaque classe d'âge et moindre entre les différentes classes d'âge, en fonction de la variabilité des conditions thermiques rencontrées au cours des différentes saisons de reproduction (théoriquement sous forme d'une gaussienne). Dans ce cadre, la synchronisation globale de la population serait d'autant plus élevée que le seuil thermique serait proche de la température limite inférieure de développement embryonnaire et larvaire, puisque les individus dont l'imprégnation thermique serait associée à une température inférieure à la température de développement ne seront pas représentés dans la future population de géniteurs. La quasi-identité de ces deux températures (seuil et limite de développement) dans l'Ourthe peut expliquer la synchronisation élevée que nous avons observée au cours des trois années d'études.

#### Note : mémoire et phénomène de homing chez les salmonidés :

La plasticité thermique peut être rapprochée (dans une certaine mesure) de certaines études traitant de la précision du phénomène de homing chez les salmonidés. Ces études montrent en effet que le taux de non-retour (taux d'erreur ou « straying rate ») est minime pour des poissons qui sont nés et ont passé l'ensemble de leurs stades de vie juvéniles (y compris la smoltification) dans le même cours d'eau (cf. Stabell, 1984 pour revue). Ces observations en milieu naturel attestent de la « qualité » chez les salmonidés de la mémoire à long terme, dont l'existence et le maintien (jusqu'à 18 mois) ont été prouvés expérimentalement par études de réponses encéphalographiques suite à une imprégnation à la morpholine (Dizon *et al.*, 1973 ; Cooper & Hasler, 1974, 1976). Par contre, des expériences de transplantation d'individus au stade pre-smolt montrent un retour très faible (0,09 %) dans la rivière d'accueil, tendant à

montrer que l'imprégnation ne s'est pas bien déroulée (Rosseland, 1965). De même, il a été prouvé que des saumons produits par reproduction artificielle et incubés en pisciculture développaient un comportement de homing vis-à-vis de ce milieu artificiel qui les avait vu naître et grandir, et ce, avec un bon taux de retour (Gudjonsson, 1970).

La comparaison de ces différentes observations et expériences suggère l'existence chez les salmonidés de deux périodes d'imprégnation et d'inscription d'informations en mémoire : l'une prenant place au cours du développement du système nerveux et l'autre au cours de la smoltification, qui s'accompagne de modifications neuroendocrines importantes, dont une augmentation de la concentration des hormones thyroïdiennes (surtout T4 ; Scholz, 1980). Or on sait que la thyroxine peut influencer directement le système nerveux central et les organes des sens (cf. Oshima et Gorbman, 1966 a & b, Hara *et al.*, 1966), notamment par la facilitation de la réponse aux stimuli olfactifs. Dans ce cas, on pourrait comprendre que, s'il y a concordance entre les stimuli perçus au cours des différentes périodes sensibles, il peut y avoir renforcement et mise en place de la mémoire à long terme. Dans le cas où il n'y aurait pas concordance entre les deux traces mnésiques, apparaît la notion d'ambiguïté, pouvant expliquer l'inefficacité relative de la mémoire à long terme et par extension l'augmentation des taux d'erreurs.

### 8.3. Synthèse et conclusion

L'ensemble de ces considérations nous amène donc à expliquer pourquoi le frai se déroule aux moments observés et pas plus tôt ni plus tard et donc à justifier le caractère obligatoire du seuil thermique, dont l'avantage est évident dans un contexte évolutif. Ainsi, si nous partons d'une espèce dont les oeufs et larves présentent des exigences thermiques précises et relativement constantes, les seuls alevins et juvéniles survivants seront ceux qui se seront développés à des températures supérieures à la limite thermique de développement, ce qui tendra à éliminer au fil des générations les pondeurs trop précoces. Pendant la période de croissance, les meilleurs compétiteurs seront les individus de grande taille dont la probabilité d'échapper aux prédateurs et de se nourrir pendant les phases critiques de l'hiver sera plus élevée. Ceci tendra à éliminer au fil des générations les pondeurs trop tardifs et à regrouper les générations nouvelles dans une gamme relativement précise d'exigences thermiques adaptées au régime thermique du cours d'eau (« dilution of less adapted genes »). Nos réflexions nous amènent à suggérer que le maintien de cette gamme thermique précise au sein d'un environnement stable serait assuré par un mécanisme mettant en jeu la mise en place d'une mémoire thermique au cours des premiers stades de développement et la recherche de conditions thermiques comparables à l'information contenue dans cette mémoire, par un phénomène de type homing thermique.

Précisons que les hypothèses liées à la nature du seuil thermique et à son caractère obligatoire ne sont absolument pas incompatibles avec la situation observée en milieu contrôlé par Poncin (1988), qui met en évidence la multiplication des pontes complètes chez les barbeaux femelles (jusqu'à 8 pontes par femelle en photopériode naturelle) dans des conditions de température stable et élevée (20-24 °C). Dans ces conditions, la température est toujours supérieure ou égale en conditions de développement des individus (20-21 °C) et les poissons peuvent entrer en cycle de maturation-reproduction tant que la photopériode est croissante ou stable et ce, jusqu'à l'épuisement des gonades, le nombre élevé de maturations au cours d'un cycle annuel dépendant à ce moment de la disponibilité absolue et relative de la nourriture et de sa conversion en production sexuelle.

## 9. Périodicité des activités reproductrices au cours du cycle journalier

Nos observations indiquent une périodicité diurne marquée des activités reproductrices chez *Barbus barbus* : les séquences de frai prennent place exclusivement au cours de la photophase et principalement pendant la matinée. Ce patron journalier d'activités, confirmant les activités décrites par Hancock *et al.* (1976), Gougnaud (1987) et Jendarme (1991) contraste singulièrement avec les patrons journaliers d'activités



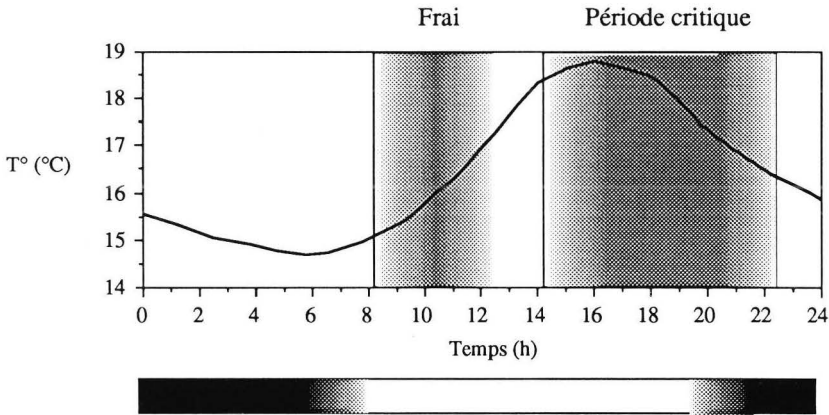
habituellement observés lorsque la température de l'eau dépasse 10 °C, lesquels sont caractérisés par une structure bimodale crépuscule-aurore (chapitre 4). La phase d'activités crépusculaires est certes présente au cours des jours de frai (fig. 4.10) et correspond aux activités de nutrition, comme le suggèrent des observations effectuées en pêche électrique le lendemain du frai (08/05/90), où la présence de fèces était relevée chez tous les individus capturés. Par contre, le mode de l'activité est diurne et prend place à une période du cycle journalier au cours de laquelle les activités sont généralement très réduites sur l'ensemble du cycle annuel.

La présence de périodes de pontes bien définies au cours du cycle journalier apparaît comme un phénomène relativement fréquent chez les poissons téléostéens. Ainsi, Ferraro (1980) qui étudie 12 espèces marines au large de New York observe que 8 de ces espèces se reproduisent en soirée ou au cours de la nuit, 2 au cours de l'après-midi, une le matin alors qu'une seule espèce (*Scomber scombrus*) se reproduit sur l'ensemble du cycle journalier. Chez les espèces présentant des pontes démersales, la reproduction peut être synchronisée avec le cycle lunaire et prend place au moment de la journée correspondant à la marée haute (*Leuresthes sp.* ; Moffat & Thompson, 1978 ; *Menidia menidia* : Middaugh, 1981). Chez certaines espèces comme le tétra *Hyphessobrycon pulchripinnis*, la reproduction est même strictement confinée aux premières heures de la matinée, traduisant une limitation physiologique empêchant les mâles d'émettre de la laitance et de fertiliser les oeufs en dehors de cette période très précise du cycle journalier (Nakatsuru & Kramer, 1982). De même, la rupture des patrons et rythmes journaliers d'activités au moment de la reproduction a été notée par plusieurs auteurs, aussi bien chez des espèces marines (Lobel, 1978 ; Nash, 1982) que dulcicoles, comme *Perca flavescens*, espèce diurne se reproduisant au cours de la scotophase (Helfman, 1981).

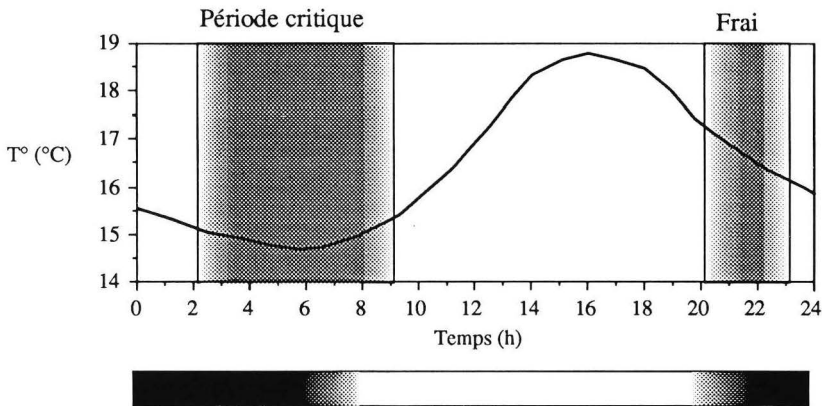
L'hypothèse la plus couramment admise pour expliquer ces deux phénomènes (périodicité marquée et rupture du patron d'activités) fait référence à une tentative de maximalisation de la survie de la ponte et de la progéniture au détriment des préférences intrinsèques des géniteurs, voire même de leur sécurité (Johannes, 1978 in Helfman, 1986). Elle repose sur la notion de périodes critiques au cours du développement embryonnaire et sur la nécessité que ces périodes critiques se déroulent dans des conditions environnementales favorables. Même si nous supposons l'existence de plusieurs périodes critiques dans le développement embryonnaire et larvaire (ex. stades de gastrulation, d'éclosion et de passage à une alimentation exogène), il nous apparaît logique que la période critique initiale soit intrinsèquement la plus importante puisqu'elle conditionne directement l'accès aux autres phases du développement.

Les travaux d'Absil (1989) montrent que la période critique initiale au cours du développement embryonnaire de *Barbus barbus* apparaît au cours de la phase de segmentation, et plus particulièrement entre 6 et 10 heures après la fécondation, période pendant laquelle une température inférieure au seuil thermique bloque le développement et accroît considérablement la mortalité. Ces informations permettent de préciser la signification écologique du frai diurne matinal chez le barbeau fluviatile (fig. 9.14). En effet, si le frai prenait place au cours de la phase d'activités crépusculaires (21h00), les oeufs atteindraient la période critique initiale entre 03h00 et 07h00, soit à un moment de la journée où la température journalière atteint sa valeur minimale et où les conditions d'oxygénation sont les plus défavorables dans une rivière de la zone à barbeau. Une telle stratégie correspondant aux préférences des adultes pour une faible luminosité risquerait de minimiser la survie des alevins et l'efficacité du frai et du recrutement subséquent. Au contraire, un frai diurne prenant place entre 08h00 et 12h00 permettrait aux oeufs de traverser la période critique initiale entre 14h00 et 18h00 (pour les oeufs pondus à 08h00), soit dans des conditions où le taux d'oxygène est élevé (photosynthèse) et où la température atteint son maximum journalier, permettant de maximiser la survie au cours de cette phase critique. **Ces considérations nous amènent à conclure sur un avantage stratégique des pondeurs diurnes chez *Barbus barbus*.**

### A. Stratégie efficace



### B. Stratégie inefficace



**Fig. 9.14.** Implications stratégiques de la périodicité des activités reproductrices du barbeau fluviatile au cours du cycle journalier, en relation avec la période thermique critique initiale du développement. Deux situations envisagées :

- A. Stratégie avec frai diurne, développée par l'espèce et plaçant les oeufs dans des conditions thermiques favorables ;
- B. Stratégie avec frai crépusculaire, non développée par l'espèce et plaçant les oeufs dans les conditions thermiques les plus défavorables à l'échelle du cycle journalier.

Le caractère diurne du frai peut également être mis en parallèle avec le seuil thermique identifié dans nos études et qui fait référence à la température minimale journalière survenant au cours de l'heure suivant le lever du soleil. Si nous admettons le caractère déclencheur et obligatoire du seuil, le rassemblement des géniteurs sur les frayères et le frai devraient débiter dès que la température augmente à nouveau après avoir atteint le minimum journalier, ce qui est effectivement le cas (§ 4.2).



## 10. Signification du choix de l'habitat de frai

La recherche de conditions très précises pour l'habitat de frai a été mise en évidence chez plusieurs espèces dont *Salmo trutta fario* (Shirvell & Dungey, 1983) et *Thymallus thymallus* (Persat, 1988). La signification du choix de conditions précises peut être envisagée sous deux angles principaux : **faisabilité pour les géniteurs et survie de la progéniture** (oeufs et larves), ce second aspect pouvant sélectionner au fil de l'évolution les souches ou gènes liés à des comportements reproducteurs plaçant la future progéniture dans des conditions optimisant sa survie.

### 10.1. Rôle de la vitesse de courant

La recherche de vitesses comprises dans une gamme précise peut être liée à des critères de propulsion et d'hydrodynamique lors des épisodes de frai. La femelle doit en effet pouvoir creuser le gravier avec son pédoncule caudal pour y déposer ses oeufs, plusieurs centimètres sous la surface. Dans ces conditions, il apparaît nécessaire que les vibrations latérales du pédoncule caudal, qui tendent à faire progresser la femelle vers l'amont, soient compensées par un courant suffisant pour la maintenir sur place et lui permettre de transformer une poussée horizontale en poussée verticale associée au creusement du substrat. Dans cette situation, la position adoptée par la femelle pour le frai (forte cambrure et les nageoires pectorales complètement écartées ; **fig. 9.6, photo 5**) offrirait la plus forte prise au courant (vitesse maximale à la surface de l'eau) et serait une garantie supplémentaire du succès du frai. En corollaire, des vitesses de courant trop élevées ne permettraient pas à la femelle de maintenir une position fortement cambrée au moment de la ponte, hypothèse étayée par le pourcentage élevé de tentatives avortées à des vitesses supérieures à 60-70 cm/s.

Cette hypothèse plausible du rôle-clé joué par la vitesse de courant, émise également par Persat (1988) pour le comportement reproducteur d'un autre pondeur lithophile, l'ombre commun (*Thymallus thymallus*), ne peut toutefois faire office de panacée. En effet, des séquences de frai complètes, incluant les phases de pontes, ont été observées chez *Barbus barbus* en aquarium (Gougner, 1987 ; Jendarme, 1991), dans des conditions où la vitesse de courant était nulle ou très faible (courant de la pompe de circulation de l'aquarium), pour autant que le substrat présenté aux géniteurs soit constitué de graviers. Ces expériences suggèrent qu'une vitesse de courant faible n'est pas un facteur limitant strictement *per se* le choix du site de frai, mais qu'elle intervient probablement en milieu naturel de manière indirecte, en relation avec la nature du substrat qui lui est associé, sur base des courbes liant la taille des particules du substrat et la vitesse de courant (Schmitz, 1961 ; Nielsen, 1950 in Hynes, 1972). Shirvell & Dungey (1983) suggèrent que, « en milieu naturel, la sélection de vitesses de courant identifiées comme "correctes" pour la reproduction puisse avoir évolué comme un substitut de la recherche d'un substrat idéal, permettant de maximiser le succès reproducteur ».

### 10.2. Rôle du substrat

Comme les oeufs de *Barbus barbus* présentent un chorion dont les propriétés adhésives sont très faibles, ils doivent être enfouis par les géniteurs à une profondeur de plusieurs centimètres afin d'éviter un entraînement par le courant et un dépôt dans des zones lenticulaires, peu favorables d'un point de vue thermique ou oxygène. De plus,

comme le barbeau fluviatile appartient à la catégorie d'espèces ne gardant ni la ponte ni les juvéniles (« nonguarders of eggs and young » ; Balon, 1975, 1981), l'enfouissement peut également être interprété comme une protection passive vis-à-vis de prédateurs.

L'enfouissement des oeufs dans le substrat implique des critères de malléabilité (creusement par les géniteurs), de stabilité (résistance à l'action du courant) et de perméabilité (percolation permettant une oxygénation des oeufs). Ce dernier critère est étroitement lié à la vitesse de courant, qui limite la taille des particules pouvant sédimenter, et s'avère souvent crucial pour la survie des oeufs et larves, comme l'ont montré plusieurs études sur les *Salmonidae*, autres pondeurs lithophiles enfouissant leurs oeufs : des corrélations négatives entre le pourcentage de sédiment fin dans le substrat et l'émergence ou la survie des alevins ont été mises en évidence chez *Oncorhynchus gorbuscha* (McNeil & Ahnell, 1964 ; Cooper, 1965), *Oncorhynchus kisutch* (Koski, 1966, Phillips *et al.*, 1975), *Oncorhynchus tshawytscha* (Tappel & Bjornn, 1983), *Salmo clarki* (Hall & Lantz, 1969) et *Oncorhynchus mykiss* (Phillips *et al.*, 1975 ; Tappel & Bjornn, 1983). Les mécanismes traduisant l'action du phénomène de colmatage (partiel ou total) du substrat sont multiples : réduction du flux d'eau autour des oeufs, diminution du taux d'oxygène dissous, augmentation locale des métabolites toxiques (CO<sub>2</sub> et ammoniacale), blocage de l'émergence, voire même écrasement des embryons lorsque le poids du substrat qui les recouvre est transmis par l'intermédiaire de matériaux très fins (suggéré par Cooper, 1965). Koski (1975) suggère également que le pourcentage de sédiments fins puisse avoir une action indirecte, en générant un stress qui augmente le métabolisme de base des embryons et cause donc une diminution de la croissance réalisée à partir des réserves endogènes. Tappel & Bjornn (1983) précisent que le même phénomène pourrait induire une émergence précoce des alevins, qu'une taille plus faible et des capacités de nage réduites par la vésicule vitelline (Thomas *et al.*, 1969) rendraient plus vulnérables à la prédation. A cet égard, notons que le pourcentage de sédiments fins dans le substrat d'une frayère est souvent plus faible après le passage des géniteurs (différence de 1 mm dans la taille moyenne des particules pour les frayères de *Salmo trutta fario* ; Shirvell & Dungey, 1983). Suivant ce raisonnement, l'action de fouille du substrat par les barbeaux géniteurs pourrait également être interprétée comme une préparation du site de ponte, condition favorable au dépôt et à la survie des oeufs.

### 10.3. Rôle de la profondeur

L'importance de la variable profondeur se traduit principalement par un évitement des profondeurs minimales (< 10 cm), qui ne permettent pas à la femelle de se redresser et de creuser le substrat pour y déposer ses oeufs. Ces zones de très faible profondeur sont probablement évitées parce qu'elles risqueraient d'être rapidement exondées. Même si les sites de frai ne sont pas exondés, une baisse du niveau d'eau dans ces zones s'accompagnerait d'une réduction de la vitesse de courant, et d'une augmentation rapide de la sédimentation de matériaux fins, donc un risque de colmatage du substrat et les conséquences précédemment décrites (cf. § 10.2). De plus, ces zones peu profondes seraient alors soumises à des gradients thermiques journaliers extrêmes (10-30 °C) amenant les oeufs dans des conditions thermiquement défavorables au cours de certaines périodes de la journée (nuit, aurore ; Absil, 1989).

En secteur lentique et profond, nous n'avons jamais observé de comportement reproducteur, mais il est probable que l'absence de frai dans ces secteurs s'explique par la structure du substrat (vitesses de courant faibles et forte sédimentation). L'évitement de zones plus profondes en secteurs lotiques (coulées, rapides) est probablement secondaire et lié à la rugosité du substrat, limitant les possibilités de creusement pour la femelle et d'enfouissement des oeufs. Une hypothèse complémentaire susceptible d'expliquer l'évitement de milieux lotiques profonds consiste à supposer la nécessité

d'une séparation entre les préférences pour les activités de nutrition et de reproduction, la compartimentalisation des deux activités permettant de minimiser soit les risques de cannibalisme sur les oeufs, soit les risques de perturbation du substrat de ponte par les activités de nutrition. En effet, comme les activités de reproduction prennent place pendant une élévation de la température qui conduit à l'étiage, la hauteur d'eau sur les sites de ponte s'écarte davantage de jour en jour des valeurs sélectionnées pour l'habitat de nutrition et diminue le caractère attractif de ces zones pour les activités de nutrition de l'espèce.

## 11. Stratégies comportementales sur les aires de frayère

Dans le contexte des stratégies comportementales, *Barbus barbus* se présente donc comme une espèce dont la reproduction peut être classée dans le mode dit de « promiscuité » (« promiscuity » ; défini in Turner, 1986) type de polygamie dans lequel les individus des deux sexes ont plusieurs partenaires. Ce mode de reproduction regroupe une vaste gamme d'espèces dont les stratégies reproductrices varient considérablement : depuis les stratégies complexes du Labridé *Thalassoma bifasciatum* (Turner, 1986) jusqu'au cas du Clupeidé *Clupea harengus* chez lequel Aneer *et al.* (1983) n'observent aucune parade et ne parviennent pas à détecter de différences comportementales entre mâles et femelles. Dans le cas du barbeau fluviatile et compte tenu du sex ratio de la population reproductrice très nettement en faveur des mâles, l'appellation de **promiscuité à tendance polyandre** nous semble plus appropriée.

### 11.1. Stratégie reproductrice des mâles

Si nous considérons le sex ratio de la population totale de géniteurs observés au cours des différentes périodes de reproduction dans l'Ourthe, les femelles apparaissent clairement comme l'élément limitant du potentiel reproducteur de l'espèce, d'un point de vue écologique, comme l'ont montré plusieurs auteurs (Hunt & Jones, 1974 ; Philippart, 1977), physiologique (maturité des mâles étalée sur plusieurs semaines ou mois alors que les femelles ne peuvent émettre des oeufs viables que pendant les 24-48 h suivant le terme de la maturation des gonades ; Poncin, 1984), mais également d'un point de vue éthologique (proposé par Hancock *et al.*, 1976 et Gougnard, 1987). Au contraire, les mâles, présents en grand nombre sur les frayères, partagent cette ressource quantitativement limitée et doivent essayer de maximiser le nombre de rencontres avec les individus du sexe opposé de même que le nombre d'oeufs fertilisés par leurs propres gamètes. Ce principe fait référence à l'équation proposée par Hancock *et al.* (1976) :

$$G = O / N,$$

où G est le gain de la reproduction,

O, le nombre d'oeufs émis par les femelles

N, le nombre de mâles participant à l'épisode de frai ou à la journée de frai

Comme le font remarquer Hancock *et al.* (*op. cit.*), les observations en milieu naturel ne permettent pas d'obtenir la certitude que tous les mâles participant à un épisode de frai émettent de la laitance. Cette présomption est toutefois hautement probable puisque la non-émission de laitance apparaîtrait comme un déficit énergétique majeur,

si nous considérons l'énergie investie dans les phases préreproductrices (déplacements, participation aux agrégats,...). Sur base des changements fréquents de position au sein des agrégats et de l'organisation pseudo-hiérarchique illustrée par la **figure 9.9**, nous pouvons supposer raisonnablement que le fait d'être le plus près possible de la femelle dans les phases préreproductrices et au moment de l'émission des oeufs constitue un avantage et un facteur susceptible d'influencer le gain de la reproduction. L'équation proposée plus haut devient alors :

$$G = O / (N \times D), \text{ où } D \text{ représente un paramètre lié à la distance mâle-femelle au moment de la ponte.}$$

Selon cette équation, le mâle idéal chasserait tous les autres mâles, rencontrerait toutes les femelles et participerait à tous les épisodes de frai, où il serait toujours très proche de la femelle. Cette stratégie maximisant  $G$  a été observée dans l'Ourthe chez une espèce présentant des comportements reproducteurs semblables à ceux du barbeau, l'ombre commun *Thymallus thymallus* (mars 1991), mais dans des conditions où le nombre de géniteurs mâles était très faible et où une seule femelle était présente sur l'aire de frayère. Dans ces conditions, un mâle de grande taille (estimée à 35-40 cm) chassait tous ses rivaux ( $N = 5$ ) et participait seul à tous les épisodes de frai. Par contre, dans des conditions comme celles que nous avons observées lors du frai des barbeaux (jusqu'à 600 géniteurs — dont 4 femelles mûres — présents simultanément sur une frayère étendue), la réalisation d'une telle stratégie est limitée par des contraintes physiques et physiologiques, particulièrement lorsque plusieurs femelles distantes pondent simultanément ou à intervalle très bref. Ces limitations impliquent que les mâles sont amenés à développer des stratégies visant à optimiser  $G$  en agissant sélectivement sur l'un des trois paramètres pris en compte ( $O$ ,  $N$  et/ou  $D$ ).

Dans un premier temps, nous pouvons émettre l'hypothèse selon laquelle tous les mâles, quels qu'ils soient, tendent à maximiser  $O$ , ou du moins la rencontre de géniteurs femelles, facteur conditionnant indirectement la valeur de  $O$ . Cette hypothèse repose sur trois constats : i) la maturité sexuelle plus précoce chez les mâles, et plus étalée sur le cycle annuel (Philippart, 1977 ; Poncin, 1988) ; ii) leur présence sur l'aire de frayère avant l'arrivée des femelles (§ 4.2, **fig. 9.5**), et iii) la présence des mêmes individus mâles plusieurs jours d'affilée sur la même frayère (P9, frayère du pont de Hamoir, 1990 ; P1, frayère du sous-secteur 27, 1989). Indépendamment des critères de *timing* et de maturité sexuelle, la présence de mâles courtisans et non-courtisans peut être interprétée comme l'expression de deux stratégies comportementales bien distinctes, agissant sur des paramètres différents de l'équation du gain de reproduction.

Les mâles courtisans sont très actifs et suivent la femelle dans tous ses déplacements, changeant fréquemment de position dans l'agrégat de reproduction et développant des interactions mâles-mâles de type nage de front, plus fréquemment que les mâles non-courtisans. Les nages de front ont été interprétées par Hancock *et al.* (*op. cit.*) comme des comportements de défense ou d'agression visant à diminuer le paramètre  $N$  alors que les changements de position correspondent à une recherche de la proximité de la femelle (minimisation du paramètre  $D$ ). Cette stratégie des mâles courtisans peut être interprétée comme une stratégie de type « high cost - high return » (investissement majeur pour un profit majeur), focalisée sur une seule femelle et impliquant des dépenses énergétiques élevées permettant de minimiser les paramètres  $N$  et  $D$ .

Au contraire, les mâles non-courtisans reposent passivement sur le fond de gravier, dans la partie centrale de l'aire de frayère au cours des interfrai (ou intervalles séparant les frai), ne devenant actifs que lorsqu'un agrégat voisin entame un épisode de frai. Grâce à leur position centrale sur l'aire de frayère, ces mâles peuvent investir dans des épisodes de frai accomplis par plusieurs femelles différentes et maximiser ainsi le paramètre  $O$ . Toutefois, ces mâles, plus distants des femelles, arrivent en règle

générale plus tardivement sur le site de ponte que les mâles courtisans et perdent probablement la majeure partie de l'avantage apporté par l'augmentation du paramètre O. Cette stratégie correspond davantage à une stratégie « low cost - low return » (investissement mineur pour un profit mineur) de type opportuniste, visant à minimiser les dépenses énergétiques en ne participant qu'à la phase essentielle des épisodes de frai. A cet égard, nous avons précisé dans le § 5.3 que les mâles non-courtisans participent aux épisodes de frai situés à l'aval, à l'amont ou encore latéralement par rapport à la station qu'ils occupent sur la frayère, le critère principal étant la distance les séparant du site de ponte. Ces observations suggèrent que le stimulus déclenchant leur comportement n'est pas de nature phéromonale, mais davantage lié à la perception de vibrations. Cette hypothèse est étayée par les observations de Satou *et al.* (1991 in Jendarme, 1991) qui montrent que l'agitation d'une simple plaque métallique dans l'eau suffit à faire frayer les mâles de *Oncorhynchus nerka*.

Nos observations et suivis par radiopistage ont montré que les mâles peuvent passer d'un type de stratégie à l'autre, et donc que **ces stratégies seraient davantage liées à des comportements différents des mêmes individus qu'à deux parties distinctes de la population de géniteurs**. En raison des problèmes d'identification des géniteurs mâles (liés au nombre élevé de géniteurs et à la confusion régnant au cours des secondes suivant la ponte), le minutage précis des passages d'un comportement à l'autre n'a pu être établi. Toutefois, si nous considérons, sur la base des indices d'activités, que la stratégie des mâles courtisans requiert une dépense d'énergie extrêmement élevée, nous pouvons émettre l'hypothèse que le passage d'une stratégie à l'autre est déterminé par des contraintes énergétiques, dépendant de la diminution progressive de l'état de forme (« fitness ») du poisson. Selon cette hypothèse, un mâle courtisan dont l'état de forme serait en baisse sensible ne pourrait occuper une position compétitive au sein de l'agrégat de reproduction, perdrait inutilement de l'énergie en maintenant son statut de courtisan et s'orienterait vers une stratégie « low cost - low return ». Cette hypothèse pourrait être testée par télémétrie des rythmes cardiaques ou operculaires suivant les techniques développées par Weatherley *et al.* (1980, 1982) et Priede (1983). En fonction du poids des émetteurs de télémétrie, cette application serait toutefois strictement limitée en milieu naturel aux mâles de grande taille ( $\geq 300$  mm).

La stratégie non courtisane n'a pas été observée par Hancock *et al.* (*op. cit.*), probablement en raison du nombre plus faible de géniteurs présents sur l'aire de frayère de Driffeld Beck, qui se traduit par un petit nombre de mâles accompagnant les femelles au cours des épisodes de frai (mode de la distribution = 2 mâles). Au contraire, l'examen de diapositives d'agrégats observés sur la frayère de Hamoir permet de vérifier que les agrégats de reproduction contiennent jusqu'à 35-40 mâles, valeur qui nous semble être la limite supérieure et qui est associée à des tentatives avortées de la part de la femelle. D'un point de vue stratégique, il serait trop désavantageux pour un mâle d'accompagner une femelle alors que de nombreux mâles la courtisent déjà puisque la probabilité absolue de fertiliser les oeufs serait faible (inversement proportionnelle à N), de même que la probabilité de se trouver en position favorable au moment où la femelle débute son mouvement vers le site de ponte. L'énergie dépensée dans la recherche de la position favorable et dans les interactions mâles-mâles serait particulièrement élevée puisque proportionnelle à N, et risquerait d'être investie en pure perte puisqu'une femelle accompagnée de nombreux mâles avorte régulièrement sa tentative de ponte (« Abandoned strategy » ; Hancock *et al.*, 1976). Cela expliquerait l'existence du statut de non-courtisan dès le début de la journée alors que les dépenses consenties précédemment ont été faibles.



## 11.2. Stratégie reproductrice des femelles

Contrairement aux mâles, les barbeaux femelles apparaissent comme le facteur limitant le potentiel reproducteur de l'espèce et ne sont pas confrontés directement à un problème de compétition avec les autres géniteurs du même sexe. Dès lors, lorsque nous parlons d'avantage, d'efficacité ou de gain, nous ne ferons pas strictement référence à une proportion de fécondation mais davantage à un bilan des conditions dans lesquelles auront été déposés les oeufs, de même qu'à une efficacité énergétique et à un critère de choix des mâles.

Nous avons montré que l'efficacité des reproducteurs femelles, exprimée en termes de pourcentages de succès des tentatives de frai, était très variable et corrélée positivement et significativement à la taille de la femelle. Les individus de grande taille apparaissent dans l'ensemble comme beaucoup plus efficaces, probablement en raison de leur puissance, mais également de la recherche de sites de frai plus distants des mâles non-courtisans, et dont les caractéristiques se rapprochent fortement des préférences de l'espèce. Comme nous l'avons précisé dans le § 5.5, plus la femelle a une taille élevée, plus elle a tendance à frayer tôt dans la journée, ce qui présente un avantage potentiel au plan de la survie des oeufs pondus, qui traverseront la première période critique de leur développement dans des conditions thermiques favorables (§ 9). Cet avantage est également renforcé par la relation entre tailles des femelles et tailles des oeufs (Philippart, 1977 ; Poncin, 1988), les larves de plus grande taille pouvant s'avérer de meilleurs compétiteurs pour la prise de nourriture.

Ceci nous amène à envisager une stratégie de reproduction qui pourrait être liée à la taille mais également à l'âge des individus, et faisant intervenir un facteur de type « **expérience** » dans le succès du frai : les jeunes femelles inexpérimentées seraient davantage attirées par les grandes concentrations de mâles à l'entrée et au centre de la frayère alors qu'au contraire, les femelles de grande taille, ayant déjà participé à plusieurs saisons de reproduction fuient ces concentrations et fraient en périphérie de la zone de frai, dans des conditions plus favorables et proches de l'optimum profondeur-vitesse de courant. La limite d'efficacité semble se situer vers 45 cm (femelles potentiellement à leur 3<sup>ème</sup> ou 4<sup>ème</sup> saison reproductrice), puisque l'efficacité minimale (60 %) d'une femelle de 45 cm ou plus est supérieure à l'efficacité maximale (50 %) d'une femelle de 35-45 cm. Selon cette hypothèse, les premières saisons de reproduction constitueraient probablement un apprentissage des comportements et seraient associées à une efficacité réduite. Si cette hypothèse est confirmée, la notion de potentiel reproducteur efficace chez *Barbus barbus* dans l'Ourthe doit probablement être relativisée et limitée aux individus d'une taille supérieure à 45 cm, et dès lors être prise en compte dans la gestion des populations.

Aux aspects développés précédemment pour l'efficacité du frai, nous devons ajouter la notion de sélection des partenaires. D'après les travaux de Hancock *et al.* (1976) et Gougnard (1987), il ressort clairement que les barbeaux femelles préfèrent développer des épisodes de frai complets en présence d'un nombre réduit de partenaires mâles. Dans ce cas, la tendance polyandre marquée que nous avons observée peut être interprétée comme la conséquence d'une limitation des ressources disponibles, exprimée ici en termes de sites de frai disponibles, de telle sorte que la femelle est obligée de sélectionner les partenaires qui contrôlent cette ressource limitée ou l'accès à cette ressource (« hot-spot theory », *in* Turner, 1986) et s'oriente vers une polyandrie forcée secondaire (tiré de la théorie de Emlen-Oring (1977) sur la polygamie appliquée au contrôle initial de la ressource ou de l'accès à la ressource par la population mâle). Un choix des partenaires mâles pourrait être effectué par les femelles se reproduisant à la périphérie de l'aire de frayère, conditions dans lesquelles participent au frai les seuls

mâles courtisans, qui seraient ainsi sélectionnés par la femelle sur la base de leur résistance (ou de leur valeur compétitive). Cette hypothèse repose sur une suggestion de Turner (1986) qui propose que, dans le cas des « leks » (agrégats de mâles défendant un territoire et courtisant chaque femelle qui en approche), l'agrégation des mâles puisse être en quelque sorte forcée par la femelle de manière à faciliter le choix du partenaire. Il présume dans ce cas que la contribution génétique des mâles serait qualitativement très variable et pourrait être en quelque sorte évaluée indirectement par la femelle en terme de valeur compétitive et de maintien dans les agrégats. Le développement en cours de travaux de recherches sur la génétique du barbeau et notamment la possibilité d'identifier et d'utiliser des marqueurs génétiques individuels de type empreinte génétique (« DNA fingerprint », Castelli *et al.*, 1990) devrait permettre de tester ces hypothèses au cours de futures expériences.

## 12. Conclusion

En conclusion, il ressort de nos études que l'hyperespace reproducteur est extrêmement délimité chez le barbeau fluviatile, aussi bien selon les axes spatiaux et physiographiques (recherche d'habitat de frai présentant des caractéristiques précises) que selon les axes saisonnier, journalier et surtout thermique. Cette délimitation extrême est intimement liée aux possibilités de survie de la progéniture et entraîne une fragilité écologique considérable. Comme nous l'avons suggéré dans les différents paragraphes de la discussion, cette fragilité est probablement compensée par le développement d'un ensemble de stratégies qui minimisent les risques de mortalité de la progéniture par la précision apportée aux conditions de reproduction. Dans un contexte évolutif général, le soin apporté à la sélection de conditions environnementales précises pour la reproduction peut être envisagé comme une alternative au comportement parental. Dans un environnement stable, le succès de l'espèce sera intimement lié à la fiabilité et à la précision des mécanismes contrôlant la maturation des gonades et l'émergence des comportements reproducteurs.

Dans un hydrosystème aménagé, cette précision et la nature des stimuli déclenchant la reproduction du barbeau peuvent au contraire constituer un désavantage majeur pour l'espèce. Ainsi, une étude de la périodicité des migrations de reproduction de *Barbus barbus* dans un hydrosystème aménagé (Meuse, échelle à poissons du barrage d'Ampsins-Neuville) met clairement en évidence les interférences entre facteurs déterminant les tendances migratrices et les ensembles conditionnels autorisant le franchissement des barrages (Baras, Lambert & Philippart, en préparation). L'incompatibilité majeure réside dans la nécessité d'une augmentation du débit pour que le barbeau soit attiré par l'échelle et puisse la franchir, alors que la variation de débit est corrélée négativement avec l'augmentation de la température qui déclenche les migrations de reproduction du barbeau, de telle sorte que la migration de reproduction (et l'accès potentiel aux affluents-frayères) n'a été effective qu'au cours d'une seule des quatre années d'étude. Cette entrave majeure à la libre circulation de l'espèce au cours de la période cruciale de reproduction expliquerait partiellement — en parallèle avec les problèmes de pollution et de raréfaction des habitats de frayère et de nurseries — le déclin démographique des populations de barbeaux dans les écosystèmes aménagés, phénomène constaté dans plusieurs cours d'eau au sein de l'aire de répartition de l'espèce (Lelek, 1980).



# Synthèse et Conclusions générales

Au terme de ce travail, et malgré le cadre difficile d'une étude en milieu naturel, nous pouvons considérer que nous avons atteint dans les délais impartis l'objectif que nous nous étions fixé initialement : préciser et analyser les réponses comportementales d'un téléostéen dulcicole comme le barbeau fluviatile aux variations des conditions environnementales et apprécier la nature de ces réponses dans un contexte stratégique. Cette approche descriptive et causale des stratégies comportementales en milieu naturel n'aurait pu être effectuée sans le développement de méthodologies complémentaires, leur adaptation à l'espèce étudiée et leur mise en oeuvre en synergie, de manière à pouvoir couvrir l'ensemble des aspects envisagés sur les axes spatiaux, temporels, thermiques et physiographiques qui définissent l'hyperespace environnemental de l'espèce. Cette multiplicité des angles d'études et des méthodes mises en oeuvre représente à nos yeux l'originalité de notre travail.

L'apport de notre étude au plan de la recherche fondamentale se situe à plusieurs niveaux. A l'échelle spécifique, nos résultats décrivent plusieurs aspects de la biologie du barbeau fluviatile qui étaient méconnus ou inconnus (mobilité, rythmes saisonniers et journaliers d'activités, choix des microhabitats, comportements reproducteurs). La comparaison de nos résultats et leur intégration dans un contexte fonctionnel a permis de confirmer ou d'infirmer des hypothèses ou théories émises par d'autres chercheurs. Enfin, notre contribution réside également dans la formulation de postulats ou d'hypothèses fonctionnelles traitant de problèmes biologiques fondamentaux, et notamment des mécanismes de l'adaptation ou de l'homéostasie, aspects dont la portée dépasse le cadre spécifique.

Notre démarche, les apports originaux de nos recherches et les conclusions générales de notre étude sont synthétisés dans les paragraphes suivants de conclusions générales.

## Cadre du travail et définition de méthodologies adaptées à l'étude des stratégies comportementales d'un poisson en milieu naturel

Dans la première partie du travail (chapitre 1), nous avons en quelque sorte planté le décor de notre étude, celle d'un poisson téléostéen dulcicole, hautement représentatif des cours d'eau de la zone à barbeau d'Europe continentale, mais dont l'évolution des populations en milieu anthropisé reflète un déclin démographique sensible. De manière à mieux appréhender la stratégie de l'espèce, nous avons situé cette étude dans un cadre aussi physiologique et naturel que possible, celui de l'Ourthe, cours d'eau dont les caractéristiques physiographiques et la qualité écologique correspondent à celles de la zone à barbeau.

Nous nous sommes aussi attachés à la mise au point d'une méthodologie adaptée à l'espèce et au milieu d'études, principalement basée sur la radiotélémetrie, dont c'était la première application sur un cyprin rhéophile (chapitre 2). Le caractère indirect de la technique et l'absence de données relatives à son application chez le barbeau nous ont amené à développer des techniques spécifiques et à tester en enceinte

expérimentale l'absence de biais méthodologique lié à la procédure de fixation ou à la présence de l'émetteur lui-même, facteur-clé, non seulement de la réussite de ce type d'études mais aussi de leur portée scientifique. Nous avons également été amenés à adapter la technique conventionnelle de récolte des données par télémétrie de manière à rencontrer les objectifs de notre étude et particulièrement l'utilisation du microhabitat ou la micro-exploitation de l'espace.

## Aspects fonctionnels de l'occupation du temps et de l'espace au cours des cycles annuel et journalier

Le succès de cette première phase nous a permis d'aborder, dans la seconde partie de ce travail, les paramètres éco-éthologiques de l'occupation du temps et de l'espace par le barbeau fluviatile, dont nous avons décrit et analysé les variations aux échelles annuelle et journalière. Le suivi de 21 individus mâles et femelles (23-53 cm) en 1989-1991 a permis de mettre en évidence l'attachement du barbeau fluviatile à un domaine vital dont l'étendue est corrélée positivement à la taille des individus (chapitre 3). Cet attachement se manifeste par une stabilité spatiale ou par l'expression d'un comportement de « homing » (non reproducteur) après déplacement libre ou forcé. Nos études indiquent qu'il convient d'associer cette *fixation à un domaine vital* à la fréquentation préférentielle de certains de ses constituants, et principalement à celle du *gîte* diurne, qui constitue une des clés de l'occupation de l'espace par le barbeau, surtout chez les individus de grande taille ( $\geq 35$ -40 cm). Comme l'ont montré les études sur la sélection du microhabitat (chapitre 7), cette fidélité des barbeaux de grande taille vis-à-vis d'un même gîte peut être mise en parallèle avec l'amplitude réduite de leurs préférences pour les variables du microhabitat (faible vitesse de courant et recherche d'abris) et la permanence de ces préférences au fil des saisons.

L'étude du cycle annuel de mobilité-dispersion à une échelle macroscopique (déplacements entre jours successifs) a révélé que la stabilité et l'attachement au domaine vital sont maximaux en été et en hiver, mais qu'ils ne s'appliquent en aucune façon à la période circumreproduction, au cours de laquelle les barbeaux femelles peuvent effectuer des migrations de plusieurs kilomètres vers des frayères. Nous avons également mis en évidence que ces migrations étaient suivies d'un *homing* vis-à-vis du gîte occupé en préfrai, avec une précision étonnante de l'ordre du mètre. L'analyse causale de la mobilité a permis de mettre en évidence que l'augmentation de mobilité était favorisée par une augmentation de la température de l'eau, pour autant que celle-ci amène le poisson dans des conditions thermiques proches de la température à laquelle l'espèce se reproduit dans l'Ourthe. Cette relation directe entre température et mobilité en période *circum* reproduction contraste avec les autres parties du cycle annuel, au cours desquelles la fréquence de changement de gîte et l'amplitude des déplacements sont surtout liées à des fluctuations du niveau d'eau et indépendants de la valeur absolue de la température, ce qui nous suggère d'effectuer une analyse plus poussée du rôle de cette variable thermique dans le déclenchement des activités reproductrices de l'espèce (chapitre 9).

Nous avons ensuite décrit les variations, au cours du cycle annuel, des budgets et patrons d'activités journalières (chapitre 4). Nous avons mis en exergue l'influence prépondérante de la *température* de l'eau, non seulement sur le *budget d'activités* journalières, mais aussi sur sa *structure*. A des températures supérieures à 10 °C, nous avons démontré la constance du patron d'activités estivales, caractérisé par une structure bimodale crépuscule-aurore et des activités à connotation d'autant plus nocturnes et aurorales que la température est élevée, le budget d'activités journalières diminuant à partir de 19-20 °C, température interprétée comme la limite supérieure de la plage de confort thermique des barbeaux de taille  $\geq 20$  cm dans l'Ourthe. Au sein de cette plage

thermique, ce rythme fondamental et caractéristique d'une espèce crépusculaire n'est rompu qu'au cours des jours de frais, caractérisés par un mode diurne correspondant aux activités reproductrices.

Au contraire, au cours des transitions thermiques automne-hiver et hiver-printemps, nous avons mis en évidence une plasticité considérable de l'utilisation du temps. Elle se manifeste, à des températures comprises entre 8-10 °C, par une augmentation du budget d'activités, liée à l'apparition d'une composante diurne, prenant place au cours de l'après-midi. L'approche de l'hiver se traduit par une réduction du budget d'activités en parallèle avec la température de l'eau et qui correspond à la disparition progressive des composantes correspondant aux températures les plus basses, dans l'ordre : composantes aurorale, crépusculaire et finalement diurne à une température-seuil de 4-5 °C. Le schéma inverse est observé à la fin de l'hiver. Nous interprétons ces résultats sous l'angle d'une recherche de conditions thermiques favorables permettant le développement d'activités de nutrition, la plasticité des patrons et budgets d'activités correspondant à une forme de *thermorégulation par gestion de l'échelle temporelle*. Dans des environnements à hétérogénéité thermique simultanée, comme les zones de confluence entre cours à régimes thermiques différents, cette thermorégulation temporelle s'accompagne d'une *thermorégulation spatiale*, matérialisée par la recherche de centres d'activités situés dans les eaux du cours dont le régime thermique se rapproche le plus de la plage de confort thermique précédemment définie (chapitre 5). Nous montrons également, par cette étude des rythmes d'activités, qu'il convient de séparer la stabilité hivernale, liée à la notion de seuil thermique, de la stabilité spatiale estivale, dont l'existence requiert une interprétation fonctionnelle.

Cette interprétation est développée dans le chapitre 5, où nous envisageons la permanence de l'aire d'activités estivales associée à un gîte, le mode de micro-exploitation des centres d'activités et la connaissance de l'espace. Outre la permanence de l'aire de nutrition en période estivale, les résultats présentés dans ce chapitre montrent que l'occupation des centres d'activités au sein de l'aire d'activités estivales s'effectue selon un mode séquentiel et radiatif mixte, lié à une fonction de densité d'occupation et interprété selon les théories d'exploitation optimale de l'espace. Au plan du choix de la localisation du centre d'activités, nos résultats indiquent également le rôle du critère d'exclusion des centres d'activités occupés peu de temps au préalable, de même que celui de la thermorégulation spatiale, phénomène qui s'observe également au niveau du choix de la localisation du gîte nocturne. L'occupation de ces gîtes permettrait en outre au barbeau un transfert partiel du budget temporel d'activités consacré au trajet vers celui consacré à l'activité de nutrition. Nous soulignons également le rôle de la *connaissance de l'espace occupé*, qui permet au barbeau d'effectuer plus rapidement le trajet entre gîte diurne et aire de nutrition et de se diriger directement vers le centre de nutrition qu'il va exploiter. L'ensemble de ces considérations nous amène à expliquer *l'aspect fonctionnel de la stabilité et de la fidélité à un domaine vital en période estivale*, dans le sens d'une compensation, par une meilleure gestion du temps et de l'espace, de la limitation de son budget temporel d'activités par la température lorsque celle-ci dépasse la limite de sa plage de confort thermique (en raison de contraintes bioénergétiques liées à l'influence de la température sur son métabolisme).

## Influence des préférences pour les variables du microhabitat sur la micro- et la macro-répartition

Dans la troisième partie de notre travail, nous nous sommes attachés à préciser les préférences du barbeau pour les variables du *microhabitat*, en fonction de la taille du poisson, de son activité, et du contexte environnemental abiotique ou biotique. L'objectif principal est de déterminer en quelles mesures ces variables peuvent

influencer, non seulement le choix du gîte ou du centre d'activités, mais aussi celui de l'aire d'activités ou du domaine vital eux-mêmes, et donc d'expliquer ainsi la macrorépartition de la population dans le cours d'eau. Pour cette étude, nous avons eu recours aux méthodes de télémétrie (chapitre 2) ainsi qu'à des méthodologies spécifiques de pêche à l'électricité (pêche-habitat), développées dans le cadre de nos recherches et que nous décrivons dans le chapitre 6. L'interaction constante de ces deux méthodologies, auxquelles nous avons associé l'observation directe pour l'étude de la reproduction nous a permis de couvrir l'ensemble des situations susceptibles d'être rencontrées au cours des cycles journalier et annuel.

Dans un premier temps, nous avons analysé les variations des préférences du barbeau pour le *microhabitat de gîte diurne*, en fonction de la taille et des conditions environnementales. Nos résultats mettent en évidence que le choix de l'habitat de gîte diurne est principalement *modulé par la température et la taille de l'individu*, alors que le niveau d'eau n'influence significativement que l'amplitude pondérée d'utilisation de la profondeur (chapitre 7, **tableaux 7.9 et 7.10**), mais en aucun cas les préférences pour la vitesse de courant ou la recherche d'un abri physique. Les modèles que nous avons établis indiquent que les barbeaux occupent des habitats à faciès d'autant plus lotiques et ouverts que leur taille est faible et que la température est élevée, avec des vitesses de courant maximales pour des températures de 13-14 °C. Ils précisent également que la variation des préférences pour les variables du microhabitat n'est pas linéaire sur les échelles de taille et de température, de telle sorte que :

- les situations saisonnières sont d'autant plus contrastées que les températures au cours des saisons comparées sont basses ;
- les différences entre les habitats sélectionnés par deux classes de tailles au cours d'une même saison sont d'autant plus faibles que les tailles des classes sont élevées et que la température est basse.

Cette constance explique partiellement le cycle annuel de mobilité (chapitre 3, **fig. 3.8**) et notamment l'absence de migration ou d'augmentation de la mobilité au cours des transitions été-automne et automne-hiver, surtout chez les barbeaux de grande taille. Elle permet également de préciser l'influence du niveau d'eau sur les paramètres de mobilité-dispersion, puisqu'une élévation du niveau de l'eau correspond à une opposition entre constance des préférences et changement des caractéristiques du gîte occupé, impliquant une augmentation de la probabilité de changement de gîte au cours de la montée comme de la baisse des eaux, de manière à rencontrer au sein du gîte occupé des conditions stables.

Nous avons ensuite caractérisé le *microhabitat de nutrition* du barbeau (chapitre 7, § 8) et montré chez les individus de taille  $\geq 200$  mm, l'absence de recouvrement entre les préférences pour les habitats de gîte diurne et de nutrition nocturne. Ce contraste est renforcé par le recherche d'aires de résidence et de nutrition dont les caractéristiques se rapprochent au maximum des préférences. Il est aussi apparu, qu'à valeur d'habitat égale, le choix du gîte diurne au sein de l'aire d'activités estivales est également influencé par un critère de *valeur stratégique*, lié à la proximité vis-à-vis des aires de nutrition, et dont la signification peut être rapprochée de l'utilisation d'un gîte nocturne chez les barbeaux occupant une aire d'activités journalières de grande dimension. Nous avons également montré la corrélation entre la valeur stratégique et la taille des individus, qui détermine implicitement que les barbeaux occupent — en règle générale — des aires d'activités dont les dimensions sont proportionnelles à leur taille, mais que cette relation est masquée par la variabilité de la succession des unités morphodynamiques (cf. comparaison de deux barbeaux femelles de grande taille en Ourthe et en Méhaigne, occupant des aires d'activités estivales dont les extensions longitudinales respectives étaient de 250 et 30 m). La similitude des aires de résidence diurnes occupées par les barbeaux juvéniles ( $< 150$  mm) et des habitats occupés par les

barbeaux adultes ( $\geq 200$  mm) au cours de leurs activités de nutrition nous a amené à envisager le lien entre la valeur stratégique d'un gîte diurne et les potentialités de croissance (fig. 7.13) : la relation hautement significative ( $R = -0,95$ ) entre les deux variables à l'échelle des classes de tailles suggère un **passage progressif avec l'âge et la taille, d'une stratégie de présence-recherche permanente au niveau des aires de nutrition vers une stratégie où les activités sont davantage réparties selon un schéma temporel précis** (cf. chapitres 4 et 5, situation estivale).

Dans ce contexte général, l'émergence de rythmes d'activités précis chez les adultes (probablement en rapport avec le développement d'une tendance photophobe avec l'âge ou la taille) peut également être interprétée sous un angle évolutif : cette caractéristique permettrait de minimiser les risques de compétition intercohorte et de favoriser indirectement les classes juvéniles à haut risque, en leur autorisant un accès quasi exclusif (au niveau de l'espèce) aux ressources alimentaires pendant la majeure partie de la journée, et donc d'atteindre une taille maximale leur permettant de survivre aux conditions hivernales et d'assurer la pérennité de l'espèce. Une telle stratégie aurait comme répercussion négative principale une diminution des possibilités de croissance des adultes, et pourrait, chez une espèce à maturité sexuelle tardive, s'avérer inefficace si les adultes qui présentent des rythmes précis et une faible croissance étaient soumis à une forte prédation, ce qui, d'évidence, n'est pas le cas : par leurs habitus benthiques et cryptiques au cours de la journée, ils sont à l'abri de la prédation exercée par l'avifaune piscivore, et l'occupation de milieux courants (en surface) ou d'abris physiques peut être interprétée comme une garantie contre les grands prédateurs d'eau calme (brochet *Esox lucius*), cet aspect étant potentiellement renforcé par la tendance grégaire de l'espèce (chapitre 8).

Grâce à la définition par radiopistage de la dimension de l'aire d'activités estivales du barbeau dans l'Ourthe (chapitre 4, § 6), nous avons été en mesure d'établir **sur une échelle objective**, celle de l'espace effectivement utilisé par le poisson, que **la disponibilité relative des zones à haute valeur d'habitat de nutrition module la macrorépartition des effectifs de la population du barbeau dans l'Ourthe** (relation positive bilogarithmique entre les deux variables ;  $R = 0,834$ ). Le caractère non linéaire de la relation peut être rapproché de l'avantage lié à la permanence de l'aire d'activités, en termes de connaissance de l'espace et de minimisation du budget d'activités locomotrices à des températures correspondant à la limite de la plage de confort thermique de l'espèce.

Pour être complet, nous avons envisagé un **aspect synécologique** : le rôle des autres composantes de l'ichtyofaune (hétérosécifiques et consécifiques) sur le choix de l'habitat de gîte estival par le barbeau fluviatile (chapitre 8). Notre approche est basée sur la méthodologie de pêche-habitat où les individus provenant d'un même point de capture (environ  $1 \text{ m}^2$ ) sont considérés comme associés. Par comparaison des paramètres de ségrégation spatiale entre espèces ou classes de tailles d'une même espèce et du degré de recouvrement de leurs habitats respectifs, en situations de sympatrie et d'allopatricité (Ourthe, cyprinidés rhéophiles et salmoniformes ; Méhaigne, cyprinidés) notre approche du **contexte intersécifique** suggère que :

- le choix de l'habitat par les barbeaux de taille supérieure à 200 mm n'est pas influencé de manière déterminante par les autres composantes de l'ichtyofaune, de telle sorte que la situation étudiée peut être rapprochée de la **niche fondamentale actuelle** de ces classes de tailles ;
- l'utilisation de l'espace par les barbeaux juvéniles ( $< 150\text{-}200$  mm) peut être influencée par celle des salmoniformes (saumon atlantique, truite de rivière, ombre commun) et des cyprins d'accompagnement comme le goujon, mais que la ségrégation spatiale ne s'accompagne pas d'un déplacement conséquent des préférences pour les variables du microhabitat, probablement en raison de densités de population trop faibles par rapport à la capacité d'accueil des milieux étudiés.



A l'échelle des *relations intraspécifiques*, nous avons quantifié les tendances associatives globales et entre classes de tailles, en mettant en évidence que le barbeau fluviatile présente des tendances associatives perceptibles pour chacune des classes de tailles considérées, plus élevées chez les individus de grande taille en été, alors qu'en hiver, la variabilité en fonction de la taille est moindre et la distribution toujours plus agrégative qu'en été. La comparaison des degrés d'association et des recouvrements d'habitats entre classes de tailles différentes indique des corrélations hautement significatives et des pentes proches de l'unité (0,982 en hiver et 1,029 en été). Ces relations impliquent non seulement l'absence de ségrégation intraspécifique effective dans le choix du gîte chez le barbeau, mais aussi le caractère préférentiel voire obligatoire de l'association avec des conspécifiques, de telle sorte que *la présence de conspécifiques de taille proche ou similaire apparaît comme un facteur déterminant dans le choix du gîte chez le barbeau*. Une expérience de fractionnement d'un agrégat de barbeaux et le suivi de ses constituants par radiopistage (chapitre 3, 4<sup>ème</sup> session de pistage) suggèrent toutefois de ne pas étendre strictement la tendance grégaire observée au cours des pêches d'habitat à la notion de groupe à structure sociale.

## Signification de la délimitation de l'hyperespace reproducteur

Enfin, nous nous sommes consacrés à l'étude spécifique de la période de reproduction chez le barbeau fluviatile (chapitre 9), dont nous avons souligné, dans les précédentes parties du travail, l'importance dans le mode d'occupation du temps et de l'espace par l'espèce, aussi bien au plan des paramètres de mobilité-dispersion (chapitre 3, **fig. 3.8**) qu'à ceux des patrons et rythmes d'activités (rupture du patron bimodal d'activités crépusculaires caractérisant les situations associées à des températures  $\geq 10^\circ\text{C}$ , chapitre 4). Notre démarche dans ce chapitre consiste en une *approche descriptive et fonctionnelle* de la localisation, de l'étendue et de la signification écologique des limites de l'*hyperespace reproducteur* du barbeau selon quatre axes principaux : la périodicité des activités reproductrices au cours du cycle annuel, l'horaire de ces activités, le choix du microhabitat de frayère et les comportements des géniteurs sur les aires de frayère. Notre approche du problème repose sur l'interaction de méthodologies de télémétrie, d'étude du microhabitat et d'observation directe, au cours de trois saisons de reproduction (1989-1991).

Nos études montrent une *double synchronisation des géniteurs sur les échelles spatiales et temporelles* : les aires de frayère ne sont fréquentées que pendant quelques jours sur l'ensemble du cycle annuel mais présentent, au cours de ces journées, des densités de population extrêmement élevées (jusqu'à 600 individus — dont 9 femelles mûres — sur une même frayère), qui sont corrélées négativement et significativement au rang du jour de frai. Nous avons également mis en évidence que le principal déclencheur des comportements reproducteurs est la *température* de l'eau, dont nous avons précisé le mode d'action par l'existence d'un *seuil thermique* autorisant l'expression des comportements reproducteurs et inhibant ces comportements lorsque la température redescend au-dessous de cette valeur. Nous montrons également que *le seuil thermique est lié*, non pas à la température moyenne journalière ou au maximum thermique journalier, mais *strictement à la température minimale journalière* (**tableau 9.3**), correspondant à l'heure de lever du soleil, qui précède le développement des comportements reproducteurs sur la frayère.

Au cours du cycle journalier, *l'occupation des frayères est principalement matinale* : le nombre de géniteurs mâles augmente progressivement dès les premières heures d'éclairement et atteint sa valeur maximale avant l'arrivée des géniteurs femelles, qui rejoignent l'aire de frayère d'autant plus tôt et y séjournent d'autant plus longtemps que leur taille est élevée. Les activités reproductrices sont peu fréquentes au cours de l'après-midi et inexistantes en soirée, nos résultats rejoignant ainsi les observa-

tions sur le comportement reproducteur de l'espèce en aquarium (Gougnaud, 1987 ; Jendarme, 1991). Dans ce contexte de forte densité d'occupation des aires de frayères, nous nous sommes attachés à décrire et à quantifier plusieurs paramètres essentiels des stratégies comportementales. Si la séquence comportementale des épisodes de frai observée chez les barbeaux de l'Ourthe est similaire à celle décrite par Hancock *et al.* (1976), nos observations mettent en évidence plusieurs différences et éléments nouveaux :

- l'existence chez les géniteurs mâles de deux types de stratégies comportementales : la première, de type *courtisane* (décrite par Hancock *et al.*, 1976), implique la participation active du mâle à toutes les phases d'un épisode de frai, alors que dans la seconde stratégie (*non-courtisane*), les mâles ne participent qu'à la phase d'émission des gamètes ;
- la relativisation de l'influence du nombre de mâles sur la stratégie d'abandon des femelles (interruption de l'épisode de frai), le nombre de mâles accompagnant les géniteurs femelles dans les épisodes de frai complets (ou réussis) étant toujours supérieur ou égal à la limite définie par d'autres chercheurs (5 individus ; Hancock *et al.*, 1976 ; Gougnaud, 1987).

Suite à cette première analyse, nous avons envisagé le problème de l'*efficacité apparente des épisodes de frai* (quotient du nombre d'épisodes de frai réussis par le nombre total de tentatives liées à une classe d'une variable ou à un individu) et montré que la *probabilité de succès d'un épisode de frai dépend de composantes abiotiques d'ordre spatial* (distance à la zone de concentration des mâles non-courtisans) et *physiographique* (similitude entre les caractéristiques du site de ponte et les *preferenda* de l'espèce pour le microhabitat de frayère), de même que de *composantes biotiques extrinsèques* (densité de la population des géniteurs mâles) et *intrinsèques* (liées à la taille du géniteur femelle). Nous avons souligné que cette dernière composante recouvrait partiellement les deux premières (**tableau 9.5**, § 7.1.1), nous amenant à suggérer le rôle de l'*expérience individuelle* sur l'occupation de l'espace au sein des frayères et donc sur le succès de l'investissement reproducteur (cf. discussion, § 11.2).

Dans la seconde partie de ce chapitre, nous avons envisagé l'*aspect fonctionnel de l'hyperespace reproducteur* du barbeau fluvial, dans le contexte général et dynamique du succès du recrutement et de l'adaptation aux conditions environnementales. Nous examinons ainsi la rupture, au cours des jours de frai, du patron journalier d'activités crépusculaires du barbeau sous l'angle stratégique de la survie des oeufs et larves. Par comparaison avec les études d'Absil (1989) sur l'influence de la température sur la mortalité et le développement des oeufs et larves, nous précisons que le caractère diurne et matinal du frai permet aux géniteurs de situer la première période critique du développement embryonnaire de leur progéniture au cours de l'après-midi et du début de la soirée, dans les conditions de température et d'oxygénation les plus favorables à l'échelle du cycle journalier dans une rivière de la zone à barbeau (**fig. 9.14**). Ces conditions permettraient de maximiser la survie des oeufs et larves, ce qui nous amène à conclure à un *avantage stratégique de la ponte diurne matinale chez le barbeau*.

Un raisonnement similaire a été envisagé pour expliquer la signification écologique de l'aspect « nécessaire » du seuil thermique déclenchant l'expression des comportements reproducteurs, puisque la *valeur de ce seuil correspond précisément à la limite thermique inférieure de développement des oeufs et larves*. Le caractère « obligatoire » du seuil est interprété en termes de taille atteinte par les 0+ au premier hiver, d'avantages liés à la synchronisation des géniteurs et de possibilité pour les femelles d'entamer une seconde maturité sexuelle au cours d'une même saison (phénomène observé en milieu contrôlé par Poncin, 1988). Enfin, la comparaison de nos résultats avec des observations réalisées dans d'autres environnements (naturels et contrôlés) et le constat d'une plasticité phénotypique du seuil thermique nous amènent à



émettre l'hypothèse que *le seuil thermique auquel répondent les géniteurs est déterminé par les conditions rencontrées au cours des premières années de leur vie, et maintenue à long terme sous forme d'information mémoire au niveau du système nerveux central*. Selon notre hypothèse, si le poisson, devenu adulte, recherche pour se reproduire les mêmes conditions thermiques que celles qu'il a connues au cours de son primo-développement, la réponse comportementale à un seuil thermique correspondrait à l'expression d'un phénomène de *homing thermique*, qui peut être assimilé à une forme d'homéostasie thermique maintenue de génération en génération dans un environnement stable. Le mécanisme de *mémoire thermique* que nous proposons expliquerait cette stabilité en terme de renforcement du stimulus au cours de périodes d'imprégnation secondaires prenant place lors de la période de reproduction. Ce principe de mémoire dynamique expliquerait également la notion d'adaptation indispensable à la colonisation d'un nouvel environnement par une espèce, situation qui peut notamment s'appliquer à la recolonisation des cours d'eau d'Europe Occidentale par le barbeau fluviatile en période post-glaciaire.

## Perspectives

Les résultats et acquis de nos recherches sur les stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile ouvrent des perspectives intéressantes au plan de la recherche fondamentale et de l'adaptation d'une espèce aux fluctuations ou perturbations des conditions environnementales, comme à celui de la gestion des populations du barbeau en milieu naturel. Ces perspectives sont résumées dans le **tableau C.1**.

**Tableau C.1.**

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <p><b>A. Perspectives au plan de la recherche fondamentale et de l'amélioration des connaissances sur les phénomènes d'adaptation aux modifications environnementales</b></p>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| <ol style="list-style-type: none"> <li>1) Test de l'hypothèse fonctionnelle de homing thermique chez les poissons par l'étude au travers d'expériences réalisées en milieu contrôlé, depuis le contrôle des oeufs et des premiers stades jusqu'à la reproduction. Grâce aux développements du contrôle de l'élevage et de la reproduction du barbeau fluviatile en milieu contrôlé (Philippart, 1982 ; Poncin, 1988), ces études pourraient être effectuées sur le modèle barbeau.</li> <li>2) Préciser en conditions expérimentales l'amplitude de la réponse thermorégulatrice par gestion de l'échelle temporelle dans des conditions extrêmes.</li> </ol>                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| <p><b>B. Perspectives de recherches sur l'espèce étudiée et par comparaison avec la situation « physiologique » décrite dans l'Ourthe</b></p>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |
| <ol style="list-style-type: none"> <li>1) Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace dans la partie méridionale de l'aire de distribution du barbeau fluviatile, où les régimes thermiques des cours d'eau présentent des températures estivales supérieures à la limite de la plage de confort thermique de l'espèce.</li> <li>2) Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace dans un environnement modifié (plumes thermiques, pollution chimique ou organique) de manière à évaluer l'impact de ces altérations sur le comportement du poisson.</li> <li>3) Détermination en environnement contrôlé (aquarium, rivière artificielle) de la hiérarchie des stimuli dans des situations conflictuelles rarement ou jamais rencontrées en milieu naturel (inversion du cycle thermique journalier en luminosité naturelle, luminosité constante et cycle thermique journalier naturel,...).</li> </ol> |
| <p><b>C. Perspectives au plan de la gestion des populations de barbeaux</b></p>                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |
| <ol style="list-style-type: none"> <li>1) Préserver et/ou restaurer une diversité élevée des secteurs de rivière, permettant aux poissons de rencontrer les diverses conditions requises pour l'accomplissement des cycles journaliers, annuels et cycle de vie de l'espèce (cf. Philippart <i>et al.</i>, 1990).</li> <li>2) Adapter la gestion de la nature par l'homme au problème de la libre circulation des poissons, particulièrement en période de reproduction, et pour une espèce comme le barbeau fluviatile, qui présente un degré d'itéroparité élevé et dont la fenêtre de reproduction est étroite.</li> </ol>                                                                                                                                                                                                                                                                                                       |

# Bibliographie

- ABSIL, P. (1989). Biologie des stades précoces du barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). Effets de la température sur le développement et la mortalité. Mémoire Lic. Sc. Zool., Univ. Liège, 51 p.
- ALLEE, W.C., H.E. EMERSON, O. PARK, T. PARK, K.P. SCHMIDT (1949). *Principles of Animal Ecology*, W.B. Saunders, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- ANDERSON, N.H. (1966). Depressant effect of moonlight on activity of aquatic insects. *Nature, London*, **209**, 319-320.
- ANDREASSON, S. (1973). Seasonal changes in diel activity of *Cottus poecilopus* and *C. gobio* (Pisces) at the arctic circle. *Oikos*, **24**, 16-23.
- ANDREASSON, S. & K. MÜLLER (1969). Persistence of the diel activity phase shift in *Cottus poecilopus* Heckel (Pisces) after transfer from 66° to 55° northern latitude. *Oikos*, **20**, 171-174.
- ANEER, G., G. FLORELL, U. KUATSKY, S. NELLBRING & L. SJOESTEDT (1983). In situ observation of Baltic herring (*Clupea harengus membras*) spawning behaviour in the Askoe-Landsort area, Northern Baltic proper. *Marine Biology*, **74**, 105-110.
- ARBIB, M.A. (1972). *The Metaphorical Brain*. Wiley-Interscience, New York.
- BAERENDS, G.P. & J.P. KRUIJT (1973). Stimulus selection. p. 23-50 in R.A. Hinde & J. Stevenson-Hinde (eds.) *Constraints on Learning*, Academic Press, London.
- BAGGERMAN, B. (1972). Photoperiodic responses in the stickleback and their control by a daily rhythm of photosensitivity. *Gen. Comp. Endocrinol.*, suppl. 3, 466-476.
- BAGGERMAN, B. (1980). Photoperiodic and endogenous control of the annual reproductive cycle in teleost fishes. p. 533-567 in M.A. Ali (ed.) *Environmental Physiology of Fishes*, Plenum, New York.
- BAGGERMAN, B. (1985). The role of daily and annual biological rhythms in the photoperiodic regulation of the breeding season in the stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. *Behaviour*, **93** (1-4), 1-7.
- BAGLINIERE, J.L. & D. ARRIBE-MOUTOUNET (1985). Microrépartition des populations de truite commune (*Salmo trutta* L.), de juvénile de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et d'autres espèces présentes dans la partie haute du Scorff (Bretagne). *Hydrobiologia*, **120**, 229-239.
- BALDES, R.J. & R.E. VINCENT (1969). Physical parameters of microhabitat occupied by brown trout in an experimental flume. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **98**, 230-238.
- BALDWIN, N.S. (1957). Food consumption and growth of brook trout at different temperatures. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **105**, 520-522.
- BALON, E.K. (1975). Reproductive guilds of fishes : a proposal and definition. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **32**, 821-864.
- BALON, E.K. (1981). Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. *Env. Biol. Fish.*, **6** (3/4), 377-389.
- BANISTER, K.E. (1982). Conservation of species of wild flora and vertebrate fauna threatened in the community. Part III. Freshwater fishes species report. Nature Conservancy Council of England, 233-294.
- BARAS, E. (1990). Annual activity cycle of the barbel *Barbus barbus* (L.) in two tributaries of the River Meuse, as detected by radio tracking. Communication présentée à la journée de Zoologie Aquatique organisée par la Société Royale de Zoologie de Belgique, K.U. Leuven, 14 mars 1990.
- BARAS, E. (1991). A bibliography on underwater telemetry. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sc.*, **1819**, 55 p.
- BARAS, E. & B. CHERRY (1990). Seasonal activities of female barbel *Barbus barbus* (L.) in the River Ourthe (Southern Belgium) as revealed by radio tracking. *Aquat. Liv. Resour.*, **3** (4), 283-294.
- BARAS, E. & J.C. PHILIPPART (1989). Application du radiopistage à l'étude éco-éthologique du barbeau fluviatile (*Barbus barbus*) : problèmes, stratégies et premiers résultats. *Cah. Ethol. Appl.*, **9**, 467-494.
- BARAS, E., H. LAMBERT & J.C. PHILIPPART (1991). Periodicity and determinism of *Barbus barbus* (L.) spring migrations in the canalized River Meuse. Soumis à *Fischökologie*, April 1991.
- BARNETT, S.A. (1963). *A Study in Behaviour*. Methuen, London, 288 p.
- BATESON, P. (1966). The characteristics and context of imprinting. *Biol. Rev.*, **41**, 177-220.
- BATTY, R.S., J.H.S. BLAXTER & K. FRETWELL (1991). The effect of temperature on swimming performance of fish larvae during escape responses. Communication presented in the VII th International Ichthyology Congress, The Hague,

- 26-30 August 1991. *Bull. Zool. Museum, Univ. Amsterdam*, special issue, August 1991, 9 (abstract).
- BAUCHOT, M.L.R. (1967). *La Vie des Poissons*. Ed. Stock, 155 p.
- BEAMISH, F.W.H. (1978). Swimming capacity. p. 101-187 in W.S. Hoar & D.J. Randall (eds.). *Fish Physiology*, Vol. VII, Academic Press, London.
- BEHNING, A. (1928). Das leben der Wolga, zugleich eine einföhrung in die flussbiologie. *Die Binnengewässer*, Stuttgart, 5, 162 p.
- BEITINGER, T.L. & L.C. FITZPATRICK (1979). Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish. *Am. Zool.*, 19, 319-329.
- BERLYNE, D.E. (1966). Curiosity and exploration. *Science*, 153, 25-33.
- BERTMAR, G. & R. TOFT (1969). Sensory mechanisms of homing in salmonid fish. I. Introductory experiments on the olfactory sense in grilse of Baltic salmon (*Salmo salar*). *Behaviour*, 35, 235-241.
- BERTRAM, B.C.R. (1978). Living in groups: predators and prey. p. 64-96 in J.R. Krebs & N.B. Davies (eds.) *Behavioural Ecology*, 1st edn, Blackwell, Oxford.
- BEUKEMA J.J. (1968). Predation by the three-spine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*): the influence of hunger and experience. *Behaviour*, 31, 1-126.
- BIDGOOD, B.F. (1980). Field surgical procedure for implantation of radio tags in fish. *Fish. Res. Rep., Fish. Wildl. Div. (Alberta)*, 20, 10 p.
- BISHOP, J.E. & H.B.N. HYNES (1969). Downstream drift of the invertebrate fauna in a stream ecosystem. *Arch. Hydrobiol.*, 66, 56-90.
- BISSON, P.A., J.L. NIELSEN, R.A. PALAMON & L.E. GROVE (1982). A system of naming habitat types in small streams, with examples of habitat utilization by Salmonids during low streamflow. p. 62-73 in N.B. Armantrout (ed.), *Acquisition and Utilization of Aquatic Habitat Inventory Information*, Western Division, Am. Fish. Soc., Portland, Oregon, USA, 376 p.
- BLASE, C. (1988). Etude comparée des préférences pour l'habitat de l'ombre commun (*Thymallus thymallus* L.) et de la truite fario (*Salmo trutta fario* L.) dans une petite rivière ardennaise. *Mém. Lic. Sc. Zool., Univ. Liège*, 55 p. + annexes.
- BLESS, R. (1978). *Bestandsänderungen der Fischfauna in der Bundesrepublik Deutschland*. Kilda Verlag, Greven, 66 p.
- BLOCK, C.J., J.R. SPOTILA, E.A. STANDORA & J.W. GIBBONS (1983). Behavioral thermoregulation of largemouth bass, *Micropterus salmoides* and bluegill, *Lepomis macrochirus* in a nuclear cooling reservoir. *Env. Biol. Fishes*, 11 (1), 41-52.
- BONATH, K. (1977). *Narkose der Reptilien, Amphibien und Fische*. Paul Parey, Berlin, 148 p.
- BOVEE, K.D. (1986). Development and evaluation of habitat suitability criteria for use in the instream flow incremental methodology. *Instream Flow Information Paper 21, U.S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep.*, 86 (7), 235 p.
- BOVEE, K.D. & T. COCHNAUER (1977). Development and evaluation of weighted criteria, probability-of-use curves for instream flow assessments: fisheries. *Instream Flow Information Paper 3, U.S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep. FWS/OBS-77/63*, 38 p.
- BREder, C.M. Jr. (1959). Studies on social grouping in fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 98, 1-27.
- BREder, C.M. Jr. (1965). Vortices and fish schools. *Zoologica*, 50, 97-114.
- BREder, C.M. Jr. & D.E. ROSEN (1966). *Modes of Reproduction in Fishes*. Natural History Press, New York.
- BRETON, B., L. HOROSZEWICZ, K. BIENIARZ & P. PETER (1980). Temperature and reproduction in tench: Effect of a rise in the annual temperature regime on gonadotropin level, gametogenesis and spawning. II. The female. *Reprod. Nutr. Develop.*, 20 (4 A), 1011-1024.
- BRETON, B., G. MAISSE & E. LEMENN (1983). Contrôle photopériodique de la saison de reproduction en salmoniculture: une expérience pilote en Bretagne. *Bull. Fr. Piscic.*, 288, 35-45.
- BRETT, J.R. (1964). The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 21, 1183-1226.
- BRETT, J.R. (1971). Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of the sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Am. Zool.*, 11, 99-113.
- BRETT, J.R. (1983). Life energetics of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. p. 29-63 in W.P. Aspey & S.I. Lustick (eds.) *Behavioural Energetics: The Cost of Survival in Vertebrates*, Ohio State University, Columbus.
- BRETT, J.R. (1986). Production energetics of population of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Can. J. Zool.*, 64, 555-564.
- BRETT, J.R. & T.D.D. GROVES (1979). Physiological energetics. p. 279-352 in W.S. Hoar, D.J. Randall & J.R. Brett (eds.) *Fish Physiology*, Vol. VIII, Academic Press, London.
- BRYLINSKI, M. & K.H. MANN (1973). An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnol. Oceanogr.*, 18 (1), 1-14.
- BROWN, F.A. Jr. (1954). Biological clocks in the fiddler crab. *Sci. Am.*, 60, 34-37.
- BUCHANAN, T.J. & W.P. SOMERS (1969). Discharge measurements at gaging stations. U.S. Geological Survey, Techniques of Water-Resources Investigations, Book 3, Washington, District of Columbia, USA.
- BULTITUDE, R. (1975). Underwater radiotelemetry. B. Sc. Thesis, University of New Brunswick, 51 p.
- BURT, W.H. (1943). Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *J. Mammal.*, 24, 346-352.
- CALHOUN, J.B. & J.U. CASBY (1958). The calculation of home range and density of small mammals. *Public Health Management*, n°55, U.S. Dept. Health, Educ. and Welfare.
- CAREY, F.G. & K.D. LAWSON (1973). Temperature regulation in free-swimming bluefin tuna. *Comp. Biochem. Physiol.*, 44 (A), 375-392.
- CAREY, F.G., J.M. TEAL, J. W. KANWISHER, K.D. LAWSON & J.S. BECKET (1971). Warm-bodied fish. *Amer. Zool.*, 11, 137-145.
- CASTELLI, M., J.C. PHILIPPART, G. VASSART & M. GEORGE (1990). DNA fingerprinting in fish: a new generation of fish markers. p. 514-520 in N.C. Parker, A.E. Giorgi, R.C. Heidinger, D.B. Jester, Jr., E.D. Prince & G.A. Winans (eds.) *Fish-Marking Techniques*, American Fisheries Society Symposium 7, 893 p.
- CAULTON, M.S. (1981). Feeding, metabolism and growth of tilapia: some quantitative considerations. p. 157-175 in R.S.V. Pullin & R.H. Lowe-McConnell (eds.) *The Biology and Culture of Tilapia*, ICLARM, Manila.

- CHAMBERLAIN, A. (1979). Effects of tagging on equilibrium and feeding. *Underw. Telem. Newsl.*, 9 (1), 2-3.
- CHARNOV, E.L. (1976). Optimal foraging : the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.*, 9, 129-136.
- CHELAZZI, G., R. INNOCENTI & P. DELLA SANTINA (1983). Zonal migration and trail following of an intertidal gastropod analyzed by LED tracking in the field. *Mar. Behav. Physiol.*, 10 (2), 121-136.
- CHERRY, B. (1989). Contribution à l'étude du budget espace-temps chez le barbeau fluviatile (*Barbus barbus* L.) : radio-pistage de deux femelles en période de reproduction. Mémoire Lic. Sc. Zool., Univ. Liège, Belgique, 60 p.
- CHISHOLM, I.M. & W.A. HUBERT (1985). Expulsion of dummy transmitters by rainbow trout. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 114 (5), 766-767.
- CLEMENS, W.A., R.E. FOERSTER & A.L. PRITCHARD (1939). The migration of Pacific salmon in British Columbia waters. *Publ. Am. Ass. Adv. Sci.*, 8, 51-59.
- COCHRAN, W.W. & R.D. LORD, Jr. (1963). A radio tracking system for wild animals. *J. Wildl. Mgmt.*, 27 (1), 9-24.
- COCHRAN, W.W., D.W. WARNER, J.R. TESTER & V.B. KUECHLE (1965). Automatic radio tracking system for monitoring animal movements. *Bioscience*, 15, 98-100.
- COLGAN, P. (1973). Motivation analysis of fish feeding. *Behaviour*, 45, 38-66.
- COOPER, A.C. (1965). The effect of transported stream sediments on the survival of sockeye and pink salmon eggs and alevins. *Int. Pac. Salm. Fish. Comm. Bull.*, 18, 71 p.
- COOPER J.C. & A.D. HASLER (1974). Electroencephalographic evidence for retention of olfactory cues in homing coho salmon. *Science*, 183, 336-338.
- COOPER J.C. & A.D. HASLER (1976). Electrophysiological studies of morpholine-imprinted coho salmon (*O. kisutch*) and rainbow trout (*S. gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 33, 688-694.
- CRAIG, J.F. (1977). Seasonal changes in the day and night activity of adult perch, *Perca fluviatilis* L. *J. Fish Biol.*, 11, 161-166.
- CRAIGIE, E.H. (1926). A preliminary experiment on the relation on the olfactory sense to the migration of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Trans. R. Soc. Can.*, 20, 215-224.
- CROSSMAN, C.J. (1990). Reproductive homing in muskellunge, *Esox masquinongy*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47, 1803-1812.
- CRUMPTON, J.E., C. MESING & M. WICKER (1980). Largemouth Bass Investigation. Annual Progress Report, D-J Project F-24, Fla. Game and Freshw. Fish Com., Fish. Res. Lab., Eustis, Fla., 62 p.
- CUINAT, R. (1971). Principaux caractères démographiques observés sur 50 rivières à truites françaises. Influence de la pente et du calcium. *Ann. Hydrobiol.*, 2 (2), 187-207.
- CUNJAK, R.A. & G. POWER (1987). Cover use by stream resident trout in winter : a field experiment. *N. Am. J. Fish. Mgmt.*, 7, 539-544.
- CUSHING, D.H. (1969). The regularity of the spawning season in some fishes. *J. Cons. Per. Int. Explor. Mer.*, 33, 81-87.
- DAVIES, P.R. & I. HANYU (1986). Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning on the common carp. I. under conditions of high temperature. *Aquaculture*, 51, 277-288.
- DAWKINS, R. & J.R. KREBS (1979). Arm races between and within species. *Proc. Roy. Soc. London B*, 205, 489-511.
- DEGRAAF, D.A. & L.H. BAIN (1986). Habitat use by and preference of juvenile salmon and trout in two Newfoundland rivers. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 115, 671-681.
- DELACY, A.C., L.R. DONALDSON & E.L. BRANNON (1969). Homing behavior of chinook salmon. *Contrib. Univ. Wash. Coll. Fish.*, 300, 59-60.
- DE SELYS-LONGCHAMPS, E. (1842). *Faune Belge. 1ère Partie. Indication Méthodique des Mammifères, Oiseaux, Reptiles et Poissons observés jusqu'ici en Belgique*. Dessain, Liège, 310 p.
- DIANA, J.S. (1979). Northern pike activity patterns. *Underw. Telem. Newsl.*, 9 (2), 2-3.
- DIZON A.E., R.M. HORRALL & A.D. HASLER (1973). Long-term olfactory « memory » in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Fish. Bull.*, 71, 315-317.
- DODSON, J.J. & W.C. LEGGETT (1973). Behavior of adult American shad (*Alosa sapidissima*) homing to the Connecticut River from Long Island Sound. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 30, 1847-1860.
- DODSON, J.J. & W.C. LEGGETT (1974). Role of olfaction and vision in the behavior of American shad (*Alosa sapidissima*) homing to the Connecticut River from Long Island Sound. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 31 (10), 1607-1619.
- DOMBECK, M.P. (1979). Movement and behavior of the muskellunge determined by radiotelemetry. *Wis. Dept. Nat. Resour. Tech. Bull.*, Madison, 113, 19 p.
- DØVING, K.B., R. SÆLSET & G. THOMMESEN (1980). Olfactory sensitivity to bile acids in salmonid fishes. *Acta Physiol. Scand.*, 108, 123-131.
- DØVING, K.B., H. WESTERBERG & P.B. JOHNSEN (1985). Role of olfaction in the behavioral and neuronal responses of Atlantic salmon, *Salmo salar*, to hydrographic stratification. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 42 (10), 1658-1667.
- DURANTEL, P. & P. ENJELVIN (1987). *Multiguide Nature des Plantes et Animaux d'Eau Douce*. Bordes Edition, 254 p.
- EBERSOLE, J.P. (1985). Niche separation of two damselfish species by aggression and differential microhabitat separation. *Ecology*, 66 (1), 14-20.
- EGGLISHAW, H.J. & P.E. SHACKLEY (1982). Influence of water depth on dispersion of juvenile salmonids, *Salmo salar* L. and *S. trutta* L., in a Scottish stream. *J. Fish Biol.*, 21, 141-155.
- EINHOUSE, D.W. (1981). Summer-fall movements, habitat utilization, diel activity and feeding behavior of walleyes in Chautauqua Lake, New York. M.S. Thesis, State University of New York, College of Fredonia, New York, 107 p.
- ELLIOTT, J.M. (1972). Rates of gastric evacuation in brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwat. Biol.*, 2, 1-18.
- ELLIOTT, J.M. (1975). Number of meals in a day, maximum weight of food consumed in a day and maximum rate of feeding for brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwat. Biol.*, 5, 287-303.
- ELLIOTT, J.M. (1976). The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. *J. Anim. Ecol.*, 45, 923-948.

- ELLIOTT, J.M. (1981). Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. p. 209-245 in A.D. Pickering (ed.) *Stress and Fish*, Academic Press, London.
- EL-SHAMY F.M. (1978). Dynamics of feeding and growth of bluegill (*Lepomis macrochirus*) in Lake Wingra and Lake Mendota, Wisconsin. *Hydrobiologia*, **60**, 113-124.
- EMERY A.R. (1973). Preliminary comparisons of day and night habits of freshwater fish in Ontario Lakes. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **30**, 761-774.
- EMLEN, S.T. & L.W. ORING (1977). Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, **197**, 215-223.
- ERIKSSON, L.D. (1973). Spring inversion of the diel rhythm of locomotor activity in young sea-going brown trout, *Salmo trutta trutta* L. and Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquila Sér. Zool.*, **14**, 68-79.
- ERIKSSON, L.D. & H. LUNDQVIST (1980). Photoperiod entrains ripening by its differential effect in salmon. *Naturwissenschaften*, **67**, S. 202.
- ESCAFFRE, A.M. & R. BILLARD (1976). Le cycle spermatogénétique du gardon *Rutilus rutilus*. *Cah. Lab. Montreaux*, **3**, 43-46.
- EVEREST, F.H. & D.W. CHAPMAN (1972). Habitat selection and spatial interaction by juvenile chinook salmon and steelhead trout in two Idaho streams. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **29**, 91-100.
- FARQUHAR, B.W. & S. GUTREUTER (1989). Distribution and migration of adult striped bass in Lake Whitney, Texas. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **118**, 523-532.
- FAUSCH, K.D. (1984). Profitable stream positions for salmonids relating specific growth to net energy gain. *Can. J. Zool.*, **62**, 441-451.
- FELLEY J.D. & S.M. FELLEY (1986). Habitat partitioning of fishes in an urban estuarine bayou. *Estuaries*, **9** (3), 208-218.
- FERRARO, S.P. (1980). Daily time of spawning of 12 fishes in the Peconic Bays, New York. *U.S. Fish Wildl. Serv. Fish. Bull.*, **78**, 455-464.
- FOLTZ, J.W. & C.R. NORDEN (1977). Food habits and feeding chronology of rainbow smelt, *Osmerus mordax*, in Lake Michigan. *Fish Bull U.S.*, **75**, 637-640.
- FORD, R.G. & D.W. KRUMME (1979). The analysis of space use patterns. *J. Theor. Biol.*, **76**, 125-155.
- FOSTER, S.A. (1985 a). Size-dependent territory defense by a damselfish. *Oecologia*, **67**, 499-505.
- FOSTER, S.A. (1985 b). Group foraging by a coral reef fish: a mechanism for gaining access to defended resources. *Anim. Behav.*, **33**, 782-792.
- FOSTER, S.A. (1985 c). Wound healing: a possible role of cleaning stations. *Copeia*, **1985**, 875-880.
- FRAGNOUD, E. (1987). Préférences d'habitat de la truite fario (*Salmo trutta fario*, L., 1758) en rivière (quelques cours d'eau du Sud-Est de la France). Thèse Université Cl. Bernard Lyon I. CEMAGREF, 398 p.
- FRIED, S.M., J.D. MCCLEAVE & K.A. STRED (1976). Buoyancy compensation by Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts tagged internally with dummy telemetry transmitters. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **33**, 1377-1380.
- FRY, F.E.J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology of fish. p. 1-98 in W.S. Hoar & D.J. Randall (eds.) *Fish Physiology*, Vol. VI, Academic Press, London.
- GALLEPP, G.W. & J.J. MAGNUSON (1972). Effects of negative buoyancy on the behavior of the bluegill, *Lepomis macrochirus* Rafinesque. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **101**, 507-512.
- GIBSON, R.N. (1978). Lunar and tidal rhythm in fish. p. 201-213 in J.E. Thorpe (ed.) *Rhythmic Activity of Fishes*, Academic Press, London.
- GIBSON, R.N. (1986). Intertidal teleosts: life in a fluctuating environment. p. 388-408 in T.J. Pitcher (ed.) *The Behaviour of Teleost Fishes*, Croom Helm, London, 553 p.
- GILLER, P.S. (1984). *Community Structure and the Niche*. Chapman and Hall, London.
- GODAUX, E. (1990). *Cent Millions de Neurones*. Labor, Collection « La Science Apprivoisée », 248 p.
- GOLDSTEIN, R.M. (1978). Quantitative comparison of seining and underwater observation for stream fishery surveys. *Prog. Fish. Cult.*, **40** (3), 108-111.
- GOSSE, J.C. (1982). Microhabitat of rainbow and cutthroat trout in the Green River below Flamingo George Dam. Final Report, contract 81 5049. Utah Division of Wildlife Resources, Salt Lake City, 114 p.
- GOUGNARD, I. (1987). Analyse du comportement de reproduction du barbeau *Barbus barbus* (L.) en aquarium: influence du nombre de mâles. Mém. Lic. Psych., Univ. Liège, 68 p.
- GOUGNARD, I., P. PONCIN, J.C. RUWET & J.C. PHILIPPART (1987). Description et analyse du comportement reproducteur du barbeau *Barbus barbus* (L.) en aquarium. Influence du nombre de mâles courtisans sur les comportements observés. *Cah. Ethol. Appl.*, **7** (3), 293-302.
- GRANDMOTTET, J.P. (1983). Principales exigences des téléostéens dulcicoles vis-à-vis de l'habitat aquatique. *Ann. Sci. Univ. Besançon, Biologie Animale*, 4ème série, **1983** (4), 3-32.
- GROOT, C., T.P. QUINN & T.J. HARA (1986). Responses of migrating sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to population-specific odors. *Can. J. Zool.*, **64**, 926-932.
- GROSSMAN, G.D., A. DE SOSTOA, M.C. FREEMAN & J. LOBON-CERVIA (1987a). Microhabitat use in a Mediterranean riverine fish assemblage. *Fishes of the lower Matarraña. Oecologia* (Berlin), **73**, 490-500.
- GROSSMAN, G.D., A. DE SOSTOA, M.C. FREEMAN & J. LOBON-CERVIA (1987b). Microhabitat use in a Mediterranean riverine fish assemblage. *Fishes of the upper Matarraña. Oecologia* (Berlin), **73**, 501-512.
- GROVE, D.J., L.G. LOIZIDES & J. NOTT (1978). Satiation amount, frequency of feeding and gastric emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.*, **12**, 507-516.
- GROVES, A.B., G.B. COLLINS & P.S. TREFETHEN (1968). Role of olfaction and vision in choice of spawning site by homing chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **25**, 867-876.
- GUDJONSSON T. (1970). The releases and returns of tagged salmon at Kollafjörður, Iceland. *Int. Coun. Explor. Sea, C.M.*, **1970/M**, 6.
- GUSAR, A.G., V. BARUS, D.S. PAVLOV, J. GAJDUSEK & K. HALACKA (1989). The results of ultrasonic telemetry of the carp, *Cyprinus carpio*, in a wintering pond during the winter period. *Folia Zoologica Brno*, **38** (1), 87-95.
- GYURKO, S. & Z. NAGY (1964). Dinamica nutritiei la Mraena (*Barbus barbus* L.) din riul Mures. *Studii Si Certari*, **1964** (3), 169-180.
- HALL, J.D. & R.L. LANTZ (1969). Effects of Mues logging on the habitat of coho salmon and



- cutthroat trout in coastal streams. p. 355-375 in T.G. Northcote (ed.) *Symposium on Salmon and Trout in Streams*, Inst. Fish., University of British Columbia, Vancouver, British Columbia, Canada.
- HAMBRICK, P.S. & R.G. HIBBS (1977). Feeding chronology and food habits of the blacktail shiner, *Notropis venustus* (Cyprinidae) in Bayou Sara, Louisiana. *Southwest. Nature*, **22**, 511-516.
- HANCOCK, R.S., J.W. JONES & R. SHAW (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.
- HANSOUL, D. (1979). Analyse de la qualité des eaux des rivières Ourthe, Amblève et de leurs principaux ruisseaux en région liégeoise. Groupement de Relance Economique des Vallées Ourthe et Amblève (G.R.E.O.A.), 81 p.
- HANYU, I., K. ASAHINA & A. SHIMIZU (1982). The role of light and temperature in the reproduction cycles of three bitterlings species; *Rhodeus ocellatus ocellatus*, *Acheilognathus tabira* and *Pseudoperilampus typus*. p. 229-232 in *Proc. Int. Symp. Reprod. Physiol. Fish.*, Wageningen, The Netherlands, 2-6 August 1982.
- HARA T.J., A. GORBMAN & K. UEDA (1966). Influence of the thyroid upon optically evoked potentials in the optic tectum of the goldfish. *Proc. Soc. Exptl. Biol. Med.*, **122**, 471-475.
- HARA, T.J., S. MACDONALD, R.E. EVANS, T. MARUI & S. ARAI (1984). Morpholine, bile acids and skin mucus as possible cues in salmonid homing : electrophysiological re-evaluation. p. 363-378 in J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson & W.H. Neill (eds.) (1984). *Mechanisms of Migration in Fishes*. Plenum Publishing Corp., New York.
- HARDEN JONES, F.R. (1968). *Fish Migration*. Edward Arnold, London.
- HART, L.G. & R.C. SUMMERFELT (1973). Homing of flathead catfish *Pylodictis olivaris* (Rafinesque), tagged with ultrasonic transmitters. *Proc. Ann. Conf. S.E. Assoc. Game Fish. Agencies*, **27**, 520-527.
- HART, L.G. & R.C. SUMMERFELT (1975). Surgical procedures for implanting ultrasonic transmitters into flathead catfish (*Pylodictis olivaris*). *Trans. Am. Fish. Soc.*, **104** (1), 56-59.
- HART, P.J.B. (1986). Foraging in teleost fishes. p. 211-235 in T.J. Pitcher (ed.) *The Behaviour of Teleost Fishes*, Croom Helm, London, 553 p.
- HASLER, A.D. & A.T. SCHOLZ (1983). *Olfactory Imprinting and Homing in Salmon*. Springer-Verlag, Berlin.
- HASLER, A.D., E.S. GARDELLA, R.M. HORRALL & H.F. HENDERSON (1969). Open-water orientation of white bass, *Roccus chrysops*, as determined by ultrasonic tracking methods. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **26**(8), 2173-2192.
- HAWKINS, A.D., D.N. MCLENNAN, G.G. URQUHART & C. ROBB (1974). Tracking cod *Gadus morhua* L. in a Scottish sea loch. *J. Fish Biol.*, **6**, 225-236.
- HAYNES, J.M. (1978). Movements and habitat studies of chinook salmon and white sturgeon. Ph. D. Thesis, University of Minnesota, Minneapolis, MN, USA, 166 p.
- HAYNES, J.M. & R.H. GRAY (1979). Effects of external and internal radio transmitters attachment on movement of adult chinook salmon. p. 115-128 in F.M. Long (ed.) *Proc. 2nd. Int. Conf. Wildl. Biotelem.*, Univ. Wyoming, Laramie, WY, July 30-August 1, 1979.
- HELAND, M. (1982). Influence de la densité sur le comportement territorial des juvéniles de truite commune, *Salmo trutta* L., en ruisseau artificiel. XXVIIIème Conf. Natl. Ass. Fr. Limnol., Bordeaux, 103-107.
- HELFMAN G.S. (1978). Patterns of community structure in fishes : summary and overview. *Env. Biol. Fish.*, **3**, 129-148.
- HELFMAN, G.S. (1981). Twilight activities and temporal structures in a freshwater fish community. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 1405-1420.
- HELFMAN, G.S. (1986). Fish behaviour by day, night and twilight. p. 366-387 in T.J. Pitcher (ed.) *The Behaviour of Teleost Fishes*, Croom Helm, London, 553 p.
- HELFMAN, G.S. & E.T. SCHULTZ (1984). Social transmission of behavioural traditions in a coral reef fish. *Anim. Behav.*, **32**, 379-384.
- HENDERSON, H.F., A.D. HASLER & G.C. CHIPMAN (1966). An ultrasonic transmitter for use in studies of movements of fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **95**, 350-356.
- HERMAN, D. (1989). Etude de la qualité biologique de l'Ourthe, de ses sources à Hamoir, sur base de ses populations de macroinvertébrés benthiques. Rapport à l'Inspection Générale de l'Eau de la Région Wallonne, Fédération des Sociétés de Pêche de l'Est et du Sud de la Belgique A.S.B.L., novembre 1989, 30 p. + annexes.
- HESS, E.H. (1959). Imprinting. *Science*, **130**, 133-141.
- HIRATA, H. (1957). Diurnal rhythm of the feeding activity of goldfish in winter and early spring. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, **8**, 96-107.
- HIYAMA, Y., T. TANIUCHI, K. SUYAMA, K. ISHOKA, R. SATO, T. KAJIHARA & R. MAIWA (1966). A preliminary experiment on the return of tagged chum salmon to the Otsuchi River, Japan. *Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **33**, 18-19.
- HOAR, W.S. (1942). Diurnal variation in feeding activity of young salmon and trout. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **6**, 90-101.
- HOBSON, E.S. (1968). Predatory behaviour of some shore fishes in the Gulf of California. *U.S. Bureau Sport Fish. Wildl. Res. Rep.*, **73**, 1-92.
- HOBSON, E.S. (1974). Feeding relationships of teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *Fish. Bull. U.S.*, **72**, 915-1031.
- HOPFIELD, J., (1982). Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **79**, 2554-2558.
- HORVATH, L. (1986). Carp oogenesis and the environment. p. 109-117 in R. Billard & J. Marcel (eds.) *Aquaculture of Cyprinids*, INRA, Paris.
- HUGLA, J.L., J.C. PHILIPPART & J.C. THOME (1991). Dynamique de transfert de micropolluants (PCB's) chez le barbeau *Barbus barbus*. Influences sur la survie des populations naturelles. In *Hommage à F.A. Forel, Résumé de la 3ème Conférence Internationale des Limnologues d'Expression Française*, 21-24 mai 1991, Morgues (Suisse). Editions Vernet.
- HUET, M. (1949). Aperçu de la relation entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, **11**, 332-351.
- HUNT, P.C. & J.W. JONES (1974 a). A population study of *Barbus barbus* (L.) in the River Severn, England. I. Density. *J. Fish. Biol.*, **6**, 255-267.
- HUNT, P.C. & J.W. JONES (1974 b). A population study of *Barbus barbus* (L.) in the River Severn, England. II. Movements. *J. Fish. Biol.*, **6**, 269-278.
- HUTCHINSON, G.E. (1958). Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, **22**, 415-427.

- HYNES, H.B.N. (1961). The invertebrate fauna of a Welsh mountain stream. *Archiv. Hydrobiol.*, **57**, 344-388.
- HYNES, H.B.N. (1972). *The Ecology of Running Waters*. Liverpool University Press, 555 p.
- ICHIHARA, T., M. SOMA, K. YOSHIDA & K. SUZUKI (1972). An ultrasonic device in biotelemetry and its application to tracking of a yellowtail. *Far Seas Fish. Res. Lab. Bull.*, **7**, 27-48.
- JAHN, L.A. (1969). Movements and homing of cutthroat trout (*Salmo clarki*) from open water areas of Yellowstone Lake. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **26**, 1243-1261.
- JENDARME, J. (1991). Etude préliminaire du comportement d'hybridation de *Barbus barbus* (L.) et *Barbus meridionalis* (R.) en aquarium. Mém. Lic. Sc. Zool., Univ. Liège, 55 p. + annexes.
- JENRICH, R.I. & F.B. TURNER (1969). Measurement of non-circular home range. *J. Theor. Biol.*, **22**, 227-237.
- JENS, G. (1982). *Der Bau von Fischwegen : Fischtreppen, Aalleitern und Fischsclausen*. Parey (Berlin), Hamburg, 92 p.
- JOBLING, M. (1980). Gastric evacuation in plaice, *Pleuronectes platessa* L. : effects of dietary energy level and food composition. *J. Fish Biol.*, **17**, 187-196.
- JOHANNES, R.E. (1978). Reproductive strategies of coastal marine fishes in the tropics. *Env. Biol. Fish.*, **3**, 65-84.
- JOHNSEN, P.B. (1980). The use of longterm ultrasonic implants for the location and harvest for schooling fish. p. 777-780 in C.J. Amlaner Jr. & D.W. MacDonald (eds.) *A Handbook of Biotelemetry and Radio Tracking*. Pergamon Press, Oxford, U.K., Elmsford, N.Y., 820 p.
- JOHNSEN, P.B. & A.D. HASLER (1977). Winter aggregations of carp (*Cyprinus carpio*) as revealed by ultrasonic tracking. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **106** (6), 556-559.
- JOHNSON, J.H. (1960). Sonic tracking of adult salmon at Bonneville Dam, 1957. *Fish. Bull. U.S.*, **176**, 471-485.
- JOHNSON, J.H. (1971). Fish-borne transmitters. *Underw. Telem. Newsl.*, **1**(2), 3-4.
- JONES, A.N. (1975). A preliminary study of fish segregation in salmon spawning streams. *J. Fish Biol.*, **7**, 95-104.
- JONES, K.A., T.J. HARA & E. SCHERER (1985). Locomotor response by Arctic char (*Salvelinus alpinus*) to gradients of H<sup>+</sup> and CO<sub>2</sub>. *Physiol. Zool.*, **58**, 413-420.
- KALLEBERG, H. (1958). Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L.). *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, **39**, 55-98.
- KALPERS, J., K. PALATA, E. CLOTUCHE, E. BARAS, R.M. LIBOIS, J.C. PHILIPPART & J.C. RUWET (1989). Application of radio tracking to the survey of wild populations of vertebrate species (mammals, birds, fishes) in Belgium. p. 23-35 in C.J. Amlaner Jr. (ed.) *Biotelemetry X, Proceedings of the Tenth International Symposium on Biotelemetry*, Fayetteville, Arkansas, United States of America (July 31 to August 5, 1988).
- KÄNNO, S. (1969). Growth and age distribution of some fish species in the River Paimionjoki, southwestern Finland. *Ann. Zool. Fenn.*, **6**, 87-93.
- KARANGWA, CH. (1975). Etude du régime alimentaire et de la nutrition du barbeau *Barbus barbus* dans l'Ourthe. Mémoire de Lic. Sc. Zool., Univ. Liège, 74 p. + annexes.
- KEEFE, M.L. & H.E. WINN (1991). Chemosensory attraction to home stream water and conspecifics by native brook trout, *Salvelinus fontinalis*, from two southern New England streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **48**, 938-944.
- KEENLEYSIDE, M.H.A. (1979). *Diversity and Adaptation in Fish Behaviour*. Springer, Berlin, 208 p.
- KELSO, J.R.M. (1974). Influence of a thermal effluent on movement of brown bullhead (*Ictalurus nebulosus*) as determined by ultrasonic tracking. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **31** (9), 1507-1513.
- KENNEDY, G.J.A. & T.J. PITCHER (1975). Experiments on homing in shoals of the European minnow (*Phoxinus phoxinus*). *Trans. Am. Fish. Soc.*, **104**, 454-457.
- KENNEDY, G.J.A. & C.D. STRANGE (1986a). The effects of intra- and inter-specific competition on the survival and growth of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and resident trout, *Salmo trutta* L., in an upland stream. *J. Fish Biol.*, **28**, 479-489.
- KENNEDY, G.J.A. & C.D. STRANGE (1986b). The effects of intra- and inter-specific competition on the distribution of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in relation to depth and gradient in an upland trout, *Salmo trutta* L., stream. *J. Fish Biol.*, **29**, 199-214.
- KESTEMONT, P. (1987a). Etude du cycle reproducteur du goujon, *Gobio gobio* L. 1. Variations saisonnières dans l'histologie de l'ovaire. *J. Appl. Ichthyol.*, **3**, 145-157.
- KESTEMONT, P. (1987b). A histo-morphometric approach of the reproductive cycle of the gudgeon, *Gobio gobio* L. Effects of temperature and photoperiod. p. 59 (abstract) in *Proc. of the International Conference of the European Aquaculture Society (Aquaculture '87)*, Amsterdam, June 2-5, 1987.
- KISLALIOGLU, M. & R.N. GIBSON (1976). Prey « handling time » and its importance in food selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **25**, 115-158.
- KOLDER, W. (1965). Provisional results of research on the migration of fish in the upper basin of the River Vistula. *Ekologia Polska, série A*, **18** (3), 33-37.
- KOSKI, K.V. (1966). The survival of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) from egg deposition to emergence in three Oregon coastal streams. M.S. Thesis, Oregon State University, Corvallis, Oregon, USA.
- KOSKI, K.V. (1975). The survival and fitness of two stocks of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from egg deposition to emergence in a controlled stream environment at Big Beef Creek. Doctoral Dissertation, University of Washington, Seattle, Washington, USA.
- KRAIEM, M.M. (1979). Ecologie du barbeau fluviatile *Barbus barbus* (L. 1758) (Poissons, Cyprinidae) dans le Haut-Rhône français. Thèse Doct. 3ème cycle, Univ. Lyon I, 65 p.
- KRAIEM, M.M. (1980). Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. Contribution à l'étude du régime alimentaire de *Barbus barbus* (L. 1758) (Poissons, Cyprinidae). *Bull. Fr. Pisc.*, **278**, 1-10.
- KREITMANN, L. (1932). La vitesse de nage des poissons. *Bull. Fr. Pisc.*, **53**, 145-180.
- KUECHLE, V.B., K.E. ZINNEL, M.J. ROSS & D.B. SINIFF (1981). Automatic radio tracking of fish in experimental channels. Fish Contract Rep. n° R-805290-01-0, U.S. Environ. Prot. Agency, Env. Res. Lab., Duluth, Minnesota.



- L'ABEE-LUND, J.H. & L.A. VØLLESTAD (1985). Homing precision of roach *Rutilus rutilus* in Lake Arungen, Norway. *Env. Biol. Fish.*, **13**(3), 235-239.
- LAMARQUE, P. & N. CHARLON (1973). Mise en corrélation de certaines réactions du poisson avec celles de la grenouille placée dans un champ électrique constant et preuve électrophysiologique de leur déterminisme. *C.R. 96ème Congrès Nat. Soc. Sav., Sect. Sci.*, **3**, Biol. Gén. Anim., 551-561.
- LANGFORD, T.E. (1979). Observations on sonic-tagged coarse fish in rivers. p. 106-114 in *Proc 1st. British Freshwater Fisheries Conference*, Liverpool, 10-12th April, 1979.
- LANGFORD, T.E. (1981). The movement and distribution of sonic-tagged coarse fish in two British rivers in relation to power station cooling water outfalls. p. 197-232 in F.M. Long (ed.) *Proc. 3rd Int. Conf. Wildl. Biotelem.*, Laramie, Wyoming, August 1981.
- LANGFORD, T.E., J.M. FLEMING & N.P. JAMES (1977). The tracking of salmonids in the Afon Seiont River System, using ultrasonic tagging techniques. Central Electricity Research Laboratories, Lab. Note RD/L/N51/77, 16 p.
- LELEK, A. (1980). *Les Poissons d'Eau Douce Menacés en Europe*. Collection Sauvegarde de la Nature, N°18, Conseil de l'Europe, Strasbourg, 276 p.
- LELEK, A. & S. LUSK (1965). Vysyt ryb v závislosti na utvárení dna. *Zool. Listy*, **14**, 225-234.
- LEWIS, A.E. & W.R.A. MUNTZ (1984). The effects of external ultrasonic tagging on the swimming performance of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish. Biol.*, **25** (5), 577-585.
- LIGHTFOOD, J.W. & N.V. JONES (1979). The relationship between the size of a group of roach (*Rutilus rutilus* L.), their swimming capabilities and their distribution in a river. *Proc 1st. British Freshwater Fisheries Conference*, Liverpool, 10-12th April, 1979.
- LIND, E.A., T. ELLONEN, M. KERANEN, O. UKKO & A. TENHUEEN (1973). Seasonal variation in the diurnal periodicity of activity of the perch, *Perca fluviatilis* L. *Kalamies*, **3**, 1-6.
- LOBEL, P.S. (1978). Diel, lunar and seasonal periodicity in the reproductive behavior of the Pomacanthid fish, *Centropyge potteri*, and some other reef fishes in Hawaii. *Pacific Science*, **32**, 193-207.
- LOMNICKI, A. (1988). *Population Ecology of Individuals*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- LONSDALE, E.M. & E.T. BAXTER (1968). Designs and field test of radio wave transmitters for fish tagging. *Prog. Fish-Cult.*, **30**, 47-52.
- LORZ, H.W. & T.G. NORTHCOPE (1965). Factors affecting stream location, timing and intensity of entry by spawning kokanee (*Oncorhynchus nerka*) into an inlet of Nicola Lake, British Columbia. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **22**, 665-687.
- LUCAS, M.C. (1989). Effects of implanted dummy transmitters on mortality, growth and tissue reaction in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.*, **35**, 577-587.
- LUSK, S. (1967). Population dynamics of *Chondrostoma nasus* (L.) in the Rokytna River. *Acta Sc. Nat. Brno*, **1**, 473-522.
- MACDONALD, D.W., F.G. BALL & N.G. HOUGH (1980). The evaluation of home range size and configuration using radio tracking data. p. 405-424 in C.J. Amlaner Jr. & D.W. MacDonald (eds.) *A Handbook of Biotelemetry and Radio Tracking*. Pergamon Press, Oxford, U.K., Elmsford, N.Y., 820 p.
- MACFARLAND & KLONTZ (1969). Anesthesia in fishes. *Fed. Proc.*, **28**, 1535-1540.
- MACKAY, I. & K.H. MANN (1969). Fecundity of two cyprinid fishes in the River Thames, England. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **26** (11), 2795-2805.
- MACLEAN, N.G., G.C. TELEKI & J. POLAK (1982). Ultrasonic telemetry of fish activity near the Nanticoke thermal generating station. *J. Great Lakes Res.*, **8** (3), 495-504.
- MAGURRAN, A.E. (1984). Gregarious goldfish. *New Scientist*, 9th August, 32-33.
- MAGURRAN, A.E. & S. GIRLING (1985). Predator model recognition and response habituation in shoaling minnows. *Anim. Behav.*, **33**, 267-273.
- MAITLAND, P.S. (1972). *Multiguide Nature des Poissons des Lacs et Rivières d'Europe en couleurs*. Bordes Editions, 255 p.
- MALAVOI, J.R. & Y. SOUCHON (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.
- MALININ, L.K. (1970). Use of ultrasonic transmitters for tagging bream and pike. Report 1: reaction of fish to net webbing. (in Russian). Translated in *Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser.*, **1818**, 8 p.
- MALININ, L.K. (1971). Home range and actual paths of fish in the river pool of the Rybinsk reservoir. (in Russian). Translated in *Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser.*, **2282**, 26 p.
- MALININ, L.K. & A.M. SVIRSKII (1972). Application of biotelemetry to ichthyology. Translated in *Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser.*, **2707**, 29 p.
- MANN R.H.K. & C.A. MILLS (1979). Demographic aspects of fish fecundity. *Symp. Zool. Soc. London*, **44**, 161-177.
- MANN R.H.K., C.A. MILLS & D.T. CRISP (1984). Geographical variation in the life-history tactics of some freshwater fish. p. 171-186 in G.W. Potts & R.J. Wootton (eds.) *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London.
- MANN S.R.E. (1981). Behavior variations associated with the ultrasonic tagging and underwater observation of Guadalupe bass in Lake Travis, Texas. M.S. Thesis, Southwest Texas State, University of San Marcos, Texas, USA.
- MARGALEF, R. (1963). On certain unifying principles in ecology. *Am. Natur.*, **97**, 357-374.
- MARGALEF, R. (1968). *Perspectives in Ecological Theory*. Univ. Chicago Press, Chicago, 102 p.
- MARTY, G.D. & R.C. SUMMERFELT (1986). Pathways and mechanisms for expulsion of surgically implanted dummy transmitters from channel catfish. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **115**, 577-589.
- MAZURKIEWICZ, M. (1969). Elliptical modification of the home range pattern. *Bull. Pol. Acad. Sci. Ch.II*, **17** (7), 427-431.
- MCCLEAVE, J.D. (1967). Homing and orientation of cutthroat trout (*Salmo clarki*) in Yellowstone Lake, with special reference to olfaction and vision. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **24**, 2011-2044.
- MCCLEAVE, J.D. & K.A. STRED (1975). Effect of dummy telemetry transmitters on stamina of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **32** (4), 559-563.
- MCCLEAVE, J.D. & R.M. HORRALL (1970). Ultrasonic tracking of homing cutthroat trout (*Salmo clarki*) in Yellowstone Lake. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **27**, 715-730.
- MCCLEAVE, J.D., G.P. ARNOLD, J.J. DODSON & W.H. NEILL (eds.) (1984). *Mechanisms of*

- Migration in Fishes*. Plenum Publishing Corp., New York.
- McKEOWN, B.A. (1984). *Fish Migration*. Croom Helm, London.
- McLAY C.L. (1968). A study of drift in the Kakanui River, New Zealand. *Austr. J. Mar. Freshwat. Res.*, **19**, 139-149.
- McNEIL, W.J. & W.H. AHNELL, 1964. Success of pink salmon spawning relative to size of spawning bed materials. *U.S. Fish Wildl. Serv. Spec. Sci. Report Fish.*, **469**.
- MEIEN, V.A. (1939). On the annual cycle of ovarian changes in teleosts. *Izv. ANSSSR*, **3**.
- MELLAS, E.J. & J.M. HAYNES (1985). Swimming performance and behavior of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and white perch (*Morone americana*) : effects of attaching telemetry transmitters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42** (3), 488-493.
- MESING, C.L. & A.M. WICKER (1986). Home range, spawning migration and homing of radio-tagged Florida largemouth bass in two central Florida lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **115** (2), 286-295.
- METZGAR, L.H. (1972). The measurement of home range shape. *J. Wildl. Mgmt.*, **36**, 643-645.
- MICHA, J.C. (1969). Etude qualitative des associations d'invertébrés de l'Ourthe liégeoise. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **99** (4), 215-236.
- MICHA, J.C. (1970a). Etude des populations d'invertébrés de l'Ourthe liégeoise. Etude du milieu. *Tribune du Cebedeau*, **23**, 62-75.
- MICHA, J.C. (1970b). Etude quantitative du benthos d'une rivière de Belgique : l'Ourthe liégeoise. *Ann. Limnol.*, **6** (3), 255-280.
- MICHA, J.C. (1971a). Etude des communautés piscicoles de l'Ourthe liégeoise. *Tribune du CEBEDEAU*, **326**, 1-8.
- MICHA, J.C. & J.C. RUWET (1970). La pêche électrique en rivière et ses utilisations dans la région liégeoise. *Naturalistes Belges*, **51** (6), 291-306.
- MIDDAUGH, D.P. (1981). Reproductive ecology and spawning periodicity of the Atlantic silverside, *Menidia menidia* (Pisces : Atherinidae). *Copeia*, **1981**, 766-776.
- MILLS, C.A. (1980). Spawning and rearing eggs of the dace *Leuciscus leuciscus* (L.). *Fish. Mgmt.*, **11**, 67-72.
- MILLS, D. (1989). *Ecology and Management of Atlantic Salmon*. Chapman and Hall, London. 351 p.
- MOFFAT, N.M. & D.A. THOMPSON (1978). Tidal influence on the evolution of egg size in the grunions (*Leuresthes* : Atherinidae). *Env. Biol. Fish.*, **3**, 267-273.
- MOHR, C.O. (1947). Table of equivalent populations of North America small mammals. *Am. Midland Nat.*, **37**, 223-249.
- MOYLE, P.B. & D.M. BALTZ (1985). Microhabitat use by an assemblage of California stream fishes : developing criteria for instream flow determinations. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **114**, 695-704.
- MÜLLER, K. (1954). Die drift in fließenden gewässern. *Arch. Hydrobiol.*, **49**, 539-545.
- MURRAY, R.W. (1971). Temperature receptors. p. 121-133 in W.S. Hoar & D.J. Randall (eds.) *Fish Physiology*, Vol. V, Academic Press, London.
- NAKATSURU, K. & D.L. KRAMER (1982). Is sperm cheap ? Limited male fertility and female choice in the lemon tetra (Pisces, Characidae). *Science*, N.Y., **216**, 753-755.
- NALL, L.E. & J.D. SCHARDT (1980). Large-scale operations management test using the white amur at Lake Conway, Florida ; procedure for radio tagging of the white amur for tracking studies. p. 336-362 in *Proc. 14th Annual Meeting Aquatic Plant Control Research Planning and Operations Review*, Miscellaneous Paper A-80-3, U.S. Army Engineer Waterways Experiment Station, Vicksburg, Miss.
- NAMS, V.O. (1989). A technique to determine the behavior of a radio tagged animal. *Can. J. Zool.*, **67**, 254-258.
- NARVER, D.W. (1970). Diel vertical movements and feeding of underyearling sockeye salmon and the limnetic zooplankton in Babine Lake, British Columbia. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **27**, 281-316.
- NASH, R.D.M. (1982). The diel behavior of small demersal fish on soft sediments on the West coast of Scotland using a variety of techniques with special reference to *Lesuerigobius friesii* (Pisces : Gobiidae). *Marine Ecology*, **3**, 161-178.
- NEILL, W.H. (1979). Mechanisms of fish distribution in heterothermal environments. *Am. Zool.*, **19**, 305-317.
- NEIL, W.H. & J.J. MAGNUSON (1974). Distributional ecology and behavioral thermoregulation of fishes in relation to heated effluent from a power plant in Lake Morona, Wisconsin. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **103** (4), 664-710.
- NELVA, A., H. PERSAT & D. CHESSEL (1979). Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichtyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuel d'abondance. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **289** D, 1295-1298.
- NETTLES, D.C. & S.P. GLOSS (1987). Migration of landlocked Atlantic salmon smolts and effectiveness of a fish bypass structure at a small-scale hydroelectric facility. *N. Am. J. Fish. Mgmt.*, **7**, 562-568.
- NEVEU, A. (1974). La dérive des stades aquatiques de quelques familles de diptères torrentiels. *Ann. Hydrobiol.*, **5**, 15-42.
- NEVEU, A. & M. ECHAUBARD (1975). La dérive estivale des invertébrés aquatiques et terrestres dans un ruisseau du Massif Central : la Couze Pavin. *Ann. Hydrobiol.*, **6**, 1-26.
- NIELSEN, A. (1950). The torrential invertebrate fauna. *Oikos*, **2**, 177-196.
- NILSSON, N.-A. (1967). Interactive segregation between fish species. p. 295-313 in S.D. Gerking (ed.) *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*, Blackwell, Oxford.
- NIKOLSKI, G.V. (1963). *The Ecology of Fishes*. Academic Press, London.
- NORDENG, H. (1977). A pheromone hypothesis for the homeward migration in anadromous salmonids. *Oikos*, **28**, 155-159.
- NORTHCOTE, T.G. (1978). Migratory strategies and production in freshwater fishes. p. 326-359 in S.D. Gerking (ed.) *Ecology of Freshwater Fish Production*, Blackwell, Oxford.
- NORTHCOTE, T.G. (1984). Mechanisms of fish migration in rivers. p. 317-355 in J.D. McCleave, G.P. Arnold, J.J. Dodson & W.H. Neill (eds.) (1984). *Mechanisms of Migration in Fishes*, Plenum Publishing Corp., New York.
- ODUM, E.P. & E.J. KUENZLER (1955). The measurement of territory and home range size in birds. *Auk*, **72**, 128-137.
- OLLA, B.L., A.J. BEDJA & D. MARTIN (1974). Daily activity, movements, feeding and seasonal occurrence in the tautog, *Tautoga onitis*. *Fish. Bull. U.S.*, **72**, 27-35.
- OLLA, B.L. & A.L. STRUDHOLME (1978). Comparative aspects of the activity rhythms of tautog, *Tautoga onitis*, bluefish, *Pomatomus saltatrix*, and Atlantic mackerell, *Scomber scombrus*, as related to their life habits. p. 131-

- 151 in J.E. Thorpe (ed.) *Rhythmic Activity of Fishes*, Academic Press, London.
- OLLA, B.L., A.L. STRUDHOLME, A.J. BEDJA & C. SAMET (1980). Role of temperature in triggering migration behavior of the adult tautog *Tautoga onitis* under laboratory conditions. *Marine Biology*, 59, 23-30.
- OLSON, D.E., D.H. SCHUPP & V. MAGINS (1978). An hypothesis of homing behavior of walleyes as related to observed patterns of passive and active movements. *Am. Fish. Soc., Spec. Publ.*, 11, 52-57.
- ORTH, D.J. (1983). Aquatic habitat measurements. p. 61-84 in L.A. Nielsen & D.A. Johnson (eds.), *Fisheries Techniques*, Am. Fish. Soc., Bethesda, Maryland.
- ORTH, D.J., R.N. JONES & O.E. MAUGHAN (1981). Considerations in the development of curves for habitat suitability criteria. p.124-133 in N.B. Armantrout (ed.), *Acquisition and Utilization of Aquatic Habitat Inventory Information*, Western Division, Am. Fish. Soc., Portland, Oregon, USA, 376 p.
- OSHIMA, K. & A. GORBMAN (1966 a). Olfactory responses in the forebrain of goldfish and their modification by thyroxine treatment. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 7, 398-409.
- OSHIMA, K. & A. GORBMAN (1966 b). Influence of thyroxine and steroid hormones on spontaneous and evoked unitary activity in the olfactory bulb of goldfish. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 7, 482-491.
- OTIS, K.J. & J.J. WEBER (1982). Movements of carp in the Lake Winnebago system as determined by radiotelemetry. *Wis. Dept. Nat. Res., Tech. Bull.*, 134, 16 p.
- PALMER, J.D. (1974). *Biological Clocks in Marine Organisms*. Wiley, London.
- PARTRIDGE, B.L. & T.J. PITCHER (1979). Evidence against a hydrodynamic function of fish schools. *Nature*, London, 279, 418-419.
- PAYNE, R.H., A.R. CHILD & A. FORREST (1971). Geographical variation in the Atlantic salmon. *Nature*, London, 231, 250-252.
- PEARSON, W.D. & D.R. FRANKLIN (1968). Some factors affecting drift rate of *Baetis* and *Simuliidae* in a large river. *Ecology*, 49, 75-81.
- PELZ, G.R. & A. KÄSTLE (1989). Ortsbewegungen der barbe *Barbus barbus* (L.) - radiotelesmetrische standortbestimmungen in der Nidda (Frankfurt/Main). *Fischökologie*, 1, 15-28.
- PENAZ, M. (1973). Embryonic development of the barb, *Barbus barbus* (Linnaeus, 1758). *Zool. Listy*, 22 (4), 363-374.
- PERSAT, H. (1988). De la biologie des populations de l'ombre commun *Thymallus thymallus* (L. 1758) à la dynamique des communautés dans un hydrosystème fluvial aménagé, le Haut-Rhône français. Eléments pour un changement d'échelle. Thèse de Doctorat, Université de Lyon I, 223 p.
- PERSAT, H. & P. BERREBI (1990). Relative ages of present populations of *Barbus barbus* and *Barbus meridionalis* (Cyprinidae) in Southern France : preliminary considerations. *Aq. Liv. Res.*, 3 (4).
- PETERSON, D.C. (1975). Ultrasonic tracking of three species of black basses, *Micropterus* sp. in Centerhill Reservoir, Tennessee. M.S. Thesis, Tennessee Technological University, Cookeville, Tenn., 129 p.
- PHILIPPART, J.C. (1977). Contribution à l'hydrobiologie de l'Ourthe. Dynamique des populations et production de quatre espèces de Cyprinidae : *Barbus barbus* (L.), *Leuciscus cephalus* (L.), *Chondrostoma nasus* (L.) et *Leuciscus leuciscus* (L.). Thèse de Doctorat, Univ. Liège, 225 p.
- PHILIPPART, J.C. (1981). La répartition spatiale des poissons en rivière : aspects écologiques fondamentaux et implications pratiques. p. 119-132 in *Compte-Rendus du 25ème Congrès de l'Association Française de Limnologie*, Paris, 19-22 mai 1980, 199 p.
- PHILIPPART, J.C. (1982). Mise au point de l'élevage contrôlé du barbeau *Barbus barbus* (L.) en Belgique. Perspectives pour le repoissonnement des rivières. *Cah. Ethol. Appl.*, 4 (4), 271-277.
- PHILIPPART, J.C. (1987). Démographie, conservation et restauration du barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (Linné) (Teleostei, Cyprinidae), dans la Meuse et ses affluents. Quinze années de recherches. *Annls. Soc. R. Zool. Belg.*, 117 (1), 49-62.
- 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. (1990a). Le repeuplement en barbeaux fluviatiles (*Barbus barbus* L.) d'élevage dans les cours d'eau de Wallonie. Analyse approfondie des résultats obtenus dans la Méhaigne et la Meuse liégeoise en 1983-1990. *Cah. Ethol. Appl.*, 10 (3-4), 451-548.
- PHILIPPART, J.C. (1990b). La reconstitution d'une population de barbeau fluviatile dans la Méhaigne au moyen de sujets produits en pisciculture. In Actes du Colloque « Gérer la Nature ? », *Trav. Cons. Nat.*, 15 (2), 759-770.
- PHILIPPART, J.C. & E. BARAS (1989). The biology and management of the barbel in the Belgian River Meuse, with special reference to reconstruction of populations using intensively-reared fish. p. 61-82 in *Proceedings of the 19th Institute of Fisheries Management Annual Study Course*, Southampton, September 5-8, 1988.
- PHILIPPART, J.C., E. BARAS & G. RIMBAUD (1990). Premières observations sur une population de juvéniles de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) reconstituée dans l'Ourthe en 1989. *Cah. Ethol. Appl.*, 10 (3-4), 421-440.
- PHILIPPART, J.C., G. RIMBAUD, E. BARAS, B. CHERRY, PH. ABSIL, H. LAMBERT, P. PONCIN, J.C. MICHA, A. GILLET, F. VASSEN, W. DELVINGT & A. LAMOTTE (1990). Convention avec la Région Wallonne pour le suivi scientifique de la réintroduction du saumon atlantique dans le bassin de la Meuse. Projet AEE Saumon 2000. Rapport pour la période Janvier 1989 - Janvier 1990. Université de Liège, Facultés Universitaires de Namur et Service de la Pêche, 117 p. + annexes.
- PHILIPPART, J.C., J.M. LAMBERT & E. BARAS (1990). Etudes en vue de la conservation, de l'amélioration et de la restauration des habitats utilisables par les poissons de rivière. Rapport final à la Région Wallonne (Conservation de la Nature). Vol. 1 : 74 p. ; Vol. 2 : 87 p. ; Vol. 3 : 86 p. Environnement et Progrès, Waremmé, Décembre 1989.
- PHILIPPART, J.C., CH. MELARD & P. PONCIN (1989). Intensive culture of the common barbel, *Barbus barbus* (L.) for restocking. p. 483-491 in N. De Pauw, E. Jaspers, H. Ackefors, N. Wilkins (eds.) *Aquaculture - A Biotechnology in Progress*, European Aquaculture Society, Bredene, Belgium.
- PHILIPPART, J.C. & CH. MELARD (1983). Première opération de repoissonnement au moyen de barbeaux et de chevaines produits en

- pisciculture expérimentale. *Cah. Ethol. Appl.*, **4** (4), 185-192.
- PHILIPPART, J.C. & M. VRANCKEN (1983). Atlas des poissons de Wallonie. Distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation. *Cah. Ethol. Appl.*, **3**, 395 p.
- PHILLIPS, R.W., R.L. LANTZ, E.W. CLAIRE & J.H. MORING (1975). Some effects of gravel mixtures on emergence of coho salmon and steelhead trout fry. *Trans. Am. fish. Soc.*, **104** (3), 461-466.
- PIANKA, E.R. (1981). Competition and niche theory. p. 167-196 in R.M. May (ed.) *Theoretical Ecology*, Blackwell, Oxford.
- PITCHER, T.J. (1979). The role of schooling behaviour in fish capture. *International Commission for the Exploration of the Sea*, CM1979/B:5, 1-12.
- PITCHER, T.J. (1983). Heuristic definitions of shoaling behaviour. *Anim. Behav.*, **31**, 611-613.
- PITCHER, T.J. (1986). Functions of shoaling behaviour in teleosts. p. 295-337 in T.J. Pitcher (ed.) *The Behaviour of Teleost Fishes*, Croom Helm, London, 553 p.
- PITCHER, T.J. & A.E. MAGURRAN (1983). Shoal size, patch profitability and information exchange in foraging goldfish. *Anim. Behav.*, **31**, 546-555.
- PITCHER, T.J. & C.J. WYCHE (1983). Predator avoidance behaviours in sand-eel schools: why schools seldom split? p. 193-204 in D.L.G. Noakes, B.G. Lindquist, G.S. Helfman & J.A. Ward (eds.) *Predators and Prey in Fishes*, Junk, The Hague.
- PITCHER, T.J., A.E. MAGURRAN & I. WINFIELD (1982). Fish in larger shoals find food faster. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **10**, 149-151.
- PONCIN, P. (1984). Observations sur le contrôle environnemental de la reproduction du barbeau fluviatile *Barbus barbus* (L.) en captivité. Effets de la température et de la photopériode. Mém. Lic. Sc. Zool., Univ. Liège, 66 p.
- PONCIN, P. (1988). Le contrôle environnemental et hormonal de la reproduction du barbeau, *Barbus barbus* (L.), et du cheveine, *Leuciscus cephalus* (L.) (Pisces Cyprinidae), en captivité. *Cah. Ethol. Appl.*, **8** (2), 173-330.
- PONCIN, P. (1989). Effects of different photoperiods on the reproduction of the barbel, *Barbus barbus* (L.), reared at constant temperature. *J. Fish Biol.*, **35**, 395-400.
- PONCIN, P., CH. MELARD & J.C. PHILIPPART (1987). Utilisation de la température et de la photopériode pour contrôler la maturation sexuelle en captivité de trois espèces de poissons cyprinidés européens: *Barbus barbus* (L.), *Leuciscus cephalus* (L.) et *Tinca tinca* (L.). Résultats préliminaires. *Bull. Fr. Pêch. Pisc.*, **304**, 1-12.
- PRIEDE, I.G. (1983). Heart rate telemetry from fish in the natural environment. *Comp. Biochem. Physiol.*, **76 A** (3), 515-524.
- PRIEDE, I.G. (1985). Metabolic scope in fishes. p. 33-64 in P. Tytler & P. Calow (eds.) *Fish Energetics New Perspectives*, Croom Helm, London.
- PRINCE, E.D. & O.E. MAUGHAN (1978). Ultrasonic telemetry technique for monitoring bluegill movement. *Prog. Fish-Cult.*, **40** (3), 90-93.
- QUARTIER, A.A. (1975). Influence de la lune sur la pêche au filet dans le lac de Neuchâtel. *Schw. Z. Hydrol.*, **37**(2), 220-224.
- RASK, M. (1986). The diet and feeding activity of perch, *Perca fluviatilis* L., in a small lake in Southern Finland. *Ann. Zool.*, **23** (1), 49-56.
- REHNBERG, B.G. & C.B. SCHRECK (1986). The olfactory L-serine receptor in coho salmon: biochemical specificity and behavioral response. *J. Comp. Physiol.*, **A 159**, 61-67.
- RIMMER, D.M., U. PAIM & R.L. SAUNDERS (1985). Effects of temperature and season on position holding performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **63**, 92-96.
- RINNE, J.N. (1985). Physical habitat evaluation of small stream fishes: point vs transect, observation vs. capture methodologies. *J. Freshw. Ecol.*, **3** (1), 121-132.
- ROSS, M.J. & J.H. MCCORMICK (1981). Effects of external radio transmitters on fish. *Prog. Fish-Cult.*, **43** (2), 67-72.
- ROSS, M.J. & C.F. KLEINER (1982). Shielded needle technique for surgically implanting radio frequency transmitters in fish. *Prog. Fish-Cult.*, **44** (1), 41-43.
- ROSSERLAND, L. (1965). Marking of salmon smolt. Status of the year 1965. *Royal Norwegian Society of Science, the Museum*, 20 p.
- ROZIN, P. & J. MAYER (1961). Regulation of food intake in the goldfish. *Am. J. Phys.*, **201**, 968-974.
- SALE, P.F. (1970). A suggested mechanism for habitat selection by the juvenile manini, *Acanthurus triostegus sandvicensis*. *Behaviour*, **35**(1/2), 27-44.
- SARAN, G.S. & G. HELD (1960). Field strength measurements in freshwater. *J. Research NBS* **64 D**, 5, 435-437.
- SATOU, M., H.A. TAKEUCHI, J. NISHI, M. TANABE, S. KATAMURA, Y. KUDO & N. OKUMOTO (1991). Inter-sexual vibrational communication during spawning behaviour in the hime salmon (landlocked red salmon, *Oncorhynchus nerka*). In abstracts of 4th Int. Symp. Reprod. Physiol. Fish.
- SAUNDERS, R.L. & J.H. GEE (1964). Movements of young Atlantic salmon in a small stream. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **21**, 27-36.
- SAUNDERS, R.L. & J.K. BAILEY (1978). The role of genetics in Atlantic salmon management. p. 182-200 in A.E.J. Went (ed.) *Atlantic Salmon: its Future*, Fishing news Books Ltd, Farnham, England.
- SAVITZ, J., P.A. FISH & R.S. WESZELY (1983). Habitat utilization and movement of fish as determined by radiotelemetry. *J. Freshwater Ecology*, **2**, 165-174.
- SCHMITZ, W. (1961). Fließwasserforschung - Hydrographie und botanik. *Verh. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.*, **14**, 541-586.
- SCHOENER, T.W. (1969). Optimal size and specialisation in constant and fluctuating environments: an energy-time approach. p. 103-114 in *Diversity and Stability in Ecological Systems*, New York Brookhaven Symp. Upton.
- SCHOLZ, A.T. (1980). Hormonal regulation of smolt transformation and olfactory imprinting in salmon. Ph.D. Dissertation, University of Wisconsin, Madison.
- SCHRAMM, H.L. JR. & D.J. BLACK (1984). Anaesthesia and surgical procedures for implanting radio transmitters into grass carp. *Prog. Fish-Cult.*, **46** (3), 185-190.
- SCOTT, D.B.C. (1979). Environmental timing and control of reproduction in teleost fish. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, **44**, 105-132.
- SHEPPARD, J.D. & J.H. JOHNSON (1985). Probability-of-use for depth, velocity and substrate by subyearling coho salmon and steelhead in Lake Ontario tributary streams. *N. Am. J. Fish. Mgmt.*, **5**, 277-282.

- SHEARER, L. (1959). Sea trout transport experiments. *Rep. Challenger Soc.*, **3**, 24-25.
- SHIRVELL, C.S. & R.G. DUNGEY (1983). Microhabitats chosen by brown trout for feeding and spawning in rivers. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **112** (3), 355-367.
- SIBLY, R.M. & P. CALOW (1986). *Physiological Ecology of Animals*. Blackwell, Oxford.
- SINIFF, D.B. & J.R. TESTER (1965). Computer analysis of animal movement data obtained by telemetry. *BioScience*, **15** (2), 104-108.
- SLOBODKIN, L.B. & A. RAPOPORT (1974). An optimal theory of evolution. *Q. Rev. Biol.*, **49**, 181-200.
- SMITH, A.K. (1973). Development and application of spawning velocity and depth criteria for Oregon salmonids. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **102**, 312-316.
- SMITH, J.J. & H.W. LI (1983). Energy factors influencing foraging tactics of juvenile steelhead trout, *Salmo gairdneri*. p. 173-180 in D.L.G. Noakes, D.G. Lindquist, G.S. Helfman & J.A. Ward (eds.) *Predators and Preys in Fishes*, Junk, The Hague, The Netherlands.
- SMITH, R.F.J. (1985). *The Control of Fish Migration*. Springer-Verlag, Berlin.
- SOLOMON, D.J. (1982). Tracking fish with radio tags. p. 95-105 in C.L. Cheeseman & R.B. Mitson (eds.) *Telemetric Studies of Vertebrates, Symposium Zool. Soc. London*, **49**, Academic Press, London, 368 p.
- SOLOMON, D.J. & T.J. STORETON-WEST (1983). Radio tracking of migratory salmonids in rivers: development of an effective system. MAFF Fish. Tech. Rep. Lowestoft ISSN 0308-5589, **75**, 11 p.
- STABELL, O.B. (1984). Homing and olfaction in Salmonids: a critical review with special reference to the Atlantic salmon. *Biol. Rev.*, **59**, 333-388.
- STAHL, G. (1982). Genetic differentiation among natural populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Northern Sweden. *Ecol. Bull.* (Stockholm), **34**, 95-105.
- STASKO, A.B. (1975). Underwater biotelemetry, an annotated bibliography. *Fish. Mar. Serv., Res. and Dev., Tech. Rep.*, **534**, 31 p.
- STASKO, A.B. & D.G. PINCOCK (1977). Review of underwater biotelemetry, with emphasis on ultrasonic techniques. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **34**, 1261-1285.
- STASKO, A.B. & S.A. ROMMEL Jr. (1974). Swimming depth of adult American eels (*Anguilla rostrata*) in a saltwater bay as determined by ultrasonic tracking. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **21**, 1148-1150.
- STEINBACH, P. (1986). Essai de radio-pistage sur la carpe. *Bull. Fr. Pêch. Pisc.*, **302**, 118-121.
- STOTT, B., J.W.V. EDSON & J.A.A. JOHNSTON (1963). Homing behaviour in gudgeon (*Gobio gobio* L.) in the River Mole. *Anim. Behav.*, **11**, 93-96.
- SUMMERFELT, R.C. & D. MOSIER (1984). Transintestinal expulsion of surgically implanted dummy transmitters by channel catfish. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **113** (6), 760-766.
- SYMOENS, J.J. (1957). Les eaux douces de l'Ardenne et des régions voisines. Les milieux et leur végétation algale. *Bul. Roy. Soc. Bot. Belgique*, tome LXXXIX, juin 1957, 111-314.
- TACK, E. (1940). Die elritze (*Phoxinus laevis* Ag.), ein monographische bearbeitung. *Arch. Hydrobiol.*, **37**, 321-425.
- TAPPEL, P.D. & T.C. BJORN (1983). A new method of relating size of spawning gravel to salmonid embryo survival. *N. Am. J. Fish. Mgmt.*, **3**, 123-135.
- TESCH, F.-W. (1987). Changes in swimming depth and direction of silver eels (*Anguilla anguilla* L.) from continental shelf to deep sea. *I.C.E.S. paper CM1986/M18*, 35 p.
- THIOULOUSE, J. (1989). Statistical analysis and graphical display of multivariate data on the Macintosh. *Comput. Applic. Biosc.*, **5**(4), 287-292.
- THOMAS, A.E., J.L. BANKS & D.C. GREENLAND (1969). Effect of yolk sac absorption on the swimming ability of fall chinook salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **98**, 406-410.
- THORPE, J.E., L.G. ROSS, G. STRUTHERS & W. WATTS (1981). Tracking Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts through Loch Voil, Scotland. *J. Fish Biol.*, **19**, 519-537.
- TINBERGEN, N. (1951). *The Study of Instinct*. Oxford University Press, Oxford.
- TODD, B.L. & C.F. RABENI (1989). Movement and habitat use by stream-dwelling smallmouth bass. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **118** (3), 229-242.
- TREFETHEN, P.S. (1956). Sonic equipment for tracking individual fish. *U.S. Fish Wildlife Serv., Spec. Sci. Rep. Fish.*, **179**, 11 p.
- TROCHERIE, F. & C. BERCY (1984). Marquage du brochet (*Esox lucius* L.) et de la carpe (*Cyprinus carpio* L.) dans la Seine au niveau de Montereau à l'aide d'émetteurs ultrasonores. *Cah. Lab. Montereau*, **15**, 13-20.
- TURNER, G. (1986). Teleost mating systems and strategies. p. 253-274 in T.J. Pitcher (ed.) *The Behaviour of Teleost Fishes*, Croom Helm, London, 553 p.
- TUSA, I. (1969). On the feeding biology of the brown trout (*Salmo trutta m. fario*) in the course of day and night. *Zool. Listy*, **18**, 275-284.
- TYUS, H.M. (1985). Homing behaviour noted for Colorado squawfish. *Copeia*, **1985** (1), 213-215.
- TYUS, H.M. (1986). Life strategies in the evolution of the Colorado squawfish (*Ptychocheilus lucius*). *Great Basin Naturalist*, **46** (4), 656-661.
- VALLIERE, A., S. PELLETIER, R. PATENAUDE & P. DULUDE (1986). Protocole d'implantation de radio-émetteurs dans la cavité abdominale de saumons atlantiques. MLCP, SAEF, Région de Québec, nov. 1986, 18 p.
- VASSEN, F. (1989). Etude des préférences de micro-habitat et estimation de la capacité d'accueil d'une rivière à truites (le Samson) pour les juvéniles du saumon atlantique (*Salmo salar* L.). Mém. Lic. Sc. Zool., Fac. Univ. Notre-Dame de la Paix à Namur, 61 p. + annexes.
- VEREERSTRAETEN, J. (1971). Le bassin de la Meuse. Etude de géographie hydrologique. *Revue Belge de Géographie*, **94** (1-3), 1-339.
- VIBERT, R., P. LAMARQUE & R. CUINAT (1960). Tests et indices d'efficacité des appareils de pêche électrique. *Annls. Stn. Cent. Hydrobiol. Appl., Biarritz*, **8**, 53-89.
- VODICNIK, M.J., R.E. KRAL & V.L. DE VLAMING (1978). The effects of pinealectomy on pituitary and plasma gonadotropin levels in *Carassius auratus* exposed to various photoperiods temperature regimes. *J. Fish Biol.*, **12**, 187-196.
- VOIGT, D.R. & R.R. TINLINE (1980). Strategies for analyzing radio tracking data. p. 387-404 in C.J. Amlaner Jr. & D.W. MacDonald (eds.) *A Handbook of Biotelemetry and Radio Tracking*. Pergamon Press, Oxford, U.K., Elmsford, N.Y., 820 p.
- VOLKOVA, I.A. (1973). The effect of light intensity on the availability of food organisms to some fishes of Lake Baikal. *J. Ichthyol.*, **13**, 591-602.



- WANKOWSKI, J.W.J. & J.E. THORPE (1979). Spatial distribution and feeding in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. juveniles. *J. Fish Biol.*, **14**, 239-247.
- WARDEN, R.L. Jr. & W.J. LORIO (1975). Movements of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in impounded water as determined by underwater telemetry. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **104** (4), 696-702.
- WATERS, T.F. (1962). Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates. *Ecology*, **43**, 316-320.
- WATERS, T.F. (1964). Recolonisation of denuded stream bottom areas by drift. *Ibid.*, **93**, 311-315.
- WATERS, T.F. (1965). Interpretation of invertebrate drift in streams. *Ecology*, **46**, 327-334.
- WEATHERLEY, A.H., S.C. ROGERS & D.G. PINCOCK (1980). Use of telemetry in monitoring intensity and energetics of activity in free-swimming fish with reference to zinc pollution. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, **975**, 162-170.
- WEATHERLEY, A.H., S.C. ROGERS, D.G. PINCOCK & J.R. PATCH (1982). Oxygen consumption of active rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, derived from electromyograms obtained by radiotelemetry. *J. Fish Biol.*, **20**, 479-489.
- WEIHS, D. (1973). Hydromechanics and fish schooling. *Nature, London*, **241**, 290-291.
- WEIHS, D. (1975). Some hydromechanical aspects of fish schooling. p. 703-718 in T.Y. Wu, C.J. Broklaw & C. Brennan (eds.) *Symposium on Swimming and Flying in Nature*, Plenum Press, New York.
- WERNER, E.E. & G.G. MITTELBAACH (1981). Optimal foraging : field tests of diet choice and habitat switching. *American Zoologist*, **21**, 813-819.
- WERNER, E.E., G.G. MITTELBAACH & D.J. HALL (1981). The role of foraging profitability and experience in habitat use by the bluegill sunfish. *Ecology*, **62**, 116-125.
- WERNER, R.G. (1979). Homing mechanism of spawning white suckers in Wolf Lake, New York. *N.Y. Fish Game J.*, **26**, 48-58.
- WINTER, J.D. (1976). Movements and behavior of largemouth bass (*Micropterus salmoides*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) determined by radiotelemetry. Ph.D. Thesis, University of Minnesota, USA, 200 p.
- WINTER, J.D. (1977). Summer home range movements and habitat use by four largemouth bass in Mary Lake, Minnesota. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **106** (4), 323-330.
- WINTER, J.D. (1983). Underwater biotelemetry. p. 371-395 in L.A. Nielsen & D.L. Johnsen (eds.) *Fisheries Techniques*, Am. Fish. Soc., Bethesda.
- WINTER, J.D. & M.J. ROSS (1982). Methods in analysing fish habitat utilization from telemetry data. p. 273-279 in N.B. Armantrout (ed.), *Acquisition and Utilization of Aquatic Habitat Inventory Information*, Western Division, Am. Fish. Soc., Portland, Oregon, USA., 376 p.
- WINTER, J.D., V.B. KUECHLE, D.B. SINIFF & J.R. TESTER (1978). Equipment and methods for radio tracking freshwater fish. *University of Minnesota, Inst. Agr., Misc. Rep.*, **152**, 45 p.
- WISBY, W.J. & A.D. HASLER (1954). Effect of olfactory inclusion on migrating silver salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **11**, 472-478.
- WOOTTON, R.J. (1977). Effect of food limitation during the breeding season on the size, body components and egg production of female sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* L.). *J. Anim. Ecol.*, **46**, 823-834.
- WOOTTON, R.J. (1984). *A Functional Biology of Sticklebacks*. Croom Helm, London.
- WOOTTON, R.J. (1990). *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman and Hall, Fish and Fisheries Series, **1**, ix + 404 p.
- WORTHINGTON, A.D., N.A.A. MACFARLANE & K.W. EASTON (1982). Controlled reproduction in the roach (*Rutilus rutilus* L.). p. 220-223 in *Proc. Int. Symp. Reprod. Phys. Fish.*, Wageningen, The Netherlands, 2-6 August 1982.
- WRENN, W.B. & P.A. HACKNEY (1979). Growth and survival of sauger (*Stizostedion vitreum canadense*) with surgically implanted dummy transmitters. *Underw. Telem. Newsl.*, **9** (2), 9-12.
- YAMASHITA, S., R.E. EVANS & T.J. HARA (1989). Specificity of the gustatory chemoreceptors for CO<sub>2</sub> and H<sup>+</sup> in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**, 1730-1734.
- YEAGER, D.M. (1982). Ultrasonic telemetry of striped bass x white bass hybrids in the Escambia River, Florida. *Proc. Ann. Conf. S.E. Ass. Game Fish Wildl. Agencies*, **36**, 62-73.
- ZIMMERMANN, F. (1977). Effet de la fixation d'émetteurs chez le poisson - utilisation de la méthode de tracking en éco-éthologie. Thèse de Doctorat, Université de Paris VI, France, 136 p.
- ZIMMERMANN, F. (1980). Effet de la fixation d'émetteurs chez le poisson. Utilisation de la méthode de tracking en éco-éthologie. *Cybiu* (Ser. 3), **10**, 21-23.
- ZIMMERMAN, L.C. (1983). A biotelemetric field study of behavioral thermoregulation in naive largemouth bass (*Micropterus salmoides*) in a nuclear reactor cooling reservoir. M.S. Thesis, State University of New York, Buffalo, New York, USA, 96 p.
- ZINNEL, K.E. (1980). Behavior of walleye pike in experimental channels as monitored by microcomputer utilizing radiotelemetry. M.S. Thesis, Univ. Minnesota, Minneapolis, Minnesota, USA.

Les **Cahiers d'Ethologie** sont publiés  
par le **service d'Ethologie de l'Université de Liège**

Grâce à la fidélité de leurs **abonnés**

Avec l'aide financière

de la Direction Générale  
de l'Enseignement supérieur et de la Recherche Scientifique  
du **Ministère de la Communauté française**,

du service des Etudes et de la Recherche Scientifique  
de la Direction Générale de l'Enseignement et de la Formation  
du **Ministère de la Communauté française**,

de la **Fondation Universitaire**,

et avec la collaboration

du personnel du Projet PRIME n° 10354  
(Projets régionaux wallons d'insertion dans le marché de l'emploi)  
près l'association Faune, Education, Ressources Naturelles FERN,  
via le bureau de Liège de l'Office communautaire et régional  
de la formation professionnelle et de l'emploi FOREM

**Dessin de couverture : E. BARAS**