

ÉCOLOGIE DES POPULATIONS DE POISSONS ET CARACTÉRISTIQUES PHYSIQUES ET CHIMIQUES DES RIVIÈRES DANS LE BASSIN DE LA MEUSE BELGE

J.-C. PHILIPPART *

Mots clés : Meuse, écologie des poissons, habitats aquatiques, conservation de la nature.

Key words : River Meuse, aquatic habitats, fish ecology, river conservation.

RESUME

La partie belge du bassin de la Meuse abrite une ichthofaune composée de 33 espèces indigènes de poissons et dont les caractéristiques sont étroitement déterminées par les facteurs abiotiques du milieu liés à la géomorphologie (pente, vitesse du courant), au climat (température de l'eau, régime hydrologique) et à la composition chimique de l'eau. Cet article présente une synthèse d'observations réalisées lors de recherches menées à l'Université de Liège depuis 1970.

A l'échelle du bassin hydrographique, la structure des ichtyocénoses (en terme de répartition géographique des espèces: nombre d'espèces, associations d'espèces) présente une très grande diversité qui, cas de pollution exceptés, résulte de l'influence de quelques facteurs clés comme la température (possibilité de reproduction des espèces selon leurs exigences thermiques spécifiques), en vitesse du courant (capacité de nage + besoins spécifiques pour le substrat de ponte) elle-même liée à la pente du cours, et le pH (absence de poissons à pH < 5,0). A l'intérieur du système d'une rivière donnée, les caractéristiques physiques du milieu déterminent aussi la variabilité spatiale et temporelle de l'abondance des poissons. L'hétérogénéité spatiale des profondeurs, des vitesses et du substratum entraîne la variabilité de l'abondance des populations spécifiques et des communautés de niveau des faciès géomorphologiques (seuil, rapide, profond) qui se succèdent longitudinalement dans les rivières et de la mosaïque d'habitats et de microhabitats qui composent chaque faciès. La variabilité temporelle des facteurs climatiques (température, par exemple chez le cyprinidé *L. cephalus*) ou dépendant du climat (débit, par exemple chez le salmonidé *T. thymallus*) détermine des fluctuations annuelles du succès de la reproduction qui se répercutent sur la dynamique des nombres et la productivité des populations.

L'article évoque enfin les conséquences écologiques graves (disparition d'espèces de poissons, appauvrissement quantitatif des ressources halieutiques) des modifications apportées par l'homme à la qualité chimique et à la température (rejets thermiques + réchauffement lié à l'effet de serre) de l'eau et aux caractéristiques hydrologiques et géomorphologiques (barrages, canalisations) des fleuves et rivières ainsi que sur la nécessité d'entreprendre des actions de préservation et de restauration écologiques de ces milieux.

ABSTRACT

Relationships between the ecology of fish populations and the abiotic characteristics of running waters in the Belgian R. Meuse basin.

* Laboratoire de démographie des poissons et de pisciculture. Service d'éthologie de l'Université de Liège, quai Van Beneden, 22, 4020 LIEGE .

Thirty three fish species are inhabiting the Belgian part of the R. Meuse basin. The composition of these riverine fish communities and the quantitative characteristics of the specific populations are mostly determined by abiotic ecological factors linked with river morphology (slope, flow velocity), climate (water temperature, discharge regime) and water chemistry. The present paper summarizes results of observations carried out during the last twenty years.

*Fish communities recorded all over the river basin exhibit a high degree of diversity (in term of geographical distribution of species, number of species, particular species arrangements) that result from the influence of a few key-factors such as water temperature (allowing or not a particular fish species to spawn efficiently depending on its own thermal requirements), flow velocity (swimming capacity and specific requirements for spawning substrate) linked with river slope and pH (no fish life possible at pH values less than 5.0). Within a river system, physical characteristics of the environment also influence the spatial and temporal variability of fish abundance. Spatial heterogeneity of depths, of flow velocities and of substratum structure results in the density and biomass of specific populations and communities being extremely variable at the levels of the morphological facies which compose a riffle - run - deep - riffle succession and of the mosaic of different habitats and microhabitats in each facies. Temporal variability of climatic factors (temperature, as in the cyprinid fish *L. cephalus*) or climate - dependant ones (discharge, as in the salmonid *T. thymallus*) determines annual fluctuations of the reproduction success which in turn govern the population dynamic and productivity.*

Finally, the paper points out some negative ecological consequences (extinction of fish species, decrease of fishery resources) caused by man activities changing the water chemistry, water temperature (thermal waste + earth climate change including temperature increase), hydrology and morphology (damming, canalization) of running waters. Emphasis is also given to the necessity of the conservation or ecological restoration of the river ecosystems.

INTRODUCTION

Les poissons de rivière constituent un groupe d'animaux de grand intérêt pour l'étude fondamentale de la dynamique des populations, domaine de l'écologie qui a pour objet la description, l'explication et la prévision des variations temporelles de l'abondance de ces populations. La faune des poissons ou ichtyofaune est aussi une ressource biologique renouvelable dont la gestion dans une optique d'exploitation halieutique rationnelle et de conservation nécessite une connaissance précise de son état et des facteurs naturels et anthropiques qui en déterminent ou en modifient les caractéristiques qualitatives et quantitatives.

Au cours de près de 18 années de recherche de terrain (utilisant la technique de pêche à l'électricité; MICHA et RUWET, 1970) sur la faune des poissons des cours d'eau du bassin de la Meuse belge et des régions adjacentes, notre laboratoire a rassemblé un grand nombre de résultats sur ce sujet. Une part importante de ces résultats proviennent de l'étude sur l'état de la faune des poissons dans les cours d'eau de Wallonie entreprise en 1979-1981 (PHILIPPART et VRANKEN, 1983; PHILIPPART, 1980b) et régulièrement actualisée. Cette étude a porté sur 164 cours d'eau et 471 stations pour lesquelles on a déterminé les caractéristiques du peuplement en poissons et du milieu. D'autres résultats proviennent de recherches à long terme sur l'écologie des populations de poissons dans l'Ourthe et ses affluents commencées en 1971 (PHILIPPART, 1977) ainsi que sur les observations plus récentes réalisées dans le cadre du programme "Meuse Saumon 2000" de réintroduction du saumon atlantique dans le bassin de la Meuse et spécialement dans l'axe Meuse-Ourthe- Aisne (PHILIPPART, 1988).

Dans cet article, nous présentons synthétiquement quelques résultats de ces études en mettant surtout en évidence la manière dont les caractéristiques morphologiques, physiques et chimiques des rivières influencent les caractéristiques spatio-temporelles des communautés de poissons ou ichtyocénoses et des populations spécifiques qui les constituent. L'ichtyofaune qui nous intéresse comprend actuellement 33 espèces indigènes dont 4 très rares et au bord de l'extinction et 3 (dont la truite de mer et le saumon atlantique) en cours de restauration artificielle par des repeuplements. Huit autres espèces (dont les grands migrateurs tels que l'esturgeon, l'alose finte et la grande alose, le corégone oxyrinque, la lamproie de mer et la lamproie fluviatile) qui peuplaient jadis nos cours d'eau ont disparu sans que l'on puisse envisager leur restauration dans un avenir proche.

Le domaine géographique concerné par l'étude (fig. 1) couvre la partie belge du bassin de la Meuse (183 km en Belgique sur une longueur totale de 871 km et 15.125 km² sur une superficie totale de 36.011 km²) (VEREESTRAETEN, 1970; PHILIPPART *et al.*, 1988) à laquelle nous avons associé des régions adjacentes appartenant aux bassins du Rhin et de la Seine. Il s'agit d'un domaine aquatique très diversifié au point de vue de la morphologie des cours d'eau et de la composition chimique naturelle de l'eau. D'une manière générale, on distingue un premier ensemble constitué par des eaux acides, peu minéralisées et pauvres en calcaire (Ardenne) et un second ensemble constitué par des eaux alcalines, bien minéralisées et riches en calcium (Condroz, Lorraine belge, régions limoneuses). Pour plus de détails sur cet aspect de la question, le lecteur se référera aux études spécialisées (HUET, 1950; SYMOENS, 1957; DESCY et EMPAIN, 1981).

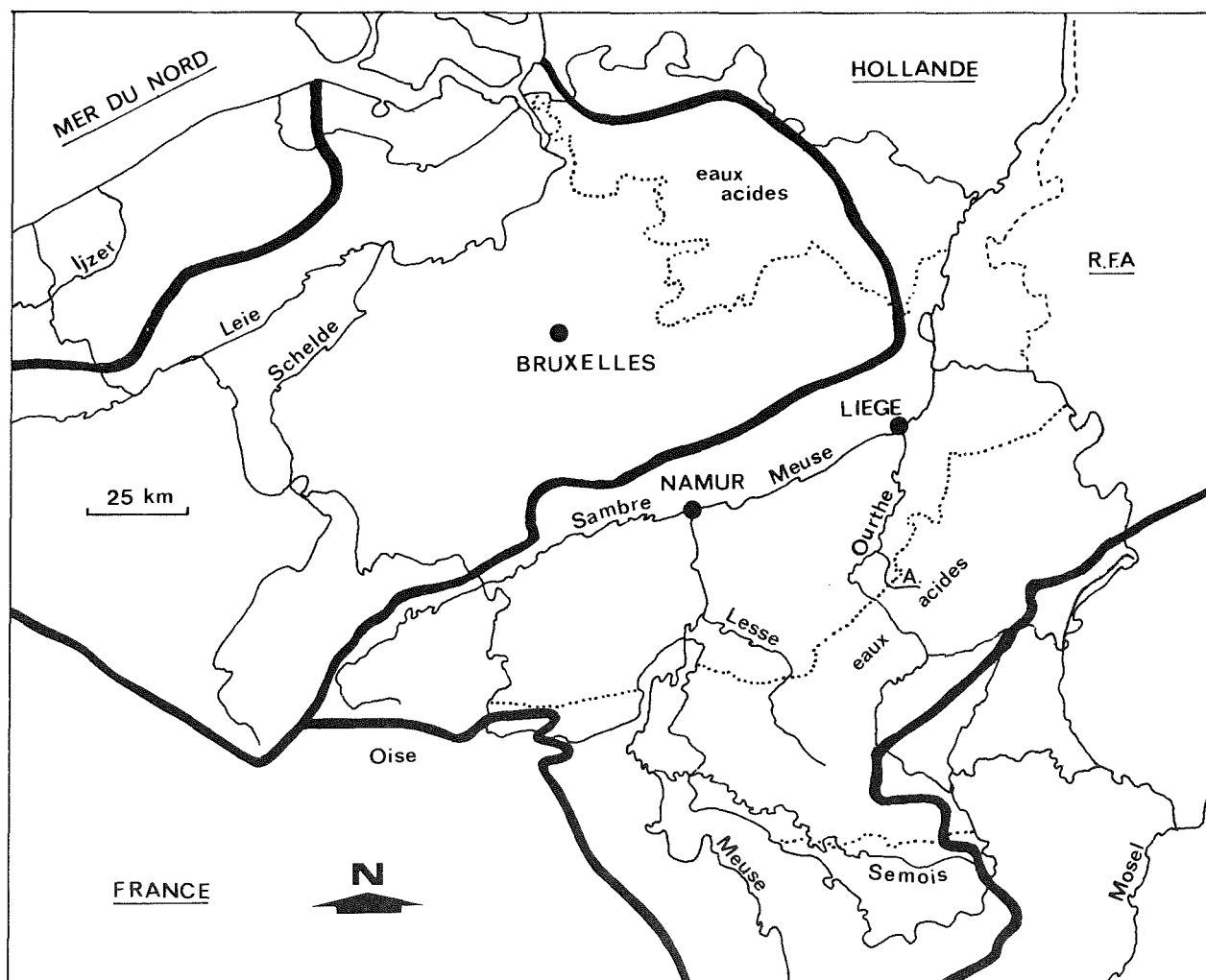


Figure 1. Carte du territoire belge montrant les limites de la Meuse et les principaux affluents (A = Aisne, affluent de l'Ourthe). Les pointillés délimitent les régions aux eaux acides ou alcalines.

I. Structure des ichtyocénoses

La structure de l'ichtyofaune dans une station d'un cours d'eau est caractérisée par un ensemble de variables comme les espèces présentes en tant que telles (répartition géographique), le nombre d'espèces présentes (diversité spécifique), les abondances numérique et pondérale (biomasse) relatives des espèces, l'abondance numérique et la biomasse absolues de chaque population spécifique et de l'ensemble des espèces.

A. Répartition géographique des espèces

La présence d'une espèce en un point donné dans les limites de son aire de répartition générale dans le bassin hydrographique considéré est liée à l'existence de conditions géomorphologiques, hydrauliques, thermiques et chimiques du milieu qui permettent sa reproduction et sa survie aux différents stades de son développement

(œufs, larves, alevins, adultes), compte tenu de ses exigences et limites de tolérance éco-éthologiques à l'égard de facteurs tels que la vitesse du courant, le substrat de ponte, la température, les besoins en oxygène dissous, la tolérance au pH et la sensibilité à l'ammoniacque (tableau 1). De tous les facteurs du milieu analysés, cinq facteurs clés, deux facteurs physiques (la pente et la température) et trois facteurs chimiques (le pH, l'oxygène dissous et l'ammoniacque) ont un effet limitant sur la distribution des poissons de nos régions.

1. Facteurs physiques

L'importance du cours d'eau (qui s'exprime à travers la largeur, la distance à la source, le débit, la profondeur moyenne) ainsi que la pente (fig. 2) et les facteurs associés (vitesse du courant, granulométrie des fonds, type et abondance de la végétation aquatique) ont une action prépondérante et bien connue (HUET, 1949) sur la distribution des espèces de poissons, en fonction (voir tableau 1):

a) de leurs capacités spécifiques de nage et de résistance au courant (espèces rhéophiles qui recherchent des eaux

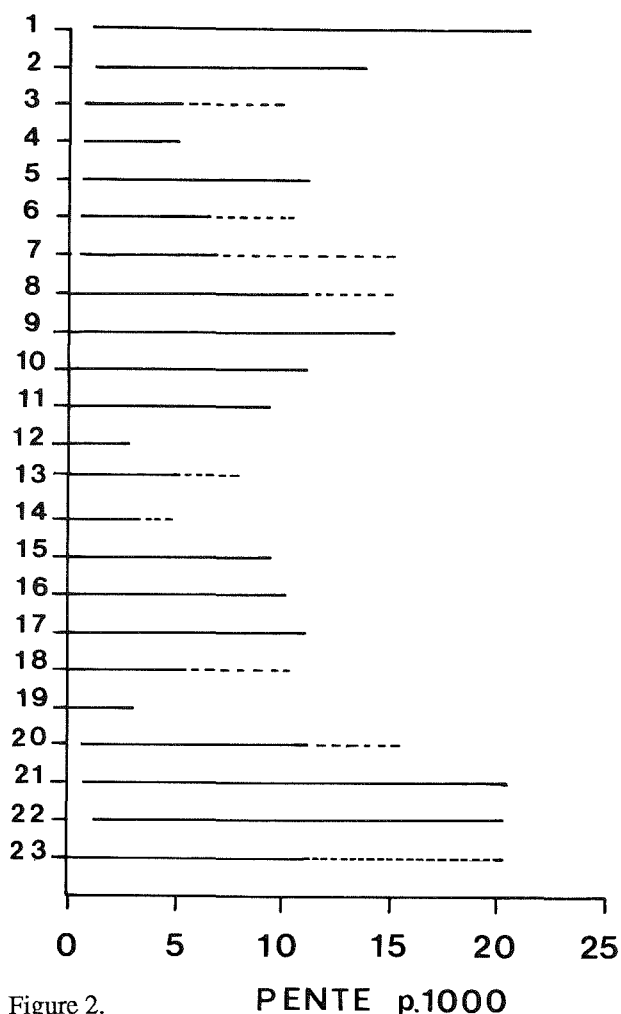


Figure 2. Amplitude écologique des espèces de poissons à l'égard de la pente du cours d'eau.

En pointillé: présence sporadique. 1 = truite de rivière, 2 = ombre commun, 3 = barbeau fluviatile, 4 = hotu, 5 = chevaine, 6 = vandoise, 7 = ablette spirin, 8 = goujon, 9 = vairon, 10 = gardon, 11 = carpe, 12 = carassin, 13 = brème commune, 14 = ablette commune, 15 = brochet, 16 = anguille, 17 = perche, 18 = grémille, 19 = sandre, 20 = loche franche, 21 = chabot, 22 = petite lamproie, 23 = épinoche.

rapides, espèces limnophiles qui préfèrent les eaux lentes et espèces plutôt indifférentes que l'on trouve aussi bien dans les eaux courantes que dans les eaux stagnantes),

b) de leurs exigences, limites de tolérance et préférences à l'égard du substrat de ponte (espèces lithophiles qui pondent leurs oeufs dans ou sur le gravier, espèces psammophiles qui pondent sur des fonds sableux, espèces phytophiles dont les oeufs sont collés sur des plantes, espèces litho-phytophiles qui fixent leurs oeufs indifféremment sur des pierres, des végétaux ou des branches immergées; BALON, 1975; HOLCIK et BASTL, 1976),

c) de leurs spécialisations alimentaires et

d) de leurs besoins en espace vital (qui dépend de la taille spécifique et des particularités de la structure sociale comme la territorialité chez les salmonidés). Il apparaît,

par exemple (figure 2), que seules quatre espèces, la truite, le chabot, la loche franche et la petite lamproie sont capables de vivre dans les cours d'eau très rapides ayant une pente moyenne supérieure à 15 ‰.

La température de l'eau est aussi un facteur clé de la distribution naturelle des poissons car elle détermine essentiellement la possibilité de reproduction. Celle-ci dépend de l'existence d'un régime thermique annuel qui permet l'apparition régulière à une certaine période de l'année (c'est-à-dire en conditions particulières de photopériode) des températures adéquates de reproduction des espèces indiquées dans le tableau 1 (par ex. 6°C en décembre chez la truite de rivière, 8°C en avril chez l'ombre commun, plus de 15°C en mai-juin chez le barbeau et 18-20°C en juin-juillet chez la tanche). L'existence des températures adéquates de reproduction à un moment précis de l'année est une condition nécessaire mais non suffisante à l'établissement d'une population permanente d'une espèce. Il faut, en outre, des conditions thermiques satisfaisantes pendant une période plus ou moins longue correspondant à l'incubation des oeufs, au développement des larves jusqu'à la résorption de la vésicule vitelline et à la croissance des alevins pendant un à deux mois après l'éclosion. Ce problème sera examiné dans le chapitre traitant de la détermination climatique du succès de la reproduction.

2. Facteurs chimiques

A cause de leur pH très acide (< 4,0-5,5), plusieurs ruisseaux oligotrophes alimentés par les eaux acides des tourbières du plateau des Hautes Fagnes dans l'est de la Belgique ne contiennent aucun poisson (PHILIPPART, 1979); ceux-ci (truite, chabot, vairon, loche, petite lamproie) apparaissent dans les tronçons situés en aval dès que le pH est en permanence supérieur à 5,5.

L'alcalinité, la dureté, la teneur en calcium sont aussi des variables chimiques peu influencées par les pollutions et qui reflètent très fidèlement les grands types naturels d'eau rencontrés dans nos régions. Ces facteurs chimiques ne jouent pas en soi (en fait, ils sont liés au pH) un rôle déterminant dans la distribution des espèces mais ils influencent de nombreux aspects de leur démographie (vitesse de croissance, taux de survie, densité et biomasse des populations) par une action sur la productivité générale du milieu et les ressources alimentaires disponibles et sur la physiologie des individus (équilibre osmotique).

La concentration de l'eau en oxygène dissous, et plus spécialement sa valeur minimale, constitue un facteur limitant très important de la présence des poissons (tableau 2). Ce facteur reflète surtout les influences anthropiques comme l'eutrophisation (PHILIPPART, 1980a) et les formes sévères de pollution organique mais aussi les caractéristiques naturelles des eaux, en relation avec le régime thermique et la trophie du cours d'eau (on

ESPECE	FAMILLE	TAILLE (cm)	VITESSE COURANT	SUBSTRAT PONTE	REGIME ALIMENTAIRE	TEMPERATURE-DATE REPRODUCTION
Truite de rivière (<i>Salmo trutta fario</i>)	Salmonidé	60	R	Li	zoobenthos	5-10 (nov.-déc.)
Ombre commun (<i>Thymallus thymallus</i>)	Salmonidé	50	R	Li	zoobenthos	8-10 (mars-avril)
Barbeau fluviatile (<i>Barbus barbus</i>)	Cyprinidé	90	R	Li	zoobenthos	14-18 (mai-juin)
Chevaine (<i>Leuciscus cephalus</i>)	Cyprinidé	60	R	Li	omnivore	14-18 (mai-juin)
Hotu (<i>Chondrostoma nasus</i>)	Cyprinidé	50	R	Li	algues	10-12 (avril-mai)
Vandoise (<i>Leuciscus leuciscus</i>)	Cyprinidé	30	R	Li-Ph	zoobenthos	8-10 (mars-avril)
Spirin (<i>Alburnoïdes bipunctatus</i>)	Cyprinidé	16	R	Li	zooplancton	14-18 (mai-juin)
Vairon (<i>Phoxinus phoxinus</i>)	Cyprinidé	15	R-I	Li	omnivore	10 (avril-juin)
Goujon (<i>Gobio gobio</i>)	Cyprinidé	20	I	Ps	zoobenthos	15 (mai-juin)
Gardon (<i>Rutilus rutilus</i>)	Cyprinidé	40	I(L)	Ph-Li	zooplancton	15 (mai-juin)
Rotengle (<i>Scardinius erythrophthalmus</i>)	Cyprinidé	40	L	Ph	végétaux	15 (mai-juin)
Ablette commune (<i>Alburnus alburnus</i>)	Cyprinidé	20	L	Ph-Li	zooplancton	15 (avril-juin)
Brème commune (<i>Abramis brama</i>)	Cyprinidé	50	L	Ph-Li	zoobenthos	15 (mai-juin)
Brème bordelière (<i>Blicca bjoerkna</i>)	Cyprinidé	35	L	Ph-Li	zoobenthos	15 (mai-juin)
Tanche (<i>Tinca tinca</i>)	Cyprinidé	50	L	Ph	zoobenthos	18-26 (mai-juillet)
Carpe (<i>Cyprinus carpio</i>)	Cyprinidé	80	L	Ph	zoobenthos	17-20 (mai-juin)
Carassin (<i>Carassius carassius</i>)	Cyprinidé	40	L	Ph	omnivore	
Bouvière (<i>Amarus sericeus</i>)	Cyprinidé	8	L	moule	zoobenthos	
Brochet (<i>Esox lucius</i>)	Escocidé	120	I(L)	Ph	piscivore	7-10 (février-avril)
Perche fluviatile (<i>Perca fluviatilis</i>)	Percidé	50	I(L)	Ph-Li	zoob.+poissons	13-14 (avril-mai)
Grémille (<i>Acerina cernua</i>)	Percidé	15	I	Ph-Li	zoobenthos	(mars-mai)
Anguille (<i>Anguilla anguilla</i>)	Anguillidé	100	I	mer	zoob.+poissons	?
Chabot (<i>Cottus gobio</i>)	Cottidé	15	R	Li(nid)	benthos	(mars-mai)
Loche franche (<i>Noemacheilus barbatulus</i>)	Cobitidé	15	R	Ps	zoobenthos	8-10 (avril-mai)
Epinoche (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	Gastérostéidé	10	L	nid	omnivore	(mai-septembre)
Epinochette (<i>Pygosteus pygosteus</i>)	Gastérostéidé	10	L	nid	omnivore	(mai-septembre)

Tableau 1. Exigences écologiques et éthologiques de 26 espèces de poissons présentes dans le bassin de la Meuse et les régions adjacentes en Belgique. R : rhéophile ; L : limnophile ; I : indifférent au courant ; Li : lithophile ; Ph : phytophile ; Ps : psammophile (voir texte).

Espèce	Oxygène min. mg O ₂ /l	Ammoniaque max. mg N-NH ₄ /l
Truite	2,3	1,6
Ombre	7,4	1,0
Barbeau	2,8	1,6
Hotu	2,8	1,6
Chevaine	2,7	1,9
Vandoise	2,7	1,9
Spirin	2,7	0,8
Vairon	2,3	2,9
Goujon	1,5	17,7
Gardon	1,5	17,7
Rotengle	1,5	1,6
Brème	1,5	17,7
Carpe	1,5	1,6
Tanche	1,5	1,6
Perche	1,5	17,7
Brochet	1,5	1,9
Anguille	0	20,9
Epinoche	0	20,9
Chabot	6,0	1,2
Loche franche	2,7	3,9

Tableau 2. Concentration minimale en oxygène dissous et concentration maximale en ammoniaque observées dans les stations où les espèces sont présentes (au moins 1 individu capturé) (d'après PHILIPPART et VRANKEN, 1983)

enregistre des concentrations en oxygène dissous plus basses dans la partie inférieure lente et plus chaude d'un cours d'eau que dans son cours supérieur rapide et plus froid).

Aux concentrations naturelles, des substances telles que l'ammoniaque, les nitrites, les nitrates, les sulfates et les chlorures ne sont normalement pas limitantes de la distribution des poissons mais l'ammoniaque sous sa forme non ionisée NH₃ (dont la proportion s'accroît avec le pH et la température) joue un rôle décisif en cas d'eutrophisation et de pollution organique ou chimique (tableau 2).

B. Nombre d'espèces

Le nombre d'espèces varie de zéro dans les têtes de ruisseau à forte pente et dans les cours d'eau naturellement très acides de haute Ardenne (ainsi que dans quelques cours d'eau ultra-pollués) à plus de 20 dans les grandes rivières du type Ourthe et Semois avec un maximum absolu de 30 dans la Meuse (PHILIPPART *et al.*, 1988). Dans les milieux physico-chimiquement normaux (pH > 6 et pollution faible ou nulle), VRANKEN (1978) a montré que le nombre d'espèces est

corrélé positivement avec la distance à la source ($r = 0,68$) et négativement avec la pente ($r = - 0,68$) et avec l'indice de pente-largeur de HUET ($r = - 0,72$); cela traduit une augmentation du nombre d'espèces parallèlement à l'accroissement de la grandeur du cours d'eau (mesurée par la largeur, le débit moyen annuel ou la distance à la source) et de la diversification des habitats et des niches écologiques exploitables par les poissons qui en résulte.

C. Associations d'espèces

La composition qualitative (espèces présentes, abondance relative des espèces) des ichtyocénoses dans un secteur de rivière donné est déterminée par les caractéristiques particulières du milieu qui résultent de la combinaison des facteurs clés de la distribution de chaque espèce. Dans une étude classique basée sur l'analyse du peuplement en poissons des cours d'eau de Belgique, HUET (1949) a défini la "Règle des pentes" établissant la relation entre la composition qualitative de l'ichtyofaune d'un cours d'eau et un indice de pente-largeur (pente en ‰, largeur en m) (fig. 3). Selon cette règle, applicable essentiellement à l'Europe occidentale tempérée, se succèdent théoriquement de l'amont vers l'aval d'une

Tableau 3. Structure (espèces présentes et biomasse relative des espèces) des trois principaux types d'ichtyocénoses identifiés dans les cours d'eau pas ou peu altérés du bassin de la Meuse belge.

ESPECE	TYPE D'ICHTYOCENOSE						
	I a	I b	I c	II a	II b	III a	III b
	1	2	3	4	5	6	7
Truite	82	53	57	10	22	1	0,5
Ombre	-	26	10	6	6	-	0,5
Barbeau	-	-	-	-	39	-	1,5
Hotu	-	-	-	-	5	15	+
Chevaine	-	-	30	27	18	12	+
Vandoise	-	-	-	38	3	7	1
Goujon	-	-	-	2	3	8	+
Vairon	+	-	+	+	+	+	+
Ablette	-	-	-	-	-	+	+
Gardon	-	-	+	1	-	38	53
Brème	-	-	-	-	+	4	26
Tanche	-	-	-	-	-	3	2
Carpe	-	-	-	-	-	-	2
Perche	-	-	-	4	-	3	8
Brochet	-	-	-	2	-	3	3
Anguille	+	-	-	2	-	4	+
Autres	18	21	3	9	4	9	2,5

Type I : ichtyocénose à salmonidés dominants

I a : truite + espèces d'accompagnement de petite taille

I b : truite + ombre + espèces d'accompagnement de petite taille

I c : idem I a ou I b + chevaine comme cyprinidé d'eau courante

Type II : ichtyocénose à cyprinidés d'eau courante (CEC) dominants

II a : CEC représentés uniquement par vandoise et chevaine + salmonidés (cas des petites rivières)

II b : CEC représenté par barbeau et 3 autres espèces + salmonidés (cas des rivières de moyenne importance: plus de 10 m de large)

Type III : ichtyocénose à cyprinidés d'eau lente (CEL) et prédateurs dominants

III a : CEC + prédateurs accompagnés d'une forte proportion de cyprinidés d'eau courante et d'un peu de salmonidés

III b : presque uniquement des CEC et des prédateurs

N°	Rivière	Localité	Ordre	Largeur (m)	Pente (‰)
1	Roer	Elsenborn	2	3,5	
2	Néblon	Néblon	3	4,8	5,5
3	Haute Amblève	Deidenberg	3	5,0	3,4
4	Eau d'Heure	Bailionville	3	3,5	2,0
5	Ourthe occidentale	Wyompont	2	11,8	4,8
6	Basse Méhaigne	Antheit	2	6,0	2,7
7	Canal de l'Ourthe	Pulseur	2	17,0	0,9

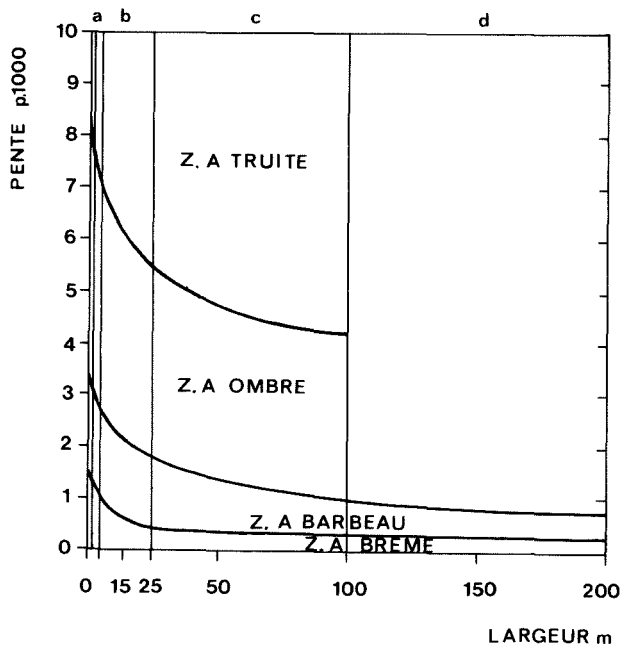


Figure 3.

"Graphique des pentes" de HUET (d'après HUET, 1949). a = ruisseau et ruisseau, b = petite rivière, c = grosse rivière, d = fleuve.

rivière (c'est-à-dire parallèlement à la réduction de la pente et de la vitesse du courant et à l'augmentation de la largeur, du débit et de la température de l'eau) quatre "zones piscicoles" désignées par le nom du poisson qui y trouve le maximum de vitalité: zone à truite, zone à ombre (qui ensemble forment la zone salmonicole), zone à barbeau et zone à brème (qui ensemble forment la zone cyprinicole). Dans une zone piscicole, on trouve normalement une communauté composée d'une ou plusieurs espèces dominantes et caractéristiques de la zone et d'espèces secondaires typiques des zones amont ou aval ou ubiquistes.

En situation naturelle (exclusion de l'incidence des perturbations du milieu par l'homme), la composition de l'ichtyofaune des rivières étudiées ne correspond pas toujours à ce qui est attendu quand on se base sur la zonation piscicole théorique définie en terme d'indice pente-largeur d'après l'abaque de HUET. Certaines espèces et même les espèces indicatrices de zones sont parfois absentes, soit pour des raisons historiques (souvent il est difficile d'établir si l'absence d'une espèce dans une rivière ou une station est originelle ou résulte d'une disparition ancienne), soit à cause de particularités écologiques locales portant sur la composition de l'eau, la nature du fond, le régime hydrologique et le régime thermique. De plus, des cours d'eau qui se rattachent au même type en terme d'indice de pente-largeur peuvent présenter des ichtyofaunes très différenciées. Les nombreuses informations sur la typologie réelle des rivières apportées par l'analyse des résultats des recensements par pêche à l'électricité dans un éventail représentatif de cours d'eau

du bassin de la Meuse confirment néanmoins la règle des pentes dans ses grandes lignes mais fournissent en outre des précisions sur l'importance pondérale relative des espèces. Trois grands types de communautés se dégagent: Type I: à salmonidés dominants, Type II: à cyprinidés d'eau rapide dominants et Type III: à cyprinidés d'eau lente (+ prédateurs) dominants (tableau 3).

La communauté à salmonidés dominants correspond aux têtes de bassin, aux ruisseaux et petites rivières rapides, froides (moins de 16°C pendant le mois le plus chaud) et bien oxygénées où l'on trouve essentiellement des truites seules ou des truites et des ombres, accompagnés d'espèces secondaires (chabot, petite lamproie, vairon, loche franche, parfois chevaine et anguille). La communauté à cyprinidés d'eau courante dominants se développe dans les cours d'eau à plus faible pente et un peu plus chauds (18-22 °C pendant le mois le plus chaud) qui correspondent aux cours moyens de l'Ourthe, de la Semois, de la Lesse. Les espèces dominantes sont le groupe des cyprinidés rhéophiles lithophiles (barbeau, chevaine, hotu, vandoise spirin), accompagnées de salmonidés (ombre et/ou truite), de cyprinidés d'eau lente (goujon, gardon) et des prédateurs, (perche, brochet, anguille) et des diverses espèces de petite taille. Enfin, la communauté à cyprinidés d'eau lente dominants apparaît dans la Meuse et la Sambre canalisées et dans certains canaux à faible pente où la température atteint régulièrement 20-25°C en été. Les espèces dominantes sont le gardon, la brème, l'ablette, la carpe, la tanche, la perche et le brochet; les espèces secondaires sont le chevaine, le goujon, l'anguille.

II. HETEROGENEITE SPATIALE DE L'ABONDANCE DES POPULATIONS

A. Variations inter-rivières

Comme l'illustrent les cartes publiées par PHILIPPART et VRANKEN (1983), l'abondance des populations d'une espèce est extrêmement variable selon les stations considérées dans les limites de l'aire de distribution. L'étude de la répartition des fréquences des biomasses et des biomasses moyennes en fonction des caractéristiques du milieu a mis en évidence la plage des valeurs des facteurs écologiques clés (par ex. la pente et l'oxygène dissous, fig. 4) à laquelle sont associées les biomasses maximales. Ces valeurs optimales des facteurs du milieu pour les principales espèces du bassin de la Meuse sont présentées dans le tableau 4.

Une autre approche a consisté à rechercher les corrélations-régressions entre la biomasse des populations et diverses caractéristiques quantitatives du milieu facilement disponibles. Avec les espèces à large distribution pour lesquelles on dispose de nombreuses

	LARGEUR (m)	PENTE (‰)	pH	O ₂ DISSOUS (mg/l)	NH ₄ (mg/N-NH ₄)	CALCIUM (mg/l Ca)	PHOSPHATES (µg/l P-PO ₄)
Truite de rivière (<i>Salmo trutta fario</i>)	<15	15-5	5,8-7,4	10,3-12,2	<450	6-110	<250
Ombre commun (<i>Thymallus thymallus</i>)	6-10	10,2-4,2	6,0-8,0	9,0-11,4	<400	8-130	<250
Barbeau fluviatile (<i>Barbus barbus</i>)	25-45	4,5-0,5	7,4-8,1	9,3-12,2	<1000	18-114	<350
Chevaine (<i>Leuciscus cephalus</i>)	5-55	5,5-2,5	6,6-8,2	8,4-10,0	<450	8-120	<750
Hotu (<i>Chondrostoma nasus</i>)	5-55	3,2-0,8	6,6-7,9	10,2-12,2	<450	6-126	<450
Vandoise (<i>Leusiscus leusiscus</i>)	5-45	6,5-1,5	6,6-7,8	8,4-10,0	<350	8-105	<650
Spirin (<i>Alburnoïdes bipunctatus</i>)	6-10	4,0-0,8	6,7-8,0	9,2-10,8	<350	90-120	<400
Vairon (<i>Phoxinus phoxinus</i>)	<15	10,4-2,4	6,6-8,1	8,4-10,8	<350	8-100	<650
Goujon (<i>Gobio gobio</i>)	5-25	10,4-0,8	6,5-8,1	8,4-12,4	<250	8-135	150-750
Gardon (<i>Rutilus rutilus</i>)	5-45	5,5-0,5	6,6-7,6	8,4-10,8	50-350	8-135	250-750
Perche fluviatile (<i>Perca fluviatilis</i>)	<15	5,5-2,5	6,9-8,1	6,0-9,2	150-450	8-120	250-950
Anguille (<i>Anguilla anguilla</i>)	5-55	10,5-2,5	6,8-8,1	8,4-10,8	50-450	8-120	250-750
Ichtyocénose	25-55	5,0-3,0	6,2-8,2	9,2	<550	8-135	100-600

Tableau 4. Habitat optimal de 12 espèces de poissons du bassin de la Meuse, défini par les valeurs des caractéristiques physico-chimiques du milieu auxquelles sont associées les biomasses maximales.

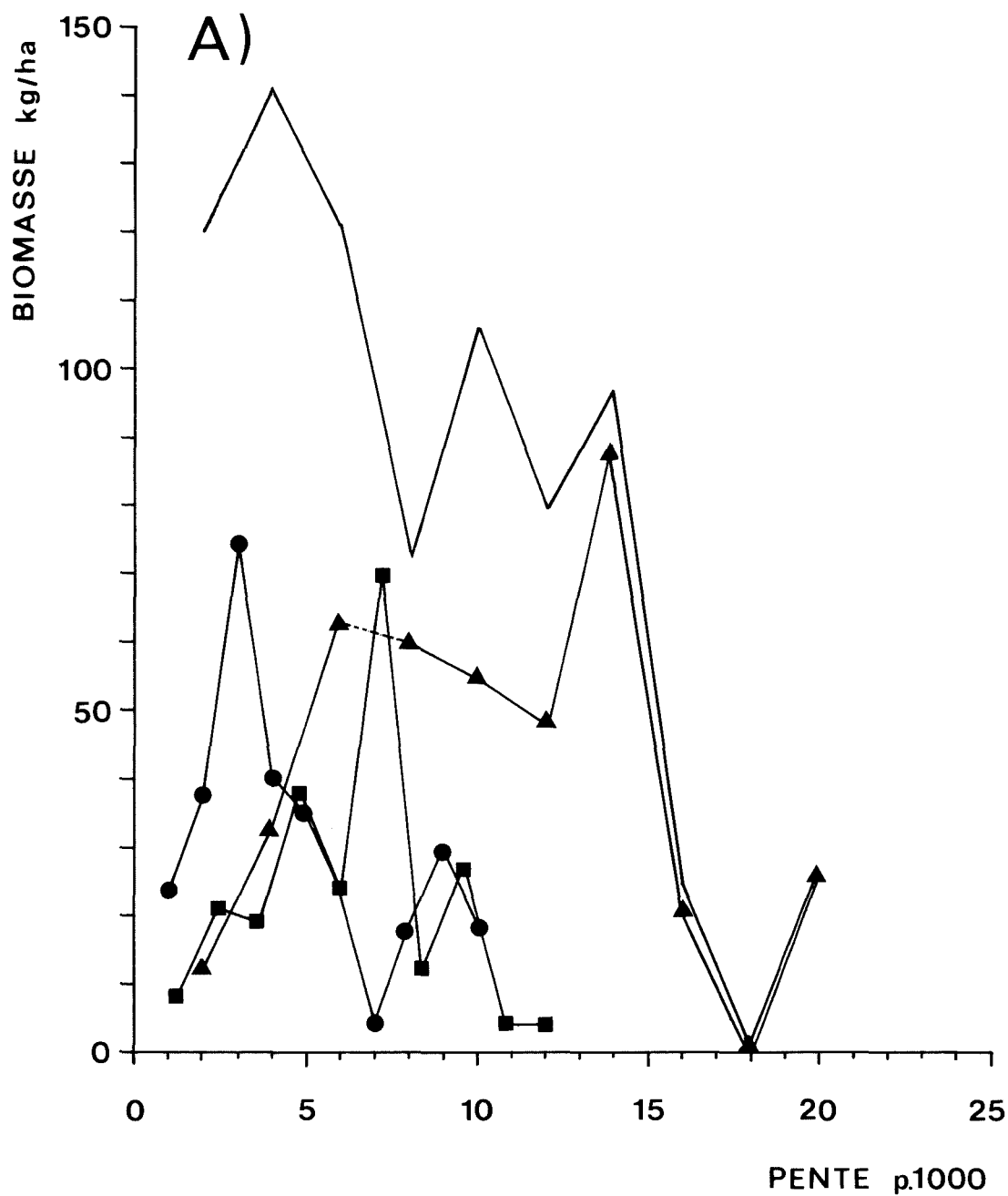
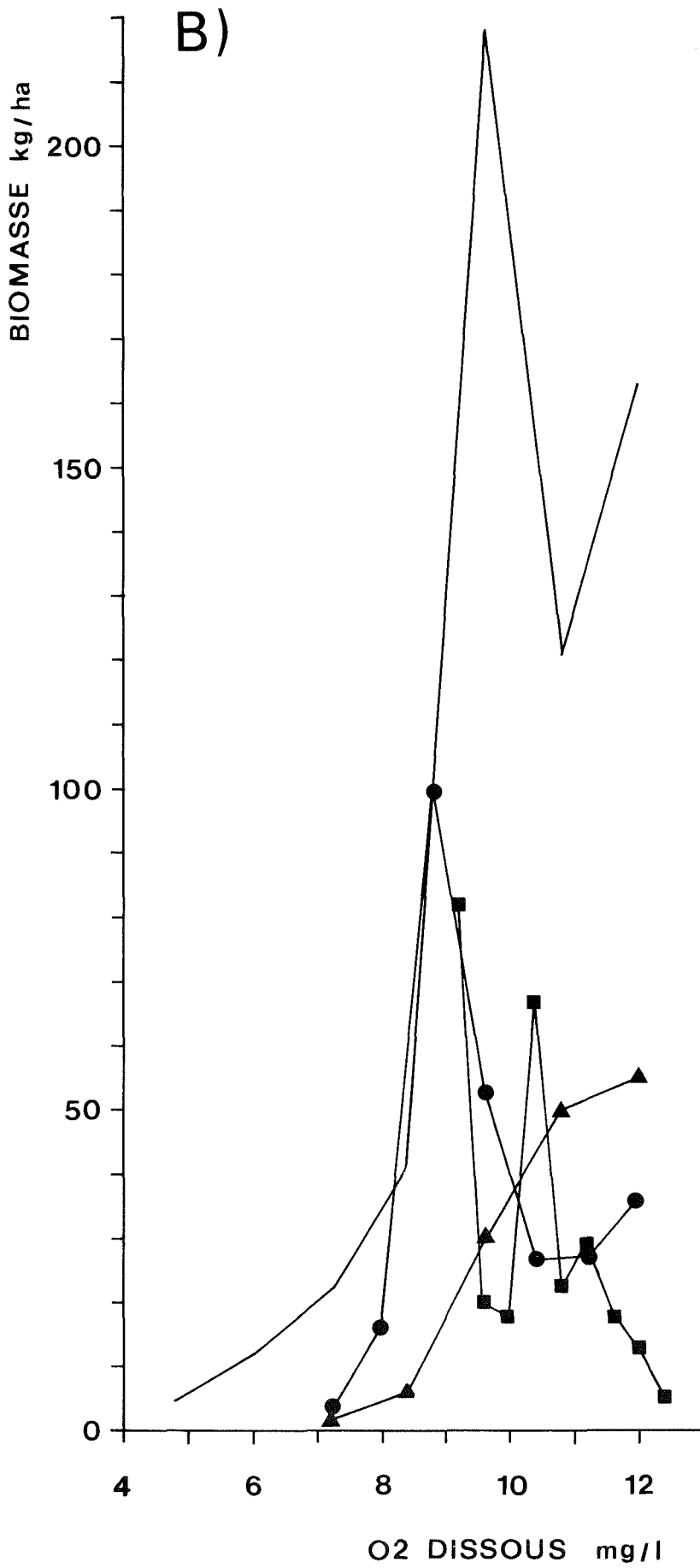


Figure 4 . Relation entre la biomasse des poissons (triangle = truite; carré = ombre; rond = chevaine; trait plein = toutes espèces) dans les cours d'eau du bassin de la Meuse et a) la pente moyenne; b) la concentration en oxygène dissous (données de DESCY et EMPAIN, 1981). Les graphiques présentent les biomasses moyennes pour différentes classes de pente et de teneur en oxygène dissous.



données d'échantillonnage, des équations de régression multiple expliquent une part importante de la variance des observations (VRANKEN, 1978):

Biomasse (kg/ha) du chevaie = $29,4 T_{\min} + 45,3 P + 3,2 L + 0,5 \text{Alt} + 66,3 \text{NO}_3 - 0,4 T_{\text{moy}} - 18,7 \text{IPL} - 16,8 \text{IB} - 72,7$ ($R^2 = 0,70$ $F = 7,78$; 26 dl),

Biomasse (kg/ha) truite + ombre = $55,6 T_{\min} + 0,5 \text{Alt} + 65,7 \text{NO}_3 - 17,4 T_{\max} - 39,4 \text{IPL} - 1,4 \text{IB} - 0,2 \text{pH} - 162,1$,

où : T_{moy} = température moyenne écologique (méthode d'inversion du saccharose, BERTHET, 1960) du 26/09/77 au 28/06/78, en degrés-jours; T_{\min} = température écologique moyenne la plus basse enregistrée pendant la période des relevés, en degrés-jours; Alt = altitude de la station en m; P = pente moyenne du cours d'eau en ‰; L = largeur moyenne du cours d'eau; IPL = indice de pente-largeur selon HUET (5 dans les rivières de la zone à truite; 0 dans les rivières de la zone à brème); IB = indice biotique basé sur la faune des invertébrés (10 dans les milieux non pollués, 0 dans ceux totalement pollués) et NO_3 = concentration moyenne en nitrates, en mg N-NO₃/l.

On rappellera ici, à titre de comparaison, que CUINAT (1971) a construit un modèle simple dans lequel la biomasse des populations de la truite dans 50 rivières françaises est décrite de manière très satisfaisante par une équation de régression multiple faisant intervenir deux variables explicatives; un indice de pente-largeur P/L (mesure indirecte de la vitesse du courant) et un indice de teneur en calcium (mesure de la richesse nutritive de l'eau): biomasse truite (kg/ha) = $18,1 \text{Indice } P/L + 7,3 \text{Indice } \text{Ca} - 3,37$. Les biomasses maximales se rencontrent dans les cours d'eau à forte pente, étroits (à grande proportion de berges-abris) et à teneur élevée en calcium tandis que les biomasses minimales s'observent dans les rivières plus larges (à moindre proportion de berges), à plus faible pente et moins riches en calcium. Un autre modèle élaboré par BINNS et EISERMAN (1969) permet d'expliquer 96 % de la variance de la biomasse des populations de truite dans 36 rivières du Wyoming; ce modèle fait intervenir 9 variables de l'habitat: le débit de la rivière à la fin de l'été, la variabilité annuelle du débit, la température estivale maximale de l'eau, la vitesse du courant, la largeur du cours d'eau, le substratum, la proportion de berges érodées, la proportion de surface couverte par la végétation aquatique et la concentration en nitrates.

La biomasse totale des ichtyocénoses dépend de la richesse en espèces qui tend à s'accroître avec l'importance du cours d'eau (largeur, débit) et de la capacité d'accueil du milieu (reproduction, alimentation, abris) pour chaque population spécifique constituante.

Dans le domaine géographique étudié, la biomasse totale des communautés varie entre des extrêmes de 0 (pH naturellement acide) à 700 kg/ha, avec une valeur modale de 120 kg.ha⁻¹. Les plus hautes biomasses sont associées aux caractéristiques suivantes: pente < 5 ‰, largeur de 25-55 m, O₂ dissous > 8.9 mg.l⁻¹, pH 6,2-8,2, ammoniacale < 450 mg N-NH₄.l⁻¹, conductivité < 300 μS.cm⁻¹, nitrites < 450 μg.l⁻¹ N-NO₂, nitrates < 6,3 mg.l⁻¹ N-NO₃, phosphates < 650 mg.l⁻¹ P-PO₄ et indice biotique 6-10 (tableau 4).

B. Variations intra-rivières

Un tronçon de rivière qui se rattache à une zone piscicole selon HUET, qui présente des caractéristiques chimiques, thermiques, hydrologiques moyennes relativement stables et qui abrite une communauté d'un type déterminé se révèle souvent être d'une très grande hétérogénéité physique portant sur la profondeur, la vitesse du courant, la granulométrie du matériel constituant le fond, la sinuosité, la succession des seuils et des mouilles, la dissymétrie transversale, etc... La diversité géomorphologique du cours entraîne une grande hétérogénéité écologique portant sur la végétation aquatique et des berges (PETIT et SCHUMACKER, 1985), les populations d'invertébrés et les poissons. Ce problème de l'hétérogénéité de la distribution des poissons à l'intérieur d'un tronçon de cours d'eau peut être étudié d'abord au niveau des différents faciès ou macro-habitats qui se succèdent ou s'imbriquent en mosaïque, ensuite au niveau des micro-habitats qui composent chaque macro-habitat. Une étude de ce type a été entreprise en mai-juin 1988 (BLASE *et al.*, 1988) dans l'Aisne, petit affluent de l'Ourthe de la zone à ombre présentant les caractéristiques suivantes: largeur moyenne du lit mineur = 9,9 m, pente moyenne = 4,4 ‰, débit moyen annuel = 2,4 m³.s⁻¹.

1. Etudes à l'échelle des macro-habitats

Un tronçon de rivière long de 810 m a été subdivisé en 30 secteurs adjacents de faciès (seuil, rapide, plat, chenal, profond, calme) relativement homogène. Dans chaque secteur, on a réalisé des transects de profondeur et de vitesse tous les 5 m et calculé la profondeur moyenne pour un débit de 2-3 m³.s⁻¹ correspondant approximativement au débit moyen annuel. On a ensuite effectué trois passages de capture successifs par pêche électrique afin de capturer la plus grande partie des poissons présents et de calculer la densité (nombre/100 m²) et la biomasse (g/100 m²) par secteur de la truite, de l'ombre et des deux espèces réunies.

L'abondance des populations présente des variations longitudinales qui se superposent plus ou moins à la variation de la profondeur moyenne (fig. 5). Une analyse

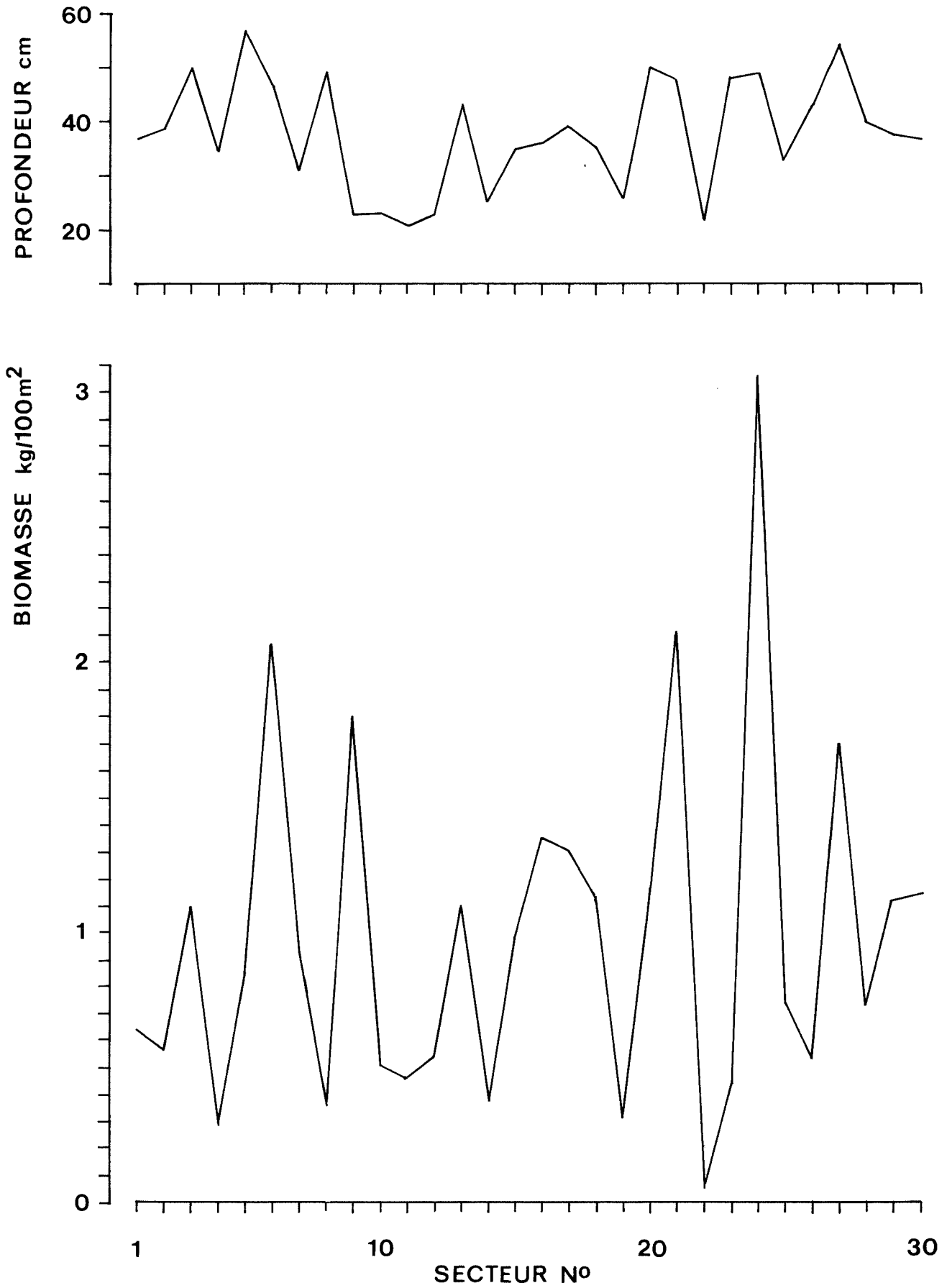


Figure 5. Variation longitudinale de la profondeur moyenne et de la biomasse des salmonidés (truite + ombre) dans 30 secteurs (810 m) de l'Aisne en mai-juin 1988.

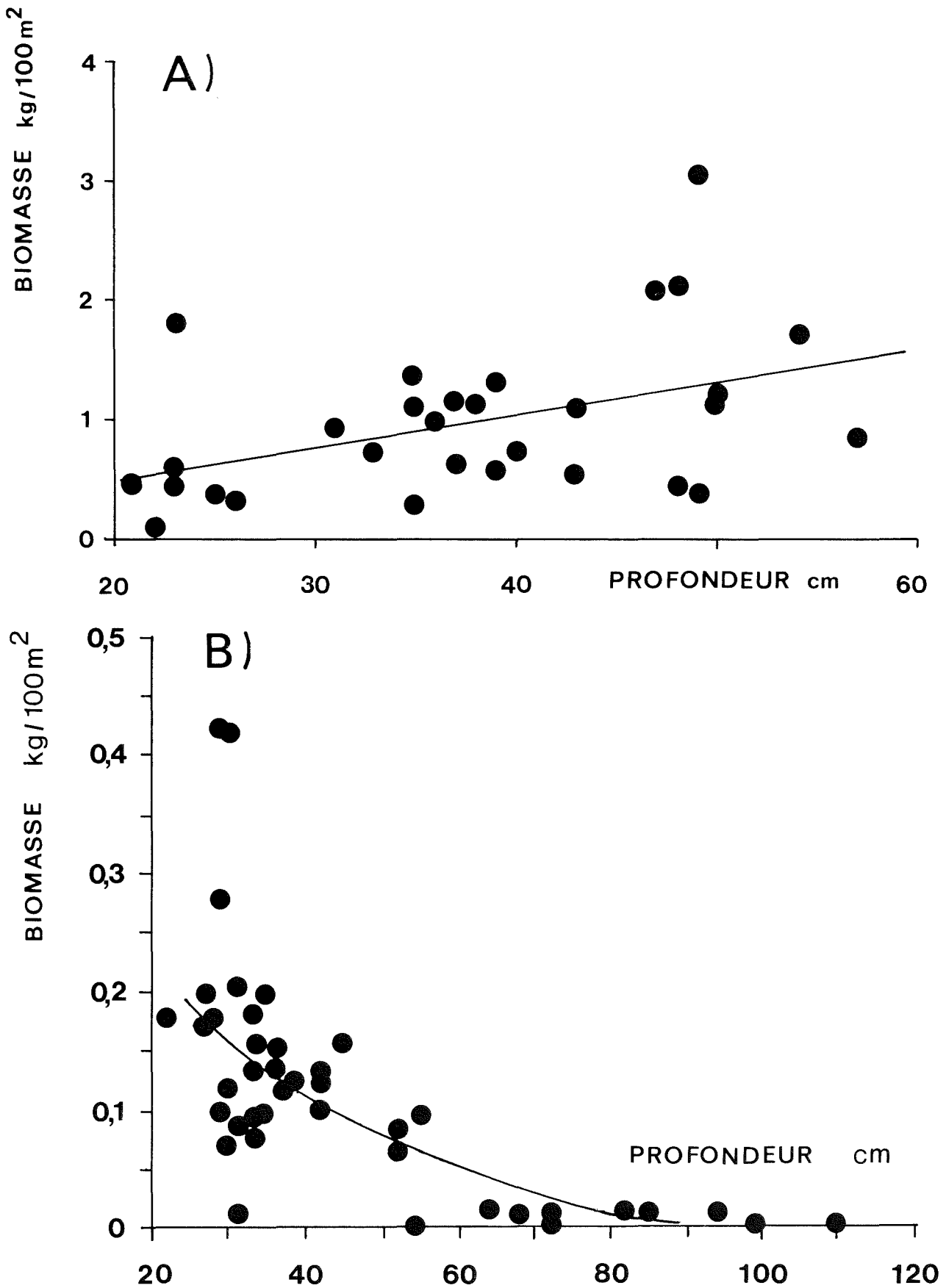


Figure 6. Influence de la profondeur moyenne à l'étiage sur la biomasse des salmonidés (truite + ombre): a) dans 30 secteurs de l'Aisne (petite rivière) en 1988 (données de la figure 5); b) dans l'Ourthe (grande rivière) en 1973-1974 (les points sont des moyennes par classes de profondeur pour 41 secteurs).

statistique (fig. 6 a) révèle un effet positif significatif de la profondeur moyenne des secteurs sur la densité et la biomasse mais les coefficients de corrélation ne sont pas très élevés car des facteurs autres que la profondeur interviennent (vitesse du courant, présence d'abris tels que souches, enrochements, etc..) et la profondeur moyenne est un descripteur assez grossier qui ne rend pas compte de la proportion de certaines profondeurs plus attractives que d'autres (voir micro-habitat). Dans une petite rivière rapide et à fond de gravier comme l'Aisne, la tendance à la concentration des poissons dans les secteurs les plus profonds (40-60 cm en moyenne) correspond à la recherche des meilleures possibilités d'abri en période d'étiage et à un positionnement favorable à la capture efficace des proies qui dérivent des seuils. Une tendance différente s'observe toutefois dans d'autres types de rivière. Ainsi, dans l'Ourthe, rivière de la zone à barbeau (largeur moyenne: 28 m; pente moyenne = 1,63 ‰; débit moyen annuel = 24 m³/s), les biomasses maximales des salmonidés (truite + ombre) se rencontrent (fig. 6 b) dans les secteurs dont la profondeur moyenne à l'étiage est comprise entre 20 et 30 cm, c'est-à-dire des radiers et des courants qui offrent un maximum d'abris et de ressources alimentaires par rapport aux profonds et aux chenaux et plats intermédiaires.

2. Etudes des microhabitats

Dans les secteurs de rivière se rattachant à un macro-habitat du type seuil, rapide, plat ou profond, la répartition spatiale des poissons (espèces différentes ou groupes infraspécifiques comme les groupes d'âge et de taille) est organisée dans une mosaïque de milieux de surface restreinte - les micro-habitats - où les individus trouvent des conditions optimales de vie au point de vue bioénergétique (positionnement à l'endroit où les dépenses énergétiques pour lutter contre le courant sont minimales et l'efficacité de capture des proies maximale) et pour trouver une bonne protection contre les prédateurs (BARAS, 1989). Cette micro-répartition est susceptible de varier fortement dans le temps en fonction de l'hydrologie de la rivière (hautes eaux, étiage), de la température, du développement de la végétation et des cycles biologiques des poissons (reproduction, hivernage). L'étude du micro-habitat des poissons en rivière consiste à établir les relations entre la présence des poissons à différents endroits et les caractéristiques précises du milieu à ces endroits. Les variables du milieu le plus souvent prises en considération sont: la profondeur, la distance à la berge la plus proche ou la plus attractive, la vitesse du courant sur le fond, en surface, à mi-hauteur, la nature du substrat, la végétation, la distance à des abris potentiels tels que rochers ou pierres, embâcles, herbiers, les zones ombragées et ensoleillées.

Le traitement statistique des observations sur le micro-habitat de la truite et de l'ombre dans l'Aisne a conduit à une quantification des préférences des espèces et des groupes de tailles ou d'âges pour la profondeur et la distance à la berge. La figure 7a montre la proportion de 8 catégories de profondeur dans le secteur étudié ainsi que la répartition du pourcentage de truites et d'ombres de taille supérieure à 20 cm capturés dans chacune de ces catégories. En divisant les fréquences relatives d'occupation des classes de profondeur par leur disponibilité relative puis en divisant chaque valeur obtenue par la valeur maximale, on obtient (fig. 7b) des indices (courbes de préférence) qui révèlent une préférence nette des deux espèces pour les profondeurs 60-120 cm et laissent apparaître de légères différences interspécifiques: les ombres de plus de 20 cm occupent préférentiellement les profondeurs de 60-120 cm et ne se rencontrent que rarement dans les habitats de moins de 40 cm tandis que les truites, bien que préférant les profondeurs 60-100 cm, occupent aussi des zones peu profondes inférieures à 40 cm. L'analyse de la localisation des poissons par rapport à la berge indique en outre que les truites manifestent un comportement cryptique et se concentrent nettement près de la berge la plus attractive (profondeur, abris divers, enrochements) tandis que les ombres, pélagiques et vivant en banc, se tiennent davantage vers l'intérieur du cours d'eau. La présence de truites dans les zones peu profondes inférieures à 40 cm s'explique donc en grande partie par l'association de ces zones avec une berge proche ou un abri.

L'importance de la vitesse du courant sur la micro-répartition des poissons en rivière est illustrée par la figure 8 qui se rapporte à des saumons atlantiques jeunes de 8-13 cm. Ceux-ci se concentrent préférentiellement dans des zones où la vitesse du courant à 10 cm au-dessus du fond est de 30 -90 cm /s (pour une profondeur de 30-60 cm).

III. FLUCTUATIONS TEMPORELLES DES POPULATIONS

L'abondance des populations de poissons connaît des fluctuations annuelles (d'autant plus importantes que les espèces ont une faible longévité) qui résultent de la dynamique de l'abondance des classes d'âge constituantes. Chez la plupart des poissons de nos régions, ce sont des facteurs physiques liés au climat (température, pluviosité, débit, crues, transport de sédiments) qui jouent un rôle majeur dans la détermination de l'abondance des générations successives, en agissant, directement ou indirectement (par exemple via un effet sur la vitesse de croissance) sur la survie des oeufs, des larves et des alevins pendant les premiers mois et même la première année de leur vie. L'importance de ces

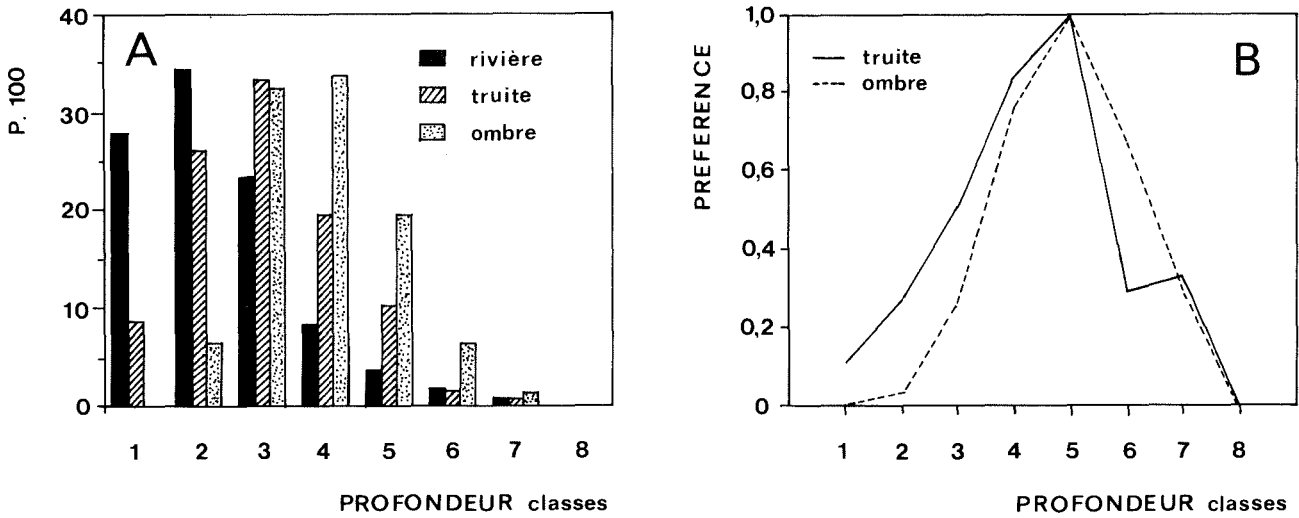


Figure 7. Micro-répartition de la truite et de l'ombre en fonction de la profondeur dans l'Aisne en mai-juin 1988: a) superficies relatives (%) de 8 classes de profondeur et pourcentages des truites et ombres > 20 cm capturés dans chaque classe; b) courbes de préférence pour la profondeur. Classes de profondeur : 1 = moins de 20 cm; 2 = 20-39 cm; 3 = 40-59 cm; 4 = 60-79 cm; 5 = 80-99 cm; 6 = 100-119 cm; 7 = 120-139 cm et 8 = plus de 140 cm.

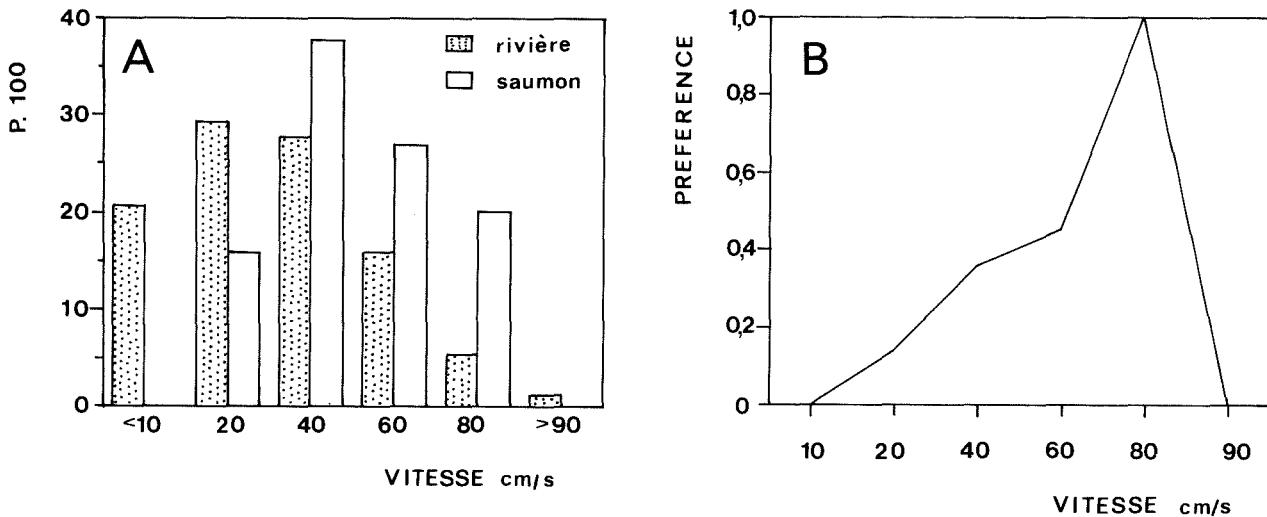


Figure 8. Influence de la vitesse du courant à 10 cm au-dessus du fond sur la microrépartition de jeunes saumons atlantiques de 8-13 cm dans l'Ourthe à Esneux le 30 août 1989: a) proportions (%) des classes de profondeur utilisables comme micro-habitat (rivière) et fréquences relatives d'occupation de ces micro-habitats par les saumons (saumon), b) courbe de préférence du jeune saumon pour la vitesse du courant à la station étudiée. Les valeurs de vitesse 20, 40, 60 et 80 en abscisses correspondent au point central des classes 10-29, 30-49, 50-69 et 70-89 cm/s.

phénomènes est illustrée par les deux études de cas suivantes relatives à un salmonidé, l'ombre commun, et à un cyprinidé d'eau courante, le chevaine.

A. Influence du débit chez un salmonidé

L'ombre se reproduit au début avril quand la température de l'eau atteint environ 8°C. Les oeufs sont enfouis dans le gravier des frayères où ils éclosent après 22 jours d'incubation à 8 °C (180 degrés-jours) et résorbent leur vésicule vitelline (12 jours à 13 °C soit 156 degrés-jours) (D'HUSLTERE et PHILIPPART, 1982); ensuite, ils émergent des graviers de la frayère et gagnent des zones peu profondes et à courant lent où ils commencent à se nourrir. Partant d'une taille d'environ 9-15 mm au moment de l'émergence, le jeune ombre grandit rapidement, atteignant 3-4 cm à la mi-mai et 12-16 cm à la mi-octobre.

Pour la période 1979-1986, les effectifs des ombres d'environ 6 mois (dénombrement par pêche électrique en octobre-novembre) dans un secteur de 350 m (3150 m²) de l'Aisne ont varié entre un minimum de 13 individus par ha en 1982 et un maximum de 1065 individus par ha en 1985, soit une variation par facteur 82. Dans cette situation, il apparaît (fig. 9) que les conditions hydrologiques pendant les mois de mai (émergence des

alevins hors des graviers de la frayère et début de l'alimentation), de juin et de juillet sont déterminantes. Les conditions de genèse de la très abondante classe d'âge 1985 sont: un débit moyen en mai et en juin très inférieur (respectivement 1,69 et 1,62 m³.s⁻¹) à la moyenne 1976-1987 (2,55 m³.s⁻¹ en mai et 1,99 m³.s⁻¹ en juin) et un débit moyen journalier maximum de 3,7 m³.s⁻¹.

L'émergence des alevins et les premiers stades critiques de leur vie se sont donc passés en conditions de débit très bas et en l'absence de toute crue importante pendant deux mois consécutifs. La maigreur des classes d'âge 1983 et 1980 provient du fait que les crues très fortes survenues en mai 1983 et le 21 juillet 1980 ont éliminé, par déplacement forcé et destruction mécanique, un grand nombre d'alevins et de juvéniles. Les classes d'âge moyennement abondantes 1986, 1981, 1982 et 1979 se sont développées dans de bonnes conditions de débit en mai-juillet mais avec toutefois quelques crues d'intensité supérieure (13,3 m³.s⁻¹ en 1986, 12,9 m³.s⁻¹ en 1981, 7,3 m³.s⁻¹ en 1982 et 5,9 m³.s⁻¹ en 1979) à celle enregistrée en mai-juillet 1985 (3,7 m³.s⁻¹).

B. Influence de la température chez un cyprinidé

Le chevaine est un cyprinidé qui se reproduit en mai-juin quand la température de l'eau dépasse 14-15 °C. Les oeufs

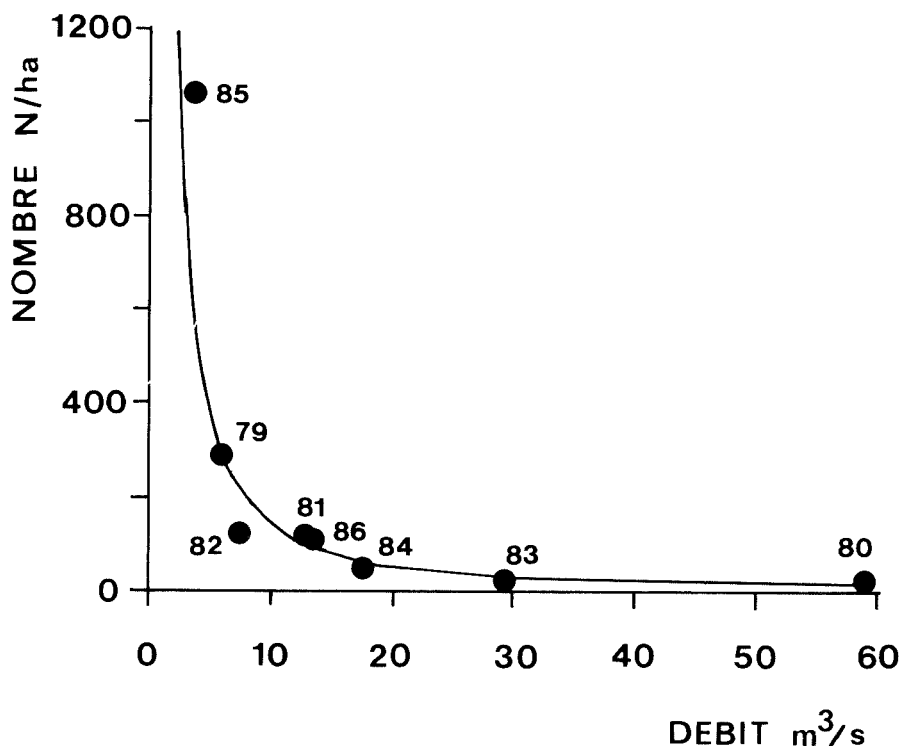


Figure 9. Influence du débit moyen journalier maximum pour la période mai-juillet sur le succès de la production de jeunes (densité des jeunes de l'année en octobre-novembre, en nombre/ha) chez l'ombre commun dans l'Aisne pour la période 1979-1986.

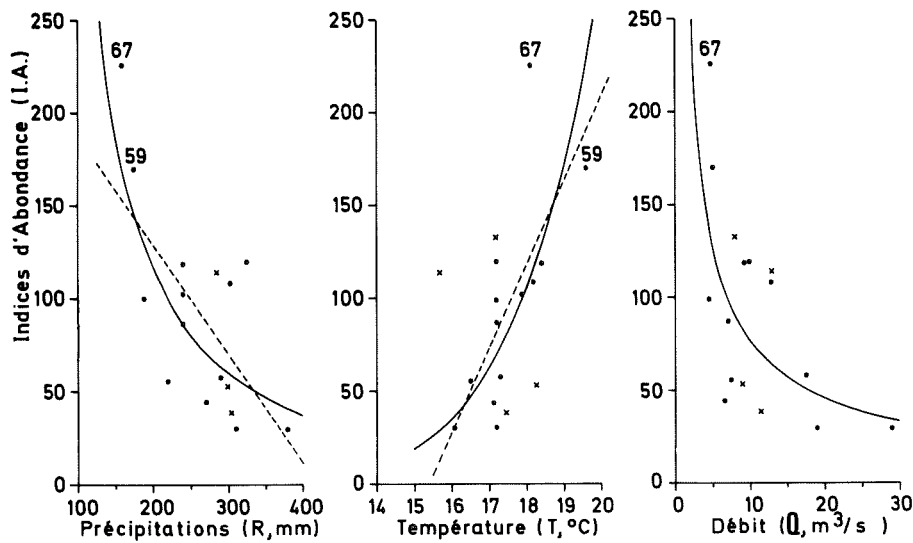


Figure 10. Relation entre l'abondance relative des classes d'âge annuelles (indice d'abondance I.A.) chez le chevaine dans l'Ourthe et trois variables climatiques:
 a) les précipitations estivales (juin-juillet-août) sur le bassin (limité à Hamoir),
 b) la température moyenne estivale de l'air (station d'Uccle),
 c) le débit moyen estival de la rivière (station limnimétrique de Hamoir).
 Modèle linéaire en pointillé; modèle exponentiel en trait plein.

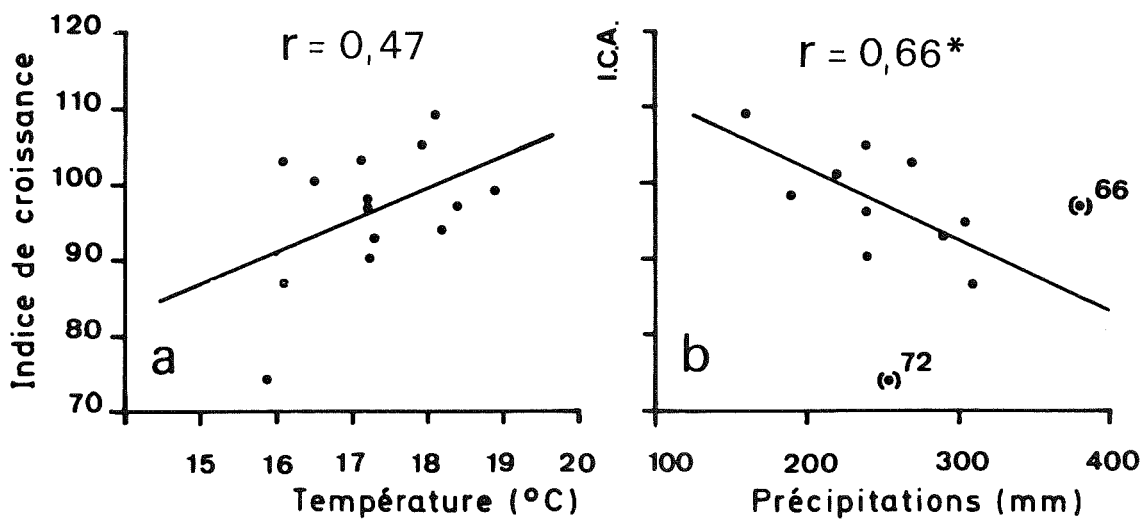


Figure 11. Relation entre les indices de croissance annuelle (I.C.A.) du chevaine pour les années 1955-1973 et deux variables environnementales:
 a) la température moyenne estivale (juin-juillet-août) de l'air (station d'Uccle),
 b) les précipitations estivales sur le bassin (limité à Hamoir).

légèrement adhérents sont pondus sur un fond de cailloux et de graviers, à faible profondeur (10-20 cm) et en plein courant (habitat de seuil). Ils éclosent rapidement (62 h à 20°C soit 57 degrés-jours) et les alevins commencent à se nourrir après 7 jours à 20,9°C (150 degrés-jours). Les alevins mesurent 8-12 mm à l'éclosion et atteignent à peine 5 cm à la fin du premier été de croissance.

Dans l'Ourthe, l'abondance des classes d'âge 1955-1971 du chevaîne a varié entre un minimum de 30 en 1965 et un maximum de 226 en 1967, la classe la plus abondante représentant 7,5 fois la moins abondante. Les générations 1967 et 1959 sont des classes d'âge dominantes tandis que 1957, 1958, 1965, 1966 et 1972 sont des classes d'âge maigres. Chez cette espèce, les conditions climatiques et hydrologiques pendant les mois d'été (juin-juillet-août) de l'année de naissance sont décisives pour la détermination de l'abondance des classes d'âge comme le montre la figure 10. Ainsi, les indices d'abondance IA des classes d'âge sont corrélés positivement avec la température moyenne estivale de l'air (qui reflète assez fidèlement la température de l'eau dans l'Ourthe) et négativement avec les précipitations sur le bassin ainsi qu'avec le débit moyen de la rivière. Les équations de régression simple abondance/température et abondance/précipitations expliquent respectivement 50 et 52 % de la variation des indices annuels d'abondance IA. Une équation de régression multiple faisant intervenir les variables température (T) et précipitations (P) explique 91 % de la variation: $IA = -385 + 33,1T - 0,39PR$, (n = 13). Les conditions de genèse de la très abondante classe d'âge 1967 sont: une température moyenne estivale de 18,1°C, une pluviosité de 159 mm et un débit moyen de 23 m³. s⁻¹.

Le fait que la température et les précipitations estivales agissent sur les indices annuels de croissance de la même manière (fig.11) que sur les indices d'abondance des classes d'âge, suggère une relation causale de la forme: température/vitesse de croissance /taux de survie /abondance des classes d'âge. Une étude réalisée chez la même espèce en Angleterre (Rivière Stour, Dorset) (MILLS et MANN, 1985) a, en effet, établi que les indices d'abondance des classes d'âge sont corrélés positivement (r = 0,57) avec la température des mois de juillet et août exprimée en degrés-jours > 12°C (= limite de croissance). On n'observe aucun effet de la température pendant le mois de juin (qui correspond à la période d'incubation et de passage à la nutrition exogène), ni pendant les mois de septembre et octobre (la phase décisive de la croissance est accomplie). L'accélération de la croissance grâce à une température estivale plus élevée a deux effets positifs: d'une part, elle permet aux larves et alevins de franchir rapidement une période critique (action de prédateurs invertébrés, faible mobilité pour changer de milieu ?) correspondant à une taille inférieure à environ 20-30 mm et, d'autre part, elle leur donne une plus grande taille et davantage de réserves énergétiques avant l'hiver.

L'influence des précipitations (et des débits moyens) sur le succès de la production de jeunes (= recrutement) a deux explications possibles. D'une part, il existe une relation évidente entre la température de l'air (et de l'eau), les précipitations et le débit dans le sens où une haute température estivale moyenne est associée à de faibles précipitations et de bas débits et vice versa. D'autre part, les jeunes alevins occupent des microhabitats d'eau très lente (probablement moins de 2 cm.s⁻¹ comme chez la vandoise, d'après MILLS et MANN, 1985) qui ne représentent qu'une très faible superficie de la rivière en période normale et qui sont pratiquement absents en périodes de fortes eaux (hautes précipitations), avec en conséquence un accroissement de la mortalité par déplacement et destruction mécanique comme cela se produit chez l'ombre. Le mécanisme de détermination climatique du recrutement mis en évidence chez le chevaîne se retrouve aussi chez plusieurs autres espèces: vandoise, hotu, barbeau, gardon et goujon.

IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

Dans le domaine hydrographique du bassin de la Meuse, les caractéristiques physiques et chimiques naturelles des rivières déterminent de manière décisive la structure des ichtyocénoses et la dynamique des populations de poissons. Pour ZALEWSKI et NAIMAN (1985), cette prédominance des facteurs abiotiques (géomorphologie, géologie, régime thermique et hydrologique) sur les facteurs biotiques (compétition, prédation, productivité) est propre aux milieux à caractère peu stable et peu prévisible; dans les milieux très stables et prévisibles comme les grands cours d'eau tropicaux avec plaine d'inondation, ce sont au contraire, les facteurs biotiques qui jouent un rôle majeur par rapport aux facteurs abiotiques.

Sous l'effet des actions humaines, les caractéristiques physiques et chimiques des cours d'eau qui influencent les ichtyocénoses subissent des perturbations multiples (tableau 5) qui ont des répercussions plus ou moins graves, non seulement sur les ressources en poissons et sur les pêcheries (ALABASTER, 1985) mais sur toute l'écologie du système rivière-plaine alluviale (PETTS, 1989). Cette situation est particulièrement marquée dans les grands fleuves européens comme le Rhin (CAZEMIER, 1988), la Meuse (PHILIPPART *et al.*, 1988, MICHA et PILETTE, 1988), le Rhône (PATTEE, 1988), la Vistule (BACKIEL, 1985) et le Danube (HOLCIK et BASTL, 1976). La pollution des eaux, les aménagements pour la navigation, la création de retenues hydroélectriques sont responsables de l'extinction ou de la raréfaction des poissons grands migrateurs comme le saumon atlantique (en 1884, les pêcheurs au filet capturèrent près de 104.000 saumons dans l'estuaire Rhin-Meuse en Hollande, PHILIPPART, 1987), l'esturgeon et les aloses. Ce même processus menace dangereusement d'autres rivières européennes encore

Tableau 5. Principales formes d'altération des rivières qui ont une influence sur la structure et l'abondance des ichtyocénoses et sur la valeur des pêcheries.

1. Structures qui modifient l'écoulement de l'eau et la profondeur

- barrages de navigation
- écluses
- grands barrages réservoir et hydroélectriques
- micro-centrales

2. Modifications physiques du débit

- rétention d'eau par un barrage-réservoir
- réduction du débit par captage d'eau dans le bassin
- réduction du débit par court-circuitage au moyen d'une conduite forcée
- lacher d'eau en période d'étiage
- prise d'eau industrielle (comme facteur de mortalité des alevins)

3. Modification du lit de la rivière par canalisation, chenalisation, dragage, etc...

- approfondissement
- rabottage des radiers
- élargissement et diminution de la profondeur
- rectification et recoupement des méandres
- reprofilage du lit et des berges
- enlèvement des atterrissements et des dépôts
- consolidation des berges
- enlèvement de la végétation aquatique et riparienne
- enlèvement des blocs dans le cours d'eau

4. Augmentation des apports de matières en suspension et de la sédimentation

- réduction ou disparition des possibilités de dépôt des sédiments dans la plaine alluviale
- déforestation dans le bassin versant
- érosion des terres cultivées avoisinantes
- érosion des berges favorisée par des travaux d'aménagement hydraulique
- piétinement par le bétail dans les petits cours d'eau
- déversement d'eaux usées et industrielles (carrières)
- activités récréatives pendant la période de frai

5. Modification du régime thermique

- réduction du débit estival (rétention par barrage)
- apport d'eau de fond des lacs de barrage
- création d'un lac de barrage
- modification de la végétation arbustive riparienne
- forestation ou déforestation du bassin versant
- destruction de la végétation aquatique (enlèvement, effet des matières en suspension)
- rejets d'effluents thermiques industriels

6. Effets sur la composition chimique de l'eau

- acidification par plantations de résineux et pluies acides
- désoxygénation causée par le rejet d'effluents riches en matières organiques
- rejets de substances chimiques minérales ou organiques toxiques
- modifications de la chimie de l'eau dues à l'altération physique de la rivière

relativement préservées comme la Loire (ARRIGNON, 1988) et surtout les grandes rivières en cours d'aménagement hydrauliques dans les autres parties du monde (WELCOMME, 1979).

Les menaces qui pèsent sur l'ichtyofaune des rivières suscitent trois types de réactions. En premier lieu, se développe l'idée de protéger les espèces rares ou les ichtyocénoses originales: par la mise en réserve de bassins hydrographiques entiers ou de tronçons représentatifs de différents types de rivière (LELEK, 1981) et par la prise de mesures générales de protection de l'habitat des espèces les plus vulnérables à l'échelle de grands territoires comme par exemple la Communauté européenne (MAITLAND, 1986).

La deuxième approche consiste à considérer les rivières comme des systèmes biologiques et à adapter la nature et l'intensité des interventions du type aménagement (canalisation, barrage, contrôle des crues) à la nécessité de maintenir le bon fonctionnement des différents compartiments du système (PETTS, 1984). Les actions entreprises dans ce cadre portent sur le maintien de la libre circulation des poissons migrateurs ("échelles à poissons"), la préservation des relations entre le cours d'eau et sa plaine d'inondation, la conservation des habitats de reproduction des poissons. Leur mise en oeuvre nécessite une connaissance approfondie de l'écologie du milieu et, pour ce qui est des poissons, de leurs exigences aux différents stades de développement. C'est dans ce but que les méthodologies très précises d'étude des habitats et micro-habitats développées au U.S.A. (BOVEE, 1978; STALNAKER, 1980) commencent à être adaptées en Europe surtout dans le cadre de l'établissement d'une biotypologie des rivières à truite (SOUCHON et TROCHERIE, 1988).

Enfin, le troisième type d'action, très proche du deuxième, concerne la restauration des habitats dans les rivières ayant subi de graves modifications causées par l'exploitation hydro-électrique, la navigation (ou le flottage du bois dans certains pays), l'exploitation minière à ciel ouvert, la construction de routes, le contrôle des crues et le drainage des terres agricoles. Ces opérations de restauration physique des rivières (GORE, 1985) font appel à des techniques d'ingénierie écologique fondées sur une connaissance approfondie de la dynamique physique du milieu et des exigences des organismes aquatiques et spécialement des poissons à l'égard des caractéristiques de l'habitat (GRANDMOTTET, 1983, BLASE *et al.*, 1988).

Pour ce qui concerne les problèmes de qualité de l'eau nécessaire au maintien des biocénoses aquatiques et des ichtyocénoses (VERNEAUX, 1981; ALABASTER et LLOYD, 1982), plusieurs exemples démontrent que l'exécution de programmes d'épuration des eaux usées domestiques et industrielles permet de rétablir assez

rapidement les conditions chimiques requises pour la reconstitution naturelle de populations de poissons au bord de l'extinction ou la reconstruction artificielle, par repeuplement, de populations éteintes comme ce fut le cas pour le saumon atlantique dans la Tamise. Le rétablissement de la qualité de l'eau n'est toutefois totalement efficace (réversibilité des perturbations) que si le milieu physique a conservé les caractéristiques indispensables à l'exécution complète du cycle vital des espèces et à la réalisation de densités et biomasses démographiques d'un certain niveau. A la réversibilité des effets de la pollution chimique de l'eau s'oppose, en effet, l'irréversibilité des modifications de la morphologie du lit et du régime hydrologique.

Un dernier problème important à discuter est celui du réchauffement des cours d'eau envisagé sous deux aspects: le réchauffement (caléfaction ou pollution thermique) résultant du déversement de rejets thermiques industriels (centrales électriques, sidérurgie) et les conséquences de l'effet de serre sur l'augmentation de la température des eaux intérieures ainsi que sur la modification du régime hydrologique des cours d'eau (BULTOT *et al.*, 1988). Les effets écologiques du réchauffement des cours d'eau par les rejets thermiques sont relativement bien connus (HOROSZEWICZ et BACKIEL, 1979) et une étude approfondie du problème a été réalisée dans la Meuse belge de 1981 à 1984 (KIRCHMANN *et al.*, 1984). Les conséquences d'un réchauffement à long terme des eaux douces sont encore difficiles à évaluer mais, vu l'importance du facteur température sur la distribution des espèces et leur démographie, on doit s'attendre à des évolutions significatives. Un réchauffement modéré de rivières peu polluées (pas de déficit en oxygène) pourrait être défavorable aux poissons d'eau froide comme les salmonidés (mais pas nécessairement car, dans certaines rivières très froides, un léger réchauffement permettrait de s'approcher des optimums thermiques) mais, en revanche, favorable aux poissons plus thermophiles; on devrait donc constater une remontée de la limite des zones piscicoles selon HUET. Dans les cours d'eau et fleuves à forte charge de pollution organique et d'eutrophisation, un réchauffement additionnel risque de créer un déficit en oxygène dissous et d'accentuer la toxicité de certaines substances (ammoniac); il pourrait en résulter une diminution ou une élimination des espèces les plus oxyphiles et les plus polluosensibles. Toutefois, le caractère lent et progressif d'un réchauffement du climat est propice à l'expression de processus d'adaptation (micro-évolution) des espèces par le jeu de la sélection naturelle en faveur d'individus puis de souches génétiques plus thermophiles, phénomène déjà observé en aval d'un rejet thermique (NYMAN, 1975), voire moins exigeantes en oxygène dissous et plus tolérantes à l'ammoniac.

En tout cas, le suivi de la réponse des espèces de

poissons et des ichtyocénoses à un éventuel réchauffement artificiel du climat est un sujet d'étude particulièrement intéressant. Mais pour pouvoir exploiter toutes les potentialités du phénomène, il est indispensable de disposer de points de référence actuels: d'une part, sur les caractéristiques de l'ichtyofaune, en l'occurrence la distribution géographique (ce qui est bien connu pour le bassin de la Meuse), la démographie des poissons (intérêt des modèles qui lient le succès de la production annuelle des jeunes à la température et aux variables climatiques associées), la génétique (fréquences des gènes) des populations concernées et, d'autre part, d'un point de vue plus géographique, sur les caractéristiques thermiques des milieux.

BIBLIOGRAPHIE

- ALABASTER, J.S., 1985. *Habitat modification and freshwater fisheries*. Butterworth, 278 p.
- ALABASTER, J.S. et LLOYD, R., 1982. *Water quality criteria for freshwater fish*. Butterworth, London, 361 p.
- ARRIGNON, J., 1988. Fish and their environment in large european river ecosystems. The River Loire. *Science de l'Eau*, 7 (1): 21-34.
- BACKIEL, T., 1985. Fall of migratory fish populations and changes in commercial fisheries in impounded rivers in Poland. In ALABASTER, J.S. (Ed.). *Habitat modification and freshwater fisheries*. Butterworth: 28- 41.
- BALON, E.K., 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and a définition. *F. Fish. Res. Board Can.*, 32 (6): 821-864.
- BARAS, E., 1989. Behavioral ecology and habitat preferences of the barbel, *Barbus barbus* (L.) in two tributaries of the River Meuse (Belgium) as detected from radio-tracking data. Soumis à *Aquatic Living Resources*.
- BERTHET, P., 1960. La mesure écologique de la température par détermination de la vitesse d'inversion du saccharose. *Vegetatio*, 9:197-207.
- BINN, N. A. et EISERMAN, F. M., 1979. Quantification of fluvial trout habitat in Wyoming. *Transactions American Fisheries Society*, 108 (3): 215-228.
- BLASE, C., BARAS E. et PHILIPPART, J.C. 1988. Etude comparée des préférences pour l'habitat de l'ombre commun (*Thymallus thymallus* L.) et de la truite fario (*Salmo trutta fario*) dans une petite rivière ardennaise, l'Aisne. Rapport du Laboratoire de démographie des Poissons, Université de Liège, 55 p.
- BOVEE, K.D., 1978. The incremental method of assessing habitat potential for coolwater species, with management implications. *American Fisheries Society, Special Publication*, 11: 340-346.
- BULTOT *et al.*, 1988. Repercussions of a CO₂ doubling on the water cycle and on the water balance - A case study for Belgium. *Journal of Hydrology*, 99: 319-347
- CAZEMIER, G., 1988. Fish and their environment in large european river ecosystems. The Dutch part of the River Rhine. *Science de l'Eau*, 7 (1): 95 -114 .
- CUINAT, R., 1971. Principaux caractères démographiques observés sur 50 rivières à truites françaises. Influence de la pente et du calcium. *Annales Hydrobiologie*, 2 (2):187-207.
- DESCY, J.P. et EMPAIN, A., 1981. Inventaire de la qualité des eaux courantes en Wallonie (bassin de la Meuse). Rapport de synthèse 1, 87 p.; 2, 194 p.; 3, 37 p. Laboratoire d'hydrobiologie végétale, Université de Liège.
- D'HUSLTERE, D. et PHILIPPART, J.C., 1982. Observations sur le comportement d'éclosion et de post-éclosion chez l'ombre commun, *Thymallus thymallus* (L.). *Cahier d'éthologie appliquée*, 2 (1): 63-80.
- GRANDMOTTET, J.P., 1983. Principales exigences des téléostéens dulcicoles vis-à-vis de l'habitat aquatique. *Annales Sci. Univ. Besançon, Biol. Anim.*, 4ème série, 4: 3-32.
- GORE, J.A., 1985. *The restoration of rivers and streams. Theories and experience*. Butterworth, 280 p.
- HOLCIK, J. et BASTL, I., 1976. Ecological effect of water level fluctuation upon the fish populations in the Danube River floodplain in Czechoslovakia. *Acta Scientiarum*, Brno, 10 (9): 1-46.
- HUET, M., 1949. Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11 (3-4): 332-351.
- HUET, M., 1950. Aperçu limnologique des eaux douces de Belgique. *Trav. Station recherche Eaux et Forêts*, Groenendael, série D,12, 55 p. + illustrations.
- HOROSZEWICZ L. et Backiel, T., 1979. Biology of fish as a test for heated effluents. *Polish Ecological Studies*, 5 (3), 120 p.
- KIRCHMANN, R., LAMBINON, J., MAISIN, J., MICHA, J.C., MYTTENAERE, C. et SIRONVAL, C., 1984. *L'impact des rejets de la centrale nucléaire de Tihange (Belgique) sur l'écosystème Meuse : études in situ et recherches expérimentales durant la période 1981-1984*, BLG 573 (Mol),48 p.
- LELEK, A., 198. Les poissons d'eau douce menacés en Europe. *Collection Sauvegarde de la Nature, n°18. Conseil de l'Europe*, Strasbourg, 276 p.

- LEMİN, G., KOCH, G., HURTMEN, C. et PISSART, A., 1986-87. Les transports en suspension de la Meuse, l'Ourthe et la Hoëgne. *Bull. Soc. géographique Liège*, 22-23: 39-61.
- MAITLAND, P.S., 1986. *Conservation of Threatened Freshwater Fish in Europe*. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 76 p.
- MICHA, J.C. et RUWET, J.C., 1970. La pêche électrique en rivière et ses applications dans la région liégeoise. *Naturalistes belges*, 51 (6): 291-306.
- MICHA, J.C. et PILETTE, S., 1988. L'impact de l'Homme sur l'écosystème Meuse. *Actes du colloque tenu à Namur les 3 et 4 novembre 1988*. Presses Universitaires de Namur, 140 p.
- MILLS C.A. et MANN, R.H.K., 1985. Environmentally-induced fluctuations in year-class strength and their implications for management. *Journal of Fish Biology*, 27 (suppl. A): 209-226.
- NYMAN, L., 1975. Allelic selection in a fish (*Gymnocephalus cernua* L.) subjected to hot water effluents. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*, 54: 75-82.
- PATTEE, E., 1988. Fish and their environment in large european river ecosystems. The River Rhone. *Science de l'Eau*, 7 (1): 35-74.
- PETIT, F. et SCHUMACKER, R., 1985. L'utilisation des plantes aquatiques comme indicateurs du type d'activité géomorphologique d'une rivière ardennaise. *Colloques Phytosociologiques, XIII, Végétation et géomorphologie*, GEHU Ed.: 691-710.
- PETTS, G.E., 1984. *Impounded rivers. Perspectives for ecological management*, Wiley-Interscience, 326 p.
- PETTS, G.E., MÖLLER, H. et ROUX, A.L., 1989. *Historical change of large alluvial rivers*. Western Europe. Wiley, 355 p.
- PHILIPPART, J.C., 1977. *Contribution à l'hydrobiologie de l'Ourthe. Dynamique des populations et production de quatre espèces de poissons cyprinidés*. Thèse de doctorat en Sciences Zoologiques, Université de Liège, 215 p.
- PHILIPPART, J.C., 1979. Etude des populations de poissons dans trois ruisseaux oligotrophes du bassin de la Roer supérieure (Belgique). *Bull. Soc. Roy. Sciences de Liège*, 48 (5-8): 212-227.
- PHILIPPART, J.C. 1980a. Incidence de la pollution organique et de l'eutrophisation sur la faune ichtyologique de la Semois. *Ann. Limnol.*, 16 (1): 77 - 89.
- PHILIPPART, J.C., 1980 b. Essai d'évaluation des ressources ichtyologiques actuelles et potentielles dans le bassin de l'Ourthe (bassin de la Meuse) en Belgique, pp. 298-307, *In* GROVER, J.H. (Ed.), Allocation of Fishery Resources, Proceedings of the Technical Consultation on Allocation of Fishery Resources, Vichy (France), 20-23 April 1980, FAO, Rome, 623 p.
- PHILIPPART, J.C. 1987. Histoire de l'extinction et problématique de la restauration des salmonidés migrateurs dans la Meuse, pp.125-137. *In* THIBAUT, M. et BILLARD, M. (Eds.), La restauration des rivières à saumons. Collection hydrobiologie et aquaculture. Institut national de la Recherche agronomique, Paris, 444 p.
- PHILIPPART, J.C., 1988. La restauration des populations de poissons. Le programme "barbeau" et le projet "saumon", pp.107-121. *In* MICHA, J.C. et PILETTE, S. (Eds), L'impact de l'Homme sur l'écosystème Meuse. Presses Universitaires de Namur, 140 p.
- PHILIPPART, J.C. et VRANKEN, M., 1983. Atlas des poissons de Wallonie. Distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation. *Cahiers d'éthologie appliquée*, 3 (suppl. 1-2), 395 p.
- PHILIPPART, J.C., GILLET, A. et MICHA, J.C., 1988. Fish and their environment in large european river ecosystems. The River Meuse. *Science de l'Eau*, 7 (1): 115-154.
- SOUCHON, Y. et TROCHERIE, F., 1988. Biotypologie des cours d'eau à truite. Communication au Colloque sur la truite, Centre du Paraclet, France, 6-8 septembre 1988.
- STALNAKER, C.B., 1980. The use of habitat structure preferenda for establishing flow regimes necessary for maintenance of fish habitat, pp. 321-337, *In* WARS, J.W. et STANFORD, J.A. (Eds.), The ecology of regulated streams, Plenum Publishing Corporation.
- SYMOENS, J.J., 1957. Les eaux douces de l'Ardenne et des régions voisines. Les milieux et leur végétation algale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, 89: 111- 314
- VEREERSTRAETEN, J., 1970. Le bassin de la Meuse. Etude de géographie hydrologique. *Bull. Soc. Roy. Belg. Géogr.*, 94e année, fasc. 1-3: 339 p.
- VERNEAUX, J. 1973. *Cours d'eau de Franche-Comté (massif du Jura). Recherches écologiques sur le bassin hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie*. Thèse Univ. Besançon., 261 p.
- VERNEAUX, J. 1981. Les poissons et la qualité des cours d'eau. *Ann. Sci. Université Besançon*, 4 (2): 33-41.
- VRANKEN, M., 1978. *Analyse des facteurs influençant la répartition des poissons en rivière*. Mémoire de licence en Sciences zoologiques, Université de Liège, Inédit, 51p.

- WELCOMME, R., 1979. *Fisheries ecology and floodplain rivers*. Longmans , 297 p.
- ZALEWSKI, M. et NAIMAN, R.J., 1985. The regulation of riverine fish communities by a continuum of abiotic-biotic factors, pp.3-9. *In* ALABASTER, J.S. (Ed.), *Habitat modification and freshwater fisheries*. Butterworth, 278 p.