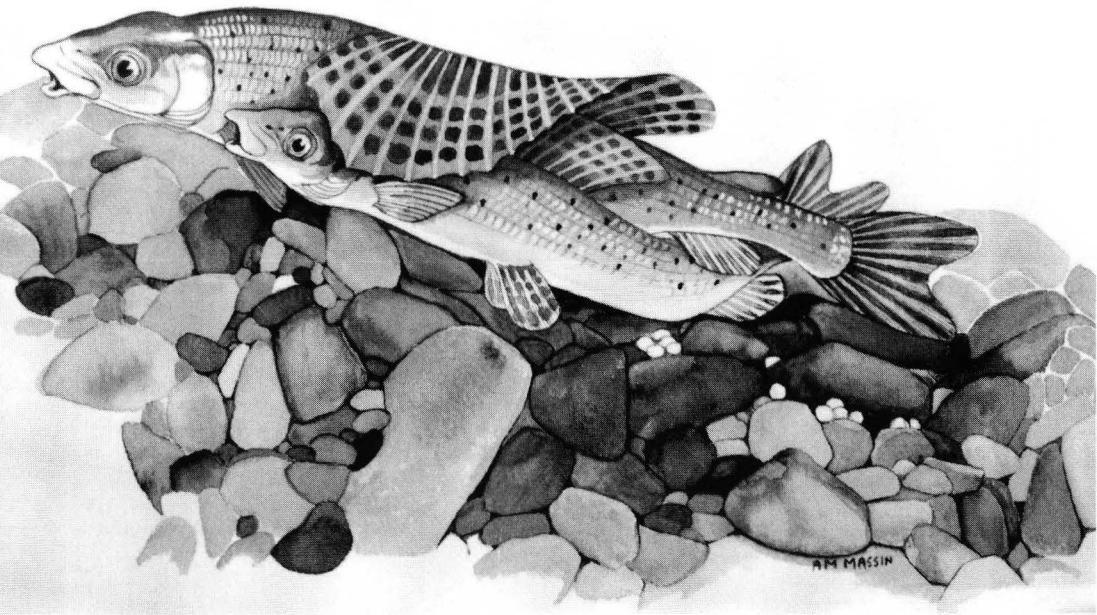


SYNTHÈSE/CONFÉRENCE

# La reproduction des poissons de nos rivières<sup>1</sup>

par  
P. PONCIN<sup>2</sup>



Accouplement entre deux ombres communs, *Thymallus thymallus*. Le mâle enveloppe la femelle dans sa nageoire dorsale, puis tous deux s'agitent dans le gravier en émettant leurs produits sexuels.

Aquarelle réalisée par A.M. MASSIN.

<sup>1</sup> Texte d'une conférence organisée, le 8 mars 1994 à l'Institut de Zoologie de l'Université de Liège, par le Service d'Ethologie de l'ULg et l'asbl FERN (Faune, Education, Ressources Naturelles) en collaboration avec le Syndicat Provincial Liégeois des Pêcheurs en Eaux Banales.

<sup>2</sup> Service d'Ethologie et de Psychologie animale - Laboratoire d'Ethologie des Poissons, 22, quai Van Beneden, B-4020 LIEGE, Belgique.

## SUMMARY : Fish reproduction in Belgian Rivers.

This paper gets a general view of the main aspects of the reproduction biology of freshwater fishes living in Belgian Rivers. In a first step, the reproductive periods of 14 species, their control by photoperiod and temperature as well as generalities about the spawning behaviour are considered. In a second step, more detailed attention is drawn on to three species : the grayling *Thymallus thymallus* ; the barbel *Barbus barbus* and the bream *Abramis brama*. Other fish species are also briefly considered : roach, carp or perch. The breeding periods of the 3 species during the year 1993 and their spawning sites are presented, followed by a detailed description of sexual behaviour. As a general rule, each male grayling spawns with one female. In some cases, sneaking males can take part in the spawning act too. As far as barbels and breams are concerned, groups of males spawn with one female and reproduction resorts to the arena system respectively. The interest of scientific researches focused on reproductive behaviour as well as conservation and restoration of the spawning sites are discussed. Two examples are commented : management of salmonids Rivers and experimentation on artificial spawning grounds.



Photo 1. Un ombre nouvellement éclos (taille : 10-15 mm). (Photo : L. HANON).

## RÉSUMÉ

Cet article synthétise les principaux aspects de la reproduction des poissons des cours d'eau de Belgique, au travers de l'étude de trois cas particuliers : l'ombre commun *Thymallus thymallus*, le barbeau fluviatile *Barbus barbus* et la brème commune *Abramis brama*. Quelques autres espèces sont envisagées brièvement (gardons, carpes, perches). Après avoir rappelé les dates de reproduction des espèces de nos régions, nous abordons les trois exemples en décrivant succinctement leurs sites de ponte avant d'envisager en détail leur comportement de reproduction. L'ombre commun privilégie l'appariement de deux partenaires (un mâle et une femelle) ; le barbeau quant à lui adopte une stratégie où plusieurs mâles courtisent une seule femelle. La brème enfin développe un système en arènes de reproduction. Ces considérations nous amènent à discuter l'intérêt de réaliser un suivi scientifique de la reproduction et d'entreprendre des mesures de conservation, voire de restauration des frayères. A titre d'exemple, la restauration d'un ruisseau salmonicole et l'expérimentation de frayères artificielles sont discutées.

## AVANT PROPOS

par  
J.-Cl. RUWET

Mesdames, Mesdemoiselles, Messieurs,

D'entrée de jeu, je vous remercie de l'intérêt que, par votre seule présence, vous manifestez à l'égard des cycles de conférences que l'Institut de Zoologie organise avec la collaboration de son asbl de soutien, la F.E.R.N. (Faune, Education, Ressources Naturelles) et, en cette circonstance particulière, et grâce à l'intercession de **M. Delcourt**, membre de la FERN, avec le soutien du syndicat provincial des pêcheurs en eaux banales.

Je me réjouis tout particulièrement que le thème de la conférence de ce soir — *La reproduction des poissons de nos rivières* — par **Pascal PONCIN**, soit l'occasion d'une de ces grand-messes qui, périodiquement, permettent aux chercheurs de cet Institut et aux pêcheurs — sympathisants et membres des associations fédérées et représentées au sein de la Commission piscicole provinciale de Liège — d'exprimer leur foi dans leur collaboration.

Il y a longtemps en effet que nous avons lié une partie de nos destins. Je tiens à rappeler que c'est dès 1962 que les premières récoltes au filet de poissons indigènes, pour peupler les tout nouveaux Aquariums de l'Institut, furent organisées pour **le Recteur Dubuisson** par **Monsieur Jean Servais** de l'Union des Pêcheurs de l'Ourthe et de l'Amblève à Bomal d'une part et par **Valère Oger** des Pêcheurs de la Haute-Meuse à Ombret d'autre part. C'est dès 1964 que **M. Hubert Houbart**, de la Fédération des pêcheurs de la Basse Meuse liégeoise, et **M. le Juge Monami**, délégué au Fonds central, se firent les moteurs d'une négociation qui vit les pêcheurs décider, d'eux-mêmes, de subventionner la recherche scientifique dans la mesure où elle permettrait de valoriser les ressources piscicoles de nos cours d'eau.

C'est là un exemple unique de collaboration entre scientifiques et pêcheurs, et surtout d'une collaboration si durable, gage d'efficacité et de résultats probants. Cette collaboration s'est poursuivie sous les présidents et secrétaires trésoriers successifs de la Commission, **M. Leduc**, **Melle J. Legrand**, **M. Brasseur**, et elle se poursuit, et je tiens à les en remercier, sous la présidence de **M. Ph. Bonhomme**, secondé par **Mme M. Lesnik**, et avec le soutien des présidents et secrétaires des fédérations, n'est-ce pas, **Messieurs Henry, Delcourt**, et tous les autres (1). Que tous les membres présents de la Commission sachent que nous leur en sommes reconnaissants. L'historique détaillé de cette collaboration a été exposé dans un dossier qui en célébrait le trentième anniversaire [voir (2), pp. 264-268].

Cette collaboration a donné lieu à l'éclosion et à l'épanouissement des talents de chercheurs qui, en même temps que leurs travaux scientifiques, se sont efforcés de dégager des solutions permettant d'assurer la restauration de

notre faune piscicole et d'en améliorer la gestion. Faut-il rappeler le nom du premier d'entre eux, **J.C. Micha**, premier Boursier de la Commission, devenu professeur à Namur et Directeur de l'Unité d'Ecologie des Eaux douces (UNECED) ? Faut-il insister sur le rôle de **J.C. Philippart**, conseiller scientifique de la Commission, qui lui a succédé ici, a pris en main l'Unité de Recherches piscicoles, et au delà de celle-ci, a créé à Tihange **un Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture** ? L'activité de l'Institut et de ses laboratoires décentralisés a donné lieu à de nombreuses publications dont vous avez eu connaissance [(3, 4, 5) ; pour une liste complète, voir (2) pp. 289-326].

Ce rappel me ramène à la conférence de ce soir. **Pascal Poncin**, l'orateur, est en effet un produit de l'équipe Philippart. C'est sous la direction de ce dernier qu'il s'est consacré à ses recherches sur **le contrôle environnemental et hormonal de la reproduction chez le barbeau fluviatile et le chevaïne**. Après qu'il eut été formé par Philippart, et qu'il eut ainsi été à bonne école, je l'ai choisi comme assistant avec notamment pour rôle, parallèlement aux activités de recherches sur l'Ecosystème Rivière et sur l'Aquaculture de l'équipe basée à Tihange, d'intensifier les travaux, de laboratoire et de terrain, sur **le comportement des poissons**.

Incorporé dans un service qui se voue à l'étude du comportement des animaux, P. Poncin a révélé plusieurs facettes de ses talents.

- **chercheur d'abord**, je viens de le dire ;
- **promoteur ensuite**, car il a été la cheville ouvrière de l'élaboration et de la négociation d'un projet qui a abouti à ce que le FNRS (Fonds National de la Recherche Scientifique), nous accorde une somme de deux millions de francs pour rénover des laboratoires qui n'avaient plus guère changé depuis 1964, époque où ils avaient émerveillé M. Houbart.
- **pédagogue enfin**, car **P. Poncin** est de ceux qui, tout en cherchant à comprendre ce que font les poissons et pourquoi ils le font, a l'envie et s'efforce de communiquer aux autres et de leur faire partager ce qu'il sait et ce qu'il a vu. Il a, à cet effet, réalisé deux films vidéo (6) (7).

C'est cette disponibilité, cette ouverture d'esprit, ce besoin de communiquer qui nous vaut qu'il ait accepté de faire cet exposé sur la reproduction des poissons, exposé pour lequel il dispose de documents originaux, réunis par lui ou communiqués par ses collègues, notamment des documents filmés du frai de diverses espèces, dont nous allons avoir ce soir la primeur.

C'est dès lors avec confiance et en savourant d'avance mon plaisir que je m'apprête, comme vous, à l'écouter et que je lui cède la place et la parole.

---

(1) MM. COMPÈRE, DONY, DUBOIS, LUYTEN, NÉLISSEN, ORBAN, PEROT, SERVAIS, SCHMITZ et THELLIN.

(2) J.C. RUWET (1990). — Eco-éthologie des poissons : aquariologie, ichthyologie, pisciculture, aquaculture. *Cah. Ethol. Appl.*, **10** (3-4) : 300 p.

(3) J.C. PHILIPPART et M. VRANCKEN (1983). — Atlas des Poissons de Wallonie : distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation. *Cah. Ethol. Appl.*, **3** (suppl. 1-2) : 395 p.

(4) P. PONCIN (1988). — Le contrôle environnemental et hormonal de la reproduction en captivité du barbeau et du chevaïne. *Cah. Ethol. Appl.*, **8** (2) : 173-336.

(5) E. BARAS (1992). — Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). *Cah. Ethol.*, **12** (2-3) : 125-442.

(6) Pour que vive le barbeau (film vidéo VHS, 17 min)\*.

(7) Pour que revienne le saumon en Meuse (film vidéo VHS, 19 min)\*.

\* Productions du Service d'Ethologie-Aquarium-Musée de Zoologie.

## Introduction

Cet article synthétise les principaux aspects d'une conférence, agrémentée de diapositives et d'extraits de films, qui fut consacrée au comportement de reproduction de quelques espèces de poissons de nos cours d'eau.

La reproduction des poissons de nos rivières reste pour beaucoup un grand mystère. Même dans le domaine scientifique, on relève de nombreuses lacunes que nous ne manquerons pas de souligner. Pourtant, bon nombre d'espèces ont déjà fait l'objet d'études détaillées, parfois anciennes, en ce qui concerne leur comportement de reproduction.

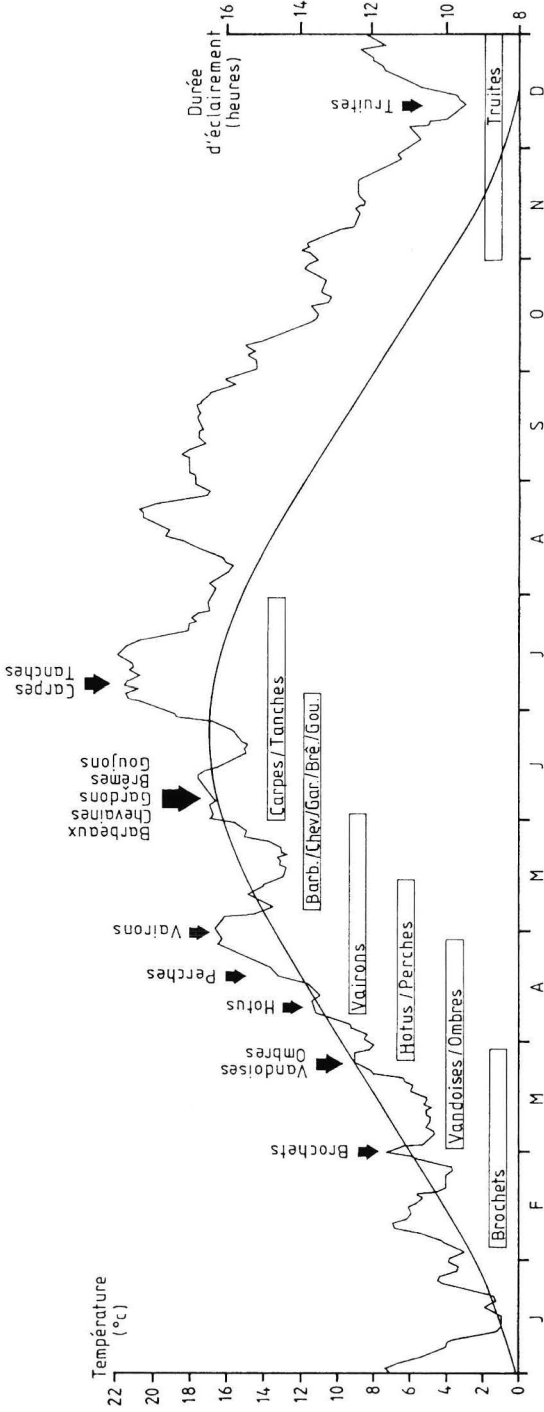
Les observations de terrain sont à la portée de tous, à condition d'être attentif et patient. D'ailleurs, les documents présentés lors de la conférence ont, pour la plupart, été recueillis en rivière, avec du matériel (caméra vidéo - appareil photo) accessible au grand public.

Nous envisageons principalement le cas de l'ombre commun (salmonidé), du barbeau fluviatile (cyprinidé d'eau vive) et de la brème commune (cyprinidé d'eau calme). Quelques autres espèces (carpes, perches, gardons) sont abordées brièvement. Nous tentons de répondre aux questions suivantes : **Où, quand, comment ?** Quels sont les sites de frai des poissons et leurs exigences écologiques (substrat de ponte principalement) ? Le cas de la gravière de Lanaye en Meuse mitoyenne, à la frontière belgo-néerlandaise, fait l'objet d'une attention particulière. Quelles sont les dates de ponte et les facteurs de l'environnement qui les déterminent (température, durée du jour, abondance en nourriture) ? Quelles sont les parades sexuelles et les stratégies mises en oeuvre par les reproducteurs (ponte en couple ou en groupe, individus territoriaux, ...) ? Lors de la conférence, cette partie fut d'ailleurs illustrée de documents vidéos originaux. Enfin, les aménagements nécessaires pour conserver ou restaurer les frayères sont aussi discutés.

Une telle synthèse ne se veut pas exhaustive dans sa présentation scientifique. Certains des sujets abordés mériteraient à eux seuls un développement important. Telle n'est pas notre ambition. Nous tentons plutôt d'intéresser le lecteur par une approche comparative de la reproduction de nos poissons. En effet, l'exposé public, organisé en collaboration avec les associations piscicoles, s'adressait à un public assez large, comprenant notamment des pêcheurs, des enseignants, des amoureux des lacs et des rivières, des naturalistes, des gestionnaires de nos cours d'eau ainsi que des scientifiques.

## Périodes de reproduction de quelques espèces de poissons de nos cours d'eau : généralités

Sur la **figure 1**, nous avons représenté les dates de ponte de quelques espèces de poissons de nos rivières, en regard des variations annuelles de la température d'un cours d'eau wallon (la Meuse en amont de Tihange, en 1987) et de l'évolution de la durée d'éclairement journalier sous nos latitudes. La température est minimale en hiver (janvier) où on enregistre environ 1 °C. Elle augmente ensuite progressivement au cours du printemps pour atteindre 20-25 °C en juillet - août. On observe un minimum de 8 h de lumière en décembre et un maximum de 16,5 h à la mi-juin. Ce sont ces deux principaux paramètres qui déterminent les périodes de reproduction des espèces de poissons de nos régions (BILLARD, 1981, 1982 ; PONCIN et RUWET, 1992).



**Fig. 1.** Modèle illustrant les périodes (encadrés) et dates (flèches) de reproduction de quelques espèces de poissons de nos cours d'eau en fonction de la température de l'eau et de la durée d'éclairement.

Les exemples présentés constituent bien sûr des modèles à caractère explicatif et didactique, dans la mesure où il est peu probable d'observer la reproduction des poissons choisis dans le même cours d'eau, en l'occurrence la Meuse en amont de Huy. En effet, les truites se reproduisent préférentiellement dans des petits ruisseaux (par exemple les affluents de l'Ourthe), alors que carpes et brèmes se rencontrent dans la basse Meuse. Quoiqu'il en soit, l'évolution annuelle de la température de la Meuse en cet endroit présente des variations susceptibles de permettre la reproduction des espèces choisies. Pour des informations plus complètes sur les périodes de frai des toutes les espèces de nos régions, nous renvoyons le lecteur aux articles et ouvrages de MUUS et DAHLSTRÖM (1981), PHILIPPART et VRANKEN (1983), MAITLAND (1984) et PHILIPPART (1989).

L'augmentation printanière de la température de l'eau, associée à l'accroissement de la photopériode sont les principales variations de l'environnement qui déterminent les périodes de pontes des espèces se reproduisant entre les mois de janvier et juillet (BILLARD, 1981 ; 1982) : chaque espèce répond à une température assez précise qui détermine le début du frai. Rappelons au passage que ce dernier est très souvent précédé de migrations plus ou moins importantes vers les zones de pontes : spectaculaires chez des saumons qui reviennent de la mer pour se reproduire en rivière, moins importantes chez des ombres ou des barbeaux qui se déplacent sur quelques kilomètres (PHILIPPART, 1977, BARAS, 1992).

La reproduction du **brochet** (*Esox lucius*) s'observe de février à mars, pour des températures de 7 à 10 °C. Il s'agit de grosses femelles, accompagnées de quelques mâles, qui déposent leurs oeufs collants sur la végétation accessible dans des zones inondées (FABRICIUS et GUSTAFSON, 1958 ; SOUCHON, 1983).

Viennent ensuite les reproductions de l'**ombre commun** (*Thymallus thymallus*) et de la **vandoise** (*Leuciscus leuciscus*), en mars - avril quand la température de l'eau atteint 8 °C. Le cas de l'ombre sera détaillé plus loin. Quant à la vandoise, elle se reproduit en eau courante et peu profonde où elle dépose ses oeufs adhésifs sur un substrat de fins cailloux (MILLS, 1981).

En avril et au début mai ce sont les **hotus** (*Chondrostoma nasus*), à 10-12 °C puis les **perches** (*Perca fluviatilis*), à 13-14 °C, qui se reproduisent. Les hotus mâles forment des bancs de plusieurs centaines d'individus qui sont porteurs de nombreux tubercules. Les bancs sont traversés par des femelles qui déposent leurs oeufs en présence de plusieurs mâles. La vitesse du courant est de l'ordre de 1 m/sec ; la profondeur d'eau varie entre 15 et 30 cm et le substrat est constitué de graviers assez grossiers (LELEK et PENAZ, 1963). Le comportement des perches est aussi bien connu. Il sera présenté ultérieurement.

Le **vairon** (*Phoxinus phoxinus*) fraie pour des températures comparables à celles de la perche. Fortement colorés et arborant des boutons nuptiaux, les individus mâles, en bancs, courtisent les femelles qui déposent leurs oeufs en eau courante, dans le gravier (FROST, 1943).

Les cyprinidés rhéophiles (d'eau vive) comme le **barbeau fluviatile** (*Barbus barbus*), le **chevaine** (*Leuciscus cephalus*) et le **goujon** (*Gobio gobio*) se reproduisent à des températures de 15-16 °C, en mai - juin. Le comportement de la première espèce sera détaillé plus loin. Quant aux deux autres, il ne semble pas exister dans la bibliographie de description complète de leurs parades sexuelles et des mécanismes d'appariement.

Les **gardons** (*Rutilus rutilus*) et **brèmes** communes (*Abramis brama*) ou bordelières (*Blicca hjoerkna*), espèces d'eau calme et phythophiles frayent à la même époque, à des températures comparables. Les gardons semblent toutefois être un peu plus précoces. Nous reviendrons sur le comportement de ces espèces ultérieurement.

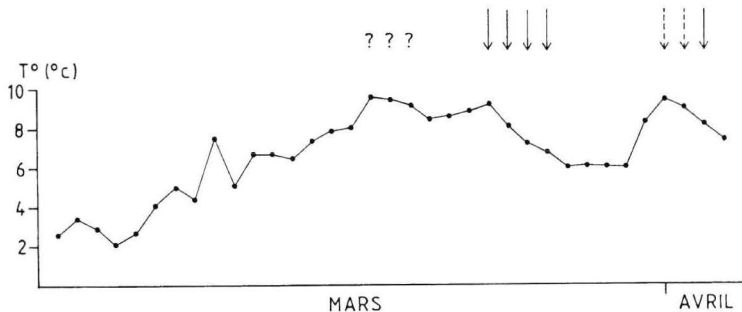
Enfin, **carpes** (*Cyprinus carpio*) et **tanches** (*Tinca tinca*) déposent leurs oeufs en juin - juillet, sur la végétation rivulaire, dès que la température de l'eau excède 20 °C.

C'est la diminution progressive de la photopériode au début du mois de juillet qui inhibe la reproduction des cyprinidés, les empêchant de se reproduire en septembre - octobre quand la température est toujours élevée (PONCIN *et al.*, 1987). Par contre, cette même diminution stimule la maturation et induit la ponte (en novembre - décembre) chez les salmonidés (BRETON *et al.*, 1983 ; BROMAGE *et al.*, 1984) comme la truite *fario* (*Salmo trutta fario*), voire la truite de mer (*Salmo trutta trutta*), dont certains spécimens matures ont été capturés dans nos rivières (PHILIPPART, 1985). Le comportement de ponte des truites et saumons est bien connu : une des premières descriptions détaillées date des années cinquante (JONES et BALL, 1954).

Après ces considérations d'ordre général, intéressons nous à présent à trois poissons appartenant à des groupes caractéristiques. L'ombre commun, un salmonidé reproducteur lithophile (pond sur du gravier) ; le barbeau, un cyprinidé rhéophile (d'eau courante), reproducteur lithophile ; et enfin la brème commune, un cyprinidé limnophile (d'eau calme) reproducteur phytophile (pond sur la végétation) (PHILIPPART, 1989). A elles trois, ces espèces illustrent assez bien les différentes stratégies de reproduction des poissons de nos régions.

## L'ombre commun *Thymallus thymallus* L.

### Dates de reproduction



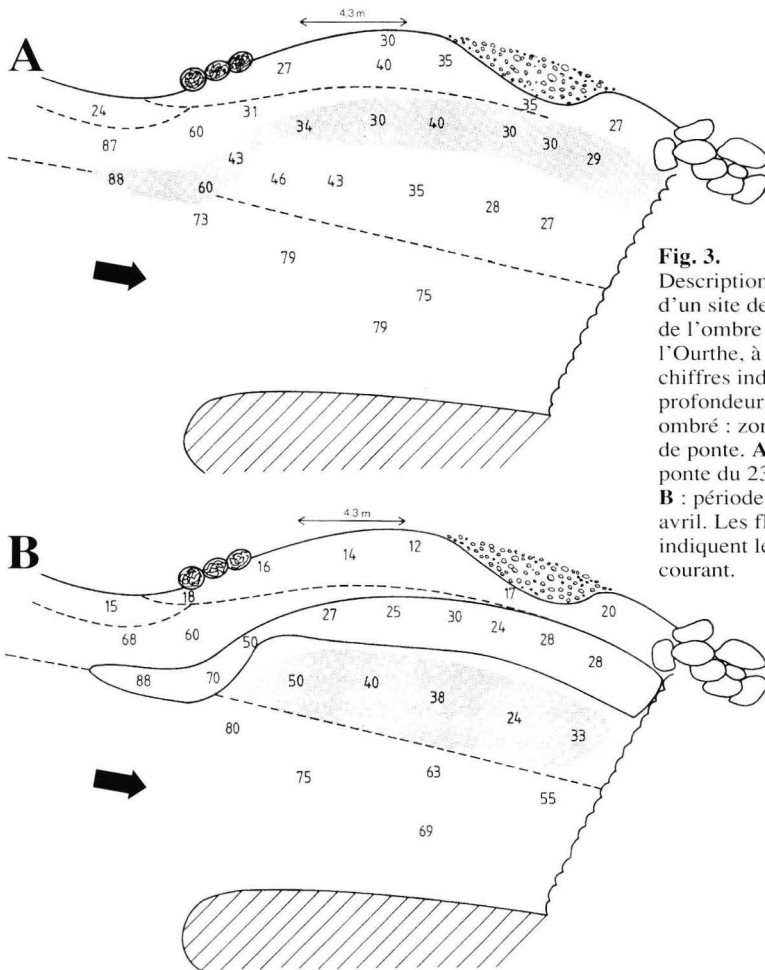
**Fig. 2.** Périodes de reproduction des ombres communs, dans l'Ourthe, en 1993. Les flèches indiquent les jours de ponte (en pointillé les jours qui n'ont pas fait l'objet d'un suivi) ; les points d'interrogation indiquent des dates probables mais non vérifiées.

**La figure 2** indique les dates de ponte des ombres, dans l'Ourthe en 1993, en fonction du régime thermique de la rivière. Le frai débute quand la température atteint 8 °C. Nous avons observé avec certitude deux périodes de reproduction : du 23 au 26 mars et du 1 au 3 avril. Comme suggéré sur la figure, il n'est pas impossible que certains individus se soient déjà reproduits un peu plus tôt (mi-mars), comme en témoignaient les quelques zones de gravier nettoyé, observables sur le site d'étude.

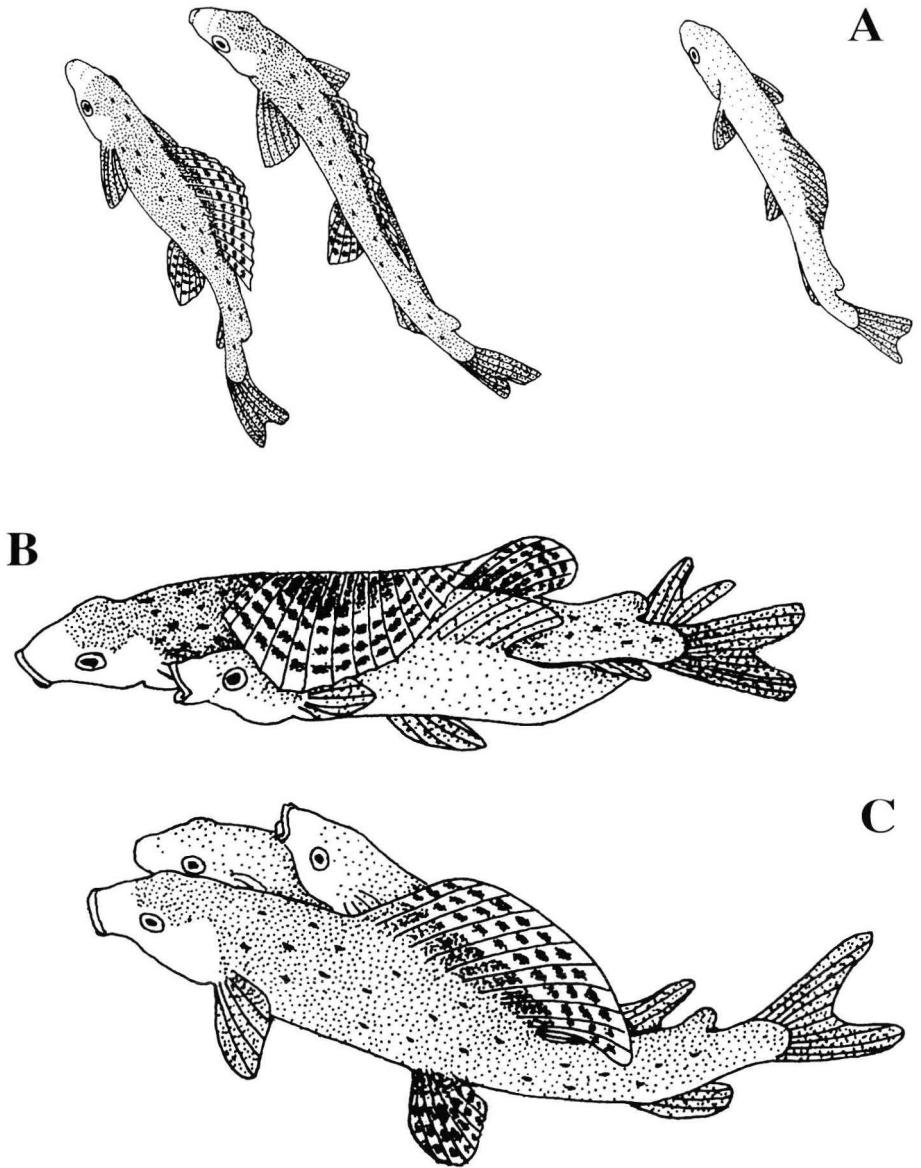


## Principales caractéristiques des frayères : un site d'étude

Le site, une petite enclave en bordure du cours principal de l'Ourthe, à Sy, s'étale sur  $\pm 20$  m de longueur et 10 m de largeur (**figures 3**). Lors de la première période de ponte, l'espace principal de frai est constitué d'une bande de  $\pm 2$  m de large (**fig. 3A**). La zone de ponte est différente lors de la deuxième période, conséquence d'une baisse sensible du niveau de l'eau ( $\pm 10$  cm) (**fig. 3B**). Le fond est parsemé de graviers assez fins (1-3 cm de diamètre) mélangés à de plus gros cailloux (3-6 cm). La majorité des pontes ont lieu dans une profondeur d'eau de 30-40 cm. Toutefois, certains ombres pondent parfois dans 80 cm d'eau. La vitesse du courant est d'environ 20 cm/sec (certains auteurs signalent des vitesses de 70 à 100 cm/sec sur d'autres frayères, FABRICIUS et GUSTAFSON, 1955 ; PERSAT, 1988). Les caractéristiques générales des sites de frai de l'ombre ont été synthétisées par PERSAT (1988). Nos observations ont été effectuées à partir d'un petit pont surplombant la frayère de l'Ourthe. De nombreuses frayères de ce type existent dans nos rivières. Certaines sont encore à découvrir !



**Fig. 3.** Description schématique d'un site de reproduction de l'ombre commun, dans l'Ourthe, à Sy. Les chiffres indiquent les profondeurs d'eau. En ombré : zones principales de ponte. **A** : période de ponte du 23 au 26 mars ; **B** : période du 1 au 3 avril. Les flèches indiquent le sens du courant.

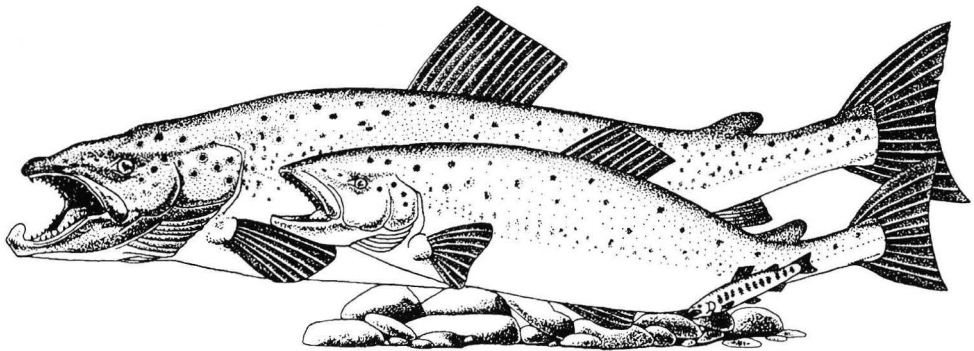


**Fig. 4.** **A** : Interaction agressive (parade latérale) entre deux ombres mâles, à l'approche d'une femelle (plus claire) ; **B** : Le mâle enveloppe la femelle dans sa nageoire dorsale, puis tous deux s'agitent dans le gravier en émettant leurs produits sexuels ; **C** : Un mâle « opportuniste » (à l'arrière plan) dépose sa laitance au contact d'un couple en pleine action de ponte.

(Dessin A.M. MASSIN)

## Comportement reproducteur

Le comportement reproducteur de l'ombre commun *Thymallus thymallus* est connu depuis les années cinquante (FABRICIUS et GUSTAFSON, 1955), celui de l'ombre arctique *Thymallus arcticus* a été décrit en détail plus récemment (KRATT et SMITH, 1980). Ces descriptions correspondent parfaitement au cas d'espèce relaté ici. Le nombre d'individus recensés simultanément sur la frayère de l'Ourthe n'a jamais dépassé 7 mâles et 4 femelles. Chez l'ombre, les mâles (fortement colorés) défendent un territoire. Dans le cas présent, un seul poisson, de grande taille (43 cm ; longueur totale), est territorial. Les autres mâles restent en permanence répartis sur le site mais ne semblent pas territoriaux. Les interactions entre les mâles sont très nombreuses, chacun tentant de repousser les adversaires dans les zones les moins intéressantes de la frayère (**figure 4A**). C'est ainsi que les ombres les moins dominants iront se reproduire dans des zones plus profondes (80 cm), envasées. Les femelles arrivant des profondeurs sont directement courtisées par les mâles qui tentent de s'y appairer. Lorsque, pour quelques instants, mâle et femelle s'accordent, ils entament un mouvement d'agitation synchronisé. Le mâle enveloppe alors la femelle de sa nageoire dorsale et tous deux émettent leurs produits sexuels (oeufs et sperme), en même temps, dans le gravier (**fig. 4B**). L'accouplement terminé, le couple se dissocie. Une même femelle peut ainsi se reproduire plusieurs fois avec des mâles différents. Nous avons estimé qu'un mâle se reproduit environ 1 à 2 fois toutes les heures (l'intensité de ponte étant maximale en début d'après-midi). Il n'est pas rare qu'un petit mâle « opportuniste » vienne participer aux ébats du couple et émette sa laitance au contact de la femelle pendant l'accouplement (**fig. 4C**). Ce phénomène est fréquent chez les salmonidés puisqu'on l'observe aussi chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) (**figure 5**) (JONES, 1949 ; MILLS, 1989) ou chez l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) (SIGURJONSDOTTIR et GUNNARSSON, 1989). C'est enfouis dans le gravier que les oeufs (2,5 - 3,5 mm) poursuivront leur développement embryonnaire. L'incubation dure une vingtaine de jours à 8-10 °C aboutissant à l'émergence de larves de 10-15 mm (voir D'HULSTERE & PHILIPPART, 1982 et BARDONNET & GAUDIN, 1990, pour détails concernant cette phase) (**photo 1**, p. 318).



**Fig. 5.** Un jeune saumon mature (tacon) participe à l'accouplement de deux individus adultes (redessiné d'après JONES, 1949).

(Dessin A.M. MASSIN)

## Mécanismes d'appariement

Certains mâles, visiblement excités, « frayent » aussi avec d'autres mâles, émettant leur laitance simultanément (accouplements homosexuels). Ce comportement n'est pas exceptionnel chez *Thymallus thymallus* (FABRICIUS et GUSTAFSON, 1955). Il s'observe aussi chez l'ombre arctique *Thymallus arcticus* (KRATT et SMITH, 1980). Les mâles eux-mêmes peuvent donc parfois générer des stimuli (par exemple : rester sur le fond dans une attitude passive, comme une femelle) déclenchant la cour, puis l'appariement avec un autre mâle. Il nous a même été possible d'observer un appariement entre un ombre mâle et un barbeau qui se nourrissait sur les zones de frai (PONCIN, sous presse).

L'incidence de ces phénomènes qui font intervenir des stimuli visuels et vibrationnels est particulièrement importante à évaluer chez des espèces pour lesquelles une hybridation est possible (ce qui n'est pas le cas entre un ombre et un barbeau). Ils ont été étudiés en laboratoire par SATOU *et al.* (1987, 1991) qui ont réussi à induire un comportement de ponte chez des mâles de saumon himé (*Oncorhynchus nerka*), en faisant vibrer dans l'eau une plaque rectangulaire en acrylique, à une fréquence déterminée. Ceurre simulait en fait l'acte de pré-ponte d'une femelle s'agitant rapidement dans le gravier. Dans le même ordre d'idée, PERSAT et ZAKHARIA (1992) ont enregistré les émissions sonores résultant de l'agitation d'un couple d'ombres dans le gravier. L'étude de ces vibrations peut être corrélée à une observation directe des comportements pendant la journée, permettant de la sorte, d'évaluer l'activité de poissons au cours de la nuit. Dans leur étude, PERSAT et ZAKHARIA ont ainsi pu mettre en évidence des reproductions nocturnes chez *Thymallus thymallus*, lorsque les conditions thermiques sont favorables.

## Le barbeau fluviatile *Barbus barbus* L.

### Dates de reproduction

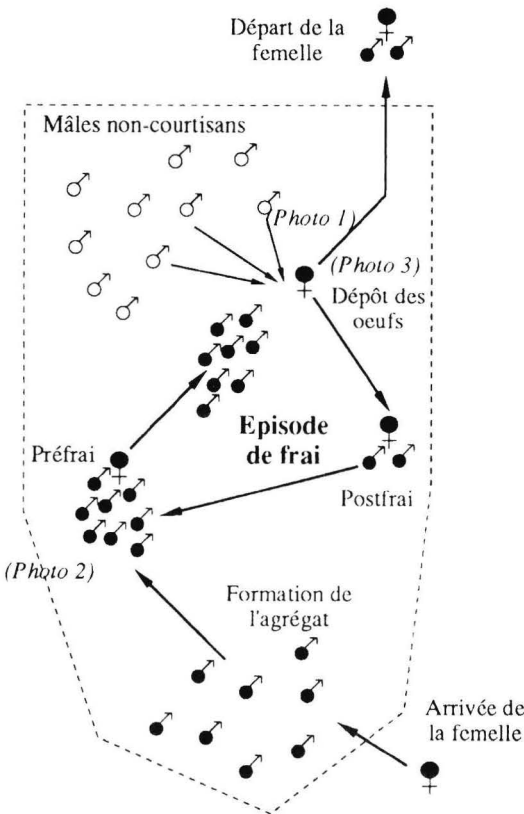
La reproduction du barbeau s'observe généralement à la fin mai - début juin quand la température de l'eau atteint 13,0 - 13,5 °C à l'aube (PHILIPPART, 1977 ; BARAS, 1992). En 1993, BARAS a observé un frai extrêmement précoce (28-30 avril) chez les barbeaux. Il résulte très certainement des conditions météorologiques exceptionnelles de cette année. Chez le barbeau, il a clairement été démontré que la diminution de durée d'éclairement intervenant dès la fin juin inhibe la maturité sexuelle des mâles et des femelles, quelle que soit la température (PONCIN, 1989).

### Caractéristiques générales des frayères

D'un point de vue assez général les barbeaux utilisent les mêmes sites de reproduction que les ombres. Il s'agit de zones peu profondes (< 30 cm), à courant relativement rapide (25-75 cm/sec), où le substrat est constitué d'un mélange de graviers fins et grossiers (2 à 5 cm de diamètre) (BARAS, 1992). Le lecteur trouvera une caractérisation plus précise de ces zones frayères chez ce dernier auteur.

## Comportement reproducteur

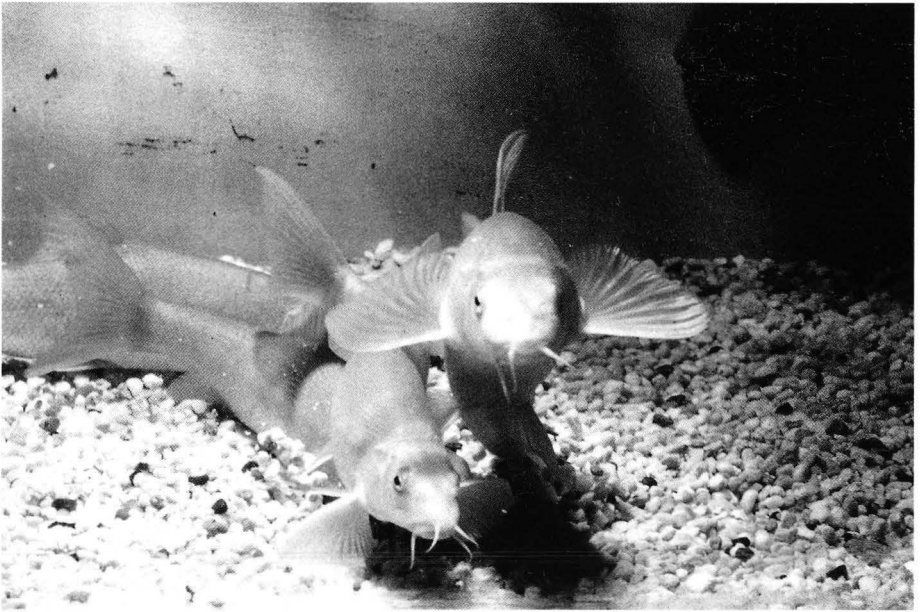
Les comportements reproducteurs du barbeau fluviatile ont été décrits pour la première fois, en milieu naturel, par HANCOCK *et al.* en 1976. Cette description restera unique pendant une dizaine d'années. Récemment, les comportements reproducteurs et agonistiques du barbeau ont fait l'objet d'études remarquables en rivière (BARAS, 1992 ; 1994). Elles sont essentielles à la bonne compréhension des stratégies d'appariement de l'espèce (**figure 6**). Dès leur arrivée sur une zone de frai, les femelles sont accompagnées par des mâles courtisants en nombres variant entre 8 et 30. Ils forment un agrégat de reproduction susceptible de se déplacer sur la frayère. Exhibant un comportement comparable à celui décrit en aquarium, la femelle émet ses ovules dans le gravier. Ceux-ci sont alors immédiatement fécondés par les mâles courtisants. C'est à ce moment précis que des mâles non-courtisants, alertés par l'agitation de la femelle, se portent à ses côtés pour émettre leur laitance et tenter de féconder quelques oeufs. L'existence de la stratégie non courtisante chez les barbeaux n'avait pas été mise en évidence par HANCOCK *et al.* en 1976. Elle se situe dans le contexte d'un sex ratio déséquilibré (1 femelle pour 50 mâles). L'origine de ce déséquilibre est difficile à apprécier. On peut toutefois suspecter des prélèvements halieutiques plus importants des femelles dont la taille moyenne dépasse celle des mâles de part le dimorphisme sexuel de croissance caractéristique des barbeaux (PHILIPPART, 1977).



Parallèlement à ces études en milieu naturel et profitant de la mise au point de l'élevage contrôlé de l'espèce dans les eaux réchauffées du centre de recherche de Tihange (PHILIPPART *et al.*, 1989 ; PONCIN, 1988), GOUGNARD *et al.* (1987) ont décrit les parades sexuelles en aquarium, s'attachant à mettre en évidence l'influence du nombre de mâles courtisants sur le succès des pontes. Lors d'une séquence comportementale classique, la femelle, accompagnée de plusieurs mâles (1 à 6-7) nage rapidement dans tout l'aquarium, quittant fréquemment l'abri qui lui sert de refuge. Mâles et femelles effectuent souvent des nages de front, qui consistent en une nage rapide effectuée par deux

**Fig. 6.** Organigramme type de la reproduction chez le barbeau fluviatile. Explications dans le texte. D'après BARAS *et al.* (1993), construit d'après BARAS (1994).

individus placés côte à côte, la tête de l'un se maintenant au niveau de l'opercule de l'autre. Ce comportement, qui s'observe aussi bien entre deux mâles qu'entre un mâle et une femelle (nages de front mixtes), n'est toutefois pas essentiel au bon déroulement d'une séquence comportementale. Il joue surtout un rôle de synchronisation. Ensuite, la femelle, toujours accompagnée des mâles se dirige vers le fond de l'aquarium pour y effectuer une « tentative de ponte ». Redressée, nageoires déployées, bouche projetée vers l'avant et opercules écartés, elle agite sa papille génitale dans le gravier. Avec un comportement comparable, les mâles, accolés aux flancs de la femelle, émettent leur sperme (**photo 2**). Cette séquence peut se répéter jusqu'à 280 fois pendant une période de 10-11 heures de ponte (JEANDARME *et al.*, 1992). Chaque fois que la femelle agite sa papille génitale dans le gravier, on dénombre environ une cinquantaine d'oeufs émis dont la survie est grossièrement estimée à 50 % (LELEU, 1993).



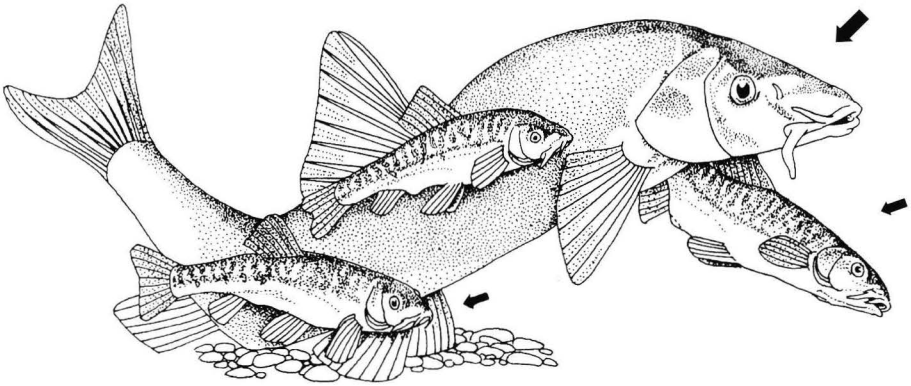
**Photo 2.** Corps redressé, papille génitale sur la fond, une femelle barbeau émet ses ovules dans le gravier en présence d'un mâle qui les féconde.

(Photo : M. BOCKIAU)

## **Etude comportementale de l'hybridation entre le barbeau fluviatile *Barbus barbatus* et le barbeau méridional *Barbus meridionalis***

Il ne nous était pas possible de développer un article traitant du comportement reproducteur du barbeau sans aborder un des principaux axes de recherche de notre laboratoire : l'étude comparée du comportement et de l'hybridation du

barbeau fluviatile et du barbeau méridional. Ces deux espèces peuplent les mêmes cours d'eau dans le sud de la France. La première colonise les zones aval alors que la seconde affectionne les tronçons de rivière situés en altitude (BERREBI et CATTANEO-BERREBI, 1993). Entre ces deux zones, on rencontre des individus hybrides. En vue de mieux comprendre les mécanismes comportementaux de rapprochement et d'accouplement des deux espèces, nous avons entrepris des expériences en aquarium (JEANDARME *et al.*, 1992 ; PONCIN *et al.*, sous presse). Des lots expérimentaux conspécifiques et hétérospécifiques de barbeaux fluviatiles et méridionaux ont été constitués permettant d'observer de nombreuses hybridations (**figure 7**). Les oeufs produits dans les différentes combinaisons montrent qu'il n'existe pas de barrière comportementale à l'hybridation des deux espèces.



**Fig. 7.** Comportement de ponte d'une femelle du barbeau fluviatile (*Barbus barbus*) accompagnée de mâles méridionaux (*Barbus meridionalis*). Les flèches indiquent les poissons qui libèrent du sperme ou des ovules. D'après PONCIN, soumis pour publication dans les *Bull. Fr. Pêche Piscic.*

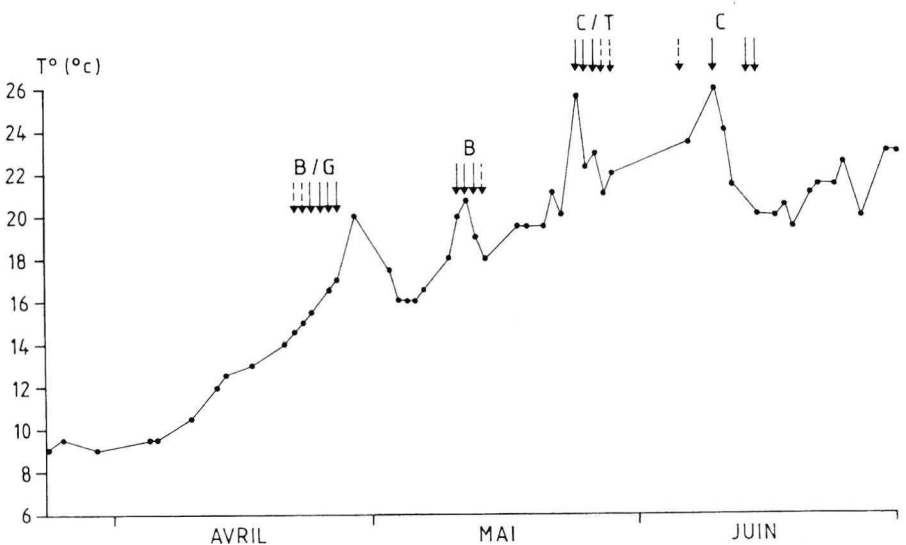
A l'image des études présentées plus haut sur les salmonidés, il a été possible d'induire des comportements de poursuite et de pré-fraî chez des mâles barbeaux, en leur présentant de leurres de femelles, voire des plaques rectangulaires en polyester de couleurs différentes, simulant une femelle qui s'agite dans le gravier (LELEU, 1993). Ces résultats mettent en évidence l'importance des stimuli vibrationnels et visuels chez le barbeau comme cela avait été démontré chez les salmonidés (SATOU *et al.*, 1987).

Plus généralement, les résultats des études comportementales complètent les données obtenues par reproduction artificielle (PHILIPPART et BERREBI, 1990) où des hybrides femelles féconds ont été obtenus (les mâles étaient stériles). L'absence de découverte d'hybrides de première génération dans le sud de la France indique que le croisement des deux espèces est actuellement inexistant, laissant supposer l'existence de barrières écologiques (situation spatiale des frayères, exigences en oxygène,...) et phénologiques (dates de pontes légèrement différentes). D'autre part, la présence d'une « zone hybride » (BERREBI *et al.*, 1987) de quelques kilomètres de long constitue une barrière empêchant les deux espèces de se rencontrer, mais permettant éventuellement leur croisement avec des individus hybrides.

## La brème commune *Abramis brama* L.

### Périodes de reproduction

La brème se reproduit généralement en mai-juin (DIAMOND, 1985 ; PHILIPPART, 1989). En 1993 nous avons observé avec certitude deux périodes de ponte, du 22/4 au 27/4 et du 11/5 au 14/5. La ponte débute quand la température de l'eau atteint 14-15 °C. Elle se poursuit avec des températures plus élevées (19-20 °C). La première période de reproduction a coïncidé avec celle du gardon (*Rutilus rutilus*) (**figure 8**). Elle concerne certainement aussi des individus hybrides.



**Fig. 8.** Dates de ponte des brèmes (B), gardons (G), carpes (C) et tanches (T) sur le site de Petit Gravier à Lanaye. Des relevés de la température ont été effectués par M. LALLEMAND.

### Caractéristiques des frayères : le site de Lanaye

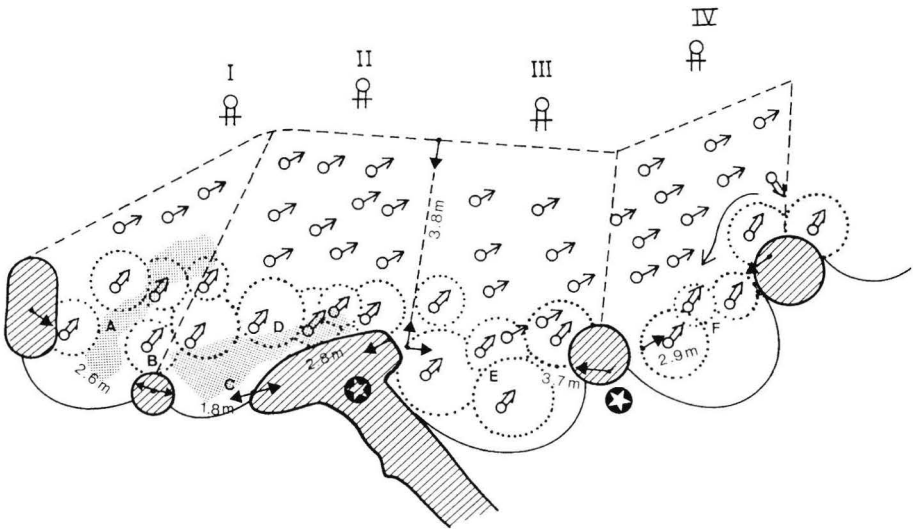
Le site du « Petit gravier » à Lanaye illustre très bien les caractéristiques des zones frayères pour poissons d'eau calme. Les zones de pontes sont principalement situées en rive gauche, concave. La végétation y est plus abondante qu'en rive droite. De plus, elle bénéficie de l'ombrage de grands arbres pendant les heures chaudes. Nous nous sommes intéressés en détail à un secteur d'environ 15 m de long (**figure 9**) où il était possible d'étudier et de filmer les mécanismes de reproduction des poissons sans les perturber.



## Comportement de reproduction

Ce poisson a été peu étudié dans nos régions, considéré parfois comme trop abondant et nuisible. Il a suscité beaucoup de travaux dans les pays de l'Est, mais peu sont consacrés à son comportement. FABRICIUS (1951) relate toutefois une activité territoriale chez les mâles. Les observations présentées dans cet article sont donc originales. Elles ont déjà fait l'objet d'une courte présentation (PONCIN, 1994) et devrait faire l'objet prochainement d'une publication plus détaillée (PONCIN, soumis pour publication). Les observations ont été réalisées dans la gravière de Lanaye, sur la vieille Meuse, dans le cadre de recherches plus larges visant à caractériser la biodiversité (oiseaux, poissons, batraciens, végétaux,...) de ce site.

Des mâles de grande taille (35-40 cm ; > 5 ans) et présentant des tubercules de frai (**photo 3**), défendent un territoire le long des berges, monopolisant de la sorte les substrats intéressants pour la ponte (herbiers, racines de saules et d'aulnes, ...) (**fig. 9**). La profondeur de l'eau est faible (25-50 cm). D'autres mâles, plus petits ( $\pm$  30 cm ; 3-4 ans), non tuberculés, se tiennent entre 2 et 4 m du bord. Ils ne semblent pas défendre de territoires. Enfin, quelques individus tuberculés errant à la recherche d'un territoire sont parfois aussi observés.



**Fig. 9.** Schéma représentant la répartition de brèmes sur 4 secteurs d'observation à Lanaye.

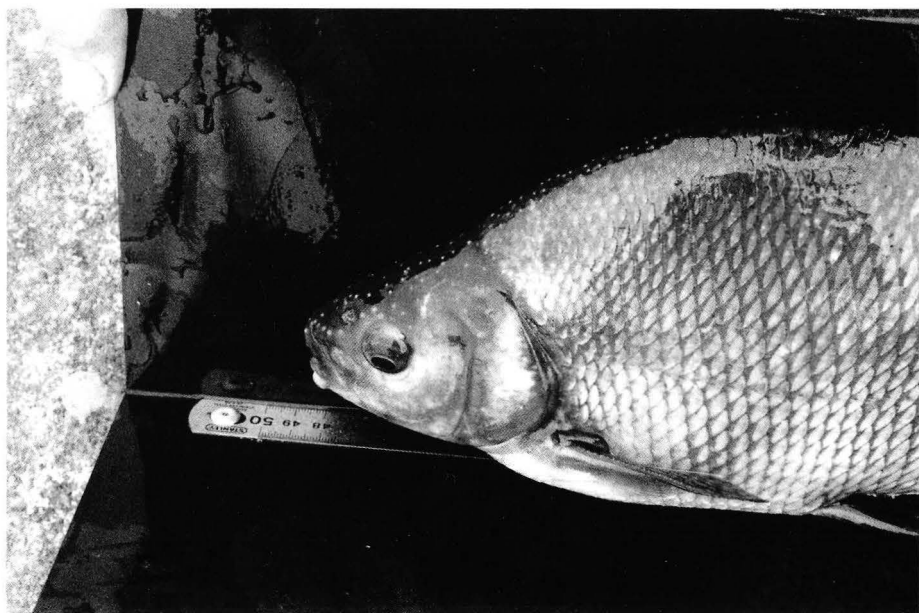
♂ : mâles territoriaux ; ♂ : mâles non territoriaux ; ♀ : femelles.

En hachuré : arbres longeant la berge ; en ombragé : herbiers.

Les étoiles indiquent les emplacements d'observation.

(Dessin : V. MAES)

Les femelles mûres se tiennent au large, là où la profondeur d'eau empêche toute observation de leur comportement. Dès que l'une d'entre elles s'approche de la berge, pour tenter de s'y reproduire, elle est d'abord poursuivie par les « mâles non territoriaux » avant de pénétrer dans la parcelle d'un « mâle territorial ». C'est chez ce dernier que la ponte peut avoir lieu (éventuellement en présence des voisins). Dans un grand fracas (**photo 4**), les mâles et la femelle émettent leurs produits sexuels. Par de rapides mouvements d'agitation, la



**Photo 3.** La brème : un mâle territorial, présentant des tubercules de frai sur la tête et le dos.  
(Photo de l'auteur)



**Photo 4.** Une brème femelle (en foncé, au centre) occupée à frayer avec 3-4 mâles, dont un plus clair apparaît nettement à l'arrière-plan. La flèche indique la position de la femelle. (Photo de l'auteur).

femelle projette ses ovules sur la végétation. Ceux-ci sont immédiatement fécondés par ses partenaires. Les oeufs, ainsi collés à un substrat, mettront 3-4 jours à 16-20 °C pour se développer.

Dès la fin de la ponte, les zones de dépôt des oeufs peuvent être identifiées sur le pourtour de la frayère de Lanaye (PONCIN, 1994). Sur un zone homogène de 11,6 m de long, on dénombre 16 mâles territoriaux et 28 non territoriaux. On peut donc estimer le nombre de mâles à 1926 individus pour un total de 508 m de sites de ponte. Ces résultats montrent qu'une approche comportementale peu déboucher sur des estimations de densité de géniteurs, sur un site où d'autres méthodes (pêche électrique ou au filet) s'avèrent d'application très difficile.

## Quelques autres espèces de poissons

En plus des trois exemples que nous venons d'envisager, nous avons présenté des documents vidéos originaux concernant trois autres espèces de poissons. Nous rappelons donc brièvement les comportements observés.

### Le gardon *Rutilus rutilus*

La reproduction du gardon se déroule en avril-mai quand la température de l'eau atteint 14-15 °C. Elle peut être un peu plus précoce que celle des brèmes. Les oeufs collants sont déposés sur la végétation aquatique rivulaire.

Le comportement de reproduction des gardons est fort semblable à celui de la brème commune. Les mâles se tiennent à proximité des zones de frai, dans l'attente d'une femelle (**figure 10**) (DIAMOND, 1985). Lorsque l'une d'entre elles s'approche, elle est immédiatement suivie par plusieurs mâles qui la courtisent. La ponte a lieu dans la végétation où l'agitation de la femelle et l'expulsion des oeufs qui en résulte provoquent la libération de sperme par les mâles.

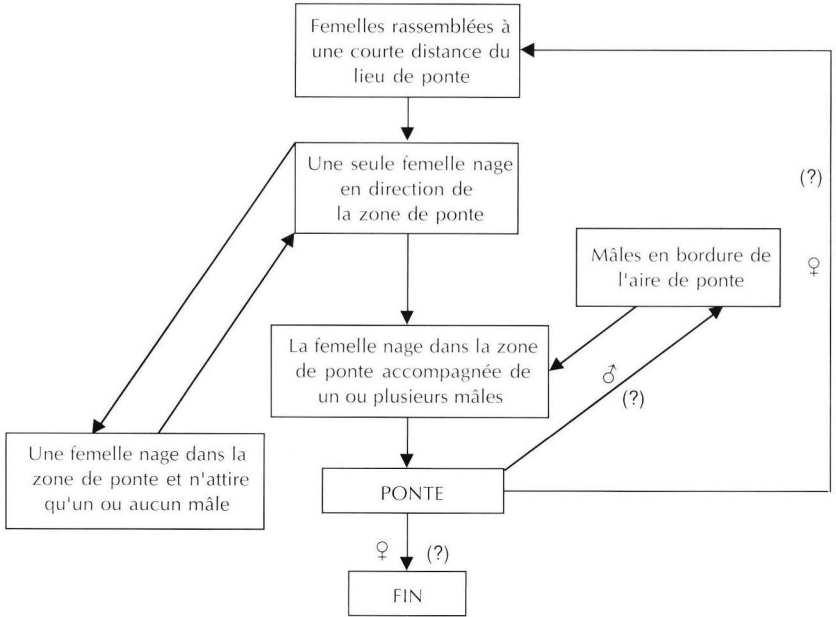
### La carpe *Cyprinus carpio*

La carpe se reproduit en juin - juillet dès que la température de l'eau s'élève à 20 °C. Les oeufs adhésifs sont déposés sur la végétation par de grosses femelles suivies de quelques mâles courtisans. L'agrégat ainsi formé jalonne les berges à la recherche du substrat approprié à l'accouplement. Branches, branchettes, racines immergées, plantes aquatiques, nids d'oiseaux d'eau sont autant de site idéaux pour le dépôt des oeufs.

### La perche *Perca fluviatilis*

La perche a fait l'objet de plusieurs études approfondies sur sa biologie de reproduction (dates de ponte ; fréquence de ponte, fécondité) (DALIMIER, 1981 ; DALIMIER *et al.*, 1982 ; DALIMIER et VOSS, 1982). Ces recherches, menées au sein du Service d'Ethologie, ont été réalisées soit en plongée, dans la carrière inondée de La Gombe, soit en aquarium. En ce qui concerne plus particulièrement le comportement de ponte de la perche en aquarium ; il a été décrit en détail par TREASURER (1981).

La perche se reproduit en avril - mai quand la température de l'eau est de 12-14 °C. La ponte se prolonge parfois pour des températures plus élevées. Les



**Fig. 10.** Séquence comportementale de ponte du gardon, *Rutilus rutilus*. Traduit et adapté d'après DIAMOND, 1985.



**Photo 5.** Une perche femelle occupée à garder des rubans d'oeufs.

(Photo : J.M. DAVENNE)

oeufs sont déposés sous forme de rubans de 30 à 120 cm de longueur sur des branches d'arbres immergées (DALIMIER *et al.*, 1982).

Une femelle et 4-5 mâles constituent un agrégat de reproduction. Face à un substrat de ponte adéquat, la femelle nage rapidement en spirale en émettant ses ovules qui sont immédiatement fécondés par des mâles (TREASURER, 1981). Le gonflement des oeufs par absorption d'eau est ensuite très rapide, engendrant les structures en chapelets des « rubans » de perches (**photo 5**). La garde des oeufs est réalisée par la femelle un fois la ponte terminée.

## Recherche scientifique et intérêt d'un suivi

Les recherches sur la reproduction des poissons apportent des données indispensables à la gestion de nos rivières. C'est ainsi que la connaissance des caractéristiques exactes des sites de frai et des exigences écologiques des poissons sont nécessaires pour juger de l'incidence des multiples aménagements dont font l'objet nos cours d'eau. Ce type d'approche doit déboucher sur la préservation des sites de haute valeur écologique, voire la restauration de certains.

L'étude du comportement reproducteur en particulier s'avère aussi riche d'enseignement. En effet, elle permet d'estimer la capacité d'accueil des sites existant et de mettre en évidence un éventuel déséquilibre dans les populations (trop de mâles par rapport aux femelles, insuffisance en géniteurs, etc.). Enfin, l'évaluation du succès reproducteur d'individus identifiés, en rapport avec leur statut social (ex. : mâle dominant), est aussi au centre des recherches sur les équilibres étho-sociologiques.

## Conservation et aménagement des frayères

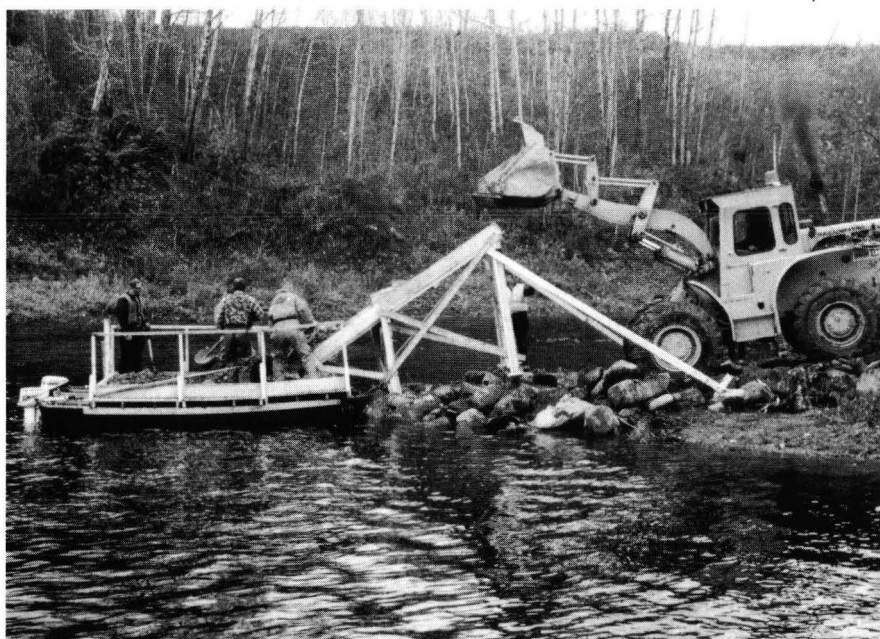
Dans un article traitant de la reproduction des poissons de nos rivières, nous nous devons de conclure par un paragraphe dévolu aux problèmes de gestion des frayères. En effet, nombreuses sont les causes qui engendrent leur destruction. Parmi celles-ci nous retiendrons tout particulièrement le bétonnage des berges, le dragage du lit, la rectification du cours ou encore la construction de barrages. Toutes ces mesures qui ont tendance à uniformiser l'habitat des poissons contribuent à en déséquilibrer les populations. A cela s'ajoutent les nuisances par dérangement. Nous pensons entre autres aux nuées de kayaks (et véhicules motorisés) sillonnant, au printemps, les eaux peu profondes des frayères des espèces rhéophiles (alors que la pêche est fermée à cette époque pour ne pas déranger les géniteurs). N'oublions pas non plus les éternelles pollutions, passagères ou chroniques, qui perturbent non seulement la reproduction des poissons mais aussi leur survie.

Ce bilan est peu réjouissant ! Mais, à notre grande satisfaction, certains s'affairent à conserver, voire restaurer, les zones idéales pour le frai des poissons ; zones qui constituent également des aires de développement et de croissance pour les alevins. Nous citerons trois exemples parmi d'autres.

Le premier concerne la protection du ruisseau « Spitron » en relation avec le pâturage du bétail (CLÉMENT, 1994). Ce ruisseau d'environ 2 km de long, qui se situe sur la commune de Bertogne, près de Bastogne, constituait jadis une zone propice à la reproduction des truites en provenance du ruisseau de Givry, qui lui même se jette dans avec l'Ourthe occidentale. Le pâturage non contrôlé



**Photo 6.** Frayère artificielle garnie de branches d'épicéas et installée sur la site de Lanaye.  
(Conception : S. HOUBART, d'après les modèles présentés par HERMAN, 1993 a et b).



**Photo 7.** Aménagement d'une frayère à saumon atlantique au Québec-Canada.  
(Photos [6 et 7] de l'auteur)

des bovins avait conduit le ruisseau à un état d'envasement et d'atterrissement tel que la ponte des truites y était devenue impossible. C'est alors que la société de pêche locale, aidée par le Service de la Pêche et les diverses administrations (Fonds Piscicole, Administration communale, Fédération de bassin, Service technique provincial) ont décidé de remédier à cette situation, en étroite collaboration avec les exploitants agricoles avoisinants. C'est ainsi que des clôtures, des points de passage et des zones d'abreuvoirs ont été délimités, rendant rapidement son aspect « frayère » au ruisseau, permettant notamment la résurgence des bancs de graviers jusque là envasés. Une expérience qui semble très concluante.

Parallèlement à ces actions spectaculaires, il faut aussi rappeler les diverses actions d'entretien des ruisseaux frayères à truites organisées par le Service de la Pêche et les associations locales.

Le deuxième exemple concerne les essais de frayères artificielles entrepris sur les lacs de Robertville et de Warfaaz, par la Fédération des Sociétés de Pêche de l'Est et du Sud et le Service de la Pêche (HERMAN, 1993 a et b). Ces deux lacs offrent, en effet, très peu de substrats naturels de ponte pour les espèces présentes (brochets, gardons, brèmes, ides, perches). Outre des essais de plantations aquatiques, les acteurs de ce projet ont testé l'influence de frayères artificielles flottantes (de type « Gillet » ou de type « Arrignon »). Différents substrats de ponte ont été expérimentés [branches d'épicéa, joncs, mousses, « enkamat » (matière synthétique) ou gazon artificiel]. Les résultats, détaillés par HERMAN (1993), mettent en évidence un vif succès de l'épicéa pour des espèces comme le gardon, la brème, l'ide mélanote ou la perche. Face au succès de 1993, les actions se poursuivent en 1994, laissant entrevoir des résultats tout aussi encourageants.

De telles réalisations présentent un double intérêt. Elles favorisent le maintien des populations de poissons par la voie d'une reproduction naturelle. De plus, elles permettent, en implantant des frayères artificielles provisoires dans différentes zones, de juger de l'opportunité d'effectuer des plantations aquatiques ou rivulaires définitives. Des recherches dans ce sens sont actuellement réalisées, par notre Service, dans les frayères de Lanaye, sur la Meuse mitoyenne (**photo 6**). Les résultats, qui apparaissent très intéressants, feront l'objet d'une prochaine publication.

Enfin, terminons par un troisième exemple, en provenance du Canada, où l'aménagement de frayères à saumon atlantique s'effectue grâce à des embarcations chargées de graviers qu'elles acheminent dans des zones préalablement choisies, situées parfois très loin du site de chargement (**photo 7**).

## Conclusions

Afin de sensibiliser le lecteur aux stratégies de ponte des poissons de nos rivières, nous avons envisagé en détail et au travers d'extraits filmés — les documents vidéoés que nous avons présentés lors de la conférence du 8 mars '94 seront prochainement disponibles en cassette — le comportement de reproduction de trois espèces. La première, l'ombre commun, privilégiait l'appariement de deux partenaires (1 mâle et 1 femelle), la seconde adoptait une stratégie où plusieurs mâles courtoisaient une seule femelle, enfin la troisième développait un système en arène de reproduction. L'analyse des comportements des poissons, outre son intérêt pour la recherche fondamentale, nous aide à connaître les exigences écologiques des espèces. Elle nous permet aussi de juger des équilibres psychophysiologiques des populations (nombre de mâles par rapport aux femelles, par exemple) et ainsi de mesurer l'impact des aménagements et divers

dérangements humains sur la reproduction des poissons et en conséquence sur le recrutement des alevins. Cette approche peut alors déboucher sur des actions de protection de frayères ou si nécessaire de restauration.

Puissent nos rivières rester suffisamment naturelles pour que les poissons assurent eux-mêmes leur pérennité.

## REMERCIEMENTS

Les études réalisées au Service d'Éthologie - Laboratoire d'Éthologie des Poissons et présentées dans cet article ont été menées avec l'appui financier du Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS, crédit n° 9.4584.91) et de la Loterie Nationale, de la Commission Piscicole Provinciale de Liège du Fonds Piscicole et du Ministère Wallon de l'Équipement et des Transports. Qu'ils en soient remerciés.

Un grand merci à tous ceux qui ont participé à la préparation et à l'organisation de la conférence du 8 mars 1994.

## BIBLIOGRAPHIE

- BARDONNET A. et GAUDIN P. (1990). — Influence de la lumière au cours de l'ontogenèse sur l'expression du rythme d'émergence de l'alevin d'ombre commun, *Thymallus thymallus* (L. 1758). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **317** : 35-49.
- BARAS E. (1992). — Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). *Cah. Ethol.*, **12** (2-3) : 125-442.
- BARAS E. (1994). — Constraints imposed by high population densities on spawning strategies in an iteroparous teleost, *Barbus barbus* L. *Folia Zoologica (Brno)*, **43** (3), 12 pp., sous presse.
- BARAS E., PONCIN P. & PHILIPPART J.C., (1993). — Le comportement reproducteur des poissons de nos rivières. Le barbeau fluviatile *Barbus barbus*. *Le Pêcheur belge*, **9** : 40-42.
- BERRÉBI P. & CATTANEO-BERRÉBI G. (1993). — Natural hybridization of two species of tetraploid barbels : *Barbus meridionalis* and *Barbus barbus* (Osteichthyes, Cyprinidae) in southern France. *Biol. J. Linn. Soc.*, **48** : 319-333.
- BERRÉBI P., LE BRUN N., RENAUD F. & LAMBERT A. (1987). — Hybridation inter-spécifique de deux *Cyprinidae* (genre *Barbus*). Conséquence sur la spécificité parasitaire de *D. gracile* (*Monogenea*). In : *Actes du colloque National du CNRS, « Biologie des Populations »* (I.A.S.B.S.E., Université Claude Bernard, ed.). Lyon, France.
- BILLARD R. (1981-1982). — The reproductive cycles in teleost fish. *Riv. it. piscic. ittiop.*, **A**, **XVI**, *N.3 et N.4*, 79-80 et 106-118 et **A**, **XVII**, *N.1 et N.2* : 3-7 et 48-67.
- BRETON B., MAISSE G. et LEMENN E. (1983). — Contrôle photopériodique de la saison de reproduction en salmoniculture : une expérience pilote en Bretagne. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, **288** : 35-45.
- BROMAGE N.R., ELLIOTT J.A.K., SPRINGATE J.R.C. & WHITEHEAD C. (1984). — The effects of constant photoperiods on the timing of spawning in the rainbow trout. *Aquaculture*, **43** : 213-223.
- CLÉMENT J.M. (1994). — Protection du ruisseau « le Spïtron » en relation avec le pâturage du bétail. *Le Pêcheur belge*, **1** : 6-10.
- DALIMIER N. (1981). — Etude éco-éthologique de la reproduction de la perche. *Mémoire de Licence en zoologie, Université de Liège*, 64 pp.
- DALIMIER N., PHILIPPART J.C. et VOSS J. (1982). — Etude éco-éthologique de la reproduction de la perche (*Perca fluviatilis*) : observations en plongée dans une carrière inondée. *Cah. Ethol. appl.*, **2** (1) : 37-52.
- DALIMIER N. et VOSS J. (1982). — La ponte de la perche. Observations en aquarium et en milieu naturel. *Rev. fr. Aquariol.*, **9** (3) : 87-88.



- D'HULSTERE D. et PHILIPPART J.C. (1982). — Observation sur le comportement d'éclosion et de post-éclosion chez l'ombre commun, *Thymallus thymallus* (L.). *Cah. Ethol. appl.*, **2** (1) : 63-80.
- DIAMOND M. (1985). — Some observations of spawning by roach, *Rutilus rutilus* L., and bream, *Abramis brama* L., and their implications for management. *Aquaculture and Fisheries management*, **16** : 359-367.
- FABRICIUS E. (1951). — The topography of the spawning bottom as a factor influencing the size of the territory in some species of fish. *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm*, **32** : 43-49.
- FABRICIUS E. et GUSTAFSON K.-J. (1955). — Observation on the spawning behaviour of the grayling, *Thymallus thymallus* (L.). *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm*, **36** : 75-103.
- FABRICIUS E. et GUSTAFSON K.J. (1958). — Some new observations on the spawning behavior of the pike, *Esox lucius* L. *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm*, **39** : 23-54.
- FROST W.E. (1943). — The natural history of the minnow, *Phoxinus phoxinus*. *J. anim. Ecol.*, **12** : 139-162.
- GOUGNARD I., PONCIN P., RUWET J.C. et PHILIPPART J.C. (1987). — Description et analyse du comportement de reproduction du barbeau *Barbus barbus* (L.) en aquarium. Influence du nombre de mâles courtisans sur les comportements observés. *Cah. Ethol. appl.*, **7** (3) : 293-302.
- HANCOCK R.S., JONES J.W. and SHAW R. (1976). — A preliminary report on the spawning behaviour and nature of the sexual selection in the barbel, *Barbus barbus* (L.). *J. Fish Biol.*, **9** (1) : 21-28.
- HERMAN D. (1993a). — Suivi du fonctionnement des frayères artificielles des lacs de Robertville et de Warfaaz. *Rapport à la Commission Provinciale Piscicole de Liège*, pp. 6-40.
- HERMAN D. (1993b). — Frayères artificielles. *Le Pêcheur belge*, **6** : 32-33.
- JEANDARME J., PONCIN P. et BERREBI P. (1992). — Etude préliminaire du comportement d'hybridation de *Barbus barbus* (L.) et *Barbus meridionalis* (Risso) en aquarium. *Cah. Ethol.*, **12** (4) : 519-528.
- JONES J.W. (1949). — Experimental observations on the spawning behaviour of the Atlantic Salmon (*Salmo salar* Linn.). *Proceedings of the Zoological Society of London*, **119** : 33-49.
- JONES J.W. & BALL J.N. (1954). — The spawning behaviour of brown trout and salmon. *Brit. Journ. Anim. Behaviour*, **2** : 103-114.
- KRATT L.F. et SMITH R.J.F. (1980). — An analysis of the spawning behaviour of the Arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pallas) with observations on mating success. *J. Fish Biol.*, **17** : 661-666.
- LELEK A. & PENAZ M. (1963). — Spawning of *Chondrostoma nasus* (L.) in the Brumovka River. *Zoologické Listy - Folia Zoologica Brno*, **12** (2) : 121-134.
- LELEU C. (1993). — Etude de la perception visuelle chez 2 espèces du genre *Barbus* : *Barbus barbus* (L.) et *Barbus meridionalis* (Risso) en relation avec l'hybridation. *Mémoire de Licence, Université de Liège*, 53 pp + annexe.
- MAITLAND P.S. — Le multiguide nature des poissons des lacs et rivières d'Europe en couleurs. Bordas, 255 pp.
- MILLS C. A. (1981). — The attachment of dace, *Leuciscus leuciscus* L., eggs to the spawning substratum and the influence of changes in water current on their survival. *J. Fish Biol.*, **19** : 129-134.
- MILLS D. (1989). — Ecology and management of atlantic salmon. Chapman and Hall, London-New York, 351 pp.
- MUUS B.J. et DAHLSTRÖM P. (1981). — *Guide des poissons d'eau douce et pêche*. Delachaux et Niestlé S.A., Neuchâtel, Suisse.
- PERSAT (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'échelles. *Thèse de doctorat, Université Claude Bernard - Lyon I, France*.

- PERSAT H. & ZAKHARIA M.E. (1992). — The detection of reproductive activity of the grayling *Thymallus thymallus* (L. 1758) by passive listening. *Archiv für Hydrobiologie*, **123** : 469-477.
- PHILIPPART J.C. (1977). — Contribution à l'hydrobiologie de l'Ourthe. Dynamique des populations et production de quatre espèces de poissons *Cyprinidae* : *Barbus barbus* (L.), *Leuciscus cephalus* (L.), *Chondrostoma nasus* (L.) et *Leuciscus leuciscus* (L.). Thèse de doctorat, Université de Liège, 225 pp.
- PHILIPPART J.C. (1985). — Reverrons-nous des saumons dans la Meuse ? *Cah. Ethol. appl.*, **5** (1) : 189-226.
- PHILIPPART J.C. (1989). — Ecologie des populations de poissons et caractéristiques physiques et chimiques des rivières dans la bassin de la Meuse belge. *Bulletin de la Société Géographique de Liège*, **25** : 175-198.
- PHILIPPART J.C. & BERREBI P. (1990). — Experimental hybridization of *Barbus barbus* and *Barbus meridionalis* : physiological, morphological, and genetic aspects. *Aquat. Living Resour.*, **3** : 325-332.
- PHILIPPART J.C., MELARD C. & PONCIN P. (1989). — Intensive culture of the common barbel, *Barbus barbus* (L.) for restocking. In : *Aquaculture - a biotechnology in progress* (N. De Pauw, E. Jaspers, H. Ackefors, N. Wilkins, eds), pp 483-491. European Aquaculture Society, Bredene, Belgium.
- PHILIPPART J.C. et VRANKEN M. (1983). — « Protégeons nos poissons ». *Ed. Duculot*, 205 p. ou aussi « Atlas des poissons de wallonie, distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation. *Cah. Ethol.*, **3** (1-2), 395 pp.
- PONCIN P. (1988). — Le contrôle environnemental et hormonal de la reproduction en captivité du barbeau et du chevaîne. *Cah. Ethol. appl.*, **8** (2) : 173-336.
- 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. (1994). — Estimation of bream (*Abramis brama*) density during spawning time. In : *Abstracts of the International Symposium Workshop and on Stock Assessment in Inland Fisheries*, COWX I. (ed.), University of Hull, HIFI U.K., p. 34.
- PONCIN P. *Sous presse*. Field observations on a mating attempt of a spawning grayling, *Thymallus thymallus* with a feeding barbel, *Barbus barbus*. *J. Fish Biol.*
- PONCIN P., JEANDARME J. & BERREBI P., *sous presse*. — A behavioural study of hybridization between *Barbus barbus* and *Barbus meridionalis*. *J. Fish Biol.*
- PONCIN P., MÉLARD C. & PHILIPPART J.C. (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. Pêche Piscic.*, **304** : 1-12.
- PONCIN P. et RUWET J.C. (1992). — L'explication en éthologie : quelques essais de modélisation. L'exemple des poissons. *Probio-Revue*, **15** (1-2) : 71-82.
- SATOU M., TAKEUCHI H.A., NISHII J., TANABE M., KITAMURA S., KUDO Y. & OKUMOTO N. (1991). — Inter-sexual vibrational communication during spawning behaviour in the himé salmon (landlocked red salmon, *Oncorhynchus nerka*). In : *Reproductive Physiology of Fish* (Scott A.P., Sumpter J.P., Kime D.E. & Rolfe M.S., eds), pp. 185-187. Sheffield, U.K. : Published by Fish Symp. 91.
- SATOU M., TAKEUCHI H., TAKEI K., HASEGAWA T., OKUMOTO N. & UEDA K. (1987). — Involvement of vibrational and visual cues in eliciting spawning behaviour in male himé salmon (landlocked red salmon, *Oncorhynchus nerka*). *Animal Behaviour*, **35** : 1556-1558.
- SIGURJONSDOTTIR H. & GUNNARSSON K. (1989). — Alternative mating tactics of arctic charr, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland. *Environmental Biology of Fishes*, **26** : 159-176.
- SOUCHON Y. (1983). — La reproduction du brochet (*Esox lucius* L., 1758) dans le milieu naturel. In : *Le Brochet : gestion dans le milieu naturel et élevage*, 21-37 (Billard R., ed.), INRA Publ., Paris.
- TREASURER J.W. (1981). — Some aspects of the reproductive biology of perch *Perca fluviatilis* L. Fecundity, maturation and spawning behaviour. *J. Fish Biol.*, **18** : 729-740.