

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

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

Résumé

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

Mots-clés

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

Summary

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

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

Key -words

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

INTRODUCTION

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

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

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

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

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

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

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

I. LES POISSONS DES RIVIÈRES A FOND CAILLOUTEUX

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

A. Considérations générales à propos des espèces évoquées

1. Importance écologique de l'habitat de reproduction

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

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

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

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

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

2. Modes et stratégies de reproduction

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

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

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

1. L'Aisne, rivière dominée par les salmonidés

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

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

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

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

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

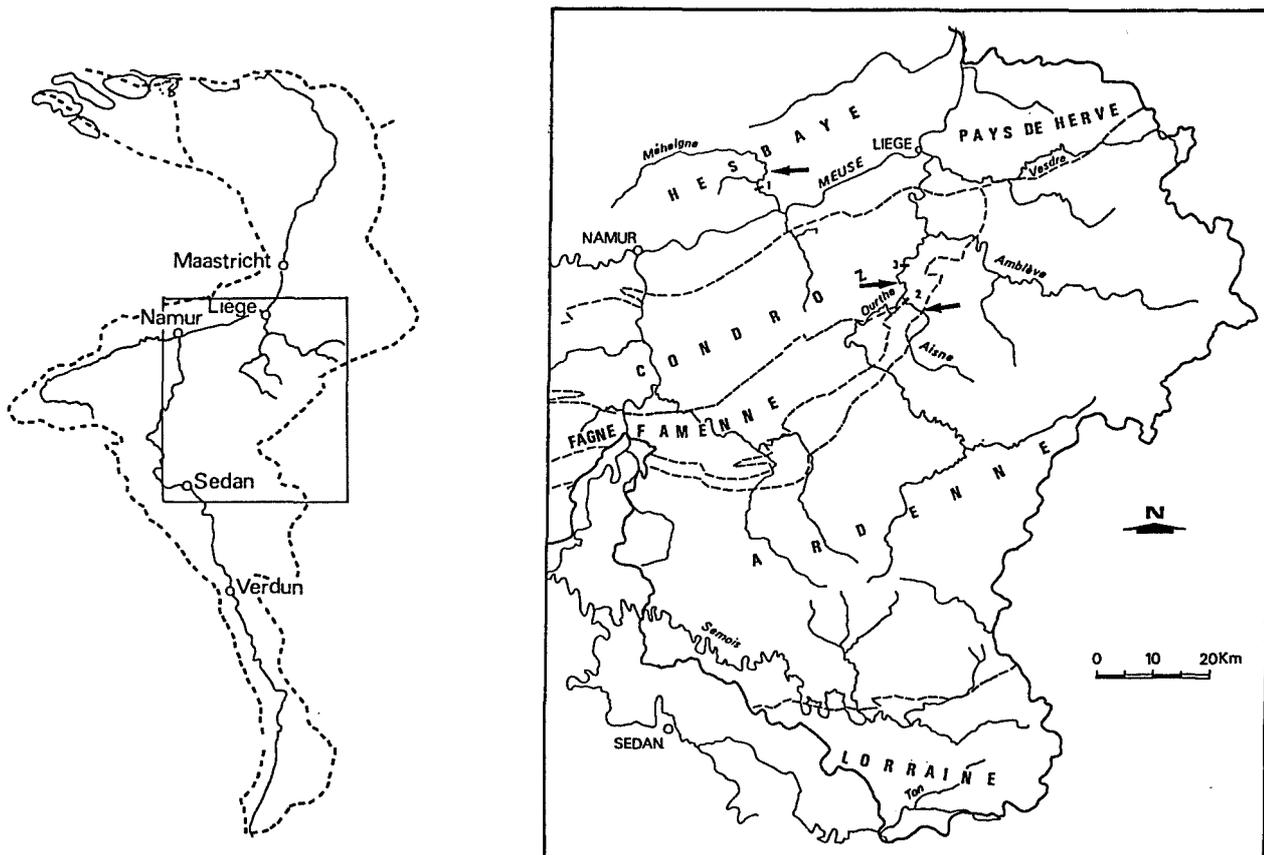


Figure 1 - Localisation des sites d'étude.

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

Dungey, 1983).

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



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

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

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

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

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

3. *La Méhaigne*

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

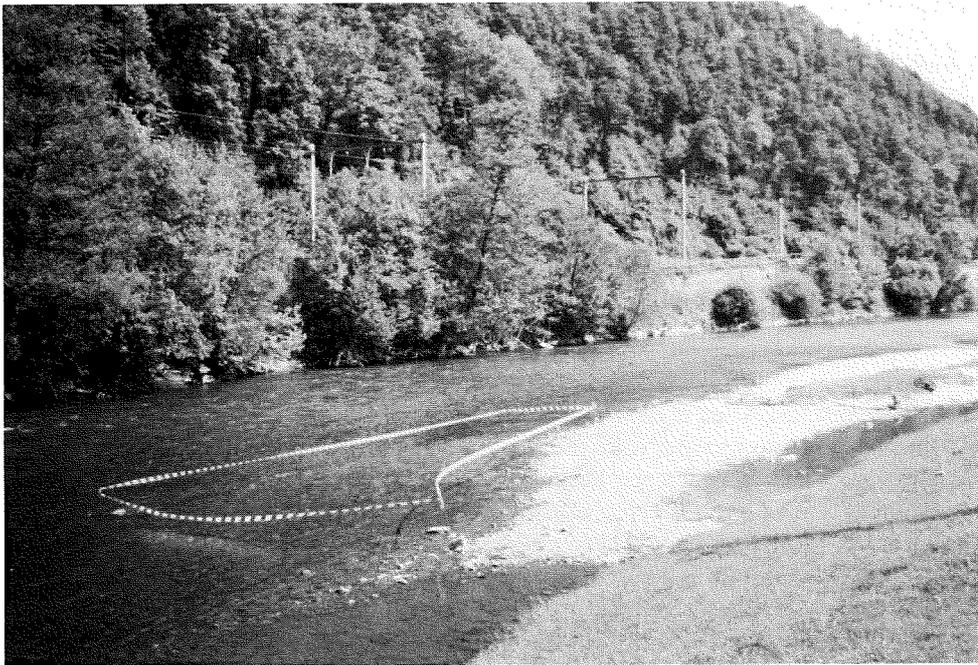


Photo 2 - L'Ourthe à Hamoir (en mai 1989, pour un débit moyen). Banc de convexité (en rive droite) dont la partie délimitée par les rubans de plastique correspond à une frayère à barbeau.



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

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

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

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

C. Méthodes d'étude

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

1. Approche écologique

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

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

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

2. Approche géomorphologique

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

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

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

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

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

A. Qualité du milieu de développement des embryons

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

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

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

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

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

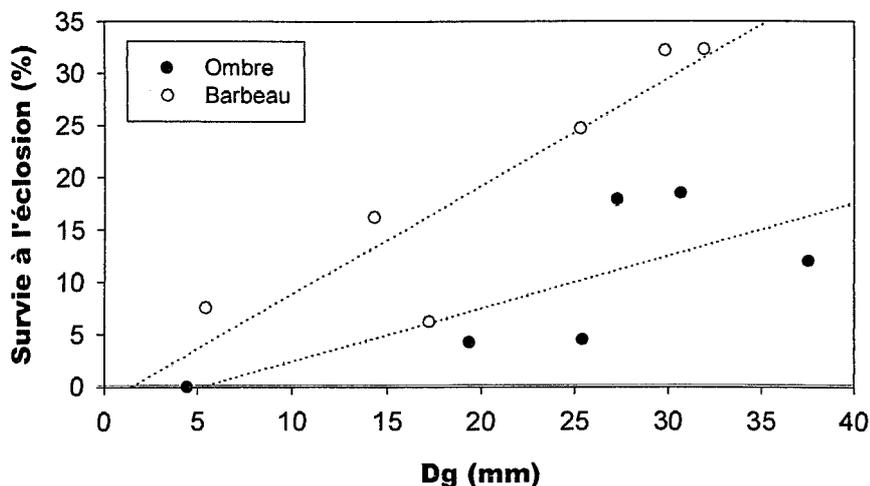


Figure 2 - Relation entre la survie à l'éclosion des embryons d'ombre (dans l'Aisne) et de barbeau (dans l'Ourthe) dans les incubateurs artificiels implantés dans le substrat et le diamètre moyen ($D_g = (D_{16} \times D_{84})^{0.5}$) des particules du substrat d'incubation (Parkinson, 1997).

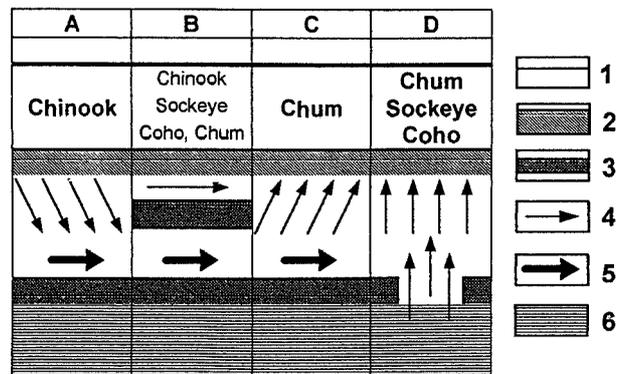


Figure 3 - Schéma des sites de ponte préférés chez les différentes espèces de saumons du Pacifique (*Oncorhynchus spp*) en fonction des modes de circulation et d'apport de l'eau dans le compartiment interstitiel (A, B, C et D). Redessiné d'après Leman (1989). 1 : surface de l'eau; 2 : surface du lit;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

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

2. Habitat de reproduction et dépôt des sédiments fins

a. Processus d'infiltration

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

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

b. Impact sur les embryons des reproducteurs lithophiles

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

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

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

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

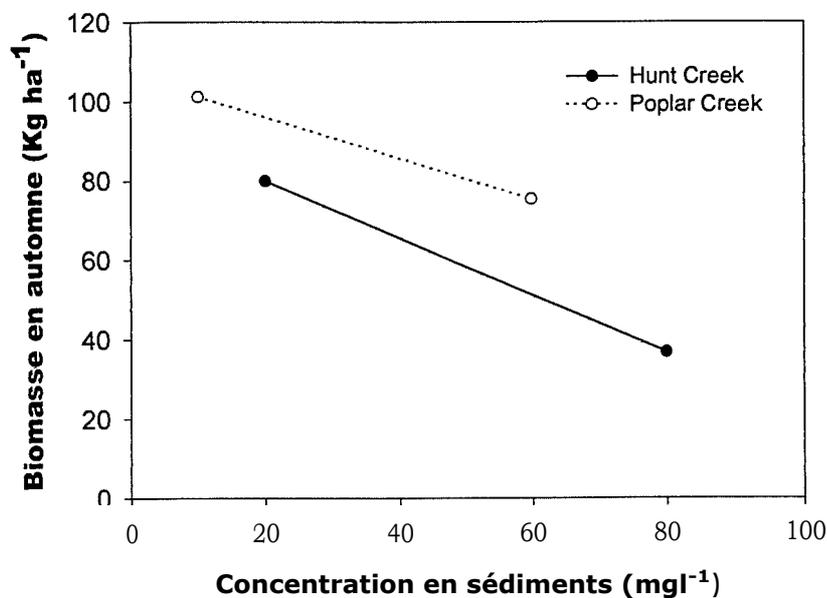


Figure 4 - Evolution de la biomasse totale du saumon de fontaine mesurée à l'automne après une augmentation de la concentration de la charge de fond en sable dans deux rivières nord-américaines (Poplar Creek et Hunt Creek, Michigan). Modifié d'après Alexander et Hansen (1985).

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

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

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

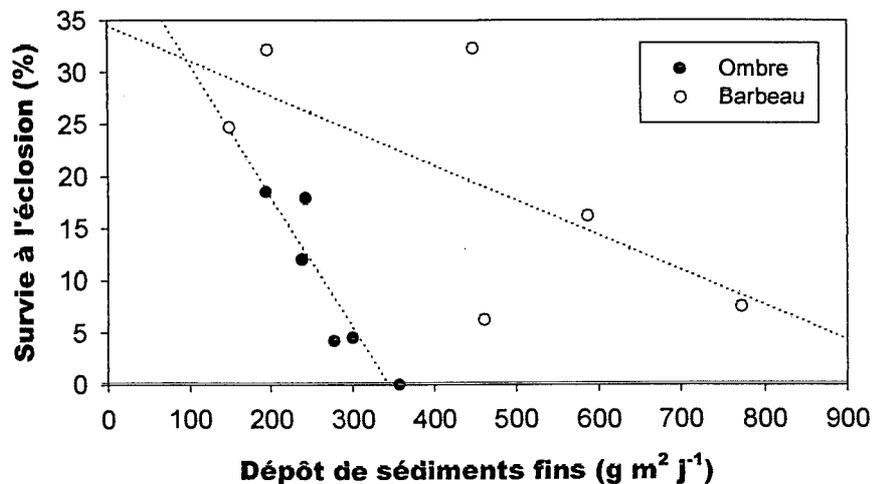


Figure 5 - Relation entre la survie à l'éclosion des embryons d'ombre (dans l'Aisne) et de barbeau (dans l'Ourthe) dans des incubateurs artificiels implantés dans le substrat et le taux de dépôt de sédiments fins (< 2 mm) pendant la durée de l'incubation (Parkinson, 1997).

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

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

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

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

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

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

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

4. Habitat de reproduction et mobilité du lit

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

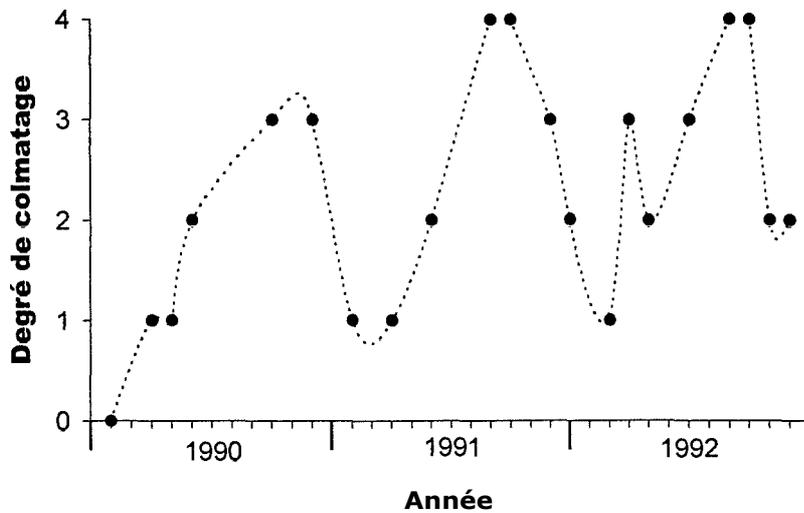


Figure 6 - Variation cyclique du degré de colmatage d'un banc de gravier-frayères à truite et à ombre en 1990-1992 dans le Haut Rhin. Degrés de colmatage : 1 = léger; 2 = léger à modéré; 3 = modéré; 4 = modéré à important. Le degré de colmatage est estimé visuellement par agitation mécanique du substrat.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

a. Destruction des frayères par les crues

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

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

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

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

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

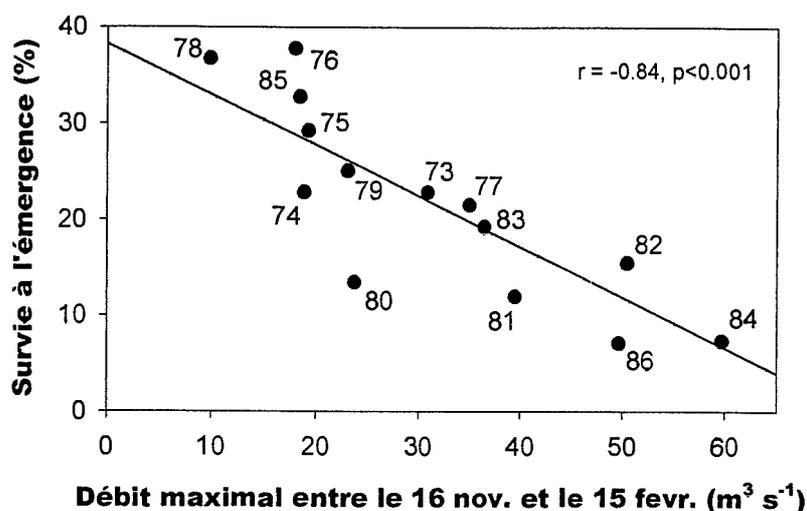


Figure 7 - Effet des débits élevés pendant la période de vie sous gravier (entre le 16 novembre et le 15 février) sur la survie à l'émergence des embryons du saumon "coho" au cours de la période 1973-1986. Modifié d'après Scrivener et Brownlee (1989).

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

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

b. Remaniement des bancs de gravier - frayères

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

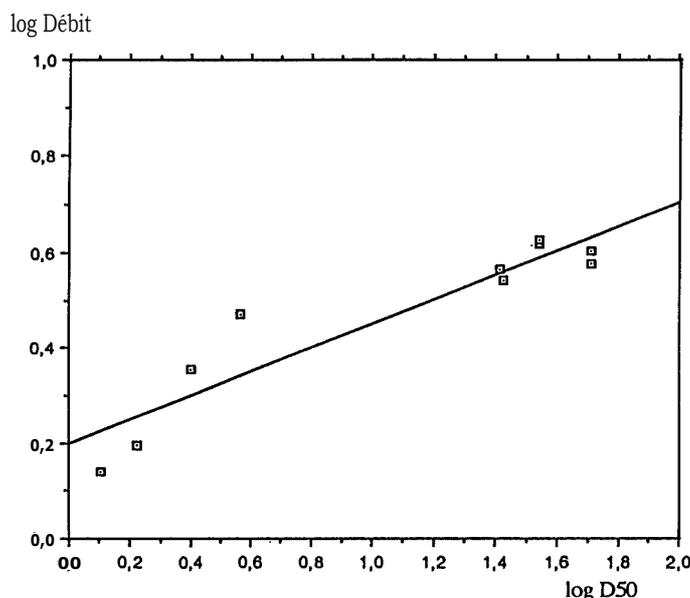


Figure 8 - Débit critique de mise en mouvement suivant la taille du matériel (Perpinien, 1998).

A. Influence sur le dépôt de sédiments fins

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

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

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

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

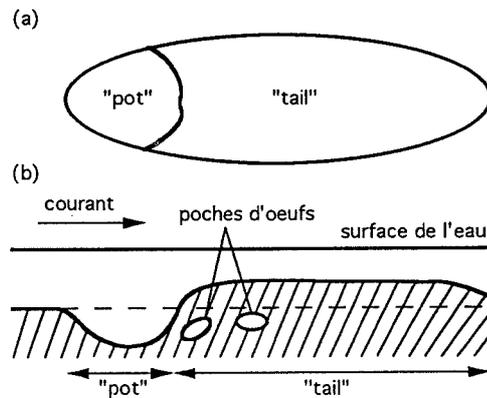


Figure 9 - Représentation schématique d'une frayère typique à truite commune. (a) : vue apicale; (b) : vue en coupe longitudinale. Modifié d'après Crisp et Carling (1989).

B. Stabilisation du lit

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

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

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

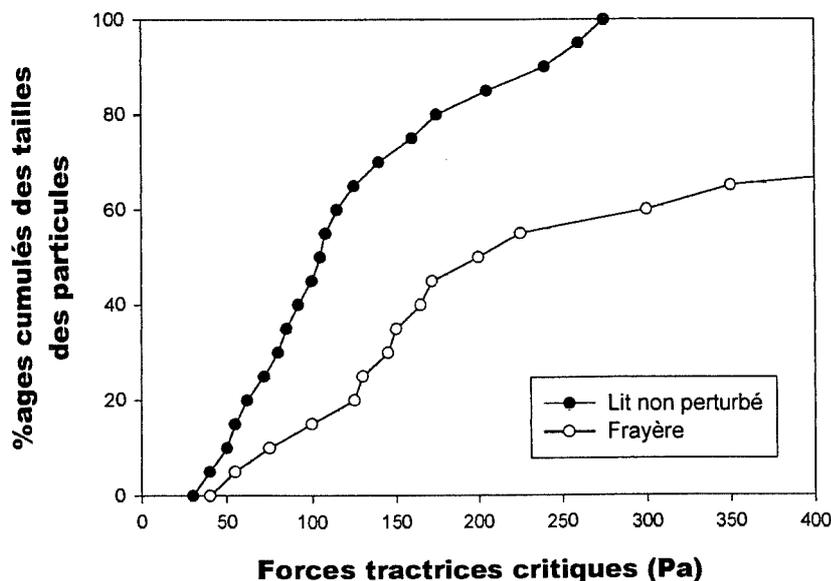


Figure 10 - Distributions des forces tractrices critiques calculées (mise en mouvement) pour des substrats de ponte du saumon "chum" comparées à des zones du lit de la rivière non perturbées par l'activité reproductrice des poissons. Modifié d'après Montgomery et al. (1996).

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

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

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

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

CONCLUSION : LA GESTION ECOLOGIQUE DES RIVIERES

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

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

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

REMERCIEMENTS

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

BIBLIOGRAPHIE

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

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

- JONES J.W. & BALL J.N., 1954. The spawning behaviour of brown trout and salmon. *Brit. J. Anim. Behav.*, 2, 103-114.
- JUNGWIRTH M. & WINKLER H., 1984. The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), danube salmon (*Hucho hucho*), arctic char (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta fario*). *Aquaculture*, 38, 315-327.
- KONDOLF M.G., CADA G.F., SALE M.J. & FELANDO T., 1991. Distribution and stability of potential salmonid spawning gravels in steep boulder-bed streams of the eastern Sierra Nevada. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 120, 177-186.
- KONDOLF M.G., SALE M.J. & WOLMAN M.G., 1993. Modification of fluvial gravel size by spawning salmonids. *Water Resour. Res.*, 29 (7), 2265-2274.
- LAPOINTE M.F. & PAYNE B., 1996. Between-reach contrast in channel form, hydraulics, lateral stability and riffles sand content in an unstable gravel bed river : implications for atlantic salmon habitat. *LECLERC M., CAPRA H., VALENTIN S., BOUDREAU A. & COTÉ Y. (eds), Proceedings of the second IAHR Symposium on Habitat, Ecohydraulics 2000*, INRS-Eau, Québec (Canada), Vol. B, 331-366.
- LARONNE J.B., OUTHET D.N., CARLING P.A. & McCABE T.J., 1994. Scour chain employment in gravel bed rivers. *Catena*, 22, 299-306.
- LECLERC M., BOUDREAU P., BECHARA J.A. & BELZILE L., 1996. Numerical method for modelling spawning habitat dynamics of landlocked salmon, *Salmo salar*. *Regul. Rivers : Res. Management*, 12, 273-285.
- LECLERC M., BOUDREAU P., BECHARA J., BELZILE L. & VILLENEUVE, D., 1994. Modélisation de la dynamique de l'habitat des jeunes stades de saumon atlantique (*Salmo salar*) de la rivière Ashuapmushuan (Québec, Canada). *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, 332, 11-32.
- LELEK A. & PENAZ M., 1963. Spawning of *Chondrostoma nasus* (L.) in the Brumovka River. *Zoologické Listy*, 12 (2), 121-134.
- LEMAN V.M., 1989. Classification of salmon (Genus *Oncorhynchus*) redds in the Kamchatka river basin. *J. Ichthyol.*, 29, 148-158.
- LEMING G., KOCH G., HURTGEN C. & PISSART A., 1987. Les transports en suspension de la Meuse, l'Ourthe et la Hoëgne. *Bull. Soc. Géogr. Liège*, 23, 39-61.
- LISLE T.E., 1989. Sediment transport and resulting deposition in spawning gravels, North Coastal California. *Water Resour. Res.* 25 (6), 1303-1319.
- LISLE T.E. & LEWIS J., 1992. Effects of sediment transport on survival of salmonid embryos in a natural stream : a simulation approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 49, 2337-2344.
- MALAVOI J.R. & SOUCHON Y., 1989. Méthodologie de description et quantification des variables morphodynamiques d'un cours d'eau à fond caillouteux. Exemple d'une station sur la Fillière (Haute Savoie). *Rev. Géogr. Lyon*, 64(4), 252-259.
- MANN R., BARAS E. & PHILIPPART J.C., 1998. Habitat requirements of fish : Cyprids. *COWX I.G. & WELCOMME R.L. (eds), Rehabilitation of rivers for fish. A study undertaken by the European Inland Fisheries Advisory Commission of FAO*, Fishing News Books-Blackwell Science, Oxford, 28-41.
- MASON J.C., 1969. Hypoxial stress prior to emergence and competition among coho salmon fry. *J. Fish. Res. Board Can.*, 26, 63-91.
- McNEIL W.J., 1964. Redd surimposition and egg capacity of pink salmon in spawning beds. *J. Fish. Res. Board Can.*, 21 (6), 1385-1396.
- MILHOUS, R.T., 1996. Modelling of instream flow needs : the link between sediment and aquatic habitat. *LECLERC M., CAPRA H., VALENTIN S., BOUDREAU A. & COTÉ Y. (eds), Proceedings of the second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics, Ecohydraulics 2000*, INRS-Eau, Québec (Canada), Vol. B, 319-330.
- MILLS C.A., 1981. The attachment of dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), eggs to the spawning substratum and the influence of changes in water current on their survival. *J. Fish Biol.*, 19, 129-134.
- MILLS C.A. & MANN R.H.K., 1985. Environmentally-induced fluctuations in year-class strength and their implications for management. *J. Fish Biol.*, 27 (Suppl. A), 0-996
- MOIR H., SOUSBY C. & YOUNGSON A., 1996. Geomorphological and hydraulic controls on Atlantic salmon spawning habitat in a tributary of the river Dee, Scotland. *LECLERC M., CAPRA H., VALENTIN S., BOUDREAU A., & COTÉ Y. (eds), Proceedings of the second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics, Ecohydraulics 2000*, INRS-Eau, Québec (Canada), Vol. A, 3-10.
- MONTGOMMERY D.R., BUFFINGTON J.M., PETERSON N.P., SCHUETT-HAMES D. & QUINN T.P., 1996. Stream-bed scour, egg burial depths and the influence of salmonid spawning on bed surface mobility and embryo survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53, 1061-1070.
- NAIMAN R.J., MELLILO J.M. & HOBBIE J.E., 1986. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). *Ecology*, 67 (5), 1254-1269.
- NAWA R.K. & FRISSEL C.A., 1993. Measuring scour and fill of gravel streambeds with scour chains and sliding-bead monitors. *N. Am. J. Fish. Management*, 13, 634-639.
- NEWBURY R. & GABOURY M., 1993. Exploration and rehabilitation of hydraulic habitats in streams using principles of fluvial behaviour. *Freshwater Biol.*, 29, 195-210.
- OVIDIO M., BARAS E., GOFFAUX D., BIRTLES C. & PHILIPPART J.C., 1998. Environmental unpredictability rules the autumn migration of brown trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia*, 263-274 and 371-372.
- PARKINSON D., 1997. *Etude éco-hydraulique comparée de l'habitat de vie sous gravier de l'ombre commun, Thymallus thymallus (L.) et du barbeau fluviatile, Barbus barbus (L.), dans le bassin de l'Ourthe*, Mémoire de Licence en Sciences biologiques, Université de Liège, 54 p. + annexes.
- PARKINSON D., 1998. *Etude des relations entre la dynamique fluviale et la production des larves de poissons lithophiles. Le cas de l'ombre commun (Thymallus thymallus) et du barbeau fluviatile (Barbus barbus) dans le bassin de la Meuse*, Rapport d'activités doctorales pour l'année 1997-1998, 8 p.
- PAUQUET A., 1992. *Les inondations de l'Ourthe inférieure : évolution de leur fréquence et de leur impor-*

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

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

Adresses des auteurs :

Denis PARKINSON
Jean-Claude PHILIPPART
Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture.
Institut de Zoologie, Université de Liège,
Quai Van Beneden, B 4020 Liège - Belgique

François PETIT
Geoffrey PERPINIEN
Département de Géographie physique
Institut de Géographie, Université de Liège,
Allée du 6 Août, 2 - Bât. B 11
Sart Tilman - B 4000 Liège - Belgique