ÉTUDE DU MACROHABITAT DE REPRODUCTION DE LA TRUITE COMMUNE (*SALMO TRUTTA* L.) DANS UNE RIVIÈRE PYRÉNÉENNE, LA NESTE DU LOURON. ÉVALUATION D'UN POTENTIEL DE L'HABITAT PHYSIQUE DE REPRODUCTION.

M. DELACOSTE, P. BARAN, F. DAUBA et A. BELAUD.

Laboratoire d'Ingénierie Agronomique, Equipe Environnement Aquatique et Aquaculture, ENSAT, 145 Av. de Muret, 31076 TOULOUSE Cedex, France.

RÉSUMÉ

Le macrohabitat de reproduction de la truite commune (*Salmo trutta* L.) a été étudié sur la Neste du Louron, sur 61 faciès d'écoulement (pool, radier, ...) distribués en 8 stations. Ces faciès ont été caractérisés par des variables physiques (vitesse du courant au fond et en surface, profondeur, granulométrie, pente, débit) et biologiques (densité et biomasse de truites, densité de frayères de truites (nid de frai)). Les résultats montrent que, à l'échelle du faciès, la densité de frayères n'est corrélée ni à la densité ni à la biomasse de truites présentes dans le faciès, ni aux variables de profondeurs, ni à la largeur du faciès. Elle est, par contre, significativement corrélée au pourcentage de surface du faciès occupé par une granulométrie favorable à la reproduction (0,2-5 cm), aux variables granulométriques, aux variables de vitesses, au rapport débit/largeur, et à la pente. A l'échelle stationnelle, il existe en revanche une corrélation significative entre la densité de frayères et les densité et biomasse de truites.

Une relation statistique a été établie à partir d'une régression multiparamétrique sur un échantillon témoin de 41 faciès tirés au hasard. Elle utilise 4 variables et explique 87 % de l'abondance des frayères des différents faciès. Cette relation a ensuite été validée sur un échantillon test de 20 faciès non utilisés lors de la régression multiparamétrique. Des applications de ce type de relation sont envisagées.

Mots-clés : truite, macrohabitat, reproduction, frayères, potentiel de reproduction du milieu physique.

A STUDY OF BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA* L.) SPAWNING MACROHABITAT IN A FRENCH MOUNTAIN STREAM. EVALUATION OF A PHYSICAL HABITAT POTENTIAL FOR SPAWNING.

SUMMARY

Macrohabitat used by brown trout (*Salmo trutta* L.) for spawning was studied in the Neste du Louron river, in 61 morphodynamic units (pool, riffle,...) distributed in 8 reaches. These units have been characterized by physical variables (surface and bottom current velocity, depth, substrat size, water gradient, discharge) and by biological variables (trout density and biomass, trout redds density). Results showed that, at a morphodynamic unit

Article available at http://www.kmae-journal.org or http://dx.doi.org/10.1051/kmae:1993002

scale, there are no correlation between redds density and (1) trout density and biomass in this morphodynamic unit, (2) depth variables, (3) width of unit. There are high correlations between redds density and (1) the percentage of bottom area with gravel suitable for spawning (0,2-5 cm), (2) substrat size, (3) current velocity variables, (4) flow/width variable, (6) water gradient. At a reach scale, there are significant correlations between redds density and trout density and biomass.

A statistical relation has been assessed from multiparametric regression, and from a sample of 41 morphodynamic units randomly chosen. It uses 4 variables and explains 87 % of the redds density. This relation has then been validated on another sample of 20 morphodynamic units. Some applications from these relations are briefly discussed.

Key-words : trout, macrohabitat, spawning, redds, physical habitat spawning potential.

INTRODUCTION

La compréhension des relations entre le poisson et son habitat est une des préoccupations majeures de la recherche sur l'écologie des salmonidés. Ces études ont pour but de déterminer des relations permettant, à partir de l'évaluation d'une qualité d'habitat, de prédire des biomasses de poissons (CUINAT, 1971; WESHE, 1976; BINNS et EISERMAN, 1979; RALEIGH *et al.*, 1986; LANKA *et al.*, 1987), des croissances (BEAUDOU et CUINAT, 1990) ou des productions (SCARNECCHIA et BERGENSEN, 1987). Pour les gestionnaires, ces modèles sont des outils particulièrement utiles lors d'aménagements ou de perturbations, car ils permettent de quantifier un impact sur le milieu. De plus, en identifiant les conditions d'habitat limitant la population, les gestionnaires ont la possibilité de focaliser leurs actions sur des points précis dans le but d'améliorer la situation s'il y a lieu. FAUSH *et al.* (1988) recensent 99 modèles d'habitat. Seuls 5 prennent en compte des variables directement liées à l'habitat de reproduction, bien que certains tiennent compte de variables qui y sont indirectement liées. Ceci peut être une cause d'erreurs pour certains modèles prédictifs, admettant l'hypothèse que la reproduction n'est pas limitante. L'étude de l'habitat de reproduction est donc importante.

Dans l'approche des relations entre la truite et son habitat, l'échelle de travail constitue un facteur déterminant (HAURY *et al.*, 1991). L'étude de l'habitat peut en effet se faire à plusieurs échelles : segment (=station), macrohabitat, microhabitat (MALAVOI, 1989). Le choix du site de fraie par la truite s'effectue à l'échelle du microhabitat (SHIRVELL et DUNGEY, 1983). La plupart des études sur l'habitat de reproduction des salmonidés sont faites à l'échelle du microhabitat (SMITH, 1973; REISER et WESCHE, 1977; SHIRVELL et DUNGEY, 1983; GROST *et al.*, 1990. etc...). Celles traitant du macrohabitat sont rares. Pourtant, le passage du microhabitat au macrohabitat permet d'envisager l'écosystème rivière à une échelle plus fonctionnelle. En effet, le macrohabitat est une somme de microhabitats. Et c'est, entre autres, de la quantité et de la qualité de ces microhabitats que va dépendre la capacité d'accueil du milieu (HUNTER, 1991).

Le but de cette étude est donc de décrire l'habitat de reproduction de la truite commune, à l'échelle du macrohabitat, dans une rivière de montagne. Ceci afin de permettre, entre autres, de répondre à deux questions :

— Y a-t-il concordance entre les variables corrélées avec l'habitat de reproduction, aux échelles du macro et du microhabitat ?

— Peut-on établir une relation statistique évaluant un potentiel d'habitat physique de reproduction, à l'échelle du macrohabitat ?

SITE D'ÉTUDE

La Neste du Louron

La Neste du Louron (Hautes-Pyrénées) est une rivière représentative des rivières de moyenne montagne de la chaîne pyrénéenne. Elle est formée principalement par deux torrents confluant aux environs de 1200 m d'altitude : la Neste de la Pez et la Neste de Clarabide, prenant leur source vers 2600 m. Elle est longue de 22 km, pour une largeur variant de 5 à 10 m. Sa pente moyenne est légèrement supérieure à 2 % et son bassin versant est de 140 km² (DECAMPS, 1967). Jusqu'à Avajan, la vallée présente la forme d'une auge glaciaire à fond relativement plat et à versant dissymétrique (pentes plus abruptes sur le versant exposé à l'Est). Au centre de l'auge, subsiste un verrou glaciaire au niveau de Génos où une retenue a été aménagée. En aval d'Avajan, la vallée se resserre sur plusieurs kilomètres.

La température maximale de l'eau de la Neste du Louron est de 14 °C. Les concentrations en nitrates sont toujours inférieures à 1,5 mg/l, la conductivité varie de 37 à 128 microS/cm, et les concentrations de calcium de 5,5 à 20 mg/l, selon les stations et les saisons (1 mesure par saison et par station).

Du point de vue hydrologique, la Neste du Louron présente un régime nival avec un maximum de débit très marqué au mois de juin et un étiage prononcé en hiver.

La Neste du Louron est un cours d'eau d'ordre 3 (classification de HORTON, 1945, *in* WELCOMME ,1985).

Le peuplement piscicole est constitué de truites communes (*Salmo trutta* L.), espèce dominante, accompagnée du chabot (*Cottus gobio* L.). Les seuls déversements de poissons effectués sont constitués de "truites portions". Aucune n'a cependant été recapturée par pêche électrique en dehors des jours suivant immédiatement les déversements.

Stations d'étude

Les 8 stations d'étude sont situées à des altitudes variant de 990 m à Saoussas, à 720 m à Arreau (figure 1). Leurs caractéristiques sont portées dans le tableau I. Les stations de Saoussas (1), Loudenvielle (2), Avajan (6), Cazeaux-Debat (7) et Arreau (8) sont situées dans des portions encaissées de la Neste du Louron. Par contre, au niveau des stations d'Adervielle (3), Pouchergue (4) et Vielle Louron (5), la rivière garde des possibilités de divagation dans un lit majeur relativement large.

Tableau I : Caractéristiques moyennes des secteurs d'étude.
Table I : Mean characteristics of the studied sectors.

Secteur	Nombre de faciès	Longueur moyenne (m) des faciès	PGF (*)	Pente moyenne des faciès (%)	Pente moyenne des secteurs (%)	Densité de truites (trf/ha)	Biomasse de truites (kg/ha)	Densité moyenne de frayères/m par faciès	Densité de frayères/m du secteur
1	4	36.38	23.34	1.16	3.19	2800.00	548.90	1.48	3.031
2	10	36.64	6.70	0.99	2.50	700.00	101.70	0.52	0.686
3	4	29.23	4.37	0.69	2.37	637.64	47.69	0.27	0.222
4	6	23.83	5.94	0.82	3.46	933.61	76.83	0.22	0.231
5	4	40.20	7.96	0.99	3.37	779.40	38.53	0.40	0.189
6	8	29.76	13.52	0.72	2.41	4016.67	282.70	1.80	1.726
7	11	15.61	3.66	1.28	8.17	3360.94	230.91	0.61	0.710
8	7	16.99	4.33	0.95	5.57	2737.81	144.85	0.64	0.816

* : pourcentage de granulométrie favorable.
* : percentage of bottom with suitable gravel for spawning.

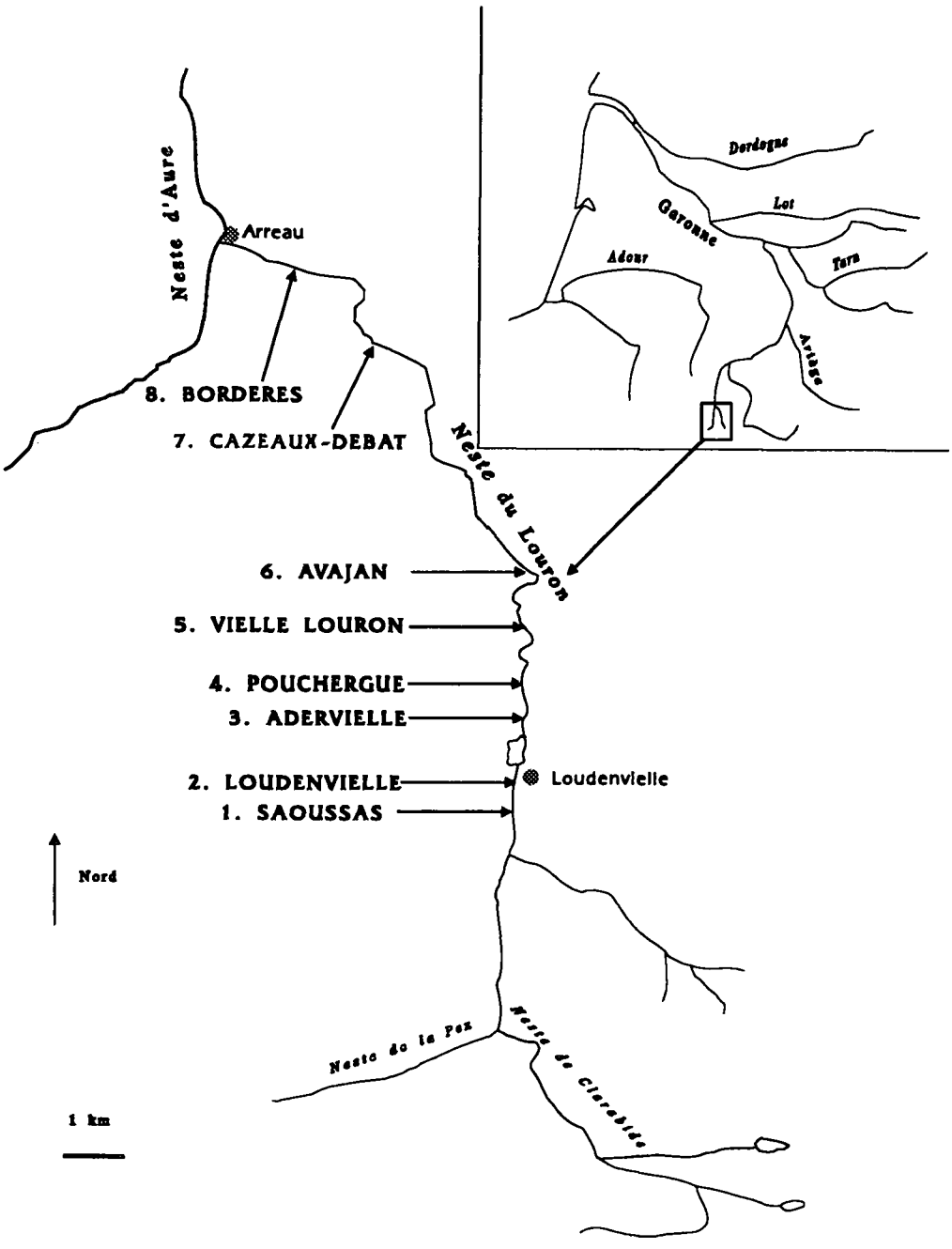

Figure 1 : Situation géographique.

Figure 1 : Geographical situation.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Variables physiques

Chacune des 8 stations d'étude a été subdivisée en unités morphodynamiques (MALAVOI, 1989), zones qui se caractérisent par une pente, une vitesse de courant et une profondeur homogènes. Le choix des unités (ou faciès) a été effectué visuellement en période d'étiage. Leur longueur varie de 6 à 124 m.

Les débits ont été très stables durant toute la période de reproduction, époque à laquelle les mesures d'habitat ont été effectuées (décembre à janvier). Plusieurs transects transversaux ont été effectués dans chaque faciès (en moyenne, 1 transect tous les 5,75 m). Le nombre de transects par faciès a été déterminé selon les recomandations de PARENT (1991) qui propose, pour chaque type de faciès, un nombre optimal de transects à effectuer afin de limiter les erreurs d'estimation de la vitesse et de la profondeur moyenne. Sur ces transects, la vitesse du courant à 7 cm du fond (mesurée à 1 cm/s près, à l'aide d'un courantomètre Marsh Mc Birney modèle 201 D) correspondant à la vitesse focale ressentie par la truite creusant sa frayère (SHIRVELL et DUNGEY, 1983), et la profondeur (sondage au cm près) ont été mesurées. Selon la largeur et le degré d'hétérogénéité du faciès, le pas de mesure a varié de 0,5 à 1 m. Les moyennes et les écarts types des profondeurs et des vitesses au fond ont été calculés pour chaque faciès.

La largeur moyenne des faciès a été calculée à partir de ces transects.

La vitesse de surface a été mesurée en calculant la vitesse d'écoulement d'un colorant sur chaque faciès (BINNS, 1982).

Les débits ont été estimés, en période de reproduction, à l'aide d'une "Perche Pyrée" intégrant la vitesse du courant sur toute la section mouillée.

La pente de la ligne d'eau de chaque faciès a été obtenue par un goniomètre.

La granulométrie de tous les faciès a été estimée visuellement pour l'ensemble du faciès considéré, et selon la classification de CAILLEUX (CHAVEROCHE, 1990).

Classes :
- > 60 cm : gros blocs
- 20-60 cm : petits blocs
- 10-20 cm : gros galets
- 2-10 cm : petits galets
- 0,2-2 cm : graviers
- < 0,2 cm : sable

Dans chaque faciès, les surfaces de toutes les zones de granulométrie utilisables par la truite pour s'y reproduire ont été mesurées (à 25 cm^2 près). Les bornes de la classe granulométrique jugée favorable à la reproduction (0,2 à 5 cm de diamètre) ont été définies à la suite d'une étude préliminaire des frayères de truites fario sur la Neste du Louron durant l'hiver 1991-92, et d'après les données de plusieurs auteurs sur différentes rivières (JONES et BALL, 1954 ; NIHOUARN, 1983 ; FRAGNOUD, 1987 ; CRISP et CARLING, 1989 ; MAISSE et BAGLINIERE, 1991). Seules les zones mesurant au minimum 20 cm de côté ont été prises en compte. La somme de ces surfaces unitaires, ramenée à la surface du faciès, donne le pourcentage de granulométrie favorable à la reproduction (codé PGF).

Caractéristiques biologiques

Les densités et biomasses de truites communes de chaque faciès ont été estimées par pêche électrique, selon la méthode de De Lury (DE LURY, 1951). Les truites ont été mesurées au mm près et pesées au gramme près. Le nombre de campagnes varie de 1 à 3 selon les stations, effectuées à différentes saisons. Les biomasses et densités utilisées dans cette étude sont celles relevées hors période de reproduction. Les secteurs de Saoussas (1) et de Loudenvielle (2) sont le siège d'une importante remontée de géniteurs du lac de Génos situé à quelques centaines de mètres à l'aval (figure 1). Ces 2 secteurs

n'ont pas été utilisés dans l'étude des relations entre la population de truites du secteur de rivière et l'abondance de frayères. Ils ont, par contre, été utilisés dans l'étude des relations entre les caractéristiques d'habitat et l'abondance de frayères.

Les frayères (nid de frai) de chaque faciès ont été comptées durant la période de reproduction 1991-92, de novembre à janvier, au cours de plusieurs comptages hebdomadaires. Les critères pris en compte ont été :

— une aire elliptique où graviers et galets apparaissent nus, de couleur souvent différente en raison de l'absence de couverture périphythique (PLASSERAUD *et al.*, 1990),

— la présence d'une dépression, immédiatement suivie d'un dôme (FRAGNOUD, 1987).

Les dépôts de graviers et les dépressions à l'aval de blocs pouvant aisément être confondus avec des frayères, n'ont pas été pris en compte. Le nombre de frayères a été ramené à une densité par mètre de berge pour chaque faciès, unité plus facilement appréhendable.

L'emplacement des frayères a été cartographié. La fréquence des séances de comptage a permis de mettre en évidence des phénomènes de surcreusement. Dans les cas de surcreusement, toutes les frayères (surcreusées comprises) ont été comptées.

Traitement de données

Les relations entre les caractéristiques physiques du milieu et la densité de frayères de truites ont été étudiées à partir de plusieurs techniques de corrélation.

La normalité de la distribution conjointe des couples de variables aléatoires utilisées dans l'analyse a été testée à partir du test de KOLMOGOROV-SMIRNOV. Lorsque celle-ci a été validée, des régressions simples ont été réalisées. La validité des modèles linéaires obtenus a été testée à partir de l'examen des résidus réduits (TOMASSONE *et al.*, 1983). Lorsque les hypothèses d'indépendance et de normalité de la distribution des fréquences relatives cumulées des résidus réduits ont été rejetées, des transformations de variables ont été effectuées afin d'obtenir le meilleur ajustement linéaire.

Lorsque l'hypothèse de la normalité de la distribution conjointe des couples de variables aléatoires a été rejetée, la méthode non paramétrique du coefficient de corrélation de rang de SPEARMAN a été utilisée.

Les techniques de régressions multiples progressives (TOMASSONE *et al.*, 1983 ; DAGNELIE, 1975) ont été appliquées sur un échantillon témoin de 41 faciès tirés au hasard parmi les 61 faciès de départ, afin d'obtenir un modèle multivarié. La validité de ce modèle a été testée à la fois sur l'échantillon témoin, mais surtout sur l'échantillon des 20 faciès restant après le tirage de l'échantillon témoin. L'examen du coefficient de corrélation multiple et des résidus réduits a permis de valider cette approche.

RÉSULTATS

Densité de frayères par type de macrohabitat

Les densités de frayères rencontrées varient de 0 à 4,04 frayères par mètre entre les différents faciès. Cependant, une certaine homogénéité peut être observée en fonction des types de faciès. Un classement des grands groupes de faciès morphodynamiques en fonction de leur densité de frayères a été établi (n = nombre de faciès de ce type étudiés) :

— plats lents (3,75 frayères / m en moyenne, n = 2),

— radiers (1,53 frayères / m en moyenne, n = 5),

— rapides profonds (0,94 frayère / m en moyenne, n = 8),

— pools (0,93 frayère / m en moyenne, n = 8),

— plats courants (0,59 frayère / m en moyenne, n = 14),

— radiers rapides (0,25 frayère / m en moyenne, n = 8),

— rapides cascadants (0,08 frayère / m en moyenne, n = 2),

— rapides (0,03 frayère / m en moyenne, n = 13).

Densité de frayères, et densité et biomasse de truites

En utilisant les 6 stations non influencées par la migration de reproduction des truites du Lac de Génos :

— à l'échelle du faciès, il n'y a pas de relation significative entre la densité de frayères et la densité ou la biomasse de truites,

— à l'échelle stationnelle, il existe par contre une relation significative entre la densité de frayères d'une station et la densité ($r^2 = 0,81$; $p < 0,05$) ou la biomasse ($r^2 = 0,81$; $p < 0,05$) de truites de cette station.

Densité de frayères et caractéristiques physiques des faciès

Transformation des variables

La variance augmentant avec la moyenne, les variables caractérisant l'abondance de frayères, le pourcentage de granulométrie favorable, la profondeur moyenne, la largeur et la pente ont été modifiées par la transformation par la racine carrée qui a pour effet de stabiliser la variance (TOMASSONE *et al.*, 1983). Pour la variable débit/largeur, une transformation par l'inverse a été réalisée. La variable vitesse de surface a été transformée par la fonction logarithmique. Les relations entre les variables de milieu et la densité des frayères ont été établies à partir de ces variables transformées.

Sur les 61 faciès des 8 stations étudiées, les résultats montrent que la densité de frayères est significativement corrélée à la vitesse de surface, au rapport débit du faciès/largeur du faciès, à la pente, à la vitesse moyenne au fond, aux classes granulométriques 0,2-2 cm, 20-60 cm, 10-20 cm, 2-10 cm, et < 0,2 cm.

La densité de frayères n'est par contre pas corrélée à la profondeur moyenne, ni à la largeur des faciès. Il n'existe pas non plus de corrélation significative entre la densité de frayères et les coefficients de variation de la vitesse au fond et de la profondeur.

Régressions linéaires

Sur les 9 variables significativement corrélées à la densité de frayères, seule la variable débit du faciès/largeur du faciès a permis un ajustement linéaire satisfaisant ($r^2 = 0,42$; $p<0,01$) (figure 2).

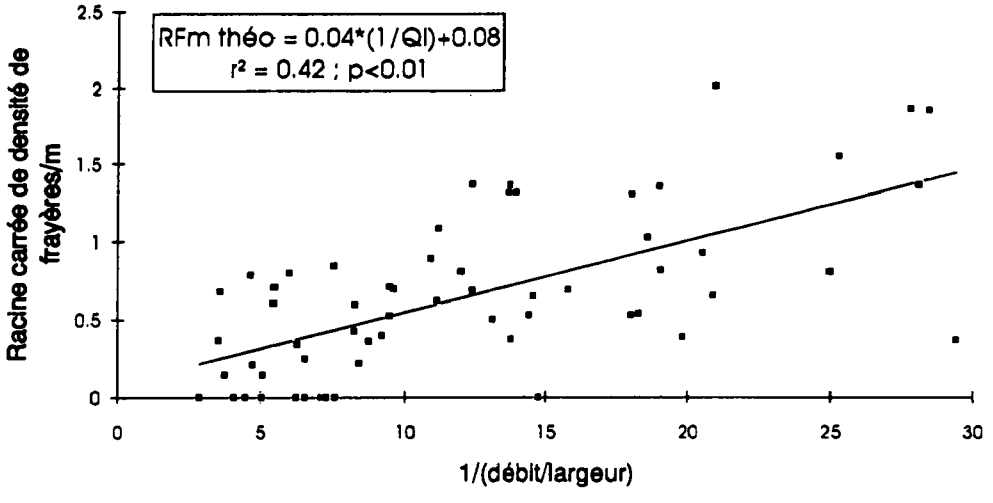

Figure 2 : Relation entre la densité de frayères et le rapport débit/largeur.

Figure 2 : Relationship between redds density and flow/width variable.

Coefficient de corrélation de rang de SPEARMAN (rs)

Sur les 8 autres variables ne permettant pas un ajustement linéaire, 4 remplissent les conditions du test des coefficients de rang de SPEARMAN, indiquant bien une liaison avec la densité de frayères. Il s'agit du pourcentage de granulométrie favorable (rs = 0,846 ; p<0,001), de la vitesse de surface (rs = -0,6370 ; p<0,001), de la pente (rs = -0,4990 ; p<0,001), et de la vitesse moyenne au fond (rs = -0,4349 ; p<0,001) (figure 3).

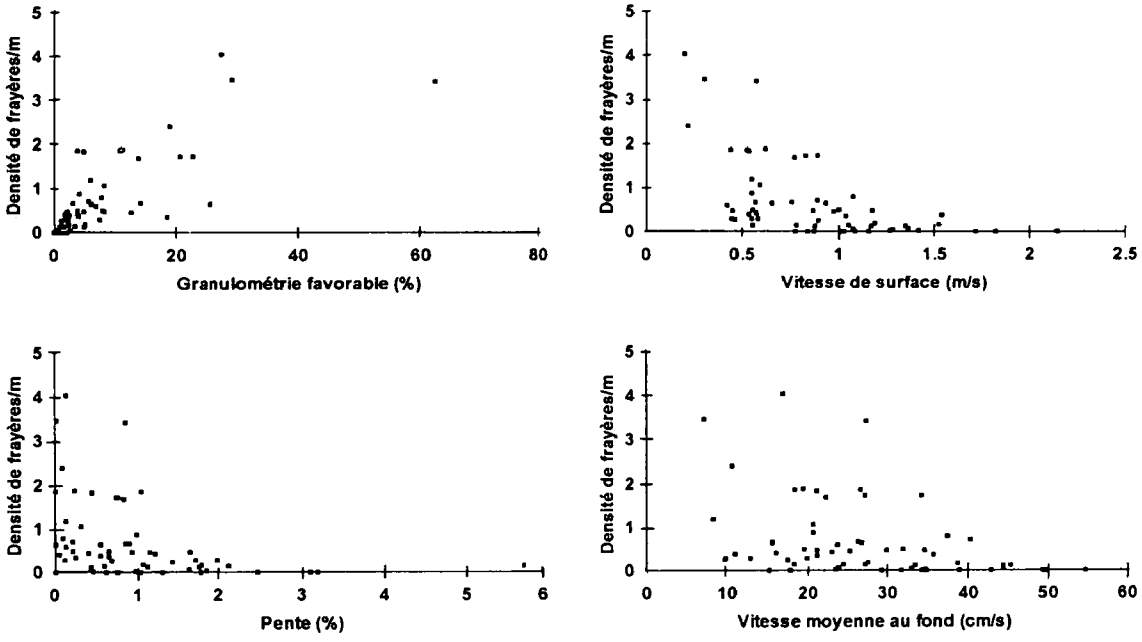

Figure 3 : Relation entre la densité de frayères et le pourcentage de granulométrie favorable, la vitesse de surface (m/s), la pente (%), et la vitesse moyenne au fond (cm/s).

Figure 3 : Relationship between redds density and percentage of bottom area with gravel suitable for spawning, surface water velocity (m/s), water gradient (%), bottom current velocity (cm/s).

Régressions multiples

Les caractéristiques d'abondance de frayères des 2 séries de faciès (faciès témoins et faciès tests) ne diffèrent pas significativement (t de STUDENT, p<0,05).

Une régression multiple progressive (modèle pas à pas) a permis de sélectionner, sur les 41 faciès témoins, 4 variables de l'habitat physique qui expliquent 87 % de la densité de frayères des différents faciès (r^2 = 0,87 ; p<0,01)(figure 4).

$$\sqrt{Fm.} = 0{,}179 \times \sqrt{PGF} + 0{,}217 \times \sqrt{Pente} - 0{,}899 \times Log(VS2) - 0{,}173 \times \sqrt{Pf} + 1{,}234$$

où Fm : nombre de frayères par mètre,
PGF : pourcentage de granulométrie favorable,
Pente : pente,
VS2 : vitesse de surface,
Pf : profondeur moyenne.

Ce modèle satisfait aux conditions requises par les statistiques d de DURBIN-WATSON (1,72<d<2,28) et D de KOLMOGOROV-SMIRNOV (D = 0,047<0,207) pour un risque de 5 %.

L'application de ce modèle aux 20 faciès tests nous permet de valider cette relation. Les 4 variables physiques selectionnées expliquent, en effet, 70 % de la densité de frayères des faciès tests (r^2 = 0,70 ; p<0,01)(figure 4). L'examen des résidus réduits indique que leur indépendance est respectée (d de DURBIN-WATSON compris dans l'intervalle 1,42<d<2,58) et le test de KOLMOGOROV-SMIRNOV indique une distribution normale des résidus (D = 0,15<0,29). La pente n'est pas significativement différente de 1, et le décalage à l'origine non significativement différent de 0 (t de STUDENT, p<0,05).

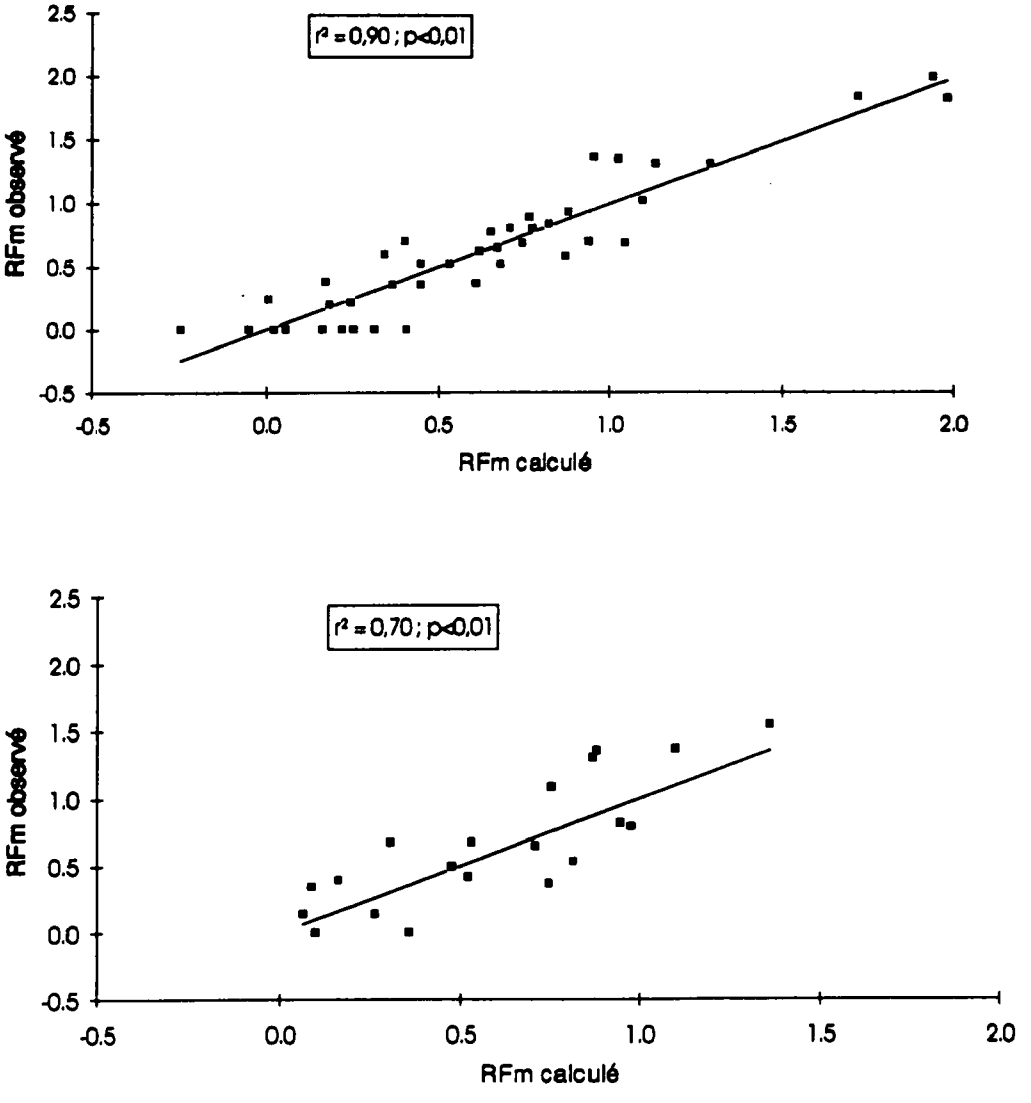

Figure 4 : Régression multiple à 4 variables, établie sur les 41 faciès témoins (graphique du haut) et validée sur les 20 faciès tests (graphique du bas). RFm : racine carrée de la densité de frayères.

Figure 4 : Multiparametric regression using 4 variables, assessed from 41 morphodynamic units randomly chosen (top) and validated from 20 other morphodynamic units (bottom). RFm : (redds density/m)$^{1/2}$.

DISCUSSION

La reproduction de la truite en 1990 s'est très bien déroulée sur la Neste du Louron, comme le prouvent les densités élevées de frayères. Les géniteurs étaient nombreux sur les zones favorables. Ceci suggère que l'exploitation de l'habitat de reproduction est proche de son maximum. Plusieurs cas de surcreusement, significatifs d'une surexploitation de l'habitat favorable (MC NEIL, 1964), ont même été constatés.

Type de macrohabitat utilisé

La plupart des études soulignent l'importance de l'interface pool-radier en temps que macrohabitat de reproduction (STUART, 1953 ; WHITE et BRYNILDSON, 1967 ; REISER et WESCHE, 1977 ; WITZEL et Mac CRIMMON, 1983). OTTAWAY *et al.* (1981) constatent sur la Teesdale (où les séquences pool-radier sont rares) que peu de truites fraient dans les queues de pools, et que les faciès utilisés ne peuvent en aucun cas être assimilés à des pools ou des radiers. BAGLINIERE *et al.* (1979) signalent sur le bassin du Scorff une utilisation préférentielle des plats et des radiers.

Sur la Neste du Louron, les pools et les radiers représentent 21% des faciès étudiés. Les séquences pool-radier sont rares. Pourtant, ces types de faciès sont bien utilisés : les pools au niveau de leur partie terminale, ou des bancs de convexité (MALAVOI, 1989), les radiers sur toute leur surface. Les faciès les plus utilisés sont les plats lents, de faible profondeur moyenne et à écoulement plus ou moins laminaire. Les faciès de type rapide profond présentent de bonnes densités de frayères. Celles-ci sont situées au niveau des veines de courants secondaires des bordures. Les rapides sont les faciès les moins favorables à la reproduction, leur faible pourcentage de granulométrie favorable et leur forte vitesse moyenne constituant des caractéristiques défavorables.

Densité de frayères, et densité et biomasse de truites

L'absence de relation significative, à l'échelle du faciès, entre la densité de frayères et les densité et biomasse de truites montre que la truite ne fraie pas nécessairement dans le macrohabitat où elle vit. Cependant, l'existence de corrélations significatives à l'échelle stationnelle entre les biomasse et densité de truites et la densité de frayères indique que les migrations de reproduction sont courtes sur les stations situées à l'aval du lac de Génos; la plupart des truites se reproduisant dans les stations où elles vivent. Il est bon de préciser que la Neste du Louron présente des secteurs de forte pente, rendant difficiles les migrations. De même, ses affluents sont caractérisés par de très fortes pentes.

Nous serions donc dans le cas décrit par VIBERT (1960) de truites occupant un habitat favorable à la fois à leur croissance et à leur reproduction, et qui, par le fait même, sont sédentaires. BEARD et CARLINE (1991), travaillant à une échelle stationnelle, trouvent aussi une corrélation significative entre les densités de frayères et de truites.

Densité de frayères et caractéristiques physiques des faciès

Granulométrie

Dans cette étude, on constate que l'abondance de frayères est très significativement corrélée à 5 des 6 classes granulométriques utilisées pour décrire le substrat du faciès (corrélation négative avec les particules supérieures à 10 cm de diamètre, et positive avec les particules inférieures à 10 cm). BAGLINIERE *et al.* (1979), NIHOUARN (1983), WITZEL et Mac CRIMMON (1983) ont déjà souligné que les zones propices au frai sont surtout déterminées par la granulométrie. Cependant, l'utilisation de la granulométrie définie en classes n'est pas totalement satisfaisante lorsqu'on s'intéresse à la reproduction. En effet, un faciès peut avoir un bon pourcentage de graviers, mais ceux-ci, disséminés entre des blocs et galets, ne formeront pas de plages homogènes. Or, la truite, en fonction de sa taille, ne peut mettre en mouvement les matériaux au delà d'un certain diamètre pour creuser sa frayère. REISER et WESCHE (1977) indiquent d'ailleurs que la taille du substrat est importante, en accord avec la construction de la frayère et la capacité de la femelle à

creuser et à mettre en mouvement les matériaux. OTTAWAY *et al.* (1981) signalent que la truite semble frayer partout où le substrat est suffisamment fin pour être remué. La truite ne peut donc frayer que sur des zones à granulométrie favorable et relativement homogène. D'où la nécessité d'une variable intégrant les notions de surfaces de granulométrie homogène et de classes granulométriques, comme la variable "pourcentage de granulométrie favorable", qui est la variable la plus corrélée à la densité de frayères des différents faciès. BEARD et CARLINE (1991) trouvent aussi une corrélation significative entre la granulométrie favorable à la reproduction et la densité de frayères.

Vitesses de courant

La densité de frayères est aussi significativement corrélée (corrélation négative) aux variables exprimant des vitesses de courant. Nous pouvons rappeler le rôle rempli par le courant qui va permettre le creusement de la frayère par évacuation des particules mises en mouvement par la truite (MILNER *et al.*, 1981), et qui par son action indirecte va permettre d'oxygéner les frayères (CRISP, 1989). SHIRVELL et DUNGEY (1983) émettent l'hypothèse que la sélection du substrat se ferait par une sélection de la vitesse. De nombreuses études, relatives aux microhabitats, ont déterminé des préférenda de vitesses en dehors desquels peu de frayères étaient rencontrées (SMITH, 1973 ; REISER et WESHE, 1977 ; WITZEL et Mac CRIMMON, 1983 ; FRAGNOUD, 1987; etc...). On peut penser que les truites utilisent peu les faibles vitesses parce que le courant ne remplit plus son rôle d'aide à la formation de la frayère. Les fortes vitesses, quant à elles, sont sans doute évitées pour une question de coût énergétique; les poissons pouvant y évoluer pendant un temps limité, mais pas suffisamment pour y creuser une frayère.

Les variables vitesse de surface, débit/largeur et vitesse moyenne au fond donnent une estimation des conditions d'écoulement général au niveau du faciès. La vitesse de surface, bien que n'ayant pas de signification écologique directe (la couche de surface n'étant jamais utilisée en période de reproduction), est tout de même une variable intéressante. Elle est en effet bien corrélée à la densité de frayères, et facile et rapide à mesurer.

Pente

La pente est corrélée négativement avec la densité de frayères. Elle agit à la fois sur les vitesses de courant et sur la granulométrie, qui ont déjà été discutées. CHAMPIGNEULLE (1978) souligne aussi l'importance de la pente dans la localisation des zones de reproduction du saumon, et GRAHAM *et al.* (1981), au cours d'une approche similaire à celle de cette étude mais à une échelle stationnelle, trouvent aussi une corrélation négative entre la densité de frayères et la pente.

Profondeur

Il n'existe pas de corrélation significative entre la densité de frayères et les caractéristiques de profondeur du faciès (profondeur moyenne et écart type de la profondeur) sur la Neste du Louron. BAGLINIERE *et al.* (1979) indiquent pourtant que les macrohabitats de frai correspondent plutôt à des milieux peu profonds. D'autre part, toutes les études sur le microhabitat de reproduction (SMITH, 1973 ; SHIRVELL et DUNGEY, 1983; FRAGNOUD, 1987; etc...) soulignent l'importance des profondeurs dans le choix du site, GROST *et al.* (1990) concluant même qu'elle est la variable la plus importante. Sur les 582 frayères de la Neste du Louron dont la profondeur a été mesurée, 92% sont situées entre 0,10 et 0,50 mètre. De plus, la profondeur moyenne est une des quatre variables sélectionnées lors de la régression pas à pas (cf paragraphe suivant).

L'absence de relation avec la profondeur moyenne du faciès est sans doute liée au fait que nos faciès les plus profonds (pools) présentent d'assez bonnes densités de frayères. Ces faciès sont caractérisés par leur forte profondeur moyenne, mais également par un coefficient de variation de profondeur important, dû aux queues de pool et aux bancs de convexité (MALAVOI, 1989). Dans un souci de conserver l'entité pool, les bancs de convexité n'ont pas été séparés. Or, ce sont principalement ces zones peu profondes qui sont sélectionnées par les truites pour frayer.

L'hypothèse d'une gamme de profondeur moyenne trop réduite sur les faciès étudiés pour révéler une relation significative n'est pas à écarter.

Régressions multivariées

La validation du modèle statistique a été possible par son application sur 20 faciès morphodynamiques n'ayant pas été utilisés pour son élaboration (phase essentielle lors de la validation d'un modèle de ce type (FAUSH *et al.*, 1988)). La profondeur moyenne, si elle n'est pas corrélée significativement à la densité de frayères, est tout de même la variable apportant le plus d'informations après la prise en compte, lors de la procédure de régression pas à pas, du pourcentage de granulométrie favorable, de la vitesse de surface et de la pente.

Le tableau II compare les densités de frayères observées et calculées par la relation au niveau des types de faciès. On peut y constater la faible différence des densités observées et théoriques. De plus, sur 10 faciès où des problèmes de surcreusement de frayères ont été constatés (significatifs d'une surexploitation du site (MC NEIL, 1964)), 9 d'entre eux ont une densité de frayères calculée inférieure à celle qui a été observée (tableau III). Sur ces 10 faciès, 6 ont été le siège de surcreusement important, et tous ont une densité de frayères calculée inférieure à celle qui a été observée (écart moyen = 0,70). Cette différence exprime bien une sur-utilisation du faciès par rapport aux potentialités d'accueil définies par la relation.

Ainsi, plus qu'un résultat brut, la relation statistique estime un potentiel de reproduction du milieu physique, une capacité d'accueil en tant que macrohabitat de reproduction.

Tableau II : Densité de frayères observée et calculée par la relation pour les différents types de faciès.
(*) : total différent de 61, car un faciès ne se classait dans aucune catégorie.
(**) : différence importante due à des phénomènes de surcreusement sur les faciès plats lents.

Table II : Redds density observed and calculated by model on different types of morphodynamic units.
(*) : total differs from 61, because one unit could not be classed in any group.
(**) : this important difference is due to superimposition in this type of unit.

		radiers	rapides profonds	radiers rapides	rapides	pools	plats lents	plats courants	rapides cascades	
	nombre	5	8	8	13	8	2	14	2	(*)
Observée	densité moyenne de frayères/m	1.53	0.94	0.25	0.03	0.93	3.75	0.59	0.08	
	écart type	1.17	0.67	0.16	0.05	0.82	0.41	0.58	0.11	
Calculée	densité moyenne de frayères/m	1.47	0.72	0.36	0.04	0.76	3.36	0.49	0.03	
	écart type	1.37	0.56	0.25	0.04	0.54	0.57	0.32	0.00	
Différence(observée-calculée)		0.06	0.22	-0.11	-0.01	0.17	0.39 (**)	0.10	0.05	

Tableau III : Différence entre la densité de frayères observée et calculée par la relation, dans les faciès où des phénomènes de surcreusement ont été rencontrés.

Table III : Redds density observed and calculated by model, on morphodynamic units where redd superimposition was observed.

Numéro faciès	Type de faciès	Densité de frayères/m		Différence
		observée	calculée	(obs.-calc.)
101	radier	3.42	3.93	-0.51
205	rapide profond	1.73	1.28	0.45
206	rapide profond	1.73	1.66	0.07
602 *	plat lent	3.46	2.96	0.50
605	plat lent	4.04	3.77	0.27
608 *	pool	2.39	1.84	0.55
703 *	plat courant	1.83	0.78	1.05
705 *	pool	1.85	1.05	0.80
801 *	plat courant	1.87	1.21	0.66
803 *	pool	1.18	0.58	0.60

(*) taux de surcreusement important.

(*) important redds superimposition.

CONCLUSION

L'étude de l'habitat de reproduction de la truite commune sur la Neste du Louron a permis de mettre en évidence les variables physiques corrélées à la densité de frayères à l'échelle du macrohabitat. A partir de 4 de ces variables, il a été possible d'élaborer un outil de calcul évaluant un potentiel de l'habitat physique de reproduction.

On peut constater que des 3 variables habituellement utilisées pour caractériser le microhabitat (la profondeur, la vitesse et la granulométrie), 2 sont significativement corrélées à l'abondance de frayères dans cette étude. La profondeur, même si elle n'est pas significativement corrélée, n'est pas à écarter comme en témoigne sa prise en compte lors de la procédure pas à pas. Ces 3 variables peuvent donc caractériser des macrohabitats favorables à la reproduction. Elles doivent alors être interprétées en termes de quantité et de qualité de microhabitats disponibles.

Il n'est pas inutile de rappeler les particularités régionales des écosystèmes. Il serait ainsi hasardeux d'appliquer la relation mise en évidence au cours de cette étude à d'autres cours d'eau que ceux semblables à la Neste du Louron (rivière de montagne, d'ordre 3). Cependant, l'application de ce protocole à d'autres rivières (actuellement en cours) devrait permettre l'établissement d'une relation généralisable aux rivières pyrénéennes.

Sur un plan pratique, une relation telle que celle qui a été mise en évidence lors de cette étude permet d'établir une hiérarchie dans l'influence des différentes variables du milieu et d'y adapter, si nécessaire, des actions afin d'en limiter les effets.

Ce type de relation peut aussi avoir une grande utilité lors de perturbations du milieu (recalibrage, aménagement, vidange de barrage, altération du débit, etc...) en évaluant les impacts sur les potentialités d'accueil de l'habitat physique de reproduction, trop souvent oubliées lors d'études d'impacts. Son avantage par rapport à certaines méthodes déjà existantes, comme la méthode IFIM (BOVEE, 1982) ou la méthode OREGON (PRUITT et NADEAU, 1978), est de ne pas faire appel à des préférenda qui sont souvent différents d'une région à l'autre, voire entre différentes rivières d'une même région, et qui peuvent être sources d'erreurs (SHIRVELL, 1989).

REMERCIEMENTS

Cette étude a pu être réalisée grâce à l'aimable autorisation de la Fédération de Pêche des Hautes-Pyrénées, et celle de la Société de pêche "La Gaule Louronaise" et de son Président Monsieur BAPPEL, que nous tenons à remercier ici.

Nous remercions aussi Monsieur SEGURA pour la lecture critique de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

BAGLINIERE J.L., CHAMPIGNEULLE A., NIHOUARN A., 1979. La fraie du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et de la truite commune (*Salmo trutta* L.) sur le bassin du Scorff. *Cybium, 3ème série, 7*, 75-96.

BEARD D.T. Jr, CARLINE R.F., 1991. Influence of spawning and other habitat features on spatial variability of wild brown trout. *Trans. Am. Fish. Soc. 120*, 711-722.

BEAUDOU D., CUINAT R., 1990. Relation entre croissance de la truite commune, *Salmo trutta fario* L., et les caratéristiques du milieu, dans les rivières du Massif Central. *Bull. Fr. Pêche Piscic., 318*, 82-88.

BINNS N.A., 1982. Habitat Quality Index : procedure manual. Wyoming Game and Fish Department. 209 p.

BINNS N.A., EISERMAN F.M., 1979. Quantification of fluvial trout habitat in Wyoming. *Trans. Am. Fish. Soc., 108 (3)*, 215-228.

BOVEE K.D., 1982. A guide to stream habitat analysis using the Instream Flow Incremental Methodology. *Instream Flow Information Paper, 12.* U.S.D.I. Fish and Wildlife Service FWS/OBS-82/26, 248 p.

CHAMPIGNEULLE A., 1978. Caractéristiques de l'habitat piscicole et de la population de juvéniles sauvages de saumons atlantiques (*Salmo salar* L.) sur le cours principal du Scorff (Morbihan). Thèse 3ème cycle Biologie Animale, Univ. Rennes 1, 92 p.

CHAVEROCHE P., 1990. Recherche sur les préférences d'habitat de la truite fario (*Salmo trutta fario* L.). Thèse 3ème cycle, Univ. de Provence, 214 p + annexes.

CRISP D.T., 1989. Some impacts of human activities on trout, *Salmo trutta*, populations. *Freshwater Biol., 21*, 21-33.

CRISP D.T., CARLING P.A., 1989. Observations on sitting, dimension and structure of salmonid redds. *J. Fish Biol., 34*, 119-134.

CUINAT R., 1971. Principaux caractères démographiques observés sur 50 rivières à truites françaises. Influence de la pente et du calcium. *Ann. Hydrobiol., 2 (2)*,187-207.

DAGNELIE P., 1975. *Analyses statistiques à plusieurs variables.* Presses agronomiques de Gembloux, 362 p.

DECAMPS H., 1967. Ecologie des trichoptères de la vallée d'Aure (Hautes-Pyrénées). *Annls. Limnol., 3 (3)*, 399-577.

DE LURY D.B., 1951. On the planning of experiments for the estimation of fish populations. *J. Fish. Res. Bd. Can., 18 (4)*, 281-307.

FAUSH K.D., HAWKES C.L., PARSONS M.G., 1988. Models that predict the standing crops of stream fish from habitat variables : 1950-85. U.S. Forest Service General Technical Report PNW-GTR-213.

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

GRAHAM P.J., BRADLEY B.S., FRALEY J.J., 1981. Use of stream habitat classifications to identify bull trout spawning areas in streams. Symposium on Acquisition and Utilisation of Aquatic Habitat Inventory Information, *Am. Fish. Soc.,* Western Division, Portland, 186-190.

GROST R.T., HUBERT W.A., WESHE T.A., 1990. Redd site selection by brown trout in Douglas creek, Wyoming. *Journal of Freshwater Ecology, Vol. 5, No 3*, 365-371.

HAURY J., OMBREDANE D., BAGLINIERE J.L., 1991. L'habitat de la truite commune (*Salmo trutta* L.) en eaux courantes *in* Baglinière J.L., Maisse G., La truite, biologie et écologie, 25-46, INRA Publ., Paris.

HUNTER C.J., 1991. Better trout habitat : a guide to stream restoration and management. Editeur : T. PALMER. Montana Land Reliance. Island Press. Washington, D.C. Covelo, Californie.

JONES J.W., BALL J.N., 1954. The spawning behaviour of brown trout and salmon. *Br. J. Anim. Behav., 2,* 103-104.

LANKA R.P., HUBERT W.A., WESCHE T.A., 1987. Relationships of geomorphology to stream habitat standing stock in small rocky mountain streams. *Trans. Am. Fish. Soc., 116*, 21-28.

MC NEIL W.J., 1964. Redd superimposition and egg capacity of pink salmon spawning beds. *J. Fish. Res. Bd Canada, 21*, 1385-1395.

MAISSE G., BAGLINIERE J.L., 1991. Biologie de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans les rivières françaises *in* Baglinière J.L., Maisse G., La truite, biologie et écologie, 25-46, INRA Publ., Paris.

MALAVOI J.R., 1989. Typologie des faciès d'écoulement ou unités morpho-dynamiques d'un cours d'eau à haute énergie. *Bull. Fr. Pêche Piscic., 315*, 189-210.

MILNER N.J., SCULLION J., CARLING P.A., CRISP D.T., 1981. The effects of discharge on sediment dynamics and consequent effects upon invertebrates and salmonids in upland rivers. *Adv. appl. Ecol., 4*, 153-220.

OTTAWAY E.M., CARLING P.A., CLARKE A., READER N.A., 1981. Observations on the structure of brown trout, *Salmo trutta* Linnaeus, redds. *J. Fish Biol., 19*, 593-607.

NIHOUARN A., 1983. Etude de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans le bassin du Scorff (Morbihan) : démographie, reproduction, migrations. Thèse 3ème cycle, Univ. Rennes, 64 p.

PARENT A., 1991. Etude de protocoles expérimentaux d'analyses de la qualité d'habitat piscicole d'un tronçon de rivière à débit réservé. Rapport D.E.R. EDF HE 31/91-05, 54 p.

PLASSERAUD O., LIM P., BELAUD A., 1990. Observations préliminaires sur le fonctionnement des zones de frayères de la truite commune (*Salmo trutta* fario) dans deux cours d'eau ariégeois (le Salat et l'Alet). *Bull. Fr. Pêche Piscic., 318*, 72-81.

PRUITT T.A., NADEAU R.L., 1978. Recommended stream resource maintenance flows on seven southern Idaho streams. *Instream Flow Information Paper No. 8.* FWS/OBS-78/68, 60 p.

RALEIGH R.F., ZUCKERMAN L.D., NELSON P.C., 1986. Habitat suitability index models and stream flow suitability curves : brown trout, revised. U.S. Fish. Wild. Ser. Biol. Rep., *82*, 10-124, 65 p.

REISER D.W., WESCHE T.A., 1977. Determination of physical and hydraulic preferences of brown and brook trout in the selection of spawning locations. United States Department of the Interior, Water Resources Research Institute, Water Research and Technology Completion Report C.7002, University of Wyoming, Laramie, U.S.A, 100 p.

SCARNECCHIA D., BERGENSEN E.P., 1987. Trout production and standing crop in Colorado's small streams, as related to environmental features. *North American Journal of Fisheries management, 112*, 355-367.

SHIRVELL C.S., 1989. Ability of PHABSIM to predict chinook salmon spawning habitat. Regulated rivers ; *research and management, vol. 3*, 277-289.

SHIRVELL C.S., DUNGEY R.G., 1983. Microhabitats chosen by brown trout for feeding and spawning in rivers. *Trans. Am. Fish. Soc., 112 (3)*, 355-357.

SMITH A.K., 1973. Development and application of spawning velocity and depth criteria for Oregon Salmonids. *Trans. Am. Fish. Soc., 102*, 312-316.

STUART T.A., 1953. Spawning migration of, reproduction and young stages of loch trout (*Salmo trutta* L.). *Freshwat. Salm. Fish. Res., 5*, 39 p.

TOMASSONE R., LESQUOY E., MILLIER C., 1983. *La régression, nouveaux regards sur une ancienne méthode statistique.* INRA actualités scientifiques et agronomiques n° 13, Masson, Paris, 177 p.

VIBERT R., 1960. Bases rationnelles de la gestion piscicole. Les truites sont-elles migratrices ou sédentaires ? *Bull. Fr. Piscic., 196*, 107-110.

WELCOMME R.L., 1985. Rivers Fisheries. *F.A.O. Fish Tech. Pap., 262*, 330 p.

WESCHE T.A., 1976. Development and application of a trout cover rating system for INF determination *in* Instream Flow Needs, Vol II, 224-234.

WHITE R.J., BRYNILDSON O.M., 1967. Guidelines for management of trout stream habitat in Wisconsin. *Technical Bulletin, n° 39*, 65 p.

WITZEL L.D., Mac CRIMMON H.R., 1983. Redd site selection by brook trout and brown trout in south eastern Ontario streams. *Trans. Am. Fish. Soc., 112*, 760-771.