APPLICATION D'UN MODÈLE DE DYNAMIQUE DE POPULATION DE TRUITE COMMUNE (*SALMO TRUTTA*) SUR UN BASSIN DE BASSE-NORMANDIE : PREMIÈRES SIMULATIONS.

V. GOURAUD (1), J.L. BAGLINIÈRE (2), C. SABATON (1) et D. OMBREDANE (2)

(1) Electricité de France, Direction des Etudes et Recherches, Département Environnement, 6 quai Watier, 78400 Chatou, France.

(2) Institut National de la Recherche Agronomique, Laboratoire d'Ecologie Aquatique, 65 rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes, France.

RÉSUMÉ

Afin d'évaluer l'impact des différents usages de l'eau sur l'écosystème aquatique, des outils de simulation de plus en plus nombreux voient actuellement le jour ; dans ce cadre, un modèle de dynamique de population de truite (*Salmo trutta*) est en cours de développement. Pour enrichir les nombreuses observations déjà disponibles sur le bassin de l'Oir (Basse-Normandie), des inventaires assortis d'expérimentations spécifiques ont été effectués en 1996 pour conforter et compléter les différentes composantes du modèle, en particulier en ce qui concerne les fonctions biologiques impliquées. En particulier, l'étude de l'habitat permet de déterminer la capacité d'accueil du milieu et ainsi une composante densité-dépendante de la survie des jeunes truitelles ; le potentiel reproducteur est appréhendé à l'aide de prélèvements sanguins et du sacrifice de quelques femelles matures. D'éventuels échanges avec l'aval du bassin sont quantifiés à l'aide d'un système de piégeage. Les résultats de ces expérimentations permettent d'effectuer une première application sur l'ensemble du bassin et de comparer les simulations obtenues aux données issues des inventaires piscicoles. L'utilisation d'un pas de temps de calcul hebdomadaire semble plus appropriée qu'un pas de temps mensuel pour représenter l'effet de la température sur la population. Cependant, le modèle dans son état actuel ne permet pas de représenter de façon satisfaisante l'impact du fort accident climatique observé en été 91 ; il donne par contre une bonne image de la restauration de la population de géniteurs à partir de 1992.

APPLICATION OF A DYNAMIC POPULATION MODEL FOR BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA*) IN THE L'OIR VALLEY (LOWER NORMANDY) : FIRST SIMULATIONS.

SUMMARY

Increasing numbers of simulation tools are currently becoming available to evaluate the impact of various types of water uses on the aquatic ecosystem ; one of these is a model of the dynamics of brown trout (*Salmo trutta*) populations, now being developed. To complement the considerable data already available on the l'Oir valley (Lower Normandy, France), inventories as well as specific experiments were conducted in 1996 to verify and complete the different model components, especially in terms of the biological functions

involved. In particular, a habitat study enables determining the carrying capacity of the environment and therefore a density-dependent component in survival of young troutlets ; reproductive potential is estimated with the aid of blood samples and the sacrifice of a few mature females. Any exchanges with the downstream reaches of the valley are quantified by means of a trapping system. The results of these experiments enable an initial application of the model to the valley as a whole and a comparison of the simulations performed with data obtained from fish inventories. Use of a weekly time step for calculations appears more appropriate than a monthly step, in representing the effect of temperature on the population. However, the model in its present state does not give a satisfactory representation of the impact of the major climatic event observed in summer 91 ; it does, on the other hand, provide a good representation of the restoration of the population of genitors beginning in 1992.

INTRODUCTION

Dans le cadre du développement d'outils de gestion de la ressource en eau, un modèle de dynamique de population a été élaboré pour permettre de connaître l'impact des facteurs biotiques et abiotiques du milieu sur l'évolution d'une population de truite (SABATON *et al.*, 1996). Ce modèle, qui simule l'évolution de la structure d'une population, prend en compte les principaux facteurs environnementaux (température de l'eau, débit, capacité d'accueil) qui régulent les paramètres régissant le peuplement : survie, croissance et fécondité. Pour caler et compléter ses différentes composantes, il devait être appliqué en milieu naturel pour une population de truite faisant l'objet d'un suivi biologique à long terme. De fait, son application a débuté sur le bassin de l'Oir en Basse-Normandie où les populations sont étudiées depuis 14 ans par suivi ou études plus spécifiques. Cette première application a été réalisée en calant, à partir de résultats des études spécifiques, les différents paramètres biologiques impliqués. Les résultats de la simulation sont alors comparés aux données recueillies depuis ces 9 dernières années, période de suivi régulier de la population de truite du bassin. Il s'agit, dans ces conditions, de voir si le mécanisme de modélisation permet de reproduire de manière satisfaisante les grandes lignes d'évolution de la population effectivement observées.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Rappel succinct du modèle

Le mécanisme du modèle

Le modèle, basé sur la matrice de LESLIE (LESLIE, 1945), simule l'évolution d'une population de truite à partir de paramètres biologiques qui sont fonction des conditions du milieu. La figure 1 synthétise l'ensemble du fonctionnement du modèle. La population est découpée en classes d'âge (5 ou 6 classes selon la mortalité observée pour les truites 4+ et plus sur la population étudiée) et l'on simule l'évolution au cours du temps des effectifs de ces classes d'âge. Le pas de temps du calcul est mensuel afin de pouvoir prendre en compte les variations climatiques et leur incidence sur la population. La structure de la population évolue en fonction des survies et de la fécondité (directement reliée à la croissance). Les survivants en fin d'année passent d'une classe d'âge à la classe d'âge suivante. La classe des 0+ est alimentée le mois d'éclosion par les œufs pondus en fin d'année par les individus matures. Les paramètres biologiques (taux de survie des poissons, fécondité, croissance) sont fonction de la température, de la disponibilité trophique du milieu et du débit.

Figure 1
Description du modèle - principaux phénomènes modélisés.

Figure 1
Description of the model - main phenomena modelled.

Les paramètres biologiques

La croissance pondérale conditionne, pour un effectif et un mois m donnés, la biomasse $W_{i,m}$ des différentes classes d'âge i .

Pour les alevins, on retient le modèle de croissance élaboré par BAGLINIÈRE et MAISSE (1990) qui relie la taille d'un alevin (puis le poids par une relation taille - poids) à la somme des degré - jours depuis l'émergence. Pour les "un an et plus", on retient les relations de SERCHUK *et al.* (1980) qui donnent le gain de poids journalier en fonction de la température de l'eau et de la disponibilité trophique. Si d est le nombre de jours du mois m , alors, pour les poissons de la classe d'âge i :

$$W_{i,m+1} = W_{i,m} \cdot (1 + \text{cor}(i) \cdot g_{i,m})^d$$

où $g_{i,m}$ et $\text{cor}(i)$ sont respectivement le taux de croissance journalier et le coefficient correcteur lié à l'âge.

Le taux de fécondité absolue d'une femelle d'une classe d'âge donnée - ou nombre d'oeufs moyen pondus - est estimé à partir de la taille moyenne des femelles de cette classe d'âge. La fécondité réelle d'une classe d'âge s'obtient alors en multipliant cette fécondité absolue par le pourcentage moyen de femelles matures et par la survie des oeufs à l'éclosion.

Les survies sont détaillées en fonction des différents stades de développement :

- De la ponte à l'éclosion : HOBBS (1940) estime la survie des oeufs à 80%. Nous conservons cette estimation en introduisant cependant des seuils létaux respectifs de 1 et 15°C pour la température (RALEIGH, 1986).

- La survie annuelle moyenne (s_{eq}) des 0+ -dite survie à l'équilibre- est calculée à partir du modèle annuel de LESLIE pour une population à l'équilibre (SABATON *et al.*, 1996). Elle se décompose en fait dans le modèle pour tenir compte de deux phases de développement. De l'éclosion à l'émergence (février, mars), la survie moyenne est fixée, d'après des travaux effectués sur le ruisseau de La Roche, à 82,3% pour l'ensemble de cette phase (MASSA, données non publiées). D'avril à fin décembre, la survie résiduelle ($s_{eq}/0,823$) est répartie uniformément sur chaque mois pour donner une survie mensuelle moyenne à l'équilibre $s_{eq,m}$. Les survies mensuelles effectives - s_m - lors de cette seconde période sont calculées en corrigeant ces survies moyennes par un coefficient dépendant de la densité d'alevins présents et des conditions thermiques. Le facteur correctif lié à l'impact thermique varie de 1 à 0 et tend à augmenter la mortalité les mois particulièrement chauds. La survie est supposée décroître à partir de 18,5°C pour les alevins (décroissance des *preferenda* thermiques donnés par BOVEE (1978)) et atteindre 0% pour une température létale de l'ordre de 26,5°C (*preferendum* thermique nul d'après BOVEE (1978)). Le phénomène de mortalité densité-dépendante est représenté par une fonction du type de celle décrite par SABATON *et al.* (1982) :

$$s_m = s_{eq,m} \frac{1 + kc}{1 + kc \frac{B_m}{B_{pot}}}$$

qui tend à augmenter la survie naturelle le mois m lorsque la biomasse d'alevins - B_m - est faible par rapport à la biomasse potentielle B_{pot} correspondant à la Surface Pondérée Utile du milieu (SABATON *et al.*, 1996) ; elle tend par contre à augmenter la mortalité en cas de surdensité. Le coefficient de calage du modèle kc caractérise l'intensité de cette compensation.

- La survie annuelle moyenne des individus de 1 an et plus est répartie pour chaque classe d'âge uniformément sur les 12 mois de l'année ; un coefficient correcteur lui est appliqué chaque mois pour tenir compte, le cas échéant, de conditions thermiques pénalisantes, avec décroissance de la survie à partir de 19°C jusqu'à 28,5°C (seuils déterminés à partir des courbes de *preferenda* thermiques donnés par BOVEE (1978)).

Site d'étude

Situation géographique

Le modèle a été appliqué sur l'Oir. Ce cours d'eau est un affluent rive droite de la partie aval de la Sélune, petit fleuve côtier de Basse-Normandie (figure 2) dont l'estuaire, commun avec la Sée, est situé en baie du Mont Saint-Michel. Le cours de l'Oir prend sa source à l'altitude de 225 m et coule d'Est en Ouest sur une distance de 19,5 km avec une pente moyenne de 11 ‰ et une largeur variant de 3 à 5 m. Une station de contrôle des migrations (montée-descente) est installée au Moulin de Cerisel à 2,5 km en amont du

confluent de l'Oir avec la Sélune. L'Oir possède une dizaine d'affluents dont le ruisseau de La Roche, situé en rive droite de l'Oir, à 12 km de la station de contrôle. Long de 4,55 km, ce ruisseau draine un bassin versant de 8,77 km². Il est divisé en deux tronçons par un étang formé à la confluence avec un petit affluent de la rive droite, au lieu-dit du Moulin de La Roche, précédé d'un petit seuil. Seul le cours principal aval, d'une longueur de 2,45 km, de pente égale à 36 ‰ et de largeur moyenne d'environ 1 m, est étudié ici. Cet affluent constitue l'une des zones les plus productives en truite (*Salmo trutta* L.) et saumon atlantique (*Salmo salar* L.) sur le bassin de l'Oir.

Figure 2
Site d'étude - bassin de l'Oir.

Figure 2
Study site - Oir basin.

La truite colonise l'ensemble du bassin, mais le barrage du Moulin du Buat, situé sur l'Oir à 14 km de son confluent avec la Sélune, constitue un obstacle difficilement franchissable. Le modèle a pu être ainsi appliqué à la partie de l'Oir et de ses six affluents (Ruisseaux du Pont-Levesque, du Moulin du Bois, de l'Arçonnrière, du Moulinet, de Sourvallée et de La Roche) située entre ce barrage et la station de contrôle des migrations. Cette zone peut en effet être considérée comme un système fermé, ou tout du moins contrôlable (la présence de truite de mer sur le bassin peut être évaluée au moyen de la station de contrôle).

Pression de pêche

Ces cours d'eau sont soumis à une pression de pêche qui n'a pu être évaluée à ce jour. Dans l'attente de renseignements complémentaires, nous ajouterons aux mortalités naturelles annuelles habituellement observées dans les cours d'eau du Massif Armoricaïn (60% pour les classes 1+, 2+, 3+ et 4+, 100% au-delà), des taux de mortalité par pêche voisins de ceux utilisés sur le ruisseau du Kernec (SABATON *et al.*, 1996), ramenant les taux de survie à 30% pour les classes d'âge partiellement pêchées (classe 1+ sur le bassin

de l'Oir dans la mesure où les 1+ ne semblent pas complètement protégés par la taille légale de capture de 23 cm), 15% pour les classes d'âge 2+ et 3+ (tous les individus ayant atteint ici, en moyenne, la taille légale de pêche), 0% pour les 4+ (classe d'âge probablement la plus touchée par la pression de pêche).

Régime thermique

Des thermographes sont en place depuis 1986 sur l'Oir et depuis 1993 sur le ruisseau de La Roche. La figure 3 donne l'histogramme de fréquence des températures journalières une année moyenne et une année de fortes températures estivales (1991).

Figure 3

Histogramme de fréquences des températures journalières de l'Oir (année moyenne et année 1991).

Figure 3

Observed frequency function for daily temperatures on Oir river (average year and year 1991).

Suivi de la population et expérimentations spécifiques

Inventaires piscicoles

Des inventaires piscicoles par pêche à l'électricité ont été effectués en mai et en octobre sur le ruisseau de La Roche et en octobre sur l'Oir depuis 1988 (excepté en 1990). Sur l'affluent, le recensement est effectué sur la presque totalité du linéaire (environ sur 2 km) à l'aide d'un seul passage ; l'efficacité de capture est évaluée à l'aide de 2 passages sur 4 secteurs (200 m) non délimités par des filets, la distance de fuite étant très réduite chez les salmonidés. Sur l'Oir, la population a été inventoriée à l'aide de 2 passages sur 4 stations représentatives de l'habitat (non délimitées par des filets). Cependant, en octobre 1996, cet inventaire a été étendu à près de 70% du linéaire et sur plusieurs stations représentatives des cinq autres affluents appartenant à la zone étudiée. Les poissons ont été mesurés et marqués individuellement ; ce marquage est effectué par ablation de nageoire de manière spécifique selon leur lieu de capture et par transpondeurs (marques individuelles) depuis 1993 sur La Roche et 1996 sur l'Oir. L'âge des individus a été estimé par scalimétrie.

Les tailles et poids recueillis lors de ces inventaires ont permis de caler les taux de croissance.

Fonctions biologiques

Les fonctions biologiques utilisées dépendent de paramètres dont les valeurs sont souvent caractéristiques de la population étudiée. Ces paramètres sont estimés de telle sorte que les fonctions biologiques restent proches de celles effectivement observées sur la population en place.

L'estimation du potentiel reproducteur a été faite en 1996 en déterminant d'abord le rapport des sexes dans les différentes classes d'âge. Pour chacun des sexes, le pourcentage d'individus maturants est de pratiquement 100% dès la troisième année (truites $\geq 2+$). La détection de l'état de maturité des individus de la deuxième classe d'âge a été réalisée à partir de prélèvements sanguins effectués sur des individus capturés en octobre sur le ruisseau de La Roche, prélèvements dosés par la méthode ELISA (en collaboration avec le Laboratoire de Physiologie des Poissons de l'INRA Rennes).

Le nombre de femelles matures, par classe d'âge et pour un effectif donné, a pu être ainsi estimé. Quelques femelles capturées en période de reproduction ont ensuite été sacrifiées et le nombre d'ovules comptabilisés. Ce nombre d'ovules -ou fécondité- a ensuite été relié à la taille de la femelle en essayant de trouver le meilleur ajustement.

Le coefficient k_c de la fonction de compensation est fixé de telle manière que la réponse du modèle au phénomène de mortalité densité-dépendante soit significative, tout en permettant de rester, lors des épisodes de fortes compensations, dans une gamme de taux de survie compatibles avec ceux cités dans la littérature. Le choix s'effectue en analysant les réponses du modèle obtenues par simulation pour toute une gamme possible de valeurs de k_c .

Pour caler les coefficients correctifs par classe d'âge *des taux de croissance*, on utilise les poids moyens observés en octobre sur l'ensemble des individus d'une classe d'âge donnée et une chronologie moyenne de températures mensuelles ; le coefficient correspondant à cette classe d'âge est estimé par approximations successives en minimisant l'écart entre poids moyen calculé et poids moyen observé.

Déplacement

Dans cette partie, nous nous sommes cantonnés à estimer le flux de truitelles sortant du système (zone étudiée). Cette estimation a été faite à l'aide des captures par piégeage à la station de Cerisel. Les différents paramètres analysés dans cette population juvénile migrante (notamment, nombre et phénotype) ont permis d'estimer non seulement le flux total sortant, mais également la part revenant à la forme marine de la truite (dans la mesure où les individus dévalant avec un phénotype smolts ont une grande probabilité d'être issus de truite de mer -TANGUY, 1993- et de devenir des truites de mer -OMBREDANE *et al.*, 1996-).

Habitat et biomasse potentielle

Une campagne de microhabitats a été effectuée lors d'un débit d'étiage sur l'Oir et sur le ruisseau de La Roche. Pour ce faire, 25 faciès représentatifs ont été choisis sur l'Oir ; le ruisseau de La Roche a été décrit sur tout son linéaire et 158 faciès ont ainsi été mesurés. Les mesures morphodynamiques permettant le calcul des Surfaces Pondérées Utiles ont été effectuées à raison de 1 à 3 transects par faciès. La biomasse potentielle retenue ici correspond à la biomasse d'alevins d'une population à l'équilibre basé sur une biomasse d'adultes de 30 g/m² de SPU à l'étiage (valeur donnée par SOUCHON *et al.*, 1989).

RÉSULTATS

Estimation des effectifs de truites dans le système étudié (tableau I)

En octobre 1996, la densité totale moyenne sur l'ensemble de la zone pêchée sur le cours principal de l'Oir est de 6,9 individus/100m². La population est essentiellement composée d'individus 0+ et 1+ (92,7%), ces deux classes d'âge ayant des densités comparables. Les effectifs de truites d'âge $\geq 2+$ restent faibles et l'âge maximal trouvé dans la population de la rivière est de 4+.

La densité moyenne sur les affluents est élevée puisqu'elle atteint 44,3 ind./100m². Cependant, elle varie selon les affluents. La densité de population est faible sur les ruisseaux de l'Arçonnière (5,5 ind./100m²) et du Moulinet (10,9 ind./100m²) ; en revanche, elle est forte sur les autres (de 42,7 à 67,6 ind./100m²) à l'exception de celui de Pont-Levesque où la valeur reste moyenne (24,2 ind./100m²). La population est composée essentiellement de truites 0+ (83,3%) dans tous les affluents excepté ceux du Moulinet et de l'Arçonnière, ce qui explique par ailleurs leurs faibles densités totales.

Quel que soit l'affluent, la population d'individus âgés d'au moins un an est faible et celle de truites ayant une taille supérieure à la taille légale de capture (longueur totale de 230 mm) quasiment inexistante.

Tableau I

Densités de truites estimées sur l'Oir et 6 de ses affluents en octobre 1996 à partir de l'inventaire piscicole (en ind./100m²).

Table I

Trout densities on the Oir river and six tributaries in October 1996 from the electrofishing inventory (ind./100m²).

Rivière	0+	1+	$\geq 1+$	Total
Pont Levesque	17,1	6,5	0,35	24,2
Moulin du Bois	37,7	3,7	1,25	42,7
Arçonnière	0	5,5	0	5,5
Moulinet	5,4	4,7	0,8	10,9
Sourvallée	54,6	12,8	0,25	67,6
La Roche	43	7,2	0,6	50,8
Oir	3,1	3,2	0,5	6,9

Les résultats de cet inventaire de 1996 et des inventaires sur l'Oir et le ruisseau de La Roche chaque automne de 1988 à 1996 ont permis d'estimer les effectifs totaux et par classe d'âge de truites du système global pendant la période d'étude ; ceci permet de visualiser une tendance d'évolution de la population à partir des observations faites en milieu naturel (figure 4). Cette estimation repose sur l'hypothèse que les effectifs évoluent de la même façon sur le ruisseau de La Roche que sur l'ensemble des autres affluents.

Estimation des fonctions biologiques

Potentiel reproducteur

La meilleure relation entre la longueur fourche (Lf) et la fécondité absolue (F) des géniteurs du bassin de l'Oir est obtenue par un ajustement de forme polynômial. La formule est la suivante :

$$F = 0,0083Lf^2 + 1.0093Lf - 165.02 \text{ avec } n = 7, R^2 = 0,9836, 143 < Lf < 398.$$

Figure 4
Effectifs des différentes classes d'âge estimés à partir des inventaires piscicoles pour l'ensemble du système étudié (1988 à 1996).

Figure 4
Number of individuals in each age class estimated from electrofishing inventories for the whole studied area (1988 to 1996).

D'après l'analyse des prélèvements sanguins, le pourcentage de maturants pour les 1+ est de 33,8% (43 mâles et 25 femelles sur 201 individus) avec un rapport des sexes en faveur des mâles (66,2%). Pour les truites d'âge supérieur, le pourcentage d'individus matures est de 100% et le rapport des sexes est équilibré. Dans la classe d'âge 1+, 12% de l'effectif correspond ainsi à des femelles matures, 50% pour les classes d'âge supérieur.

Taux de croissance

Le taux de croissance observé sur l'Oir lors des inventaires est nettement supérieur à celui observé sur le ruisseau de La Roche. Le calage des coefficients correctifs par classe d'âge de la fonction de *SERCHUK et al.* (1980) a donc été effectué en séparant l'Oir et le ruisseau de La Roche. Les taux obtenus sur ce ruisseau ont été appliqués aux truites de l'ensemble des affluents, dans la mesure où les gammes de taille observées en octobre 96 sont voisines d'un affluent à l'autre. Les coefficients correcteurs retenus sont donnés dans le tableau II.

Tableau II
Coefficients correcteurs des taux de croissance par classe d'âge.

Table II
Corrective coefficients for growth rate corresponding to each age class.

	1+	2+	3+
La Roche	0,295	0,06	0,06
Oir	0,275	0,07	0,1

Survie à l'équilibre

La survie « à l'équilibre » des 0+ correspondant aux survies retenues pour les autres classes d'âge et aux paramètres biologiques de croissance et de fécondité calés ci-dessus, est égale, pour l'ensemble du système, à 4%. Le paramètre k_c intervenant dans la fonction de compensation et régulant le phénomène de mortalité densité-dépendante, a été fixé à 0,15. Cette valeur permet d'obtenir une réponse -en terme de compensation- significative ; les taux de survie maximum obtenus lors d'épisodes de fortes compensations ne dépassent alors pas 10%.

Déplacement

D'après les captures des poissons au moulin de Cerisel, le pourcentage moyen de migrants au printemps, par rapport à la population en place en Octobre, est de l'ordre de 3% pour la population de 1+ (dont 1% de truites de mer) et de 1,6% pour la population de 2+ (dont également 1% de truites de mer). La faible valeur de ces taux chez les juvéniles et la très forte diminution du nombre de truites de rivière et de mer remontant dans l'Oir depuis 1992, font que le phénomène de migration hors du système et la place prise par la forme marine dans la population du bassin n'ont pas été pris en compte ici.

Application du modèle et comparaison avec les données observées

Résultats des modèles de croissance

Les modèles de croissance ont permis d'estimer, pour chaque année de la période d'étude, la croissance moyenne des individus des différentes classes d'âge. Les figures 5a et 5b permettent de comparer les croissances observées sur La Roche chaque année de 1988 à 1996 en mai et octobre aux croissances ainsi simulées, respectivement pour les 0+ (via la taille) et pour les 1+ (via le poids).

Figure 5a

Modèle de croissance sur le ruisseau de La Roche - Comparaison des tailles simulées et des tailles observées en mai et octobre pour les truites 0+ chaque année de 1988 à 1996.

Figure 5a

Growth modelling on « La Roche » tributary - Comparison between simulated size and observed size in May and October each year from 1988 to 1996 for 0+.

Figure 5b

Modèle de croissance sur le ruisseau de La Roche - Comparaison des poids simulés et des poids observés en mai et octobre pour les truites 1+ chaque année de 1988 à 1996.

Figure 5b

Growth modelling on « La Roche » tributary - Comparison between simulated weight and observed weight in May and October each year from 1988 to 1996 for 1+.

Résultats des simulations

Figure 6

Résultat de la simulation de 1988 à 1996 - Comparaison des effectifs simulés en octobre et des effectifs calculés à partir des inventaires automnaux pour les 0+ et les $\geq 1+$ - Prise en compte de la température à l'échelle mensuelle.

Figure 6

Model predictions in October from 1988 to 1996 compared to autumn inventories respectively for 0+ and for $\geq 1+$ - Temperature taken into account with monthly scale.

Les densités d'alevins observées sont très inférieures aux densités simulées et les tendances d'évolution sont mal reproduites (figure 6). En revanche, les tendances d'évolution des effectifs de juvéniles et d'adultes ($\geq 1+$) semblent beaucoup mieux reproduites, si l'on fait abstraction de la chute non simulée des effectifs en 1991. Cette chute observée est certainement due en partie à un accident thermique estival. Si les températures moyennes mensuelles de cet été 91 étaient relativement élevées en juillet ($18,3^{\circ}\text{C}$), août (19°C) et septembre ($17,3^{\circ}\text{C}$), des températures journalières encore plus fortes ont été en fait observées relativement fréquemment pendant cette période (figure 3 - 28 jours de juillet à septembre présentant une température de l'eau en moyenne supérieure à 19°C). Les coefficients correcteurs des taux de survie ne prennent en compte que des valeurs moyennées sur le mois, gommant ainsi ces pics de température qui apparaissent sur un pas de temps plus court.

Pour tenter de pallier ce problème, un pas de temps hebdomadaire dans le calcul de ces coefficients correctifs des taux de survie a été testé. Les effectifs simulés ainsi obtenus sont comparés aux effectifs observés (figure 7). L'impact de l'accident thermique estival sur la population d'alevins en 1991 est alors bien représenté, même si les effectifs simulés restent encore bien supérieurs à ceux estimés lors des inventaires. La chute des effectifs simulés en été 91 pour les adultes n'est pas encore assez forte, mais les tendances d'évolution simulées de ces derniers sont assez voisines de celles observées (si l'on fait abstraction de la décroissance simulée en 1992 qui correspond en fait à la chute des effectifs d'alevins simulée en été 91).

Figure 7

Résultat de la simulation de 1988 à 1996 - Comparaison des effectifs simulés en octobre et des effectifs calculés à partir des inventaires automnaux pour les $0+$ et les $\geq 1+$ - Prise en compte de la température à l'échelle hebdomadaire.

Figure 7

Model predictions in October from 1988 to 1996 compared to autumn inventories respectively for $0+$ and for $\geq 1+$ - Temperature taken into account with weekly scale.

Nous avons voulu tester, dans un troisième temps, le pouvoir du modèle à simuler la restauration de la population après un tel accident. Pour cela, nous avons effectué une simulation à partir de 1991 en prenant comme valeurs initiales les effectifs effectivement observés en octobre 1991. Les simulations obtenues pour les $\geq 1+$ de 1992 à 1996 sont très proches de celles observées (figure 8). Les tendances d'évolution des effectifs d'alevins sont bien représentées si l'on fait abstraction de la décroissance observée de 1992 à 1994 qui est étonnante vu l'augmentation observée du nombre de géniteurs.

Figure 8

Simulation de la restauration de la population entre 1992 et 1996 après l'accident thermique de 1991 - Comparaison des effectifs simulés en octobre et des effectifs calculés à partir des inventaires automnaux pour les 0+ et les ≥1+.

Figure 8

Restoration of the population from 1992 to 1996 after the climatic event in 1991 - Model predictions in October from 1988 to 1996 compared to autumn inventories respectively for 0+ and for ≥1+.

DISCUSSION

Caractéristiques de la population de l'Oir et calage des paramètres biologiques

Densités observées

L'organisation spatiale de la population suit dans l'ensemble le fonctionnement classique d'un système affluents - rivière principale avec reproduction et grossissement la première année de vie en tête de bassin et notamment sur les affluents (BAGLINIERE et MAISSE, 1991) ; les juvéniles dévalent ensuite vers des habitats plus favorables, en majorité vers la rivière principale. On peut cependant noter ici un certain dysfonctionnement dans la mesure où certains affluents -par exemple le ruisseau du Moulinet- présentent des densités très faibles par rapport à certains autres -comme celui de La Roche- où les densités sont très importantes. L'étude de l'habitat montre en fait un important phénomène de sédimentation sur ces affluents à faible densité, phénomène pas ou peu observé sur les affluents plus productifs.

Les effectifs observés sur le cours principal de l'Oir sont assez faibles comparés aux autres systèmes du Massif Armoricaïn de même ordre de grandeur (BAGLINIERE *et al.*, 1997). Ces auteurs observent en effet qu'en douze ans de suivi, la densité totale est restée sur l'Oir en dessous de 6 ind./100m² deux années sur trois, alors que près de 65% des 115 rivières inventoriées dans la base de données du CSP (Réseau Hydrobiologique et Piscicole) ont des densités moyennes de truites supérieures à 6 ind./100m² (près de 29% d'entre elles présentant de plus des valeurs dépassant 15 ind./100m²). La structure en classes d'âge de la population est par contre classique pour un cours d'eau de cette taille.

Croissance, survies, reproduction

Les modèles de croissance utilisés donnent sur La Roche (où l'on dispose d'un suivi bi-annuel), des résultats satisfaisants tant pour les 0+ que pour les 1+.

Les taux de croissance des truites de l'Oir sont supérieurs à ceux des truites de La Roche. Cette différence de croissance est en accord avec les résultats obtenus sur d'autres systèmes bretons « cours principal - affluents » (BAGLINIÈRE et MAISSE, 1990). Quoiqu'il en soit, ces taux observés sont partout assez élevés, ce qui entraîne une entrée précoce dans la pêcherie (taille légale de capture 230 mm) d'individus 1+ qui ne se sont pas encore reproduits. Cette situation est certainement à l'origine des très basses densités d'individus observées dans les classes 2+ et plus. Ces forts taux de croissance peuvent également expliquer la maturation très jeune des femelles -12,4% des femelles matures pour les 1+ sur le bassin de l'Oir contre 7% des femelles matures pour les 1+ sur le bassin du Scorff (MAISSE et BAGLINIÈRE, 1990). Par ailleurs, l'importance de ce phénomène de maturation précoce des femelles sur l'Oir est confirmée par le pourcentage élevé de truites 1+ -environ 68%- venant se reproduire sur le ruisseau de La Roche ; notons par comparaison que seulement 8% des femelles matures migrant du bassin du Scorff pour se reproduire sur le ruisseau de Kernec sont des truites 1+ (BAGLINIERE *et al.*, 1987).

En dépit du fort coefficient de corrélation observé, la relation « longueur fourche - fécondité » établie pour les truites femelles de l'Oir reste à valider, car elle a été obtenue à partir d'un nombre de truites assez faible. Il est prévu de compléter le jeu de données utilisé dès l'année prochaine pour améliorer cet ajustement. Néanmoins, l'expression de la relation obtenue sur l'Oir reste très proche de celle établie par EUZENAT et FOURNEL (1976) sur 27 femelles de la population du cours principal du Scorff.

Nous avons utilisé ici des taux de mortalité par pêche déjà retenus pour d'autres cours d'eau du Massif Armoricaïn. Des enquêtes sont en cours sur le bassin de l'Oir afin d'estimer la pression effective de pêche, la prise par unité d'effort et les caractéristiques des captures (âge, sexe).

Les connaissances déjà acquises sur la population permettent d'avoir une bonne estimation du potentiel reproducteur des géniteurs présents. Les expérimentations spécifiques en cours permettront d'améliorer encore la précision des valeurs retenues, surtout en ce qui concerne la relation taille-fécondité. Celles-ci devront également permettre de cerner plus précisément le sex ratio et le pourcentage d'individus matures pour l'ensemble du bassin, paramètres qui sont issus ici des seules observations effectuées sur le ruisseau de La Roche.

La survie retenue de la ponte à l'éclosion est peut-être surestimée puisque sur certains ruisseaux de l'Oir des expérimentations ponctuelles ont fait état de survies beaucoup plus faibles (MASSA, 1996).

Reconstitution des effectifs sur l'ensemble du bassin de l'Oir de 88 à 96

L'inventaire complet effectué en octobre 96 sur tous les affluents a permis d'extrapoler à l'ensemble du bassin, pour la période 88-96, les effectifs observés lors du suivi des seuls cours d'eau de l'Oir et de La Roche ; cette extrapolation montre un net déséquilibre entre effectifs de 0+ et effectifs de géniteurs, déséquilibre déjà observé sur le ruisseau du Kernec (SABATON *et al.*, 1996). L'augmentation continue des géniteurs de 91 à 94 peut difficilement s'accompagner d'une baisse parallèle des recrues, dans la mesure où le système est relativement fermé ; en effet, cela signifierait qu'il existe une dévalaison massive hors du système au stade 0+ avant l'automne, ce qui n'a jamais été observé. De plus, le niveau global des effectifs de 0+ est peu compatible avec le potentiel reproducteur observé. Ce déséquilibre peut s'expliquer par une mauvaise efficacité de pêche des petits individus ou par une sous-estimation importante des alevins dans les affluents autres que La Roche. Il pourrait éventuellement être induit par des phénomènes de sédimentation qui rendraient la ponte inefficace ; cependant, le nombre de 1+ présents est peu compatible avec le nombre de recrues, à moins qu'il y ait une survie tout à fait exceptionnelle de la

première classe d'âge. L'application du modèle au seul ruisseau de La Roche devrait permettre de s'affranchir de ce problème et de pouvoir comparer ainsi de manière plus satisfaisante effectifs observés et effectifs simulés par le modèle. Ceci nécessite de connaître le flux de migration de reproduction entre ce ruisseau et le cours d'eau principal de l'Oir. Pour ce faire, un système de piégeage a été installé fin 96 lors de la période de reproduction à la confluence des 2 cours d'eau. Il sera de nouveau installé au cours de l'hiver 97. De plus, le marquage des poissons pêchés lors des inventaires conjugué à la présence d'un enregistreur pit-tag à la confluence devra permettre de suivre le mouvement des juvéniles entre cours principal et affluent.

Résultats du modèle

Quelle que soit la simulation effectuée, l'ordre de grandeur des effectifs d'alevins calculés par le modèle ainsi que leurs tendances générales d'évolution sont très différents des résultats obtenus à partir des inventaires piscicoles. Ils sont par contre cohérents avec le nombre de géniteurs estimés à partir de ces mêmes inventaires.

Les différentes simulations obtenues pour l'ensemble des classes d'âge supérieures sont par contre beaucoup plus en accord avec les effectifs observés. L'accident thermique de l'été 91 est pour l'instant mal représenté par le modèle. La prise en compte de la température doit certainement être traitée à une échelle plus fine que le mois pour tenir compte d'épisodes très chauds et plus ponctuels. Si seul le facteur thermique est responsable des chutes d'effectifs observées en 91, les facteurs correctifs des taux de mortalité utilisés pour les adultes ne sont pas suffisamment pénalisants. Ces chutes pourraient également provenir d'une mauvaise condition de l'habitat. Il faut cependant noter que les débits moyens mensuels observés en juillet et août 91 (respectivement 400 et 200 l/s) sont assez proches des débits moyens mensuels interannuels pour les mois de juillet et d'août (respectivement 500 et 300 l/s). Ces débits d'étiage légèrement inférieurs ne peuvent expliquer une baisse de la qualité d'habitat compatible avec les chutes d'effectifs observées. Celles-ci pourraient par contre être liées à des conditions de qualité d'eau dégradées en raison des fortes températures. Ces paramètres limitants de qualité d'eau ne sont actuellement pas pris en compte dans le modèle. Il faudra prévoir un suivi de la qualité de l'eau sur les sites d'étude pendant les périodes supposées critiques.

Nous avons pour l'instant considéré les déplacements des 1+ hors du système comme négligeables, en nous basant sur le faible nombre de truitelles capturées au moulin de Cerisel. Des essais sur l'efficacité réelle du piégeage sont en cours pour déterminer, le cas échéant, l'importance effective de ces déplacements.

Il convient également d'ajouter d'éventuels déplacements dus à une limitation de la qualité de l'habitat suite à des accidents climatiques de type crues ou étiages. Cette approche est actuellement testée avec l'ENSA Toulouse sur des rivières pyrénéennes.

En reprenant comme effectifs initiaux de la simulation les effectifs observés en octobre 91, le modèle permet par contre de bien simuler la recolonisation de la population des géniteurs de 1992 à 1996, période sans accident climatique important.

PERSPECTIVES

Le modèle présenté ici a pour objectif d'estimer à moyen et long terme les tendances d'évolution d'une population donnée de truite. Il utilise des fonctions biologiques dont les différents paramètres de calage sont déterminés soit à partir d'observations effectuées sur la population étudiée, soit à partir de connaissances issues de la littérature et/ou acquises sur des populations vivant dans des cours d'eau voisins ou similaires. Une analyse est

actuellement en cours pour déterminer la sensibilité du modèle au choix de ces différents paramètres. Le suivi biologique en continu des populations et la mise en place d'expérimentations ou mesures spécifiques doivent permettre d'intégrer certains phénomènes actuellement peu ou mal pris en compte (accident thermique ou de qualité d'eau, déplacements ou mortalités liés à une limitation de l'habitat, migrations naturelles...). La poursuite des inventaires permettra de valider à moyen terme les tendances simulées d'évolution de la population, en essayant de prendre en compte la variabilité possible du degré de fermeture du système (bassin de l'Oir par rapport au bassin de la Sélune). Quoiqu'il en soit, la bonne représentation de la restauration de la population du bassin de l'Oir après l'accident thermique de 1991 est encourageante quant à la validité de la démarche utilisée dans le modèle pour gérer les relations entre les différentes cohortes. Une poursuite de la simulation au-delà de 1996 en utilisant des séries stochastiques de températures, et à terme de débits, permettra de cerner l'influence des aléas climatiques sur la durée et sur le niveau de stabilisation des effectifs. Dans son état actuel, le modèle pourrait ainsi permettre de donner un aperçu de la résilience d'une population après un accident majeur.

BIBLIOGRAPHIE

- BAGLINIÈRE J.L., MAISSE G., LEBAIL P.Y., PREVOST E., 1987. Dynamique de la population de truite commune (*Salmo trutta* L.) d'un ruisseau breton (France). II -Les géniteurs migrants. *Acta Oecologica Oecol. Applic.*, 8, 201-215.
- BAGLINIÈRE J.L., MAISSE G., 1990. La croissance de la truite commune (*Salmo trutta* L.) sur le bassin du Scorff. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 318, 89-101.
- BAGLINIÈRE J.L., MAISSE G., 1991. Biologie de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans les rivières françaises. In Bagliniere J.L., Maisse G., La truite, biologie et écologie, 25-46, INRA Publ., Paris.
- BAGLINIÈRE J.L., MASSA F., MARCHAND F., 1997. Impact de l'intensification agricole sur l'état de la population de salmonidés d'un petit cours d'eau : le cas de l'Oir (Basse-Normandie). Rapport du Laboratoire d'Ecologie Aquatique et du Laboratoire de physiologie des poissons, INRA Rennes, 8 p.
- BOVEE K.D., 1978. Probability of Use Criteria for the family Salmonidae. FWS/OBS-78/07. U.S. Wildl. Serv., Coop. Instream Flow Serv. Grp., Fort Collins, CO, 80 p.
- EUZENAT G., FOURNEL F., 1976. Recherche sur la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans une rivière de Bretagne, le Scorff. Caractéristiques des populations de truite commune de la rivière Scorff et des affluents. 2 - Premiers éléments d'une étude de dynamique de population de truite commune. Thèse Doc., 3^{ème} cycle, Biol. Anim., Univ. Rennes, 213 p.
- HOBBS D.F., 1940. In Allen, 1951, The Horokiwi stream : a study of a trout population. *Fish. Bull. N. Z.*, 10, 238 p.
- LESLIE P.H., 1945. The use of matrices in certain populations mathematics. *Biometrika*, 33, 183-212.
- MAISSE G., BAGLINIÈRE J.L., 1990. Biology of the brown trout (*Salmo trutta*) in the River Scorff of the Armorican Massif. *Aquaculture Fish. Mgmt*, 21, 95-106.
- MASSA F., 1996. Etude pluridisciplinaire de l'impact du milieu naturel sur le développement de juvéniles de truite commune (*Salmo trutta*). Diplôme d'Etudes Approfondies, Institut National Agronomique de Paris-Grignon, Ecole Nationale Supérieure et Université de Paris VI, 34 p.
- OMBREDANE D., SIEGLER L., BAGLINIÈRE J.L., PRUNET P., 1996. Migration et smoltification des juvéniles de truite (*Salmo trutta*) dans deux cours d'eau de Basse-Normandie. *Cybium*, 20(3), 27-42.

- RALEIGH R.F., ZUCKERMAN L.D., NELSON P.C., 1986. Habitat Suitability Index models and Instream Flow Suitability curves : Brown trout, revised. U.S. Fish. Wild. Serv. Bio. Rep. 82 (10-124), 65 p.
- SABATON C., TRAVADE F., FAUCHER C., 1982. Utilisation d'un modèle matriciel de dynamique des populations pour la recherche de la réponse d'une population de poissons à diverses perturbations. Application à la sole. Rapport EDF-DER. HE/31-81.39, 31 p.
- SABATON C., SIEGLER L., GOURAUD V., BAGLINIERE J.L., MANNE S., 1996. Presentation and first applications of a dynamic population model for brown trout (*Salmo trutta*) - aid to river management. *Fisheries Management and Ecology* 1997, 4, 425-438.
- SERCHUK F.M., SCHMITT C., FLOYD J.B., 1980. Rainbow trout : a population simulation based on individual responses to varying environmental and demographic parameters. *Env. Bio. Fish.*, 5(1), 15-26.
- SOUCHON Y., TROCHERIE F., FRAGNOUD E., LACOMBE C., 1989. Les modèles numériques des micro-habitats des poissons : application et nouveaux développements. *Revue des sciences de l'eau*, 2, 807-830.
- TANGUY J.M., 1993. La smoltification de la truite de mer (*Salmo trutta*) : caractérisation éco-physiologique des juvéniles en milieu contrôlé et en milieu naturel. Thèse de Doctorat, Productions Animales, ENSA Rennes, 106 p.