

REPRODUCTION DE LA TRUITE (*Salmo trutta* L.) DANS LE TORRENT DE CHEVENNE, HAUTE-SAVOIE. UN FONCTIONNEMENT ORIGINAL ?

A. CHAMPIGNEULLE (1), C. R. LARGIADER (2), A. CAUDRON (3)

(1) INRA-CARTEL, BP 511, 74203 Thonon-les-Bains Cedex, France.
E-Mail : champi@thonon.inra.fr, téléphone : (33) 04 50 26 78 00, fax : (33) 04 50 26 07 60.

(2) Université de Berne, Institut de Zoologie, CMPG, Baltzerstrasse 6, CH-3012, Suisse.

(3) Fédération de Haute-Savoie pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, Le Villaret, 74370 St-Martin-de-Bellevue, France.

RÉSUMÉ

La reproduction d'une population de truite (*Salmo trutta* L.) de forme essentiellement méditerranéenne est décrite dans le ruisseau du Chevenne, un torrent à forte pente (10 %) entrecoupé d'obstacles et limité en substrat de frai, situé dans les Alpes savoyardes. Les reproducteurs (résidents du torrent ou migrants issus du cours principal) diffèrent en taille et sexe-ratio. La majorité (58 %) des femelles migrantes entrent dans l'affluent déjà ovulées. Il existe un fort gradient décroissant aval-amont dans la répartition des géniteurs et des frayères. Les 157 frayères décrites montrent une grande diversité de microhabitats (5 types principaux) utilisés pour la reproduction, avec un pourcentage élevé (65 %) de frayères construites dans des sites protégés ayant une faible vitesse de courant (< 20 cm/s). La reproduction débute en radier, l'habitat de frai classique, puis elle s'étend ensuite aux autres microhabitats avant que le frai en milieu radier ne soit achevé. Une évaluation de la disponibilité et de l'utilisation du substrat favorable au frai (taille de 1 à 3 cm) dans les divers microhabitats a été réalisée *a posteriori*. Le microhabitat « côté de pool » (inhabituel pour le frai) est autant utilisé que le milieu radier. Les lentilles de substrat favorable, abritées en bordure de berge ou dans les courants sont préférées alors que les lentilles de substrat non protégées dans les courants sont évitées. Une crue en fin de la période de frai a totalement détruit 36 % des frayères avec un taux de destruction totale très variable selon le type de microhabitat de frai. Les frayères creusées en côté de pool et en bordure de berge protégées du courant ont été moins détruites (15-17 % de destruction totale) que dans les autres microhabitats (50 à 67 % de destruction totale). La diversité des sites de frai pourrait donc être une composante essentielle à la survie de la population de truite en milieu « torrent exposé à des crues hivernales ».

Mots-clés : truite, *salmo trutta*, rivière à forte pente, reproduction, frayères, crue.

Article available at <http://www.kmae-journal.org> or <http://dx.doi.org/10.1051/kmae:2003021>

REPRODUCTION OF THE BROWN TROUT (*Salmo trutta* L.) IN THE TORRENT OF CHEVENNE, HAUTE-SAVOIE. AN ORIGINAL FUNCTIONING ?

ABSTRACT

The spawning of a mainly endemic Mediterranean brown trout (*Salmo trutta* L.) population is described in Chevenne stream, a high-gradient (10%) boulder bed torrent, obstructed by small waterfalls, with scarce spawning substrate located in Alps of Savoy, France. The spawners (residents in the stream or migrants from the main river) differed in size and sex-ratio. A high percentage (58%) of already ovulated migrant females entered the stream. There is a great downstream-upstream decreasing gradient of spawner's and redd's number. A total of 157 redds was described showing a great diversity in the microhabitat (5 main types) used for spawning, particularly with a high percentage (65%) of redds built in protected zones with a low water velocity (< 20cm/s). Spawning first occurred in the standard riffle microhabitat, but also extended to other microhabitats before the end of spawning in riffles. An evaluation of the availability and the use of the adequate spawning substrate (size of 1 to 3 cm) in the different spawning microhabitats was performed at a later date to 1995 spawning. The unusual "side pool" spawning microhabitat was as much used as the classical riffle microhabitat. The lens of sheltered adequate spawning substrate located near the banks or in currents were preferred. On the contrary the lens of unsheltered adequate spawning substrate were avoided. A spate at the end of the spawning season totally destroyed 36% of the redds with great differences according to the kind of microhabitat. The redds digged in side pool position or in sheltered lens of gravel near a bank were less destroyed (15-17% of total destruction) than the redds built in other microhabitats (50 to 67% of total destruction). Then, the diversification of spawning sites might be an important factor for the population to survive in such an unstable stream.

Key-words: brown trout, *salmo trutta*, high gradient stream, spawning, redds, flood.

INTRODUCTION

Analyser le fonctionnement du frai et le rôle joué par l'habitat et l'hydrologie peut permettre de mieux comprendre le fonctionnement des populations de truite (*Salmo trutta* L.). Les débits extrêmes, la fragmentation de l'habitat et la disponibilité en substrat de frai sont des facteurs clés interagissant avec les caractéristiques des populations et leur dynamique (taille et sexe-ratio des géniteurs, distribution spatiale, période de reproduction). La reproduction a été étudiée dans un grand nombre de types de rivières (ELLIOTT, 1994). Cependant, les rivières à substrat très grossier et à forte pente (10 % et plus) n'ont fait l'objet que d'un nombre restreint d'études sur le frai des salmonidés (KONDOLF *et al.*, 1991; DELACOSTE, 1995; BARAN *et al.*, 1997). Selon KONDOLF *et al.* (1991), la dynamique du substrat est différente comparée à celle des rivières à faible pente. L'habitat consiste principalement en cascades qui offrent peu de place pour le dépôt de substrat de frai. Dans ce type de rivière, la fragmentation de l'habitat par de nombreuses chutes naturelles ou artificielles est une autre caractéristique dominante dont l'influence n'est pas encore entièrement comprise (NORTHCOTE, 1992). Le fonctionnement du frai en fonction de l'habitat et les caractéristiques des reproducteurs sont donc encore mal connus dans un des habitats dominants de la truite dans les rivières alpines.

Des études génétiques de la truite en Europe de l'Ouest (KRIEG et GUYOMARD, 1985 ; FERGUSON, 1989 ; LARGADIER *et al.*, 1996) ont démontré une forte différenciation géographique des truites autochtones en un rameau évolutif atlantique et

un rameau évolutif méditerranéen. Jusqu'à présent la plupart des études sur le frai de la truite ont porté sur le rameau atlantique. A l'inverse, la présente étude porte sur une population autochtone à dominante méditerranéenne (LARGADIER *et al.*, 1996).

Les buts de la présente étude étaient :

- collecter l'information biologique et écologique de base sur la dynamique du frai d'une population autochtone de truite en prenant en compte des caractéristiques d'habitat (fragmentation par des chutes, limitation des sites de frai, violence des crues) spécifiques des torrents ;

- décrire la distribution et les caractéristiques des frayères pour les principaux microhabitats de frai en condition de débit faible ;

- enfin, l'opportunité d'une forte crue a été saisie pour analyser les effets sur le frai d'une séquence hydrologique consistant en un faible débit pendant le frai suivi d'une crue majeure pendant l'incubation des œufs ;

- en déduire quelques implications pour la conservation et la gestion des populations de truite dans ce type de rivière.

SITES D'ÉTUDE

La Dranse est le deuxième plus important affluent du Léman, un grand lac subalpin franco-suisse (58 240 ha) (Figure 1). La Dranse d'Abondance (32 km de long) est une des trois branches de cette rivière. La Dranse d'Abondance amont (18 km de long, 5-10 m de large) a un régime hydraulique naturel et elle est coupée du Léman par plusieurs barrages hydroélectriques. Le système est ouvert à la pêche de loisir avec une taille minimale de capture fixée à 230 mm de longueur totale (220 mm de longueur à la fourche). La truite et le chabot sont les deux seules espèces de poisson présentes.

Le ruisseau de Chevenne est un affluent de la Dranse d'Abondance amont. Il est représentatif de la plupart des affluents principaux des branches de la Dranse. Il a une forte pente (10 %) et coule sur 2,5 km entre 1250 et 1000 m d'altitude avant de rejoindre la Dranse d'Abondance (Figure 1).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Principales caractéristiques de la population

Pour l'étude et l'échantillonnage, le ruisseau de Chevenne a été divisé en 14 secteurs (longueur : 130 à 280 m ; largeur moyenne : 1,5 à 3,5 m) en prenant en compte certaines caractéristiques d'habitat, principalement la pente et les obstacles à la migration vers l'amont pour la truite (Figure 1). Une chute naturelle infranchissable (hauteur de 3 m) divise le ruisseau de Chevenne en une zone amont A et en une zone aval B. Dans chaque zone (Figure 1) il y a plusieurs obstacles internes plus ou moins difficilement franchissables vers l'amont en fonction du débit. Sur la zone amont A en particulier, il y a un obstacle difficile à franchir vers l'amont, faisant la limite entre les secteurs A3 et A4 et permettant de distinguer (Figure 1) la zone amont supérieure A sup. (secteurs A1-3) et la zone amont inférieure A inf. (secteurs A4 à 7) respectivement non colonisée et colonisée par la population de truite méditerranéenne. Aucun des obstacles n'empêche la dévalaison.

L'échantillonnage de la population sédentaire a été réalisé en septembre 1995 par un passage en pêche électrique sur toute la longueur du ruisseau de Chevenne. Chaque secteur a été pêché de l'aval vers l'amont puis les truites ont été contrôlées. Trois secteurs (C1-2-3) ont été échantillonnés sur la Dranse : C1 : 1 km en amont et C2-3 juste

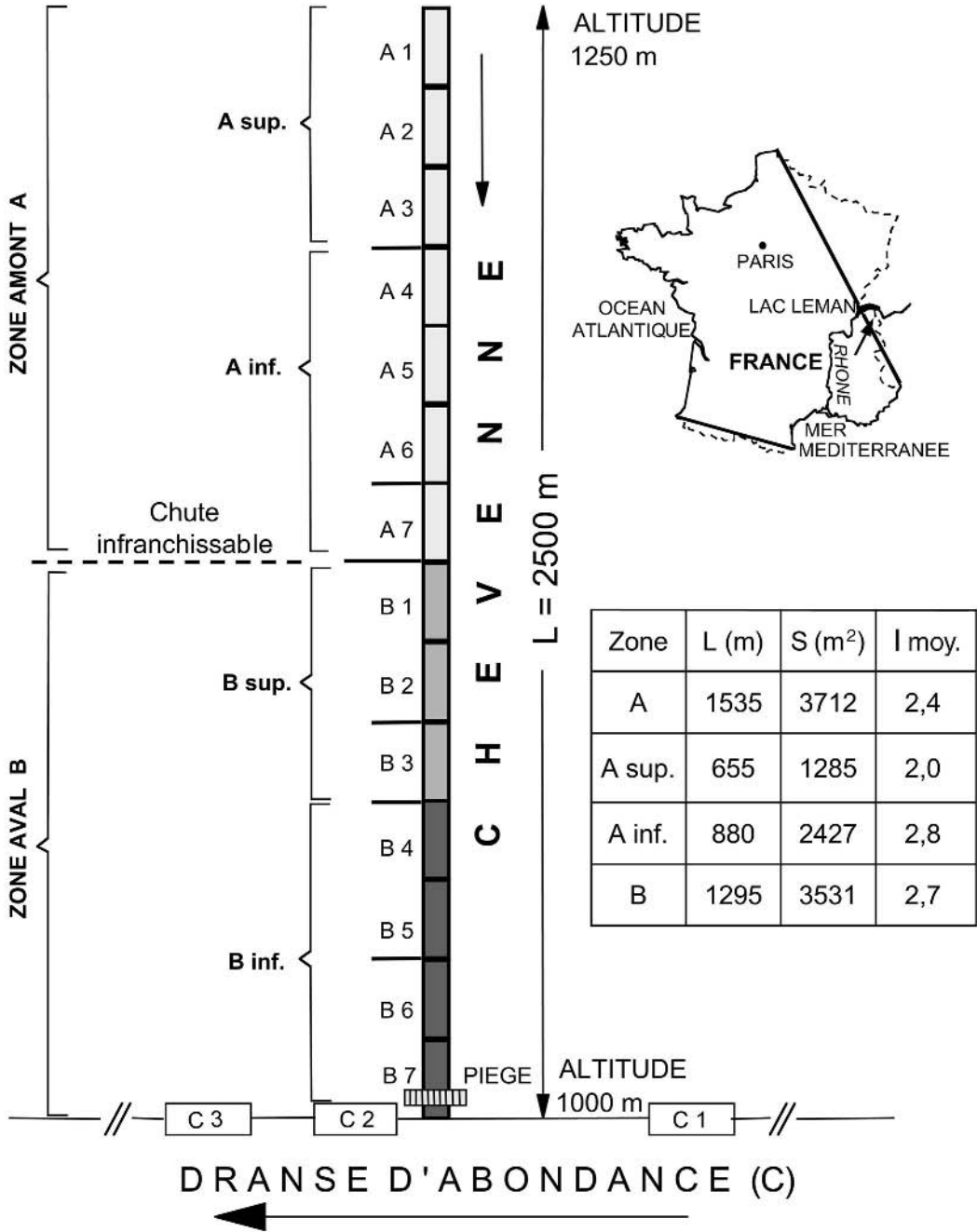


Figure 1

Localisation de la Dranse d'Abondance et du ruisseau de Chevenne en France et représentation simplifiée des secteurs et des obstacles. Ligne en pointillés : chute totalement infranchissable vers l'amont. Ligne continue entre deux secteurs : obstacle difficile à franchir vers l'amont aux débits faibles et moyens.

Figure 1

Location of the Dranse d'Abondance River and of Chevenne stream in France and simplified representation of sectors and waterfalls. Dotted line: permanent upstream impassable waterfall. Continuous line between sectors: waterfall difficult to pass upstream at low-medium flow.

en aval de l'embouchure du ruisseau de Chevenne (Figure 1). Les truites ont été anesthésiées avec du MS222. La longueur à la fourche a été mesurée au mm près. Des écailles ont été collectées pour déterminer l'âge. Les truites avec une taille ≥ 90 mm ont été marquées avec un spot au bleu alcyan (HART et PITCHER, 1969) sur une nageoire (caudale ou pectorale) spécifique de chaque zone. Après examen, les truites ont été relâchées, dispersées dans leur secteur d'origine. Dans le cas du ruisseau de Chevenne, les secteurs ayant été échantillonnés du secteur le plus amont vers le secteur le plus en aval, cette façon de faire a permis de montrer que, juste après leur manipulation et déversement, les truites ne dévalaient pas.

Immédiatement après l'échantillonnage de septembre, un piège a été placé du 3 octobre 1995 au 24 janvier 1996 dans le ruisseau de Chevenne, juste en amont de son embouchure avec la Dranse (Figure 1) pour contrôler les reproducteurs migrants vers l'amont. Les truites ont été caractérisées comme au cours de l'échantillonnage de septembre. En outre, le sexe, l'état (mature ou immature) et le stade (ovulé ou non) de maturité ont été déterminés par une pression abdominale. Un spot au bleu alcyan a été réalisé sur la nageoire pelvienne gauche ou droite pour identifier les migrants de chaque sexe. Durant la saison de reproduction, la température de l'eau et le niveau d'eau ont été mesurés chaque jour dans la partie aval du ruisseau de Chevenne.

Un échantillonnage par pêche électrique a été réalisé dans tous les secteurs entre le 12 et le 19 décembre 1995. Afin de perturber le moins possible les poissons, leur distribution et la reproduction, l'échantillonnage a été réalisé en fin de période de frai. L'effort de pêche a été ciblé sur les truites d'âge $> 0+$. Par ailleurs, les truites échantillonnées ont été très fréquemment (dès la capture de 4-6 nouveaux individus) et rapidement examinées sans anesthésie avant d'être relâchées sur ou très près de leur site de capture. Leur longueur à la fourche a été mesurée. Les truites ont été classées en immatures, et mâles ou femelles matures et examinées pour rechercher la présence de marques spécifiques des zones pour les résidentes ou du piège pour les migrantes.

La fécondité absolue (F) a été évaluée pour 23 femelles migrantes au cours de la saison de reproduction 1996-97. Leur longueur à la fourche (LF) variait entre 205 et 340 mm. Dans cet échantillon, la fécondité absolue (F) était liée à la longueur à la fourche (LF en mm) par la relation suivante :

$$\log_{10}(F) = 2,252 \cdot \log_{10}(LF) - 2,773 \quad (n = 23, p < 0,00001 ; r^2 = 0,669) \text{ ou } F = 0,001687 \cdot LF^{2,252}.$$

Dynamique de la reproduction et description des frayères

Au minimum une fois par semaine, le ruisseau de Chevenne a été longé sur la rive, de l'aval vers l'amont afin d'accroître la probabilité de repérer la présence de géniteurs sur les frayères. Les nouvelles frayères achevées ont été datées, localisées sur une carte au 1/2 000 et décrites comme suit. La profondeur d'eau a été mesurée d'une part en trois points autour du creux (juste en amont, à gauche et à droite du creux) et d'autre part au milieu du creux et du dôme de la frayère (Figure 2). La vitesse de l'eau a été mesurée avec un courantomètre AOT, à 5 cm au dessus du fond, juste en amont du creux et au milieu du dôme de la frayère (Figure 2). Le substrat dominant couvrant plus de 50 % de la surface de la frayère a été déterminé en utilisant les classes granulométriques suivantes : 2-8 mm : gravier fin ; 8-16 mm : gravier grossier ; 16-32 mm : petits galets ; 32-64 mm : gros galets ; 64-128 mm : petites pierres. Juste à l'extrémité aval de la frayère, un piquet portant le numéro de la frayère a été planté sur une profondeur de 20-25 cm dans le lit de la rivière et les distances aux berges ont été mesurées. Un petit panneau portant le numéro de la frayère a été aussi fixé sur un arbre situé au même niveau sur une des deux berges. Une photographie de chaque frayère dans le contexte de son microhabitat et avec son numéro visible a été prise.

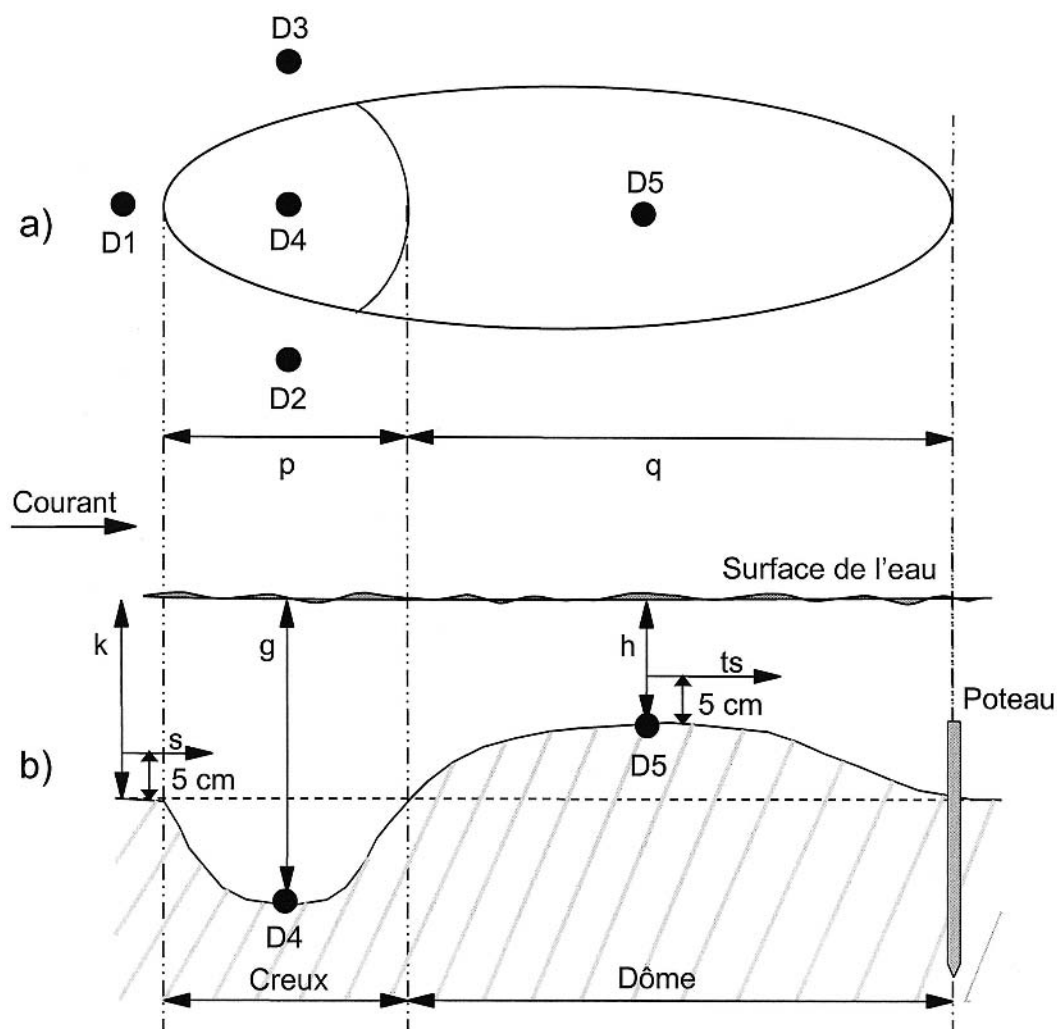


Figure 2

(a) : schéma et (b) : section longitudinale d'une frayère, montrant les points et les dimensions prises. D1, D2, D3 : points de mesure de la hauteur d'eau autour du creux. K : profondeur moyenne à D1, D2, D3 (représente la profondeur d'eau au site de creusement de la frayère). G : profondeur d'eau au point le plus profond du creux (point D4). h : hauteur d'eau au milieu du dôme (point D5). p, q : respectivement, longueur du creux et du dôme de la frayère. s, ts : vitesse du courant à 5 cm du fond, respectivement aux points D1 et D5.

Figure 2

(a): map and (b): longitudinal section of a redd, showing the measurement positions and the dimensions measured. D1, D2, D3: points for the measurement of water depth around the pot. k: mean depth at D1, D2, D3 (represents depth at the place where the redd was built). g: water depth at the deepest part of the pot (D4 point). h: water depth over the middle of the tail (D5 point). p, q: length of the pot and of the tail of the redd, respectively. s, ts: water velocity 5 cm above the bottom, at points D1 and D5, respectively.

Le type de microhabitat où la frayère a été construite a été noté en distinguant cinq principaux types (Figure 3) :

(R) le microhabitat « radier » classiquement décrit pour la reproduction de la truite (STUART, 1953 ; FROST et BROWN, 1972), situé en fin de pool et faisant la transition avec un rapide. Dans le ruisseau de Chevenne, les radiers sont généralement situés en queue des fosses de dissipation formées en aval d'obstacles hydrauliques tels que des embâcles et des barres rocheuses ou de blocs barrant la rivière.

(PL) le microhabitat « lentilles protégées » consiste généralement en de petites (< 0,3 m²) lentilles de gravier ou galet situées en zones courantes, entre des blocs qui les protègent du courant principal.

(LL) le microhabitat « lentilles latérales » consiste généralement en de petites (< 0,3 m²) lentilles de gravier ou de galet situées en bordure ou sous une rive et protégées du courant direct par une avancée de la rive ou par un bloc en contact avec la rive. Dans certains cas il y a un contre-courant.

(SP) le microhabitat « côté ou bordure de pool » est une surface généralement plus grande (> 0,3 m²) de gravier et cailloux située en bordure d'un pool formé à l'aval d'un obstacle hydraulique. Ce microhabitat est protégé du courant direct par de gros blocs ou des grands débris ligneux formant la partie amont du pool. Il y a parfois un contre-courant dans un tel habitat mais la vitesse du courant y est généralement faible en basses eaux.

(UPL) le microhabitat « lentille non protégée » est généralement une lentille ou un petit dépôt de gravier ou galet qui, au contraire des quatre microhabitats précédents, est directement exposé au courant principal.

(CBL) le microhabitat « banc de concavité » est un dépôt de sédiment situé dans la partie intérieure d'un méandre. Dans la présente étude, peu de frayères ayant été creusées dans le microhabitat CBL, elles ont peu été prises en compte dans les analyses comparatives.

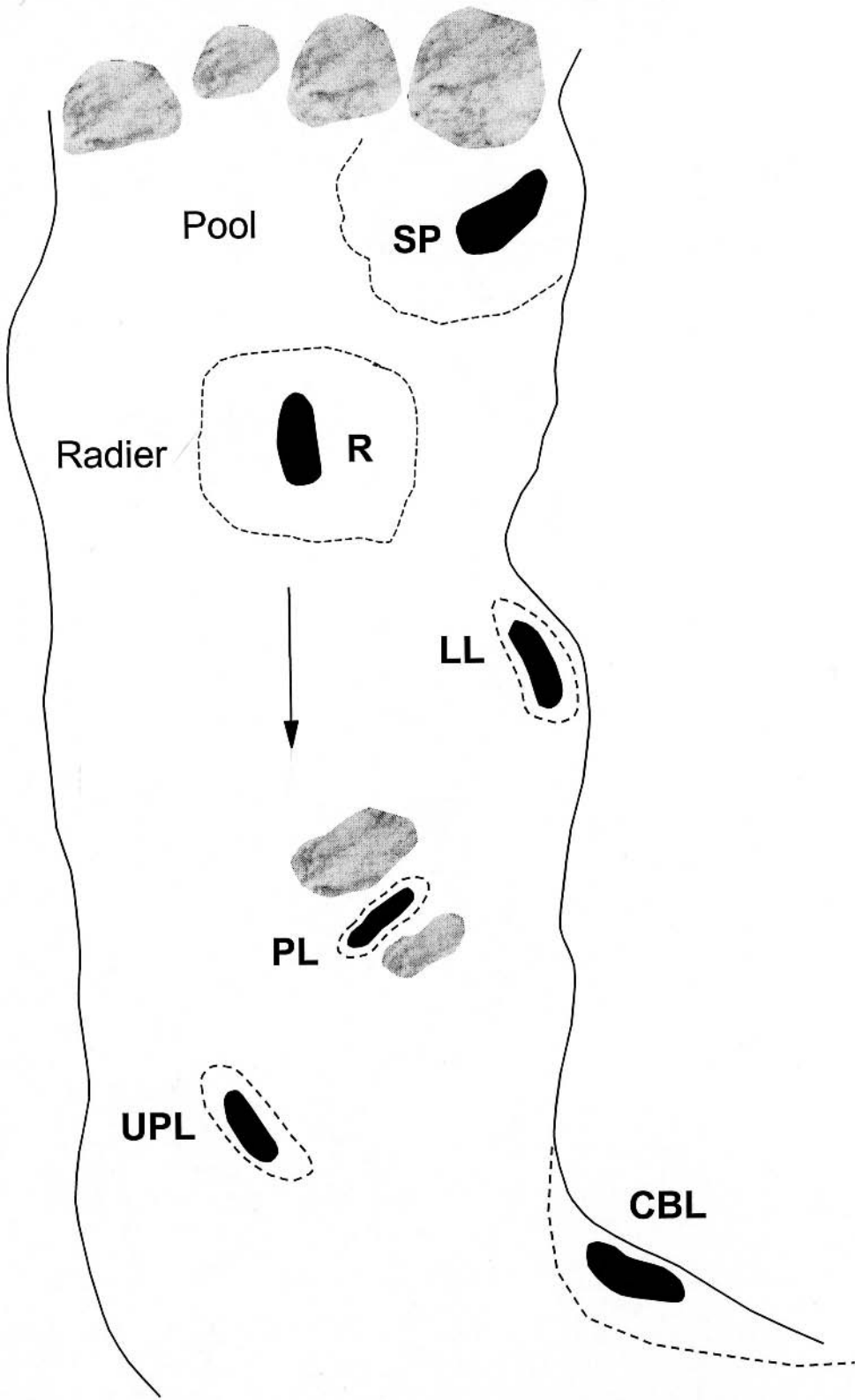
Le pourcentage cumulé de frayères construites dans chaque type de microhabitat a été évalué en fonction du temps.

Impact d'une crue sur les frayères et échantillonnage d'œufs

Une forte crue a eu lieu entre Noël 1995 et Nouvel an 1996. L'impact de la crue sur les frayères a été évalué en janvier 1996 en utilisant la carte, les panneaux repères et les photos pour retrouver les frayères. Deux groupes de frayères ont été séparés : celles totalement détruites et les autres. Une frayère a été considérée comme totalement détruite quand il n'y avait plus de structure et que la plupart ou tout le sédiment la constituant avait disparu ; parfois la roche mère était visible. L'autre groupe (frayères non totalement détruites) inclue les frayères intactes et celles seulement partiellement détruites, les deux types n'étant pas distinguables.

La présence d'œufs a été recherchée dans certaines frayères 150-200 jours après leur construction. Pour 15 frayères considérées comme totalement détruites et représentant les cinq types de microhabitats, le substrat restant a été trié pour vérifier l'absence d'œufs. Pour 50 frayères construites dans les différents types de microhabitats et considérées comme non totalement détruites, le substrat a été trié pour rechercher la présence d'œufs. Une poche en filet fin avec une ouverture carrée de 40*40 cm a été placée juste en aval du piquet localisant l'aval de la frayère. Le substrat de toute la surface de la frayère a été collecté par tranches de 4-6 cm et immédiatement trié jusqu'à trouver quelques œufs.

Les frayères de la zone amont A du ruisseau de Chevenne ont à nouveau été suivies lors de la saison de reproduction suivante en fin 1996.



Tests statistiques

Des tests non paramétriques ont été utilisés avec, dans le texte, les abréviations suivantes : Chi-deux, Test U de Mann Whittney (UMW test), test de Kolmogorov-Smirnov (KS test). Le test de Kruskal et Wallis d'analyse de la variance par rangs (KW test) a été utilisé pour tester si différents groupes ($n > 2$) avaient la même distribution de rangs ou non. Lorsque l'hypothèse était rejetée, le test de différence de rangs moyens (SPRENT, 1992) a été utilisé pour tester l'existence de différences intergroupes significatives.

RÉSULTATS

Distribution spatiale des géniteurs

Les reproducteurs migrants sont ceux capturés dans le piège lors de leur montée dans l'affluent. Les truites considérées comme résidentes sont celles déjà présentes dans le ruisseau de Chevenne en septembre. Au moment du suivi de décembre, les truites classées comme résidentes sont celles portant une marque permettant de les identifier comme préalablement capturées dans le ruisseau de Chevenne en septembre. Le groupe de truites classées comme résidentes comprend aussi les truites non marquées capturées : 1) dans la zone amont A et, 2) dans la zone aval B en supposant une efficacité de 100 % du piégeage (100 % des migrants capturés et donc marqués) avant le contrôle de la mi-décembre. Cette dernière hypothèse est très probable car des difficultés de piégeage n'ont été rencontrées que lors de la crue de fin décembre.

Toutes les truites marquées au bleu-alcyan capturées à la mi-décembre en zone amont A (16 reproducteurs et 13 immatures) ont été identifiées comme préalablement capturées en septembre en zone amont A. Aucune truite capturée au piège ni aucune truite capturée en septembre en zone B n'a été recapturée à la mi-décembre en zone A. Ce résultat confirme que la chute séparant la zone aval B de la zone amont A empêche effectivement les mouvements vers l'amont.

Parmi 76 (58 reproducteurs et 18 immatures) truites sédentaires marquées au bleu-alcyan contrôlées à la mi-décembre en zone aval B, aucune n'était issue des 356 truites marquées en septembre en zone amont A.

Ainsi, il semble exister dans le ruisseau de Chevenne deux composantes dans la population résidente localisées de part et d'autre de la chute infranchissable, celle de la zone aval B recevant en outre des migrateurs provenant de la Dranse.

◀ Figure 3

Schéma des principaux types de frayères (tâches noires) en fonction des divers types de microhabitats dans le ruisseau de Chevenne. SP : côté de pool ; R : radier ; LL : lentille latérale de substrat de frai ; PL : lentille de substrat de frai protégée du courant ; UPL : lentille de substrat de frai non protégée du courant ; CBL : lentille de substrat de frai dans la partie concave d'un méandre. Les tâches grises symbolisent des blocs. Voir paragraphe matériels et méthodes pour une description détaillée.

Figure 3

Diagram of the main different kinds of redd (black spots) according to the different spawning microhabitats in Chevenne stream. SP: side pool; R: riffle; LL: lateral lens of spawning substratum; PL: protected lens of spawning substratum; UPL: unprotected lens of spawning substratum; CBL: concav bank lens of spawning substratum (See Materials and Methods for detailed definitions). Grey spots symbolized blocks.

Caractéristiques des géniteurs

Géniteurs migrants

Durant la saison de reproduction 1995, 14 individus immatures, 57 mâles mûrs et 64 femelles mûres ont été capturés migrant de la Dranse d'Abondance dans le ruisseau de Chevenne (Tableau I). Les géniteurs migrants ont été généralement capturés la nuit, entre le début octobre 1995 et la mi-janvier 1996 et la plupart (75 %) des captures ont eu lieu entre la mi-novembre et la fin décembre. Les géniteurs mâles étaient d'âge 1 + à 5 + avec une dominance de 3 + (35 %) et de 2 + (23 %). Les reproductrices étaient âgées de 2 + à 6 + avec une dominance de 3 + (61 %) et de 4 + (22 %) (Tableau I).

Le sexe-ratio global des géniteurs migrants était équilibré avec 53 % de femelles. Cependant le pourcentage de femelles était significativement (Chi-deux, $P < 0,01$) plus élevé (67 % de femelles) durant la seconde partie de la migration (01/12/95 au 18/01/96)

Tableau I

Taille des femelles de la Dranse d'Abondance amont (D.A.r.) et du ruisseau de Chevenne (CH.s.). Résidents : truites capturées dans la population en place à la fin septembre 1995. Migrants : géniteurs de la Dranse d'Abondance (D.A.r.) et entrant dans le ruisseau de Chevenne pour le frai. (n) : nombre de truites. FL ± C.L. : longueur moyenne à la fourche en mm ± limite de confiance à 95 %. (%): contribution relative de chaque classe d'âge dans la population de géniteurs, chez les mâles et chez les femelles.

Table I

Size of trouts from upper Dranse d'Abondance river (D.A.r.) and Chevenne stream (CH.s.). Residents: trouts caught at the end of September 1995 in the standing population. Migrants: ripe spawners from the Dranse d'Abondance river (D.A.r.) and entering Chevenne stream to spawn. (n): trout number. LF ± C.L.: mean fork length in mm ± 95% confidence limits. (%): percentage of each age-class in the breeding population per sex.

	1 + (n) FL ± CL (%)	2 + (n) FL ± CL (%)	3 + (n) FL ± CL (%)	4 + (n) FL ± CL (%)	5 + (n) FL ± CL (%)	6 + (n) FL ± CL (%)
Résidents						
Amont CH.s.	(114) 115 ± 2	(108) 177 ± 5	(44) 201 ± 6	(4) 234 ± 22	(0)	(0)
Aval CH.s.	(45) 129 ± 6	(29) 173 ± 7	(40) 203 ± 8	(18) 248 ± 17	(2) 338 ± 25	(2) 334 ± 93
Cours principal D.A.r.	(25) 156 ± 7	(26) 188 ± 8	(25) 231 ± 10	(8) 276 ± 19	(3) 333 ± 12	(0)
Migrants						
Mâles	(11) 143 ± 7 (19,3 %)	(13) 203 ± 12 (22,8 %)	(20) 235 ± 10 (35,1 %)	(9) 292 ± 23 (15,8 %)	(4) 335 ± 17 (7,0 %)	
Femelles	(0) (0 %)	(4) 217 ± 9 (6,2 %)	(39) 248 ± 8 (60,9 %)	(14) 296 ± 16 (21,9 %)	(4) 306 ± 27 (6,3 %)	(3) 392 ± 43 (4,7 %)

que durant la première partie (41 % de femelles parmi les migrants capturés entre le 03/10/95 et le 30/11/95). Un pourcentage élevé (58 %) de femelles étaient déjà ovulées lorsqu'elles sont entrées dans le ruisseau de Chevenne. Le pourcentage de femelles ovulées était significativement (Chi-deux, $P < 0,001$) plus élevé durant la seconde partie de la migration (76 %) que durant la première partie (31 %). Il n'y avait pas de différence de tailles (U M W test ; $P > 0,4$) entre les deux groupes de femelles, ovulées ou non ovulées.

Un piégeage limité pratiqué pendant un mois (du 20 novembre au 20 décembre 1996) a confirmé la même tendance pour la saison de reproduction 1996, avec 70 % de femelles déjà ovulées lorsqu'elles sont entrées dans le ruisseau de Chevenne. Des taux élevés (jusqu'à 90 %) de femelles ovulées ont été trouvés parmi les femelles bloquées juste en aval des obstacles en zone aval B.

Comparaisons entre géniteurs résidents et géniteurs migrants

Le pourcentage de mâles était significativement plus élevé chez les géniteurs de la zone amont (75,5 %) que chez les géniteurs sédentaires de la zone aval (55,7 %) et que chez les géniteurs migrants (46,7 %) (Chi-deux, $P < 0,01$).

Les structures de taille des géniteurs femelles migrantes et résidentes sont très différentes (Figure 4). Parmi les géniteurs migrants, 12 % (8/64) des femelles et 46 % (26/56) des mâles ont une longueur à la fourche inférieure à 220 mm (Figure 4). Parmi les géniteurs résidents de la zone aval, 59 % (48/82) des femelles et 71 % (73/103) des mâles ont une longueur à la fourche inférieure à 220 mm. Les plus grands géniteurs résidents, avec une longueur minimale de 250 mm, sont mieux représentés en zone aval B qu'en zone amont A (Figure 4).

Les femelles migrantes sont plus grandes que les femelles résidentes à la fois sur la zone aval et la zone amont (KW test ; $P < 0,01$). La taille, à la fois des mâles migrants et des mâles résidents de la zone aval, est significativement plus élevée que la taille des mâles résidents en zone amont (KW test ; $P < 0,05$). Le tableau I indique les valeurs de taille moyenne aux différents âges dans le système étudié. La taille des 3 + résidents en zone aval et amont du ruisseau de Chevenne est significativement inférieure à celle des 3 + présents en septembre dans le cours principal (KW test ; $P < 0,0001$). Les tailles des 3 + présents à la mi-septembre dans les zones A et B ne diffèrent pas (KW test ; $P > 0,05$). Les tailles des 3 + migrants et des 3 + présents en septembre dans la rivière principale ne diffèrent pas (KW test ; $P > 0,05$).

Répartition spatiale des œufs

La relation longueur-fécondité a permis d'évaluer à 32 700 l'apport en ovules des femelles migrantes dans le ruisseau de Chevenne sous l'hypothèse que les femelles piégées ont effectivement frayé dans le tributaire. L'utilisation de la même relation longueur fécondité appliquée aux femelles résidentes échantillonnées à la mi-décembre a permis d'évaluer le nombre minimum d'ovules apportés par ces dernières : 3 400 en zone amont Ainf. et 26 900 en zone aval B. Ces chiffres montrent que le nombre d'ovules potentiels apportés par les femelles résidentes est au minimum équivalent au potentiel d'ovules apportés par les migrants. De plus ces chiffres suggèrent qu'environ 95 % des ovules issus des femelles résidentes sont déposés en zone aval B contre seulement 5 % en zone Ainf., à l'amont de la chute infranchissable. Les données recueillies permettent d'estimer la densité minimale d'œufs déposés par les truites sédentaires à : 140 œufs/100 m² en zone amont Ainf. et à 760 œufs/100 m² en zone aval B. Sur cette dernière zone, s'ajoutent 930 œufs/100 m² issus des femelles migrantes ce qui porte à 1 690 œufs/100 m² la densité minimale totale en œufs déposés par les géniteurs sédentaires et migrants en zone B.

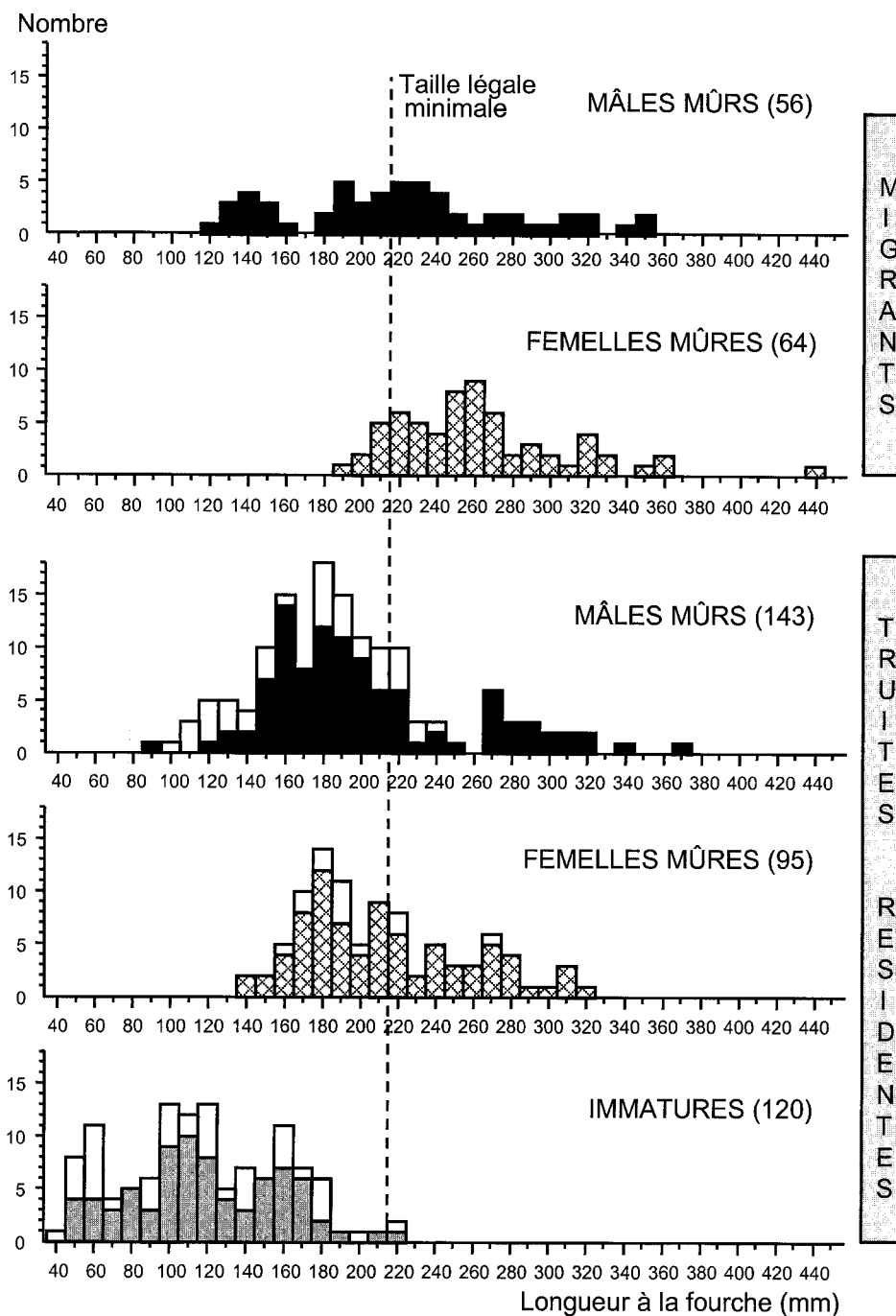


Figure 4

Structure de taille des géniteurs migrants et résidents et des immatures dans le ruisseau de Chevenne. Les valeurs en abscisse indiquent les limites inférieures de classe de longueur à la fourche (en mm). Pour chaque groupe de truites résidentes, les barres en blanc représentent les truites de la zone amont A et les barres noires représentent les truites de la zone aval B.

Figure 4

Size structure of migrant and resident spawners and immatures in Chevenne stream. Values on the X axis indicates the lower limit of size classes (fork length in mm). For each resident group, the open part of the bars represents trouts of the upstream zone A and the full parts of bars represents trouts from the downstream zone B.

Creusement des frayères dans l'espace et le temps

Les frayères ont été construites entre le début novembre 1995 et le début janvier 1996 (Figure 5). Au total, 157 frayères ont été répertoriées au cours de cette période dans le ruisseau de Chevenne : 22 % en zone amont Ainf. et par conséquent construites uniquement par des truites résidentes et 78 % en zone aval B et donc construites par des femelles résidentes ou migrantes. La majorité des frayères a été réalisée entre le 22 novembre et le 21 décembre, à un rythme régulier au cours de cette période située juste après une petite crue (13-21 novembre). L'essentiel du frai était achevé avant une crue majeure qui a eu lieu au cours de la dernière semaine de 1995 (Figure 5). Ainsi, la plupart des frayères ont été construites en conditions de débit faible et stable avant de subir cette crue majeure (Figure 5). La dynamique du frai varie peu entre les deux zones (Figure 5). Durant la période d'un mois d'intense activité de frai, la température de l'eau a fluctué principalement dans la gamme 2,5-5,5 °C (Figure 5). Durant la même période, la température de la rivière principale était en moyenne d'un degré plus froide que celle du ruisseau de Chevenne.

La densité moyenne de frayères évaluée sur l'ensemble du ruisseau de Chevenne colonisé pour le frai (Ainf. et B) était de 2,6/100 m². La densité moyenne de frayères était plus élevée (3,5/100 m²) en zone aval B qu'en zone amont Ainf. (1,4/100 m²). La densité

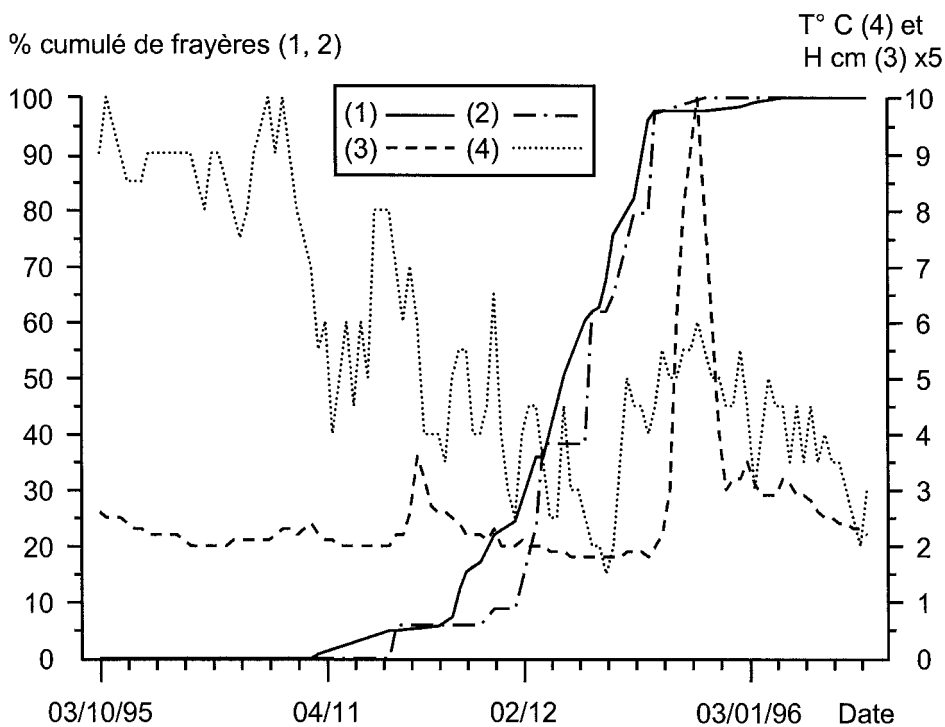


Figure 5

Saison de reproduction 1995-96 de la truite dans le ruisseau de Chevenne. Pourcentages cumulés de frayères construites en zone aval B (1) et en zone amont Ainf. (2). Fluctuations du niveau d'eau : (3) et température de l'eau du ruisseau de Chevenne: (4).

Figure 5

Spawning 1995-96 season for brown trout in Chevenne stream. Cumulative percentages of redds built in downstream zone B: (1) and upstream zone Ainf.: (2). Fluctuations of water level: (3) and water temperature: (4).

de frayères variait beaucoup, de 0 à 6,3/100 m² entre les différents secteurs du ruisseau de Chevenne (Figure 6). La densité de frayères était nulle dans les secteurs les plus amont A1-2-3. Ce résultat apparaît logique dans la mesure où : 1) aucune femelle mûre n'a été répertoriée dans ces secteurs lors du contrôle de la mi-décembre, 2) ces secteurs, en relation avec les obstacles dans le secteur A4, ne peuvent être colonisés par des géniteurs issus des secteurs en aval. Il y a une baisse de la densité de frayères de l'aval vers l'amont (du secteur B7 au secteur A4, Figure 6). Dans la zone Binf., il y a de grandes différences intersectorielles de la densité en frayères. Les plus fortes densités (6,3/100 m²) sont observées sur les secteurs B4 et B6 situés juste en aval d'un obstacle, contrastant avec des densités bien plus faibles (0,9-1,2/100 m²) sur les secteurs B5 et B7 respectivement adjacents à B4 et B6, mais non situés juste en aval immédiat d'un obstacle (Figure 6).

Le suivi du frai a permis de détecter 10 cas de surcreusement. L'examen des stades de développement des œufs extraits a permis de détecter 3 cas additionnels de surcreusement. Ainsi le taux minimal de surcreusement détecté a été de 8 %. Au cours des visites diurnes, des géniteurs ont été observés sur 37 % des frayères.

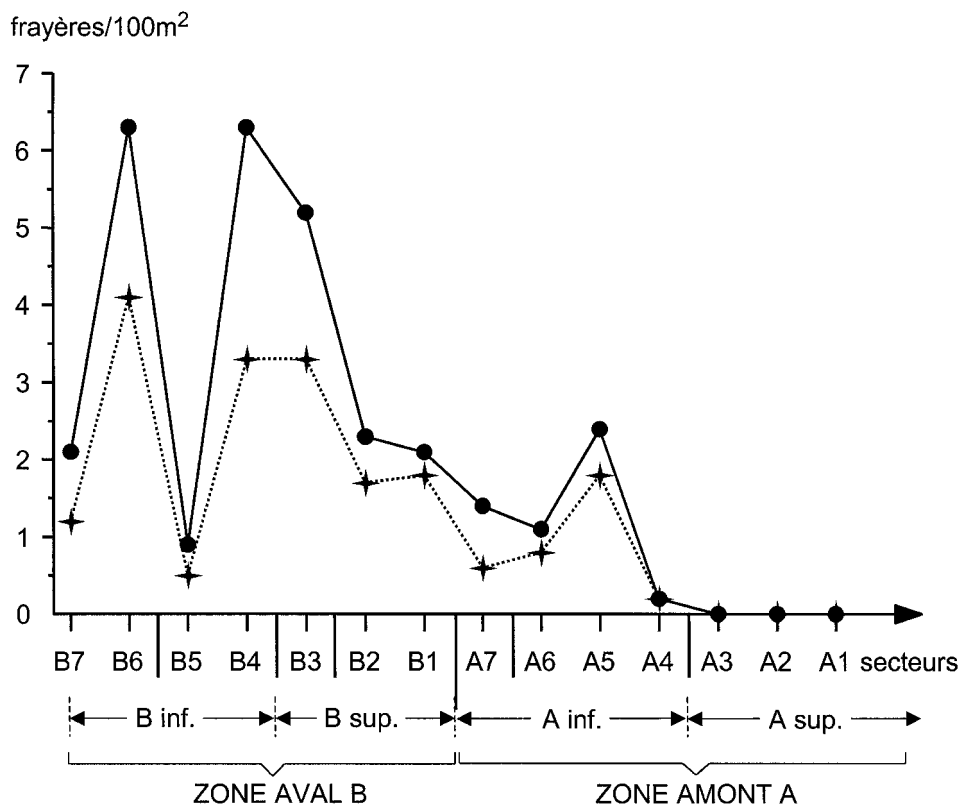


Figure 6

Densité de frayères de truite dans les divers secteurs du ruisseau de Chevenne. Densité de frayères initialement construites : ligne continue. Densité de frayères non totalement détruites par une forte crue en fin décembre : ligne en pointillés.

Figure 6

Density of trout redds in different sectors of Chevenne stream. Density of redd initially built: continuous line; density of redds not completely destroyed by the flood: dotted line.

Microhabitat de reproduction et caractéristiques des frayères

Microhabitat

Parmi les 157 frayères, seulement 21,7 % ont été creusées dans le classique microhabitat radier (R). Les frayères creusées dans les petites lentilles, latérales, protégées ou non du courant représentent respectivement 22,3 % (LL), 21,0 % (PL) et 7,6 % (UPL). Le pourcentage des frayères construites dans l'habitat de frai atypique côté de pool (SP) est élevé (25,6 %). Un petit pourcentage de frayères (1,9 %) ont été construites dans les bancs de concavité.

La construction des frayères a débuté en premier (3 novembre) en microhabitat radier (R), le plus tardivement (23 novembre) en microhabitat côté de pool (SP) et à une date intermédiaire dans les autres microhabitats (Figure 7). Le niveau « 75 % de frayères creusées » a été atteint au cours de la même période, entre le 14 et le 16 décembre, pour les divers types de microhabitats (Figure 7).

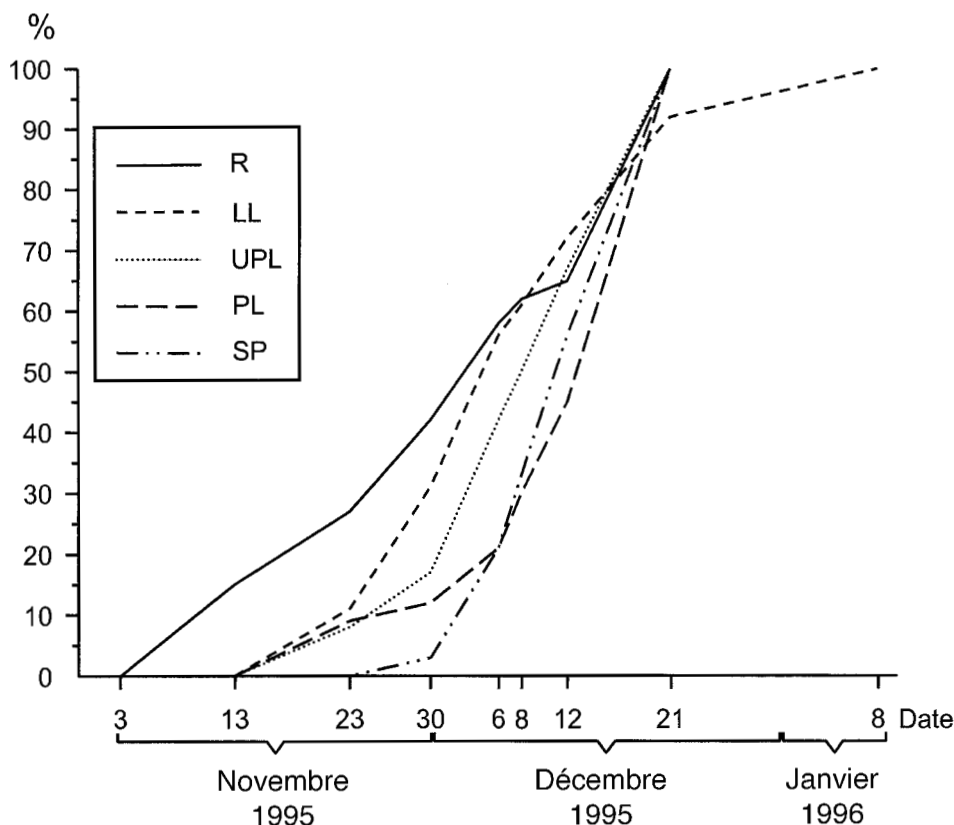


Figure 7

Pourcentages cumulés de frayères construites dans les différents microhabitats de fraie. SP : côté de pool ; R : radier, LL : lentille latérale de substrat de fraie ; PL : lentilles de substrat de fraie protégée du courant ; UPL : lentilles de substrat de fraie non protégée du courant ; CBL : lentille de substrat de fraie dans la partie concave d'un méandre.

Figure 7

Cumulative percentage of redds built in Chevenne Creek according to the kind of microhabitat. SP: side pool; R: riffle; LL: lateral lens of spawning substratum; PL: protected lens of spawning substratum; UPL: unprotected lens of spawning substratum (See Materials and Methods and figure 3 for detailed definitions).

Substrat

Les graviers et les galets disponibles pour le frai dans le ruisseau de Chevenne existent en dépôts, généralement peu épais et à faible surface, protégés (PL) ou non (UPL) par des blocs ou une avancée de la berge (LL). La surface et l'épaisseur des dépôts en microhabitat radier restent limitées. L'épaisseur des dépôts favorables pour le frai est généralement un peu plus importante en bordure de pool (microhabitat SP).

Le substrat dominant en surface des frayères est le gravier grossier (8-16 mm) et les petits galets (16-32 mm) ; ces deux catégories réunies représentent 74 à 100 % des frayères selon le microhabitat (Tableau II). Quand les catégories extrêmes (2-8 mm et 64-128 mm) sont regroupées avec leur catégorie adjacente respective, le substrat de surface dominant ne diffère pas significativement (Chi-deux, $P = 0,14$) entre les cinq groupes de microhabitats.

Tableau II

Distribution des frayères dans divers types de microhabitats de frai selon le type dominant de substrat. Microhabitats : R, SP, LL, PL, UPL ; voir figure 3 pour définitions. (n) : taille de l'échantillon.

Table II

Distribution of redds in different kinds of microhabitats in the Chevenne stream according to the main dominant surface substratum: Microhabitats: R, SP, LL, PL, UPL See figure 3 for definitions. (n): sample size.

Substrat (taille en mm)	R(34) %	SP(40) %	LL(35) %	PL(33) %	UPL(12) %
Graviers fins (2-8)	0	5	0	0	0
Graviers grossiers (8-16)	38,2	40	40	41,7	30,3
Petits galets (16-32)	35,3	45	45,7	50	63,6
Gros galets (32-64)	23,5	10	14,3	8,3	6,1
Petites pierres (64-128)	2,9	0	0	0	0

Vitesse du courant

La figure 8 présente la distribution en classes de vitesse de courant mesurée sur le site de creusement et sur le dôme des frayères pour les divers microhabitats de frai. La vitesse de courant mesurée juste en amont du creux et à 5 cm du fond représente approximativement la vitesse de courant choisie par la femelle pour creuser la frayère.

Il y a un fort pourcentage de frayères creusées sur des emplacements à faible vitesse de courant (Figure 8) : 65 % de frayères avec une vitesse sur site inférieure à 20 cm/s. Pour une frayère sur trois (52 frayères/157), la vitesse de courant sur site est inférieure à 10 cm/s et pour 18 frayères (11,5 %) la vitesse sur site est même inférieure à 5 cm/s. Les vitesses de courant sur site et sur le dôme sont significativement plus faibles pour les frayères en microhabitat SP (KW test ; $P < 0,01$) que pour chacun des 4 autres microhabitats (Tableau III), les vitesses sur ces derniers ne variant pas significativement entre elles (KW test, $P > 0,05$). De plus, pour 61 % des frayères en microhabitat SP, le courant n'est pas dans l'axe du torrent (18 % en courant oblique et 43 % en contre-courant).

Tableau III

Caractéristiques des frayères du ruisseau de Chevenne selon les types de microhabitats de frai. CL : limites de confiance de la moyenne à 95 %. R, SP, LL, PL, UPL : voir figure 3 pour définitions.

Table III

Mean redd characteristics of Chevenne stream classified according to the kind of microhabitats where the redds were built. CL: 95% confidence limits. R, SP, LL, PL, UPL: See figure 3 for definitions.

	Nombre de frayères	Longueur totale moy. \pm CL (cm)	Longueur du dôme moy. \pm CL (cm)	Hauteur d'eau sur le creux moy. \pm CL (cm)	Hauteur d'eau sur le dôme moy. \pm CL (cm)	Vitesse du courant sur le creux moy. \pm CL (cm/s)	Vitesse du courant sur le dôme moy. \pm CL (cm/s)
R	34	54 \pm 5	33 \pm 4	21 \pm 3	15 \pm 3	17 \pm 3	23 \pm 5
LL	35	61 \pm 8	38 \pm 6	12 \pm 1	9 \pm 1	19 \pm 4	22 \pm 4
PL	33	48 \pm 3	28 \pm 2	13 \pm 1	10 \pm 2	25 \pm 4	30 \pm 5
UPL	12	58 \pm 12	37 \pm 10	15 \pm 3	10 \pm 2	25 \pm 6	31 \pm 6
SP	40	50 \pm 4	30 \pm 3	18 \pm 3	16 \pm 3	9 \pm 3	11 \pm 3

Profondeur d'eau

La profondeur d'eau moyenne autour du creux mesurée en fin de creusement de la frayère permet une évaluation de la hauteur d'eau à l'endroit où la frayère a été construite. Elle varie entre 12 et 21 cm selon le type de microhabitat dans le ruisseau de Chevenne pour le frai de 1995 (Tableau III). Pour les frayères en microhabitat R ou SP, la hauteur d'eau à la place est significativement plus élevée (KW test ; $P < 0,05$) que pour les types LL et PL (Tableau III).

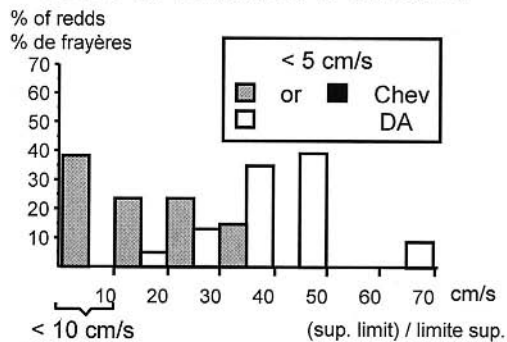
Taille des frayères

Les moyennes de longueur du dôme et de longueur totale pour les différents microhabitats varient respectivement entre 28 et 38 cm et entre 48 et 61 cm (Tableau III) sans différence significative entre les divers microhabitats de frai.

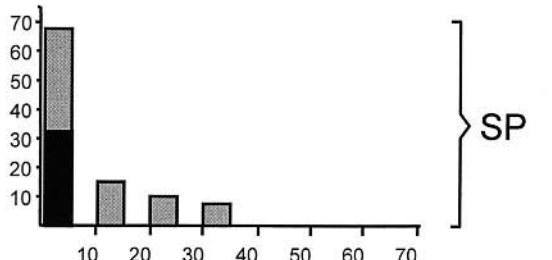
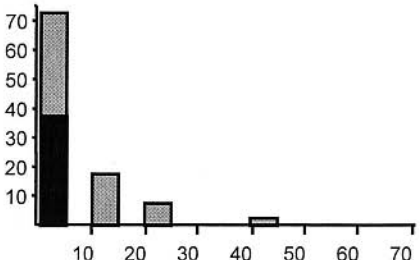
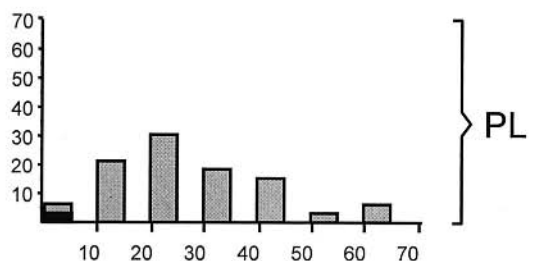
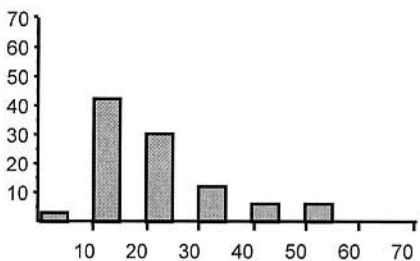
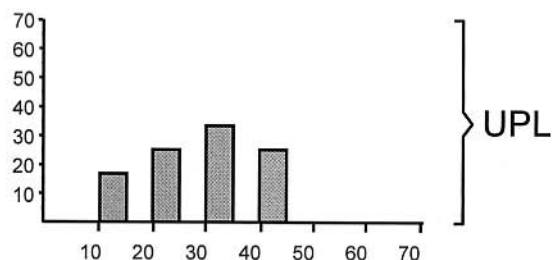
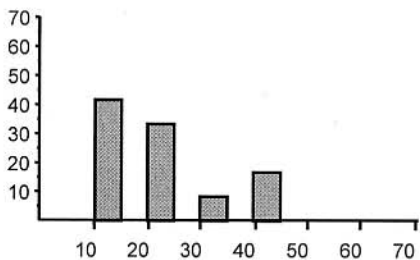
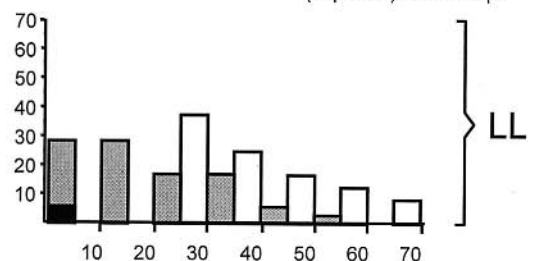
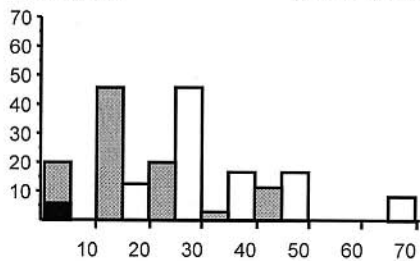
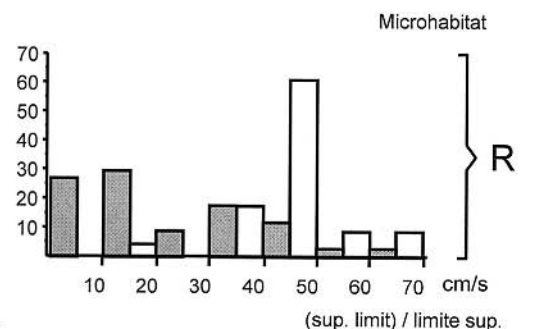
Évaluation et utilisation de la capacité d'accueil en substrat propice au frai

L'étude du substrat de frai des frayères (Tableau II) a montré que la majeure partie des frayères du ruisseau de Chevenne étaient creusées dans des substrats de granulométrie dominante ayant un diamètre compris entre 1 et 3 cm (graviers grossiers et petits galets). En utilisant les données de longueurs des frayères (Tableau III) et en faisant l'hypothèse d'une largeur de 20-30 cm, la surface moyenne des frayères construites dans le ruisseau de Chevenne a été évaluée à environ 0,1 m². Ces données et la détermination des microhabitats de frai ont permis de tenter d'évaluer, *a posteriori* en 2003, la capacité d'accueil sous l'aspect du substrat propice au frai. On s'est aidé sur le terrain d'une perche (manche de 3 cm de diamètre) terminée par un anneau métallique (en tube de 1 cm de diamètre) circulaire de 36 cm de diamètre (surface de 0,1 m² équivalente à la surface moyenne d'une frayère) pour évaluer un nombre d'unités standard de 0,1 m² de substrat favorable au frai (taille dominante de 1 à 3 cm sans présence d'éléments plus grossiers que des gros galets, c'est à dire sans éléments de taille supérieure à 6 cm). Pour chaque secteur, le nombre d'unités-substrat favorable (USF) au frai a été quantifié en les classant par ailleurs selon les divers types de microhabitats distingués pour les frayères. L'analyse des résultats est faite en supposant que l'évaluation du substrat *a posteriori* est proche de celle qui prévalait au moment du frai de 1995.

Water velocity on the place
Vitesse du courant sur le site choisi



Water velocity on the tail
Vitesse du courant sur le dôme



Les tableaux IV a et b précisent les résultats de cette approche de quantification de la capacité d'accueil et d'utilisation pour le frai sur le plan du substrat. La capacité d'accueil réelle pour le frai est forcément plus restrictive puisqu'interviennent, en combinaison avec le substrat, d'autres paramètres tels que hauteur d'eau et vitesse du courant.

Les zones amont A et aval B ont une surface en eau voisine avec respectivement 3712 et 3531 m². La capacité d'accueil en substrat favorable pour le frai est inégalement répartie avec 460 USF en zone amont A et 316 USF en zone aval B. Sur la zone amont, seule la partie inférieure (zone Ainf. ayant une surface de 2 427 m²) est colonisée par la population méditerranéenne. Il existe donc un potentiel de sites de frai relativement important de 195 USF (Tableau IVa) inutilisé en zone amont supérieure, car inaccessible. La suite du paragraphe ne concernera donc que les caractéristiques des zones amont inférieure (Ainf.) et aval B.

Lors du contrôle à la mi-décembre, le nombre de femelles matures sédentaires capturées était de 13 en zone Ainf. et de 82 en zone B. Le piégeage a permis d'évaluer à 64 le nombre de femelles matures migrantes colonisant la zone B. Le nombre minimum de femelles matures est donc nettement (environ dix fois) plus élevé en zone aval B (146) qu'en zone amont Ainf. (13) alors que le nombre total d'USF est relativement voisin pour ces deux zones avec 265 en zone Ainf. et 316 en zone B. Le nombre total (157) de frayères détectées est très inégalement réparti entre la zone amont inférieure (34 frayères soit 22 % du total) et la zone aval B (123 frayères soit avec 78 % du total).

Le pourcentage de la surface totale en eau ayant un substrat favorable au frai en microhabitat radier est faible sur chacune des 2 zones : Ainf. (0,3 %) et B (0,2 %). Sur les zones amont sup et aval, plus de 70 % des USF et des frayères sont représentées dans les microhabitats R, SP, et LL (Tableau IVa et b). Les taux d'utilisation du substrat dans les divers microhabitats sont tous supérieurs en zone aval B comparativement à la zone amont Ainf.

Sur chacune des deux zones, l'ensemble du substrat propice au frai en microhabitat radier n'a pas été utilisé. Il n'y a eu que 25 frayères creusées sur 83 USF disponibles en microhabitat radier en zone aval B et 9 frayères creusées sur 79 USF disponibles en microhabitat R en zone amont Ainf. La majorité des frayères ont été

◀ Figure 8

Distribution des frayères du ruisseau de Chevenne et du cours principal de la Dranse selon la vitesse du courant juste à l'amont du creux (vitesse sur site) et au milieu du dôme. SP : côté de pool ; R : radier, lentille latérale de substrat de frai ; PL : lentille de substrat de frai protégée du courant ; UPL : lentille de substrat de frai non protégée du courant ; CBL : banc de substrat de frai dans la partie concave d'un méandre. Les barres noires indiquent la contribution des frayères avec une vitesse inférieure à 5 cm/s.

Figure 8

Distribution of the redds of Chevenne Creek and main river Dranse d'Abundance according to water velocity just at the upstream limit of the pot and above the middle part of the tail. SP: side pool; R: riffle; LL: lateral lens of spawning substratum; PL: protected lens of spawning substratum; UPL: unprotected lens of spawning substratum (See Materials and Methods for detailed definitions). Values on the X axis indicate the upper value of the water velocity ranges. Black parts of the bars indicate the contributions of redds with water velocity below 5 cm/s.

Tableau IV

Évaluation de la disponibilité et de l'utilisation du substrat favorable au frai.

a. Évaluation du substrat favorable au frai selon les principaux types de microhabitats de frai. R, SP, LL, PL, UPL, CBL, voir figure 3 pour définitions. fr : nombre de frayères ; USF : nombre d'Unités de Substrat Favorable de 0,1 m² avec une granulométrie dominante de 1-3 cm ; (util.) : taux d'utilisation = fr*100/USF.

b. Répartition des fréquences de substrat favorable au frai disponible et utilisé pour le frai dans les divers microhabitats de frai. p : fréquence des USF dans les divers types de microhabitats de frai, r : proportion des frayères creusées dans les divers types de microhabitats de frai, D : indice d'électivité de JACOBS (1974) : $D = (r-p)/(r + p-2rp)$. Pas de préférence : $-0,25 < D < +0,25$, Préférence modérée : $+0,25 < D < +0,5$, Préférence forte : $+0,5 < D < +1$, Évitement modéré : $-0,5 < D < -0,25$, Évitement fort : $-1 < D < -0,5$.

Tableau IV

Evaluation of availability and use of adequate spawning substrate.

a. Evaluation of adequate spawning substrate according to the different spawning microhabitats: R, SP, LL, PL, UPL, CBL, see figure 3 for definitions. fr: redd number, USF: number of units of adequate substrate of 0.1 m² with a dominant granulometry of 1-3 cm; (util.): using rate = fr*100/USF.

b. Repartition of available and used adequate spawning substrate frequencies according to the different spawning microhabitats. p: USF frequencies, r: proportion of redds built in each microhabitat. D: electivity index of JACOBS (1974): $D = (r-p)/(r + p-2rp)$. No preference: $-0.25 < D < +0.25$, Moderate preference: $+0.25 < D < +0.5$, strong preference: $+0,5 < D < +1$, Moderate avoidance: $-0.5 < D < -0.25$, Strong avoidance: $-1 < D < -0.5$.

a

	R fr ; USF (util)	SP fr ; USF (util)	LL fr ; USF (util)	PL fr ; USF (util)	UPL fr ; USF (util)	CBL fr ; USF (util)	Total fr ; USF (util)
Amont . sup	0 ; 61 (0)	0 ; 57 (0)	0 ; 11 (0)	0 ; 20 (0)	0 ; 45 (0)	0 ; 1 (0)	0, 195 (0)
Amont inf.	9 ; 79 (11)	8 ; 76 (11)	10 ; 29 (34)	6 ; 28 (21)	1 ; 49 (2)	0 ; 4 (0)	34 ; 265 (13)
Aval	25 ; 83 (30)	32 ; 111 (29)	25 ; 33 (76)	27 ; 28 (96)	11 ; 57 (19)	3 ; 4 (75)	123 ; 316 (39)

b

	R	SP	LL	PL	UPL	CBL
Amont sup.						
p	0,298	0,287	0,109	0,106	0,185	0,015
r	0,265	0,235	0,294	0,176	0,029	0,0
D	Pas de préférence	Pas de préférence	Préférence forte	Préférence modérée	Évitement fort	
Aval B						
p	0,263	0,351	0,104	0,089	0,180	0,013
r	0,203	0,260	0,203	0,220	0,089	0,024
D	Pas de préférence	Pas de préférence	Préférence modérée	Préférence modérée	Évitement modéré	

construites sur les dépôts de substrat propice localisés dans les autres types de microhabitat : côté de pool, lentille latérale ou protégée (Tableau IVa). Sur chacune des zones, le nombre d'USF est voisin en microhabitat radier R et en microhabitat côté de pool SD (Tableau IVa). Sur chacune des deux zones, les fonds de granulométrie 1-3 cm situés en microhabitat côté de pool SP ont un taux d'utilisation voisin en microhabitat radier R et en microhabitat côté de pool SP. Cependant ce taux d'utilisation est plus élevé en zone aval B (29-30 %) qu'en zone amont Ainf. (11 %). Sur la zone aval, avec 96 %, le taux d'utilisation des lentilles protégées PL est élevé et nettement supérieur au taux d'utilisation (28 %) des lentilles non protégées UPL. Le même résultat est observé en zone amont Ainf. mais avec des taux d'utilisation plus faibles, respectivement 21 % et 2 % pour les lentilles protégées et non protégées. Sur la zone aval B, les USF sont moins nombreuses pour les microhabitats LL, PL que pour les microhabitats SP, R (Tableau IVa) mais elles ont eu un taux d'utilisation pour le frai supérieur (76-96 % comparativement à 29-30 %). La même résultat est observé sur la zone amont Ainf. (Tableau IVa) mais avec des taux d'utilisation moindre (21-34 % pour PL et LL contre 11 % pour SP et R).

Les calculs d'indice de JACOBS (Tableau IVb) indiquent que le substrat favorable au frai fait l'objet d'une préférence lorsqu'il est situé en microhabitat LL et PL. Par contre le microhabitat UPL est évité. Il y a trop peu de substrat favorable et de frayères en microhabitat CBL pour évaluer l'attractivité de ce milieu.

Les deux microhabitats de frai R et SP sont également choisis. Les deux microhabitats de fraie R et SP sont le plus souvent simultanément présents (en zone de bordure pour SP et en limite aval pour R) au niveau des fosses de dissipation, un des faciès très représenté en torrent du type du ruisseau de Chevenne. Dans les deux microhabitats R et SP, le substrat favorable au frai a un taux d'utilisation voisin du taux de présence, indiquant une absence de préférence d'après les valeurs de l'indice de JACOBS (Tableau IVb).

Effet d'une crue sur les frayères

Beaucoup (35,7 %) de frayères ont été classées comme totalement détruites par la crue de fin décembre 1995. L'effet destructeur de la crue a été différent selon les types de microhabitats utilisés (Chi-deux, $P < 0,001$) (Tableau V). Les pourcentages les plus élevés de frayères totalement détruites ont été observés en partie centrale du torrent, dans les microhabitats R (50 %), PL (54,5 %) and UPL (66,7 %), les taux de destruction ne différant pas entre eux (Chi-deux, $P > 0,05$). Les taux de frayères totalement détruites sont beaucoup plus faibles dans les parties latérales du torrent, en microhabitat SP (15 %) et LL (17,1 %), ces taux de différant pas significativement entre eux (Chi deux, $P > 0,05$). Pour chaque microhabitat SP ou LL, le pourcentage de frayères totalement détruites est significativement plus petit (Chi-deux ; $P < 0,01$) que pour chacun des microhabitats R, PL et UPL (Tableau V).

Le taux de frayères totalement détruites lors du frai de 1995 varie relativement peu en fonction des secteurs (Figure 6). Il y a par contre une forte variabilité inter-annuelle du taux de frayères totalement détruites. En effet, 44 frayères ont été localisées sur la zone amont Ainf. au cours de la saison de frai 1996 qui n'a pas connu de crue hivernale majeure. Le pourcentage de frayères totalement détruites en zone Ainf. (9 %) au cours du frai 1996 était significativement plus faible (Chi-deux, $P < 0,001$) que celui observé lors du frai 1995 (44 % de frayères détruites) sur la même zone Ainf.

15 frayères sur les 56 classées comme totalement détruites et échantillonnées dans les divers microhabitats ont été examinées pour rechercher la présence d'œufs. Aucun œuf résiduel n'a été trouvé sur ces 15 frayères. Ce résultat valide le fait que les frayères classées comme totalement détruites l'ont effectivement été.

Tableau V

Pourcentage de frayères totalement détruites par une crue majeure à la fin 1995 en fonction des microhabitats de frai dans le ruisseau de Chevenne.

Table V

Percentage of redds totally destroyed by a major spate at the end of 1995, classified according to their microhabitat in the Chevenne stream.

Microhabitat	Nombre de frayères (% du total)	% de frayères totalement détruites
Côté de pool (SP)	40 (25,5 %)	15,0
Lentille latérale (LL)	35 (22,3 %)	17,1
Radier (R)	34 (21,7 %)	50,0
Lentille protégée (PL)	33 (21,0 %)	54,5
Lentille non protégée (UPL)	12 (7,6 %)	66,7
Banc de concavité (CB)	3 (1,9 %)	

La présence d'œufs a été recherchée dans la moitié (50/101) des frayères classées comme non totalement détruites (non détruites ou partiellement détruites). La recherche a porté sur des frayères échantillonnées dans chacun des 5 microhabitats. Des œufs ont effectivement été trouvés dans la plupart (96 %) des frayères examinées. Les deux frayères sans œufs trouvées en microhabitat PL peuvent correspondre à des essais de creusement sans suite ou à des frayères totalement détruites non détectées. Le fait de trouver des œufs dans la plupart des frayères construites dans les divers microhabitats valide le fait que les frayères décrites dans la présente étude sont effectivement de vraies frayères. Le fait de retrouver des œufs dans les frayères classées comme non totalement détruites montre également qu'il ne s'agissait pas de re-dépositions de graviers sur des frayères totalement détruites. L'extraction immédiate d'œufs après la fraie pour 6 frayères (3 en 1995 et 3 en 1996) indique une profondeur d'enfouissement faible (4-8 cm) pour les œufs les plus superficiels.

DISCUSSION

Effet de la fragmentation de l'habitat et de l'hydrologie sur la distribution des frayères

La présente étude montre que la fragmentation de l'habitat et un faible débit juste avant et pendant la période du frai limitent la répartition finale des géniteurs et des frayères sur les sites de frai disponibles dans un torrent alpin à forte pente. Dans de tels milieux, des chutes infranchissables (ou difficilement franchissables) peuvent totalement ou partiellement isoler les zones amont. Certains auteurs (NORTHCOTE, 1992 ; ELLIOTT, 1994) avancent cependant que les populations qui ont naturellement subsisté dans de telles zones amont fermées peuvent avoir développé des stratégies de sédentarisation et des adaptations à des conditions extrêmes (débit, température, gel, limitations trophiques...).

L'étude a montré un pourcentage de femelles plus faible pour la fraction amont résidente de la population comparativement aux fractions résidente ou migrante en zone aval. Plusieurs auteurs (CAMPBELL, 1977 ; JONSSON et JONSSON, 1993) indiquent une

dominance des femelles parmi les juvéniles migrant vers les zones aval des hydrosystèmes, ces dernières offrant de meilleures conditions trophiques. Si les dévalants issus des zones amont sont préférentiellement des femelles, la présence d'obstacles infranchissables les empêchant de revenir contribue alors à une baisse du nombre de femelles et donc des œufs déposés sur les zones amont.

Sur le ruisseau de Chevenne, la taille de la population de truites sédentaires est plus forte en zone aval coupée de la zone amont par un barrage infranchissable. Par ailleurs, la zone aval accueille les géniteurs migrants dont l'accès est néanmoins modulé par les obstacles et le débit. En liaison avec un déséquilibre du nombre de géniteurs entre zone aval et zone amont, il en résulte un fort déséquilibre entre le nombre et la densité de frayères construites et d'œufs déposés entre la zone aval et la zone amont. La présente étude suggère par ailleurs que dans un torrent tel que le ruisseau de Chevenne, les effets d'obstacles (naturels ou artificiels) même limités en hauteur (1-1,5 m) peuvent avoir été fortement sous-estimés dans la mesure où ils peuvent être franchissables en hautes eaux mais pas ou difficilement en basses eaux. En réalité, en torrent, la saison de reproduction ou une partie de celle-ci peut se dérouler en débit faible ou moyen (pas de précipitations ou précipitations bloquées sous forme de neige), ce qui a pour conséquence que de tels obstacles sont difficiles à franchir à la fois par les géniteurs résidents et migrants.

Un important résultat de la présente étude a été de montrer qu'un pourcentage élevé de femelles entrent ovulées dans le tributaire en conditions de basses eaux. Ceci a pour conséquence que si elles rencontrent des difficultés de migration vers l'amont, elles peuvent être contraintes à pondre dans des conditions non optimales sur les plans biologique et écophysiological. En effet, des études sur plusieurs salmonidés (ESCAFFRE et BILLARD, 1979 ; GILLET, 1991 ; DE GAUDEMARD et BEALL, 1998) démontrent une baisse rapide de la qualité des ovules (fécondabilité) après qu'ils aient été libérés dans la cavité générale. Le lapse de temps pour frayer pourrait être assez court pour la truite puisque la qualité des ovules chute après une à deux semaines. Selon DE GAUDEMARD et BEALL (1998), les femelles de Saumon atlantique ovulées depuis plus d'une semaine retiennent d'avantage d'ovules dans leur cavité abdominale et sont moins sélectives dans leur choix de partenaire. De plus, BEALL et MARTY (1987) ont montré, pour le saumon atlantique, que le taux de rétention des ovules et le délai d'oviposition augmentent avec la densité de femelles.

Le surcreusement de frayères par les géniteurs tardifs a été fréquemment observé chez les salmonidés (MAC NEIL, 1964 ; BAGLINIÈRE *et al.*, 1979). Selon MAC NEIL (1964), le surcreusement affecte significativement le succès de la reproduction naturelle et les derniers géniteurs sont avantagés dans l'utilisation des sites de fraie. Dans la présente étude, le suivi visuel direct du frai a permis la détection d'un taux de surcreusement de 6 %. Une étude génétique d'œufs extraits d'un échantillon de 22 frayères du ruisseau de Chevenne lors du frai de 1995 (LARGADIER *et al.*, 2001) a démontré l'existence d'un taux de surcreusement minimum de 36 %. Ainsi, les techniques génétiques s'avèrent plus performantes que l'inspection visuelle pour évaluer le taux de surcreusement. On peut suspecter que les limitations en microhabitats et substrat de frai, une large période de reproduction et des concentrations locales de géniteurs peuvent théoriquement accroître les phénomènes de surcreusement de frayères dans le ruisseau de Chevenne. Le nombre trop faible de frayères surcreusées n'a cependant pas permis de déterminer le(s) microhabitat(s) le(s) plus touché(s) par ce phénomène.

L'étude suggère que d'importantes variations dans la répartition spatio-temporelle des géniteurs peuvent exister en relation avec l'hydrologie et la fragmentation de l'habitat par des obstacles. La construction de routes et l'aménagement d'accès en montagne ont

conduit à la formation de nombreux petits obstacles artificiels situés au croisement entre voies de circulation et torrents. Les obstacles à la migration amont des truites en affluents ont parfois été créés très près de l'embouchure entre les affluents et le cours principal car les routes principales sont souvent construites le long du cours principal. La présente étude suggère que certains petits obstacles devraient être aménagés pour faciliter leur franchissement y compris en basses eaux, ce qui permettrait une meilleure répartition spatio-temporelle des frayères et une diminution des risques de surcreusement.

Dans le cas du ruisseau du Chevenne, la présence d'une population résidente est importante car elle permet d'assurer un recrutement en juvéniles, particulièrement pour les zones qui ne sont pas ou seulement occasionnellement connectées avec le cours aval ou avec le cours principal qui peuvent fournir des géniteurs migrants. L'étude suggère par ailleurs qu'en relation avec la tendance à une maturation à une plus petite taille pour les géniteurs résidents en affluents, la taille minimale de capture (23 cm de longueur totale ou 22 cm à la fourche) protège une plus forte proportion de géniteurs résidents dans l'affluent que de géniteurs produits dans le cours principal.

Microhabitat de reproduction

L'utilisation de modèles d'habitat comme outils de gestion des populations de truite devient de plus en plus courant et les caractéristiques des habitats de frai sont inclus dans de tels modèles. La présente étude, en accord avec DELACOSTE *et al.* (1995), suggère que l'on doit cependant être prudent avant de généraliser les caractéristiques de l'habitat de frai de la truite d'un type de rivière à l'autre. On peut même se poser la question de l'éventuelle existences de différences inter-populations.

La présente étude démontre que le microhabitat utilisé par la truite en torrent peut fortement différer du microhabitat de frai caractéristique de type radier décrit par FROST et BROWN (1972) puisque la majorité des frayères du ruisseau de Chevenne ont été construites dans d'autres types de microhabitats de frai. Une étude de DELACOSTE *et al.* (1993) dans la Neste de Luron, une rivière des Pyrénées (largeur : 5-10 m avec une pente moyenne voisine de 2 %), montre de fortes densités de frayères en zones de plats et de courants mais aussi dans 6 autres types d'unités morphodynamiques.

La présent travail suggère aussi que, dans un torrent à forte pente, la vitesse du courant peut être un faible prédicteur de la sélection de l'habitat de frai par la truite. En effet, des vitesses de courant relativement élevées ont été citées comme un important facteur de sélection du microhabitat de frai (SHIRWELL et DUNGEY, 1983 ; WITZEL et MAC CRIMMON, 1983 ; ESSINGTON *et al.*, 1998) et peu de frayères ont été rapportées comme ayant été construites dans des sites avec une vitesse de courant inférieure à 10 cm/s. Or le présent travail montre que, dans le ruisseau de Chevenne, la reproduction peut avoir lieu en bordure de pool dans des microhabitats à des vitesses de courant inférieures à 10 cm/s. L'extraction des œufs dans ce type de microhabitat indique une bonne survie des œufs au stade œillé (CHAMPIGNEULLE, données non publiées).

Le substrat utilisé pour le frai dans le ruisseau de Chevenne est situé dans la même gamme de taille que celle décrite ailleurs pour des truites de taille comparable. Plusieurs auteurs (HOOPES, 1972 ; BEARD et CARLINE, 1991 ; DELACOSTE, 1995) ont montré le rôle majeur joué par la disponibilité en substrat de frai adéquat (bonne gamme de taille et surface minimale). En torrent, la faiblesse des surfaces et de l'épaisseur de substrat de frai propice disponible est probablement un facteur limitant. L'éventuel rôle attractif joué par une épaisseur de substrat de frai un peu plus grande en milieu côté de pool (comparativement aux autres microhabitats) reste à analyser dans le ruisseau de Chevenne. Peu d'études ont en effet été réalisées sur l'influence de l'épaisseur des substrats de frai.

Effet des crues

Les perturbations fréquentes et intenses du substrat de frai par les crues peuvent limiter la production de salmonidés en détruisant les œufs au cours de l'incubation (SEEGRIST et GARD, 1972, CARLINE et McCULLOUGH, 2003). Certains auteurs (STUART, 1953 ; SEEGRIST et GARD, 1972 ; ERMAN *et al.*, 1988, KONDOLF *et al.*, 1991 ; PLASSERAUD *et al.*, 1990; CRISP et BAUMONT, 1995) ont rapporté ou suspecté l'effet sévère des crues sur la survie des œufs de salmonidés mais relativement peu d'études ont quantifié ces effets. SPINA (2001) a montré au cours d'une étude de 10 ans d'une population de truite que la force des classes d'âge était inversement reliée au pic de débit au cours de l'incubation. CARLINE et McCULLOUGH (2003) ont trouvé une réduction de 98 % (moyenne pour 14 rivières à 500-1100 m d'altitude) des densités en 0 + d'omble de fontaine suite à une crue destructrice pour les frayères. Par ailleurs, l'effet négatif de la crue en période d'incubation était plus forte pour les rivières à altitude plus élevée. Ceci suggère que la destruction des frayères peut être une source de variation inter-annuelle dans la densité en alevins de l'année. En 1986, CHAMPIGNEULLE *et al.* (1988) ont évalué à 20 % le taux de destruction des frayères dans le Redon, un affluent du Léman. ELLIOTT (1976) a trouvé, dans deux ruisseaux anglais, que la dévalaison d'œufs s'accroît avec la vitesse du courant.

La présente étude démontre l'effet majeur d'une forte crue au cours de la période d'incubation en torrent après un frai ayant eu lieu en débit faible ou moyen. En effet, en torrent, la reproduction a lieu généralement à une période où le débit peut fortement varier selon que les précipitations sont ou non bloquées sous forme de neige. Ces conditions iront peut-être en s'accroissant dans le contexte de réchauffement climatique. Sur le ruisseau de Chevenne, le phénomène de crue catastrophique en période d'incubation décrit dans la présente étude n'est plus un événement rare puisqu'il s'est reproduit pour le frai 2000 et le frai 2003, ce qui fait trois fois lors des 9 dernières années. Dans les rivières de montagne, les petits affluents à faible pente et alimentés par source fournissent un habitat de frai beaucoup plus stable mais moins fréquent. Cependant, en liaison avec la surface limitée de ce type de site de frai, on y observe de fortes densités en frayères (plusieurs dizaines de frayères/100 m²) avec de forts taux de surcreusement. En cas d'accroissement des crues hivernales, la contribution potentielle pouvant être apportée au recrutement naturel par ces petits affluents à faible pente alimentés par sources est susceptible d'augmenter. Il est donc indispensable de protéger et le cas échéant de réhabiliter ces milieux de frai.

GROST *et al.* (1991) ont trouvé une profondeur moyenne d'enfouissement des œufs de 11 cm (extrêmes : 2-20 cm) pour des truites communes résidentes de 20-40 cm dans une rivière de montagne du Wyoming. La présente étude ne portait pas sur la profondeur d'enfouissement des œufs. Cependant, l'extraction juste après le frai des œufs d'un petit nombre (6) de frayères a montré la présence d'œufs enfouis sous seulement 4-8 cm de gravier. Deux facteurs peuvent influencer la profondeur d'enfouissement des œufs dans le ruisseau de Chevenne et l'effet des crues : la taille plutôt petite des femelles et la faible épaisseur des dépôts de gravier. OTTAWAY *et al.* (1981) ont montré que la profondeur d'enfouissement des œufs augmentait avec la taille de la femelle. Ils en ont déduit que les œufs des plus grandes femelles étaient potentiellement mieux protégés de l'effet des crues. CRISP (1989), utilisant des œufs artificiels a montré que des crues d'un niveau plutôt fréquent (plusieurs fois par an) pouvaient causer un entraînement d'œufs et que le taux de ce dernier était fortement influencé par la profondeur d'enfouissement : 75-90 % à 5 cm, 20-80 % à 10 cm et négligeable à 15 cm.

En torrent, les importantes variations inter-annuelles des crues pendant la saison de reproduction, en interaction avec la répartition des géniteurs migrants et résidents peuvent induire une forte variabilité spatio-temporelle dans la densité et l'origine des œufs fournissant le recrutement naturel en alevins.

Diversité du frai

La population de truite autochtone de la Dranse d'Abondance se reproduit dans des sites contrastés : cours principal, affluents de type torrent avec leurs microhabitats de frai diversifiés, petits affluents à faible pente alimentés par des sources. Par ailleurs le frai s'étale sur au moins un mois. Une telle diversification spatio-temporelle contribue probablement à empêcher la disparition de la population dans une large gamme de conditions extrêmes : crues, sécheresses, érosions, pollutions... Une étude génétique utilisant les microsatellites de l'ADN nucléaire (LARGADIER *et al.*, 2001) a montré l'existence de phénomènes de pluripaternité (un mâle dominant et au minimum un autre mâle fécondant les ovules d'une femelle) sur des œufs extraits de frayères du ruisseau de Chevenne. Une telle stratégie conduit donc également à accroître la diversité génétique dans cette population sauvage.

Parmi les questions posées, il y a celle de savoir si chez la truite l'occupation d'habitats inhabituels est un simple choix par défaut (pénurie de zones de frai) ou une stratégie adaptative répondant à l'instabilité des gravières en milieu torrentiel, ce qui impliquerait alors l'existence d'une composante génétique.

La démonstration formelle nécessiterait des études comparatives entre plusieurs populations de manière à évaluer ce qui ressort du rameau évolutif (méditerranéen ou atlantique), du caractère plus ou moins sauvage ou domestique des populations et de la disponibilité en habitats de frai.

Les premières données recueillies dans la présente étude vont plutôt dans le sens de l'existence d'une stratégie de diversification des sites de frai utilisés plutôt que d'un manque du classique microhabitat de frai de type radier qui apparaît peu abondant mais néanmoins non saturé. L'étude suggère que l'utilisation de microhabitats de frai très diversifiés permet de limiter les effets destructeurs des crues lorsque les embryons de truite sont encore dans les frayères.

Il est donc fondamental de conserver des populations de truites aptes à coloniser des torrents à forte pente, ces derniers étant une importante composante des réseaux hydrographiques en région de montagne.

REMERCIEMENTS

Le traitement des données de l'étude et la rédaction du présent article ont été réalisés dans le contexte d'un projet INTERREG IIIA ALCOTRA intitulé : Identification, sauvegarde et réhabilitation des populations de truites autochtones dans la Vallée d'Aoste et en Haute-Savoie. Pour la France, ce programme bénéficie de contreparties financières provenant : du Ministère de l'Écologie et du Développement Durable, du Conseil Général de la Haute-Savoie, du Conseil Régional Rhône-Alpes et de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse. Les partenaires signataires sont : le Corps Forestier Valdotain, La Fédération de la Pêche et de la Protection du Milieu Aquatique de Haute-Savoie et le Consortium Régional pour la Protection et l'Expansion de la Pêche en Vallée d'Aoste. J. ESCOMEL (INRA Thonon) est vivement remercié pour la réalisation des figures.

BIBLIOGRAPHIE

- BAGLINIÈRE J. L., CHAMPIGNEULLE A., NIHOARN A., 1979. La fraie du saumon Atlantique (*Salmo salar* L.) et de la truite commune (*Salmo trutta* L.) sur le bassin du Scorff. *Cybum*, 7, 75-96.
- BARAN P., DELACOSTE M., LASCAUX J. M., 1997. Variability in mesohabitat used by brown trout populations in the French Central Pyrenees. *Transactions of the American Fisheries Society*, 126, 747-757.

- BEALL E., MARTY C., 1987. Optimisation de la reproduction naturelle du Saumon atlantique en chenal de fraie : influence de la densité des femelles. In : THIBAUT M. et BILLARD R. (Éds.). La restauration des rivières à saumons. INRA édition, Paris, 213-238.
- BEARD T. D., CARLINE R.F., 1991. Influence of spawning and other stream habitat features on spatial variability of wild brown trout. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120, 711-722.
- CARLINE R.F., McCULLOUGH B.J., 2003. Effects of floods on brook trout populations in the Monongahela national forest, West Virginia. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132, 1014-1020.
- CAMPBELL J.S., 1977. Spawning characteristics of brown trout and sea trout (*Salmo trutta* L.) in Kirk Burn, River Tweed, Scotland. *Journal of Fish Biology*, 11, 217-229.
- CHAMPIGNEULLE A., MELHAOUI M., MAISSE G., BAGLINIERE J.L., GILLET C., GERDEAUX D., 1988. Premières observations sur la truite (*Salmo trutta*) dans le Redon, un petit affluent du lac Léman. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 310, 59-76.
- CRISP D.T. 1989. Use of artificial eggs in studies of washout depth and drift distance for salmonid eggs. *Hydrobiologia*, 178, 155-163.
- CRISP D. T., BEAUMONT W. R. C., 1995. The trout (*Salmo trutta*) population of the Afon Cwm, a small tributary of the Afon Dyfi, mid- Wales. *Journal of Fish Biology*, 46, 703-716.
- DE GAUDEMARD B., BEALL E., 1998. Effect of overripening on spawning behaviour and reproductive success of Atlantic salmon females spawning in a controlled flow channel. *Journal of Fish Biology*, 53, 434-446.
- DELACOSTE M., BARAN P., DAUBA F., BELAUD A., 1993. Étude du macrohabitat de reproduction de la truite commune (*Salmo trutta*) dans une rivière pyrénéenne, la Neste du Louron. Évaluation d'un potentiel de l'habitat physique de reproduction. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 331, 341-356.
- DELACOSTE M., 1995. Analyse de la variabilité spatiale de la reproduction de la truite commune (*Salmo trutta*). Thèse de doctorat, Institut Polytechnique de Toulouse, 133 p.
- DELACOSTE M., BARAN P., LASCAUX J.M., SEGURA G., BELAUD A., 1995. Capacité de la méthode des microhabitats à prédire l'habitat de reproduction de la truite commune. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 337/338/339, 345-353.
- ELLIOTT J.M., 1976. The downstream drifting of eggs of brown trout, *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology*, 9, 45-50.
- ELLIOTT J.M., 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press, Oxford, 286 p.
- ERMAN D.C., ANDREWS E.D., YODER-WILLAMS M., 1988. Effects of winter floods on fishes in the Sierra Nevada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42, 2195-2200.
- ESCAFFRE A. M., BILLARD R., 1979. Évolution de la fécondabilité des ovules de truite arc en ciel (*Salmo gairdneri*) laissés dans la cavité abdominale au cours de la période post-ovulatoire. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 272, 56-70.
- ESSINGTON T.E., SORENSEN P.W., PARON D.G., 1998. High rate of redd superimposition by brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a Minnesota stream cannot be explained by habitat availability alone. *Canadian Journal of Aquatic Sciences*, 55, 2310-2316.

- FERGUSON A., 1989 : Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. *Freshwater Biology*, 21, 35-46.
- FROST W. E., BROWN M.E., 1972. The Trout. Collins Edition, London., 286 pp.
- GILLET C., 1991. Egg production in an Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.) brood stock : effects of temperature on the timing of spawning and the quality of eggs. *Aquatic Living Resources*, 4, 109-116.
- GROST R.T., HUBERT W., WESHE T.A. 1991. Description of brown trout redds in a mountain stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120, 582-588.
- HART P. J. B., PITCHER T. J., 1969. Field trials of fish marking using a jet inoculator. *Journal of Fish Biology*, 1, 383-385.
- HOOPES D.T., 1972. Selection of spawning sites by sockeye salmon in small streams. *Fishery Bulletin*, 70, 447-458.
- JACOBS J., 1974. Quantitative measurement of food selection : a modification of the forage ratio and Ivlevs' selectivity index. *Oecologia* (Berlin), 14, 917-924.
- JONSSON B., JONSSON N., 1993. Partial migration : niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 3, 348-365.
- KONDOLF G. M., CADA D.F., SALE M.J., FELANDO T., 1991. Distribution and stability of potential salmonid spawning graves in steep boulder-bed streams of the Eastern Sierra Nevada. *Transactions of the American Fisheries Society*, 120, 177-186.
- KRIEG F., GUYOMARD R., 1985. Population genetics geographical of French brown trout (*Salmo trutta*) : large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. *Génétique, Sélection et Évolution*, 17, 225-242.
- LARGADIER C. R., ESTOUP A., LECERF F., CHAMPIGNEULLE A., GUYOMARD R., 2001. Microsatellite analysis of polyandry and spawning site competition in brown trout (*Salmo trutta* L.). *Génétique Sélection et Évolution*, 33, 205-222.
- LARGADIER C. R., SCHOLL A., GUYOMARD R., 1996. The role of natural and artificial propagation on the genetic diversity of brown trout (*Salmo trutta* L.) of the upper Rhône drainage. In : KIRCHHOFER A. and HEFTI D. ; (Eds). Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe. – Birkhauser Verlag, Basel, Switzerland, 181-197.
- MAC NEIL W.J., 1964. Redd superimposition and egg capacity of pink salmon spawning beds. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 21, 1385-1396.
- NORTHCOTE T.G., 1992. Migration and residency in stream salmonids-some ecological considerations and evolutionary consequences. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 67, 5-17.
- OTTAWAY E.M., CARLING P.A., CLARKE A., READER N. A., 1981. Observations on the structure of brown trout, (*Salmo trutta* L) redds. *Journal of Fish Biology*, 19, 593-607.
- PLASSERAUD O., LIM P., BELAUD A., 1990. Observations préliminaires sur le fonctionnement des zones de frayères de la truite commune (*Salmo trutta*) dans deux petits cours d'eau ariègeois (Le Salat et l'Alet). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 318, 4-13.
- SEEGRIST D.W., GARD R., 1972. Effects of floods on trout in Sagehen Creek, California. *Transactions of the American Fisheries Society*, 101, 478-482.

- SHIRVELL C.S., DUNGEY R.G., 1983. Microhabitats chosen by brown trout for feeding and spawning in rivers. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112, 355-367.
- SPINA, A.P., 2001. Incubation discharge and aspects of brown trout population dynamics. *Transactions of the American Fisheries Society*, 130, 322-327.
- SPRENT P., 1992. Pratique des statistiques non paramétriques. Traduction française de J.-P. LEY, INRA Éditions, Paris, 294 p.
- STUART T.A., 1953. Water current trough permeable gravels and their significance to spawning salmonids. *Nature*, 172, 407-408.
- WITZEL L.D., MAC CRIMMON H.R., 1983. Redd-site selection by brook trout and brown trout in Southwestern Ontario streams. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112, 760-771.

