



ETUDE DE LA COMPÉTITION INTERSPÉCIFIQUE
ENTRE LES JUVÉNILES DE LA TRUITE COMMUNE
(*Salmo trutta* L.) ET DU SAUMON ATLANTIQUE
(*S. salar* L.) EN RIVIÈRE



PRESSES
UNIVERSITAIRES
AMUR

Dissertation présentée par
Frank VASSEN
en vue de l'obtention du grade
de Docteur en Sciences

1998

0167
/005

13512

UBS 7508205
381257

© Presses Universitaires de Namur & Frank Vassen
Rempart de la Vierge, 8
B - 5000 Namur (Belgique)

Tous droits de reproduction, traduction, adaptation, même partielle, y compris les
microfilms et les supports informatiques, réservés pour tous les pays

Imprimé en Belgique
ISBN : 2-87037-254-X
Dépôt légal : D / 1998 / 1881 / 11

Avant-propos

Arrivé au terme de cette recherche, je tiens à exprimer ma gratitude à tous ceux qui ont participé de près ou de loin à la réalisation de ce travail, que ce soit par une aide sur le terrain, au laboratoire, dans le traitement des données, ... ou tout simplement pour leurs conseils ou leurs encouragements.

Je tiens à remercier tout particulièrement le professeur J.-C. MICHA, promoteur de cette thèse, pour m'avoir accueilli dans son laboratoire et pour la confiance qu'il m'a témoignée tout au long de cette recherche. Qu'il trouve ici l'expression de ma sincère reconnaissance.

Mes remerciements s'adressent également aux membres de l'Unité de Recherches en Biologie des Organismes, laboratoire d'Ecologie des Eaux Douces. Je pense tout spécialement à Dr. A. AWAISS, E. DELOOZ, Dr. J.P. DESCY, A. EVRARD, Ir. A. GILLET, F. LONNOY, D. MARTIN, Y. MINE, C. PRIGNON et M. VERSTRAETEN pour leur collaboration efficace et dévouée au sein du laboratoire, dans le cadre des travaux réalisés sur le terrain ou lors des expériences avec la rivière artificielle.

Mes plus vifs remerciements s'adressent à Dr. G. REEVES (Fisheries Laboratory, U.S.D.A., Corvallis) et Dr. K. FAUSCH (Colorado State University, Fort Collins) pour leur accueil et pour leurs conseils judicieux en matière d'étude de la compétition et de la répartition spatiale chez les Salmonidae.

Mes remerciements s'adressent également aux nombreuses personnes qui ont participé, d'une façon ou d'une autre, à la construction de la rivière artificielle. Mes remerciements s'adressent en particulier à mon père, Louis Vassen, qui y a consacré de nombreuses heures de travail bénévole.

Mes remerciements s'adressent également aux Prof. J. REYNOLDS et Mr. K. V. ELAN pour avoir renoué les contacts nécessaires au travail de terrain et pour m'avoir accueilli au sein de leurs laboratoires. Je remercie également Mr. P. MANTLE pour m'avoir autorisé l'accès au cours d'eau sur sa propriété. Que M. Sullivan et K. ZWART trouvent ici l'expression de ma sincère reconnaissance pour leur aide dévouée lors des observations en plongée.

Mes remerciements s'adressent également au Prof. E. DEPIEREUX pour son aide et ses critiques constructives dans l'interprétation du traitement statistique.

Je désire également remercier chaleureusement J.-L. NOISET, P. LAFORGE, C. S. VENS pour leur travail de relecture et pour leur remarques constructives par rapport aux différentes versions antérieures des textes.

J'exprime ma reconnaissance aux membres du jury pour l'honneur qu'ils me font de sursurer la lecture et l'évaluation de cette thèse.

Mes remerciements s'adressent également au Conseil d'Administration des Réserves Naturelles RNOB, notamment à son président, Dr. E. SERUSIAUX, pour m'avoir autorisé à effectuer une pause-carrière en vue de terminer la rédaction de cette thèse de doctorale.

Je désire enfin remercier sincèrement tous mes proches que je ne nommerai pas afin d'éviter toute omission. Qu'ils trouvent ici l'expression de mon entière amitié.

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
Faculté des Sciences
61, rue de Bruxelles, B - 5000 Namur, Belgique

Etude de la compétition interspécifique entre les juvéniles de la truite commune (*Salmo trutta* L.) et du saumon atlantique (*S. salar* L.) en rivière

Frank Vassen

Les juvéniles du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et de la truite commune (*S. trutta* L.) habitent dans de nombreuses rivières de l'ouest de l'Europe. Ces deux espèces sont assez proches au plan phylogénétique et similaires au niveau de leurs exigences écologiques. Malgré cela, leur coexistence est assurée par une ségrégation spatiale. En effet, la morphologie des jeunes saumons est adaptée pour pouvoir occuper des postes d'alimentation à proximité du substrat dans des habitats à forte vitesse de courant. De plus, contrairement aux truites, les saumons quittent inmanquablement le cours d'eau au printemps et migrent vers le milieu marin dès que leur taille dépasse un seuil de 10 cm.

Une compétition entre truites et saumons à ce stade de vie immature avait déjà été montrée précédemment par plusieurs auteurs : en absence des truites, les jeunes saumons grandissent plus vite et occupent davantage les zones à faible vitesse de courant.

Dans cette étude-ci, la question de la compétition entre truites et saumons est abordée en décrivant la répartition spatiale des deux espèces à l'aide d'une technique d'observation en plongée. Cette étude fournit une description détaillée de l'habitat occupé par les différentes classes d'âges des deux espèces. L'analyse discriminante indique une ségrégation très nette du chevauchement des niches spatiales des deux espèces à l'âge 1+ par rapport à l'âge 0+.

Une approche expérimentale de la compétition est ensuite effectuée dans une rivière artificielle, spécialement construite à cette occasion. Les caractéristiques de profondeur, de vitesse de courant, de substrat et de distribution spatio-temporelle de la nourriture en rivière dans cette rivière artificielle tendent à imiter le plus fidèlement possible l'environnement naturel des deux espèces.

Les poissons de chaque expérience établissent une hiérarchie de dominance linéaire. Lors des traitements sympatriques (avec un nombre égal de truites et de saumons), les truites sont dominantes sur les saumons de même taille. Mais pour un statut social donné, le nombre d'interactions n'est pas plus élevé chez les truites que chez les saumons.

La connaissance du statut social des individus et la comparaison de la répartition des poissons au cours de traitements allopatriques (2n saumons) et sympatriques permettent de montrer que les deux espèces préfèrent les mêmes positions d'alimentation (à l'intérieur de la rivière artificielle) caractérisées par une profondeur élevée et une vitesse de courant faible. Toutefois, pour une position donnée, la croissance pondérale des truites est plus faible que celle des saumons de même taille.

Ces résultats sont discutés en terme de conséquences écologiques et évolutives de la compétition. L'adaptation des jeunes saumons à la vie dans les radiers à écoulement rapide constituerait une réponse évolutive à la compétition avec la truite dominante. L'effet négatif de la compétition interspécifique sur la croissance des saumons dominants pourrait également expliquer l'évolution d'une émigration plus précoce des saumons atlantiques.

Dissertation doctorale en Sciences Biologiques

Namur, le 4 juin 1998

Unité de Recherche en Biologie des Organismes (Prof. P. Devos)

Promoteur : Prof. Dr. J.-C. Micha

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
Faculté des Sciences
61, rue de Bruxelles, B - 5000 Namur, Belgique

**A study of interspecific competition between juveniles brown trout
(*Salmo trutta* L.) and Atlantic salmon (*S. salar* L.) in streams**

Frank Vassen

Juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*S. trutta* L.) co-occur in numerous streams in western Europe. Although these closely related species have similar ecological requirements, their coexistence is allowed by spatial segregation. Juvenile salmon are morphologically adapted to occupy feeding stations in areas with swift water currents close to the stream bottom. Moreover, contrary to the behaviour of trout, salmon infallibly leave their natal streams and migrate to a marine environment in spring as soon as their size exceeds a threshold of 10 cm.

Interspecific competition between brown trout and salmon at their juvenile life stages has already been indicated previously by several studies : in the absence of trout, juvenile salmon grow more rapidly and occupy more often stream habitats with slower water currents.

In the present study, the question of interspecific competition between salmon and trout has first been approached through a study of their spatial distribution by direct underwater observations. The study offers a detailed description of habitats occupied by several age classes of both species. Furthermore, discriminant function analysis indicates an increasing overlap of the spatial niches of both species in 1+ fish compared to 0+ fish.

An experimental approach of competition is carried out in an artificial stream specially designed for the present study. Depth, current velocity, substrate and distribution of drifting invertebrates in space and time imitate the natural environment of both species as closely as possible.

In every experiment, fish established a linear dominance hierarchy. In sympatric treatments (with same numbers of salmon and trout), trout are clearly dominant over salmon of equal size. However, for trout and salmon of equal social status, no interspecific difference in the number of aggressive encounters has been detected.

The knowledge of social rank and the comparison of spatial distribution of the fishes during allopatric and sympatric treatments indicates that both species prefer the same feeding sites in the deepest and slowest flowing parts of the artificial stream. However,

for any given position in the stream channel, salmon obtained a higher growth rate than equal-sized trout.

These results are discussed in terms of ecological and evolutionary consequences of interspecific competition. The morphological adaptations of juvenile salmon to occupy stations in fast water currents may constitute an evolutionary response towards competition by the more despotic brown trout. Furthermore, the negative effect of competition on the growth of juvenile salmon could also explain why salmon diverged from the ancestral brown trout life-history type and migrate to the sea at a smaller size.

PhD thesis in Biological Sciences

Namur, 4th juin 1998

Unité de Recherche en Biologie des Organismes (Prof. P. Devos)

Advisor : Prof. Dr. J.-C. Micha

Table des matières

1 Introduction et problématique	1
2 Présentation des espèces	11
2.1 Saumon atlantique, <i>Salmo salar</i> L	11
2.1.1 Description de l'espèce	11
2.1.2 Répartition géographique du saumon atlantique	13
2.1.3 Cycle de vie et écologie du saumon atlantique	14
2.2 Truite commune, <i>Salmo trutta</i> L	37
2.2.1 Description de l'espèce	37
2.2.2 Répartition géographique de la truite commune	39
2.2.3 Cycle de vie et écologie de la truite commune	40
3 Synthèse bibliographique de l'écologie comparée des truites et des saumons juvéniles en rivière	61
3.1 Introduction	61
3.2 Croissance et tailles des deux espèces en rivière	62
3.3 Sélection de l'habitat et morphologie des tacons	64
3.4 Régime alimentaire des tacons de la truite commune et du saumon atlantique	69
3.5 Différences d'agressivité et de capacité de défense	71
3.6 Le saumon atlantique et l'omble de fontaine	73
3.7 Conclusion	75
4 Synthèse bibliographique des études de la compétition interspécifique entre la truite et le saumon en rivière	77
4.1 Introduction	77
4.2 Gibson et Dickson (1984)	78
4.3 Kennedy et Strange (1986 a et b)	81
4.4 Heggenes (1991) et Heggenes et Borgstrøm (1991)	84
4.5 Compétition interspécifique avec la truite arc-en-ciel	85
4.6 Synthèse	87
5 Etude descriptive de la répartition des truites et des saumons dans une rivière naturelle	89
5.1 Introduction	89
5.2 Matériel et Méthodes	91
5.2.1 Description du milieu d'étude	91
5.2.2 Les poissons	94
5.2.3 Echantillonnage des données	94
5.2.4 Groupement des poissons pour l'analyse des données	98
5.2.5 Traitement statistique des données	100
5.3 Résultats	103

5.3.1	Comparaison des moyennes	103
5.3.2	Description de l'habitat pour chaque groupe de poissons	104
5.3.3	Analyse discriminante	111
5.4	Discussion	116
6	Etude expérimentale de la compétition entre les juvéniles de la truite et du saumon en rivière artificielle	121
6.1	Introduction	121
6.2	Matériel et méthodes	124
6.2.1	Description du milieu expérimental	124
6.2.2	Les poissons	136
6.2.3	Protocole expérimental.....	137
6.2.4	Traitement des données	147
6.3	Résultats	149
6.3.1	Comportements agressif des poissons	149
6.3.2	Rang social des poissons	150
6.3.3	Effet du statut social sur la croissance des poissons	164
6.3.4	Effet de l'habitat sur la croissance des poissons	160
6.3.5	Effets de la compétition intra- et interspécifique	167
6.4	Discussion	177
6.4.1	Le milieu expérimental	177
6.4.2	Les résultats dans le contexte de la compétition	179
7.	Discussion générale	18.
8.	Conclusions et perspectives	18.
	Bibliographie	19
	Annexes	21.

1 Introduction et Problématique

Le saumon atlantique (*Salmo salar* Linnaeus, 1758) était autrefois une espèce relativement abondante dans de nombreux cours d'eau de l'ouest de l'Europe. Suite à l'aménagement des fleuves pour la navigation et suite à la pollution des rivières, mais aussi suite à la surpêche des populations résiduelles concentrées en aval des barrages, les races de saumons propres aux grands affluents de la mer du Nord se sont toutes éteintes au cours de ces cent dernières années.

Le saumon atlantique est un poisson migrateur. Après un voyage océanique de plusieurs années et de plusieurs milliers de km, des saumons adultes se dirigent vers leurs sites de reproduction, situés dans la partie supérieure des cours d'eau des systèmes fluviaux qui s'écoulent vers l'Océan atlantique et ses mers annexes.

Un instinct extraordinairement précis pousse les saumons adultes à regagner exactement la rivière dans laquelle ils sont nés quelques années auparavant. De ce fait, l'espèce *Salmo salar*, comme d'autres représentants des Salmoninae, est scindée en un grand nombre de populations individuelles, génétiquement distinctes d'un bassin versant à l'autre, que l'on appelle les "stocks". Un stock du saumon est défini comme étant un "groupe d'individus qui se reproduit dans une rivière ou partie de rivière et qui ne peut se croiser avec d'autres groupes se reproduisant à d'autres endroits ou en une même place, mais à une période différente" (Ricker, 1972).

Les prouesses d'un saumon au cours de la remontée fluviale sont réellement extraordinaires. Sa capacité à franchir des obstacles tels que des rapides ou des chutes de plusieurs mètres de haut a toujours produit une grande fascination sur l'homme. D'autant plus qu'au cours de cette remontée en eau douce, le saumon cesse toute alimentation et vit entièrement aux dépens de l'énergie assimilée au cours de son séjour en milieu marin.

Un parcours de plusieurs centaines de kilomètres en eau douce était nécessaire pour atteindre les sites de fraie dans les rivières du bassin du Rhin et de la Meuse, qui constituaient jadis un des centres d'abondance de *Salmo salar*, et qui comportaient sans doute un nombre important de stocks distincts sur leurs nombreux affluents. Comme les autres souches de saumons dans les grands bassins fluviaux médio-européens, les races rhénanes et mosanes avaient évolué vers une grande taille individuelle. L'obtention de celle-ci nécessitait un séjour de plusieurs années en mer, mais en revanche, ces poissons étaient capables de stocker les réserves énergétiques nécessaires à un long voyage périlleux qui les menait de l'embouchure jusqu'aux frayères situées dans les zones à ombres et à truites en tête de bassin.

A son arrivée sur le site de reproduction au début de l'hiver, chaque femelle creuse successivement un certain nombre de dépressions sur le fond des radiers afin d'y déposer les oeufs. Ceux-ci seront immédiatement fertilisés par un mâle, puis recouverts de gravier et laissés à leur propre sort.

Suite à l'acte de reproduction, l'épuisement des géniteurs est à ce point important que leur mortalité est quasiment totale. Moins de 5 % des saumons adultes, surtout des femelles, survivent à l'acte de reproduction et regagnent l'océan pour entamer une nouvelle phase de croissance. Chez *Salmo salar*, la survie des géniteurs est donc l'exception plutôt que la règle!

Entre-temps, les oeufs se développent, protégés par une couche de gravier, mais imbibés d'une eau richement oxygénée qui traverse cet environnement "hyporhéique". Avec une taille de 5 à 6 mm, les oeufs du saumon sont particulièrement grands et riches en réserves vitellines. L'investissement parental dans chaque oeuf est donc considérable, ce qui permet à l'alevin, une fois que sa vésicule vitelline est complètement résorbée, d'émerger du gravier à une taille suffisamment importante pour chasser immédiatement des proies mobiles. Cette adaptation comporte cependant un coût : les grands oeufs nécessitent une oxygénation importante tout au long de leur développement, ce qui limite très fortement leur possibilité de survie en dehors des cours d'eau froids bien oxygénés.

Les alevins émergés du gravier au cours du mois de mai se transforment en "tacons" pour occuper les secteurs de la rivière caractérisés par une faible profondeur et un écoulement rapide. Dans cet habitat propice à leur survie, les tacons adoptent un mode de vie sédentaire et territorial. Leur nourriture est constituée d'invertébrés du zoobenthos qui dérivent dans la colonne d'eau ainsi que d'arthropodes terrestres tombés accidentellement à la surface de l'eau.

Dès qu'une taille de 10 à 17 cm est atteinte, ce qui correspond, sous notre latitude, à un âge de deux ans environ, une série de transformations morphologiques, physiologiques et éthologiques, appelées communément "la smoltification", se déclenchent afin de préparer le jeune saumon à vivre dans le milieu marin. Cette migration descendante a presque toujours lieu au printemps, époque caractérisée par un fort débit et une température suffisamment basse pour assurer une bonne oxygénation de l'eau tout au long du parcours migratoire.

Arrivé à l'embouchure, les saumons se dirigent rapidement vers les aires principales d'engraissement, situées au nord des îles britanniques (îles Faroë), le long des côtes norvégiennes et à l'ouest du Groenland. C'est ici, dans les eaux marines froides et

productives, que la majeure partie de la biomasse de l'espèce est constituée à partir d'un régime alimentaire composé de crustacés planctoniques et de poissons riches en matières lipidiques.

La durée du séjour en eau de mer des saumons d'une même population est soumise à une importante variation individuelle. On distingue habituellement les "castillons" ayant séjourné un hiver en mer des "vrais saumons" ayant un séjour marin plus long. Exceptionnellement, un saumon peut demeurer jusqu'à quatre années en mer avant d'entamer le retour en eau douce.

Le sens de l'orientation des saumons sur des milliers de kilomètres parcourus en milieu marin demeure encore aujourd'hui un mystère mais la présence de particules ferriques dans la tête des poissons indique une utilisation probable du champ magnétique terrestre (Walker *et al.*, 1997). En eau douce c'est la mémorisation de l'odeur de la rivière au moment de la smoltification qui permet le retour précis sur le site où a eu lieu, quelques années auparavant, l'éclosion et le développement juvénile du saumon (Hasler et Scholz, 1983; Stabell, 1984; Thorpe, 1988).

Ce mode de vie très particulier des saumons, qui implique une reproduction en eau douce et une alimentation prédominante en milieu marin, est qualifié d'anadrome.

La raison de l'apparition du cycle de vie anadrome des saumons demeure un mystère.

Pourquoi en effet un saumon prend-il autant de risques à chercher sa nourriture au nord de l'Atlantique et pourquoi dépense-t-il autant d'énergie pour revenir exactement à son site de naissance, alors qu'il pourrait tout aussi bien passer toute sa vie dans sa rivière d'origine ?

La truite commune (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758), une espèce phylogénétiquement très proche du saumon atlantique, illustre que cette dernière stratégie est parfaitement réalisable. Contrairement au saumon atlantique, la truite commune n'est pas un migrateur obligatoire. Dans son vaste domaine de répartition naturel dans l'ouest paléarctique, les populations de la truite sont le plus souvent remarquablement sédentaires.

Dans certaines rivières proches des zones côtières que la truite peut cependant également exprimer un cycle de vie anadrome. Ces populations, les fameuses "truites de mer", étaient autrefois considérées comme faisant partie d'une sous-espèce distincte, *Salmo trutta trutta*, ceci afin de les distinguer des populations sédentaires des truites de rivière, *Salmo trutta fario* et des truites de lac, *Salmo trutta lacustris*. Nous savons aujourd'hui qu'une telle distinction taxinomique est injustifiée. Dans leur ensemble, les truites de mer ne représentent pas une sous-espèce distincte, chacune des populations anadromes étant

en effet phylogénétiquement plus proche des populations sédentaires situées sur le même bassin versant que des populations anadromes du bassin versant voisin (Guyomard *et al.*, 1984; Ferguson, 1989; Hindar *et al.*, 1991; Cross *et al.*, 1992).

Pour accéder à leur aires d'alimentation, les truites de mer n'ont pas besoin d'une migration à grande distance : la majorité des sujets ne s'éloignent guère plus que de quelques dizaines de kilomètres de l'embouchure de leur rivière d'origine. Les truites de mer des régions côtières ne font donc que profiter de l'opportunité d'un accès facile à un milieu marin riche en nourriture, permettant une croissance nettement supérieure qu'en rivière et, via le nombre d'oeufs produits, une contribution non négligeable à la génération future.

Dans l'ouest de l'Europe, la cohabitation de populations plus ou moins sédentaires la truite commune et de populations strictement migratrices du saumon atlantique était la norme avant que cette dernière espèce ne subisse une régression massive. D'ailleurs, là où le saumon existe encore naturellement aujourd'hui dans les rivières européennes, la truite commune est toujours simultanément présente. La cohabitation de ces deux espèces phylogénétiquement proches dont l'une, en occurrence le saumon, est un migrateur strict, et l'autre, la truite, ne l'est pas ou en tout cas beaucoup moins, est donc la règle. On parle de distribution sympatrique pour qualifier la coexistence spatiale de deux espèces.

Comment expliquer une telle différence de cycle de vie entre deux espèces sympatriques aussi proches l'une de l'autre ?

Un coup d'oeil aux *Salmoninae* habitant, de la Chine jusqu'à la Californie, le pourtour septentrional de l'Océan Pacifique nous montre quelques analogies surprenantes. Pour le genre *Oncorhynchus*, qui y englobe une bonne dizaine d'espèces communément appelées truites et saumons du Pacifique, la diversité des cycles de vie dépasse encore largement celle rencontrée pour le genre *Salmo* du bassin de l'Atlantique.

Certaines espèces, telles que les truites rélictuelles du Grand Bassin de l'Ouest Américain (*Oncorhynchus chrysogaster* (Needham et Gard, 1964) et *O. gilae* (Miller, 1950)) ou la truite fardée (*O. clarki* (Richardson, 1836)) sont fortement sédentaires ou ne développent, comme dans le cas de cette dernière, des stocks anadromes qu'à proximité de la mer (Behnke, 1992). De ce fait, le cycle de vie et l'écologie de ces truites se rapprochent très fortement de ceux de *Salmo trutta*.

Parmi les saumons du Pacifique (sous-genre *Oncorhynchus*), certains ont poussé à l'extrême leur indépendance par rapport au stade d'eau douce : c'est le cas notamment du saumon "pink" (*O. gorbuscha* (Walbaum, 1792)) et du saumon "chum" (*O. keta*

Walbaum, 1792)), dont les juvéniles descendent déjà vers la mer dès l'émergence du gravier (Groot et Margolis, 1991).

Les exemples extrêmes de sédentarité et d'anadromie sont reliés entre eux par toute une série d'espèces aux caractéristiques intermédiaires. En particulier, le cycle de vie de la forme migratrice de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792)), communément appelée truite "steelhead", ressemble à s'y méprendre à celui du saumon atlantique, *Salmo salar*. Ceci est vrai à la fois en ce qui concerne la durée du séjour en eau douce et en eau de mer, la mortalité des géniteurs, la morphologie et la coloration de même que l'occupation des microhabitats à forte vitesse du courant par les tacons juvéniles des deux espèces (Bisson *et al.*, 1988).

Oncorhynchus mykiss et *Salmo salar* ne sont pourtant pas des espèces apparentées. Elles présentent, tout au contraire, le résultat indépendant d'une évolution convergente qui a eu lieu dans les zones septentrionales de deux océans différents !

De telles conclusions sont possibles grâce à un regard sur l'arbre phylogénétique de la famille des Salmonidae : à partir d'ancêtres dulçaquicoles à faible tendance migratrice, a émergé, à la fois dans le bassin de l'Atlantique (genre *Salmo*) et dans le bassin du Pacifique (genre *Oncorhynchus*), une évolution vers l'apparition de formes de plus en plus anadromes et de plus en plus indépendantes par rapport à l'eau douce (figure 1.1).

Cette évolution a toutefois été poussée plus loin dans le bassin plus âgé du Pacifique, où un pas supplémentaire a été franchi avec l'apparition des six espèces de vrais saumons du Pacifique (sous-genre *Oncorhynchus*). Ceux-ci se distinguent pratiquement tous par un cycle de vie semelpare, ce qui signifie que la mortalité post reproductive des populations est totale.

Dans le bassin du Pacifique, tout comme dans celui de l'Atlantique, les espèces les plus primitives sont donc celles que l'on appelle les "truites" (Dorofeeva, 1975). A côté de *Salmo trutta*, un certain nombre de truites à répartition souvent très limitée persistent dans des refuges glaciaires situés dans l'est de la région méditerranéenne. Ces espèces étaient habituellement traitées comme étant phylogénétiquement proches de la truite commune, et incluses en conséquence dans le genre *Salmo*, voir dans l'espèce *Salmo trutta* (Behnke, 1968; Schöffmann, 1992). Des études récentes de la phylogénèse des Salmoninae indiquent cependant qu'il s'agirait, au moins pour certaines d'entre elles, des derniers représentants de lignées ancestrales, de véritables fossiles vivants donc, qui seraient arrivés il y a longtemps de la lignée moderne qui comprend l'ensemble des genres *Salmo*, *Oncorhynchus*, *Salvelinus* et *Hucho* (Stearley et Smith, 1993).

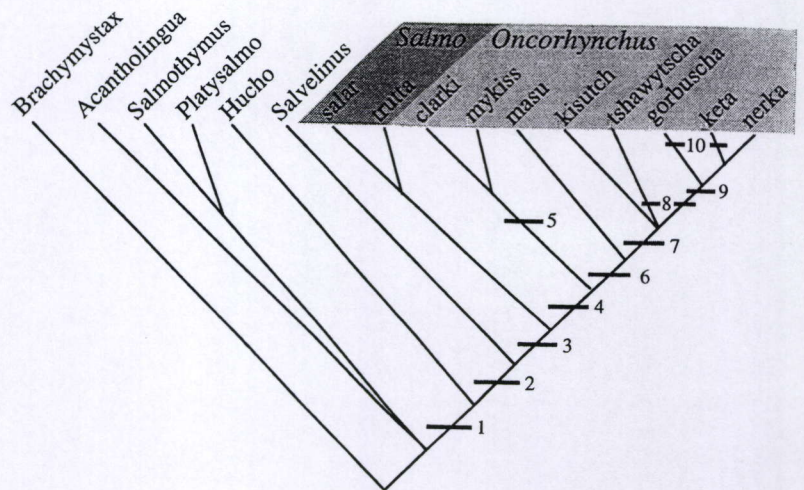


Figure 1.1 : Relations phylogénétiques des genres *Salmo* et *Oncorhynchus* à l'intérieur de la famille des Salmonidae (modifié d'après Smith et Stearley, 1989; Stearley et Smith, 1993).

1. Diamètre des oeufs $\geq 4,5$ mm; creusement de frayères; "crochet" sur la mâchoire des mâles matures.
2. Reproduction automnale.
3. Capacité d'effectuer de longues migrations en mer.
4. Changement hormonaux irréversibles chez les formes post-reproductrices des migrateurs.
5. Reproduction printannière.
6. Tous les formes anadromes meurent immédiatement après une première saison de reproduction.
7. Les individus sédentaires en rivière ne se reproduisent pas.
8. La majorité des individus smoltifient à l'âge 0^+ ; certains dévalent en mer au stade d'alevin.
9. Comportement grégaire prononcé chez les alevins et les tacons juvéniles.
10. Phase dulçaquicole réduite; les alevins sont prêts à émigrer en mer dès l'émergence du gravier.

Ces truites archaïques, dont *Salmothymus obtusirostris* (Heckel) des rivières de Bosnie et *Platysalmo platycephalus* (Behnke, 1968) du bassin du Zamanti en Anatolie Centrale partagent avec *Salmo trutta* un grand nombre de caractères ancestraux au niveau de la morphologie osseuse et de l'apparence externe, ce qui explique le regroupement ancien de toutes ces espèces dans le genre *Salmo*. Si une telle classification est forcément erronée, puisqu'elle ne tient pas compte des liens de parenté réels entre espèces, elle comporte néanmoins une information importante au plan écologique : *Salmo trutta*, qui ne se distingue guère des truites "archaïques", est elle-même une espèce peu modifiée par rapport au modèle ancestral de sa sous-famille !

Sur base des données présentées ci-dessus, on peut donc considérer que le comportement anadrome est devenu plus prononcé au fur et à mesure de l'apparition de nouvelles espèces et que celles-ci s'éloignent de plus en plus du modèle ancestral d'un cycle de vie relativement sédentaire et itéropare (capacité de se reproduire plusieurs fois durant sa vie) du type "truite commune".*

De nombreuses données sont actuellement disponibles au sujet de l'écologie des juvéniles de la truite et du saumon. Malgré que les individus des deux espèces soient sédentaires, défendent des postes de chasse et exploitent les mêmes ressources alimentaires à ce stade de leur vie, leur coexistence est apparemment assurée par une ségrégation interspécifique dans l'occupation du microhabitat : les saumons occupent des positions dans des zones à vitesse de courant plus rapide que les truites (Jones, 1975; English et Shackley, 1977).

Le principal mécanisme de compétition chez les Salmonidae juvéniles est l'interférenceressive pour l'accès aux territoires d'alimentations les plus rentables d'un point de vue énergétique (Fausch, 1984; Fausch et White, 1986). Par ailleurs, l'existence d'une compétition interspécifique a été mise en évidence pour les juvéniles de la truite et du saumon : en situation naturelle, l'élimination locale des truites conduit à une augmentation de la croissance et à un élargissement de la niche spatiale des jeunes saumons vers les habitats à faible vitesse de courant (Gibson et Dickson, 1984; Kennedy et Strange, 1986a; Heggenes, 1991).

Toutefois, malgré qu'une abondante littérature est disponible au sujet des mécanismes et des conséquences écologiques de la compétition interspécifique entre différentes espèces Salmonidae en rivière (Hearn, 1987; Fausch, 1988), l'importance de cette compétition au niveau de l'évolution des niches écologiques n'a que rarement été abordée.

De nombreux écologistes considèrent pourtant que la compétition interspécifique est une force fondamentale pour la structuration des communautés animales et végétales (Hutchinson, 1957; Mac Arthur, 1958, 1972; Lewontin, 1969; Schoener, 1974, 1983;

* Afin d'éviter toute confusion, remarquons cependant que la capacité d'osmoréguler et de migrer vers le milieu marin n'est pas une invention nouvelle des formes les plus évoluées des Salmonidae. L'existence d'un comportement anadrome dans d'autres familles des Salmoniformes - les Osmeridae, les Plecoglossidae, les Salangidae, les Retropinnidae, les Galaxidae, les Prototroctidae etc. - indique qu'il s'agit tout au contraire d'un caractère ancestral (McDowall, 1987; Bell et Andrews, 1997). L'originalité des saumons est dans leur expression de plus en plus prononcée et de plus en plus irréversible d'un mode de vie anadrome plutôt que dans leur simple capacité de coloniser les eaux marines.

Cody & Diamond, 1975; Diamond, 1978; Rosenzweig, 1987). Selon le modèle de spéciation compétitive, les coûts énergétiques de l'interaction compétitive interspécifique pourraient être réduites chez les individus d'une espèce si ces derniers cherchent refuge dans un habitat autre que celui préféré par l'espèce dominante. L'avantage énergétique dans cet habitat alternatif favoriserait alors l'évolution de divergences interspécifiques dans l'utilisation de l'habitat (Rosenzweig, 1978; Parker et Sutherland, 1986).

D'autres auteurs contestent tout au contraire la structure déterministe des communautés considèrent davantage les communautés comme des assemblages d'espèces sans moindre coévolution (Connell, 1980; Walter et al., 1984; Futuyama, 1986).

Dans le cas du saumon atlantique et de la truite commune, ces deux visions alternatives concernant l'importance de la compétition interspécifique pour l'évolution de la niche écologique peuvent être formulés comme suit :

- (1) les différences morphologiques, d'utilisation d'habitat et du cycle de vie des deux espèces sont des réponses adaptatives à une compétition interspécifique;
- (2) les différences observées proviennent d'une évolution allopatrique divergente de deux espèces et la compétition interspécifique n'est pas une pression sélective importante pour la niche écologique des deux espèces.

L'existence d'une compétition interspécifique à un stade donné du cycle de vie ne signifie pas nécessairement que celle-ci constitue automatiquement une pression sélective. Chez les Salmonidae, la mortalité (densité-dépendante et densité-indépendante) des tacles juvéniles est relativement importante, si bien que seule une petite fraction d'entre eux parvient à l'âge adulte et participe à la reproduction (Elliott, 1994). Pour que la compétition interspécifique soit importante au plan de l'évolution de la niche écologique, il faudra donc qu'elle exerce un effet négatif sur les poissons juvéniles qui contribuent effectivement aux générations futures de l'espèce.

Dans le cadre de ce travail-ci, j'ai voulu aborder la question de l'importance de la compétition interspécifique par un travail expérimental en examinant le lien qui existe entre la croissance, la défense territoriale et l'occupation du microhabitat par les juvéniles de la truite et du saumon.

Le choix de l'expérimentation en rivière artificielle a été guidé par les considérations suivantes :

- en pratique, seule l'expérimentation dans un milieu artificiel permet d'étudier les mécanismes en jeu dans la compétition intra- et interspécifique (Diamond, 1986).
- les données obtenues par le travail expérimental peuvent être confrontées à l'abondante littérature sur les études de terrain au sujet de la répartition, de la croissance et du comportement des deux espèces afin de vérifier la validité de l'agencement expérimental (Diamond, 1986).

La rivière artificielle utilisée a été spécialement conçue pour cette étude. Sa construction ainsi que la réalisation d'un certain nombre d'expériences préliminaires, destiné au développement d'un protocole expérimental adéquat, font partie intégrante de la présente thèse doctorale.

Le contenu de ce document est structuré en huit chapitres.

La description, la répartition géographique, le cycle de vie et l'écologie du saumon atlantique et de la truite commune sont présentés dans le deuxième chapitre.

Le troisième chapitre constitue une synthèse bibliographique de l'écologie comparée des juvéniles des deux espèces.

Le quatrième chapitre présente la littérature concernant les expériences réalisées en matière de compétition interspécifiques chez les deux espèces.

Le cinquième chapitre présente une étude descriptive de la répartition spatiale des truites et des saumons dans une rivière naturelle.

Le sixième chapitre présente l'étude expérimentale de la compétition intra- et interspécifique des deux espèces dans une rivière artificielle.

Le septième chapitre discute les résultats des deux chapitres précédents sous l'angle des conséquences de la compétition interspécifique au niveau de la niche écologique du saumon.

Enfin le huitième chapitre résume l'ensemble du travail et en tire les conclusions générales.

2 Présentation des deux espèces

2.1 Saumon atlantique (*Salmo salar* L.)

2.1.1 Description de l'espèce

NOM

Salmo salar L., 1766, Syst. Nat. I, p. 509.

DIAGNOSE

Ec. long. 115-131; Ec. transv. 22-26/18-23; Vertéb. 59-60; Branch. 20-22; Chromosomes: 60. D = III-IV/9-11 (12) A = III-IV/7-8 Pt = I/12-13 Pv = I-II/8-9 C = 19

DESCRIPTION

Corps élancé et fuselé, tête relativement petite. Extrémité postérieure du maxillaire pouvant atteindre, sans la dépasser, la verticale passant par le bord postérieur de l'oeil. Branchiospines du 1er arc branchial au nombre de 18 à 22, elles sont de forme pointue sur toute la longueur de l'arc jusqu'aux extrémités.

Bord postérieur de la nageoire caudale étalé, concave; pointes de la nageoire en règle générale bien accusées.

Le vomer du saumon ne comporte pas de dents disposées transversalement sur la base même du chevron. Il y a des dents dans l'axe du corps de l'os, dents qui ont tendance à disparaître avec l'âge (Spillmann, 1961).

COLORATION

La coloration des tacons du saumon est caractérisée par l'absence générale de teintes vives (figure 2.1). Le dos et les flancs sont brun clair jusqu'au niveau de la ligne latérale. Le dessous du corps est gris clair, avec une légère teinte argentée sur le ventre. Une série de taches foncées bien délimitées, de forme ovale, sont alignées sur les flancs à hauteur de la ligne latérale. Le nombre de ces "marques de tacons" varie entre 7 et 12, le plus souvent entre 11 et 12 (Jones, 1959).

De nombreuses petites taches noires ou brunes foncées sont présentes sur le dos et sur les flancs au dessus de la ligne latérale. Occasionnellement, quelques taches foncées sont également présentes sur la tête et sur les opercules. Des petites taches rouges sont présentes en petit nombre sur et entre les marques de tacons, au-dessus et en-dessous de la ligne latérale (Keenleyside et Yamamoto, 1962).

Les nageoires des jeunes saumons ne sont que très légèrement colorées et presque transparentes. Les nageoires pectorales, pelviennes et anales sont jaunes ou gris pâles, les nageoires dorsales et caudales sont brunes claires et l'adipeuse est gris foncé. Quelques petites taches noires sont parfois présentes sur la nageoire dorsale. Le bord antérieur des nageoires dorsale et ventrales est souvent légèrement plus foncé (Keenleyside et Yamamoto, 1962).

La robe des saumon adultes est éclatante, d'aspect métallique (figure 2.2). Le dos gris ardoise est plus ou moins bleuté, les flancs sont argentés et le ventre blanc nacré. Les nageoires dorsales et caudales sont grises, les pectorales et les pelviennes gris clair avec une marge noirâtre sur le bord extérieur correspondant aux plus forts rayons.

Sur la tête, les opercules et la nageoire dorsale se remarquent des taches arrondies noirâtres. Sur les flancs, plus nombreuses au-dessus de la ligne latérale qu'en dessous, existent des ponctuations noires de forme plus ou moins étoilées (Spillmann, 1961).

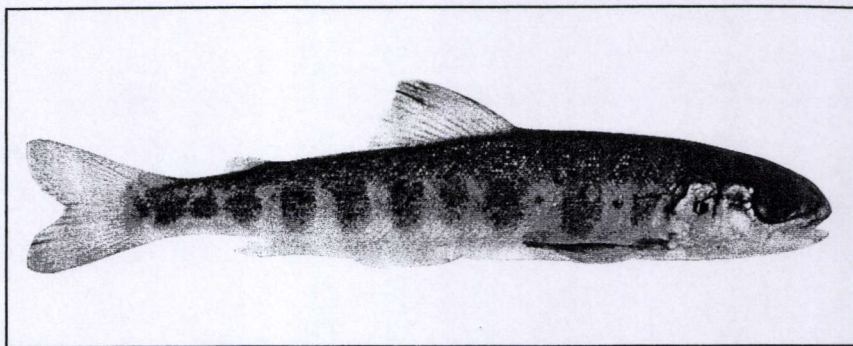


Figure 2.1 : Saumon atlantique juvénile

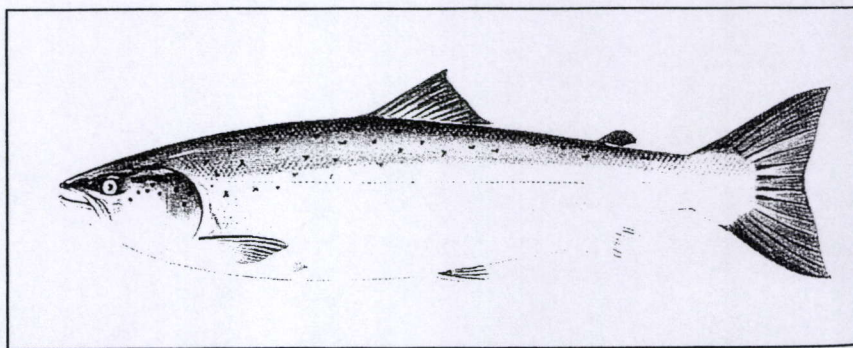


Figure 2.2 : Saumon atlantique adulte (d'après Ade, 1989)

2.1.2 Répartition géographique du saumon atlantique

Le saumon atlantique est présent dans les régions tempérées et froides appartenant au bassin du nord de l'Atlantique au sens large, où sa reproduction a lieu en rivière (figure 2.3). Après une phase juvénile d'une à plusieurs années en eau douce, les jeunes saumons abandonnent leur mode de vie sédentaire et se dirigent vers le milieu marin où ils peuvent effectuer des migrations extensives. Les aires d'alimentation principales se situent le long des côtes du sud-ouest du Groenland et à l'est de la Terre-Neuve, au nord des îles britanniques (îles Féroé), le long des côtes norvégiennes et dans la mer baltique (Mills, 1989).

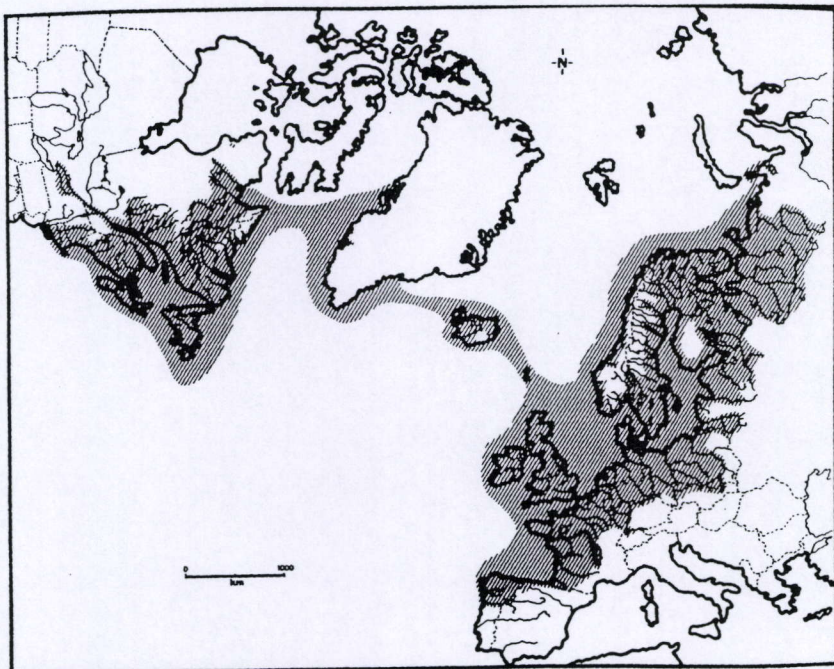


Figure 2.3 : Répartition géographique naturelle du saumon atlantique (*Salmo salar* L.). A noter que le saumon a disparu dans de nombreuses rivières de son aire de répartition historique au cours des 150 dernières années. La distribution en mer est approximative (d'après MacCrimmon et Gots, 1979).

Sur le continent américain, des stocks reproducteurs du saumon sont présents de la rivière Hudson à hauteur de New York (41 °N) jusqu'aux affluents de la baie d'Ungava au nord du Québec (60 °N) (MacCrimmon et Gots, 1979). Une petite population isolée existe également au Groenland.

Dans les rivières côtières de la Nouvelle Angleterre et dans les affluents du Saint-Laurent, une forte régression du saumon a été notée au cours de ce siècle. Cependant, certaines rivières côtières du Labrador, du Québec oriental, des Provinces Maritimes et de l'île de Terre-Neuve hébergent encore actuellement des populations importantes.

En Europe, la répartition naturelle du saumon s'étend de la rivière Douro au Portugal (41 °N) jusqu'au nord de la Norvège (70 °N) et à la mer de Barents (Petchora). De nombreuses populations sont présentes sur les îles britanniques, dans le nord de l'Espagne (Monts Cantabriques), en Bretagne, en Islande, en Scandinavie, dans les pays Baltes et dans le nord de la Russie.

Ailleurs, l'espèce a fortement régressé au cours de ce siècle. On déplore en particulier la disparition des races de saumons inféodées aux grands cours d'eaux tels que la Seine, la Tamise, la Meuse, le Rhin, l'Elbe et les grands affluents de la mer baltique.

En France, l'Allier (un affluent de la Loire), la Dordogne (un affluent de la Gironde) et l'Adour abritent encore des populations relictuelles. Des efforts de réintroduction sont actuellement en cours sur le bassin de la Tamise, du Rhin et de la Meuse.

Dans le bassin mosan, les zones de reproduction privilégiées du saumon se situaient autrefois principalement en Belgique, dans l'Ourthe, l'Amblève, la Vesdre et la Lesse. En Meuse française, le saumon remontait au moins jusqu'à Charleville-Mézières ainsi que dans la Semois où sa reproduction avait également lieu sur le territoire belge. Des souches rhénanes du saumon atteignaient également notre pays en passant par la Moselle jusqu'aux zones de frayères situées sur le bassin belgo-luxembourgeois de la Sûre (Philippart, 1985).

Les tentatives de réintroduction du saumon atlantique en Meuse belge ont commencé dès 1988 avec l'implantation d'oeufs et le déversement de tacons dans diverses affluents-frayères (Philippart, 1987; Philippart *et al.*, 1994, Prignon *et al.*, 1997).

2.1.3 Cycle de vie et écologie du saumon atlantique

2.1.3.1 Diversité du cycle de vie du saumon atlantique

Le saumon atlantique, migrateur anadrome par excellence, est célèbre pour sa capacité de retrouver, après un voyage marin de plusieurs milliers de kilomètres, la rivière dans laquelle il est né quelques années auparavant.

Pour une population donnée, la proportion des géniteurs qui remontent exactement dans leur rivière natale est généralement de l'ordre de 97 à 99 % (Stabell, 1984). Même à l'intérieur d'un bassin fluvial, la plupart des individus remontent précisément l'affluent dans

lequel ils sont nés quelques années auparavant (Elson, 1973; Heggberget *et al.*, 1986; Verspoor *et al.*, 1991; Youngson *et al.*, 1994). Des observations anecdotiques indiquent même que les saumons retourneraient aux sites spécifiques de leur vie juvénile (Saunders, 1967; Heggberget *et al.*, 1988).

La précision avec laquelle les saumons adultes retrouvent leur lieu de naissance est évidemment un facteur qui favorise l'isolement génétique des différentes souches ainsi que, par le jeu de la sélection naturelle, l'apparition d'adaptations aux conditions d'existence de la souche (Taylor, 1991).

A titre d'exemple, la durée moyenne du séjour marin et la taille adulte des géniteurs sont d'autant plus importantes que la distance de migration en eau douce et la puissance hydraulique du cours d'eau sont élevées (Schaffer et Elson, 1975; Thorpe et Mitchell, 1981; Scarnecchia, 1983). Toutefois, à l'intérieur d'un système fluvial de faible envergure, une relation inverse est observée: les individus qui se reproduisent dans les parties basses du cours principal sont en moyenne plus grands que ceux qui migrent vers les petits affluents à profondeur réduite (Webb et McLay, 1997).

Par ailleurs, dans les grands systèmes fluviaux, les saumons d'une classe d'âge qui migrent le plus loin vers l'intérieur des terres sont également ceux qui entrent les premiers en eau douce (Saunders, 1967; Hawkins, 1989; Laughon et Smith, 1992).

Des adaptations locales, génétiquement fixées, ont également été observées au niveau de la morphologie des tacons en eau douce : les juvéniles des rivières à écoulement rapide ont un corps plus fusiforme et des nageoires plus longues que ceux des rivières plus calmes (Ridell et Leggett, 1981; Ridell *et al.*, 1981; Claytor *et al.*, 1991; Nicieza 1995).

Ces quelques exemples d'adaptations chez le saumon atlantique soulignent la nécessité d'une délimitation des stocks sur base d'unités reproductives, afin que l'espèce puisse être conservée et gérée sans perte de performance et/ou de diversité génétique (Behnke, 1972; Ridell *et al.*, 1981; Taylor, 1991).

Toutefois, malgré l'existence de ces variations locales, les traits majeurs du cycle de vie du saumon anadrome restent remarquablement stables sur la plus grande partie de son aire de répartition. Ainsi, la taille des smolts au moment de leur migration printanière est en moyenne de l'ordre 12 à 15 cm en moyenne (Baglinière, 1976; Hesthagen et Garnås, 1984; Héland et Dumas, 1994). L'autre caractéristique importante du saumon atlantique est que tous les smolts restent en mer pendant au moins un an avant de revenir en eau douce (Mills, 1989).

Seules les populations des régions les plus septentrionales font exception à cette règle: la taille de smoltification y est généralement plus élevée (par exemple: 20 à 21 cm dans la baie d'Ungava au nord du Québec (Power, 1969)) et les post-smolts, incapables d'osmoréguler dans l'eau de mer à une température inférieure à 2 °C, reviennent déjà en eau douce après quelques mois pour y passer l'hiver (Jonsson, 1985; Berg et Berg, 1989).

Dans certaines rivières de la partie septentrionale de l'aire du saumon, le séjour en eau douce se prolonge en effet à tel point que la maturité sexuelle est parfois déjà atteinte avant qu'une migration en mer ait pu avoir lieu. Il a été montré que les saumons anadromes et sédentaires d'un même cours d'eau peuvent représenter des tactiques alternatives au sein d'une seule population reproductrice (Power, 1969, Power *et al.*, 1987).

D'autre part, la coexistence de populations sympatriques, génétiquement distinctes, dont l'une est anadrome et l'autre sédentaire, a également été mise en évidence dans plusieurs rivières canadiennes. Tel est notamment le cas des populations non-anadromes d'ouananiches, saumons de rivière habitant les affluents de la rive nord de la baie du St. Laurent (Leggett et Power, 1969; Power, 1969; Dirin, 1983; Hutchings, 1986; Verspoor et Cole, 1989).

En Russie, en Scandinavie, au nord-est des Etats-Unis et au Canada existent également de nombreuses populations non-anadromes dont l'accès à la mer est bloqué par l'existence de barrières infranchissables, le plus souvent des chutes d'eau (MacCrimmon et Gots, 1979; Power 1958; Berg, 1985). Il s'agit généralement de populations où les tacons migrent vers un milieu lacustre après une période juvénile passée dans un cours d'eau (Leggett et Power, 1969). Dans les meilleures conditions de croissance, ces saumons lacustres peuvent atteindre des tailles comparables à celles des saumons anadromes (Ade, 1989).

Des souches naines du saumon ont également été décrites à plusieurs reprises. Ces dernières passent l'entièreté de leur cycle de vie en rivière et gardent en permanence la coloration et la morphologie typique des tacons. En Norvège, une telle souche a été décrite sur la Mellingselva, en amont d'une chute infranchissable (Berg, 1953). La longueur totale des femelles mûres y est de l'ordre de 13,6 à 22,8 cm, celle des mâles reste encore légèrement inférieure (Berg, 1988). Dans une rivière du sud-est de Terre-Neuve, Gibson (1993) a récemment décrit une autre population de saumons "reliques". La longueur à la fourche des mâles varie entre 6,4 et 11,5 cm, celle des femelles de 8,4 à 12,3 cm. Les individus appartenant à cette population atteignent leur maturité à l'âge de 1 à 4 ans. Il s'agit là de la plus petite souche du saumon atlantique connue à ce jour.

Il convient de souligner que la répartition de toutes les populations non-anadromes est exclusivement limitée aux socles canadiens et finno-scandinaviens. Leur origine est donc récente et probablement liée au soulèvement isostatique des masses terrestres au cours des 10.000 dernières années (Berg, 1985; Behnke, 1972).

Les chapitres qui suivent se limitent à décrire le cycle de vie des populations anadromes présentes sur la plus grande partie de l'aire de répartition de l'espèce.

2.1.3.2 Remontée de géniteurs en eau douce

En ce qui concerne la remontée des géniteurs en eau douce, deux types de populations peuvent être distinguées: celui des rivières côtières, dont la distance de migration ne dépasse pas 100 à 150 km et celui, aujourd'hui devenu très rare, des grands fleuves tels que la Loire, le Rhin ou la Meuse, où les poissons doivent parcourir des distances de plusieurs centaines de kilomètres pour atteindre les lieux de reproduction (Mills, 1989; Baglinière et Porcher, 1994).

Cette distinction est d'autant plus importante que l'activité alimentaire des saumons adultes cesse totalement lorsque le poisson rentre en eau douce (Hawkins et Smith, 1986). Progressivement, on assiste à une modification physiologique qui se traduit notamment par une atrophie du système digestif au profit d'un développement des gonades. Dès l'entrée en eau douce, les géniteurs perdent du poids et vivent entièrement sur les réserves accumulées en mer (Belding, 1934).

Dans les grands fleuves ouest-européens, la migration de retour des saumons en eau douce avait jadis lieu pendant tous les mois de l'année. Les premiers géniteurs à retourner en eau douce étaient les grands "saumons d'hiver", d'un poids de 5 à 15 kg et d'une longueur qui dépassait fréquemment le mètre. Ces poissons qui avaient séjourné en mer pendant trois à quatre ans, apparaissaient à l'estuaire des fleuves en automne ou en hiver. A ce moment, le développement de leurs organes sexuels était à un stade immature, ils devaient donc encore, sans se nourrir, passer 8 à 15 mois en rivière avant de pouvoir se reproduire (Philippart, 1995).

Pour la Meuse, le débit automnal ne constituait pas une contrainte à l'ascension. L'estuaire était dès lors rapidement franchi en fin d'année. Toutefois, la baisse des températures durant la période hivernale imposait un arrêt temporaire de la remontée et forçait les saumons à hiverner quelque part dans le cours principal. Retraçant l'histoire du saumon en Meuse, Philippart (1985) note que les saumons d'hiver arrivaient massivement à Liège en février-mars, et poursuivaient leur remontée jusqu'à atteindre les frayères de l'Ourthe et de l'Amblève en août-septembre, soit 3 à 4 mois avant la période de reproduction.

Entre-temps, d'autres cortèges de saumons avaient franchi l'estuaire commun du Rhin et de la Meuse en Hollande. En juillet-août arrivaient des "grilses" (ou castillons) ayant séjourné 1 an en mer et pesant 1,5 à 3 kg: il s'agissait surtout de mâles qui parvenaient sur les frayères belges en novembre-décembre. Enfin, après les grilses, remontaient les "saumons d'été" de 3 à 7 kg et de 6 à 13 kg (Philippart, 1985). Contrairement aux saumons d'hiver, ces grands "saumons d'été" remontaient le cours d'eau à l'état mature et se reproduisaient dans la même année. Sur le Rhin aussi, les saumons d'été se déplaçaient rapidement vers l'amont pour rejoindre les frayères: la distance Hollande-Suisse était apparemment couverte en 45 à 60 jours (12 à 15 km/jour) (Neresheimer, 1937).

A l'heure actuelle, les stocks natifs de grands migrants de la Seine, de la Tamise, de la Meuse, du Rhin et de l'Elbe ont complètement disparu (Philippart, 1985). La dernière population ouest-européenne adaptée à une longue migration en eau douce subsiste actuellement dans l'axe Loire-Allier, où 700 à 800 km de distance d'eau douce doivent être parcourus pour arriver aux sites de reproduction dans le Massif Central. Les grands saumons d'hiver, qui constituent près de 70 % du stock reproducteur de l'Allier, arrivent en eau douce dès le mois de novembre de l'année précédente, soit treize mois avant la reproduction (Cuinat, 1988; Baglinière et Porcher, 1994).

Les populations de saumons qui subsistent actuellement dans l'ouest de l'Europe sont presque toutes trouvées dans des petits cours d'eau côtiers, tels que ceux du Nord de l'Espagne, de l'ouest de la France, de la Scandinavie ou des îles britanniques. La distance de migration en eau douce y est rarement supérieure à 50 km (Mills, 1989).

Les saumons qui ont passé au moins 3 ans en mer y sont plutôt rares, voire totalement absents. En France, la plupart des géniteurs des petits cours d'eau sont en effet des petits "saumons de printemps" ayant passé deux hivers en mer. Ceux-ci remontent généralement en début de saison, le plus souvent de février à mai (Baglinière et Porcher, 1994).

La deuxième composante des stocks français est généralement constituée des grilses (ou castillons) ayant séjourné un seul hiver en mer. Les petits grilses, principalement des mâles, remontent généralement un peu plus tard que les saumons de printemps, qui sont surtout des femelles (Power, 1981; N. Jonsson *et al.*, 1990).

Tous les géniteurs remontent une certaine distance sur le cours d'eau et cherchent alors une fosse de repos où ils demeurent immobiles pendant les mois les plus chauds de l'été. Dans de nombreux cours d'eau, un deuxième pic de remontée de grilses est observé en automne, juste avant la période de reproduction (Baglinière et Porcher, 1994).

Avant leur entrée en eau douce, les saumons des rivières côtières sont fréquemment bloqués de façon temporaire dans l'estuaire. Si les conditions de débit sont défavorables à une remontée rapide, les saumons se déplacent passivement avec le va-et-vient des marées et restent à proximité de l'embouchure pendant une période qui peut durer jusqu'à trois mois (Stasko, 1975; Brown, 1982). L'entrée en eau douce se fera au moment d'une forte crue. On assiste alors à une remontée massive des saumons qui se sont rassemblés dans l'estuaire au cours des semaines précédentes (Solomon et Potter, 1988).

La migration du saumon adulte en eau douce passe généralement par trois phases: un mouvement plus ou moins rapide vers l'amont sur des distances plus ou moins grandes, suivi d'une longue période de stabilisation et enfin une courte migration vers l'amont peu avant le frai (Hawkins et Smith, 1986; Heggberger *et al.* 1988).

La progression des saumons en eau douce est généralement rapide. Si la température est comprise entre 10 et 20 °C, une vitesse moyenne de progression de 2 à 18 kilomètres par jour est observée (Baglinière *et al.*, 1990). Des ascensions plus rapides, de l'ordre de 40 kilomètres par jour ont occasionnellement été enregistrées (Baril et Gueneau, 1986).

La remontée des saumons a essentiellement lieu la nuit, sauf en période de crues (Alabaster, 1970; Jensen *et al.*, 1986), lorsque le débit important et la faible transparence de l'eau offrent une protection suffisante aux saumons adultes (Dunkley et Shearer, 1982).

Si un obstacle (barrage, chute d'eau) est rencontré, le saumon explore d'abord toute possibilité de franchissement et, en cas d'échec, se replie ensuite vers une zone de repos située en aval. C'est là qu'il attendra l'arrivée de conditions favorables au franchissement. Le passage d'un obstacle semble essentiellement se faire de jour (Baril et Gueneau, 1986) et souvent après un certain nombre de tentatives infructueuses (Ombredane *et al.*, 1987). Dans les meilleures conditions, le saumon peut franchir des chutes d'eau verticales d'une hauteur allant jusqu'à 3,5 mètres (Mills, 1989).

Après cette première phase d'ascension rapide, les saumons arrêtent leur migration et se reposent, souvent pendant plusieurs mois, dans une grande fosse profonde située non loin de la zone de reproduction (Nordqvist, 1924; Hawkins et Smith, 1986; Robitaille *et al.*, 1986; Shearer, 1992). La même fosse est souvent occupée d'année en année par un grand nombre de poissons: il s'agit généralement d'une dépression profonde caractérisée par une arrivée d'eau souterraine ou par un petit affluent plus froid que le cours principal. Ce "refuge thermique" permet aux saumons adultes d'économiser une part importante du budget énergétique disponible au moment de la reproduction (Berman et Quinn, 1991).

La remontée finale vers les frayères en tête du cours d'eau a lieu en fin de saison, de préférence au moment des crues d'automne. Lors de cette dernière phase, la progression est toujours rapide les premiers jours pour ensuite s'atténuer, les grilse paraissant remonter plus vite que les saumons plus âgés (Baglinière *et al.*, 1990).

2.1.3.3 Reproduction

Dans la majeure partie de l'aire de répartition du saumon, la reproduction a lieu d'octobre à décembre (Heggberget, 1988; Mills, 1989), mais le frai des populations les plus méridionales peut exceptionnellement s'étendre jusqu'au mois de mars (Garcia de Leaniz *et al.*, 1987).

Le saumon atlantique est l'espèce qui, parmi les *Salmonidae*, possède la plus grande variabilité intra-population au niveau de la taille des mâles géniteurs. Certains mâles deviennent matures à un poids cent fois inférieur et à un âge trois fois plus jeune que d'autres (Groot et Margolis, 1991; Fleming, 1996). A l'intérieur de chaque population anadrome, deux types de mâles peuvent être distingués:

- (1) les mâles anadromes de grande taille, qui combattent pour l'accès aux femelles;
- (2) les tacons matures ou *mâles précoces* non-migrateurs, de taille nettement inférieure, qui tentent la reproduction par la tactique du "sneaker".

L'explication de la coexistence de ces deux phénotypes mâles au moment de la reproduction fait appel à la théorie des jeux (Gross, 1984; Bohlin *et al.*, 1986, 1990; Myers, 1986; Hutchings et Myers, 1994): le succès reproducteur d'une tactique particulière (ex. se combattre ou adopter la tactique du "sneaker") est influencée par les tactiques employées par d'autres individus de la population (Maynard Smith, 1982; Parker, 1984).

Le "fitness" relatif de chacune des deux tactiques dépend de la fréquence de son occurrence dans la population (Gross, 1985, 1996). Dans une population dominée par des grands mâles combattifs, les petits mâles peu nombreux utilisant la tactique du "sneaker" sont clairement avantagés. Lorsque la compétition entre les grands mâles anadromes est intense, les mâles précoces peuvent passer inaperçus jusqu'au moment de la ponte. L'augmentation de la fréquence de mâles précoces conduira toutefois à une diminution de leur succès reproducteur par rapport à celui des mâles de grande taille: si les grands mâles sont moins nombreux et donc moins souvent occupés par des combats, ils détectent plus facilement la présence des mâles précoces et les attaquent davantage (Myers, 1986; Hutchings et Myers, 1988).

A l'arrivée de la période de reproduction, les grands mâles migrateurs subissent de spectaculaires changements morphologiques liés à l'apparition de caractères sexuels secondaires (Tchernavin, 1938; von der Decken, 1992; Armstrong et West, 1994; Kadri *et al.*, 1995). Lors de la remontée vers les zones de frai, les mâchoires des grands mâles s'allongent progressivement pour atteindre jusqu'à 1,5 fois leur longueur initiale (Fleming et Gross, 1994; Quinn et Foote, 1994). Ces changements sont toutefois réversibles et disparaissent progressivement si le poisson survit à la reproduction et parvient à redescendre en mer (Tchernavin, 1938).

Le degré d'expression des caractères sexuels secondaires parmi les différentes espèces de saumons et de truites est apparemment lié au degré d'itéroparité de chacune d'entre elles (Williams, 1966; Andersson, 1994). Par rapport aux espèces plus itéropares tels que la truite commune (*Salmo trutta*) ou certains ombles (*Salvelinus* sp.), le saumon atlantique possède des caractères sexuels secondaires nettement plus élaborés (Vladykov, 1954). Les caractères sont encore plus apparents chez les "vrais" saumons du Pacifique (*Oncorhynchus* spp.), qui investissent toute leur énergie dans une seule migration de reproduction et meurent sans exception après une seule période de frai ("semelparité") (Davidson, 1935; Tchernavin, 1938; Vladykov, 1962).

Dans les semaines qui précèdent la reproduction, la coloration argentée des flancs est progressivement remplacée par une robe brune - olive et les flancs se couvrent de nombreuses taches rouges. L'augmentation de la taille de la nageoire adipeuse au moment de la reproduction constituerait un signal du statut social intra-sexuel ou un critère de sélection sexuelle pour les femelles (Naesje *et al.*, 1988; Järvi, 1990). Les plus grands mâles, qui possèdent les plus grandes réserves énergétiques, ont toujours les caractères sexuels secondaires proportionnellement plus développés (Fleming *et al.*, 1994).

Contrairement aux mâles anadromes, les mâles précoces ne développent pas de caractères sexuels secondaires. Ils se distinguent toutefois des tacons immatures par leur coloration plus foncée et par leurs proportions corporelles différentes. Leur corps est plus robuste et les nageoires pectorales sont plus longues (Rowe et Thorpe, 1990; Fleming *et al.*, 1994). Le changement de coloration des mâles précoces est probablement lié au comportement cryptique associé à la tactique du "sneaker", tandis que les changements morphologiques faciliteraient l'accélération de la nage nécessaire pour l'approche de la femelle au moment de la ponte (Webb, 1984; Taylor et McPhail, 1985).

Pour une population donnée, la durée de la période de frai peut s'étendre sur plusieurs semaines, voire sur plus de deux mois (Calderwood; Heggberget, 1988). Pendant toute cette période, les grands mâles effectuent des déplacements dans le cours d'eau et inspectent les

sites de frai potentiels en attente de l'arrivée de femelles mûres (Webb et Hawkins, 1989; Baglinière *et al.*, 1991; Økland *et al.*, 1995).

La sélection des sites de frai est exclusivement réalisée par les femelles. Le plus souvent, une frayère est construite juste en aval d'une zone profonde, sur un banc de gravier, là où la profondeur de l'eau va en diminuant tandis que la vitesse du courant augmente. Ces zones sont caractérisées par un flux ascendant de l'eau au travers du gravier, très favorable à l'oxygénation des oeufs (Crisp et Carling, 1989).

Les frayères adéquates ne sont pas toujours localisées par la femelle dès la première tentative de creusement. Une frayère potentielle qui s'avère inadéquate sera abandonnée au cours du travail de creusement. Dès lors, des "faux nids" sans oeufs sont fréquemment observés dans les rivières-frayères en fin d'hiver (Crisp et Carling, 1989; Barlaup *et al.*, 1994).

Dès qu'un site de frai adéquat est localisé, la femelle s'y installe et y restera jusqu'à ce que la totalité de ses oeufs soit déposée. Il arrive cependant qu'une femelle répartisse ses oeufs dans plusieurs sites de frai différents (Mills, 1989; Webb et Hawkins, 1989; Baglinière *et al.*, 1990).

Si plusieurs femelles entrent en compétition pour un site de frai adéquat, des combats agressifs peuvent avoir lieu. L'issue de ces combats est généralement en faveur de la femelle qui s'est installée la première sur le site (van den Berghe et Gross, 1989; Foote, 1990). Des combats plus ritualisés, typiques de la compétition entre mâles, sont toutefois assez rares chez les femelles (Fleming, 1996).

La construction de la frayère est constituée de deux phases principales: (1) l'excavation du nid et (2) le recouvrement des oeufs. Chacune des deux phases est caractérisée par des mouvements de creusement: la femelle est penchée sur le côté et remue le substrat par des battements vigoureux de la queue. Lorsque le creusement du nid s'achève, la femelle s'enfonce dans la dépression du gravier. Dans cette position, elle touche le gravier avec sa nageoire anale érigée, testant ainsi son aptitude à accueillir la ponte (Fleming, 1996).

A l'approche du frai, un ou plusieurs mâles anadromes sont généralement présents autour d'une femelle, parfois accompagnés d'un nombre élevé (≥ 25) de mâles précoces (Hutchings et Myers, 1994), notamment dans les principales zones de frayères d'un cours d'eau où la compétition entre mâles est la plus intense (Webb et Hawkins, 1989).

Les combats entre mâles conduisent rapidement à l'établissement de hiérarchies à dominance linéaire sur les sites de frayères. Le mâle le plus grand devient dominant, reste à

proximité de la femelle et tend à écarter ses concurrents (Järvi, 1990). Un où plusieurs mâles supplémentaires occupent souvent des positions secondaires (ou "satellites") juste derrière la femelle et le mâle dominant (Jones, 1959; Webb et Hawkins, 1989, Järvi, 1990).

Ces combats entre mâles sont caractérisés par des agressions ouvertes et des parades plus ritualisées.

Les combats directs impliquent habituellement des poussées avec le museau ainsi que des morsures dans la queue ou dans le flanc de l'adversaire (Jones, 1959). Un mâle agressé s'enfuit souvent avant même que le moindre contact physique n'ait pu avoir lieu, mais certains combats, notamment ceux qui impliquent des adversaires de taille égale, se terminent par des confrontations brutales, qui peuvent aboutir à la mort d'un des combattants (Fleming, 1996).

Les combats ritualisés impliquent quant à eux des séquences de mouvements plus stéréotypées: (1) au cours des "parades latérales", le flanc est présenté à l'adversaire et les nageoires dorsales et anales sont érigées; (2) lors de la "nage parallèle", deux poissons se déplacent côte à côte sur plusieurs mètres, la nageoire dorsale étant généralement érigée; (3) finalement, l'abaissement de la tête ("tête-en-bas") constitue la posture de menace la plus agressive, précédant souvent un combat direct (Fleming, 1996). Ces comportements permettent ainsi aux adversaires d'estimer leurs capacités de combat respectives avant de s'engager dans une agression ouverte, plus dangereuse et plus coûteuse d'un point de vue énergétique (Harper, 1991).

L'activité agressive des petits mâles précoces sur les frayères est limitée aux brèves périodes d'absence des grands mâles (Myers et Hutchings, 1978b). On assiste alors, comme chez les mâles anadromes, à l'établissement de hiérarchies à dominance linéaire sur base de la taille relative des individus (Jones et King, 1952; Myers et Hutchings, 1987b).

Les tacons mâtures et immatures font fréquemment l'objet d'attaques de la part des grands géniteurs anadromes étant donné qu'ils constituent à la fois des prédateurs potentiels des oeufs et des compétiteurs des mâles pour la fertilisation des oeufs (Jones et King, 1949, 1950; Jones, 1959; Hutchings et Myers, 1988; Jordan et Youngson, 1992). Suite à de telles attaques, les tacons s'enfuient rapidement de la frayère, s'appliquent étroitement contre le substrat, et adoptent une position cryptique (Jones, 1959). Lorsqu'ils se font néanmoins attraper, les tacons peuvent être grièvement blessés (Hutchings et Myers, 1987) ou même avalés par les géniteurs anadromes (Fleming, 1996).

Lorsque le creusement de la frayère s'achève, les comportements agressifs et les parades des mâles anadromes s'intensifient (Jones, 1959). La parade du dominant envers la femelle

implique une série de comportements spécifiques, parmi lesquels (Jones, 1959; Fleming et Gross, 1992):

- (1) la "vibration": le mâle s'abaisse et fait vibrer son corps, la dorsale étant érigée;
- (2) le "contact latéral": le mâle touche latéralement le corps de la femelle;
- (3) le "croisement": le mâle passe plusieurs fois d'un côté à l'autre de la femelle.

Les mâles précoces n'expriment que très rarement des comportements de parade. Ils tentent le plus souvent de se placer à l'intérieur du nid, légèrement en aval de la femelle en attendant l'occasion de fertiliser les oeufs (Fleming, 1996).

Après plusieurs heures, voir plusieurs journées de préparation, la femelle s'enfonce finalement dans la dépression qu'elle a creusée dans le gravier et y dépose ses oeufs. La ponte des oeufs peut avoir lieu à n'importe quel moment de la journée, mais un pic de l'activité reproductrice est généralement observé durant la nuit (White, 1942; Webb et Hawkins, 1989). Au moment de la ponte, la femelle est immédiatement rejointe par un ou plusieurs mâles qui se placent à côté d'elle et émettent leur sperme. Mâle et femelle adoptent des postures caractéristiques: le ventre est pressé contre substrat à l'intérieur du nid, les nageoires sont érigées et la gueule est largement ouverte. Les oeufs et la laitance sont simultanément déposés dans le nid. La durée du frai n'est en général que de 5 à 10 secondes (Jones et Ball, 1954).

La reproduction simultanée avec plusieurs mâles anadromes est observée dans 13 à 63 % des cas selon les populations (Webb et Hawkins, 1989; Fleming, 1996). Si plusieurs mâles participent simultanément au frai, les deux individus dominants se placent de part et d'autre de la femelle. Des mâles supplémentaires peuvent également venir se joindre. En même temps, les mâles précoces se glissent dans le nid et tentent de se placer sous la femelle afin de fertiliser les oeufs.

La tactique typique des mâles précoces de petite taille, qui consiste à éviter toute forme d'agression et à adopter un comportement cryptique, a également été observée chez certains mâles anadromes de petite taille (les "jacks"): en situation de forte compétition, les petits mâles anadromes obtiennent un succès reproducteur équivalent ou même supérieur par rapport aux mâles de taille intermédiaire lorsqu'ils adoptent une coloration plus foncée et restent immobiles à proximité de la femelle (Fleming, 1996).

Le cas échéant, si les mâles anadromes ne sont pas disponibles au moment du frai, les femelles peuvent se reproduire avec des mâles précoces isolés (Myers et Hutchings, 1987b).

La phase de recouvrement de la ponte commence immédiatement après que les oeufs aient été déposés et fertilisés. La femelle se déplace alors d'environ 1 à 2 mètres vers l'amont,

légèrement en oblique par rapport au premier nid, et commence à creuser une nouvelle dépression dans le gravier. Le gravier soulevé recouvre progressivement les oeufs du premier nid tandis que les particules fines dérivent en dehors de la zone de frai. Simultanément, une nouvelle dépression est créée en amont de la frayère précédente (Fleming et Gross, 1992).

L'intervalle de temps entre deux pontes successives est en moyenne de 24 heures, avec un minimum de 4 heures et un maximum de 9 jours (Fleming, 1996). Une femelle est capable de creuser jusqu'à 14 nids successifs, mais son frai s'achève généralement déjà 5 ou 6 jours après le début de la première ponte (Jonsson et Fleming, 1993).

Après une opportunité de reproduction, les mâles anadromes partent rapidement à la recherche d'autres femelles. La fréquence maximale des reproductions successives d'un mâle anadrome est proportionnelle à sa taille. Les grands mâles sont en effet capables de s'accoupler plus de 30 fois de suite alors que les mâles anadromes les plus petits ne participent au maximum qu'à deux ou trois accouplements au cours d'une saison (Jonsson *et al.*, 1990; Fleming, 1996).

Dès que le dernier nid a été recouvert de gravier, la femelle du saumon descend rapidement vers une fosse profonde ou vers le cours principal du bassin versant. Contrairement aux saumons du Pacifique (genre *Oncorhynchus*), les femelles du saumon atlantique ne montrent pas de comportement ultérieur de défense de leur site de frai (Webb et Hawkins, 1989; Baglinière *et al.*, 1990).

La reproduction du saumon atlantique est caractérisée par un investissement énergétique important. Dans certains cours d'eau, les géniteurs multiples représentent jusqu'à 40 % des individus reproducteurs, et certains saumons participent à cinq ou six saisons de reproduction différentes au cours de leur vie (Ducharme, 1969). Plus de 95 % des géniteurs multiples sont des femelles (Shearer, 1992). Toutefois, dans la majeure partie des populations, le pourcentage des géniteurs qui survivent à leur première saison de reproduction reste nettement inférieur à 5 % (Cuinat, 1988; Mills, 1989; Jonsson *et al.*, 1991; Shearer, 1992).

Les grands géniteurs qui survivent à la reproduction restent encore en eau douce pendant une certaine période (quelques jours à quelques mois) avant de redescendre en mer au début du printemps (Mills, 1989). Quant aux mâles précoces qui survivent à la reproduction, ceux-ci restent en eau douce. Certains subissent une smoltification et descendent alors en mer au printemps suivant. D'autres resteront encore en eau douce et

redeviendront mûres au cours de l'automne suivant (Myers et Hutchings, 1986; Berglund *et al.*, 1992).

2.1.3.4 Développement des oeufs et émergence des alevins

Une frayère de saumon est typiquement située dans une zone d'accélération du courant, juste à l'amont d'un radier et à proximité d'un profond, d'une fosse, ou d'une cachette permettant le repos. Elle apparaît d'abord comme une tache ovale, de couleur plus claire que le substrat environnant, signe du travail de creusement de la femelle. Le grand axe de la frayère est aligné dans le sens du courant (Beall, 1994).

Les frayères sont établies à des profondeurs comprises entre quelques dizaines de centimètres et plusieurs mètres, en fonction des conditions de courant (Beall, 1994). Les vitesses de courant mesurées sur les frayères varient de 0,15 à 1 m par seconde avec une moyenne de 0,5 m par seconde (Crisp et Carling, 1989; Beall, 1994).

Les oeufs de saumon, d'un diamètre moyen de 5,7 mm (Thorpe *et al.*, 1984), sont enfuis à l'intérieur de la frayère sous une couche de gravier de 15 à 30 cm d'épaisseur (Crisp et Carling, 1989; Mills, 1989). Les particules qui composent le substrat sont très hétérogènes et plutôt grossières, en rapport avec les courants relativement rapides rencontrés sur les frayères. Ce type de substrat permet une bonne circulation de l'eau dans l'espace interstitiel, ce qui est essentiel pour assurer la survie des oeufs. En effet, la vitesse du flux interstitiel doit au moins atteindre 1 m par seconde (Mills, 1989).

En fonction des conditions climatiques, le temps nécessaire à l'éclosion varie entre 70 et 160 jours (Mills, 1989; Poxton, 1991). La température optimale pour le développement des oeufs varie entre 4° et 11 °C (Poxton, 1991) et un simple modèle de degrés-jours permet de calculer qu'il faut environ 510 °C jours pour que les oeufs arrivent à maturité (Edwards, 1978).

En Europe de l'ouest, l'éclosion a généralement lieu au mois de février. L'alevin, qui présente à ce moment une longueur d'environ 2 cm, est muni d'un grand sac vitellin. Incapable de se nourrir, il reste enfoui dans le gravier. Il lui faudra en effet encore 290 °C jours supplémentaires avant que le sac vitellin ne soit complètement résorbé et qu'il soit capable d'ingérer une nourriture exogène. Au total, 800 °C jours sont donc nécessaires pour voir émerger les alevins du gravier (Edwards, 1978).

Ainsi, en Europe de l'ouest, l'émergence du gravier des saumons a généralement lieu vers la fin mai - début juin. Les alevins ont désormais une longueur à la fourche moyenne de 25 à 29 mm et un poids proche de 150 grammes (Héland et Dumas, 1994). Les premières sorties

en eau libre sont effectuées pendant la nuit. Dès ce moment, un certain nombre d'entre eux vont dériver vers l'aval, contribuant ainsi à une dispersion des poissons dans les habitats favorables (Héland et Dumas, 1994).

2.1.3.5. Ecologie des tacons en eau douce

Dans les jours qui suivent l'émergence du gravier, la migration nocturne à partir des frayères conduit rapidement à une distribution des jeunes saumons sur un parcours de plusieurs centaines de mètres de rivière (Egglishaw et Shackley, 1980; Randall, 1982). En fin de saison, des saumons juvéniles peuvent être retrouvés jusqu'à 600 m ou plus à l'aval de leur lieu d'émergence. Des migrations plus limitées, sur une distance de 100 à 200 m, sont également notées vers l'amont (Egglishaw et Shackley, 1980; Heggenes et Borgstrøm, 1991).

Les jeunes saumons mènent une vie strictement sédentaire. Immédiatement après leur dispersion, les tacons établissent des territoires individuels dans les zones peu profondes à coulement rapide. A l'intérieur de leurs territoires, les jeunes saumons occupent un ou plusieurs postes d'affûts collés sur le substrat, à partir desquels ils tentent de capturer de petits invertébrés qui dérivent dans le courant (Kalleberg, 1958; Keeley et Grant, 1995).

Cette diète d'invertébrés constitue généralement plus de 80 % du régime alimentaire des tacons au cours de leur première année de vie. L'interception d'invertébrés sur le substrat comme ou à la surface de l'eau est nettement plus rare à cet âge (Wankowski et Thorpe, 1979; Stradmeyer et Thorpe, 1987; Godin et Rangeley, 1989). Dans la plupart des rivières, le régime alimentaire des tacons 0+ est dès lors essentiellement constitué de larves de diptères (*Chironomidae*, *Simuliidae*...) et d'éphéméroptères (Frost, 1950; Gibson et Cunjak, 1986; Suarez *et al.*, 1988; Einarsson *et al.*, 1990). Un régime plus diversifié a toutefois été observé chez les tacons plus âgés: ceux-ci consomment davantage de larves de trichoptères et de proies d'origine terrestres (Allen, 1941; Frost, 1950; Egglishaw, 1967; Lillehammer, 1973a et b; Baglinière, 1980).

Une des caractéristiques les plus remarquables des jeunes saumons est leur capacité d'occuper des postes d'affûts dans des microhabitats à grande vitesse de courant (Beamish, 1978; Arnold *et al.*, 1991). Par rapport aux juvéniles d'autres espèces de Salmonidae, les jeunes saumons ont des nageoires pectorales proportionnellement plus grandes et une morphologie générale plus élancée (Kalleberg, 1958; Jones, 1975).

Dans les zones à courant rapide, les jeunes saumons sont capables d'occuper des postes de nager en occupant une position fixe sur le substrat: la tête dirigée face au courant et le corps étroitement appliqué au substrat, ils occupent leurs postes d'affût en gardant leurs

nageoires pectorales et pelviennes latéralement déployées sur le substrat (Kalleberg, 1958; Keenleyside et Yamamoto, 1962; Jones, 1975; Peake *et al.*, 1997).

La distribution des saumons juvéniles selon les types d'habitats en rivière a été décrit par de nombreux auteurs (e.a. Gibson et Power, 1975; Karlstrøm, 1977; Wankowski et Thorpe, 1979; Kennedy et Strange, 1982; DeGraaf et Bain, 1986; Hearn et Kynard, 1986; Morantz *et al.*, 1987; Heggenes et Saltveit, 1990). Dans les rivières froides à écoulement rapide, les plus grandes densités des saumons 0⁺ sont généralement observées dans les habitats de faible profondeur (10 à 30 cm), où la vitesse moyenne du courant est comprise entre 30 et 60 cm par seconde (Kalleberg, 1958; Symons et Heland, 1978; Egglshaw et Shackley, 1982; Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985; Kennedy et Strange, 1986). A l'intérieur de ces habitats, les tacons occupent toutefois des microhabitats caractérisés par un écoulement plus faible, de l'ordre de 5 à 15 cm par seconde (Heggenes *et al.*, 1995).

Si les saumons 0⁺ sont principalement observés dans des radiers peu profonds, les tacons plus âgés occupent préférentiellement des habitats à plus grande profondeur (Kennedy et Strange, 1986; Heggenes *et al.*, 1995). Des fortes densités sont observées dans des habitats de plus de 20 cm de profondeur et à vitesse de courant supérieure à 50 cm par seconde (Karlstrøm, 1977; Symons et Heland, 1978). Si des zones à courant plus faible sont également occupées, les densités y restent nettement plus faibles (Wankowski et Thorpe, 1979; Heggenes et Borgstrøm, 1991). Contrairement aux saumons 0⁺ des radiers peu profonds, une partie des saumons plus âgés occupent également des points d'affût en nage libre dans le courant, à quelques centimètres au dessus du substrat (Kalleberg, 1958; Stradmeyer et Thorpe, 1987).

Les jeunes saumons dans les zones à écoulement rapide disposent d'une série de comportements stéréotypés pour défendre leur territoire (Keenleyside et Yamamoto, 1962), mais l'intensité et le degré d'expression de ces comportements sont plus faibles par rapport à ceux des truites de même âge (Kalleberg, 1958).

Dans les zones plus profondes, où seuls des tacons plus âgés sont généralement présents, l'agressivité territoriale est localement remplacée par d'autres types d'organisation sociale: en fonction des conditions locales de profondeur et de vitesse du courant, les saumons défendent un espace restreint autour de leur position, occupent des positions dans une hiérarchie locale à dominance linéaire, se regroupent en bancs ou se déplacent individuellement sur de grands domaines vitaux, sans qu'il y ait une occupation d'un poste d'alimentation fixe (Wankowski et Thorpe, 1979; Heggberget et Heggberget, 1986).

Au fur et à mesure que la température diminue en fin de saison, les jeunes saumons recherchent davantage des microhabitats à faible vitesse de courant (Rimmer *et al.*, 1984). Ce comportement est apparemment lié à la diminution de la capacité de nage à basse température (Rimmer *et al.*, 1985). Lorsque la température de l'eau descend en dessous de 8 °C, les tacons quittent leurs postes d'affût et se réfugient dans des anfractuosités du substrat (Gibson, 1978; Rimmer *et al.*, 1983; Cunjak, 1988; Heggenes et Borgstrøm, 1991). Toutefois, si la température de l'eau reste supérieure à environ 3°C, les tacons continuent à se nourrir durant l'hiver: ils émergent de leurs cachettes durant la nuit et occupent alors des postes d'affût sur le fond (Fraser *et al.*, 1995).

Il paraît paradoxal qu'un prédateur visuel tel que le jeune saumon adopte un mode de vie nocturne en hiver. A faible luminosité (pleine lune et ciel dégagé), le succès de capture d'un jeune saumon en affût sur le substrat est réduit de plus de 65 % par rapport à l'efficacité durant la journée (Fraser et Metcalfe, 1997). La principale raison du changement saisonnier de la stratégie d'alimentation est plutôt liée au risque de prédation pendant la journée: les basses températures réduisent en effet la capacité des tacons d'échapper aux prédateurs (Webb, 1978; Graham *et al.*, 1996).

A l'intérieur d'une classe d'âge, tous les individus ne smoltifient pas dans la même année. Dès l'émergence du gravier, des différences individuelles dans la performance métabolique et dans l'agressivité des alevins conduisent à l'apparition d'une hétérogénéité des tailles individuelles (Mikheev *et al.*, 1994; Metcalfe *et al.*, 1995). Celle-ci est renforcée par le fait que les individus les plus agressifs se réservent rapidement l'accès aux meilleurs territoires et obtiennent dès lors une croissance plus rapide (Huntingford *et al.*, 1990).

En fin de saison, deux modes de tailles peuvent être distingués chez les saumons 0+ (Thorpe *et al.*, 1980; Wright *et al.*, 1990; Nicieza *et al.*, 1991):

- le groupe modal supérieur est formé d'individus qui maintiennent un métabolisme et une croissance relativement élevés, et qui vont smoltifier au mois de mai de l'année suivante (Thorpe, 1977, 1987; Higgins, 1985);

- le reste des tacons, appartenant au groupe modal inférieur (LMG: "lower model group"), est constitué d'individus qui ont un métabolisme ralenti. Etant donné leur croissance plus lente, ces tacons doivent rester en eau douce pour au moins une année supplémentaire avant d'atteindre la taille nécessaire à la smoltification (figure 2.4).

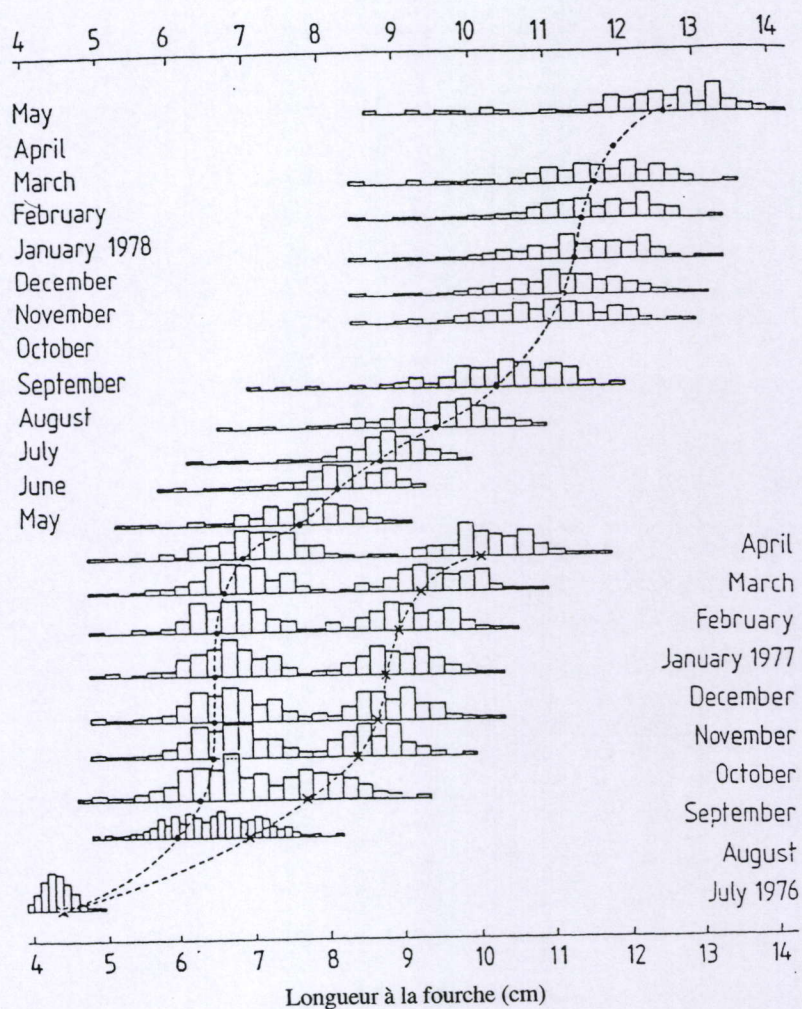


Figure 2.4 : Evolution mensuelle de la distribution des tailles chez une cohorte de jeunes saumons atlantiques élevés dans des conditions artificielles (d'après Thorpe *et al.*, 1992).

Au cours de l'hiver, la divergence de taille entre les deux modes s'accroît encore d'avantage. Les individus qui retardent leur smoltification deviennent "anorexiques" et limitent leur activité alimentaire au strict minimum nécessaire à la survie hivernale (Metcalf *et al.*, 1989; Bull *et al.*, 1997). A l'inverse, les poissons du groupe modal supérieur

continuent à se nourrir de façon optimale jusqu'au début de l'hiver et subissent alors une phase de croissance rapide (Nicieza *et al.*, 1994).

L'existence d'une distribution bimodale des tailles est manifestement la conséquence d'un mécanisme qui empêche la smoltification en-dessous d'une taille appropriée, car les smolts de petite taille et ceux qui migrent tard dans la période de dévalaison ont une probabilité de survie réduite par rapport aux smolts de grande taille et par rapport à ceux qui migrent en début de période de dévalaison. Les poissons qui ne peuvent raisonnablement espérer atteindre une taille suffisante au moment de la smoltification printanière ont dès lors intérêt à réduire au maximum le risque de mortalité pendant l'hiver plutôt que d'optimiser leur croissance et de retarder la descente en mer d'une année supplémentaire (Nicieza *et al.*, 1994).

Les différences locales des conditions de croissance peuvent exercer une influence considérable sur le choix individuel de la tactique employée. Baglinière et Champigneulle (1986) ont noté que la majorité des saumons 0⁺ dans les petits affluents du Scorff (Bretagne) appartiennent au groupe modal inférieur alors que la situation opposée est notée dans le cours principal, où les conditions de croissance des tacons sont plus favorables.

Les observations récentes indiquent que la distribution bimodale des tailles des tacons est probablement présente dans la majorité des populations anadromes de l'espèce (Baglinière et Maisse, 1985; Nicieza *et al.*, 1991, 1995; Heggenes et Metcalfe, 1991). En milieu naturel, la bimodalité des tailles est souvent sous-estimée à cause de la présence d'autres facteurs qui influencent la croissance des tacons, telles que les variations locales de disponibilité de la nourriture et les différences génétiques du potentiel de croissance (Heggenes et Metcalfe, 1991).

Un second phénomène de diversification du cycle de vie à l'intérieur des populations de saumons est lié au fait qu'une certaine proportion des tacons mâles dans les populations anadromes arrive à maturité avant de descendre en mer. Selon les populations, la proportion de ces "mâles précoces" varie de 12 à 100 % (Dalley *et al.*, 1983; Bohlin *et al.*, 1986; Myers *et al.*, 1986).

Dans la plupart des rivières à saumons, les tacons passent au moins un hiver en eau douce avant de devenir des mâles précoces. Une maturation des mâles à l'âge 0⁺ a toutefois été observée dans certaines rivières à saumons en France (Héland et Dumas, 1994; Baglinière *et al.*, 1994) et en Espagne (Nicieza *et al.*, 1995).

La proportion des mâles précoces varie également à l'intérieur des populations en fonction des années: une plus grande proportion des mâles devient mature en eau douce si les

conditions climatiques sont favorables à une croissance rapide (Saunders *et al.*, 1982 ; Thorpe, 1986; Berglund *et al.*, 1992).

Il a été suggéré que le choix de la tactique (maturation précoce ou descente en mer) est affecté par un seuil de croissance ou de condition du poisson, sous contrôle génétique, qui, lorsqu'il est dépassé au moment déterminant, déclenchera la maturation précoce des gonades (Thorpe, 1986, Bohlin *et al.*, 1990).

2.1.3.6 Smoltification et descente en mer

La plupart des jeunes saumons quittent le milieu d'eau douce à l'âge de 1 à 5 ans et migrent vers le milieu marin en tant que "smolts" (Héland et Dumas, 1994).

La taille des smolts est relativement uniforme sur la majeure partie de l'aire de répartition du saumon atlantique, la moyenne étant souvent comprise entre 12 et 15 cm (Baglinière, 1976; Hesthagen et Garnås, 1984).

Des smolts plus grands sont toutefois observés dans quelques rivières méridionales, où la croissance est exceptionnellement rapide. Dans un affluent de l'Adour dans le sud-ouest de la France, plus de 95 % des smolts descendent à l'âge d'un an et à une taille moyenne de 17 cm (Bousquet et Marty, 1987). Des grandes tailles de smoltification, de l'ordre de 20 à 21 cm en moyenne, sont également observées dans la région arctique du Canada, notamment dans la baie d'Ungava, mais l'âge des smolts y est nettement plus élevé (5 à 6 ans en moyenne) (Power, 1969).

Si la taille des smolts ne varie donc que faiblement dans la plus grande partie de l'aire de répartition du saumon, l'âge au moment de la descente en mer est nettement plus variable. Dans les rivières les plus méridionales, la plupart des saumons smoltifient à l'âge d'un an alors que dans les rivières du nord de l'Europe, l'âge moyen de smoltification est souvent de 4 à 5 ans avec un maximum de 7 ans en eau douce (Baglinière, 1976; Hesthagen et Garnås, 1984; Jensen et Johnsen, 1986).

Les différences d'âges des saumons au moment de la smoltification s'expliquent essentiellement par la température de l'eau et la durée de la saison favorable à la croissance. Cette dernière varie en effet de 65 jours dans les rivières norvégiennes les plus froides, où la température de l'eau ne dépasse que très rarement les 10 °C (Jensen et Johnsen, 1986) jusqu'à 11 mois dans les rivières du nord de la péninsule ibérique (Nicieza *et al.*, 1994). Symons (1979) a montré que, à l'exception des rivières de la baie d'Ungava, l'âge moyen de smoltification peut être estimé en comptant, au cours d'une année, le nombre de jours où la température de l'eau dépasse les 7°C.

La smoltification est déclenchée au début du printemps apparemment en réponse à l'augmentation de la photopériode (Saunders et Sreedharan, 1977).

La smoltification implique une série de transformations morphologiques, physiologiques et comportementales qui pré-adaptent le jeune saumon à vivre en mer alors qu'il se trouve encore en eau douce (Hoar, 1976). A l'issue de cette transformation, le "smolt" déclenchera sa migration vers l'estuaire puis, après une phase transitoire d'adaptation à la salinité, partira vers les zones d'engraissement en mer ouverte où sa croissance sera très rapide.

Morphologiquement, le smolt se différencie du tacon par un affinement général du corps et un pédoncule caudal très marqué. Grâce au dépôt de guanine et d'hypoxanthine dans les cellules sous-épithéliales, les flancs du smolt adoptent une coloration argentée. Parallèlement, un liseré noir apparaît sur les nageoires dorsale et caudale (Boeuf, 1994).

De nombreuses tentatives ont été faites pour mettre en relation le moment de la migration principale avec différents facteurs environnementaux tels que la pluviométrie, l'ensoleillement et la température de l'eau. C'est ce dernier facteur qui est apparemment déterminant dans le timing de la descente en mer, la migration ayant lieu dès que la température reste au-dessus de 10 °C (Mills, 1964; Solomon, 1978).

Toutefois, dans une rivière norvégienne, Jonsson et Ruud-Hansen (1985) observaient que la migration n'était pas déclenchée par une température spécifique de l'eau ou par un nombre spécifique de degrés-jours, mais plutôt par une combinaison du niveau d'augmentation de la température et du niveau de base de la température dans la rivière au printemps. Aucune corrélation significative entre la descente des smolts et le débit, la turbidité de l'eau ou le cycle lunaire n'a pu être mise en évidence. Il est possible dès lors que la smoltification et la migration soient soumises à un contrôle environnemental stock-spécifique, différent d'une rivière à l'autre (Mills, 1989).

La période de migration est généralement étalée sur quelques semaines seulement. Dans les régions de haute latitude, la migration des smolts intervient très tard dans l'année (juin ou juillet), alors qu'elle peut démarrer dès le mois de février dans les rivières les plus méridionales (Power, 1981). Sur la majeure partie de l'aire de répartition du saumon, la descente en masse des smolts a toutefois lieu en mai ou en juin. L'avalaison y atteint son maximum d'intensité environ trois à quatre semaines après l'équinoxe de printemps (iso-alternance jour/nuit). Par la suite, vers la fin de la saison, les températures élevées deviennent inhibitrices de la migration (Boeuf, 1994).

Au début de la période de migration (fin avril - début mai), les smolts se déplacent apparemment exclusivement de nuit. Plus tard (fin mai - début juin) les déplacements ont

également lieu en milieu de journée (Mills, 1989; Ade, 1989). Les smolts dérivent passivement, tête vers l'amont, à une vitesse de l'ordre de 0,64 à 1,80 km par jour, la vitesse étant dépendante des caractéristiques de la rivière (Mills, 1964).

2.1.3.7 Vie marine du saumon atlantique

A l'exception des populations des régions arctiques, les saumons séjournent rarement plus de quelques jours dans la région de l'estuaire avant de migrer vers le large (Reddin, 1988). A l'embouchure des rivières, la migration des post-smolts se fait en surface et les mouvements qui paraissent erratiques pendant une journée ou plus s'orientent ensuite rapidement vers la mer pour une sortie rapide de la zone saumâtre (Davaine et Prouzet, 1994). Selon leur direction par rapport aux courants marins, les post-smolts sont capables de parcourir à cet âge des distances de l'ordre de 25 à 50 km par jour (Stasko *et al.*, 1973).

Lors des premières semaines en milieu marin, les saumons se nourrissent parfois abondamment d'insectes terrestres emportés par le vent qu'ils capturent en surface (Lindroth, 1961; Mitans, 1970, Levings *et al.*, 1994). Des post-smolts en Norvège ont également été observés alors qu'ils capturaient divers organismes marins pélagiques, (larves de poissons, amphipodes *Hyperiidæ* et copépodes *Calanoidæ*) ou benthiques (amphipodes *Gammaridæ*) (Levings *et al.*, 1994).

Actuellement, on dispose de peu d'information sur l'écologie et le déplacement des saumons durant leurs premiers mois en mer. Des données plus précises sont toutefois disponibles pour les aires d'engraissement du saumon (Mills, 1989).

L'image de la répartition marine des saumons atlantiques s'est en effet considérablement éclaircie avec le développement de la pêche en haute mer à partir de la fin des années 1950 (Mills, 1989; Davaine et Prouzet, 1994). Quatre aires d'engraissement principales sont aujourd'hui distinguées: (1) la région située entre le Groenland et Labrador, (2) la mer au nord des îles Féroé, (3) la mer de Norvège et (4) la mer Baltique. Chaque aire d'engraissement possède sa composition propre de saumons originaires de différentes régions (Reddin, 1988).

Si la mer Baltique héberge surtout des saumons issus de ses propres affluents (Carlin, 1969), une origine plus hétéroclite est notée dans les trois autres régions:

- l'aire d'engraissement à l'ouest du Groenland (60° à 70° N) est exclusivement occupée par des saumons de grande taille (plus de 60 à 75 cm), séjournant au moins deux hivers en mer. Ceux-ci proviennent pour moitié environ du continent américain (Etats-Unis et Canada) et du continent européen (Espagne, France, îles britanniques, Norvège, Suède, Finlande et

Islande), avec une prédominance de saumons canadiens et écossais (Davaine et Prouzet, 1994);

- l'aire d'engraissement située au nord des îles Féroé (62° à 66°N; 0° à 10°W) contient essentiellement des saumons d'un ou deux hivers en mer, issus des rivières du nord-ouest de l'Europe: Norvège, Suède, Ecosse et Irlande (Davaine et Prouzet, 1994);

- l'aire d'engraissement située à l'ouest de la Norvège est essentiellement fréquentée par des saumons originaires de Scandinavie et de Russie. Toutefois, des saumons américains y ont également été capturés (Reddin *et al.*, 1984).

La délimitation de ces trois aires d'engraissement donne toutefois une image quelque peu simpliste. Les saumons se déplacent apparemment d'une aire à l'autre et effectuent également des migrations saisonnières prononcées. Leur distribution saisonnière dépend apparemment largement de la température des eaux en surface, la plupart des individus choisissent en effet des eaux entre 4 et 8 °C. Il a été observé que les saumons se tiennent en petits bancs au voisinage de la surface. L'épaisseur de la couche océanique colonisée serait de 10 m en début d'été et d'une trentaine de mètres à la fin août et en septembre (Reddin et Shearer, 1987).

L'analyse des contenus stomacaux de saumons capturés sur les différentes aires d'engraissement montre une certaine homogénéité dans la composition des proies avec une dominance de petites espèces ou de stades juvéniles de poissons pélagiques. On note également une constance de grands éléments du zooplancton (amphipodes, euphausiacées). Dans le nord-ouest de l'Atlantique, le capelan (*Mallotus villosus*) domine le régime alimentaire à côté du lançon (*Ammodytes* sp.) et du hareng (*Clupea harengus*) (Lear, 1972, 1980). En Baltique, le sprat (*Sprattus sprattus*), le hareng, le lançon et l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*) sont fréquemment trouvés dans le contenu stomacal des saumons capturés (Christensen, 1961). En mer de Norvège dominant les myctophidés et le capelan (Thurøw, 1966, 1973). Dans l'ensemble de l'Atlantique, des calmars sont également régulièrement consommés.

Les mécanismes qui régissent l'amplitude des migrations, leur durée et leur orientation restent aujourd'hui encore quasiment inconnus. Les mécanismes d'orientation en mer font l'objet d'un grand nombre de spéculations, et pourront peut-être un jour être reliés aux gradients du potentiel électrique induits par les courants océaniques qui traversent le champ magnétique terrestre (Rommel et McLeave, 1973; McKeown, 1984) ou encore au champ magnétique lui-même (Walker *et al.*, 1997).

Plutôt qu'un simple va-et-vient, les migrations du saumon en mer semblent avoir lieu, du moins partiellement, selon des circuits liés aux grands courants océaniques giratoires du nord de l'Atlantique (Stewart, 1978; McKeown, 1984; Reddin, 1988). Sur ces circuits, les saumons se déplacent généralement de façon active, avec une distance journalière moyenne de l'ordre de 50 km (Davaine et Prouzet, 1994).

Les distances maximales actuellement connues pour des déplacements du saumon seraient de l'ordre de 14.000 km pour les individus issus des gaves des Pyrénées ou des rivières d'Asturies, qui accomplissent ainsi l'aller-retour jusqu'en mer du Labrador ou jusqu'au détroit de Davis en l'espace de trois ou quatre années (Davaine et Prouzet, 1994).

2.2 Truite commune (*Salmo trutta* L.)

2.2.1 Description de l'espèce

NOM

Salmo trutta L., 1766, Syst. Nat., p. 509.

DIAGNOSE

Ec. long. (108) 110-125 (132); Ec. transv. (22) 24-28 (30) (21) 24-30; Vertéb. (56) 57-59 (60); Branch. (16) 18-20. Chromosomes: 80. D = III-IV/ (8) 9-11 A = III-IV/7-9 (10) Pt = I/12-13 Pv = II/(7) 8 (9) C = 18 - 19 (21)

DESCRIPTION

Forme générale élancée, tête forte et bouche largement fendue. Extrémité postérieure du maxillaire atteignant et dépassant sensiblement, la plupart du temps, la verticale abaissée du bord postérieur de l'oeil.

Première dorsale débutant en avant de l'insertion des pelviennes, deuxième (dorsale adipeuse) située en arrière de l'aplomb du début de la nageoire anale.

Mâchoires armées d'une rangée de dents coniques assez fortes. Des dents également sur les palatins, le vomer et la langue (Spillmann, 1961).

COLORATION

La coloration des tacons de la truite est caractérisée par la présence d'une nageoire adipeuse rouge-orangée. Le dos est brun-olive foncé, tandis que les bas des flancs sont distinctement nacrés ou jaunâtres. Un liseré noir et blanc est présent sur le bord antérieur des nageoires dorsales et anales et, dans une moindre mesure, sur celui des nageoires pelviennes. Les marques de tacons, au nombre de 7 à 10, sont de couleur grisâtres ou brunâtres. Ces marques sont moins clairement délimitées que ceux des jeunes saumons atlantiques, et généralement de forme plus allongée.

Des taches foncées sont présentes sur la nageoire dorsale et sur la partie haute du corps. Elles peuvent également être présentes sur la nageoire adipeuse. Quelques taches rouges sont généralement situées sur l'abdomen à hauteur de la ligne latérale. Tous comme les taches noires, elles sont entourées d'auréoles claires. La nageoire caudale est généralement sans taches (figure 2.5).

L'apparence des truite adultes est plus variable, même à l'intérieur d'un cours d'eau. Chez les truites de rivière, la coloration du dos est tantôt foncée, presque noire ou gris bleuté, tantôt

d'une vert claire (figure 2.6). Les dos, les flancs, et l'opercule sont parsemés de taches rondes, noires, de dimensions et d'abondance variables. Les taches rouges sont parfois totalement absentes chez les truites adultes.

La coloration des truites anadromes est plus brillante que celle des truite de rivière, à l'égal de celle du saumon. Le dos est gris, plus ou moins bleuté, les flancs et le ventre blanc argentés. Le dos, les flancs et les opercules sont parsemées de taches en forme d'étoiles. Ces taches se trouvent, sur les flancs, en grande majorité au-dessus de la ligne latérale. La première nageoire dorsale et la caudale sont de couleur grise tandis que l'adipeuse est souvent marquée de deux ou trois taches de couleur foncée. Les nageoires pelviennes et anale sont de couleur plus claire, blanc ou blanc grisâtre. Les pectorales sont plus foncées, surtout sur le bord externe correspondant aux plus long rayons (Spillmann, 1961).

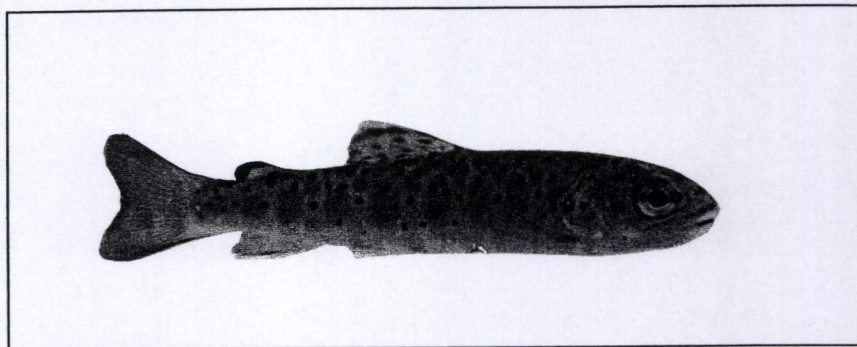


Figure 2.5 : Truite commune juvénile

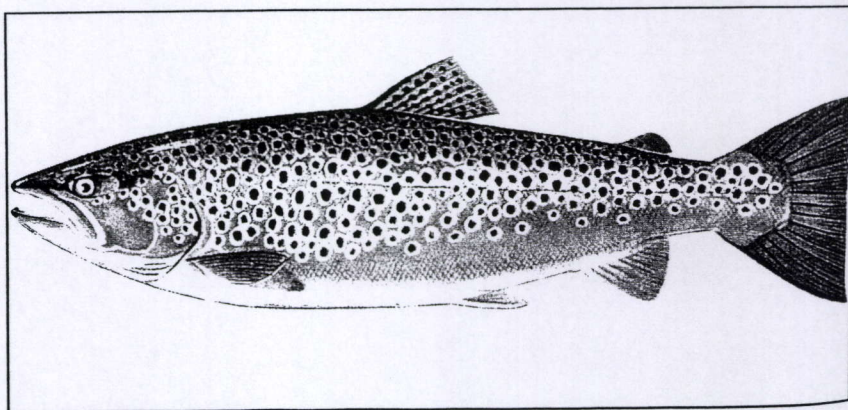


Figure 2.6 : Truite commune adulte (d'après Ade, 1989)

2.2.2 Répartition géographique de la truite commune

La répartition géographique de la truite commune (*Salmo trutta* L.) est du type ouest-paléarctique: l'espèce est naturellement présente de l'Islande jusqu'à l'Oural et jusqu'au bassin méditerranéen au sud (figure 2.7). Plus vers l'est, la distribution naturelle de la truite s'étend jusqu'aux sources de l'Amu Darya dans le massif du Pamir, jusqu'à l'Anatolie (Turquie) et jusqu'au nord de l'Iran (MacCrimmon et Marshall, 1968; Behnke, 1986). Les populations les plus méridionales, occupant le massif montagneux du Haut Atlas en Afrique et celles des sources de l'Orontes (Liban) peuvent être considérées comme étant des reliques glaciaires (Schöffmann, 1993).

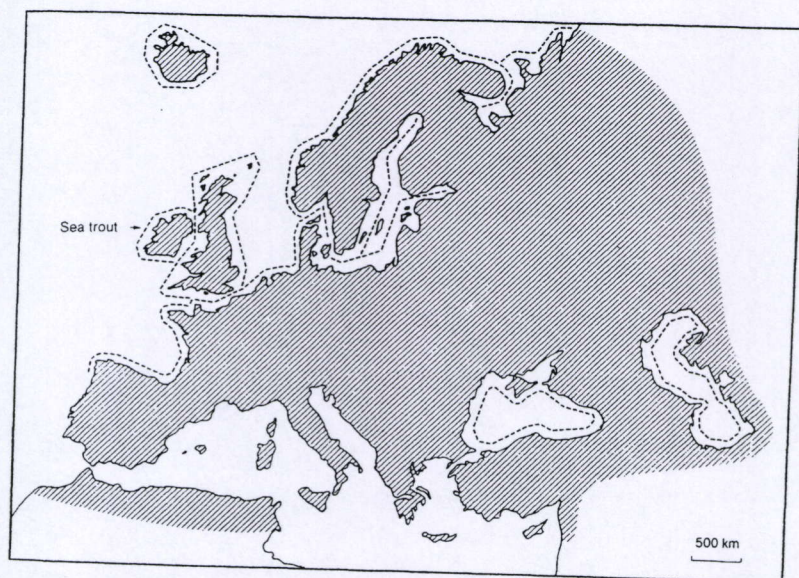


Figure 2.7 : Répartition géographique de la truite commune. La ligne interrompue indique la présence de populations anadromes (d'après Elliott, 1989).

Une petite dizaine de sous-espèces géographiques sont distinguées dans la littérature actuelle sur la truite commune (Baglinière, 1991).

De récentes études, basées sur l'analyse de l'ADN mitochondrial et nucléaire de truites issues de différentes régions de l'aire de répartition naturelle de l'espèce, mettent sérieusement en doute le bien-fondé de cette classification (Bernatchez, 1995). Toutefois, ces études ont également mis en évidence l'existence de cinq groupements monophylétiques différents:

- (1) un groupement occidental, qui reprend l'ensemble des populations du bassin de l'Atlantique, de la mer du Nord, de la Baltique et de la mer blanche ainsi que les populations nord-africaines et quelques stocks issus des têtes de source du bassin du Danube.
- (2) un groupement oriental, qui comprend les populations des bassins de la mer d'Aral, de la Caspienne et de la mer Noire.
- (3) un groupement à répartition restreinte au nord du bassin adriatique, présent notamment dans le bassin du Po.
- (4) un groupement méditerranéen, de l'Espagne jusqu'à la Grèce.
- (5) un second groupement méditerranéen, de l'Espagne jusqu'à l'est de la Turquie.

Malgré l'existence d'un chevauchement considérable dans l'aire de répartition des trois derniers groupes, leurs populations sont généralement présentes dans des localités distinctes (Giuffra *et al.*, 1994). Toutes les données actuellement disponibles indiquent que les cinq groupes constituent des entités monophylétiques d'origine allopatrique ancienne, génétiquement isolées les unes des autres au moins depuis plusieurs centaines de milliers d'années (Bernatchez *et al.*, 1992).

2.2.3 Cycle de vie et écologie de la truite commune

2.2.3.1 Diversité du cycle de vie et de l'écologie de la truite commune

La truite commune est une espèce polytypique, capable d'utiliser une vaste gamme de milieux aquatiques. Son cycle de vie varie fortement d'une population à l'autre, et même entre les populations à l'intérieur d'un même bassin versant. Même à l'intérieur d'une population, certains individus peuvent demeurer en permanence dans le même petit cours d'eau alors que d'autres migrent à un stade de leur vie vers une rivière plus grande, un lac, un estuaire ou même vers la mer (Behnke, 1986; Elliott, 1994).

Une forte plasticité phénotypique est également notée au niveau de la morphologie, de la croissance, du comportement, et de la dynamique de populations. A titre d'exemple, dans certaines populations sédentaires, les femelles de 3 ans d'âge ne pèsent pas plus que 200 g, alors que d'autres, appartenant à des populations anadromes, atteignent déjà un poids supérieur à 5000 g à ce moment de leur vie (Elliott, 1994).

La truite existe sous forme d'une multitude de populations isolées les unes des autres au plan reproducteur (Guyomard, 1989). La tendance des truites adultes à se reproduire au

même endroit où elles sont nées quelques années auparavant est en effet très prononcée. Ce "homing" favorise un isolement reproducteur des souches à l'échelle locale (Sambrook, 1983; LeCren, 1985).

De nombreuses études illustrent aujourd'hui l'existence de différences génétiques entre les populations de truites présentes dans différents affluents d'un même bassin versant (Allendorf *et al.*, 1976; Krieg et Guyomard, 1983, 1985; Osinov, 1984; Karakousis et Triantaphyllidis, 1988; Skaala et Naevdal, 1989; Huusko *et al.*, 1990).

En général toutefois, il n'y a pas de différences génétiques entre les truites communes anadromes et sédentaires qui se reproduisent au même moment et au même endroit dans un cours d'eau (Ryman, 1983; Ferguson, 1989; Hindar *et al.*, 1991; Cross *et al.*, 1992). La distinction classique des trois sous-espèces *Salmo trutta trutta* ("la truite de mer"), *S. t. lacustris* ("truite de lac") et *S. t. fario* ("truite de rivière") est donc totalement injustifiée d'un point de vue phylogénétique (Behnke, 1972): la transition d'un mode de vie anadrome vers un cycle de vie strictement dulçaquicole est apparu indépendamment dans chaque bassin versant (Behnke, 1972; Guyomard *et al.*, 1984).

L'existence d'un isolement reproducteur prononcé est évidemment un facteur qui permet une différenciation génétique et, via le jeu de la sélection naturelle, l'apparition d'adaptations locales (Harvey et Pagel, 1991).

Toutefois, cela ne veut pas dire que toutes les différences écologiques des populations de la truite commune sont adaptatives et disposent d'une base génétique. Ainsi, le taux de croissance et la taille maximale des truites varient fortement d'une population à l'autre, mais cette variation phénotypique est plutôt influencée par des facteurs environnementaux que par des facteurs génétiques (Elliott, 1994). D'autre part, même si la base génétique d'un trait phénotypique particulier au niveau d'une population locale peut être démontré, cela ne signifie pas encore que celui-ci soit effectivement le résultat d'une adaptation: le trait phénotypique peut être hérité d'une souche ancestrale ou émergé d'une dérive génétique neutre (Ferguson, 1989; Taylor, 1991).

Actuellement, il existe toutefois un petit nombre d'études qui indiquent l'existence d'adaptations chez les populations locales de la truite commune:

les populations de truites sédentaires situées en amont de chutes infranchissables possèdent des différences héréditaires au niveau de leur comportement migratoire par rapport aux populations situées en aval des chutes (Jonsson, 1982; Northcote, 1981);

- les fortes variations inter-populations au niveau de la quantité d'énergie investie dans la reproduction chez des femelles de la truite peuvent être reliées à leur dynamique de population, et notamment à l'existence d'une forte mortalité densité-dépendante des alevins dans les populations caractérisées par un investissement reproducteur élevé des femelles (Elliott, 1994);
- il a été démontré que les différences morphologiques héréditaires entre trois souches naturellement sympatriques de la truite dans le Lough Melvin (Irlande) possèdent une base héréditaire: ces différences morphologiques sont liées à la spécialisation de ces trois souches respectivement pour un régime alimentaire planctonophage, benthophage et piscivore (Cawdery et Ferguson, 1988; Ferguson, 1989).

L'existence de telles adaptations locales dans les populations de truites communes de l'Europe de l'ouest est d'autant plus remarquable que la recolonisation des eaux courantes de cette région a seulement pu avoir lieu au cours des 13.000 dernières années de l'époque postglaciaire (Ferguson, 1989). La différenciation génétique et écologique des souches locales de la truite dans le nord-ouest de l'Europe est donc relativement récente.

2.2.3.2 Reproduction de la truite

Dans l'hémisphère septentrionale, la reproduction de la truite a été notée d'octobre à mars, mais l'époque habituelle se situe vers la fin novembre ou au début du mois de décembre (Baglinière *et al.*, 1989; Elliott, 1994).

La reproduction a généralement lieu dans les cours d'eau froids, bien oxygénés et pourvus d'un substrat graveleux. Les truites adultes qui vivent en milieu lacustre migrent alors vers les affluents du lac. Les truites de rivière se reproduisent sur place ou remontent dans les petits affluents et les truites anadromes quittent le milieu marin pour se reproduire dans la rivière où elles sont nées quelques années auparavant (Elliott, 1994).

A l'occasion de la reproduction, les truites mâles adoptent une coloration plus foncée. De plus, les mâles de grande taille se distinguent par l'élaboration temporaire d'un "bec crochu", sorte de proéminence de la mâchoire inférieure, employé dans les combats pour l'accès aux femelles (Frost et Brown, 1967; Ade, 1989). Cependant, ces caractères sexuels secondaires des truites mâles sont moins prononcés que ceux des mâles du saumon atlantique (cfr. chapitre 2.1.3.3).

Tout comme chez le saumon atlantique, la remontée automnale des truites communes vers leurs lieux de reproduction est fréquemment interrompue par une période de stationnement,

soit dans une fosse profonde du cours principal, soit à l'embouchure du ruisseau-frayère (Baglinière *et al.*, 1987).

La remontée finale des femelles vers les lieux de frai n'a souvent lieu qu'au moment de l'apparition des crues d'automne. Les mâles ont toutefois tendance à remonter un peu plus tôt que les femelles (Baglinière *et al.*, 1987).

La reproduction elle-même a généralement lieu de jour. La femelle gravide nage alors dans le courant au dessus d'une gravière et procède, grâce aux battements répétés de la queue sur le substrat, au creusement d'une dépression dans la gravière (Baglinière *et al.*, 1979).

L'activité de creusement attire rapidement un ou plusieurs mâles matures. Des combats vigoureux peuvent alors avoir lieu entre les mâles pour l'accès à la femelle. Seul le mâle dominant parvient à maintenir une position à proximité de la femelle. Des mâles "satellites" qui tentent l'approche du nid seront vigoureusement chassés par le mâle dominant. Lorsque le nombre de mâles présents sur une frayère est élevé, ces actes agressifs peuvent considérablement retarder l'acte de frai (Crisp et Carling, 1989).

Pendant les combats entre mâles, la femelle reste habituellement dans ou à proximité du nid. La fréquence de ses mouvements de creusement s'accroît progressivement. Finalement, elle s'enfonce dans la dépression fraîchement remuée pour y déposer ses oeufs. Le mâle dominant la rejoint immédiatement, se positionne pendant quelques secondes à côté d'elle et expulse son sperme (Elliott, 1994).

La femelle se déplace ensuite légèrement vers l'amont et répète le même scénario en creusant immédiatement une nouvelle dépression. Les oeufs pondus dans la première dépression sont ainsi directement couverts de gravier. Ce processus se répète habituellement jusqu'à ce que tous les oeufs de la femelle soient déposés (Elliott, 1994).

Le nombre d'oeufs déposés dépend fortement de la taille de la femelle (Crisp et Carling, 1989). Ce nombre varie entre une centaine pour les petites femelles sédentaires (12 à 15 cm de longueur) et plusieurs milliers pour les grandes femelles anadromes, longues de plus de 50 cm (Elliott, 1984, 1995).

Dans les populations de truites anadromes caractérisées par la présence de géniteurs mâles de grande taille (≥ 40 cm), des mâles sédentaires de petite taille participent souvent à la fraie en même temps que les géniteurs anadromes. Lors des combats préliminaires, ces "mâles précoces" de petite taille sont fréquemment attaqués et blessés par leurs concurrents. Toutefois, certains d'entre eux réussissent néanmoins, grâce à l'utilisation de la tactique du "sneaker", à participer à la reproduction: au moment même où le mâle dominant et la

femelle procèdent au frai, ces petits mâles s'introduisent dans la frayère et lâchent leur sperme (Bohlin, 1975; Bohlin *et al.*, 1990).

La proportion de mâles précoces parmi les tacons varie considérablement d'une population anadrome à l'autre. A titre d'exemple, cette proportion est de 17,5 % dans une rivière suédoise (Bohlin, 1975) et de 6 à 60 % dans 9 populations norvégiennes (L'Abbée-Lund *et al.*, 1989, 1990). Il a été noté que les mâles précoces peuvent participer plusieurs fois au cours de leur vie à la reproduction, la première fois en tant que mâles précoces et ensuite, après un séjour en mer, en tant que grands mâles adultes. Cependant, en général, très peu de mâles précoces survivent à l'époque de reproduction pour devenir des smolts aptes à quitter l'eau douce (Bohlin *et al.*, 1986; Dellefors et Faremo, 1988).

Dans la plupart des populations anadromes de la truite commune, la majorité des mâles et des femelles passent au moins 18 mois dans le milieu marin avant de se reproduire. Une certaine proportion de truites migratrices a cependant un séjour marin plus court, de l'ordre de 6 mois. La proportion de ces "finnock" parmi les géniteurs adultes varie considérablement d'une population anadrome à l'autre et même, pour une population donnée, d'une année à l'autre: de 47 à 72 % dans le North Esk, une rivière écossaise (Pratten et Shearer 1983a et b), mais de 1 à 20 % seulement dans différentes rivières de Picardie et de Normandie (Euzenat *et al.*, 1991).

La truite commune peut se reproduire pendant plusieurs années successives et atteindre un âge considérable. Des truites âgées de 5 - 8 ans sont notées dans de nombreuses populations (Frost et Brown, 1967; Le Cren, 1985) et l'âge exceptionnel de 23 ans a été mesuré (Ade, 1989). Toutefois, la proportion de géniteurs multiples fluctue considérablement d'une population à l'autre. Ainsi, chez les 27 populations anadromes de l'espèce étudiées en Norvège par L'Abbée-Lund *et al.* (1989), cette proportion fluctue entre 5 et 69 %.

2.2.3.3 Développement des oeufs

A l'intérieur d'une frayère, les oeufs sont le plus souvent concentrés dans une série de poches contenant chacune plusieurs centaines d'entre eux (Crisp et Carling, 1989).

La majorité des frayères sont situées dans une zone où le courant s'accélère, par exemple dans la partie amont d'un radier peu profond. La granulométrie du substrat au niveau de frayères de truites communes est très variable. Dans le Scorff, une rivière bretonne, 84 % des frayères observées dans le cours principal (où se reproduisent les grandes femelles anadromes) sont creusées dans du gravier dont la taille est comprise entre 2 et 5 cm. Par contre, dans les affluents fréquentés par des géniteurs sédentaires de taille plus petite, 62 % des frayères sont constituées de graviers de 2 mm à 2 cm de diamètre (Nihouarn, 1983).

La profondeur d'enfouissement des oeufs dépend fortement de la taille de la femelle. A titre d'exemple, dans un petit cours d'eau d'Angleterre avec une population de petites truites sédentaires, la profondeur moyenne de l'enfouissement des oeufs était de 4 cm. Par contre, dans un ruisseau voisin, occupé en période de reproduction par une population de grandes femelles anadromes, la profondeur moyenne était de 17,5 cm (Elliott, 1984). D'autres données obtenues à partir d'un plus grand nombre de cours d'eau confirment la corrélation positive qui existe entre la taille des femelles et la profondeur d'enfouissement des oeufs dans le substrat, à l'exception toutefois des rivières calcaires, caractérisées par un substrat plus colmaté (Ottaway *et al.*, 1981; Crisp et Carling, 1989).

La probabilité de destruction des frayères lors des crues hivernales diminue fortement avec la profondeur de l'enfouissement, mais les oeufs doivent recevoir un apport suffisant en eau bien oxygénée, capable d'éliminer des métabolites toxiques tels que l'ammoniaque (Milner *et al.*, 1981; Crisp et Carling, 1989).

La durée du développement des oeufs dépend principalement de la température de l'eau. Différents modèles permettent de décrire la relation négative qui existe entre la durée de développement jusqu'à l'éclosion et la température de l'eau (Crisp, 1981; Humpesch, 1985; Elliott *et al.*, 1987). Grâce à l'utilisation d'un simple modèle de degrés-jours, on calcule que les oeufs pondus en novembre ou au début du mois de décembre éclosent après 444 degrés-jours en février ou au début du mois de mars (Elliott, 1994).

Les alevins éclos demeurent enfouis dans le gravier pendant 5 à 6 semaines (408 degrés-jours supplémentaires) avant d'émerger du gravier sous forme d'alevins à vésicule résorbée. L'alimentation exogène commence toutefois avant même que les réserves de la vésicule vitelline soient complètement épuisées (Elliott, 1984).

A ce stade de leur vie, la survie des alevins est directement corrélée avec leur taille de telle façon que les alevins plus grands disposent d'un délai plus long avant de devoir trouver une nourriture exogène. La progéniture des femelles plus grandes est clairement avantagée. A l'intérieur d'une population donnée, les femelles plus grandes et plus âgées produisent en effet des oeufs plus grands et ceux-ci donnent à leur tour des alevins plus grands (Frost et Brown, 1967; Elliott, 1984).

L'émergence du gravier a généralement lieu de nuit. Les alevins remontent alors immédiatement à la surface où ils ingèrent de l'air pour remplir leur vessie natatoire. Dès cet instant, ils se déplacent librement dans la colonne d'eau et se dispersent rapidement vers l'aval (Moore et Scott, 1988).

2.2.3.4 Vie juvénile en eau douce

Dans les jours qui suivent l'émergence, les alevins de la truite épuisent rapidement leurs réserves vitellines et commencent à se nourrir de petits invertébrés en dérive dans le courant (Harris *et al.*, 1992; La Voie et Hubert, 1994).

Les jeunes truitelles adoptent des positions individuelles en nage statique dans le courant, à quelques centimètres au dessus du substrat. Les interactions agressives se manifestent rapidement, si bien qu'un comportement territorial est observé dès les premiers jours après l'émergence du gravier (Gaudin et Héland, 1995).

La coloration des truites devient désormais plus vive: 9 à 10 bandes verticales foncées apparaissent progressivement sur les flancs. De plus, les bordures antérieures des nageoires dorsale et anale adoptent une coloration blanche très marquée. La nageoire adipeuse se distingue déjà par la coloration rouge-orangée caractéristique (Ade, 1989).

A ce stade de leur vie, les truitelles sont cantonnées dans des zones marginales peu profondes et à faible vitesse de courant, comme les bordures des radiers et des fosses ainsi que dans les zones de remous créées derrière les obstacles (Hubert *et al.*, 1994; La Voie et Hubert, 1996).

A forte densité, l'établissement de petits groupes de poissons est observé dans les zones les plus favorables en bordure du cours d'eau. Les fréquentes interactions sociales au sein de ces groupes conduisent rapidement à l'établissement de relations hiérarchiques entre les individus. L'ordre de dominance et la taille des territoires individuels à l'intérieur des groupes sont étroitement liés entre eux et avec la taille des alevins (Elliott, 1990b).

Dans les populations caractérisées par un recrutement élevé en alevins, les premières semaines de vie active dans la colonne d'eau sont caractérisées par une forte mortalité densité-dépendante (Allen, 1951; Le Cren, 1973; Mortensen, 1977a, b et c; Elliott, 1984). Dans le Black Brows Beck, un ruisseau à truite de mer du nord-ouest de l'Angleterre, Elliott (1994) a montré que cette "phase critique" de mortalité élevée parmi les alevins varie de 33 à 70 jours selon les années.

Dans le cas particulier du Black Brows Beck, le recrutement des alevins à la fin de la phase critique est maximal (7 poissons/m²) pour une densité initiale de l'ordre de 50 alevins/m² à l'émergence. A densité initiale plus élevée, la mortalité proportionnellement plus élevée conduit à un recrutement final plus faible. De ce fait, la relation stock-recrutement peut être exprimée par une courbe "en cloche" (figure 2.8).

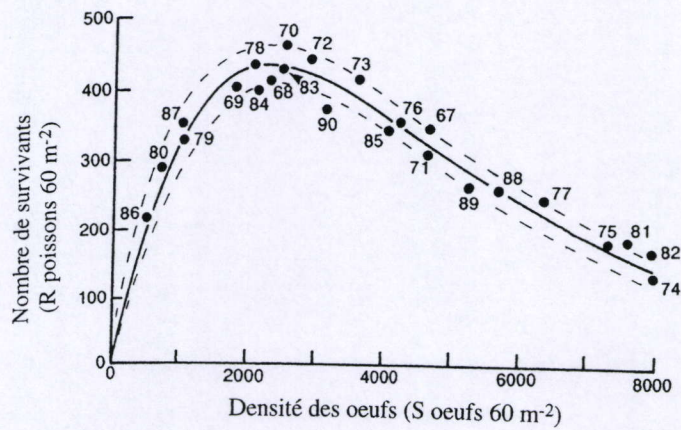


Figure 2.8 : Relation entre la densité d'oeufs (S oeufs par m^2) et le nombre de truitelles (R poissons par $60 m^2$) en fin mai - début juin dans une population de truites anadromes du Black Brows Beck (District des Lacs, Angleterre). Chaque point représente une année d'échantillonnage entre 1967 et 1990. La relation de stock-recrutement a été calculée selon Ricker (1954). Les lignes interrompues représentent les intervalles de confiance à 95 % de la courbe (d'après Elliott, 1994).

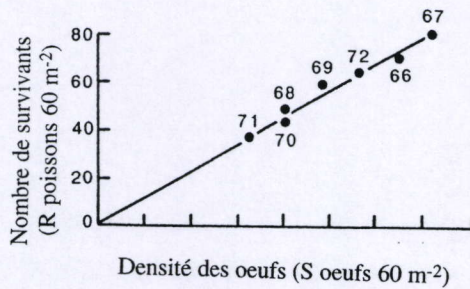


Figure 2.9 : Relation entre la densité d'oeufs (S oeufs par m^2) et le nombre de truitelles survivantes (R poissons par $60 m^2$) en fin mai - début juin pour la population de truites sédentaires du Wilfin Beck (District des Lacs, Angleterre). La relation linéaire indique une survie proportionnellement constante de 22,7 % pour les truites 0^+ en mai-juin (d'après Elliott, 1994).

Les fortes densités initiales en alevins sont apparemment liées au fait que les géniteurs femelles dans le Black Brows Beck sont des grandes truites de mer. Dans le Wilfin Beck, une rivière de la même dimension avec une population sédentaire constituée de géniteurs de plus petite taille, le recrutement initial en alevins est nettement plus faible (3 à 6/m² selon les années) et des processus de mortalité densité-dépendante y sont largement absents (Elliott, 1994). Il en résulte une relation de stock-recrutement linéaire (figure 2.9).

Les mécanismes responsables de la régulation des populations de truites 0⁺ durant la phase critique ont été étudiés en détail. Ils sont intimement liés au comportement territorial des alevins (Elliott, 1984, 1990b).

En effet, les comportements agressifs des alevins ne se manifestent non pas seulement dans les combats occasionnels à l'intérieur de la hiérarchie locale, mais également et surtout par des attaques contre des alevins non territoriaux, qui font occasionnellement intrusion dans le domaine vital d'un groupe local. Les alevins sans territoire fixe sont nettement plus abondants dans les années à forte densité initiale, mais deviennent plus rares au fur et à mesure que le temps progresse. Finalement, à la fin de la phase critique, seul les alevins possédant un territoire survivent, les autres ayant été forcés d'émigrer vers l'aval où leur mortalité est élevée (Elliott, 1986; Héland, 1980a et b; Ottaway et Forest, 1983).

La phase critique est aussi une phase de sélection plus ou moins prononcée des alevins en fonction de leur taille. En élevage artificiel (c'est à dire en absence de toute mortalité densité-dépendante), Elliott (1990a) a montré que 3 modes de tailles différentes se développent dans chaque classe d'âge des alevins après quelques semaines. Dans le Black Brows Beck, cette même trimodalité se développe également au cours de la phase critique, mais seulement lors des années à faible densité initiale.

En milieu naturel, une augmentation de la densité initiale conduit en effet à une sélection de plus en plus intense pour une taille optimale, si bien que les alevins de petite taille, n'ayant pas réussi à défendre un territoire, seront totalement éliminés après la phase critique. Avec l'augmentation de la densité, les grands alevins investissent plus de temps et d'énergie dans la défense de leur territoire. En conséquence, leur croissance est ralentie. Aux très fortes densités initiales, les alevins les plus grands sont toutefois éliminés, et un seul mode de taille parmi les trois modes potentiellement présents survivra (figure 2.10).

L'élimination des plus grands alevins au cours des années à forte densité initiale est apparemment une conséquence de leur trop grande agressivité (Elliott, 1990b). Lorsque le nombre d'alevins sans territoire est élevé, les grands individus (longueur 40 mm), qui occupent les territoires les plus étendus, dépensent en effet plus de 50 % de leur temps à

as les intrus ce qui ne leur laisse plus le temps nécessaire à l'acquisition des ressources mentaires nécessaires à la survie. Au cours des années à forte densité initiale, la mortalité ns dépendante des alevins conduit donc à la fois à un recrutement infra-optimal et à e ection intense pour des alevins de taille intermédiaire (Elliott, 1994).

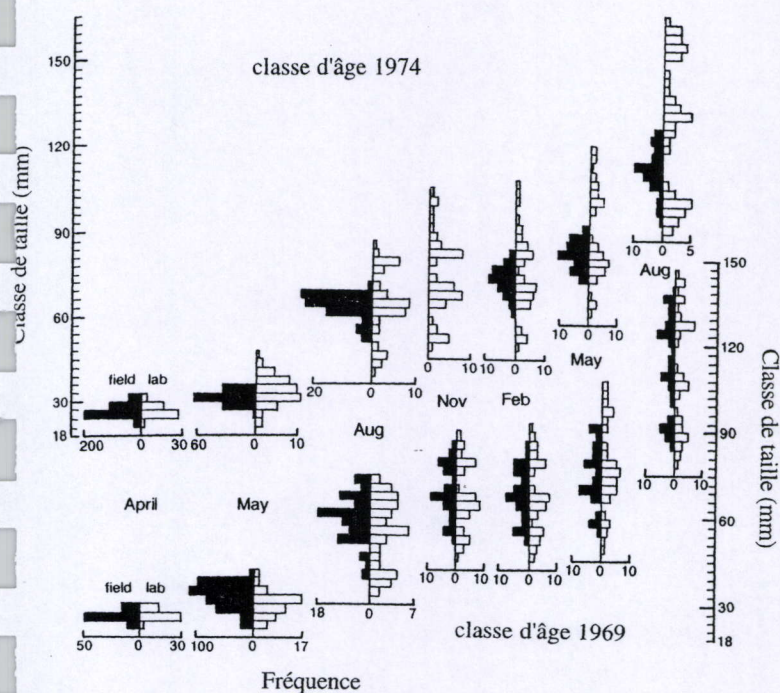


Figure 10 : Distribution des fréquences de tailles pour la longueur des truites juvéniles du Black Brows Beck (District des Lacs, Angleterre) dans leur rivière d'origine (ombragé) et en laboratoire (non ombragé). Les deux classes d'âges représentées illustrent l'évolution de la répartition des tailles au cours d'une année à forte densité initiale en alevins (1974) et au cours d'une année à faible densité initiale (1969) (d'après Elliott, 1994).

Black Brows Beck, le recrutement d'une classe d'âge est donc principalement m é au moment de la "phase critique" à l'âge 0+. Les mois qui suivent la phase que jusqu'à la fin de la première saison de croissance sont par contre caractérisés par mortalité instantanée nettement plus faible. Les "tacons" survivants ont tous réussi à dir es territoires (Elliott, 1994).

La comparaison des mécanismes de régulation des populations d'alevins dans les deux ruisseaux étudiés pendant près de 25 ans par J.M. Elliott supporte en tout cas l'hypothèse selon laquelle la variabilité du recrutement des populations dépend essentiellement de facteurs indépendants de la densité dans les habitats peu favorables et de facteurs dépendants de la densité dans les habitats favorables au développement de l'espèce (Haldane, 1956).

Ces deux ruisseaux constituent cependant des cas extrêmes: le recrutement de la plupart des populations de truites se situe probablement dans des gammes de densités intermédiaires.

2.2.3.5 Ecologie des truites de rivière

Dans la plupart des populations de la truite en rivière, les individus effectuent des migrations plus ou moins importantes entre un ruisseau de reproduction et un cours d'eau de plus grande envergure, où aura lieu la plus grande partie de l'accroissement de la biomasse de la population. Toutefois lorsque la liberté de mouvement des truitelles est bloquée vers l'aval par l'existence d'un obstacle comme une chute infranchissable, le comportement migratoire est abandonné au détriment d'un mode de vie sédentaire (Elliott, 1994).

Des populations sédentaires de la truite commune sont fréquemment présentes dans les ruisselets d'altitude et dans les petits cours d'eau à forte pente. Les basses températures de ces ruisseaux constituent généralement un facteur limitant pour la croissance. La disponibilité de nourriture sous forme de macroinvertébrés aquatiques est le deuxième facteur limitant la croissance des truites dans ce genre de milieu. En été et en automne, lorsque les besoins énergétiques des poissons sont élevés, le régime alimentaire des truites 1++ (truites âgées de plus d'un an) est dès lors fréquemment dominé par des invertébrés terrestres, accidentellement tombés à la surface de l'eau (Egglishaw et Shackley, 1977; Kelly-Quinn et Bracken, 1990).

Un exemple typique est fourni par le Owendoher, un petit ruisseau frayère peu productif de l'Est de l'Irlande. La taille maximale des truites 0+, 1+ et 2+ en fin de saison est respectivement de 7.6 cm, 13 cm et 17.5 cm (Kelly-Quinn et Bracken, 1988).

Dans certaines petites rivières froides et peu productives, le nanisme des truites sédentaires peut prendre des formes encore plus extrêmes. Ainsi, dans un petit ruisseau du nord de la Norvège, Hesthagen (1988) a décrit une telle population, constituée de truites âgées de 2 à 9 ans, dont la taille maximale ne dépassait jamais les 19 cm.

Dans les petites rivières à truite, la maturité sexuelle est déjà atteinte dans la deuxième ou la troisième année de vie. Les mâles deviennent matures à une taille plus petite que les

femelles. Dans le Owendoher, cité plus haut, tous les mâles de longueur supérieure à 10 cm en automne sont mûres alors que la taille minimale des femelles mûres est de 12.1 cm (Kelly-Quinn et Bracken, 1988). L'itéroparité (= le fait qu'un individu se reproduit plusieurs fois au cours de sa vie) est la règle chez ces populations: les truites se reproduisent en moyenne deux ou trois fois avant de mourir (Elliott, 1994).

En règle générale, partout où cela est possible, les tacons nés dans les petits ruisseaux affluents émigrent à l'âge 0⁺ ou 1⁺ vers le cours principal, plus large et plus profond. Ces migrations de dévalaison peuvent avoir lieu pendant tout l'année, mais la plupart de ces déplacements sont constatés de mars à juillet (Huet, 1961).

Après leur émigration vers l'aval, les truites choisissent rapidement un nouveau domaine vital et mènent un mode de vie sédentaire et territorial pendant la plus grande partie de l'année (Jenkins, 1969; Bachman, 1984). C'est seulement au moment de la reproduction hivernale, lorsque les truites adultes arrivent à maturité, qu'on assiste à une réinvasion temporaire des ruisselets par les géniteurs (Allen, 1951; Huet, 1961; Solomon et Templeton, 1976).

L'avantage de l'émigration des truites vers l'aval est lié à l'accélération du taux de croissance. Dans les limites de tolérance imposées par leur physiologie adaptée aux eaux froides et bien oxygénées (Elliott, 1994), le taux de croissance des truites augmente en effet à la fois avec l'augmentation de la distance à la source, avec la dureté de l'eau, avec la diminution de la pente et avec la largeur du cours d'eau (Cuinat, 1971; Beaudou et Cuinat, 1990).

Les taux de croissance les plus rapides sont observés dans les rivières calcaires à forte conductivité. La taille moyenne des truites après 2, 3 et 4 ans y est d'environ 20, 30 et 35 à 40 cm. A l'opposé, les taux de croissance les plus faibles sont observés dans les rivières peu productives qui s'écoulent sur des roches granitiques. La taille moyenne des truites après 2, 3 et 4 ans y est d'environ 12, 15-16 et 17-18 cm (Cuinat, 1971; Kennedy et Fitzmaurice, 1971).

La principale source de nourriture des truites de rivière est constituée de divers invertébrés aquatiques en dérive dans le courant. Le régime alimentaire des truites est généralement opportuniste dans les radiers à écoulement rapide et plutôt sélectif dans les habitats plus profonds et plus lents (Bridcut et Giller, 1995). Une spécialisation croissante du régime alimentaire est également constatée au fur et à mesure que les truites grandissent, certaines d'entre elles abandonnent alors leurs postes d'affûts pour adopter une stratégie de recherche plus active d'invertébrés benthiques (trichoptères à fourreau, gastéropodes aquatiques etc.) sur le fond du cours d'eau (Jenkins, 1969). Dans les cours d'eau moins productifs et en fin

d'été, les invertébrés terrestres, accidentellement tombés à la surface de l'eau, peuvent également apporter une contribution importante au régime alimentaire (Chaston, 1969; Metz, 1974).

Le comportement des truites en rivière est généralement caractérisé par la défense agressive d'une ou de plusieurs stations d'alimentation (Fausch, 1984). Positionnées à quelques centimètres à peine du lit de la rivière, la truite paraît comme "suspendue" dans la colonne d'eau. En particulier, la tête du poisson paraît figée sur place. Seul le battement inlassable et régulier de la queue démontre que le poisson doit fournir un effort permanent pour maintenir une position focale stable. Même pour les truites de 20 à 30 cm de longueur, la vitesse du courant juste devant la tête ne dépasse guère les 8 cm/s. Ces postes d'affût se situent en effet dans des microhabitats à faible vitesse du courant, derrière un obstacle qui crée une anomalie locale de la distribution des courants ou en bordure de petites zones de mortes eaux avec un dépôt local de sédiments ou de débris organiques. Dans de telles conditions, il suffit d'un effort relativement modéré pour maintenir une telle position, même si le courant à quelques mm au-dessus du poisson peut être de 60 à 70 cm/sec (Bachman, 1984).

Les truites en rivière n'occupent que rarement des territoires exclusifs au sens classique du terme (Bachman, 1984; Jenkins, 1969). Leur structure sociale est en effet mieux représentée par une hiérarchie sociale à dominance linéaire. A l'échelle locale, un rang social bien précis peut être attribué à chaque individu. Ce rang est largement dépendant de la taille du poisson par rapport à celle des autres individus. Si les postes d'alimentation de deux truites sont proches l'un de l'autre, celui du poisson le plus grand est toujours situé en amont (Bachman, 1984).

La répartition des truites dans les cours d'eau n'est pas homogène. Dans les cours d'eau plus larges, les truites sont nettement plus abondantes à proximité des berges et dans les zones à faible vitesse du courant (Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985). A l'échelle locale, une ségrégation plus ou moins forte des différentes classes d'âges est observée en fonction de la profondeur de l'habitat, avec une prédominance des grands individus dans les zones les plus profondes (Bohlin, 1977).

A partir d'une taille d'environ 40 à 50 cm, les truites en rivière changent souvent radicalement de stratégie d'exploitation des ressources et adoptent un mode de vie piscivore et itinérants (Jenkins, 1969; Clapp *et al.*, 1990; Bachmann, 1984).

Dans les rivières à faible productivité benthique, les études par radiopistage des truites de longueur supérieure à 40 cm démontrent généralement que celles-ci restent cachées tout au

long de la journée et se nourrissent essentiellement de nuit. Les abris sélectionnés de jour se situent souvent à proximité des berges, près d'une zone calme où s'accumule le bois mort. La profondeur de l'eau au niveau des cachettes est toujours supérieure à 30 cm et la vitesse du courant inférieure à 10 cm/s. Dans les grands cours d'eau, les distances parcourues de nuit par les truites ichtyophages peuvent être considérable: elles visitent alors les radiers peu profonds, les fosses et les chenaux latéraux à la recherche de proies potentielles. Même après un déplacement de plusieurs centaines de mètres, ces truites retournent à leur cachette bien précise en début de matinée. Tous les trois ou quatre jours, une nouvelle cachette est choisie et celle-ci est souvent située à plus de 500 mètres de la cachette précédente. Durant l'été, le poisson circule ainsi parmi un certain nombre (≤ 4) de cachettes différentes au sein du cours d'eau (Shetter, 1968, Clapp *et al.* 1990).

2.2.3.6 Truites lacustres

Des populations lacustres de la truite commune se rencontrent dans un grand nombre de lacs dans le nord de l'Europe, sur les îles britanniques et dans les massifs montagneux du sud de l'Europe, du nord de l'Afrique et du sud-ouest de l'Asie (MacCrimmon et Marshall, 1986; MacCrimmon *et al.*, 1970; Behnke, 1972, 1986).

La reproduction et la vie juvénile des truites lacustres ont généralement lieu dans les affluents du lac (Melhaoui, 1985), parfois également dans son émissaire (Cawdery et Ferguson, 1988; Runnstrom, 1957). Si les cours d'eau adjacents sont inaccessibles ou possèdent un substrat inadéquat à la survie des oeufs, comme par exemple du limon ou de la tourbe, la reproduction des truites lacustres peut occasionnellement avoir lieu dans le lac même, sur le substrat immergé des berges caillouteuses exposées au battement des vagues (Stuart, 1953; Frost et Brown, 1967).

Lors de la vie juvénile en rivière, rien ne permet de distinguer la future truite de lac d'une future truite sédentaire. Toutefois, étant donné que les truites plus âgées y sont plutôt rares, la croissance des juvéniles des truites de lac dans les ruisseaux affluents est généralement assez rapide (Champigneulle *et al.*, 1991).

La migration de dévalaison vers le lac a lieu à l'âge de 1 à 3 ans, plus rarement à l'âge 0+ (Champigneulle *et al.*, 1991). Ainsi, dans les affluents du lac Windermere, le plus grand lac naturel d'Angleterre, les truites juvéniles émigrent de leur ruisseau d'origine vers le lac à l'âge 1+ (16 % de la population), 2+ (70 %) ou 3+ (14 %) (Craig, 1982).

Les mouvements de dévalaison ont généralement lieu entre la mi-automne et le début du printemps. Par rapport aux migrations des smolts de la truite anadrome, celles des juvéniles

de la truite de lac sont moins concentrées dans le temps et concernent des individus d'âge et de taille plus variable (Piggins, 1975; Champigneulle *et al.*, 1991).

Etant donné qu'une fraction plus importante de mâles reste dans le cours d'eau, les cohortes de truites dans le lac sont souvent largement dominées par les femelles (Champigneulle *et al.*, 1991; Elliott, 1994).

La croissance des truites en milieu lacustre est souvent nettement plus rapide que celle des individus sédentaires dans les ruisseaux affluents. Souvent, la croissance en lac des truites égalise même la croissance de certaines truites en mer (Buttiker *et al.*, 1978; Champigneulle *et al.*, 1991).

Deux raisons principales expliquent le meilleur taux de croissance des truites en milieu lacustre. Premièrement, le régime thermique des lacs est souvent plus favorable par rapport à celui des cours d'eau adjacents. L'inertie thermique de la masse d'eau du lac offre en effet des conditions optimales à une croissance rapide en limitant le refroidissement hivernal de même que le réchauffement estival (Champigneulle *et al.*, 1991). De plus, l'existence dans de nombreux lacs d'un thermocline estival permet aux truites de sélectionner les conditions thermiques optimales parmi une gamme de températures disponibles (Nettles *et al.*, 1987).

L'adoption d'un régime alimentaire piscivore en milieu lacustre est la deuxième raison importante de la croissance plus rapide des truites lacustres (Champigneulle *et al.*, 1991). Les lacs qui produisent des truites de poids supérieur à 2 kg contiennent toujours des populations abondantes de poissons fourrages tels que des ombles arctiques (*Salvelinus alpinus* (L.)), des gardons (*Rutilus rutilus* (L.)), des perches (*Perca fluviatilis* L.), des ablettes (*Alburnus alburnus* (L.)) ou des corégones (*Coregonus* spp.) etc. (Holcik et Bastl, 1970; Melhaoui, 1985; Brandt, 1986). Par ailleurs, une accélération de la croissance de la truite de lac est généralement notée dès qu'elle passe à un régime ichthyophage (Champigneulle *et al.*, 1991).

Les variations inter-annuelles de l'abondance des espèces fourragères se traduisent par des fluctuations au niveau du taux de croissance des truites ichthyophages (Champigneulle *et al.*, 1990). D'autre part, une réduction de la vitesse de croissance des truites peut également avoir lieu suite à une augmentation de leur densité (Jensen, 1977).

Par rapport aux individus sédentaires, les truites lacustres ont une maturité sexuelle nettement retardée (Behnke, 1972). A titre d'exemple, dans le lac Léman (France), de nombreuses truites immatures de grande taille, âgées de 3 à 6 ans, sont notées alors que la quasi-totalité des truites sédentaires des rivières environnantes arrivent à maturité à l'âge de 3 ans (Melhaoui, 1985; Champigneulle *et al.*, 1990).

Par rapport aux truites de rivière, le cycle de vie des truites lacustres se distingue également par une durée de vie maximale plus élevée. Occasionnellement, la croissance rapide et la longévité des truites lacustres conduisent à l'apparition de poissons de taille considérable: dans le lac Wolfgang, Neresheimer (1937) mentionne la capture d'une truite lacustre de 31 kg. Un tel poids n'est apparemment jamais atteint dans les populations de truites anadromes du nord-ouest de l'Europe (Behnke, 1986).

En Europe, la migration de reproduction des truites lacustres vers les affluents a généralement lieu de l'été jusqu'au début de l'hiver. Elle est apparemment plus précoce aux latitudes plus élevées (Stuart, 1957; Holcik et Bastl, 1970; Jensen, 1977). Comme les distances à parcourir sont souvent peu importantes, les migrations de remontée ont fréquemment lieu juste avant la période de reproduction. Ainsi, dans le lac Léman, les remontées se déroulent de la fin novembre à la fin janvier, le plus souvent pendant ou juste après une période de forte crue (Champigneulle *et al.*, 1988).

Il semblerait que la période de frai des truites lacustres soit un peu plus tardive que celle des populations de truites purement sédentaires dans les mêmes bassins versants. Ainsi, sur le Redon, un affluent du lac Léman, la période de frai maximale des truites sédentaires se situe entre le début novembre et la mi-décembre alors que celle des truites de lac, qui sont également des poissons de plus grande taille, a lieu entre le début décembre et début janvier (Champigneulle *et al.*, 1988).

Chez la truite de lac, les populations de géniteurs sur les lieux de frai sont généralement constituées de grands individus itéropares (à reproduction multiple) des deux sexes issues du lac et de petits mâles précoces sédentaires dans le cours d'eau (Elliott, 1994).

Une reproduction multiple des truites de lac a souvent été mise en évidence (Melhaoui, 1985; Buttiker et Matthey, 1986; Champigneulle *et al.*, 1990), mais les grands géniteurs ne tournent pas systématiquement chaque année sur les frayères. Certains géniteurs marquent en effet un arrêt de reproduction (généralement de 2 ans) entre deux fraies successives (Alm, 1949; Runnstrom, 1952; Stuart, 1953; Sakowicz, 1961; Buttiker et Matthey, 1986).

Il est intéressant de signaler que les grands lacs hébergent souvent plusieurs populations de truites génétiquement isolées les unes des autres. Les populations de truites de lac issues des différents affluents constituent en effet des stocks séparés, les juvéniles ont en effet une forte tendance à revenir se reproduire dans leur ruisseau d'origine (Stuart, 1957; Tilzey, 1977; Scholz *et al.*, 1978).

Dans le passé, les truites de lac ont souvent reçu un statut taxonomique à part: des noms tels que *Salmo lacustris*, *S. trutta lacustris*, *S. trutta trutta* morpha (ou forma) *lacustris* etc. pour

les formes lacustres de la truite commune faisaient tous allusion à une origine monophylétique de l'ensemble des populations lacustres (Behnke, 1972). Depuis lors, il a toutefois été établi que les différentes populations de truites présentes dans les lacs de l'Europe et de l'ouest de l'Asie sont toutes apparues indépendamment les unes des autres suite à l'invasion des lacs par des populations migratrices issues des eaux courantes avoisinantes (Nümann, 1967; Ryman, 1983; Ferguson, 1989; Hindar *et al.*, 1991; Giuffra *et al.*, 1994).

Dans ce contexte, les caractéristiques particulières du cycle de vie et de l'écologie des truites lacustres (longévité élevée, retardement de la maturité, régime ichtyophage, etc.) doivent donc être interprétées comme des résultats d'une évolution indépendante et parallèle due à la présence de pressions sélectives similaires dans chacun des lacs (Behnke, 1972).

2.1.3.7 Truites anadromes ou "truites de mer"

Les populations de truites anadromes se rencontrent sur toute la façade atlantique de l'Europe, depuis l'Espagne jusqu'à la Mer Blanche, mais aussi dans les affluents de la Manche, de la Mer du Nord et de la Baltique. Ces populations se reproduisent dans des petits ruisseaux, le plus souvent en bordure immédiate de la côte. Plus rarement, des populations anadromes sont présentes sur des affluents des grands fleuves. Autrefois, des populations de truites anadromes étaient également présentes sur les affluents de la Mer Noire, de la Mer Caspienne et de la Mer d'Aral. La truite de mer est toutefois absente de la Méditerranée (MacCrimmon et Marshall, 1968; Baglinière, 1991).

Seuls les ruisseaux côtiers les moins productifs possèdent des populations où l'ensemble des individus sont migrants. Dans la plupart des populations anadromes, une certaine proportion de poissons, surtout parmi les mâles, reste en eau douce jusqu'à maturité. En moyenne, même parmi les individus anadromes, les mâles retournent en eau douce à un stade plus jeune que les femelles. La plupart des migrants anadromes, et notamment les plus grands individus (> 60 cm), sont dès lors des femelles (Ade, 1989).

Préalablement à la smoltification et à la descente en mer, les tacons de la truite de mer ne peuvent être distingués de ceux des populations sédentaires. Tout comme les jeunes saumons atlantiques, les juvéniles de la truite de mer subissent alors une série de transformations morphologiques, physiologiques et comportementales qui les préparent à la vie dans un milieu marin: elles adoptent notamment un corps plus fusiforme et une coloration argentée sur les flancs, elles deviennent grégaires et abandonnent leur mode de vie territorial (Hoar, 1976). Différents stimuli déclencheurs de la migration ont été suggérés, parmi lesquels des fortes pluies (Pemberton, 1976), une augmentation de la température de l'eau (Rasmussen, 1986).

la dévalaison printanière des smolts de la truite de mer a principalement lieu en avril et en mai. Certains cours d'eau possèdent également une deuxième période de dévalaison en automne, mais cette dernière cohorte est essentiellement constituée de tacons non smoltifiés qui n'adoptent la coloration argentée typique des smolts qu'au moment de l'arrivée dans l'estuaire (Ade, 1989).

Dans les rivières à truites de mer du nord de la France, la dévalaison des smolts s'étale de la fin du mois de février jusqu'à la mi-mai, avec un pic prononcé dans la première quinzaine du mois d'avril (Euzenat *et al.*, 1991). Comme chez le saumon atlantique, les smolts les plus jeunes et les plus âgés sont les premiers à émigrer et les femelles prédominent en nombre parmi les dévalants (Le Cren, 1985; Potter, 1985; Rasmussen, 1986).

L'âge de smoltification des truites de mer varie considérablement à la fois à l'intérieur et entre les populations. Dans le nord-ouest de la France, la taille des smolts s'échelonne de 11 à 33 cm, la moyenne étant de 20 cm pour un poids de 90 g. La plupart des smolts de la truite de mer dévalent à l'âge 1⁺ ou 2⁺. Une dévalaison à l'âge 3⁺ est exceptionnelle. Dans la rivière normande, il a été noté que l'âge moyen des smolts est plus élevé si la reproduction s'effectue dans le cours principal de la rivière (1,15 à 1,22 ans) que si elle se concentre sur les petits ruisseaux affluents (1,6 ans) (Euzenat *et al.*, 1991). Sur les îles britanniques, six classes d'âges différentes de smolts de la truite de mer ont été observées. D'une population à l'autre, la taille moyenne des dévalants varie de 14 à 25 cm. L'âge moyen des smolts varie apparemment selon un gradient latitudinal: les smolts sont plus âgés en Ecosse (2,4 à 3,4 ans) qu'en Irlande ou au Pays de Galles (2,1 à 2,8 ans) (Fahy, 1978, 1985; Randall *et al.*, 1987).

La croissance plus lente des tacons de la truite de mer dans les ruisseaux plus nordiques a été expliquée par les températures plus basses et par les saisons de croissance plus courtes (Fahy, 1978; L'Abée-Lund *et al.*, 1989). Toutefois, une comparaison de l'âge de smoltification dans 34 populations anadromes norvégiennes, situées entre 58 et 70 °N, a montré une corrélation plus forte de l'âge moyen de smoltification avec la température de l'eau de mer, plutôt qu'avec celle de l'eau douce, ce qui suggère l'existence d'une composante génétique dans la variation inter-population de l'âge de smoltification (L'Abée-Lund *et al.*, 1989).

Il y a des exceptions à cette règle: dans certains petits ruisseaux côtiers de la Scandinavie et de la mer Baltique, la smoltification a déjà lieu à la fin de la première année de vie des truites, à partir d'une taille de 8 cm. Toutefois, il s'agit là d'une adaptation à un milieu où ces ruisseaux subissent en effet de fortes variations de débit et tombent fréquemment à sec en été (Rasmussen, 1986).

Les smolts qui dévalent vers la mer adoptent un comportement grégaire: les données de recapture de poissons marqués indiquent que les post-smolts issus d'un même cours d'eau se regroupent en bancs et se déplacent préférentiellement le long des côtes (Potter, 1985).

Peu de choses sont encore connues sur l'écologie des smolts et des adultes en mer.

Dans l'ouest de la Norvège, la plupart des truites de mer ne s'éloignent guère plus de 70 à 80 km de l'embouchure et la majorité demeure même dans un rayon de 15 km ou moins autour de l'estuaire (Jensen, 1968; Berg et Berg 1987). Une étude plus restreinte, réalisée à l'aide du marquage de truites anadromes dans les eaux anglaises et irlandaises, indique également que la plupart des poissons se déplacent seulement à faible distance, et demeurent essentiellement le long des côtes (Went, 1962; Pemberton, 1976a, Pratten et Shearer 1983b; Le Cren, 1985).

Cependant, certaines populations dévalant vers les eaux plus productives de la Manche, de la Baltique de la mer du Nord possèdent également des migrateurs à grande distance. Ces poissons peuvent parcourir des centaines de kilomètres et rester en mer pendant plusieurs années successives avant de subir une maturation. A titre d'exemple, les truites de mer issues de certains cours d'eau dans l'est de l'Ecosse se déplacent jusqu'aux côtes de la Norvège (Fahy, 1985) et celles des ruisseaux de la Manche orientale et de Normandie ont été retrouvées jusqu'au Danemark (Euzenat *et al.*, 1991).

Le régime alimentaire des truites en mer se compose essentiellement de crustacés et de poissons (principalement des harengs *Clupea harengus* L. et des lançons *Ammodytes* sp.) (Went, 1962; Pemberton, 1976b; Fahy, 1983, 1985).

Il est intéressant de remarquer que, parmi les migrateurs printaniers, certains retournent déjà en eau douce après quelques semaines seulement. Ces poissons sont immatures et peuvent séjourner des semaines, voir des mois en eau douce avant de redescendre en mer. Il n'est pas rare non plus de constater des incursions temporaires de truites de mer immatures dans d'autres cours d'eau que ceux de leur naissance (Elliott, 1994).

L'avantage principal de la migration des truites vers le milieu marin est l'accélération de la croissance: celle des truites en mer est nettement plus rapide que celle des truites de même âge en rivière (Went, 1962; Piggins, 1964; Pemberton, 1976a; Pratten et Shearer, 1983a; Potter, 1985). Dans le nord de la France, les truites qui remontent en eau douce après une année en mer atteignent déjà, selon les populations, une taille moyenne de 48 à 54 cm (1,3 à 2 kg). Celles qui restent une année supplémentaire mesurent en moyenne entre 56 à 65 cm pour un poids de 2,3 à 3,4 kg (Euzenat *et al.*, 1991).

Les smolts qui dévalent vers la mer adoptent un comportement grégaire: les données de recapture de poissons marqués indiquent que les post-smolts issus d'un même cours d'eau se regroupent en bancs et se déplacent préférentiellement le long des côtes (Potter, 1985).

Peu de choses sont encore connues sur l'écologie des smolts et des adultes en mer.

Dans l'ouest de la Norvège, la plupart des truites de mer ne s'éloignent guère plus de 70 à 80 km de l'embouchure et la majorité demeure même dans un rayon de 15 km ou moins autour de l'estuaire (Jensen, 1968; Berg et Berg 1987). Une étude plus restreinte, réalisée à l'aide du marquage de truites anadromes dans les eaux anglaises et irlandaises, indique également que la plupart des poissons se déplacent seulement à faible distance, et demeurent essentiellement le long des côtes (Went, 1962; Pemberton, 1976a, Pratten et Shearer 1983b; Le Cren, 1985).

Cependant, certaines populations dévalant vers les eaux plus productives de la Manche, de la Baltique de la mer du Nord possèdent également des migrateurs à grande distance. Ces poissons peuvent parcourir des centaines de kilomètres et rester en mer pendant plusieurs années successives avant de subir une maturation. A titre d'exemple, les truites de mer issues de certains cours d'eau dans l'est de l'Ecosse se déplacent jusqu'aux côtes de la Norvège (Fahy, 1985) et celles des ruisseaux de la Manche orientale et de Normandie ont été retrouvées jusqu'au Danemark (Euzenat *et al.*, 1991).

Le régime alimentaire des truites en mer se compose essentiellement de crustacés et de poissons (principalement des harengs *Clupea harengus* L. et des lançons *Ammodytes* sp.) (Went, 1962; Pemberton, 1976b; Fahy, 1983, 1985).

Il est intéressant de remarquer que, parmi les migrateurs printaniers, certains retournent déjà en eau douce après quelques semaines seulement. Ces poissons sont immatures et peuvent séjourner des semaines, voir des mois en eau douce avant de redescendre en mer. Il n'est pas rare non plus de constater des incursions temporaires de truites de mer immatures dans d'autres cours d'eau que ceux de leur naissance (Elliott, 1994).

L'avantage principal de la migration des truites vers le milieu marin est l'accélération de la croissance: celle des truites en mer est nettement plus rapide que celle des truites de même âge en rivière (Went, 1962; Piggins, 1964; Pemberton, 1976a; Pratten et Shearer, 1983a; Potter, 1985). Dans le nord de la France, les truites qui remontent en eau douce après une année en mer atteignent déjà, selon les populations, une taille moyenne de 48 à 54 cm (1,3 à 2 kg). Celles qui restent une année supplémentaire mesurent en moyenne entre 56 à 65 cm (Euzenat *et al.* 1991).

La remontée des truites matures en eau douce peut s'étaler de mai à janvier, elle se déroule fréquemment en deux vagues bien distinctes séparées par une période creuse d'août à septembre. Si l'importance relative des deux vagues reste à peu près constante sur une rivière donnée, elle peut en revanche varier assez largement d'une rivière à l'autre (Euzenat *et al.*, 1991).

Les finnockes matures et immatures (truites ayant passé moins d'un an en mer) ne semblent que rarement retourner en eau douce avant la mi-juillet (Euzenat *et al.*, 1991; Elliott, 1994). Les dates de remontées des grandes truites sont par contre assez variables d'un cours d'eau à l'autre. Dans la Bresle (Picardie, France) les premières grandes truites sont déjà notées en eau douce dès la fin du mois d'avril (Euzenat *et al.*, 1991). Des remontées massives sont notées au mois de mai pour le sud-ouest de l'Angleterre, en juin et en juillet pour le nord-ouest et l'Irlande et au mois d'octobre pour les populations du nord-est de l'Angleterre (Elliott, 1994).

Les plus grandes truites sont les premières à frayer sur les sites de reproduction au mois de novembre. Dans les populations où les finnockes sont rares et où dominent des truites de mer de grande taille, la période de frai est apparemment assez brève, de l'ordre d'une semaine (Fahy, 1985). Il apparaît aussi que la survie des bécards (c'est ainsi qu'on appelle les géniteurs après le frai) dans ces populations est nettement supérieure à celle des truites anadromes de plus petite taille. Les populations anadromes à long séjour marin sont donc également celles qui possèdent les plus grandes proportions de géniteurs multiples (Fournel *et al.*, 1990; Euzenat *et al.*, 1991). Dans le nord-ouest de la France (Picardie et en Normandie), où de nombreuses populations de truites de mer appartiennent à ce type de "truites anadromes à gros gabarit", la proportion de finnockes parmi les reproducteurs anadromes ne dépasse jamais les 20 % et est généralement encore nettement plus basse. Celle de géniteurs multiples varie entre 12 et 40 %, le maximum recensé était une femelle anadrome qui s'est reproduit au cours de 7 années successives (Euzenat *et al.*, 1991).

Dans les populations de l'ouest de la France et de la façade atlantique des îles britanniques, la proportion de finnockes (mâles anadromes de petite taille et à bref séjour marin) parmi les reproducteurs anadromes est plus variable, de l'ordre de 6 à 85 %. Dans ces populations, les géniteurs multiples sont moins fréquents et les mâles précoces sont souvent presque totalement absents du cortège reproducteur. Elliott (1994) suppose un effet dépresseur de l'abondance des finnockes sur la présence des mâles précoces: la différence de taille entre finnockes et mâles sédentaires serait trop faible pour favoriser une tactique de "sneaker" chez les petits mâles sédentaires. Comme les petites femelles arrivent plus tardivement sur les sites de reproduction, la durée de la période de frai est souvent assez étalée par rapport à celle

plusieurs semaines sur le site de reproduction en attendant la visite occasionnelle des femelles gravides (Fahy, 1985).

Parmi les stocks de truites de mer de l'Europe de l'ouest, on peut donc faire une certaine distinction entre, d'une part, les populations des eaux peu productives de l'Atlantique, caractérisées par une prédominance de migrateurs de petite taille et à courte durée de vie et, d'autre part, les populations de mers plus productives, caractérisées par une prédominance de truites plus âgées de grande taille, une forte abondance de mâles précoces et une présence généralisée de géniteurs multiples (Fahy, 1985).

Cette hypothèse est également renforcée par l'existence (ancienne) de truites anadromes de très grande taille dans les mers très productives dans le sud-est de l'aire de répartition de la truite: la Mer Noire, la Mer Caspienne et la Mer d'Aral (Behnke, 1986). La remontée en eau douce de ces truites avait lieu tout au long de l'année, mais principalement en hiver, au printemps et en automne. Les tailles moyennes et maximales des géniteurs variaient fortement d'une saison de remontée à l'autre et d'un cours d'eau à l'autre (Berg, 1948).

Les plus grandes truites anadromes de la Mer Caspienne ont apparemment été trouvées dans la Kura. La capture d'une truite de 33 kg y a été documentée à la fin du siècle passé. La remontée hivernale des truites dans la Kura était certainement constituée d'individus exceptionnellement grands: en 1916, la taille moyenne des truites dans les captures commerciales de l'embouchure de la Kura était de 15 kg. Tout comme les saumons de grandes rivières ouest-européennes, les truites anadromes de la Kura remontaient alors loin vers l'intérieur des terres et la reproduction n'avait lieu qu'au cours de l'automne suivant, soit 8 à 11 mois après le départ de la Mer Caspienne. Au moment de leur première reproduction, ces truites étaient alors âgées de 6 à 8 ans (Berg, 1948).

3 Ecologie comparée des truites et des saumons juvéniles en rivière

3.1 Introduction

En Europe, les stades juvéniles du saumon atlantique cohabitent toujours avec des populations de la truite commune (Karlstrøm, 1977; Heggenes et Borgstrøm, 1991; Baglinière *et al.*, 1994). Dans les rivières proches des côtes de l'Atlantique, de la mer du Nord et de la Baltique (Lindroth, 1955; Hesthagen et Garnås, 1984; Bergheim et Hesthagen, 1990), ces stocks de truites sont généralement constitués en proportion variable d'individus anadromes ("truites de mer") et d'individus sédentaires ("truites fario") (Frost, 1950; Buck et Hay, 1984; Baglinière et Maisse, 1989; Baglinière *et al.*, 1989). L'occurrence sympatrique de saumons anadromes avec des populations de truites purement sédentaires est occasionnellement observée (Jones, 1975), mais semble être plus rare aujourd'hui.

Pour un cours d'eau donné, la truite commune et le saumon atlantique se reproduisent à peu près à la même époque de l'année (Egglishaw et Shackley, 1977; Heggberget *et al.*, 1988; Baglinière *et al.*, 1994) et souvent dans les mêmes sites (Heggberget *et al.*, 1988; Crisp et Carling, 1989; Baglinière *et al.*, 1994).

Les deux espèces sont phylogénétiquement très proches l'une de l'autre (Stearley et Smith, 1993). De ce fait, une hybridation est occasionnellement observée (Solomon et Child, 1978; Hartley, 1996; Beall *et al.*, 1997). Les pourcentages d'hybridation sont généralement de l'ordre de 0 à 3 % (Heggberget *et al.*, 1988; Garcia de Leaniz et Verspoor, 1989; Hurrell et Price, 1991; Youngson *et al.*, 1993; Beall *et al.*, 1997). Toutefois, des taux nettement plus élevés, allant jusqu'à 30 %, ont déjà été mis en évidence en situation naturelle (Semyonova et Slyn'ko, 1988; Jansson *et al.*, 1991).

Cette hybridation a surtout lieu entre les femelles du saumon et les mâles de la truite. La raison principale de son occurrence semble liée à la rareté des saumons mâles au moment de la reproduction des femelles adultes (Garcia de Leaniz et Verspoor, 1989; Beall *et al.*, 1997). De ce fait, le risque d'hybridation est plus élevé dans les petits cours d'eau qui n'abritent qu'un faible nombre de saumons mâles adultes au moment du frai.

Au printemps, les alevins de la truite commune et du saumon atlantique émergent du gravier à peu près au même moment de l'année (Egglishaw et Shackley, 1977). Les juvéniles de ces deux espèces ont une morphologie assez semblable (Lindroth, 1955; Kalleberg, 1958) et défendent des territoires d'alimentation (Kalleberg, 1958). La

nourriture des tacons de la truite et du saumon est essentiellement constituée d'invertébrés en dérive dans le courant (Frost, 1950; Thomas, 1962; Mills, 1964; Maitland, 1965; Egglisshaw, 1967; Lillehammer, 1973; Gibson et Cunjak, 1986; Suarez *et al.*, 1988).

Dans un même cours d'eau, les populations sympatriques des deux espèces occupent dès lors des niches écologiques fort similaires. Cela suggère l'existence d'une compétition interspécifique intense au cours de la phase juvénile en eau douce (Kalleberg, 1958; Gibson et Cunjak, 1986; Karlstrøm, 1977; Kennedy et Strange, 1986a et b).

Le présent chapitre fournit une description des niches écologiques de la truite et du saumon en situation sympatrique en rivière. Les informations bibliographiques rassemblées constitueront une base de discussion pour les chapitres ultérieurs qui abordent plus étroitement la question de la compétition interspécifique.

3.2 Croissance et tailles des deux espèces en rivière

De nombreuses études ont été consacrées à la croissance, la survie et la densité des juvéniles de saumon atlantique en rivière. Toutefois, la plupart d'entre elles sont basées sur des alevins issus d'élevage (MacCrimmon, 1954; Mills, 1968; Kennedy, 1982). Ceux-ci sont parfois déversés à un stade de croissance anormalement avancé pour la saison (Egglisshaw et Shackley, 1973, 1980).

Les études qui comparent la croissance et la survie des populations naturellement sympatriques de la truite commune et du saumon atlantique sont plutôt rares. Entre 1966 et 1984, un suivi détaillé des deux espèces a toutefois été réalisé dans le Shelligan Burn, un affluent de la rivière Almond en Ecosse (Egglisshaw et Shackley, 1977, 1985). Cette étude constitue une véritable mine d'informations pour l'évolution de la croissance, de la densité et de la survie des deux espèces en situation naturelle et permet de tirer, en comparaison avec d'autres études, un certain nombre de conclusions générales.

Une première observation importante dans le Shelligan Burn concerne la différence des dates moyennes de sortie du gravier des alevins des deux espèces. En effet, dans le Shelligan Burn, les alevins de truite émergent en moyenne deux semaines plus tôt que ceux du saumon. A titre d'exemple, en 1973, l'émergence des truites avait lieu dès le 24 avril alors que celle des saumons ne débutait que vers le 10 mai (Egglisshaw et Shackley,

de la truite (Beall et Marty, 1983; Vignes et Héland, 1995). Dans le Scorff, une rivière bretonne, Baglinière *et al.* (1994) estiment que l'émergence des truites a lieu en moyenne après 765°C.jours et celle des saumons atlantiques après 830°C.jours.

Dès le moment de l'émergence, les truites disposent donc d'un avantage de taille par rapport aux saumons du même âge (Egglishaw et Shackley, 1977; Gaudin et Héland, 1995). Cette différence interspécifique des tailles s'accroît ultérieurement, si bien qu'à la fin de la première saison, les truites 0+ dans le Shelligan Burn sont en moyenne de 72 à 117 % plus lourdes que les saumons 0+ (de 1,12 g à 2,82 g pour les saumons contre 2,20 g à 3,56 g pour les truites au mois d'octobre) (Egglishaw et Shackley, 1977, 1985). Les truites maintiennent d'ailleurs une croissance plus rapide par rapport aux saumons jusqu'au moment de la smoltification (Egglishaw et Shackley 1977).

Outre l'émergence plus précoce, la taille plus importante des truites est également attribuable à la croissance prolongée de cette espèce en fin de saison: contrairement aux saumons 0+, dont la croissance s'arrête dès le mois de septembre, les truites 0+ continuent à grandir jusqu'à la fin du mois d'octobre (Egglishaw et Shackley, 1977).

L'arrêt précoce de la croissance des saumons en fin de saison est apparemment lié à une moins grande tolérance à l'abaissement des températures. Différentes études réalisées dans des rivières des zones tempérées et froides de l'Europe et de l'Amérique du Nord ont mis en évidence un arrêt de croissance des saumons dès que la température de l'eau descend en-dessous de 7°C (Allen, 1940, 1941; Siginevitch, 1967; Symons, 1979; Evans *et al.*, 1985; Jensen *et al.*, 1989). La température équivalente pour la truite serait de l'ordre de 4°C, soit 3°C plus bas que celle du saumon (Elliott, 1981, 1991, 1994).

La plus grande taille des truites par rapport aux saumons sympatriques de même âge a été mise en évidence dans de nombreuses rivières d'Europe, notamment en France (Baglinière *et al.*, 1994), en Irlande (Frost et Went, 1940), en Ecosse (Frost, 1950; Maitland, 1965; Egglishaw et Shackley, 1985) en Suède (Lindroth, 1955; Karlström, 1977) et en Norvège (Bergheim et Hesthagen, 1990; Heggenes et Saltveit, 1990). Il s'agit donc d'un phénomène typique chez les populations sympatriques des deux espèces en Europe.

En ce qui concerne les truites de mer, une des implications de la croissance plus rapide des truites est leur taille plus grande au moment de la smoltification (Hesthagen et Garnås,

Pour les truites de mer, ces valeurs sont de 180 mm pour les smolts 1+ (78 %) et 255 mm pour les smolts 2+ (22 %) (Euzenat *et al.*, 1991).

3.3 Sélection de l'habitat et morphologie des tacons

Dans des rivières où l'on trouve du saumon, l'abondance relative des truites et des saumons juvéniles est fortement influencée par les variations de la largeur, de la pente et du débit du cours d'eau, variations qui influencent à leur tour sur la quantité et la stabilité des différents types d'habitats disponibles pour les poissons (Baglinière *et al.*, 1994).

En général, les juvéniles de la truite commune sont plus abondants dans les petits affluents en tête de bassin (Maisse et Baglinière, 1990) et les jeunes saumons atlantiques occupent davantage les zones à écoulement rapide dans les rivières plus larges (Lindroth, 1955; Baglinière et Champigneuille, 1982; Gibson et Cunjak, 1986).

La prédominance du saumon dans les parties inférieures des cours d'eau, où les truites sont plus rares ou absentes, s'explique en partie par une meilleure tolérance aux températures élevées. Bien que les limites inférieures pour la survie des deux espèces soient généralement en-dessous de 0°C, le stress thermique se manifeste à une température plus élevée chez le saumon (25-28°C) que chez la truite (22-25°C) (Elliott, 1991). En cas de fortes chaleurs d'été, les tacons de saumon n'arrêtent de se nourrir que lorsque la température de l'eau dépasse 21,6-22,5°C (Elliott, 1991) alors que la température équivalente pour la truite est de 19 °C (Elliott, 1981).

Toutefois, la distribution générale des jeunes saumons dans les cours d'eau est le plus souvent caractérisée par une vaste zone de sympatrie, où truites et saumons cohabitent à l'échelle locale (Heggenes *et al.*, 1995).

Les études portant sur la répartition spatiale des différentes classes d'âges des deux espèces dans ces zones d'occurrence sympatrique concluent généralement à l'existence d'une différence interspécifique dans l'utilisation de l'espace disponible (Kennedy & Strange, 1986b; Heggenes *et al.*, 1995, 1996).

Les densités les plus élevées des jeunes saumons sont généralement observées dans des habitats peu profonds et à courant rapide, la vitesse moyenne du courant pour une densité optimale de saumons étant de l'ordre de 50 à 65 cm/s. (Lindroth, 1955; Karlstrøm, 1977; Symons et Héland, 1978; Neveu, 1981; Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985; Lindroth, 1987).

Dans le Scorff, une rivière bretonne, Baglinière et Arribé-Moutounet (1985) décrivent l'habitat optimal des saumons 0⁺ en fin d'été (densité optimale: 48 saumons 0⁺/100m²) comme étant de faible profondeur (23 cm), à substrat grossier (10 à 50 cm de diamètre) et à vitesse de courant élevée (61 cm/sec). Sur l'ensemble de la zone étudiée, une forte corrélation entre la densité des saumons 0⁺ et la vitesse du courant est mise en évidence. A côté des radiers peu profonds, d'autres types d'habitats sont également colonisés, mais à moindre densité et uniquement à condition que la profondeur ne dépasse pas 30 cm, que la vitesse du courant reste supérieure à 28 cm/sec et que le substrat soit composé d'éléments grossiers tels que cailloux, galets ou graviers. Dans cette rivière, les habitats plus profonds et les zones à substrat sablonneux n'abritent pas de saumons juvéniles.

Dans le cours principal du Scorff, les truites 0⁺ sont peu abondantes et ne sont présentes que dans quelques faciès peu profonds (de l'ordre de 20 cm) le long des berges, où la vitesse du courant est moyenne à assez rapide (de 28 à 60 cm/sec). Les truites plus âgées sont surtout localisées dans les milieux plus profonds (30 cm ou plus), près de gros blocs ou d'îlots constitués d'une végétation émergée (Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985).

La situation du Scorff est très représentative des cours d'eau plus larges de la partie méridionale de l'aire de répartition du saumon. Etant donné que la plupart des saumons y smoltifient après un an, l'unique classe d'âge des saumons 0⁺ est largement distribuée dans les radiers. Par contre, les différentes classes d'âge de la truite restent essentiellement cantonnées le long des berges (Neveu 1981; Baglinière et Champigneuille, 1982; Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985).

Dans des petites rivières plus froides, en présence de fortes densités de truites et de saumons plus âgés, la répartition estivale des saumons 0⁺ est parfois encore davantage restreinte aux radiers de moins de 20 cm de profondeur (Jones, 1975; Egglisshaw et Shackley, 1982; Kennedy et Strange, 1982, 1986b). Malgré la vitesse moyenne élevée du courant dans ces habitats, les saumons 0⁺ occupent apparemment toujours des postes d'affût dans des microhabitats où la vitesse "focale" (la vitesse de courant mesurée au niveau de la tête du poisson) est de 5 à 15 cm/sec (DeGraaf et Bain, 1986; Morantz *et al.*, 1987; Heggenes *et al.*, 1995).

Par rapport aux saumons 0⁺, les saumons $\geq 1+$ utilisent généralement une gamme d'habitats plus large et occupent également des habitats plus profonds. L'occupation du poste de chasse des saumons $\geq 1+$ est typiquement flexible: dans les radiers, ils se tiennent souvent au sommet d'une grosse pierre (Keenleyside, 1962; Rimmer *et al.*, 1984), mais dans les habitats plus profonds et à vitesse de courant moins rapide, certains individus

substrat (Kalleberg, 1958; Stradmeyer et Thorpe, 1987). La formation de bancs de saumons $\geq 1+$ est parfois observée dans les zones les plus lenticques (Wankowski et Thorpe, 1979a; Heggenes et Saltveit, 1990). La vitesse moyenne du courant dans l'habitat typique des saumons $\geq 1+$ est de l'ordre de 10 à 70 cm/sec (Heggenes *et al.*, 1995), mais la vitesse focale se situe toujours entre 5 et 25 cm/sec (DeGraaf et Bain, 1986; Morantz *et al.*, 1987; Heggenes et Saltveit, 1990).

En somme, il apparaît que les saumons atlantiques plus âgés sont nettement moins exigeants que les saumons $0+$ quant au choix de leur habitat et peuvent donc adapter leur stratégie d'occupation de l'espace en fonction des circonstances locales (Heggberget et Heggberget, 1986; Heggenes *et al.*, 1995).

Une ségrégation des classes d'âges en fonction de la profondeur de l'habitat est également notée chez les truites (Jones, 1975; Bohlin, 1977; Baglinière et Champigneuille, 1982; Kennedy et Strange, 1982; Bachman, 1984; Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985; Heggenes, 1988, 1989; Greenberg *et al.*, 1997).

Les truitelles $0+$ sont généralement confinées dans leur distribution aux habitats caractérisés par une profondeur de 20 à 30 cm et une vitesse moyenne de 10 à 50 cm/sec (Jones, 1975; Heggenes *et al.*, 1995). Par contre, les plus grands individus choisissent davantage les zones plus profondes et plus lenticques du cours d'eau (Heggenes *et al.*, 1995).

Les truites et les saumons ne choisissent pas le même type de refuges. Dans les zones à écoulement rapide, où la surface turbulente de l'eau offre une protection suffisante par rapport aux prédateurs aériens (Gibson, 1978), les saumons sont présents dans des radiers peu profonds au substrat relativement uniforme (Heggenes et Saltveit, 1990). A l'inverse, dans les zones peu profondes, à écoulement plus lent et à surface plus uniforme, les truites se cantonnent préférentiellement aux abords d'abris potentiels tels que berges surplombantes, branches, racines et végétaux aquatiques (Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985). Les truites occupent également les fosses profondes : la profondeur de l'eau y compense apparemment le manque local de refuges (Bachman, 1984).

Globalement, les différentes études s'accordent donc pour affirmer l'existence (1) d'une différence nette entre les juvéniles de truite et de saumon quant à l'utilisation de l'habitat en fonction de la vitesse du courant et (2) d'une ségrégation intraspécifique des classes d'âges en fonction de la profondeur de l'habitat (Jones, 1975; Baglinière et Champigneuille, 1982; Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985; Kennedy et Strange, 1982; Greenberg *et al.*, 1997).

Par rapport au saumon, la truite apparaît donc comme une espèce aux exigences plus étroites, capable d'utiliser une fraction moindre de la surface disponible (Baltes et Vincent, 1969; Jenkins, 1969; Shirvell et Dungey, 1983; Rincon et Lobon-Cervia, 1993; Heggenes *et al.*, 1995).

La tendance générale des saumons à occuper des microhabitats à écoulement rapide est manifestement liée à la taille importante de leurs nageoires pectorales (Keenleyside et Yamamoto, 1962; Jones, 1975; Gibson, 1981; Wankowski, 1981; Bisson *et al.*, 1988): face au courant, les tacons s'appuient sur leurs nageoires pectorales de telle façon que le bord antérieur touche le fond tandis que le bord postérieur est dirigé obliquement vers le haut (figure 3.1). Dans cette position, optimale d'un point de vue hydrodynamique, les nageoires pectorales créent une traction verticale dirigée vers le bas qui "colle" le poisson sur le fond et qui empêche ainsi sa dérive vers l'aval (Kalleberg, 1958).

L'utilisation des nageoires pectorales comme déflecteurs du courant est rare chez d'autres espèces de *Salmonidae* (Bisson *et al.*, 1988) et n'a été rapportée qu'une seule fois chez la truite commune (Fausch, 1984). Jones (1975) a montré que la surface des nageoires pectorales chez le jeune saumon est environ 1,5 fois plus grande que celle d'une truite de même taille:

$$\text{Salmo salar: } y \text{ (mm}^2\text{)} = 26x \text{ (g)} + 26.7$$

$$\text{Salmo trutta: } y \text{ (mm}^2\text{)} = 20x \text{ (g)} + 24$$

où y est la superficie des nageoires pectorales (mm^2) et x le poids frais du poisson (g). A titre d'exemple, la nageoire pectorale d'un saumon atlantique de 2g possède une superficie de 92 mm^2 ; celle d'une truite commune de même poids est de 64 mm^2 (Jones, 1975).

La fonction des nageoires pectorales chez le jeune saumon a été étudiée par Arnold *et al.* (1991). Dans une rivière artificielle à fond lisse, les auteurs notent que les saumons établissent des postes fixes sur le fond en s'appuyant sur leurs nageoires pectorales latéralement déployées, la tête dirigée face au courant (figure 3.1). L'inclinaison du corps par rapport à l'horizontale du fond diminue progressivement lorsque la vitesse du courant augmente. Aux vitesses supérieures à 50 cm/sec , le corps est positionné parallèlement par rapport au substrat et la nageoire dorsale est complètement repliée sur le dos (Arnold *et al.*, 1991).

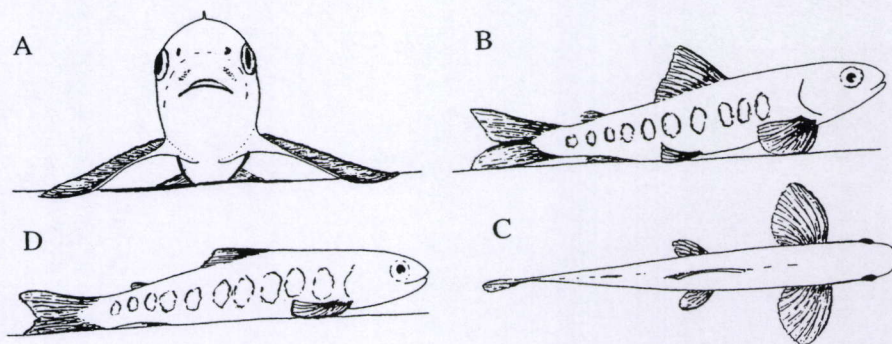


Figure 3.1 : (A) Vue frontale d'un tacon de saumon atlantique appuyé sur le substrat à l'aide des nageoires pectorales.
(B,C) Vue de haut et de côté d'un tacon de saumon atlantique dans une position caractéristique pour une vitesse de courant inférieure à 50 cm/s.).
(D) Vue de côté d'un tacon de saumon atlantique lorsque la vitesse de courant est supérieure à 50 cm/s.
(d'après Arnold *et al.*, 1991).

Ces auteurs ont également pu montrer que l'ablation des nageoires pectorales conduit à une forte réduction de la vitesse critique de maintien du saumon dans le courant (0.81 ± 0.03 m/s avec nageoires pectorales contre 0.12 ± 0.04 m/s sans nageoires pectorales pour un tacon de 13 cm) (Arnold *et al.*, 1991).

Il convient de souligner que le jeune saumon qui occupe un poste d'alimentation sur le substrat ne fournit pas un travail permanent de nage pour rester en place. Contrairement à la truite, le jeune saumon se fatigue en effet très rapidement lorsqu'il est contraint à une nage active (Peake *et al.*, 1997). Plutôt que de nager en permanence dans le courant, comme le font les truites et certains saumons dans les zones à écoulement moins rapide, les saumons dans les habitats à fort courant maintiennent donc leur position de façon passive et leur vitesse critique de maintien dépasse très nettement la vitesse maximale pour une nage soutenue (Arnold *et al.*, 1991).

La morphologie particulière des nageoires pectorales constitue dès lors une adaptation clé pour la survie de l'espèce en rivière : les saumons se distinguent ainsi des autres espèces de même taille, y compris de celles de la famille des *Salmonidae*, par leur faculté d'occupation des zones à écoulement rapide (Beamish, 1978).

3.4 Régime alimentaire des tacons de la truite commune et du saumon atlantique

Au cours des cinquante dernières années, de nombreux auteurs ont procédé à une comparaison du régime alimentaire des truites et des saumons en analysant leurs contenus stomacaux (Frost, 1950; Thomas, 1962; Mills, 1964; Maitland, 1965; Egglisshaw, 1967; Lillehammer, 1973; Gibson et Cunjak, 1986; Suarez *et al.*, 1988). Ces études ont généralement été réalisées en présupposant l'existence d'une compétition directe des deux espèces pour les ressources alimentaires disponibles (par exemple: Maitland, 1965; Gibson, 1993).

Les études réalisées démontrent effectivement une forte ressemblance du régime alimentaire: les diptères aquatiques (*Simuliidae* et *Chironomidae*) et les éphéméroptères (principalement des *Baetidae*) en dérive dans le courant de même que diverses larves de trichoptères benthiques constituent en général la plus grande partie de la nourriture des truites et des saumons en rivière (Suarez *et al.*, 1988).

Quelques différences interspécifiques ont cependant clairement été mises en évidence.

En premier lieu, la proportion d'invertébrés terrestres est toujours plus élevée dans les contenus stomacaux des truites (Mills, 1964; Egglisshaw, 1967; Maitland, 1965; Gibson et Cunjak, 1986). De plus, les truites consomment souvent davantage de crustacés (*Gammarus*, *Asellus* etc.) par rapport aux saumons de même âge (Suarez *et al.*, 1988). En ce qui concerne les mollusques aquatiques, il a été noté que les espèces typiquement rhéophiles (*Ancylus* sp.) sont principalement consommées par les saumons (Maitland, 1965) alors que les taxa limnéophiles (*Potamopyrgus* sp., *Limnea* sp.), exclusivement présents dans les zones lenticules, sont nettement plus abondantes dans les contenus stomacaux des truites (Suarez *et al.*, 1988).

Fait remarquable, les différences intraspécifiques du régime alimentaire des différentes classes d'âge à l'intérieur d'une même espèce sont globalement plus prononcées que les différences interspécifiques. Les truitelles et les saumons 0⁺ consomment principalement des éphémères et des diptères aquatiques (Allen, 1941a; Frost, 1950; Thomas, 1962; Mills, 1964; Maitland 1965; Egglisshaw, 1967; Gibson et Cunjak, 1986; Suarez *et al.*, 1988). Les grands tacons des deux espèces ont un régime alimentaire plus varié, incluant notamment plus de trichoptères et d'organismes terrestres. De plus une spécialisation individuelle du régime alimentaire est souvent mise en évidence chez les truites plus âgées par rapport aux truites 0⁺ (Bridcut et Giller, 1995). il en est de même chez les saumons 1⁺

Enfin, la plupart des études ont également mis en évidence une forte variation saisonnière du régime alimentaire chez les deux espèces, les invertébrés terrestres étant principalement consommés d'août à octobre, lorsque les proies aquatiques se font plus rares (Allen, 1941a; Chaston, 1969; Allan, 1981; Gibson et Cunjak, 1986).

Une question intéressante par rapport aux différences interspécifiques du régime alimentaire des truites communes et des saumons atlantiques est celle de l'existence d'une différence adaptative dans la sélection de la nourriture en réponse à une éventuelle compétition interspécifique (Gibson et Cunjak, 1986).

Ainsi, Maitland (1965) avait suggéré que la préférence des truites communes pour les proies aériennes serait une adaptation en vue d'une meilleure exploitation de cette ressource en été, lorsque la disponibilité des proies aquatiques diminue et lorsque la consommation de nourriture et la croissance des poissons se trouvent à leur maximum (Allen, 1941b; Elliott, 1973; Gibson et Cunjak, 1986).

Dans l'état actuel de nos connaissances, une telle différence adaptative, génétiquement fixée, paraît improbable.

Kalleberg (1958) signale en effet que les tacons des deux espèces capturent tous les invertébrés de taille adéquate qui dérivent dans leurs territoires. D'autres observations réalisées à la fois en rivière artificielle (Irvine et Northcote, 1983; Ringler, 1979, 1985) et en rivière naturelle (Keenleyside, 1962; Allan, 1978, 1981; Stradmeyer et Thorpe, 1987) confirment d'ailleurs que les *Salmonidae* en rivière sont des prédateurs visuels opportunistes qui sélectionnent leurs proies essentiellement en fonction de la disponibilité et de la taille (Wankowski, 1979; Wankowski et Thorpe, 1979b).

Les structures de la tête et de l'appareil maxillaire du saumon et de la truite sont similaires (Alexander, 1967). De plus, un examen approfondi de l'appareil oculaire n'a révélé aucune différence anatomique qui justifierait une meilleure exploitation de la dérive en surface (des invertébrés terrestres) par une des deux espèces (Ahlbert, 1976).

Comment expliquer dès lors les différences interspécifiques du régime alimentaire de la truite et du saumon ?

Plusieurs études ont mis en évidence des différences interindividuelles du régime alimentaire attribuables aux différences d'occupation d'habitat (Egglishaw, 1967; Allan, 1978, 1981; Nielsen, 1992; Bridcut et Giller, 1995). Dans une étude réalisée par Bridcut et Giller (1995), les truites présentes dans les habitats plus profonds avaient un régime

dans les radiers peu profonds possédaient un régime alimentaire généraliste et fort similaire d'un individu à l'autre.

Pour les jeunes saumons argentés (*Oncorhynchus kisutch*) dans une rivière californienne, Nielsen (1992) a montré que l'accessibilité relative des différents types de proies varie en fonction du type d'habitat dans lequel se trouve chaque individu : les invertébrés aquatiques en dérive sont plus disponibles dans les zones à forte vitesse du courant alors que les invertébrés terrestres sont davantage disponibles à proximité des berges colonisées par une végétation terrestre ainsi que dans les habitats lents annexes au cours d'eau.

Tous les éléments actuellement disponibles plaident donc en faveur de l'hypothèse que les différences interspécifiques du régime alimentaire sont exclusivement dues à une ségrégation dans l'occupation de l'espace en rivière : les jeunes saumons atlantiques dans les radiers à écoulement rapide seraient davantage contraint à un régime alimentaire opportuniste basé sur l'exploitation des organismes en dérive alors que les truites communes positionnées dans les habitats à écoulement moins agité disposeraient davantage de ressources alternatives sous forme d'invertébrés flottants à la surface de l'eau et de proies benthiques. Ces dernières sont en effet abondantes dans les zones plus profondes, plus calmes ou plus proches des berges (Maitland, 1965; Egglisshaw, 1967; Gibson et Cunjak, 1986; Suarez *et al.*, 1988; Nielsen, 1992).

3.5 Différences d'agressivité et de capacité de défense

Les juvéniles de la truite commune et du saumon atlantique disposent d'une série de comportements spécifiques de menace et d'attaque pour défendre leurs territoires d'alimentation (Kalleberg, 1958; Keenleyside et Yamamoto, 1962).

En rivière artificielle, Kalleberg (1958) a observé que les parades de menace des deux espèces sont qualitativement très similaires et composées des mêmes éléments de base. De ce fait, les truites communes et les saumons atlantiques dans une population mixte interprètent toujours correctement les comportements de menaces respectives de l'autre espèce.

Kalleberg (1958) a également réalisé un suivi de l'ontogenèse du comportement de la défense territoriale chez les tacons de la truite et du saumon. Ce comportement se met en place dès les premiers jours qui suivent l'émergence du gravier.

Enfin, la plupart des études ont également mis en évidence une forte variation saisonnière du régime alimentaire chez les deux espèces, les invertébrés terrestres étant principalement consommés d'août à octobre, lorsque les proies aquatiques se font plus rares (Allen, 1941a; Chaston, 1969; Allan, 1981; Gibson et Cunjak, 1986).

Une question intéressante par rapport aux différences interspécifiques du régime alimentaire des truites communes et des saumons atlantiques est celle de l'existence d'une différence adaptative dans la sélection de la nourriture en réponse à une éventuelle compétition interspécifique (Gibson et Cunjak, 1986).

Ainsi, Maitland (1965) avait suggéré que la préférence des truites communes pour les proies aériennes serait une adaptation en vue d'une meilleure exploitation de cette ressource en été, lorsque la disponibilité des proies aquatiques diminue et lorsque la consommation de nourriture et la croissance des poissons se trouvent à leur maximum (Allen, 1941b; Elliott, 1973; Gibson et Cunjak, 1986).

Dans l'état actuel de nos connaissances, une telle différence adaptative, génétiquement fixée, paraît improbable.

Kalleberg (1958) signale en effet que les tacons des deux espèces capturent tous les invertébrés de taille adéquate qui dérivent dans leurs territoires. D'autres observations réalisées à la fois en rivière artificielle (Irvine et Northcote, 1983; Ringler, 1979, 1985) et en rivière naturelle (Keenleyside, 1962; Allan, 1978, 1981; Stradmeyer et Thorpe, 1987) confirment d'ailleurs que les *Salmonidae* en rivière sont des prédateurs visuels opportunistes qui sélectionnent leurs proies essentiellement en fonction de la disponibilité et de la taille (Wankowski, 1979; Wankowski et Thorpe, 1979b).

Les structures de la tête et de l'appareil maxillaire du saumon et de la truite sont similaires (Alexander, 1967). De plus, un examen approfondi de l'appareil oculaire n'a révélé aucune différence anatomique qui justifierait une meilleure exploitation de la dérive en surface (des invertébrés terrestres) par une des deux espèces (Ahlbert, 1976).

Comment expliquer dès lors les différences interspécifiques du régime alimentaire de la truite et du saumon ?

Plusieurs études ont mis en évidence des différences interindividuelles du régime alimentaire attribuables aux différences d'occupation d'habitat (Egglisshaw, 1967; Allan, 1978, 1981; Nielsen, 1992; Bridcut et Giller, 1995). Dans une étude réalisée par Bridcut et Giller (1995), les truites présentes dans les habitats plus profonds avaient un régime alimentaire spécialisé avec de fortes différences interindividuelles alors que les truites

dans les radiers peu profonds possédaient un régime alimentaire généraliste et fort similaire d'un individu à l'autre.

Pour les jeunes saumons argentés (*Oncorhynchus kisutch*) dans une rivière californienne, Nielsen (1992) a montré que l'accessibilité relative des différents types de proies varie en fonction du type d'habitat dans lequel se trouve chaque individu : les invertébrés aquatiques en dérive sont plus disponibles dans les zones à forte vitesse du courant alors que les invertébrés terrestres sont davantage disponibles à proximité des berges colonisées par une végétation terrestre ainsi que dans les habitats lentiques annexes au cours d'eau.

Tous les éléments actuellement disponibles plaident donc en faveur de l'hypothèse que les différences interspécifiques du régime alimentaire sont exclusivement dues à une ségrégation dans l'occupation de l'espace en rivière : les jeunes saumons atlantiques dans les radiers à écoulement rapide seraient davantage contraint à un régime alimentaire opportuniste basé sur l'exploitation des organismes en dérive alors que les truites communes positionnées dans les habitats à écoulement moins agité disposeraient davantage de ressources alternatives sous forme d'invertébrés flottants à la surface de l'eau et de proies benthiques. Ces dernières sont en effet abondantes dans les zones plus profondes, plus calmes ou plus proches des berges (Maitland, 1965; Egglshaw, 1967; Gibson et Cunjak, 1986; Suarez *et al.*, 1988; Nielsen, 1992).

5 Différences d'agressivité et de capacité de défense

Les juvéniles de la truite commune et du saumon atlantique disposent d'une série de comportements spécifiques de menace et d'attaque pour défendre leurs territoires d'habitation (Kalleberg, 1958; Keenleyside et Yamamoto, 1962).

Dans une rivière artificielle, Kalleberg (1958) a observé que les parades de menace des deux espèces sont qualitativement très similaires et composées des mêmes éléments de base. De fait, les truites communes et les saumons atlantiques dans une population mixte interprètent toujours correctement les comportements de menaces respectives de l'autre espèce.

Kalleberg (1958) a également réalisé un suivi de l'ontogenèse du comportement de la défense territoriale chez les tacs de la truite et du saumon. Ce comportement se met en place dès les premiers jours qui suivent l'émergence du gravier.

Dans les premiers mois de vie active, les comportements agressifs des tacons sont fortement dominés par des attaques frontales, constituées d'approches rapides suivies de tentatives de morsures de l'adversaire (Kalleberg, 1958).

Même si des signaux de menace plus ritualisés semblent déjà être développés à un stade très précoce, ils ne jouent pas de rôle important avant que les poissons n'atteignent une longueur d'environ 6 à 7 cm. De fait, les comportements de défense des truites 0⁺ et des saumons 0⁺ sont caractérisés par une forte agressivité brute où les signaux visuels sont entièrement subordonnés à la violence physique (Kalleberg, 1958).

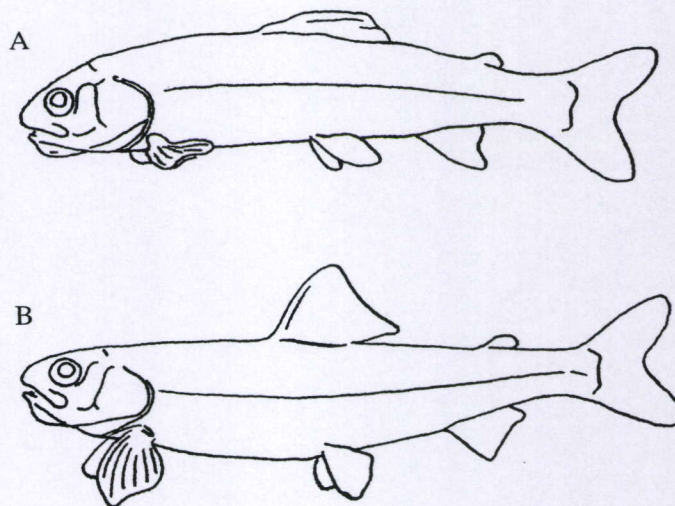


Figure 3.2 : Illustrations de la parade de menace frontale (a) et de la parade de menace latérale (b) de la truite commune et du saumon atlantique (d'après Kalleberg, 1958).

Les comportements de défense du territoire des tacons plus âgés sont caractérisés par l'existence de séquences comportementales plus ritualisées. Deux types de parade sont généralement décrits (Kalleberg, 1958; Keenleyside et Yamamoto, 1962):

1. La PARADE DE MENACE FRONTALE (figure 3.2.a) est exprimée lorsque le poisson se dirige tout droit vers l'intrus. A l'approche de l'adversaire, le profil du dos du poisson devient de plus en plus convexe. La nageoire dorsale est repliée, mais toutes les autres nageoires sont étendues. La bouche est ouverte, l'opercule et la membrane branchiostégale sont au moins partiellement étendus. Le fond de la bouche est dilaté vers le bas sous la forme d'une poche claire peu profonde (Kalleberg, 1958).

Cette parade, même si elle n'est généralement que de courte durée (de l'ordre de quelques secondes au maximum), a une signification hautement offensive. Chez la truite, elle se termine souvent par une morsure de l'adversaire. Cependant, la parade frontale du jeune saumon reste souvent d'une intensité plus faible. L'érection des nageoires est rarement aussi prononcée que chez la truite et l'ouverture de la bouche avant la phase finale est également peu fréquente. Enfin, la dilatation du fond buccal est également moins prononcée chez le saumon (Kalleberg, 1958).

2. Au cours de la PARADE DE MENACE LATÉRALE (figure 3.2.b), le dos du tacon de la truite ou du saumon est tendu au delà de la normale. La ligne latérale, qui est normalement droite, apparaît clairement concave vers le haut. Les nageoires sont étendues au maximum. Le fond de la bouche est dilaté et la membrane branchiostégale est partiellement étendue. La parade de menace latérale est fréquemment accompagnée d'un mouvement d'oscillation du poisson autour de l'axe vertical. L'amplitude de ce mouvement est d'environ 15° et la fréquence proche de 0.5 oscillations par seconde (Kalleberg, 1958).

La parade de menace latérale a plutôt une signification défensive et intervient généralement lorsque deux individus se disputent un même territoire (Keenleyside et Yamamoto, 1962). Par rapport à la parade de menace frontale, elle a souvent une durée plus longue, parfois jusqu'à deux ou trois minutes (Kalleberg, 1958).

Comme le souligne Kalleberg (1958), les différences interspécifiques du comportement agressif sont essentiellement d'ordre quantitatif : les motifs individuels à l'intérieur des parades de menace sont exprimés avec une moindre intensité chez les saumons, et ceux-ci ont également davantage tendance à employer des combats ritualisés. De ce fait, dans des combats interspécifiques, les morsures ritualisées des saumons sont fréquemment rétorquées par des morsures réelles de la part des truites (Kalleberg, 1958).

Toutes les observations relatives aux contacts agressifs entre truites communes et saumons atlantiques indiquent une dominance très nette des truites sur les saumons de même taille (Kalleberg, 1958).

3.6 Le saumon atlantique et l'omble de fontaine

A côté du saumon atlantique, l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) est le seul représentant indigène de la famille des *Salmonidae* présent dans les rivières du nord-est des Etats-Unis et de l'est du Canada, où la truite commune quant à elle est naturellement absente (MacCrimmon et Campbell, 1969).

Bien qu'il ne s'agisse pas de deux espèces phylogénétiquement très proches (Stearley et Smith, 1993), la truite européenne *Salmo trutta* et l'omble américain *Salvelinus fontinalis* ont en commun de nombreux traits de leur cycle de vie et de leur écologie, à la fois en ce qui concerne la morphologie, le comportement, la sélection de l'habitat, la croissance et le régime alimentaire (Allan, 1978; Fausch et White, 1981, 1986; Cunjak et Green, 1983; Witzel et MacCrimmon, 1983; Cunjak et Power, 1986). L'introduction, au cours des cent dernières années, de la truite commune sur le continent américain a d'ailleurs conduit à une forte régression de l'omble de fontaine dans la partie méridionale de son aire de répartition. Cette régression est clairement attribuée à l'existence d'une forte compétition interspécifique entre ces deux espèces, qui occuperaient des niches écologiques fort semblables (Waters, 1983; Krueger et May, 1991; DeWald et Wilzbach, 1992).

Les données concernant l'écologie comparative de l'omble de fontaine et du saumon atlantique ressemblent de façon surprenante aux relations entre la truite et le saumon dans les rivières européennes (Gibson et Dickson, 1984). Pour cette raison, la littérature traitant des relations écologiques entre l'omble de fontaine et le saumon atlantique sera abordée ici de façon brève.

Sur le continent nord-américain, les populations anadromes du saumon atlantique cohabitent apparemment toujours avec des populations anadromes ou sédentaires de l'omble de fontaine (Gibson, 1966, 1973; Gibson et Power, 1975; Morin, 1991; Peterson et Gale, 1991).

Un avantage compétitif de l'omble vis à vis du saumon est manifeste dès l'émergence des alevins des deux espèces au printemps. Celle des ombles se produit 3 à 4 semaines avant celle des jeunes saumons (Williams, 1981; Randall, 1982; MacCrimmon *et al.*, 1983). Ensuite, les ombles de fontaine grandissent plus rapidement que les saumons atlantiques (Randall, 1982; Gibson et Dickson, 1984) et l'avantage de taille qui en découle se maintient par la suite tant que les deux espèces restent en eau douce (Gibson et Dickson, 1984). La saison de croissance est plus longue chez l'omble, qui, comme la truite commune, est plus tolérant vis à vis de la baisse automnale des températures (Peterson *et al.*, 1979).

Une différence interspécifique est également mise en évidence au niveau de la répartition spatiale des saumons atlantiques et des ombles de fontaine dans les rivières américaines. Bien que le chevauchement interspécifique dans l'utilisation de l'habitat soit considérable (Gibson, 1973), les ombles sont plus abondants que les saumons dans les petits affluents, en tête de bassin. Les saumons juvéniles, quant à eux, atteignent leurs densités

optimales dans les radiers à écoulement rapide des grands cours d'eau (Gibson *et al.*, 1987; Peterson et Gale, 1991).

Dans les secteurs de sympatrie, une différence d'occupation de l'espace en fonction des types d'habitats est clairement mise en évidence. Les saumons atlantiques sont plus abondants dans les radiers peu profonds à écoulement rapide tandis que les ombles de fontaine se cantonnent principalement dans les zones plus lenticules, plus profondes et/ou plus proches des berges (Keenleyside, 1962; Gibson, 1966; Gibson et Power, 1975). Tout comme les truites, mais contrairement aux saumons, les ombles occupent surtout des postes d'affûts en nage libre dans le courant, à quelques centimètres du substrat (Keenleyside, 1962; Gibson, 1973; Dickson et MacCrimmon, 1982).

La proximité d'abris tels que les berges surplombantes, les buissons, les accumulations d'écume en surface, les troncs d'arbres submergés etc. est un important critère de sélection de l'habitat chez l'omble de fontaine (Gibson, 1966). Le saumon atlantique quant à lui se contente de la présence d'une turbulence de surface et est souvent observé dans les radiers peu profonds (Gibson et Keenleyside, 1966; Gibson et Power, 1975).

En somme, la ségrégation dans l'occupation de l'habitat du saumon atlantique et de l'omble de fontaine est très similaire à celle observée pour la truite commune et le saumon atlantique en Europe. Tout comme les truites, les ombles n'utilisent que très rarement leurs nageoires pectorales pour occuper un poste fixe sur le substrat (Keenleyside, 1962; Saunders, 1965; Gibson, 1973). Les nageoires pectorales des ombles sont en effet plus petites que celles du saumon (Gibson, 1973), ils ne peuvent donc occuper en permanence des stations d'alimentation dans les zones à écoulement rapide (Peake *et al.*, 1997).

De part et d'autre de l'Atlantique, les juvéniles du saumon atlantique anadrome se développent donc toujours en présence d'autres espèces de la famille des *Salmonidae*. L'une de ces espèces, la truite commune (*Salmo trutta* L.), est phylogénétiquement très proche du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) alors que l'autre, l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis* MITCHILL), appartient à un genre différent. Malgré cela, la truite commune et l'omble de fontaine occupent des niches écologiques très similaires et entretiennent les mêmes relations interspécifiques avec le saumon.

3.7 Conclusion

Les juvéniles des populations anadromes de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) se développent dans les rivières froides et bien oxygénées de part et d'autre du nord de l'océan atlantique. Dans ces cours d'eau, les saumons sont toujours accompagnés d'une

espèce sympatrique: il s'agit de la truite commune (*Salmo trutta* L.) en Europe et de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) en Amérique du Nord.

Que ce soit pour la truite commune ou l'omble de fontaine, les données bibliographiques suggèrent que les relations interspécifiques du saumon avec son espèce accompagnante sont essentiellement identiques des deux côtés de l'océan atlantique.

L'émergence du gravier des alevins de la truite commune /de l'omble de fontaine est apparemment toujours plus précoce que celle des saumons atlantiques et la croissance de leurs tacons est plus rapide. La taille au moment de la smoltification (pour les populations anadromes) ou la durée du séjour en eau douce est en moyenne plus élevée que celle des saumons.

En rivière, les *Salmonidae* juvéniles mènent essentiellement un mode de vie territorial et sédentaire à proximité du substrat. A partir d'un poste d'affût sur ou à proximité du fond, divers invertébrés en dérive dans le courant sont rapidement interceptés lorsqu'ils passent dans le territoire. A la suite d'une telle capture, le poisson retourne immédiatement à son poste d'affût au centre de son territoire.

Une différence interspécifique entre les saumons atlantiques et les truites communes/les ombles de fontaine est essentiellement observée au niveau de la sélection de l'habitat. Par rapport aux saumons, les truites et les ombles sont généralement présents dans les habitats plus profonds et à vitesse de courant plus modérée, le plus souvent à proximité des berges ou d'autres structures offrant un refuge. Les saumons quant à eux sont principalement observés dans les zones peu profondes et à écoulement rapide au milieu du cours d'eau. Grâce à leurs grandes nageoires pectorales et à leur morphologie plus "hydrodynamique", les saumons atlantiques sont d'ailleurs mieux adaptés à une vie dans les zones à écoulement rapide. Les saumons atlantiques sont en effet capables d'occuper des postes d'affût dans des microhabitats où leurs espèces accompagnantes ne peuvent pas s'installer en permanence.

Le régime alimentaire des trois espèces décrites ci-avant est essentiellement constitué de divers invertébrés en dérive dans le courant et en surface. Des différences interspécifiques ont été notées dans les contenus stomacaux des saumons atlantiques et des truites communes/des ombles de fontaine, mais celles-ci sont relativement légères et essentiellement dues aux différences d'occupation de l'habitat mentionnées ci-dessus.

Enfin, une différence interspécifique intéressante est observée au niveau de l'agressivité : les truites communes sont apparemment plus agressives que les saumons atlantiques de même taille.

4 Synthèse bibliographique des études de la compétition interspécifique entre la truite commune et le saumon atlantique en rivière

4.1 Introduction

Par définition, une compétition a lieu lorsque plusieurs organismes (appartenant à une seule ou à plusieurs espèces différentes) utilisent une même ressource dont la disponibilité est limitée. Une compétition peut également avoir lieu lorsque un organisme nuit à un autre dans le processus d'acquisition de la ressource, même si la disponibilité de celle-ci n'est pas limitée (Larkin, 1956; Birch, 1957).

La compétition peut donc être définie comme un processus qui exerce une action négative sur la performance des individus. Ce processus peut opérer de deux façons distinctes (Nilsson, 1967; Diamond, 1978) :

- (1) dans la compétition par exploitation ("exploitative competition"), les individus disposent d'un accès libre aux ressources et l'utilisation de celles-ci par certains individus en diminue l'accessibilité pour d'autres. Dans la compétition par exploitation, la ressource limitante est généralement une ressource alimentaire.
- (2) la compétition par interférence ("interference competition") inclut en général une composante spatiale : l'accès d'un individu aux ressources est limité par l'action (souvent agressive) d'autres individus. Dans la compétition par interférence, la ressource contestée est généralement de type spatiale.

Il convient aussi de ne pas confondre le processus de la compétition, tel qu'il a été défini ci-dessus, avec les conséquences de la compétition. Celles-ci se manifestent à différents niveaux, qu'il convient également de bien distinguer (Welden et Slauson, 1986) :

- (1) au niveau physiologique, les conséquences à court terme de la compétition se traduisent par une détérioration de l'état physiologique de l'individu, par une diminution de son taux de croissance, par une réduction de la taille adulte, de la fécondité, du bien-être, etc ...;
- 2) au niveau écologique, les conséquences à moyen terme de la compétition se traduisent par une diminution du "fitness" individuel, un changement de la répartition spatiale des individus, une modification de la composition de la communauté, un changement de la distribution des espèces le long des gradients de l'environnement, un ajustement de la taille du territoire, ...;

- (3) au niveau de l'évolution, les conséquences à long terme de la compétition se traduisent par l'apparition d'adaptations génétiques face à la pression de la compétition, l'évolution de nouveaux traits morphologiques, physiologiques ou comportementaux, par une divergence des niches écologiques, une exclusion compétitive, une modification de la capacité d'exploitation des ressources, ... (Thomson, 1980; MacNally, 1983).

En pratique, deux conditions fondamentales doivent être remplies pour mettre en évidence l'existence d'une compétition interspécifique (Wiens, 1989) :

- (1) il doit y avoir un chevauchement des deux espèces dans l'utilisation des ressources du milieu;
- (2) l'exploitation commune de ces ressources et/ou l'interaction agressive par rapport à cette exploitation doivent réduire la performance d'une partie au moins des individus d'une des deux espèces.

Il ne suffit donc pas d'étudier le chevauchement interspécifique dans l'utilisation des ressources pour pouvoir conclure à l'existence d'une compétition (Wiens, 1977; Sale, 1979).

En pratique, un test sur l'effet de la compétition interspécifique implique une comparaison entre une situation allopatrique (absence de l'espèce compétitrice) et une situation sympatrique (présence de l'espèce compétitrice), l'objectif étant alors de mettre en évidence un déplacement de la niche ("niche shift") dans au moins une des deux espèces suite à l'interaction interspécifique (Hutchinson, 1957; MacArthur et Wilson, 1967; Colwell et Futuyama, 1971; Diamond, 1978; Schoener, 1983).

En ce qui concerne le saumon atlantique, une série d'études expérimentales démontrent toutefois que la compétition avec les truites et les ombles naturellement sympatriques est un phénomène fréquent, et peut-être même un phénomène général. Dans les pages qui suivent, les principaux résultats de ces études sont brièvement présentés.

4.2 Gibson et Dickson (1984)

Gibson et Dickson (1984) ont étudié l'effet de la compétition interspécifique de l'omble de fontaine sur la croissance des jeunes saumons. Différentes techniques, dont la pêche à la ligne, la capture à l'aide de filets et l'observation en plongée ont été effectuées en vue de suivre la croissance et la répartition des poissons.

L'étude a été réalisée dans le Matamec, une rivière à saumons sur la rive nord de la baie du Saint-Laurent. Au début des années 1978 et 1979, la population d'ombles de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) a été supprimée sur le secteur "2nd falls", situé dans la partie aval du Matamec. Cette évacuation des ombles a conduit à une augmentation de la croissance des saumons 2⁺ (la classe d'âge la plus âgée des saumons présents dans ce secteur) : au cours des deux années caractérisées par la rareté des ombles, la biomasse et le poids moyen des saumons 2⁺ ont été significativement plus élevés par rapport aux valeurs prédites par les deux relations densité-biomasse et densité-poids établies précédemment en situation de présence naturelle de l'omble (figure 4.1).

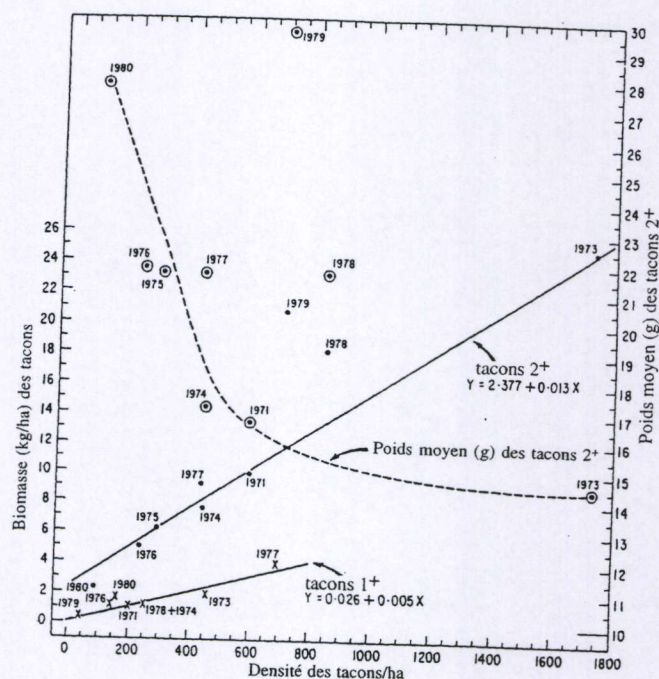


Figure 4.1 : Evolution de la densité, de la biomasse et du poids moyen des saumons juvéniles sur le secteur "second falls" de rivière Matamec (Québec). Les droites de régression illustrent la relation entre la biomasse des tacons et leur densité entre 1971 et 1977. Il y a une relation linéaire pour les tacons 1⁺ ($r < 0.948$, $p < 0.05$) et les tacons 2⁺ ($r = 0.997$, $p < 0.01$). Les ombles de fontaine ont été éliminés du secteur en 1978 et 1979. Leur population avait récupérée en 1980. Les points entourés et la ligne interrompue représentent le poids moyen des tacons 2⁺ par rapport à leur densité (d'après Gibson et Dickson, 1984).

De plus, une croissance plus rapide des saumons 2+ en situation allopatrique était également confirmée par une comparaison avec celle d'une population de saumons sympatrique dans un secteur de contrôle : la taille moyenne des saumons 2+ dans le secteur expérimental en 1978 et 1979 était plus élevée que celle des saumons de même âge dans le secteur de contrôle. Cette situation était contraire à celle des années précédentes, lorsque la croissance des saumons dans le secteur de contrôle était clairement supérieure (Gibson et Dickson, 1984).

Toutefois, si l'effet de la compétition interspécifique sur la croissance des saumons 2+ a clairement été mis en évidence, les autres classes d'âges des saumons (0+ et 1+) n'ont pas réagi par une augmentation du taux de croissance au cours des deux années de l'expérience (figure 4.1).

Gibson et Dickson (1984) citent également les résultats d'une autre expérience, réalisée sur la partie amont de la rivière Matamec (secteur "5th falls"), où seuls les ombles de fontaine sont naturellement présents. Les alevins de saumons qui ont été déversés dans ce secteur à la date du 5 juillet 1978 grandissaient donc désormais en présence de l'omble, mais en absence de toute compétition intraspécifique de la part des classes d'âges plus âgées de leur propre espèce.

Malgré le fait que ces saumons 0+ soient plus petits que les ombles 0+ autochtones au moment du déversement, leur croissance fût plus rapide (tableau 4.1), si bien qu'en automne 1979 les saumons 1+ du secteur "5th falls" étaient nettement plus grands (taille moyenne 126,8 mm) que les saumons de même âge capturés dans un secteur de contrôle (taille moyenne 87 mm) en présence d'ombles et de saumons plus âgés (Gibson et Dickson, 1984).

Tableau 4.1 : Comparaison des poids et longueurs des saumons atlantiques juvéniles relâchés dans le secteur "5th falls" avec ceux des saumons dans leur aire de répartition naturelle ("3th falls") (d'après Gibson et Dickson, 1984).

Age	Taille au moment du déversement (secteur "5th falls")			"5th falls"			"3rd falls"		
				(secteur expérimental)			(secteur de contrôle)		
	N	L.F.	P.	N	L.F.	P.	N	L.F.	P.
0+	16	32.0 (0.96)	0.27 (0.34)	21	55.8 (1.18)	1.94 (0.13)	25	42.9 (0.45)	0.93 (0.03)
1+				5	126.8 (1.21)	23.8 (1.06)	40	87.0 (1.70)	8.3 (0.43)

Valeurs moyennes (entre parenthèses : écarts-types)

L.F. = longueur à la fourche en mm; P. = poids en gramme

Les observations réalisées par Gibson et Dickson (1984) tendent donc à montrer que la croissance de la classe d'âge la plus âgée des saumons atlantiques en rivière est effectivement réduite en présence de l'omble. L'effet de la compétition interspécifique est nettement plus faible sur les classes d'âges plus jeunes du saumon, dont la croissance serait essentiellement limitée par l'effet de la compétition intraspécifique de la part des saumons plus âgés.

4.3 Kennedy et Strange (1986 a et b)

Cette étude a été réalisée dans l'Altnahinch, une rivière à truites de l'Irlande du Nord (Kennedy et Strange, 1980, 1982, 1986a et b).

L'expérience a été conduite dans deux secteurs adjacents de ce cours d'eau : un secteur expérimental, situé en amont d'un barrage infranchissable, et un secteur de contrôle, situé en aval de ce barrage. Au début de l'expérience, la population des truites a été éliminée dans le secteur expérimental et la présence du barrage empêchait ultérieurement la recolonisation du secteur expérimental par les truites à partir du secteur de contrôle.

En mars 1981 et 1982, des oeufs de saumons ont été stockés à densité fixe ($\pm 6,2 \text{ m}^{-2}$) dans les deux secteurs d'étude. De ce fait, au cours de la première année de l'étude, seuls des saumons 0+ étaient présents dans le secteur expérimental. L'année suivante, des saumons 1+ étaient également présents. Dans le secteur de contrôle, toutes les classes d'âges des truites (0+, 1+ et 2++) et des saumons (0+ et 1++) étaient présentes pendant les deux années.

Au cours de la première année de l'expérience, l'absence de compétition inter- et intraspécifique de la part des truites et des saumons plus âgés avait un effet très marqué sur les saumons 0+ dans le secteur expérimental. Les résultats des pêches électriques réalisées en septembre 1981 et en mars 1982 indiquent en effet une survie et une croissance significativement plus élevée des saumons 0+ dans le secteur expérimental par rapport au secteur de contrôle (tableau 4.2 et tableau 4.3).

Au cours de pêches électriques réalisées en septembre 1981, Kennedy et Strange (1986b) mettent en évidence une corrélation positive de la densité des saumons 0+ avec la profondeur de l'habitat dans le secteur expérimental : les densités les plus importantes des saumons 0+ sont observées dans les habitats de 15 à 25 cm de profondeur, mais les saumons sont également bien représentés dans d'autres profondeurs.

Par contre, les plus fortes densités de saumons 0+ dans le secteur de contrôle (en présence des truites et des saumons plus âgés) sont notées entre 5 et 10 cm de profondeur. Pour l'ensemble de la gamme des profondeurs disponibles, la densité des saumons 0+ dans le secteur de contrôle montre une corrélation négative avec la profondeur de l'eau (Kennedy et Strange, 1986b). En effet, la densité moyenne des saumons 0+ dans les habitats de plus de 25 cm de profondeur est significativement plus faible dans le secteur de contrôle que dans le secteur expérimental (24 contre 230 individus/100 m²).

Tableau 4.2 : Densité moyenne des populations de truites communes et de saumons atlantiques introduits dans les secteurs de contrôle et expérimental du Altnahinch, déterminés par pêche électrique en août-septembre et mars au cours de deux années successives (N.100 m⁻²) (d'après Kennedy et Strange, 1986a).

Poissons		Secteur de contrôle				Secteur expérimental			
		1981		1982		1983		1981	
		Eté	Mars	Eté	Mars	Eté	Mars	Eté	Mars
Saumons	0+	108.4	126.3	104.9	70.5	239.1	171.8	143.0	121.5
	1++	33.5	18.4	51.0	20.9	-	-	63.0	28.9
Truites	0+	31.4	24.5	62.6	15.3	3.6	1.3	9.7	4.4
	1+	32.1	12.8	24.4	5.2	0	0.2	1.6	0.7
	2++	5.9	0.5	7.9	1.3	1.4	0.2	0	0.3

Tableau 4.3 : Longueur moyenne (cm) des truites communes et des saumons atlantiques 0+ et 1+ dans les secteurs de contrôle et expérimental du Altnahinch durant la période d'août 1981 à mars 1983 (écarts-types entre parenthèses) (d'après Kennedy et Strange, 1986a).

Poissons		Secteur de contrôle				Secteur expérimental			
		1981		1982		1983		1981	
		Eté	Mars	Eté	Mars	Eté	Mars	Eté	Mars
Saumons	0+	5.21 (0.53)	6.13 (0.73)	5.69 (0.48)	6.06 (0.56)	6.22 (0.85)	6.66 (1.07)	5.96 (0.71)	6.29 (0.59)
	1++	10.24 (1.19)	10.39 (1.15)	9.93 (1.07)	10.96 (1.33)	-	-	10.40 (1.07)	10.78 (1.28)
Truites	0+	5.61 (0.71)	6.59 (0.85)	6.05 (0.78)	6.60 (0.97)	7.68 (0.51)	9.13 (1.05)	7.11 (0.59)	7.75 (0.98)
	1+	11.13 (1.30)	11.54 (1.35)	11.20 (1.28)	11.48 (1.35)	-	16.30 (0.57)	15.23 (0.88)	16.00 (0.90)

Des résultats similaires sont observés quant à la répartition des saumons 0+ en fonction de la vitesse du courant (tableau 4.4) : la corrélation entre la densité de saumons 0+ et la vitesse du courant est négative dans le secteur expérimental et positive dans le secteur de contrôle (Kennedy et Strange, 1986b).

L'année suivante, en septembre 1982 et en mars 1983, la situation dans le secteur expérimental est différente étant donné que deux classes d'âges du saumon (0+ et 1+) sont maintenant présentes simultanément.

La croissance et la survie des saumons 0+ est toujours nettement plus élevée par rapport à celle du secteur de contrôle, mais cet effet est moins prononcé que l'année précédente (tableau 4.2 et tableau 4.3).

Une constatation similaire est faite quant à la densité des saumons 0+ en fonction de la profondeur de l'habitat : dans le secteur expérimental, la corrélation positive de la densité de saumons 0+ avec la profondeur est moins prononcée par rapport à l'année précédente, mais reste plus élevée par rapport au secteur de contrôle, notamment en ce qui concerne les habitats de plus de 25 cm de profondeur (151,2 individus/m² contre 65,4 individus/m²).

Dans le secteur expérimental, une corrélation négative de la densité de saumons 0+ avec la vitesse du courant est encore clairement mise en évidence au cours de la deuxième année de l'étude, mais de façon moins prononcée que l'année précédente, lorsque les saumons 1+ étaient absents de ce secteur (tableau 4.4) (Kennedy et Strange, 1986b).

Tableau 4.4 : Coefficients de corrélation de la densité des différentes classes d'âge du saumon atlantique et de la truite commune avec la vitesse du courant dans chaque site de capture à l'intérieur des secteurs expérimental et de contrôle dans le Altnahinch en 1981 et 1982 (d'après Kennedy et Strange, 1986b).

Secteur	Espèce	Classe d'âge	1981	1982
Contrôle	Truites	0+	0.781***	0.047
		1+	- 0.776***	- 0.630***
		2++	- 0.579***	- 0.595***
Contrôle	Saumons	0+	0.876***	0.436*
		1++	- 0.493**	- 0.438*
Expérimental	Saumons	0+	- 0.487**	- 0.383*
		1+		-0.377

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$

Ces données indiquent donc qu'en absence de compétition interspécifique des truites, les saumons 0⁺ ont tendance à éviter les habitats à forte vitesse du courant, indépendamment de la profondeur à laquelle ils se trouvent. Cette tendance n'est apparemment que faiblement réduite en présence de saumons plus âgés.

En ce qui concerne les saumons 1⁺, leur densité en 1982 - 1983 n'est que légèrement plus importante dans le secteur expérimental par rapport au secteur de contrôle (tableau 4.2). Toutefois, une immigration d'une partie des saumons 1⁺ du secteur expérimental vers le secteur de contrôle ne peut être exclue. De ce fait, l'expérience de l'Altnahinch ne permet pas de tirer des conclusions sur l'effet de la compétition interspécifique sur les saumons 1⁺.

De plus, aucune différence n'est observée au niveau de la répartition spatiale des saumons 1⁺ dans les deux secteurs : indépendamment de la présence ou de l'absence des truites, la densité des saumons 1⁺ est toujours maximale dans les zones profondes et à faible vitesse du courant.

En ce qui concerne les saumons 0⁺, l'étude expérimentale de Kennedy et Strange (1986 a et b) a donc réussi à mettre en évidence des effets de la compétition intraspécifique des saumons plus âgés et des effets de la compétition interspécifique des truites communes.

Dans la rivière Altnahinch, la présence de saumons plus âgés se traduit par une réduction de la densité et de la taille (de la croissance) des saumons 0⁺, ainsi que par une occupation de l'espace plus restreinte, les saumons 0⁺ se concentrent davantage dans les habitats de faible profondeur (5 à 20 cm).

La présence de truites renforce l'ensemble des tendances citées. Toutefois, l'effet principal de la présence de truites est la restriction de la répartition des saumons 0⁺ aux habitats à forte vitesse du courant.

4.4 Heggenes (1991) et Heggenes et Borgstrøm (1991)

Heggenes (1991) et Heggenes et Borgstrøm (1991) ont étudié la répartition spatiale et les préférences d'habitat d'une classe d'âge de saumon atlantique en situation allopatrique dans la Bølstadbekken, une rivière dans le sud-est de la Norvège caractérisée par l'absence de populations naturelles de poissons. La technique employée est la pêche électrique par transects.

Des alevins de saumon y ont été déversés le 20 mai 1985. Un suivi ultérieur a été réalisé par pêche électrique sur des transects prédéfinis : les caractéristiques du microhabitat ont alors été mesurées sur le lieu de capture de chaque individu (Heggenes, 1991).

Les saumons allopatriques de la Bølstadbekken étaient très tolérants vis-à-vis de la vitesse moyenne du courant. Seuls les habitats à vitesse très faible ($< 10 \text{ cm.s}^{-1}$) et les zones à écoulement très rapide ($> 100 \text{ cm.s}^{-1}$) étaient manifestement évités. Les densités maximales ont été observées entre 20 et 50 cm.s^{-1} (Heggenes, 1991).

Les saumons préféraient des habitats à profondeur de l'ordre de 10 à 30 cm (tacons de taille petite à moyenne) et de 20 à 35 cm (tacons de grande taille). Seuls les habitats très peu profonds ($> 10 \text{ cm}$) ou très profonds ($> 55 \text{ cm}$) étaient évités.

Une forte tolérance des saumons était également notée vis à vis du substrat. A l'exception des zones sablonneuses (granulométrie moyenne inférieure à 8 mm), tous les types de substrats étaient occupés.

Dans une étude annexe, Heggenes et Borgstrøm (1991) notent une différence intéressante de la croissance des tacons à l'échelle locale : la croissance individuelle des tacons dans les habitats à vitesse moyenne (de l'ordre de 30 à 34 cm.s^{-1}) est significativement plus élevée que celle des tacons dans les habitats à écoulement plus rapide (39 à 57 cm.s^{-1}).

Grâce à la croissance rapide, 58 % des saumons allopatriques smoltifiaient et dévalaient déjà au printemps suivant à l'âge 1+, ce qui constitue un fait exceptionnel pour une rivière située à cette latitude (Heggenes et Metcalfe, 1991).

En résumé, cette étude indique que les jeunes saumons occupent une gamme d'habitats nettement plus large en situation allopatrique que celle généralement décrite pour les saumons sympatriques (Symons et Héland, 1978; Baglinière et Champigneulle, 1982; Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985; Kennedy et Strange, 1982; Egglishaw et Hackley, 1982). Trois types de milieux sont toutefois évités : (1) les zones très peu profondes, (2) les zones très profondes et (3) les zones lenticulaires avec un substrat fin. De façon générale, les habitats non occupés par les saumons juvéniles allopatriques étaient nettement plus restreints et plus facilement définissables que les zones préférentielles assez larges (Heggenes, 1991).

5.5 Compétition interspécifique avec la truite arc-en-ciel

Quelques informations intéressantes concernant les capacités compétitives relatives de la truite commune et du saumon atlantique peuvent également être tirées des relations de

compétition que chacune des deux espèces entretient avec la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792)).

Cette espèce originaire du bassin du Nord Pacifique, qui a été introduite pour la pêche récréative dans des rivières de l'Europe et de l'est du continent américain, est souvent considérée comme étant une menace pour les populations de Salmonidae autochtones (Cunjak et Green, 1983, 1984 ; Fausch, 1989).

Différentes études démontrent une forte ressemblance entre les préférences d'habitat des deux espèces de truites (Jenkins, 1969; Lewis, 1969; Shirvell et Dungey, 1983).

Les données actuellement disponibles tendent toutefois à démontrer que la truite arc-en-ciel ne constitue pas un compétiteur sérieux pour la truite commune. Au contraire, Gatz *et al.* (1987) indiquent même l'existence d'une compétition asymétrique très prononcée en faveur de la truite commune.

Si la niche réelle des populations allopatriques des deux espèces se ressemble fortement en situation allopatrique, une ségrégation spatiale très prononcée est observée dans les rivières où la truite commune et la truite arc-en-ciel coexistent. Ainsi, les truites arc-en-ciels sympatriques de toutes classes d'âges occupent des positions à vitesse de courant plus rapide et avec une surface plus turbulente que les populations allopatriques de chacune des deux espèces. D'autres effets de cette compétition asymétrique sont le déplacement, en situation sympatrique, des truites arc-en-ciel 0+ vers des habitats plus profonds et le déplacement des truites arc-en-ciel 1++ vers des zones plus éloignées des berges et à substrat plus grossier (Gatz *et al.*, 1987).

De plus, le déplacement de la niche spatiale de la truite arc-en-ciel s'accompagne d'une réduction de la croissance et de la biomasse de l'espèce par unité de surface. Chez les populations sympatriques étudiées par Gatz *et al.* (1978), la biomasse de la truite arc-en-ciel ne représente en moyenne que 23 % (poissons 0+) et 48 % (poisson 1++) de celle des populations allopatriques.

Dans un ruisseau pyrénéen, Baran *et al.* (1995) arrivent à des conclusions pratiquement identiques : les densités de truites arc-en-ciel sont nettement supérieures chez une population allopatrique par rapport à un ruisseau voisin où l'espèce cohabite avec la truite commune. Dans cette étude, la surface d'abris, la pente et le taux d'occupation par les truites communes adultes expliquent 77 % de la variation de l'occupation de l'habitat chez *Oncorhynchus mykiss*, alors que la surface d'abris disponible explique à elle seule 81 % de la variation dans l'occupation de l'habitat de *Salmo trutta*.

Dans une rivière du Vermont (USA), Hearn et Kynard (1986) se sont intéressés aux effets de la réintroduction du saumon atlantique sur les populations sédentaires de la truite arc-en-ciel. L'étude a mis en évidence une ségrégation interspécifique de l'occupation de l'espace, mais l'expérience de terrain conduite n'a pas permis de déterminer si cette ségrégation était la conséquence d'une compétition.

Dans une expérience annexe conduite en rivière artificielle, une réduction très nette de la densité des jeunes saumons atlantiques fut toutefois mise en évidence dans les habitats profonds et à faible vitesse de courant, où les truites arc-en-ciel se tenaient préférentiellement. Le dénombrement des interactions comportementales a d'ailleurs démontré une plus forte agressivité des truites arc-en-ciel par rapport aux saumons atlantiques, ce qui faisait conclure les auteurs à l'existence d'un mécanisme de ségrégation interactive basé sur le comportement de défense territoriale (Hearn et Kynard, 1986).

4.6 Synthèse

Les résultats obtenus dans les études de la compétition interspécifique entre les juvéniles de la truite commune et du saumon atlantique en rivière indiquent effectivement une croissance réduite et une restriction de la niche chez les tacons du saumon en situation sympatrique. On peut dès lors conclure à l'existence d'une compétition interspécifique (Heggenes *et al.*, 1995).

La principale faiblesse des études de terrain réalisées est l'absence d'explication quant aux mécanismes précis qui interviennent dans la compétition entre les deux espèces.

Chez les Salmonidae en rivière, la ségrégation interactive est généralement le résultat d'une interférence agressive (Kalleberg, 1958; Fausch, 1984; Hearn, 1987). Il paraît dès lors logique de considérer que le changement d'occupation de l'habitat du saumon atlantique en situation sympatrique est le résultat d'une dominance agressive des truites communes. Selon ce scénario, en présence des truites, les saumons juvéniles seraient forcés d'occuper des territoires caractérisés par la combinaison suivante : une vitesse de courant plus rapide, une distance plus élevée par rapport aux abris et/ou une nourriture moins abondante (Heggenes *et al.*, 1995).

Le résultat global d'un déplacement de la niche spatiale serait alors l'augmentation, chez les jeunes saumons, de la dépense énergétique par unité de temps. Même si le taux d'alimentation des saumons était identique en situation allopatrique et sympatrique, une augmentation des coûts métaboliques associée au maintien d'une position d'alimentation (Fausch, 1984) et à la recherche d'un refuge en cas de perturbation (Harvey et Nakamoto, 1997) est alors envisageable.

A côté d'un déplacement de la niche spatiale du saumon en situation sympatrique, le travail expérimental nécessaire pour confirmer cette hypothèse devrait fournir au moins deux types d'informations supplémentaires :

- (1) une observation directe des performances compétitives de chacune des deux espèces dans différents types d'habitats (Fausch, 1988).
- (2) des mesures de croissance individuelle afin d'établir le lien potentiel entre une croissance réduite des saumons et une dominance comportementale des truites (Li et Brocksen, 1977).

5 Etude descriptive de la répartition des truites et des saumons dans une rivière naturelle

5.1 Introduction

Au cours des quinze dernières années, l'étude de la répartition spatiale des Salmonidae en rivière a connu un développement considérable grâce à l'usage de techniques d'observation en plongée (Rimmer *et al.*, 1984; DeGraaf et Bain, 1986; Morantz *et al.*, 1987).

L'avantage principal de l'observation directe et sous eau est lié à l'opportunité de récolter les données sur la répartition de poissons non ou peu perturbés. En ce qui concerne les Salmonidae juvéniles, cette méthode de travail peut fournir des informations qui ne peuvent être obtenues par des techniques classiques telles que la pêche électrique. Par contre, elle n'est pas appropriée pour l'estimation des densités de population des Salmonidae juvéniles et pose des problèmes pratiques dans des rivières turbides, dans les habitats peu profonds, dans les habitats à écoulement très rapide et, dans certaines situations au moins, pour des tacons de petite taille (Cunjak *et al.*, 1988; Heggenes *et al.*, 1990, 1991).

À partir d'observations subaquatiques réalisées dans une rivière norvégienne, Heggenes et Saltveit (1990) ont publié des "courbes d'utilisation de l'habitat" pour des tacons 1+ de truite et du saumon en situation sympatrique naturelle. Cette étude confirme le rôle de la vitesse de courant dans la ségrégation interspécifique, préalablement déjà notée dans plusieurs études effectuées par la pêche électrique (Karlstrøm, 1977; Jones, 1975; Baglinière et Champigneulle, 1982; Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985) : par rapport aux saumons de même âge, les truites 1+ occupent des habitats à vitesse de courant plus élevée et plus proches des cachettes des berges. Les auteurs notent également que le chevauchement interspécifique dans l'utilisation de l'habitat est malgré tout considérable.

En dehors de quelques études réalisées par la pêche électrique (Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985; Kennedy et Strange, 1986b), les données sur la répartition des tacons de la truite et du saumon en situation sympatrique sont plutôt rares, soit à cause d'un faible nombre d'individus 0+ dans les rivières étudiées (Heggenes et Saltveit, 1990), soit parce que les techniques d'observation employées (comptage des poissons à partir de la berge) n'ont pas permis une détermination spécifique des poissons à ce stade de vie (Heggenes *et al.*, 1990, 1991).

Ce chapitre-ci présente une étude descriptive de la répartition des juvéniles de la truite commune et du saumon atlantique. Les observations ont été effectuées en juin 1993 dans une rivière côtière dans l'ouest de l'Irlande. La présence simultanée de tacons 0+ et 1+ des deux espèces permet une description des niches spatiales de différentes classes d'âges de chacune des deux espèces en situation sympatrique naturelle.

La rivière d'étude est située en aval d'un lac d'origine glaciaire. Elle est caractérisée par un débit régulier et un régime thermique relativement stable. À juger par l'observation directe, les densités des juvéniles de la truite commune et du saumon atlantique y sont apparemment très élevées.

La relative stabilité du débit et du régime thermique dans le cours d'eau étudié permettent d'envisager l'existence d'un potentiel élevé pour la compétition intra- et interspécifique : des perturbations de l'environnement abiotique ("les facteurs stochastiques"), tels que les crues ou les sécheresses, qui contribuent à limiter le recrutement des populations de Salmonidae juvéniles dans des ruisseaux plus instables (Erman *et al.*, 1988; Elliott, 1994), y sont apparemment peu importantes.

Il convient de souligner ici que la présente étude est strictement descriptive. Étant donné l'importance économique de la pêche récréative des Salmonidae, l'autorisation d'une manipulation expérimentale des populations ne m'a pas été accordée, ni au cours de mon étude préliminaire sur le Samson (Belgique), ni pour le ruisseau en Irlande sur lequel les résultats présentés ci-dessous ont été récoltés.

L'absence de manipulation des populations, fort regrettable au plan expérimental, m'oblige dès lors à interpréter les données obtenues avec précaution. Sans manipulation expérimentale, il n'est pas possible d'affirmer qu'un chevauchement dans l'utilisation des ressources conduise nécessairement à une compétition, ni, au contraire, qu'une ségrégation spatiale soit le résultat d'une interférence compétitive (Diamond, 1986; Fausch, 1988).

Signalons encore ici que le site d'étude en Irlande avait été choisi après que de sérieuses difficultés d'observations avaient été rencontrées précédemment sur le Samson, un affluent de la Meuse belge (Province de Namur) initialement sélectionné pour l'étude de la microrépartition des truites communes (autochtones) et des saumons atlantiques (introduits). Une première série d'observations subaquatiques y avait été réalisées entre le 23 juillet et le 15 août 1991. L'objectif de cette étude était la mise au point d'un protocole expérimental, une étude expérimentale plus poussée était prévue en 1992.

Les observations en été 1991 avaient été réalisées quelques semaines après le déversement de 3000 saumons 0+ dans le secteur d'étude.

L'été 1991 était particulièrement propice à l'observation subaquatique : les débits stables et les temps ensoleillés permettaient une visibilité adéquate des poissons sur une distance de l'ordre de 1.5 m, ce qui était jugé suffisant pour les poissons juvéniles. Au cours de 7 journées d'observations (durée totale de l'observation : 9 heures) une description du microhabitat avait pu être effectuée pour un total de 40 saumons (âge 0+) et de 70 truites (d'âge 0+ et d'âge $\geq 1+$).

Ces observations prometteuses ont cependant dû être abandonnées l'année suivante. Cette année-là, le débit était plus instable et la transparence de l'eau nettement plus faible, si bien qu'aucune observation adéquate n'avait pu être réalisée. Il a dès lors été décidé de conduire les observations sur un site dont la qualité du bassin versant était plus propice à une transparence élevée de l'eau.

Les maigres résultats obtenus au cours de cette étude préliminaire ne seront pas traités ici.

5.2 Matériel et méthodes

5.2.1 Description du milieu d'étude

L'étude a été effectuée dans un ruisseau oligotrophe du sud-ouest du Comté de Mayo, en République d'Irlande (lat. 53° 38' 20" N, long. 09° 44' 50" W). Le secteur d'étude est situé à une altitude de 30 mètres et à une distance de 3,5 km de la mer (figure 5.1).

Le ruisseau choisi pour cette étude, le Owengarr (bassin du Bundorragha), est l'exutoire d'un lac profond d'origine glaciaire, le Doo Lough. Étant donné le caractère extrêmement oligotrophe de ce lac, la transparence de l'eau du ruisseau-exutoire est exceptionnelle.

Le paysage au niveau du secteur d'étude est constitué de landes tourbeuses et de pelouses acidoclines maigres pâturées par des moutons. Moins de 5 % du bassin versant sont actuellement occupés par des plantations de résineux. Quelques aulnes noirs (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) et quelques vieux chênes pédonculés (*Quercus robur* L.) sont présents le long des berges. On note aussi la présence d'ajoncs d'Europe (*Ulex europaeus* L.) et de rhododendrons (*Rhododendron ponticum* L.) en bordure du ruisseau (figure 5.2).

Au niveau de la station d'étude, la pente moyenne du cours d'eau est de 0.6 %. La largeur du ruisseau varie entre 4.6 m et 6.20 m (moyenne : 5.6 m).

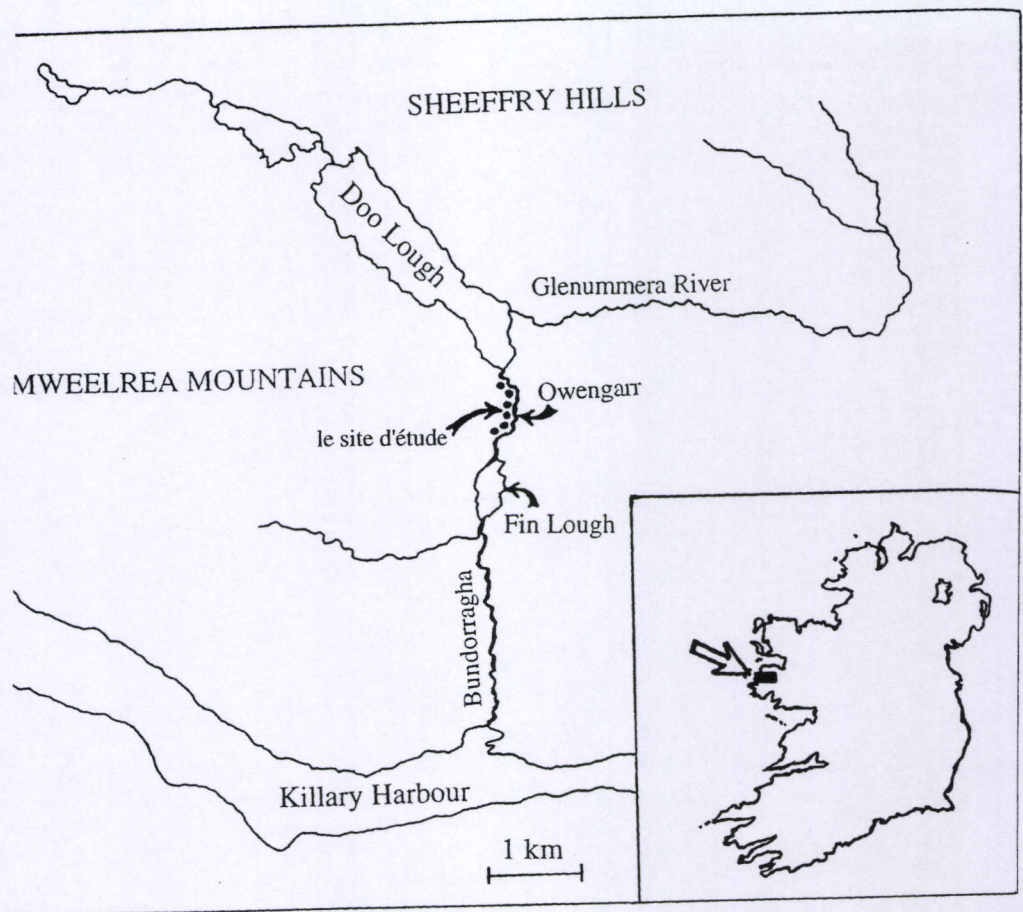


Figure 5.1 : Localisation géographique du secteur d'étude.

La profondeur moyenne de l'eau est de l'ordre de 30 à 40 cm, mais quelques fosses plus profondes (≥ 150 cm) sont notées ci et là. Au cours de la période d'étude, en juin 1993, le débit du ruisseau fluctuait entre 0.4 et 0.6 m³/sec.

La présence d'un lac à l'amont immédiat du secteur d'étude exerce apparemment un effet stabilisateur sur la température et le débit du cours d'eau. La température annuelle de l'eau au niveau du Owengarr varie entre 3 et 19 °C. Au cours de la période d'observation en juin 1993, la température de l'eau, mesurée en début de chaque session d'observation, variait entre 12,3 et 15,5 °C.



Figure 5.2 : Quelques prises de vues du Owengarr au niveau du secteur d'étude.

Le pH de l'eau oscille entre 6.40 et 7.56 (moyenne 7.0) et l'alcalinité entre 3.3 et 13.8 (6.8 mg/l CaCO_3) (P. McGinnity, comm. pers.). La végétation aquatique de la rivière est indicatrice de son caractère oligotrophe : des herbiers constitués de myriophylles à fleurs alternes (*Myriophyllum alterniflorum* DC.), d'une taille de plusieurs mètres, sont localement présents dans les habitats moyennement profonds du cours d'eau.

Dans les habitats peu profonds le long des berges ensoleillées, la littorelle (*Littorella uniflora* (L.) Aschers.) constitue localement un gazon dense d'une hauteur de 5 à 10 cm sur le lit du cours d'eau. Quelques autres macrophytes aquatiques, notamment des nitelles (*Nitella* sp.) et des callitriches (*Callitriche* sp.), ont également été notés.

5.2.2 Les poissons

Le ruisseau abrite des populations anadromes de la truite commune (*Salmo trutta*) et du saumon atlantique (*S. salar*). L'épinoche (*Gasterosteus aculeatus* L.) est également une espèce fréquente, notamment le long des berges et dans les bras morts du cours d'eau. A une seule occasion, une anguille (*Anguilla anguilla* (L.)) fut observée.

Des données concernant l'âge de smoltification des saumons sur le bassin du Bundorragha ont été collectées par Went en 1964 : environ 90 % des smolts dévalent en mer à l'âge 2+, le reste émigre à l'âge 3+. Parmi 33 "finnock" de truite de mer examinés en 1995, 36 % ont dévalé à l'âge 2+ et 64 % à l'âge 3+ (P. McGinnity, comm. pers.).

Aucune donnée n'est disponible à l'heure actuelle quant aux densités de saumons et de truites au niveau du site d'étude.

5.2.3 L'échantillonnage des données

Les observations ont été réalisées entre le 03 et le 30 juin 1993 sur la partie supérieure du cours d'eau, longue d'environ 350 m, pour laquelle une autorisation d'accès avait été délivrée par le propriétaire du site. Aucune prospection n'a cependant été réalisée sur les 50 premiers mètres du ruisseau, juste en aval du Doo Lough.

En fonction des conditions météorologiques, la durée journalière des sessions d'observation subaquatique variait entre 30 et 90 minutes par jour. Les observations ont exclusivement été réalisées entre 10 h 30 et 15 h 00 et par temps ensoleillé, ceci afin d'assurer une visibilité optimale sous eau. Au cours des sessions d'observation, la distance de visibilité minimale sous eau a toujours été de l'ordre de plusieurs mètres.

Au début de chaque session d'observation, quelques dizaines de mètres ont été sélectionnés de façon aléatoire pour étudier la répartition spatiale des poissons (tableau 5.1). Aucun site n'a été prospecté plus d'une seule fois. Il est donc probable qu'aucun poisson n'a été observé plusieurs fois et que les données individuelles soient parfaitement indépendantes.

Tableau 5.1 : Calendrier des observations réalisés. Le niveau de l'eau est lu sur une planche graduée fixée sur une berge du cours d'eau au niveau du secteur d'étude. La température de l'eau est notée en début de chaque session d'observation.

Date	Niveau (cm)	température (°C)	Truite commune (TC)			Saumon atlantique (SA)			total
			TC 0+	TC 1+	TC ≥2+	SA 0+	SA 1+	SA 2+	
03.06.93	62	12,5	6	1	0	5	4	0	16
04.06.93	61	12,3	11	1	1	6	12	0	31
05.06.93	59	14,2	12	1	0	6	11	0	30
07.06.93	58	13,0	2	8	5	4	10	1	30
17.06.93	63	13,1	4	6	3	4	13	0	30
18.06.93	65	12,8	6	5	3	0	8	0	22
21.06.93	59	15,3	4	5	3	3	7	0	22
23.06.93	55	15,5	4	3	8	1	6	0	22
28.06.93	63	15,5	0	19	1	0	10	0	30
30.06.93	63	15,5	0	0	1	2	7	0	10
			49	49	25	31	88	1	243

Au début de chaque session d'observation, le plongeur, muni d'une combinaison de plongée en néoprène, d'un masque et d'un tuba, entre dans l'eau à une dizaine de mètres en aval de la zone d'observation sélectionnée. Dès que la zone d'échantillonnage est atteinte, le plongeur couché dans l'eau se déplace lentement vers l'amont en zigzaguant l'une berge à l'autre, ceci afin d'éviter un biais d'échantillonnage en fonction de la distance par rapport à la berge (Heggenes et Saltveit, 1990).

L'objectif de l'observation subaquatique est le marquage et la description de positions qu'occupent les poissons à l'intérieur du cours d'eau.

Dès qu'un poisson est repéré sur le substrat ou en nage libre dans la colonne d'eau, il est observé pendant une durée d'environ 5 minutes pour s'assurer qu'il occupe une position non perturbée par l'observateur. Les positions occupées par des poissons manifestement perturbés ne sont pas marquées.

En pratique, un poisson est considéré comme perturbé lorsqu'il adopte un comportement atypique, effectue des déplacements rapides sans retour à la station de départ ou fixe le plongeur "du coin de l'oeil" tout en maintenant une position au-dessus du substrat. J'ai

noté que la méfiance et la distance de fuite augmente très sensiblement avec la taille des individus : si les truitelles et les saumons 0⁺ se laissent pratiquement toucher, les individus de plus grande taille (longueur ≥ 20 cm) ont fréquemment une distance de fuite supérieure à 1,5 mètre ou plus.

L'identification spécifique des truites et des saumons est réalisée à l'aide de la coloration de leur nageoire adipeuse: celle-ci est rouge-orangée chez les truites communes et grise chez les jeunes saumons atlantiques. La forme plus arrondie des "marques des tacons", la plus grande taille des nageoires pectorales et l'absence d'un liseré blanc sur le bord antérieur des nageoires anale et dorsale chez les jeunes saumons constituent également des bons critères d'identification par rapport aux truites, y compris pour les individus d'âge 0⁺.

La longueur totale de chaque poisson est déterminée au cm près en associant les positions de sa tête et de sa queue avec des objets adjacents du fond de la rivière, comme cela avait été décrit par Fausch et White (1986) et par Heggenes et Saltveit (1990). La distance entre ces objets est ensuite mesurée à l'aide d'une planche graduée. La hauteur de la position du poisson par rapport au substrat est estimée de la même façon.

A plusieurs reprises, il est noté que des poissons sont "groupés" à un endroit donné du cours d'eau. Sans pour autant posséder le comportement homogène d'un banc, ces poissons, positionnés à quelques dizaines de cm les uns des autres, montrent des réactions communes. A l'intérieur de tels groupes, chaque poisson occupe néanmoins un poste fixe. Les positions de ces poissons sont donc également notés individuellement.

Finalement, après vérification du comportement normal du poisson, une pierre numérotée, de couleur fluorescente, est déposée sur le substrat au niveau de la position du poisson. La longueur du poisson et la hauteur de sa position par rapport au substrat sont notées sous eau sur une planche transparente en Plexiglas, égratignée avec du papier-sable et munie d'une graduation centimétrique.

Après le dépôt d'une marque numérotée sur le fond, la composition du substrat est notée selon la méthode préconisée par Bain *et al.* (1985). A l'aide de la planche en Plexiglas, une surface rectangulaire de 20 sur 25 cm est délimitée sur le fond autour de la marque déposée. La surface ainsi définie est alors partagée en 20 cellules de surface égale (5 x 5 cm). Ensuite, la granulométrie dominante dans chacune de ces 20 cellules est estimée visuellement et codifiée selon l'échelle granulométrique modifiée de Wentworth (tableau 5.2). A partir des 20 données ainsi obtenues, une moyenne (= indice de rugosité du

substrat) et un écart-type (= indice de variabilité du substrat) peuvent alors être calculés pour chaque position marquée.

Tableau 5.2 : Système de classification de la granulométrie du substrat selon l'échelle de Wentworth (modifié d'après Bain *et al.*, 1985).

Type de substrat	Classe de taille (mm)	Code
Particules fines, limon		1
Sable		2
Gravier	> 2 - 16	3
Galets	16.1 - 64	4
Cailloux	64.1 - 256	5
Blocs de pierre	> 256	6
Roche-mère anguleuse		7

Dans les zones peu profondes le long des berges du cours d'eau, les truitelles 0+ occupent fréquemment des postes dans le gazon de littorelles. En complément aux mesures de granulométrie, la présence d'un gazon de littorelles sur le substrat autour de la marque a donc également été notée.

En résumé, les variables suivantes sont notées au cours de l'observation subaquatique :

- la taille et l'espèce du poisson;
- la hauteur de la position du poisson par rapport au substrat;
- l'appartenance d'un poisson à un groupe d'individus (comportement grégaire);
- la granulométrie du substrat au niveau de la position du poisson;
- la présence de littorelles au niveau de la position du poisson.

Ensuite, après la session d'observation en plongée, les variables suivantes sont notées le jour-même pour chaque position marquée :

- la profondeur de l'eau à la station du poisson;
- la vitesse de courant moyenne, mesurée à l'aide d'un courantomètre de type OTT, muni d'une hélice de 3 cm de diamètre (durée d'une mesure: 30 secondes);
- la vitesse de courant en surface, mesurée à 1 cm en-dessous de la surface de l'eau, au-dessus de la station du poisson, à l'aide du même courantomètre;
- la vitesse de courant maximale, c'est à dire la vitesse la plus élevée mesurée dans un rayon de 60 cm autour de la station du poisson (Fausch et White, 1981);
- la distance minimale de la position du poisson par rapport à une berge enherbée. Ce type de berge est colonisé par une végétation terrestre et présente des affleurements

du sol. Les gravières en pente douce, qui n'offrent pas de refuge ni de cachettes aux poissons, ne sont pas pris en compte dans cette définition. Ceci explique pourquoi la distance mesurée est parfois supérieure à la moitié de la largeur maximale du cours d'eau;

- la distance minimale de la position du poisson par rapport à une végétation aquatique potentiellement apte à constituer une cachette pour le poisson. Il s'agit essentiellement de touffes de *Myriophyllum alterniflorum*;
- la distance minimale de la position du poisson par rapport à une racine d'arbre ou une végétation terrestre submergée potentiellement apte à constituer une cachette pour le poisson. Ce type de refuge est principalement fourni par des racines d'aulnes glutineux (*Alnus glutinosa*) et d'autres arbres ainsi par des branches submergées de l'ajonc (*Ulex europaeus*) et d'autres espèces de buissons présents le long des berges;
- la distance minimale de la position du poisson par rapport à une cachette du substrat défini comme toute structure non-végétale du substrat potentiellement apte à constituer une cachette pour le poisson (blocs de pierre ou blocs de tourbe);
- la turbulence de la surface de l'eau, mesurée sur une échelle allant de 1 à 10. Le principe de mesure consiste à lire une phrase en caractère "Times" de couleur noire sur une feuille blanche plastifiée. Chaque code de 1 à 10 correspond à une taille de caractère (tableau 5.3). Le code correspondant au texte le plus petit permettant une lecture correcte sur une feuille tenue à 10 cm en-dessous de la surface est retenu comme valeur de la turbulence.

Tableau 5.3 : Taille des caractères utilisés pour la détermination du niveau de turbulence de la surface de l'eau.

Code de turbulence	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Taille de caractère	12	14	18	24	36	48	60	72	84	96
Hauteur des lettres (mm)	2	3	4	5	8	10	12	15	17	20

5.2.4 Groupement des poissons pour l'analyse des données

Au cours des observations en plongée, une détermination spécifique des poissons a toujours été possible (cfr. plus haut). La taille des truites observées varie entre 3 et 37 cm, celle des saumons entre 2,5 cm et 22 cm. Pour chaque espèce, trois classes de tailles, correspondant à des classes d'âges différentes ont pu être distinguées (figure 5.3).

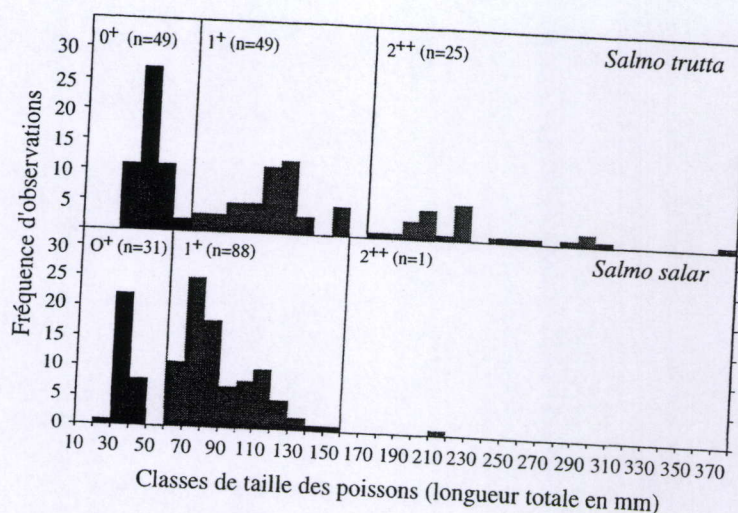


Figure 5.3 : Distribution de fréquence des tailles des truites ($n = 123$) et des saumons ($n = 120$) observés dans le Owengarr en juin 1993. Les barres verticales illustrent les tailles limites définies pour délimiter les différentes classes d'âges chez les deux espèces.

Chez le saumon atlantique, la classe de tailles correspondant aux tacons 0+ est clairement distincte de celle des saumons plus âgés. Ces derniers montrent une distribution bimodale très nette, ce qui suggère l'existence d'une hétérogénéité dans l'âge de smoltification (Heggenes et Metcalfe, 1991). A l'exception d'un saumon de taille exceptionnellement élevée (22 cm), tous les individus de taille supérieure à 6 cm ont été regroupés dans une seule classe de taille appelée "saumons 1+", correspondant très probablement aux poissons de cet âge. Le saumon de 22 cm de longueur a été exclu de l'analyse ultérieure des données.

Chez la truite commune, les classes de tailles des tacons 0+ et 1+ sont moins bien différenciées. J'ai délibérément fixé une limite au niveau des tailles de ≤ 6 cm et de > 6 cm pour distinguer ces deux groupes. De la même façon, l'ensemble des truites de taille > 70 mm a été regroupé sous le terme "truites $\geq 2+$ ".

En résumé, les classes suivantes ont été constituées :

- truites communes (TC) :		
groupe 1 : > 30 - ≤ 60 mm	(n = 49)	truites communes 0+ (TC 0+)
groupe 2 : > 60 - ≤ 160 mm	(n = 49)	truites communes 1+ (TC 1+)
groupe 3 : > 170 mm	(n = 25)	truites communes ≥ 2+ (TC ≥2+)
- saumons atlantiques (SA) :		
groupe 1 : > 20 - ≤ 50 mm	(n = 31)	saumons atlantiques 0+ (SA 0+)
groupe 2 : > 60 - ≤ 160 mm	(n = 88)	saumons atlantiques 1+ (SA 1+)
groupe 3 : > 200 mm	(n = 1)	poisson exclu de l'analyse des données

5.2.5 Traitement statistique des données

5.2.5.1 Comparaison des moyennes

La comparaison de la répartition spatiale des différentes classes d'âges des deux espèces est effectuée séparément pour chaque variable d'habitat à l'aide d'une Analyse de la variance à un critère de classification fixe (Anova 1) (Dagnelie, 1970). Les tests de comparaison de moyennes ont été réalisés à l'aide du logiciel Statistica (Stat-Soft), version 4.1. pour Macintosh.

Le test de Bartlett (test de Chi-carré), inclus dans le programme Statistica, est utilisé pour tester l'homogénéité des variances entre les populations.

Lorsque l'homogénéité des variances n'a pu être rejetée et lorsque l'analyse de la variance a conduit au rejet de l'hypothèse d'égalité des moyennes, des comparaisons particulières de deux ou plusieurs moyennes ont pu être réalisées par la méthode des contrastes orthogonaux (Dagnelie, 1970).

Alternativement, en cas de rejet de l'homogénéité des variances, certaines comparaisons entre deux moyennes ont été effectuées à l'aide du test non-paramétrique de Mann-Whitney (Dagnelie, 1970).

5.2.5.2 Analyse discriminante

5.2.5.2.1 Description générale

L'analyse discriminante, également appelée analyse canonique, est une technique d'analyse multivariée. Parmi un ensemble de variables, elle identifie celles qui permettent la meilleure discrimination entre deux ou plusieurs groupes préalablement définies par l'expérimentateur (Legendre et Legendre, 1979).

L'application classique de l'analyse discriminante consiste à produire, à partir d'un ensemble d'objets répartis dans plusieurs groupes, des fonctions de classification qui permettent ensuite d'attribuer de nouveaux objets à l'un des groupes (Legendre et Legendre, 1979).

Les conditions suivantes doivent être remplies :

- les données sont des variables quantitatives;
- la matrice des données doit être complète;
- l'appartenance de chaque individu à l'un ou l'autre groupe est connu;
- les objets de chaque groupe proviennent d'une distribution multivariée normale;
- l'homogénéité des variances entre groupes ne peut être rejetée pour les variables employées.

Le problème de l'analyse discriminante consiste à trouver des combinaisons linéaires de variables discriminantes qui maximisent la différence entre les groupes tout en minimisant la variabilité à l'intérieur de chaque groupe. A partir des matrices de dispersion, le logiciel calcule la variabilité à l'intérieur de tous les groupes et la variabilité entre ces groupes. Il recherche ensuite les valeurs et les vecteurs propres de la matrice qui maximisent le rapport de la dispersion intergroupe à la dispersion intragroupe. Ces vecteurs propres subissent une transformation de telle façon que la variance entre les groupes soit toujours maximale. Les axes canoniques obtenus décrivent alors la variabilité entre les groupes, le premier axe canonique indiquant la direction de la plus grande variabilité et ainsi de suite pour les axes canoniques successifs (Legendre et Legendre, 1984).

L'analyse discriminante est réalisée à l'aide du logiciel Statistica (Stat-Soft), version 4.1. pour Macintosh.

5.2.5.2.2 Discrimination à but descriptif

Parmi l'ensemble des variables, définissons celles qui contribuent de façon statistiquement significative à la discrimination entre les différentes classes.

Le calcul des fonctions discriminantes est réalisé à l'aide d'une procédure par étapes. Celle-ci consiste à chercher successivement le sous-ensemble de variables assurant la meilleure discrimination, en adjoignant, à chaque pas, une variable supplémentaire au sous-ensemble retenu au pas précédent.

Il convient de remarquer ici que le concept de discrimination recouvre deux notions bien distinctes (la seconde impliquant la première) : d'une part, une bonne séparation entre les

classes (on veut mettre en évidence une frontière telle que les classes ne se chevauchent pas ou très peu); d'autre part, le fait que cette séparation soit statistiquement significative.

Pour chaque variable incluse dans l'analyse, l'existence de différences entre les groupes est testée à l'aide du λ (lambda) de Wilks. La valeur de λ varie entre 1 (pas de dispersion intergroupe ou pas de pouvoir discriminant) et 0.0 (pouvoir discriminant maximum).

Le logiciel calcule également les probabilités (P) associées à chaque variable. Si P est très faible ($P > 0.00001$) pour une variable donnée, cette dernière a généralement un λ de Wilks faible et un $F \geq 4$. Son pouvoir discriminant est grand.

La signification statistique de la contribution de la variable à la discrimination entre les groupes est testée à l'aide de la valeur F. En pratique, on procède de la manière suivante.

- si $F \geq 4$: la variable est retenue dans le modèle, sa contribution à la discrimination des groupes est importante;
- si $F \leq 3$: la variable n'est pas retenue dans le modèle, c'est à dire que sa contribution à la discrimination des groupes est négligeable ou nulle.

Lorsque cette procédure de sélection est achevée, le logiciel calcule des fonctions discriminantes (ou "variables canoniques") permettant de trouver la position dans l'espace canonique des objets étudiés. Ces fonctions sont indépendantes, ou *orthogonales*, ce qui signifie que leur contribution à la discrimination entre groupes ne se chevauche pas.

5.2.5.2.3 Discrimination à but décisionnel

Une fois que le modèle est finalisé et les fonctions discriminantes calculées à partir des variables centrées réduites, il s'agit de savoir à quel point le modèle permet de prédire l'appartenance d'un objet nouveau à un groupe particulier.

Ce sont les fonctions de classifications, calculées à partir des variables d'origines non transformées, qui permettent de calculer la probabilité qu'un spécimen fasse partie d'un des groupes définis préalablement.

Il existe autant de fonctions de classifications qu'il y a de groupes. Pour un individu donné, une fonction appartenant à un groupe donné permet le calcul d'un score de classement de l'objet pour ce groupe. La procédure de classement consiste alors à attribuer l'individu au groupe pour lequel le score de classement le plus élevé est obtenu.

Dans cette étude, l'objectif du classement est l'étude du degré de chevauchement des niches spatiales entre les différents groupes de poissons : les individus utilisés dans la

procédure de classement sont donc les mêmes que ceux employés pour le calcul des fonctions discriminantes.

5.3 Résultats

5.3.1 Comparaison des moyennes

Le traitement des données a été effectué sur un ensemble de 242 poissons (119 saumons et 123 truites). Les résultats des analyses de variance réalisées sur 5 groupes de poissons sont présentés en Annexe 1. Le tableau 5.3 résume les résultats des comparaisons entre les groupes par la méthode des contrastes.

Tableau 5.3 : Synthèse des résultats de comparaison de moyennes entre groupes de poissons obtenues par la méthode des contrastes (nombre de poissons : TC 0⁺ : 49; TC 1⁺ : 49; TC ≥2⁺ : 25; SA 0⁺ : 31; SA 1⁺ : 88). Pour chaque variable, les groupes de poissons sont rangés par ordre de grandeur croissant de la valeur moyenne. Le niveau de signification statistique est indiqué comme suit :
= : $p > 0.05$; < : $p < 0.05$; << : $p < 0.005$; <<< : $p < 0.001$.

Profondeur de l'eau	TC 0 ⁺ <<< (SA 0 ⁺ <<< (SA 1 ⁺ <<< (TC 1 ⁺ << TC ≥2 ⁺)))
Vitesse de courant moyenne	TC 1 ⁺ <<< (TC ≥2 ⁺ <<< (SA 1 ⁺ = SA 0 ⁺))
Vitesse de courant en surface	TC 1 ⁺ <<< (TC ≥2 ⁺ <<< (SA 1 ⁺ = SA 0 ⁺))
Vitesse de courant maximale	TC 0 ⁺ <<< (TC 1 ⁺ <<< (TC ≥2 ⁺ <<< (SA 1 ⁺ = SA 0 ⁺)))
Turbulence en surface	TC 0 ⁺ <<< (TC 1 ⁺ <<< (SA 0 ⁺ = SA 1 ⁺ = TC ≥2 ⁺))
Distance / berges enherbées	TC 0 ⁺ <<< (TC 1 ⁺ <<< (SA 0 ⁺ < (TC ≥2 ⁺ = SA 1 ⁺)))
Distance / racines	TC 0 ⁺ <<< (TC 1 ⁺ <<< (TC ≥2 ⁺ = SA 0 ⁺ = SA 1 ⁺))
Distance / végétation aquatique	(SA 0 ⁺ = TC 0 ⁺ = SA 1 ⁺ = TC 1 ⁺) <<< TC ≥2 ⁺
Rugosité du substrat	TC 0 ⁺ <<< (SA 0 ⁺ <<< (SA 1 ⁺ = TC ≥2 ⁺))
Variabilité du substrat	SA 0 ⁺ <<< (SA 1 ⁺ = TC ≥2 ⁺)
Distance / caches	aucune différence observée

Sur plusieurs variables d'habitat, la mise en évidence d'une hétérogénéité des variances a contraint à exclure les truites 0⁺ de l'analyse. Par rapport aux autres groupes de poissons, les truites 0⁺ présentent en effet une variance nettement plus faible pour les leurs de vitesse de courant moyenne, de vitesse de courant en surface et de variabilité du substrat. Cette hétérogénéité des variances n'a pas pu être corrigée par une transformation des données.

Pour les trois variables citées ci-dessus, les truites 0⁺ possédaient toutefois des valeurs nettement plus faibles par rapport aux autres groupes. Le test de Mann-Whitney permet d'illustrer cette différence (le groupe de comparaison est le groupe de poissons qui possède, parmi les groupes retenus pour l'Analyse de la variance, la valeur moyenne la plus faible pour la variable d'habitat en question) :

- la moyenne de la vitesse de courant moyenne au niveau des positions des truites 0⁺ (20.1 ± 10.1 cm/s.) est significativement plus faible que chez les truites 1⁺ (35.7 ± 28.5 cm/s.) ($U = 177.5$, $p < 0.0001$).
- la valeur moyenne de vitesse du courant en surface au niveau des positions des truites 0⁺ (8.3 ± 3.6 cm/s.) est significativement plus faible que chez les truites 1⁺ (21.2 ± 14.9 cm/s.) ($U = 283.5$, $p < 0.0001$).
- la valeur moyenne de la variabilité du substrat au niveau des positions des truites 0⁺ (0.2 ± 0.6) est significativement plus basse que chez les saumons 0⁺ (1.1 ± 0.6) ($U = 304.0$, $p < 0.0001$).

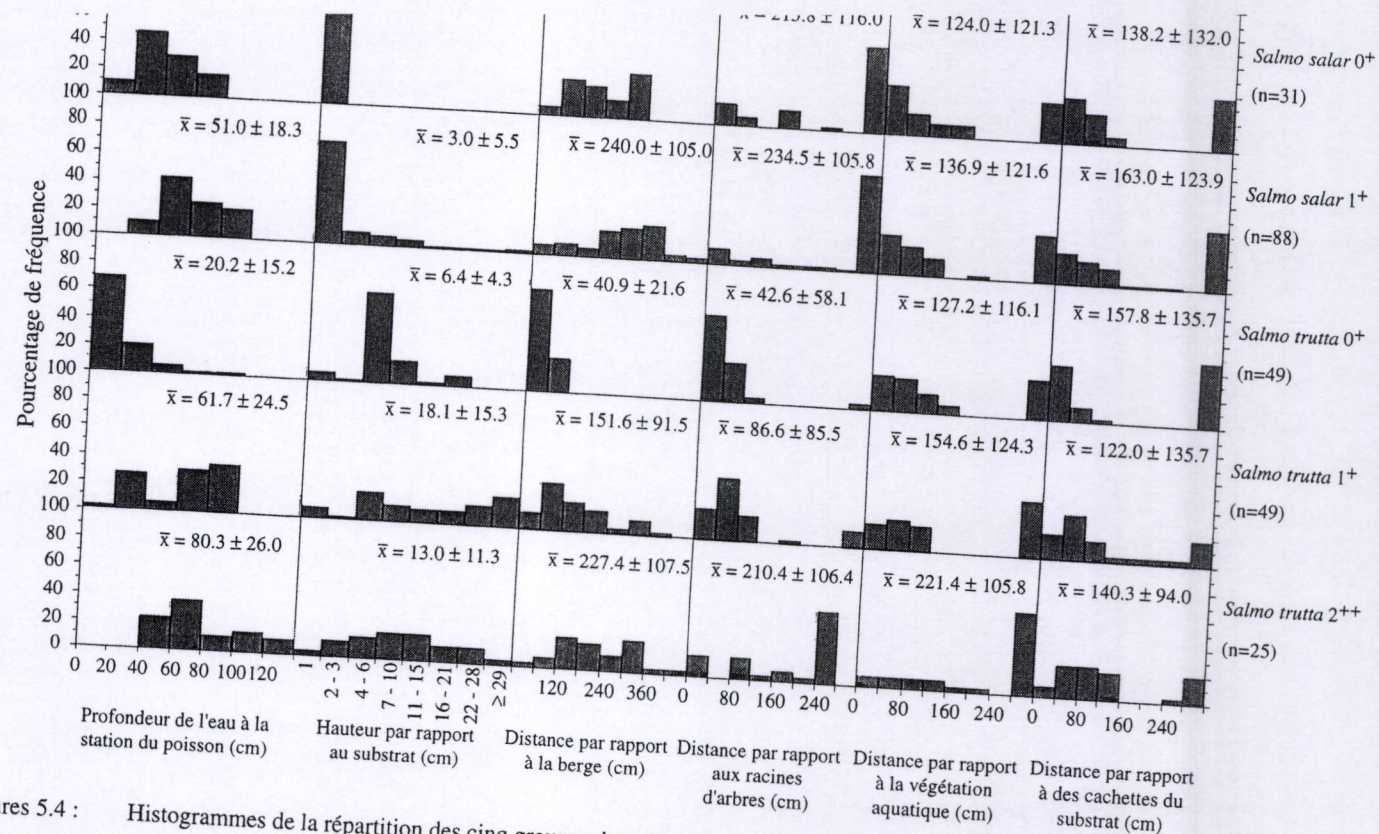
Des problèmes par rapport à l'homogénéité des variances sont également apparus avec la classe des truites 1⁺ : une variance plus élevée par rapport aux autres groupes est observée ici pour la variabilité du substrat et la rugosité du substrat. Pour ces deux variables, les truites 1⁺ ont donc également du être exclues du traitement des données par l'analyse de la variance.

5.3.2 Description de l'habitat pour chaque groupe de poissons

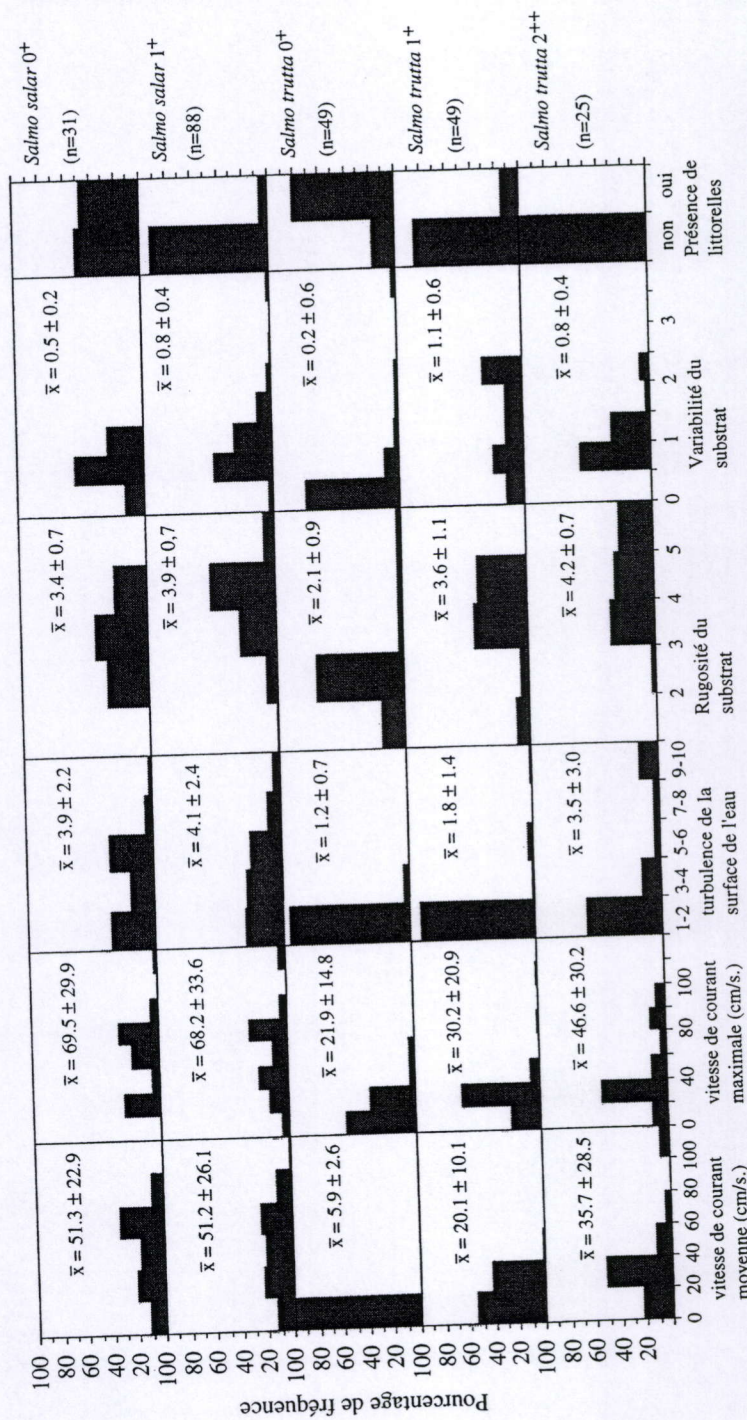
A partir des tests statistiques présentés dans la section précédente, le microhabitat peut être décrit pour chaque groupe (à noter que les valeurs entre parenthèses représentent des moyennes ± 1 écart-type) (figures 5.4 et 5.5) :

- truites 0⁺ (n = 49)

Les positions occupées par les truites 0⁺ se situent le plus souvent dans des zones de faible profondeur (20.2 ± 15.2 cm), à proximité immédiate des berges colonisées par une végétation terrestre (distance moyenne : 40.9 cm) et à proximité des racines d'arbres (distance moyenne : 42.6 ± 58.1 cm). Au niveau de la position des truitelles, le substrat est le plus souvent uniformément composé de limons ou de sables (rugosité moyenne du substrat : 2.1 ± 0.9 ; variabilité du substrat : 0.2 ± 0.6). Plus de 80 % des truites 0⁺ sont observées sur le gazon de littorales.



Figures 5.4 : Histogrammes de la répartition des cinq groupes de poissons en fonction de la profondeur de l'eau, de la hauteur du poisson par rapport au substrat, de la distance par rapport aux berges enherbées, de la distance par rapport aux racines d'arbres, de la distance par rapport à la végétation aquatique (herbiers à *Myriophyllum*) et de la distance par rapport à des cachettes du substrat.



Figures 5.5 : Histogrammes de la répartition des cinq groupes de poissons en fonction de la vitesse de courant moyenne de la colonne d'eau, de la vitesse de courant maximale dans un rayon de 60 cm autour de la station du poisson, de la turbulence en surface, de la rugosité du substrat, de la variabilité du substrat et de la présence ou non de gazon de littorales (*Littorella uniflora*) au niveau de la station des poissons.

La vitesse de courant moyenne (5.9 ± 2.6 cm/s.), la vitesse de courant en surface (8.4 ± 3.7 cm/s.) et la vitesse de courant maximale (21.9 ± 14.8 cm/s.) au niveau des positions occupées par les truitelles 0+ sont nettement plus faibles que celles des positions occupées par les saumons 0+ et par les poissons plus âgés. De plus, la surface de l'eau au niveau des positions des truites 0+ est généralement lisse (turbulence moyenne : 1.2 ± 0.7).

Malgré leur petite taille, les truites 0+ dans le Owengarr pouvaient souvent être repérées sous eau à partir d'une distance supérieure à 1 mètre. Les habitats typiquement occupés par les truites, d'une superficie de l'ordre de quelques mètres carrés, abritaient le plus souvent entre 2 et 7 individus. Ceux-ci étaient tous positionnés entre ou juste au-dessus des tiges de littorelles, à une hauteur de 4 à 8 cm par rapport au substrat (hauteur moyenne par rapport au substrat : 6.4 ± 4.3 cm).

- truites 1+ (n = 49)

Les positions des truites 1+ sont caractérisées par une forte variabilité au niveau de la profondeur de la colonne d'eau à la station du poisson (61.7 ± 24.5 cm). Les distances moyennes par rapport aux berges enherbées (151.6 ± 91.5 cm) et par rapport aux racines (86.6 ± 85.5 cm) sont significativement plus élevées que celles des postes occupés par les truites 0+, mais plus faibles que chez les trois autres groupes de poissons. Cependant, contrairement aux truites 0+, les truites 1+ se trouvent davantage à proximité des racines qu'à proximité des berges colonisées par une végétation terrestre (ce qui s'explique par l'extension des racines à l'intérieur du cours d'eau).

La rugosité du substrat au niveau des postes des truites 1+ est plus variable que chez les autres groupes de poissons. La plupart des truites 1+ sont néanmoins observées sur un substrat dominé par des graviers et des galets (rugosité: 3.6 ± 1.1 ; variabilité: 1.1 ± 0.6). Contrairement aux truites 0+, moins de 15 % des truites 1+ sont observées dans le gazon de littorelles.

La vitesse de courant moyenne (20.1 ± 10.1 cm/s.), la vitesse en surface (21.2 ± 14.9 cm/s.) et la vitesse maximale (30.2 ± 20.9 cm/s.) des postes des truites 1+ sont nettement plus élevées que chez les truites 0+, mais plus faibles que chez les trois autres groupes de poissons. La turbulence en surface est également assez faible par rapport à celle des postes des saumons et des truites $\geq 2+$ (turbulence moyenne : 1.8 ± 1.4).

Comparée aux autres groupes de poissons, la hauteur par rapport au substrat des truites 1+ est nettement plus variable (18.1 ± 15.3 cm). La forte variabilité des postes des truites 1+ au niveau de la profondeur, de la hauteur par rapport au substrat et de la rugosité du substrat s'explique probablement par l'existence de plusieurs tactiques

différentes au niveau de l'occupation de l'espace : à côtés des individus sédentaires, des individus grégaires ont en effet régulièrement été observé (figure 5.6).

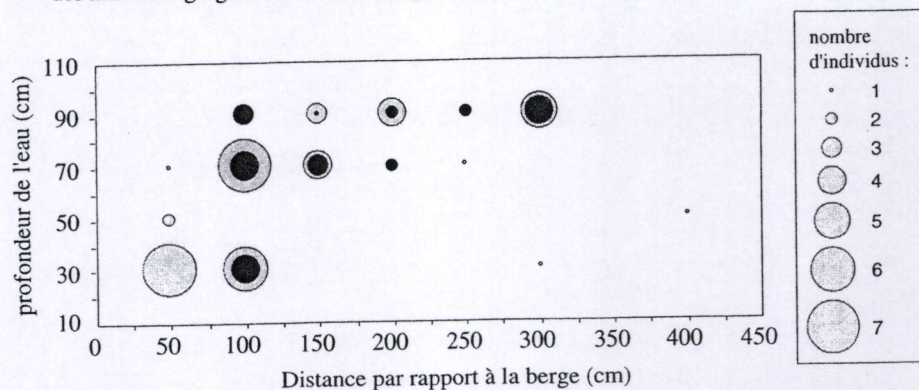


Figure 5.6 : Répartition des truites 1+ (n = 49) en fonction de la profondeur de l'eau et de la distance par rapport à la berge. Les cercles extérieurs (clairs) représentent le nombre total de truites 1+ par catégorie d'habitat. Les cercles intérieurs (foncés) représentent le nombre d'individus à comportement grégaire par catégorie d'habitat. Parmi les truites 1+, la proportion des truites grégaires augmente clairement avec la distance par rapport à la berge.

- truites 2+ (n = 25)

Les truites $\geq 2+$ sont généralement observées dans des habitats plus profonds (80.3 ± 26.0 cm) que les autres poissons. La distance par rapport aux berges enherbées (227.4 ± 107.5 cm) et la distance par rapport aux racines (210.4 ± 106.4) sont également plus élevées que celles des truites plus jeunes; toutefois, ces valeurs ne sont pas différentes de celles observées pour les postes des saumons 1+.

Le substrat au niveau des postes des truites 2+ est composé d'une fraction variable de galets, de cailloux et de blocs de pierres. La variabilité de la composition du substrat est semblable à celle observée pour les positions des saumons 1+ (0.8 ± 0.4) mais la rugosité est légèrement plus importante (4.2 ± 0.7 contre 3.9 ± 0.7), sans que cette différence ne soit vraiment significative.

Les postes des truites 2+ sont significativement plus éloignés par rapport aux herbiers aquatiques (principalement composé de touffes de *Myriophyllum*) que ceux des 4 autres groupes de poissons. Signalons également qu'aucune truite 2+ n'a été observée sur un gazon à littorales.

La plupart des truites 2⁺ occupent des postes de chasse à une hauteur de 2 à 28 cm par rapport au substrat (moyenne : 13.0 ± 11.3 cm).

La vitesse de courant moyenne (35.6 ± 28.4 cm/s.), la vitesse en surface (38.3 ± 25.6 cm/s.) et la vitesse maximale (46.6 ± 30.2 cm/s.) au niveau des postes des truites 2⁺ sont significativement plus élevées que chez les truites plus jeunes, mais plus faibles que chez les saumons 0⁺ et 1⁺. La turbulence en surface est également un peu plus faible que celle notée au niveau des postes des deux classes d'âge du saumon, mais cette différence n'est pas significative.

- **Saumons 0⁺ (n = 31)**

Les positions occupées par les saumons 0⁺ se situent le plus souvent dans des zones de faible profondeur (39.8 ± 17.0 cm), à forte distance des berges colonisées par une végétation terrestre (distance moyenne : 173.9 ± 85.6 cm) et loin des racines d'arbres (distance moyenne : 215.8 ± 116.0 cm). Le substrat est le plus souvent composé d'un mélange assez homogène de graviers et de galets (rugosité du substrat : 3.4 ± 0.7 ; variabilité du substrat : 0.5 ± 0.2). Près de la moitié des saumons 0⁺ (48 %) sont observés dans des zones colonisées par les littorelles.

Les valeurs de vitesse de courant moyenne (51.3 ± 22.9 cm/s.), de vitesse de courant en surface (57.7 ± 26.7 cm/s.) et de vitesse de courant maximale (69.5 ± 29.9 cm/s.) au niveau des positions des saumons 0⁺ sont significativement plus élevées que celles au niveau des postes des différentes classes d'âge de la truite. Au niveau de la vitesse de courant, aucune différence significative n'a pu être mise en évidence par rapport aux positions des saumons plus âgés. De plus, les postes des saumons 0⁺ sont également caractérisés par une forte turbulence au niveau de la surface de l'eau (3.9 ± 2.2).

Etant donné leur coloration cryptique, la détection des saumons 0⁺ s'est avérée nettement plus difficile que celle des truitelles de même âge; d'autant plus que les saumons 0⁺, contrairement aux truitelles, restent toujours posés sur le substrat même. Aucune concentration locale des saumons 0⁺ n'a pu être observée; l'impression générale était donc l'existence d'une répartition assez uniforme des saumons 0⁺ au niveau des vastes superficies occupées par les radiers à écoulement rapide.

- **saumons 1⁺ (n = 88)**

Au niveau des positions occupées par les saumons 1⁺, la profondeur de l'eau (51.0 ± 18.3 cm) est en moyenne plus élevée par rapport à celle des postes occupés par les saumons 0⁺. Elle est toutefois plus faible que celle observée chez les truites 1⁺ et $\geq 2^+$.

Les saumons 1⁺ sont généralement positionnés à bonne distance des berges enherbées (distance moyenne : 240.0 ± 105.0 cm) et loin des racines d'arbres (distance moyenne : 234.5 ± 105.8 cm). Moins de 10 % des saumons 1⁺ sont observés dans le gazon à littorales.

Le substrat au niveau des postes des saumons 1⁺ est plus variable et plus grossier que celui au niveau des postes des saumons 0⁺; il est le plus souvent composé d'un mélange de graviers, de galets et de cailloux (rugosité du substrat : 3.9 ± 0.7 ; variabilité du substrat : 0.8 ± 0.4).

Les valeurs de vitesse de courant moyenne (51.2 ± 26.1 cm/s.), de vitesse de courant en surface (59.7 ± 29.7 cm/s.) et de vitesse de courant maximale (68.2 ± 33.6 cm/s.) sont significativement plus élevées que celles observées chez les différentes classes d'âges de la truite, mais similaires à celles observées chez les saumons plus jeunes. Les postes des saumons 1⁺ sont d'ailleurs également caractérisés par une forte turbulence au niveau de la surface de l'eau (turbulence moyenne : 3.9 ± 2.2). En ce qui concerne la vitesse de courant et la turbulence en surface, les habitats occupés par les deux classes d'âges du saumon sont donc essentiellement similaires.

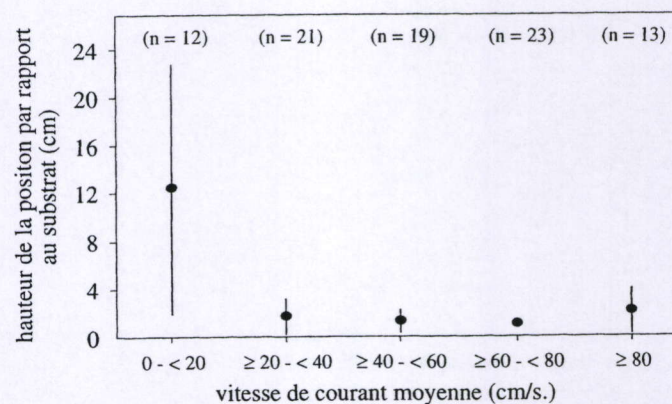


Figure 5.7 : Hauteur de la position des saumons 1⁺ (moyenne \pm 1 écart-type) en fonction de la vitesse de courant moyenne au niveau de la station du poisson.

Plus de 80 % des saumons 1⁺ occupent des postes d'alimentation sur le substrat même. La hauteur par rapport au substrat des positions des saumons 1⁺ varie cependant en fonction de la vitesse du courant : seuls les saumons dans les habitats à vitesse moyenne inférieure à 20 cm/sec occupent régulièrement des postes en nage

libre dans la colonne d'eau (figure 5.7). Contrairement aux truites 1+, un comportement grégaire n'a été observé que chez 2 parmi les 88 saumons 1+.

5.3.3 Analyse discriminante

5.3.3.1 Introduction

L'analyse discriminante a été effectuée dans les deux objectifs suivants :

- (1) identifier les variables qui contribuent le mieux à la ségrégation des groupes;
- (2) illustrer le degré de chevauchement dans l'utilisation de l'espace par les 5 groupes de poissons (saumons 0+ et 1+, truites 0+, 1+ et $\geq 2+$).

Sept variables d'habitat, qui répondaient à la condition de l'homogénéité des variances pour les 5 groupes de poissons, ont été incorporées dans l'analyse discriminante (tableau 5.4).

Tableau 5.4 : Résultats des tests d'homogénéité de la variance pour les sept variables d'habitats introduites dans l'analyse discriminante (P = niveau de signification statistique).

variable	Bartlett Chi-carré	degrés de liberté	P
profondeur à la station du poisson	5.723	4	0.220
vitesse de courant maximale	1.771	4	0.777
distance par rapport à la berge	5.153	4	0.271
distance par rapport à la végétation aquatique	0.949	4	0.917
distance par rapport aux racines	6.279	4	0.179
distance par rapport aux cachettes du substrat	6.577	4	0.159
turbulence à la surface de l'eau	2.148	4	0.708

5.3.3.2 Première partie : Sélection des variables et calcul des fonctions discriminantes

Sur les 7 variables introduites dans le modèle, 4 ont été retenues par la procédure de sélection étape par étape (Annexe 2). Chacune de ces 4 variables contribue donc significativement à la discrimination entre les 5 groupes de poissons.

Ces deux fonctions discriminantes contribuent de façon significative à la discrimination entre les groupes de poissons (Annexe 2).

Le tableau 5.5 indique les valeurs des coefficients standardisés des deux premières variables canoniques (ou fonctions discriminantes) calculées à l'aide des 4 variables retenues par l'analyse discriminante. Plus la valeur absolue d'un coefficient standardisé

est élevée, plus la contribution relative de la variable respective au pouvoir discriminant de la fonction est élevée.

Le pourcentage cumulé de la variance exprimé par les deux premières fonctions discriminantes est supérieur à 99 % de la variance totale exprimée par les 4 fonctions discriminantes.

Tableau 5.5 : Coefficients standardisés et pourcentage de variance exprimée par les deux premières fonctions discriminantes.

Variable	Fonction discriminante	
	I	II
Distance par rapport à la berge	-0.294	0.041
Profondeur de l'eau à la station du poisson	-0.617	-0.747
Vitesse de courant maximale	-0.606	0.407
Distance minimale par rapport aux racines	-0.274	0.334
Proportion cumulée de la variance exprimée	82,93 %	99,16 %

La répartition des poissons en fonction des axes canoniques produites par les deux premières fonctions discriminantes est illustrée à la figure 5.8.

Les centroïdes des différents groupes de poissons sont nécessairement plus proches les uns des autres sur le deuxième axe étant donné que la deuxième fonction discriminante ne représente plus que 16 % du pouvoir discriminant total.

L'utilisation de l'habitat par les cinq groupes de poissons est interprétée grâce à la position des centroïdes de chaque groupe par rapport aux axes canoniques.

La première fonction discriminante (représentée par le premier axe canonique) contribue surtout à la séparation des trois classes d'âges de la truite. L'axe canonique I illustre donc essentiellement des différences intraspécifiques. Une ségrégation intraspécifique est surtout observée chez les différentes classes d'âges de la truite. Elle est beaucoup moins évidente chez les deux classes d'âges du saumon atlantique (les centroïdes pour ces deux groupes sont en effet relativement proches l'un par rapport à l'autre).

Les variables qui contribuent le plus à la discrimination des groupes de poisson dans l'axe de la première fonction discriminante sont, par ordre de grandeur décroissant, la profondeur de l'eau, la vitesse de courant maximale ainsi que, dans une moindre mesure, la distance par rapport à la berge et la distance par rapport aux racines.

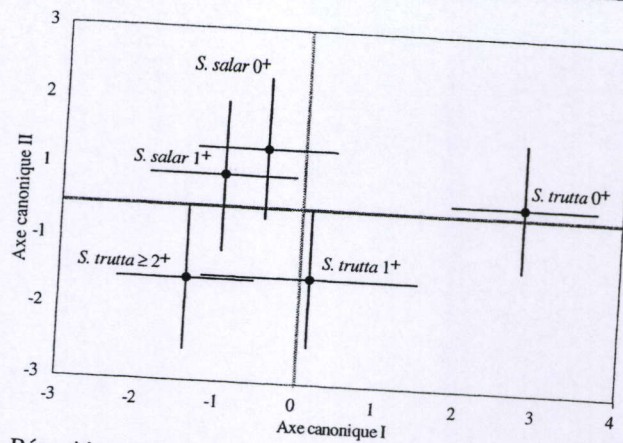


Figure 5.8 : Répartition des cinq groupes de poissons en fonction des axes canoniques I et II de l'analyse discriminante. Les points noirs représentent les centroïdes pour chacun des groupes de poissons. Les barres représentent les écart-type de la distribution des positions des poissons autour du centroïde de chaque groupe.

Une séparation majeure est notée entre les truites 0+ d'une part et les 4 autres groupes d'autre part. Par rapport aux truites plus âgées et par rapport aux saumons, les truites 0+ occupent donc des microhabitats à profondeur nettement plus faible, à vitesse de courant maximale plus faible, à distance plus faible par rapport aux berges enherbées et à distance plus faible par rapport aux racines.

La deuxième fonction discriminante (représentée par le deuxième axe canonique) contribue principalement à la séparation entre les deux espèces. L'axe canonique II illustre donc essentiellement des différences interspécifiques. Notons toutefois que les truitelles 0+ sont pratiquement exclues de l'interprétation de cet axe : le centroïde pour ce groupe est très proche de la valeur 0 de l'axe.

Les variables qui contribuent le plus à la discrimination des groupes de poissons dans l'axe canonique de la deuxième fonction discriminante sont, par ordre de grandeur croissante, la profondeur de l'eau et, dans une moindre mesure, la vitesse de courant maximale et la distance par rapport aux racines. Par rapport aux truites 1+ et ≥2+, les deux groupes d'âges du saumon occupent des microhabitats à profondeur plus faible, à vitesse de courant maximale plus élevée et à distance plus importante par rapport aux racines.

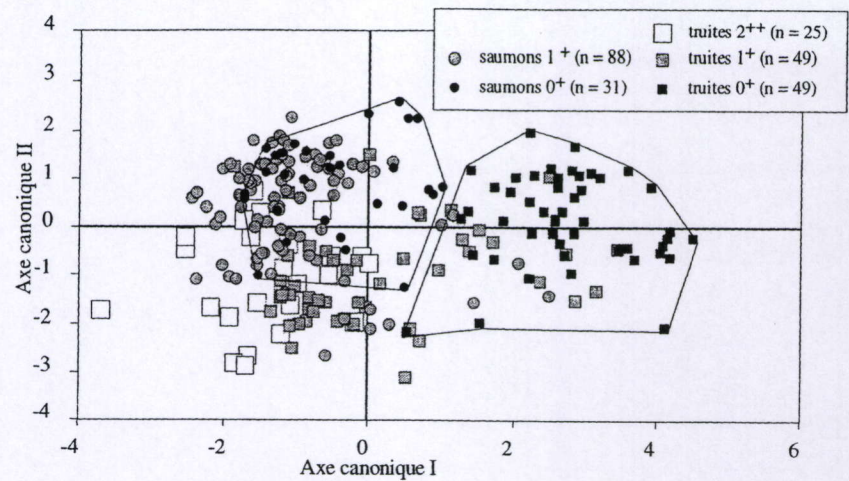


Figure 5.9.a : Répartition des poissons en fonction des axes canoniques I et II de l'analyse discriminante. Les polygones représentent l'extension des positions des saumons 0⁺ et des truites 0⁺ dans l'espace des deux axes canoniques.

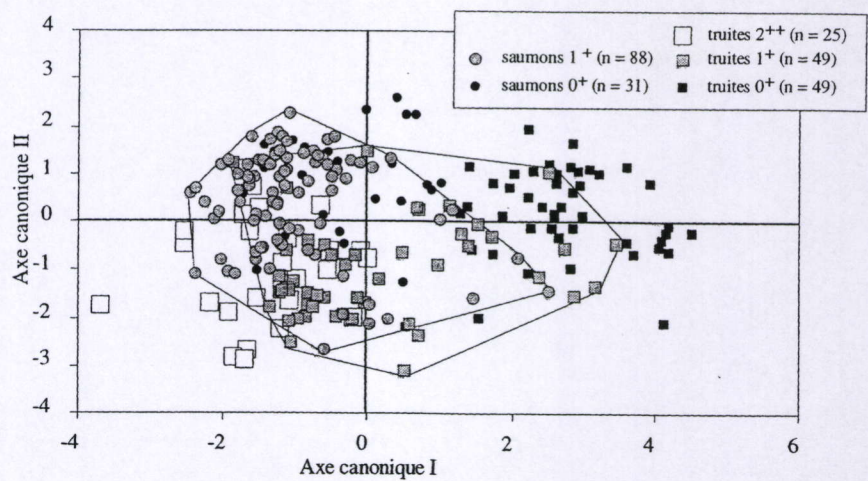


Figure 5.9.b : Répartition des poissons en fonction des axes canoniques I et II de l'analyse discriminante. Les polygones représentent l'extension des positions des saumons 1⁺ et des truites 1⁺ dans l'espace des deux axes canoniques.

La contribution de la deuxième fonction discriminante à la variance totale exprimée est plus faible que celle de la première fonction. La position des centroïdes des différents

groupes en fonction des deux axes canoniques I et II nous renseigne donc sur le fait que la distinction entre les truites 0+ et les quatre autres groupes de poissons est apparemment plus prononcée par rapport aux différences interspécifiques entre truites et saumons.

Les figures 5.9.a et b illustrent la répartition des poissons individuels en fonction des axes canoniques I et II. Les polygones tracés à la main dans chacune des deux figures représentent l'extension maximale des points représentant les positions des tacons 0+ des deux espèces dans la figure 5.9.a et les positions des tacons 1+ des deux espèces dans la figure 5.9.b. La ségrégation interspécifique dans l'utilisation de l'espace est pratiquement totale pour les tacons 0+. Au contraire, un chevauchement interspécifique très important dans l'utilisation de l'espace est noté chez les tacons 1+.

5.3.3.3. Deuxième partie : classement des poissons

Grace aux fonctions de classification, il est possible de calculer la probabilité d'appartenance de chaque poisson à chacun des groupes. Les poissons ont été classés dans le groupe pour lequel leur probabilité d'appartenance, calculée à l'aide de la fonction de classification pour ce groupe, était la plus élevée. Le résultat de cette procédure de classification est illustré au tableau 5.6.

Tableau 5.6 : Matrice de classification des poissons. Cette matrice indique, pour chacun des cinq groupes de poissons, le pourcentage et le nombre de poissons classés dans un des cinq groupes à l'aide des fonctions de classifications produites par l'analyse discriminante. Pour chacun des groupes, le pourcentage de poissons correctement classés est indiqué en caractère gras (sur la diagonale de la matrice).

Groupe réel	N	Appartenance prédite				
		TC 0+	TC 1+	TC ≥2+	SA 0+	SA 1+
Truite commune 0+ (TC 0+)	49	93.9 % (46)	6.1 % (3)	0.0 % (0)	0.0 % (0)	0.0 % (0)
Truite commune 1+ (TC 1+)	49	20.4 % (10)	46.9 % (23)	24.49 % (12)	4.1 % (2)	4.1 % (2)
Truite commune 2++ (TC 2++)	25	0.0 % (0)	20.0 % (5)	60.0 % (15)	0.0 % (0)	20 % (5)
Saumon atlantique 0+ (SA 0+)	31	0.0 % (0)	6.5 % (2)	9.7 % (3)	58.1 % (18)	25.8 % (8)
Saumon atlantique 1+ (SA 1+)	88	3.4 % (3)	8.0 % (7)	18.2 % (16)	23.8 % (21)	46.6 % (41)

Rappelons que les poissons utilisés pour la classification des données sont les mêmes que ceux qui ont servi à l'établissement des fonctions discriminantes. L'objectif de la procédure de classement est une illustration du chevauchement de l'utilisation d'habitat par les différents groupes.

Sur un total de 242 poissons, l'appartenance au groupe correct a été prédit pour 143 poissons, soit 59.1 %. La probabilité d'une classification spécifique erronée, c'est-à-dire la probabilité qu'un poisson d'une espèce soit classée dans l'autre espèce, n'est pas similaire pour les deux espèces. Sur les 123 truites, 9 (7.3 %) ont été classées comme étant des saumons. Par contre, sur les 119 saumons, 31 (26.1 %) ont été classés comme étant des truites. La probabilité d'un classement interspécifique erroné est donc 3.5 fois plus importante chez les saumons.

L'erreur de classification au niveau spécifique nous renseigne sur le degré de chevauchement interspécifique dans l'utilisation de l'habitat par les différentes classes d'âges. L'erreur de classification au niveau spécifique est plus élevée chez les poissons 1+ et 2+ que chez les poissons 0+. Chez les tacons 0+ des deux espèces, 5 poissons sur 80 (soit 6.2 %) ont été fautivement classés dans un groupe appartenant à l'autre espèce. Chez les tacons 1+, un classement spécifique erroné est observé chez 30 individus sur 137 (soit 21.9 %). Finalement, chez les truites 2+, une classification fautive au niveau spécifique est constatée pour 5 individus sur 25 (soit 20 %) !

5.4 Discussion

L'avantage principal de la technique d'observation en plongée se trouve dans l'opportunité d'une description détaillée de la répartition spatiale de poissons non perturbés. Il a été noté dans la littérature qu'aucune perturbation n'est engendrée par la présence du plongeur, à condition que celui-ci se déplace "précautionneusement" et que l'observation soit limitée aux poissons situés en amont de l'observateur (Fausch et White, 1981; Moyle et Baltz, 1985).

Les études plus anciennes au sujet de la répartition spatiale des deux espèces, telles que celles réalisées par Jones (1975), Karlstrøm (1977), Kennedy et Strange (1982, 1986b) ou Baglinière et Arribé-Moutounet (1985), faisaient appel à la technique de pêche électrique pour décrire la répartition spatiale des deux espèces.

La pêche électrique présente toutefois de sérieux inconvénients en raison des réactions de fuite ("fright bias") ou d'attraction ("galvanotaxie") des poissons vis-à-vis du champ électrique, ce qui tend à fausser l'image de la répartition spatiale donnée par cette technique (Bovee et Cochnauer, 1977; Gatz *et al.*, 1987; Bohlin *et al.*, 1989). Pour

limiter le problème des perturbations, certains auteurs préconisent l'utilisation de techniques de pêche électrique par points d'échantillonnage ("point electrofishing") (Moyle et Baltz, 1985; Gatz *et al.*, 1987). Toutefois, cette méthode n'a jamais été utilisée dans le cas de l'étude sur la répartition de la truite et du saumon.

Mes propres observations confirment le caractère peu perturbateur de l'observation en plongée : il est souvent pratiquement possible de toucher les tacons, notamment les truites 0+ le long des berges et les saumons dans les radiers à écoulement rapide (cfr. aussi Heggenes *et al.*, 1990).

En ce qui concerne la description des niches spatiales de la truite et du saumon au cours de la présente étude, le seul inconvénient potentiel se trouve dans les différences de probabilité de détection des poissons en fonction des différents types d'habitats : des fortes sous-estimations des densités ont été mises en évidence précédemment, notamment chez les poissons de petite taille et dans les habitats de profondeur inférieure à 20 cm (Cunjak *et al.*, 1988; Heggenes *et al.*, 1990, 1991).

Les études de Heggenes *et al.* (op. cit.) et Cunjak *et al.* (op. cit.) indiquent clairement qu'une partie des habitats disponibles ne peuvent être prospectés correctement par l'observation en plongée, notamment en période estivale d'étiage, lorsque la hauteur de la colonne d'eau est à son minimum.

Des difficultés d'observations dans les radiers peu profonds ont également été notés au cours de cette étude-ci. Les radiers de faible profondeur (> 20 cm) constitueraient l'habitat préférentiel des saumons 0+ (Kennedy et Strange, 1982; 1986b). On ne peut donc exclure qu'un habitat essentiel de cette classe d'âge ait été sous-prospecté au cours de cette étude-ci.

Par contre, aucune difficulté ne fût notée pour l'observation des habitats situés en bordure de la berge : ces milieux étaient le plus souvent surveillés à partir de positions adjacentes plus profondes, d'où le plongeur avait une vision libre sur les marges subaquatiques du cours d'eau. La période de l'observation en juin 1993 était en effet exceptionnellement pluvieuse (c'était le mois de juin le plus pluvieux enregistré en Irlande depuis le début du siècle !), ce qui contribuait sans doute au maintien d'un niveau d'eau plus élevé.

Théoriquement, un biais sérieux aurait également pu apparaître dans le cas d'une différence systématique des probabilités relatives de détection des deux espèces en fonction des différents types d'habitats. Toutefois, aucun argument ne permet d'appuyer une telle hypothèse.

Il paraît donc légitime d'estimer que la méthode d'échantillonnage employée a permis une description objective de la répartition spatiale des deux espèces.

Mon étude confirme l'existence de différences interspécifiques dans l'utilisation de l'espace chez les populations naturellement sympatriques du saumon atlantique et de la truite commune. Comme d'autres études traitant de l'habitat des deux espèces, elle démontre l'existence d'une ségrégation interspécifique en fonction de la profondeur, de la vitesse du courant et de la distance par rapport aux cachettes situées au niveau des berges (Kalleberg, 1958; Jones, 1975; Karlstrøm, 1977; Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985; Gibson et Cunjak, 1986; Heggenes et Saltveit, 1990; Heggenes *et al.*, 1996).

Une ségrégation intraspécifique entre les différentes classes d'âges des deux espèces est également démontrée, notamment en fonction de la profondeur et de la granulométrie de substrat et, particulièrement pour les truites, en fonction de la distance par rapport à différents types de cachettes situées au niveau des berges (Bohlin, 1977; Symons et Héland, 1978; Kennedy et Strange, 1982, 1986b; DeGraaf et Bain, 1986; Morantz *et al.*, 1987).

Un résultat très net de cette étude fut la forte ségrégation spatiale des truites 0⁺ par rapport aux autres groupes de poissons. Le terme "habitat marginal" (Hubert *et al.*, 1994; Greenberg *et al.*, 1996; LaVoie et Hubert, 1996) reflète assez bien les principales caractéristiques du milieu des truitelles 0⁺, à savoir la présence simultanée d'une faible profondeur, d'un substrat fin, d'une faible vitesse de courant et d'une faible distance par rapport aux racines submergées des arbres et aux berges enherbées.

La préférence prononcée pour le gazon submergé de littorales était également remarquable, mais cette donnée n'est difficilement généralisable : la présence de cette espèce lacustre est plutôt rare en milieu lotique.

Les caractéristiques de l'habitat des truitelles ont déjà été décrites précédemment (Haury *et al.*, 1991), mais elles n'ont jamais été placées dans un contexte synécologique. Une occupation d'habitats "marginiaux" est également notée chez les juvéniles d'autres espèces de Salmonidae, notamment chez la truite fardée (*Oncorhynchus clarki*) (Moore et Gregory, 1988a et b; Bozek et Rahel, 1991, 1992) et l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) (Kozel et Hubert, 1989). Ces trois espèces naturellement allopatriques sont d'ailleurs assez incompatibles au plan écologique (Fausch et White, 1981; Griffith, 1988; Fausch, 1989). Tout ceci indique l'existence d'une forte similitude au niveau de leurs niches écologiques.

En ce qui concerne les truites communes et les saumons atlantiques d'âge 0+ dans cette étude-ci, les niches spatiales des deux espèces paraissent nettement distinctes (figure 5.9.a): si la majorité des truites occupent des positions en nage statique dans les habitats marginaux à faible vitesse de courant et à proximité des berges, les saumons 0+, quant à eux, sont toujours observés sur le substrat même, en pleine zone de courants rapides et à une certaine distance des berges.

Les différences interspécifiques d'utilisation de l'habitat chez les tacons 0+ de la truite et du saumon sont également accompagnées de différences comportementales. Le comportement cryptique des saumons 0+ contraste en effet très nettement avec le comportement "agité" des truitelles en bordure des berges.

Les stratégies comportementales des alevins post-émergeants de la truite commune et du saumon atlantique ont récemment été analysées par Gaudin et Héland (1995) dans un "fluvarium" semi-naturel. Cette étude confirme mes observations réalisées en milieu naturel : contrairement aux saumons 0+, les truitelles 0+ adoptent dès les premiers jours après l'émergence du gravier un comportement "coûteux" au plan énergétique : les tentatives de capture de proies sont environ 20 fois plus fréquentes que celles des saumons, quoique très souvent infructueuses. Au contraire, les tentatives de captures de proies par les saumons 0+ sont peu nombreuses mais généralement efficaces et parviennent à satisfaire les demandes énergétiques pour une croissance (Gaudin et Héland, 1995). Ces différences au niveau des stratégies d'acquisition des ressources alimentaires sont également accompagnées de différences interspécifiques nettes au niveau de l'agressivité, les interactions sont en effet nettement plus fréquentes chez les truitelles.

Une autre observation intéressante de la présente étude, réalisée grâce à l'emploi de l'analyse discriminante, est l'observation d'une augmentation du chevauchement des niches spatiales des deux espèces chez les tacons 1+ par rapport aux tacons 0+.

Un chevauchement considérable dans l'occupation spatiale des tacons âgés de plus d'un an a déjà été suggéré auparavant (Heggenes et Saltveit, 1990). Plutôt que d'être très sélectifs au niveau de leur choix, les tacons 1+ des deux espèces semblent tout au contraire pouvoir occuper une vaste gamme d'habitats (Heggenes *et al.*, 1995).

L'augmentation du partage d'utilisation des ressources spatiales en rivière augmente la probabilité de l'existence d'une compétition interspécifique, mais ne constitue pas à elle seule, la preuve de son existence (Hearn, 1987; Fausch, 1988).

La flexibilité dans l'occupation d'habitat des saumons 1⁺ semble toutefois plus grande que celle des truites de même âge (Heggenes et Saltveit, 1990; Heggenes *et al.*, 1995). À côté de leur capacité bien connue à occuper les zones à écoulement rapide, les saumons 1⁺ semblent également capables d'occuper la niche spatiale typique des truites 1⁺. Dans les zones à faible vitesse de courant, ils adoptent d'ailleurs un comportement très similaire aux truites de même âge (Keenleyside, 1962, Stradmeyer et Thorpe, 1987).

Notre étude a été limitée dans l'espace et dans le temps à une situation particulière dans un cours d'eau, à une saison donnée et à un moment donné de la journée. Nous pensons que le mois de juin est une période de forte compétition intra- et interspécifique : aux températures observées, la digestion des poissons n'est pas limitée par de contrainte d'ordre physiologique (vitesse d'évacuation gastrique) (Elliott, 1973; 1994) et les poissons attribuent la plus grande partie de leur journée à la recherche de la nourriture à partir d'un poste d'alimentation fixe (Kalleberg, 1958; Bachman, 1984).

Ces données de littérature indiquent que la répartition spatiale estivale des poissons en fonction du cycle journalier est nettement plus stable en été qu'en hiver. Dans ces conditions propices à une croissance rapide, les postes d'alimentation ne sont abandonnés qu'en cas de perturbation (Bachman, 1984) ou en cas d'abondance exceptionnelle d'invertébrés suite à une éclosion massive (Kalleberg, 1958). L'abandon des postes d'alimentation est également noté au cours des nuits très faiblement illuminées (absence d'éclairement lunaire), lorsque l'efficacité de capture est réduite à zéro (Kalleberg, 1958; Baser et Metcalfe, 1997). Dans ce cas, les poissons quittent les postes d'affût pour chercher des zones de refuges dans les habitats de faible vitesse du courant (Kalleberg, 1958; Hubert *et al.*, 1994).

En conclusion, il paraît probable que le site et la période d'échantillonnage choisies soient représentatifs d'une situation estivale normale dans un cours d'eau à truites et à saumons. La présente étude plaide en faveur de l'idée que le potentiel d'une compétition interspécifique augmente au fur et à mesure que les poissons grandissent. Si la niche spatiale des saumons atlantiques 0⁺ est principalement caractérisée par un chevauchement avec celle des saumons plus âgés, la niche spatiale des saumons 1⁺ chevauche davantage celle des truites de même âge. Ces informations correspondent parfaitement aux résultats des études expérimentales antérieures au niveau de la compétition interspécifique entre les deux espèces : si les saumons les plus âgés semblent principalement être affectés par la présence des truites (ou des ombles) dans leur répartition et leur croissance, la croissance et la répartition des saumons 0⁺ est davantage influencée par la présence des saumons plus âgés (Gibson et Dickson, 1984; Kennedy et Strange, 1986a et b; cfr. chapitre, 4).

6 Etude expérimentale de la compétition entre les juvéniles de la truite et du saumon en rivière artificielle

6.1 Introduction

Il est largement admis que la stratégie d'occupation de l'espace des Salmonidae juvéniles en rivière est caractérisée par un mode de vie territorial et sédentaire, basé sur la capture d'invertébrés en dérive dans le courant (Fausch, 1984; Noakes et Grant, 1986; Barlow, 1993).

L'adoption de cette stratégie s'explique notamment par le caractère "prévisible" de la distribution spatio-temporelle de la dérive des macro-invertébrés (Allan et Russek, 1985) : amenée avec le courant, toute proie potentielle doit être immédiatement interceptée avant qu'elle ne soit définitivement perdue pour le poisson. Celui-ci a donc intérêt à occuper son poste de chasse pendant la plus grande partie de la journée (Bachman, 1982; 1984), pour autant que la quantité de nourriture assimilable ne soit pas limitée par le taux d'évacuation gastrique. La vitesse du passage de la nourriture à travers le tractus intestinal est en effet fortement réduite à basse température (Elliott, 1973).

L'apparition d'un comportement territorial et sédentaire chez les tacs des Salmonidae en rivière est donc facilement expliqué par la distribution des ressources spatiales et alimentaires : l'occupation et la défense d'une position d'alimentation fixe à un endroit donné est une stratégie comportementale plus rentable par rapport à toute autre stratégie alternative (Brown, 1964; Brown et Orians, 1970; Davies et Houston, 1984).

Un comportement territorial et sédentaire est également noté chez les juvéniles de la truite commune (*Salmo trutta*) et du saumon atlantique (*Salmo salar*) en rivière (Kalleberg, 1958; Heggenes *et al.*, 1995). Cependant, comme il a été montré précédemment, les deux espèces ont trouvé des solutions différentes pour satisfaire leurs besoins énergétiques : alors que les truites nagent librement dans l'eau à quelques centimètres du substrat et défendent des postes d'alimentations dans les habitats à faible vitesse de courant, les saumons juvéniles, quant à eux, occupent des positions dans les habitats à écoulement rapide, ce qui les contraint à occuper des positions en contact direct avec le fond (Heggenes, 1975; Karlstrøm, 1977; Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985; Gibson et Cunjak, 1986; Heggenes et Saltveit, 1990).

Nous avons précédemment montrés que la truite commune et le saumon atlantique occupent des habitats nettement différents au cours des premiers mois de leur vie active (Gaudin et Héland, 1995; cette étude, chapitre 5).

Néanmoins, une augmentation considérable du chevauchement de l'utilisation de l'espace est notée au fur et à mesure que les poissons grandissent. Étant donné que les deux espèces s'excluent mutuellement dans l'accès aux territoires et exploitent les mêmes ressources alimentaires (cfr. chapitre 3 et 4), il paraît logique que cet augmentation du chevauchement de l'utilisation de l'espace se traduise également par une augmentation de l'intensité de la compétition interspécifique.

En situation expérimentale allopatrique, c'est-à-dire en l'absence de la truite ou de l'omble (la truite commune et l'omble de fontaine sont les deux espèces naturellement sympatriques du saumon atlantique), une extension de l'occupation spatiale des jeunes saumons a été observée dans plusieurs études expérimentales en rivière (Kennedy et Strange, 1986b; Heggenes, 1991). Les saumons allopatriques occupent davantage des habitats caractérisés par une faible vitesse de courant. Dans ces expériences, une croissance plus rapide des jeunes saumons est mise en évidence au niveau de la population (Gibson et Dickson, 1984; Kennedy et Strange, 1986a).

Si l'existence d'une compétition interspécifique pour l'espace est clairement mise en évidence, les études de terrain réalisées ne permettent pas pour autant d'élucider les mécanismes en jeu dans cette interaction compétitive (Schoener, 1974, 1983; Diamond, 1986; Fausch, 1988, Gibson, 1988).

Une hypothèse de travail plausible par rapport à l'ensemble des données décrites ci-dessus est l'existence d'une compétition interspécifique pour l'accès à des postes d'alimentation rentables d'un point de vue énergétique. Les observations de Kalleberg (1958) en rivière artificielle indiquent une supériorité agressive des juvéniles de la truite commune sur les jeunes saumons de même taille : les observations de cet auteur indiquent que les truites parviennent à exclure de leurs territoires les saumons de même âge. Par ailleurs, les comportements de défense du territoire sont essentiellement identiques chez la truite et le saumon, ce qui suggère que les mécanismes de la compétition intra- et interspécifiques soient parfaitement identiques.

Alternativement, l'augmentation de la croissance des saumons en situation allopatrique pourrait être due à une plus grande disponibilité des proies. L'extension de la niche spatiale des jeunes saumons s'expliquerait donc par l'existence d'une compétition intraspécifique dans les habitats typiquement occupés par les saumons (Gibson, 1973).

En vue d'élucider les mécanismes en jeu, j'ai opté pour une étude expérimentale en rivière artificielle.

L'utilisation d'un milieu artificiel présente notamment l'avantage d'un contrôle des paramètres du milieu (Diamond, 1986). Les différents traitements expérimentaux et leurs réplicats peuvent être réalisés dans des conditions de température, de vitesse de courant, de profondeur de l'eau, de luminosité, de photopériode, de nourriture disponible, etc. parfaitement identiques d'un traitement expérimental à l'autre (Underwood, 1986; Fausch, 1988).

L'objectif des expériences réalisées est la mise en évidence d'un lien entre la croissance, la microrépartition et le statut social intraspécifique des saumons suite à une manipulation des densités de la truite. En pratique, il est donc nécessaire de comparer les conséquences de la compétition intra- et interspécifique et d'adopter à cet effet un protocole expérimental basé sur une reconnaissance individuelle de tous les poissons.

Un tel protocole expérimental a souvent été recommandé (Underwood, 1986, Fausch, 1988), mais n'a que trop rarement été appliqué. Il s'agit donc ici d'une première en matière d'étude des relations interspécifiques des jeunes Salmonidae en rivière.

J'ai tenté de créer une simulation aussi proche que possible de la réalité, notamment en ce qui concerne les principaux paramètres déterminant le comportement et la sélection de l'habitat des deux espèces, à savoir la température, le substrat, la vitesse de courant, la profondeur et la distribution dans l'espace et dans le temps des macroinvertébrés en dérive dans le courant (Fausch, 1984; 1988; Noakes et Grant, 1986; Reeves et Everest, 1988).

Les résultats obtenus par l'expérimentation dans une rivière artificielle doivent toujours être interprétés avec précaution. En règle générale, plus les conditions simulées sont proches de celles d'un milieu naturel, plus les résultats de l'étude peuvent être transposés à la réalité (Reeves et Everest, 1988). Cependant, on ne peut jamais exclure le risque qu'un facteur crucial ait été négligé et que les résultats ne obtenus soient des artefacts. Plusieurs auteurs soulignent dès lors qu'une étude réalisée en milieu artificiel n'a de sens que si les données obtenues peuvent être confrontées à celles d'autres études réalisées sur le terrain (Diamond, 1986; Underwood, 1986).

Signalons qu'un document audiovisuel sur le thème de la compétition interspécifique entre la truite commune et le saumon atlantique a été réalisé dans le cadre de cette thèse doctorale (Vassen et Micha, 1995).

6.2 Matériel et méthodes

6.2.1 Description du milieu expérimental

6.2.1.1 Description générale de la rivière artificielle

Les expériences ont été réalisées dans une rivière artificielle, construite au cours de l'année 1990 dans le cadre de cette thèse doctorale et située au Département de Biologie des Facultés Universitaires Notre Dame de la Paix à Namur (Belgique).

Le compartiment expérimental de la rivière artificielle est constituée d'un chenal rectiligne d'une longueur de 5 mètres, d'une largeur de 55 cm et d'une hauteur de 60 cm.

Situées dans un caisson métallique, les parois de la rivière artificielle sont constituées de planches en bois contre-plaqué, couvertes d'une couche de résine époxy de couleur grise.

Du côté de l'observateur, la paroi en bois de la rivière artificielle est remplacée sur l'ensemble de sa longueur par un vitrage transparent en Plexiglas, permettant l'observation directe des poissons.

Grâce à l'action d'une pompe (type Combinorm CN 125-125, Stork), un débit stable d'environ 100 m^3 par heure, soit 28 litres par seconde, s'écoule en permanence à travers la rivière artificielle. En sortant du chenal, l'eau tombe par une chute de faible dénivellation dans un bassin en béton, d'où elle est aspirée et refoulée grâce à la pompe à travers un tuyau métallique. Ce tuyau dirige l'eau vers un second bassin en béton situé en amont immédiat de la rivière artificielle (figure 6.1).

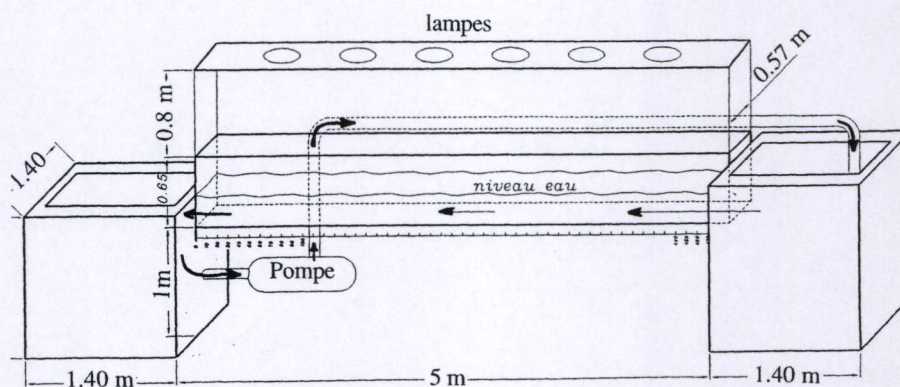


Figure 6.1 : Schéma général de la rivière artificielle.

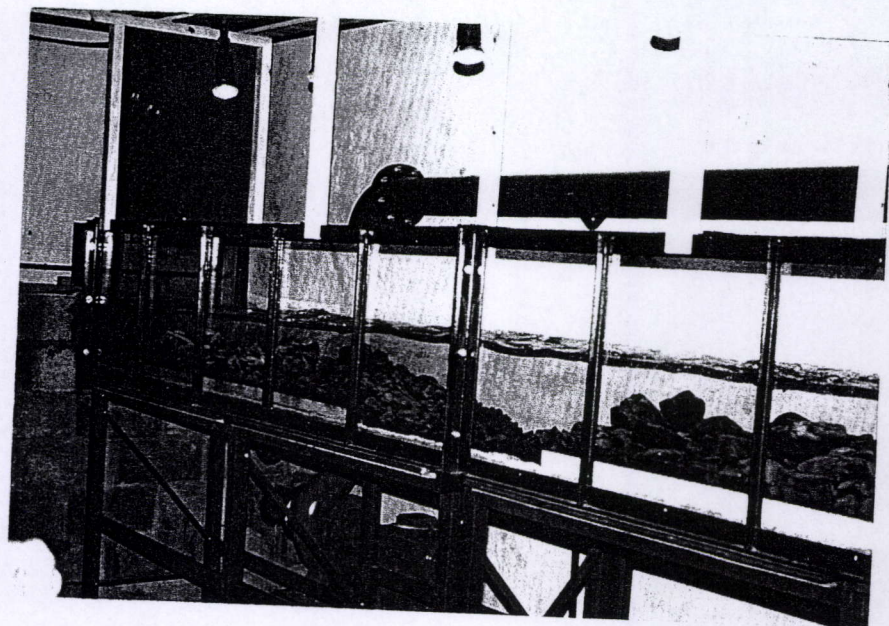


Figure 6.2 : En haut : vue générale de la rivière artificielle.
 En bas : saumon atlantique occupant un poste d'affût sur le substrat.

Comme le débit de l'eau est maintenu à un niveau stable tout au long des expériences, la hauteur de la colonne d'eau et la vitesse du courant à l'intérieur de la rivière artificielle peuvent être réglées à l'aide d'une planchette amovible située au bout du chenal rectiligne.

Le fond de la rivière artificielle est couvert sur une hauteur de 5 à 10 cm d'un substrat constitué de graviers et de galets récoltés dans un petit affluent du Samson (bassin de la Meuse, Province de Namur), situé en Ardenne Condrusienne. Le substrat récolté, d'un diamètre variable de 5 à 220 mm, est agencé de telle façon à constituer une succession de trois "radiers" de faible profondeur et à écoulement rapide, entrecoupés du côté de l'observateur par deux "fosses" plus profondes, à substrat plus fin et plus uniforme (5 à 25 mm de diamètre) (figure 6.2).

Au cours des premières expériences réalisées en rivière artificielle, l'action permanente du débit de l'eau a conduit à un réagencement local du substrat sur le fond de la rivière artificielle. Au cours de cette même période, certains arrangements ont également été réalisés de façon volontaire, ceci afin de réduire au maximum la superficie du fond qui ne pourrait être surveillée par un observateur situé devant la vitre d'observation.

Le résultat final de ces manipulations est un fond hétérogène, mais parfaitement contrôlable (en ce qui concerne la détection des poissons) sur l'ensemble de sa superficie. Cet agencement du substrat est conservé pendant toute la durée de l'expérimentation.

Deux grillages de forme pyramidales situés à l'amont et à l'aval du compartiment expérimental permettent à l'eau de traverser librement la rivière artificielle tout en formant une barrière infranchissable pour les poissons.

6.2.1.2 Cartographie de la profondeur et de la vitesse de courant

Afin de pouvoir attribuer une valeur de profondeur et de vitesse de courant à chaque centimètre-carré du fond du compartiment expérimental, une cartographie y a été réalisée.

Les mesures de hauteur du substrat et de hauteur de la surface de l'eau sont prises selon une grille de 2 fois 2 cm sur l'entièreté de la superficie du fond (longueur : 460; largeur : 56 cm). Ces mesures sont réalisées à l'aide d'un tube gradué en aluminium, d'un diamètre de 5 mm, coulissant verticalement sur un support en bois placé au-dessus du compartiment expérimental.

La vitesse du courant est mesurée selon une grille de 5 fois 5 cm sur l'ensemble de la surface de la rivière artificielle à l'aide d'un courantomètre magnétique (Marsh-Mc-Birney

201) du Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture (Université de Liège).

Au niveau de chaque point de la grille, une première mesure de vitesse de courant est prise sur le substrat-même, de telle façon que la tête de mesure, d'un diamètre de 3 cm, touche le fond. Une deuxième mesure de vitesse de courant est prise juste en-dessous de la surface de l'eau, de telle façon que la tête de mesure du courantomètre soit complètement immergée.

La figure 6.3 représente une matrice de l'abondance relative des combinaisons de profondeur et de vitesse de courant au fond mesurées sur l'ensemble de la rivière artificielle. Deux types d'habitats dominant sur la plus grande partie de la surface :

- (1) les "fosses", d'une profondeur moyenne de l'ordre de 26 à 28 cm et d'une vitesse de courant au fond de l'ordre de 5 à 10 cm/sec;
- (2) les "radiers", d'une profondeur moyenne de 12 à 18 cm et d'une vitesse de courant au fond de l'ordre de 25 à 50 cm/s.

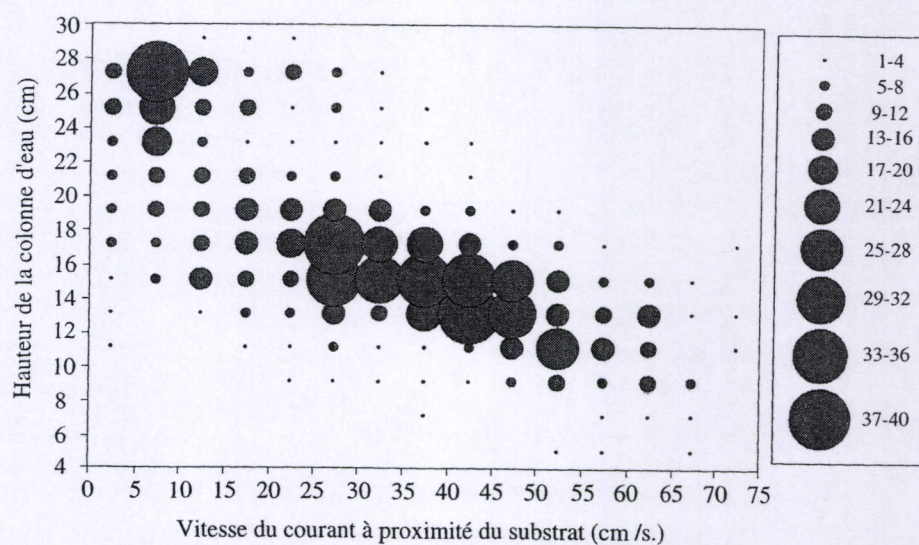


Figure 6.3 : Fréquence relative des combinaisons de la vitesse de courant au fond (cm/s.) avec la hauteur de la colonne d'eau (cm.) dans la rivière artificielle (nombre total de points de mesure = 1116).

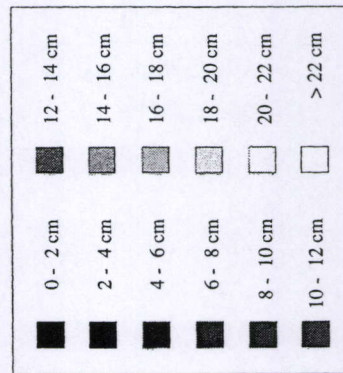
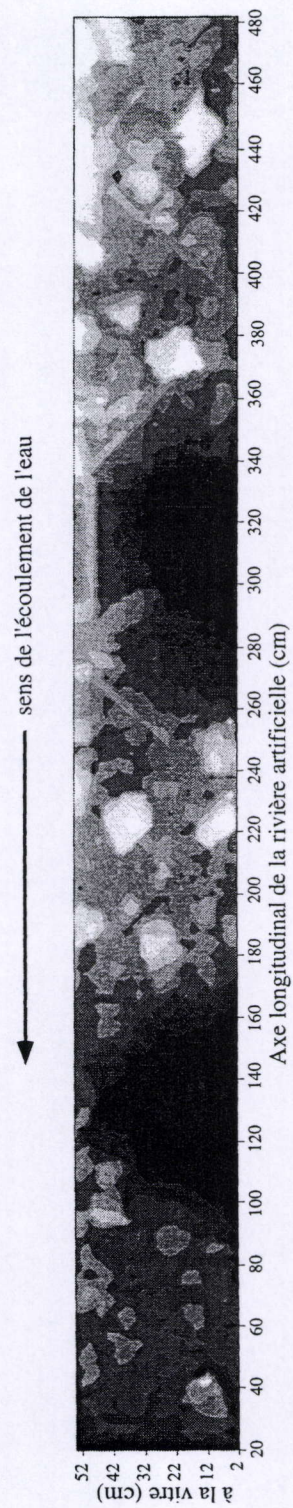


Figure 6.4.a : Cartographie du relief du fond de la rivière artificielle. Deux "fosses" plus profondes sont clairement reconnaissables. A noter également la présence de la tuyauterie de distribution de la nourriture sur le substrat de la partie droite de la rivière artificielle.

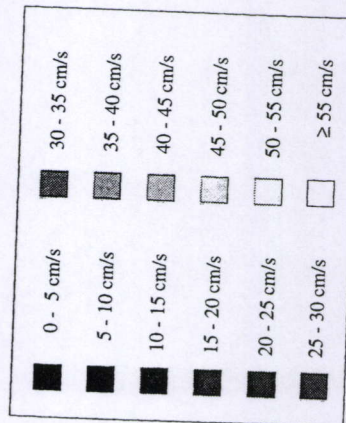
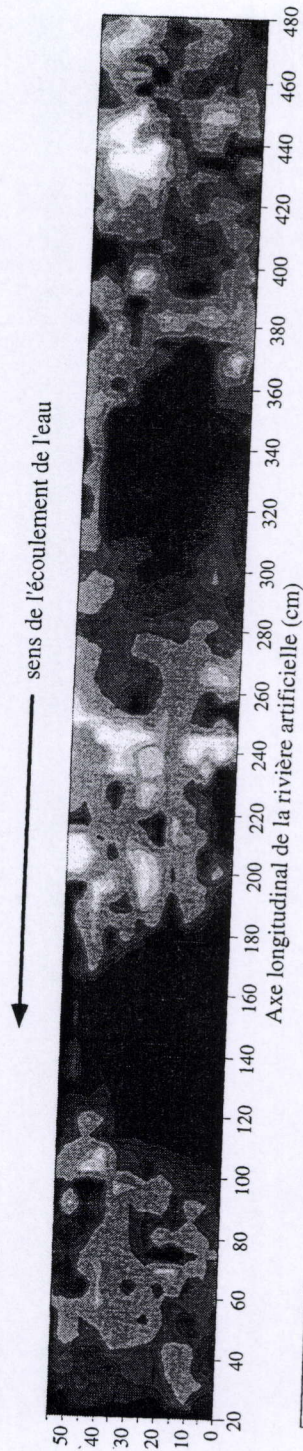


Figure 6.4.b : Cartographie de la distribution de la vitesse du courant (cm/s.) au niveau du fond de la rivière artificielle. Les zones à faible vitesse de courant au niveau des "fosses" sont clairement reconnaissables. A noter également la présence de plusieurs "poches" à vitesse de courant plus faible au niveau des "radiers" et dans la partie aval de la rivière artificielle (à gauche).

Des valeurs de vitesse de courant au niveau du substrat, de hauteur du substrat et de profondeur de l'eau sont calculées ensuite pour l'ensemble du fond de la rivière artificielle par simple interpolation linéaire. Une valeur de vitesse de courant et de hauteur de la colonne d'eau est donc disponible pour chaque cm^2 du fond de la rivière artificielle.

Les cartes de la distribution géographique de la vitesse du courant et du relief du substrat de la rivière artificielle sont présentées aux figures 6.4.a et 6.4.b. Ces cartes illustrent bien l'existence d'une corrélation entre la vitesse du courant au fond et la profondeur de l'eau.

La vitesse de courant en surface ne varie que très peu sur l'ensemble de la superficie de la rivière artificielle (figure 6.5) : à l'exception des mesures prises à proximité immédiate de la vitre et de la paroi située en face de la vitre, la vitesse de courant en surface est de 67.2 ± 10.9 cm/s. (moyenne \pm écart-type, $n = 930$). Pour cette raison, la variable "vitesse de courant en surface" n'a plus été utilisée dans le traitement ultérieur des données.

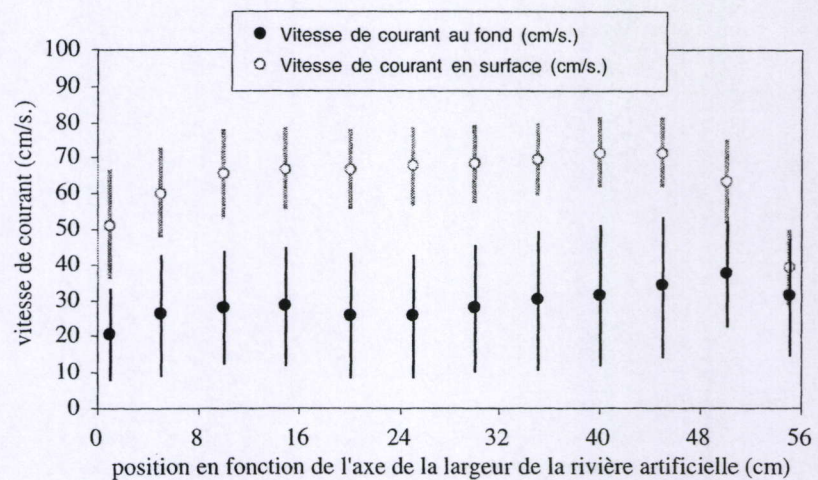


Figure 6.5 : Distribution de la vitesse de courant en fonction de l'axe de la largeur de la rivière artificielle (moyenne \pm 1 écart-type de la vitesse de courant au fond (cm/s.) et de la vitesse de courant en surface (cm/s.)). Les mesures ont été prises à intervalle régulier (5 cm) sur toute la longueur de la rivière artificielle (positions longitudinales : 20 à 48 cm, $n = 93$).

6.2.1.3 Température de l'eau

Un groupe de réfrigération a été installé afin de compenser l'échauffement cinétique progressif de l'eau suite au travail de la pompe. Une sonde thermique placée dans l'eau du bassin aval déclenche le réfrigérateur dès que la température de l'eau dépasse un seuil thermique qui peut être défini par l'expérimentateur.

Après plusieurs heures de travail du groupe, lorsque la température de l'eau est abaissée d'environ 2 à 2,5 °C, celui-ci s'arrête automatiquement. L'alternance cyclique des chutes et les remontées de température est donc très progressive.

Notons que la fluctuation thermique est inévitable d'un point de vue technique : un réglage plus fin aurait conduit à un déclenchement plus fréquent du groupe de réfrigération, ce qui aurait entraîné un raccourcissement considérable de sa durée de vie (Confort-Thermotechnique s.a., Jambes, communication personnelle).

Au cours des expériences, le seuil de déclenchement du réfrigérateur de l'eau a été fixé à 17 °C. De ce fait, la température de l'eau fluctue en permanence entre 14,5 °C et 17 °C.

Le choix de la température a été orienté en fonction des températures pour la croissance optimale de la truite commune et du saumon atlantique en rivière. Les préférences thermiques des deux espèces sont relativement proches l'une de l'autre. Elliott (1991) considère que le saumon est l'espèce de Salmonidae la plus tolérante vis-à-vis de températures estivales élevées, ses préférences se situent aux alentours de 16 à 19 °C. Les températures équivalentes pour la truite sont environ 3 °C plus faibles (13 - 14 °C) (Elliott, 1991, 1994). Cependant, dans des conditions d'alimentation et d'oxygénation optimales, le taux de croissance des truites augmente encore jusqu'à une température optimale de 18°C (Elliott, 1994).

6.2.1.4 Photopériode et éclairage du système

Le chenal expérimental est éclairé par un ensemble de six spots lumineux de 100 Watt (type Neodymium R95), montés à une hauteur de 100 cm au-dessus du niveau d'eau, donnant un éclairage relativement homogène à l'ensemble du compartiment expérimental.

Le contrôle de la photopériode est réalisé grâce à un chrono-programmateur (Phillips HR 5072/5073). Celui-ci déclenche un microprocesseur qui augmente graduellement la luminosité des spots durant une période de 30 minutes le matin et la rediminue le soir jusqu'à l'obtention d'une obscurité totale, imitant ainsi le lever et le coucher du soleil.

Dans toutes les expériences réalisées, la photopériode a été fixée à 12 heures de lumière et 12 heures d'obscurité. L'éclairement progressif des spots est systématiquement déclenché à 08 h 00 du matin, si bien que l'éclairement de la rivière artificielle est au niveau maximum dès 08 h 30.

Afin d'éviter que les poissons ne détectent l'observateur, l'éclairage de la rivière artificielle est entouré de bâches noires, si bien que le reste du laboratoire est maintenu dans l'obscurité tout au long de l'expérience.

Les poissons étaient manifestement incapables de voir l'observateur, tant que celui-ci restait à une distance supérieure de 15 cm de la vitre d'observation. A plusieurs reprises, il a été noté qu'un objet agité à une distance inférieure à 10 cm par rapport à la vitre provoquent une réaction de la part des poissons. A titre d'exemple, la pointe rouge d'un feutre noir placé contre la vitre déclenche une réaction de poursuite, elle est donc manifestement prise pour une proie potentielle. Cependant, plus aucune réaction n'est constatée dès qu'un objet disparaît du champ d'éclairement direct des lampes.

Nous pouvons dès lors conclure qu'un observateur, situé dans l'obscurité à une trentaine de cm au minimum de la vitre d'observation n'est pas repéré par les poissons.

6.2.1.5 Le système de nourrissage des poissons

Le système de distribution de la nourriture est basé sur une description de Reeves et Everest (1988). Ce système est constitué de deux parties distinctes :

- un bassin de dilution de la nourriture, situé à l'extérieur du compartiment expérimental;
- une tuyauterie de distribution, située sur le substrat de la rivière artificielle.

Le bassin de dilution, formé d'une boîte triangulaire en Plexiglas d'un volume de 0.04 m^3 , est situé à une hauteur de 120 cm au dessus du niveau d'eau de la rivière artificielle (figure 6.6).

Une paroi triangulaire en plexiglas sépare le bassin en deux compartiments de tailles inégales (compartiments I et II). De l'eau est pompée en permanence vers les deux compartiments grâce à une pompe d'aquarium. L'arrivée d'eau dans chaque compartiment est contrôlée par des vannes distinctes.

Afin d'assurer le maintien en suspension et d'éviter un colmatage de la nourriture, des bulleurs d'aération ("sucres") sont placés au fond de chaque compartiment.

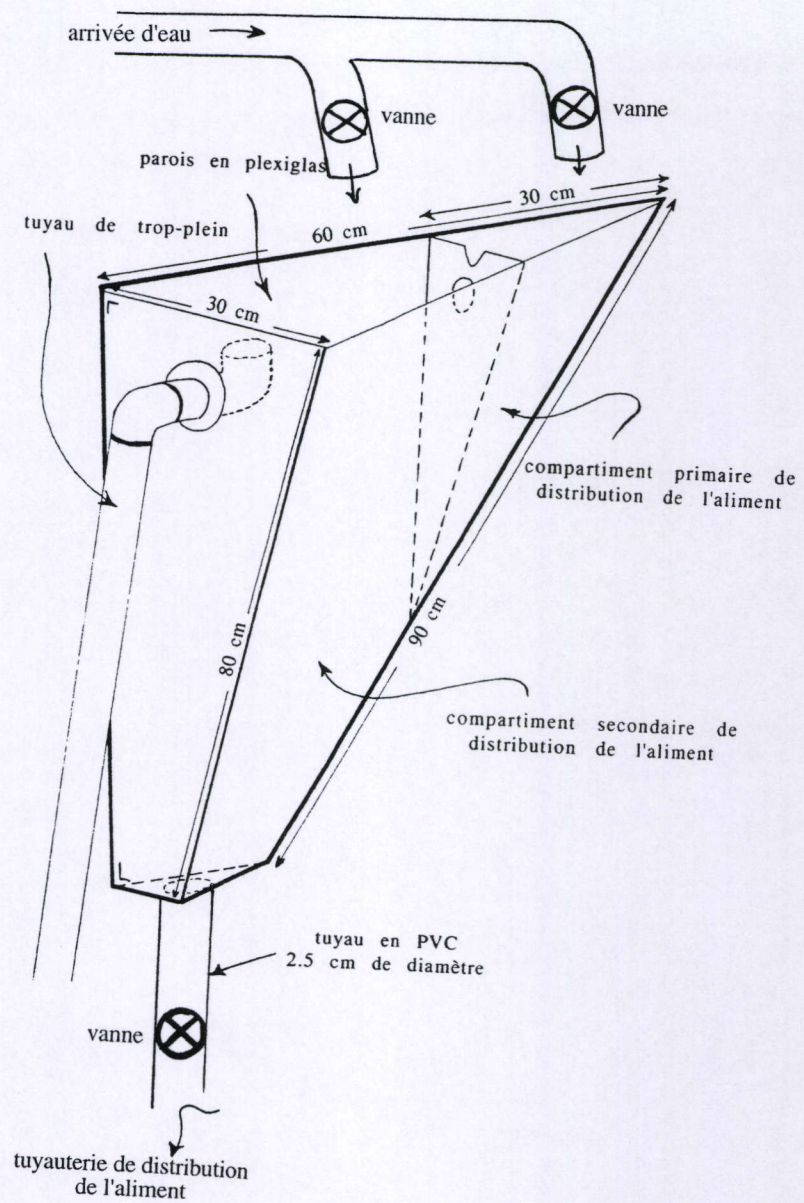


Figure 6.6 : Dessin schématique du bassin de dilution de la nourriture (modifié d'après Reeves et Everest, 1988).

La nourriture utilisée au cours des expériences est constituée de larves de *Chironomus* sp. ("vers de vase") congelées, disponibles dans le commerce sous formes de plaquettes de 100 grammes contenant une quinzaine de blocs individuels.

Lors de chacune des cinq sessions journalières de nourrissage (09 h 00, 11 h 30, 14 h 00, 16 h 30 et 19 h 00), la moitié d'un bloc de nourriture (soit environ 3,3 g) est placée dans le compartiment I. Les larves de *Chironomus* décongèlent et sont mises en suspension dans l'eau.

Un trou de 2 cm de diamètre, foré dans la paroi qui sépare les deux compartiments, permet à l'eau et à la nourriture en suspension de passer progressivement dans le compartiment II, où elle est alors davantage diluée par l'apport supplémentaire d'eau.

L'eau contenant la nourriture s'écoule ensuite par simple gravité vers le tuyau situé au fond du compartiment II. De plus, un tuyau de trop plein inséré au niveau de la surface de l'eau permet une évacuation directe de l'eau excédentaire vers l'amont de la rivière artificielle.

L'objectif de cet agencement du bassin de dilution est d'aboutir à une dispersion de la nourriture dans le temps. A l'intérieur du système, l'optimisation de la dilution de la nourriture est réalisée par l'ajustement du flux d'eau vers les deux compartiments et par le réglage de la force d'aération des bulleurs. Toutefois, pour assurer le fonctionnement optimal du système, il est également impératif que le niveau de l'eau dans le bassin de dilution arrive tout juste au niveau du tuyau de trop-plein. L'ajustement du niveau de l'eau est réalisé grâce à une troisième vanne située sur le tuyau d'alimentation de la rivière artificielle. Cet ajustement est essentiel pour un fonctionnement optimal du système : si le niveau d'eau est trop élevé dans le bassin de dilution, une partie importante de la nourriture peut être emportée par le tuyau de trop-plein.

L'objectif d'une dispersion optimale de la nourriture dans le temps n'a été que partiellement atteint : la majeure partie de la nourriture est évacuée vers la rivière artificielle au cours des 15 premières minutes suivant son introduction dans le bassin de dilution, et seule une petite fraction des larves est encore libérée tout au long des deux heures et demi jusqu'à la prochaine séance de nourrissage.

La deuxième partie du système d'alimentation est constituée d'une tuyauterie située à l'intérieur du chenal expérimental. Celle-ci est constituée de tubes noirs en PVC, d'un diamètre intérieur de 20 mm, agencés en zigzag sur les "radiers" de la moitié amont du chenal. Cette tuyauterie a été légèrement enfoncée dans le substrat afin de ne pas constituer un obstacle au courant. L'eau et la nourriture passant à travers cette tuyauterie

sont expulsées dans le courant par 13 trous d'un diamètre de 5 à 7 mm, forés dans les tubes à une distance d'environ 10 à 15 cm les uns des autres (figure 6.7).

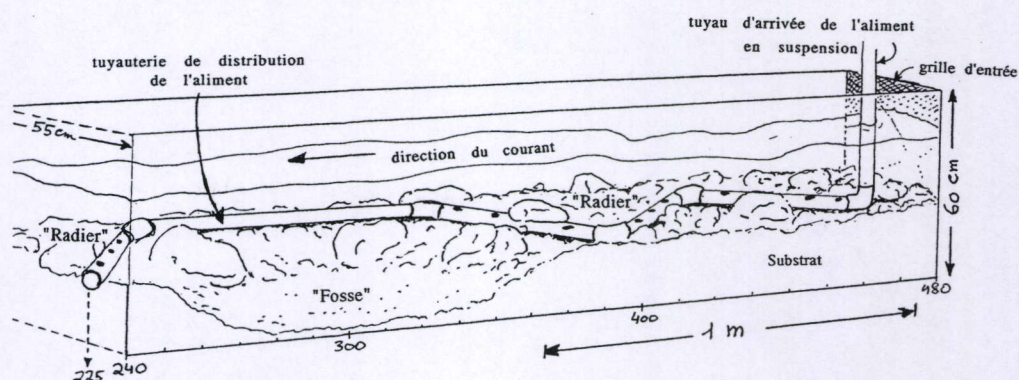


Figure 6.7 : Dessin schématique de la partie amont de la rivière artificielle. La tuyauterie d'alimentation, composée d'une série articulée de 5 tuyaux en PVC, est légèrement enfoncée dans le substrat.

Cet agencement vise à obtenir une dispersion optimale de la nourriture dans l'espace. Au fur et à mesure que l'on se déplace vers l'aval, la distribution régulière des trous le long de la tuyauterie amène une diminution de la pression de l'eau à l'intérieur du tube. De ce fait, la plupart des particules alimentaires sont déjà évacuées par les premiers trous situés le plus en amont et une proportion de plus en plus faible de la nourriture est mise en circulation au fur et à mesure que l'on se déplace vers l'aval.

Signalons qu'aucune mesure détaillée de la distribution de la nourriture dans l'espace et dans le temps n'a été réalisée. De nombreuses observations occasionnelles indiquent toutefois que les larves sont expulsées par l'ensemble des trous forés dans la tuyauterie de distribution, ce qui permet de conclure à une bonne dispersion de l'aliment dans l'espace.

Il s'avère cependant qu'une partie de la nourriture n'est pas consommée par les poissons : de nombreuses larves sont en effet récoltées sur le grillage situé à l'aval du compartiment expérimental. D'autre part, une partie de la nourriture est également retenue à l'intérieur de la tuyauterie.

6.2.1.6 L'entretien de la rivière artificielle

L'introduction quotidienne d'une nourriture constituée d'invertébrés conduit à un enrichissement progressif du système, qui se manifeste notamment par la formation d'un tapis d'algues benthiques, principalement des cyanobactéries, sur le substrat de la rivière artificielle. Toutefois, la faible biomasse des poissons (53 grammes au maximum en fin d'expérience), l'importance du volume total d'eau (supérieur à 3 m³) et l'oxygénation importante du système ne justifient guère l'installation d'une filtration biologique.

Afin de stabiliser le niveau d'eau et la vitesse du courant dans le compartiment expérimental, il a été nécessaire de procéder environ tous les trois jours à un nettoyage de la grille de contention située à l'aval du chenal expérimental. La durée de cette opération de nettoyage, réalisée par l'aspiration des déchets accumulés sur la grille avec un tuyau souple, n'est jamais supérieure à 5 minutes et ne constitue pas un dérangement important pour les poissons : quelques minutes après la fin du nettoyage, tous les poissons postés à proximité de la grille reprennent leur activité normale.

Le nettoyage du filtre de la pompe du système de réfrigération est réalisé deux fois par jour afin d'assurer un flux optimal de l'eau vers l'échangeur thermique. Etant donné la forte charge en calcaire de l'eau de distribution de la ville de Namur utilisée pour les expériences, ce filtre a dû être démonté une fois par mois et traité avec une solution acide afin d'évacuer les concrétions calcaires accumulées sur les mailles du filtre.

La paroi de Plexiglas du compartiment expérimental est nettoyée environ une fois par semaine afin d'éviter une accumulation d'algues et la moitié environ du volume d'eau total est remplacé après chaque expérience.

6.2.2 Les poissons

Tous les poissons utilisés pour les expériences présentées ci-dessous sont des saumons atlantiques 0+ et des truites communes 0+ capturés par pêche électrique sur un tronçon forestier du Samson, un ruisseau salmonicole du bassin de la Meuse (province de Namur, Belgique) (Maquet, 1983).

Le Samson héberge une population sédentaire naturelle de la truite commune (*Salmo trutta* L.). Les truitelles 0+ capturées sont exclusivement issues de la reproduction naturelle de cette population.

Les saumons 0+ (*Salmo salar* L.) capturés dans le Samson sont issus d'une campagne de réintroduction de l'espèce dans le bassin de la Meuse : au niveau du secteur de capture,

des déversements de saumons juvéniles sont annuellement effectués depuis 1989. La souche utilisée pour ces déversements est d'origine écossaise (rivière Connon).

Préalablement à leur introduction dans le Samson, les alevins de saumons ont été élevés dans une pisciculture du Service de la Pêche du Ministère de la Région Wallonne. Les déversements des tacons (saumons juvéniles) dans le Samson ont été réalisés au mois de juin.

Lors des premières expériences réalisées (expériences n° 1 à 6), j'ai parfois fait appel à des poissons stockés depuis plusieurs semaines dans un aquarium. Ces poissons éprouvent manifestement des difficultés à s'adapter aux conditions d'écoulement et aux vitesses de courant qui règnent dans la rivière artificielle. De ce fait, la capture en milieu naturel des truites et des saumons pour les expériences ultérieures a toujours eu lieu deux à trois jours avant le début d'une expérience.

6.2.3 Protocole expérimental

6.2.3.1 Traitements expérimentaux réalisés

6.2.3.1.1 Expériences préliminaires

Dès l'achèvement de la construction de la rivière artificielle, des groupes de poissons ont été placés dans le compartiment expérimental afin de déterminer un protocole expérimental adéquat. Le tableau 6.1 résume les caractéristiques de l'ensemble des expériences préliminaires, réalisées au cours de l'année 1992.

Tableau 6.1 : Chronologie et principales caractéristiques des expériences réalisées en 1992.

Test n°	Début du test	Traitement expérimental	Saumons n	Truites n	Durée du test	Poids initial des poissons
1	08.01.1992	allopatrique	17		15 jours	2.30 - 6.95 g.
2	17.02.1992	allopatrique	12		18 jours	2.15 - 4.90 g.
3	06.04.1992	allopatrique		15	10 jours	2.08 - 7.01 g.
4	21.04.1992	sympatrique	4	4	12 jours	5.14 - 6.96 g.
5	14.07.1992	allopatrique	15		20 jours	1,50 - 3,51 g.
6	04.08.1992	allopatrique	9		20 jours	1,72 - 2,24 g.
7	14.09.1992	sympatrique	5	5	20 jours	3,40 - 3,75 g.
8	10.11.1992	sympatrique	5	5	20 jours	3,09 - 4,58 g.
9	04.12.1992	allopatrique	10		20 jours	3,00 - 4,40 g.

Les expériences citées ci-dessus n'ont pas toutes été réalisées dans des conditions identiques. Différents agencements du système d'alimentation ont été testés successivement et le substrat a été reagencé à plusieurs reprises.

Au cours des expériences n° 3 et 4, il a également été tenté d'utiliser des pièges à la remontée et à la dévalaison pour déterminer la densité optimale des poissons dans la rivière artificielle. Ces pièges amovibles, constituée par des petites cages rectangulaires en mailles métalliques, étaient placés sur le centre des grilles situées en amont et en aval du compartiment expérimental.

L'utilisation de pièges a été appliquée avec succès dans plusieurs études réalisées avec des rivières artificielles de plus grande envergure (Reeves *et al.*, 1987; DeWald et Wilzbach, 1992). En admettant que la compétition pour l'espace conduit à l'émigration du surplus d'individus, l'objectif du piégeage des poissons émigrants est la détermination d'une densité optimale.

Lors de mon étude, l'utilisation des pièges n'a pas conduit à l'effet souhaité. La plupart des poissons étaient capturés plusieurs fois de suite dans ces pièges et la probabilité de capture n'était pas liée au statut social des poissons. L'impression générale était que la capture correspondait davantage à un comportement exploratoire des poissons plutôt qu'à une contrainte due à la compétition. L'utilisation de ces pièges a dès lors du être abandonnée et il a fallu utiliser une autre méthode permettant une détermination optimale de la densité (section 6.2.3.1.2).

Les problèmes suivants m'ont également contraint à une modifier l'agencement de la rivière artificielle ou de changer le protocole expérimental :

- (1) Au cours des premières expériences, il n'a pas toujours été possible de déterminer la position exacte des individus dans la rivière artificielle. Certains poissons se sont en effet réfugiés dans le substrat et n'ont jamais été retrouvés par la suite. D'autres individus occupaient des postes d'alimentation dans des endroits où ils ne pouvaient être repérés par l'observateur. Ce dernier problème était généralement dû à la présence d'un obstacle visuel, tels qu'un bloc de pierre, qui s'interposaient entre l'observateur et le poisson.

En vue d'éviter les problèmes cités, les interstices du substrat ont été remplis avec un substrat plus fin (graviers de petite taille) et les blocs de pierre ont été reagencés de telle façon que la plus grande partie du fond de la rivière artificielle soit visible à l'observateur.

- (2) A plusieurs reprises, une mortalité des poissons est intervenue au cours des expériences. Deux raisons peuvent être évoquées. D'une part, la manipulation des poissons en début d'expérience peut conduire à des blessures qui s'infectent ensuite (*Saprolegnia* sp.), ce qui m'oblige alors à évacuer ces poissons de l'expérience. D'autre part, dans plusieurs expériences réalisées à forte densité, des individus en bas de la hiérarchie sociale ne parvenaient pas à établir des postes d'alimentation. Ces individus, morts ou fortement affaiblis, ont généralement été récupérés avant la fin d'une expérience dans la grille située à l'aval du compartiment expérimental (expérience n° 1, 2, 3 et 5).
- (3) Des problèmes ont également été notés au niveau de la reconnaissance individuelle des poissons. La méthode d'identification initialement employée, qui fut basée sur la photographie des individus en début d'expérience, a du être abandonnée. Une méthode plus efficace, basée sur le dessin des "pattern" présents sur les flancs (saumons) ou sur la nageoire dorsale (truites), a ensuite été développée (cfr. section 6.2.3.2.1).
- (4) Indépendamment du problème de l'identification individuelle, la détermination du rang social des individus a souvent été impossible en raison d'un manque d'interactions. Ces problèmes sont essentiellement apparus lors des expériences qui impliquaient un grand nombre de poissons ($n > 8$), tels que les expériences n° 5, 6, 7, 8 et 9.
- (5) A plusieurs reprises, des difficultés ont été rencontrées à la recapture des poissons. En fin de l'expérience, certains poissons ont tendance à se réfugier dans le substrat et ne peuvent alors être récupérés que deux ou trois jours plus tard, ce qui entraîne des problèmes de comparaison de la croissance des individus (perte de poids !). La solution finalement adoptée pour garantir une capture rapide et efficace des poissons consiste à couper le moteur de la pompe et à éteindre toutes les lampes une heure avant la capture finale des poissons. Désorientés dans l'obscurité totale, les poissons quittent alors le substrat et nagent librement dans la colonne de l'eau, où ils sont alors facilement capturés à l'aide d'une épuisette et d'une lampe de poche.

D'autre part, plusieurs problèmes techniques et accidents ont également été rencontrés :

- (1) A plusieurs reprises, des problèmes de dysfonctionnement du groupe de réfrigération ont conduit à une hausse de la température.
- (2) L'expérience n° 3 a du être interrompue prématurément suite à une vidange accidentelle de la rivière artificielle, qui a provoqué la mort de tous les poissons.

Pour les différentes raisons évoquées, les expériences réalisées en 1992 ne sont pas nécessairement comparables entre elles et ne peuvent pas être considérées comme des répliqués.

Signalons que les différents problèmes évoqués se sont pratiquement limités aux expériences réalisées en 1992. Ceci m'a amené à ne pas présenter ces expériences, (sauf à titre d'illustration). Nous allons toutefois présenter par la suite une série de données, récoltées au cours des expériences n° 3, 5 et 6 qui nous indiquent que le comportement des poissons ne varie pas entre la matinée et l'après-midi, et qui expliquent donc pourquoi l'échantillonnage ultérieur des observations a pu être limité entre 09 h 00 et 11 h 30.

Le reste du traitement ultérieur des données se limitera aux expériences définitives présentées au chapitre suivant.

6.2.3.1.2 Expériences définitives

Dès le début de l'année 1993, les expériences définitives ont démarré selon un protocole expérimental pour l'étude de la compétition interspécifique. Celui-ci est basé sur le protocole proposé par Underwood (1986) et Fausch (1988).

Les deux traitements expérimentaux suivants sont appliqués dans les mêmes conditions :

- (1) un traitement allopatrique avec un nombre de $2n$ saumons;
- (2) un traitement sympatrique avec n saumons et n truites.

La séquence de réalisation des traitements allopatriques et sympatriques, présentée au tableau 6.2, est purement aléatoire.

Tableau 6.2 : Chronologie et caractéristiques principales des expériences réalisées en 1993. Les deux traitements expérimentaux sont répétés trois fois.

Test n°	Début du test	Traitement expérimental	Saumons n	Truites n	Durée du test	Poids initial des poissons
10	08.02.1993	allopatrique	6		19 jours	2,44 - 3,34 g.
11	08.03.1993	sympatrique	3	3	19 jours	3,24 - 4,58 g.
12	03.09.1993	sympatrique	4	4	20 jours	2,81 - 4,46 g.
13	14.10.1993	allopatrique	8		20 jours	3,50 - 5,38 g.
14	08.11.1993	sympatrique	4	4	19 jours	3,26 - 4,20 g.
15	06.12.1993	allopatrique	7		19 jours	2,87 - 4,20 g.

Le nombre de poissons à utiliser est déterminé en début de chaque expérience, au moment de la mesure initiale des poissons, en appliquant le calcul de la relation entre la taille des tacons et la superficie de leur territoire, développée par Grant et Kramer (1990) :

$$\log_{10} A = 2.61 \log_{10} B - 2.83, \quad r^2 = 0.87$$

où A représente la superficie du territoire (en m²) et B la longueur à la fourche du poisson (en cm). Le nombre maximal de territoires pour la surface du fond de la rivière artificielle (2,64 m²) est alors calculé en additionnant la somme des superficies de chaque territoire individuel. La figure 6.8 illustre l'application de cette formule à l'établissement de la capacité d'accueil pour les six expériences réalisées en 1993.

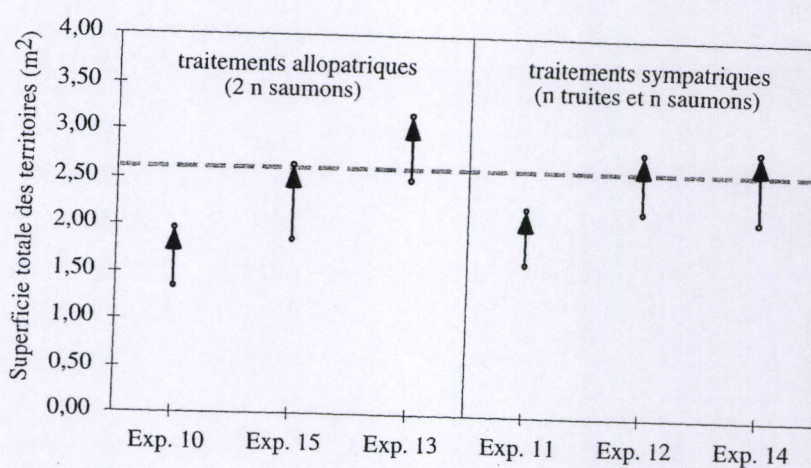


Figure 6.8 : Evolution de la superficie totale des territoires par rapport à la capacité d'accueil de la rivière artificielle. La superficie totale des territoires est calculée en additionnant la taille des territoires des poissons présents au cours d'une expérience. La taille d'un territoire individuel est calculée à partir de la taille du poisson à l'aide de la formule développée par Grant et Kramer (1990). Les points reliés entre eux par une flèche indiquent la superficie occupée en début (départ de la flèche) et en fin (sens de la flèche) d'expérience. La barre horizontale grise représente la superficie totale (la "capacité d'accueil") de la rivière artificielle.

En pratique, à chaque fois que la longueur à la fourche d'un poisson est mesurée, la taille de son territoire est immédiatement calculée à l'aide de la formule présentée ci-dessous.

Les surfaces des territoires des poissons sont progressivement additionnées, et le lot de poissons à utiliser pour une expérience est considéré complet dès que l'on approche la capacité d'accueil du milieu.

Toutefois, pour les traitements sympatriques, on veille également à ce que le nombre de truites et de saumons dans une expérience donnée soit identique.

Etant donné que la taille des poissons 0+ est plus importante au printemps (expériences n° 10 et 11) qu'en fin d'été et en automne (expériences n° 12 à 15), un plus petit nombre de poissons a été utilisé dans les premières expériences.

6.2.3.2 Protocole expérimental des expériences n° 10 - 15.

6.2.3.2.1 Pesée et identification individuelle des poissons

Après avoir été capturés dans le Samson, les poissons sont transférés au laboratoire et stockés pendant 36 à 48 heures dans un bassin oxygéné, à une température d'environ 16°C.

Les poissons sont ensuite anesthésiés un à un à l'aide de quelques gouttes d'une concentration de polyéthylène-glycol-monophényléther dans un volume d'eau de 0,5 litres. Dès que l'anesthésie est effective, le poisson est superficiellement séché sur un papier Kleenex, puis pesé au 0,01 gramme près à l'aide d'une balance Sartorius. La longueur à la fourche est mesurée au 0,5 millimètre près à l'aide d'une planche graduée.

L'étape suivante consiste à identifier des critères permettant une reconnaissance individuelle de chaque poisson. Cette identification a initialement été relayée à l'aide d'une photographie de chaque poisson placé dans un petit aquarium en plexiglas. Cette méthode ne s'est pas toujours avérée efficace. D'une part, la manipulation des poissons pour la prise de photos augmente le risque de leur infliger une blessure. D'autre part, en fonction de l'incidence lumineuse, des critères d'identification n'apparaissent pas toujours clairement sur la photo. Dans les expériences ultérieures, l'identification individuelle a donc été réalisée grâce à la réalisation d'un dessin des flancs de chaque poisson.

Chez les jeunes saumons, l'agencement et la forme des "marques de tacons" sur les flancs est soumis à une forte variation individuelle. De plus une rangée variable de taches rouges ou noires est présente sur et entre les marques (figure 6.9).

Les marques de tacons des truites sont beaucoup moins adéquates pour une reconnaissance individuelle. Cependant, pour autant que le nombre d'individus reste relativement faible (> 10), l'identification individuelle des truites 0+ peut facilement être

réalisée grâce à l'agencement, variable d'un individu à l'autre, des taches noires et rouges présentes sur la nageoire dorsale (figure 6.9).

Chaque individu reçoit ensuite un code d'identification (un chiffre dans les traitements allopatriques, un chiffre ou une lettre dans les traitements sympatriques).

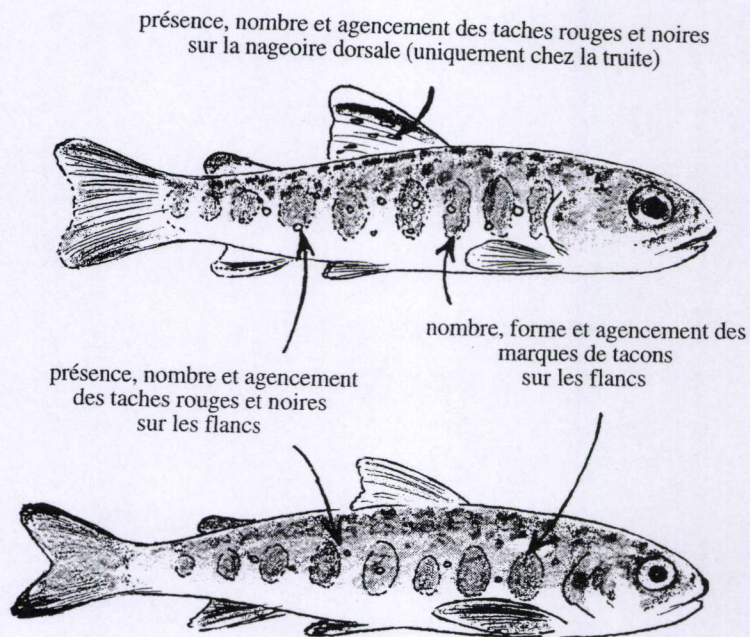


Figure 6.9 : Critères employés pour l'identification individuelle des tacons de la truite commune et du saumon atlantique.

Dès que le travail de mesure et d'identification des poissons est achevé et que tous les poissons sélectionnés ont récupéré un comportement de nage normal, ils sont transférés dans la rivière artificielle où l'expérience démarre immédiatement.

Pour faciliter la recapture des poissons en fin d'expérience, le moteur de la pompe à eau de la rivière artificielle et l'éclairage de la rivière artificielle sont coupés. Désorientés par l'obscurité et l'absence soudaine de courant, les poissons commencent alors à nager

librement dans la colonne d'eau où ils sont facilement recapturés à l'aide d'une lampe de poche et d'une épuisette.

Les poissons sont immédiatement anesthésiés et identifiés un à un. Les mesures de poids et de longueurs sont effectuées de la même façon qu'au début de l'expérience.

Les poissons sont ensuite relâchés dans le Samson.

Signalons ici qu'un test de la validité de la reconnaissance individuelle a été réalisé en 1997 : les marques de tacons de huit jeunes saumons ont été dessinés. Ensuite, en absence du dessinateur, ces poissons ont été marqués sur le dos à l'aide d'un tatouage individuel au bleu alcian. Les poissons ont ensuite été placés dans la rivière artificielle et le dessinateur a été invité à les identifier à partir du dessin de leur marques naturelles : cette identification s'est avérée correcte.

Il a été noté par ailleurs que le tatouage des jeunes saumons entraîne un risque de blessure élevé. La méthode d'identification des poissons sur base du dessin de leur marques naturelles s'avère donc être une méthode rapide et efficace, qui ne nécessite qu'une manipulation minimale des poisson.

6.2.3.2.2 Calendrier et horaire des observations

Dès l'introduction des poissons dans la rivière artificielle, le nourrissage démarre selon un horaire fixe : une ration alimentaire de 3,3 grammes de larves congelées de *Chironomus* est introduite à 09 h 00, 11 h 30, 14 h 00, 16 h 30 et 19 h 00. La ration alimentaire quotidiennement introduite dans la rivière artificielle s'élève donc à 16,7 grammes par jour (exprimé en poids frais).

Les deux premières journées de l'expérience sont généralement mises à profit pour l'apprentissage d'une identification individuelle rapide des poissons. Les dessins d'identification, réalisés sur des poissons anesthésiés, sont remplacés par de nouveaux dessins plus détaillés et plus exacts, comportant notamment de nouveaux critères non remarqués précédemment.

Les observations systématiques du comportement et de la répartition spatiale des poissons commencent trois jours après leur introduction dans la rivière artificielle. Ces observations sont alors réalisées pendant 16 journées successives, entre la première et la deuxième session de nourrissage des poissons, à savoir entre 09 h 00 h et 11 h 30.

Le tableau 6.3 indique la façon dont les sessions d'observation de la *répartition spatiale* et les sessions d'observation des *interactions agressives* se succèdent dans le temps au cours des journées successives.

Tableau 6.3 : Séquence temporelle des observations pendant les 4 premières journées d'observation. Cette séquence est répétée 4 fois au cours de l'expérience. La durée totale des observations s'étale donc sur 16 journées successives.

<p>Journée n :</p> <p>09.00 - 09.30 : <i>répartition spatiale</i></p> <p>09.30 - 10.00 : interactions (aval)</p> <p>10.30 - 11.00 : <i>répartition spatiale</i></p> <p>11.00 - 11.30 : interactions (amont)</p>	<p>Journée n + 1 :</p> <p>09.00 - 09.30 : interactions (amont)</p> <p>09.30 - 10.00 : <i>répartition spatiale</i></p> <p>10.30 - 11.00 : interactions (aval)</p> <p>11.00 - 11.30 : <i>répartition spatiale</i></p>
<p>Journée n + 2 :</p> <p>09.00 - 09.30 : <i>répartition spatiale</i></p> <p>09.30 - 10.00 : interactions (amont)</p> <p>10.30 - 11.00 : <i>répartition spatiale</i></p> <p>11.00 - 11.30 : interactions (aval)</p>	<p>Journée n + 3 :</p> <p>09.00 - 09.30 : interactions (aval)</p> <p>09.30 - 10.00 : <i>répartition spatiale</i></p> <p>10.30 - 11.00 : interactions (amont)</p> <p>11.00 - 11.30 : <i>répartition spatiale</i></p>

6.2.3.2.3 Répartition spatiale des poissons

Chaque jour, entre 09 h 00 et 11 h 30, la répartition spatiale des poissons est observée pendant deux périodes de 30 minutes. Au cours de chaque session d'observation, les positions de tous les poissons sont notées six fois de suite, à intervalle de 5 minutes.

La mesure des positions et la prise des notes progressent toujours de l'aval vers l'amont. En pratique, 1 à 2 minutes sont nécessaires pour noter l'ensemble des positions des poissons dans la rivière artificielle.

La localisation de chaque poisson est notée dans les trois axes de l'espace :

- la position longitudinale du poisson dans la rivière artificielle est lue à l'aide d'une graduation centimétrique placée sur la vitre en Plexiglas;
- la position du poisson sur la largeur de la rivière est estimée au centimètre près, sachant que la largeur totale de la rivière artificielle est de 55 ± 1 cm.
- la hauteur du poisson par rapport au substrat est également estimée au centimètre près. La hauteur notée est celle du nez du poisson par rapport au substrat. Un poisson appliqué contre le fond reçoit dès lors une cote de 1 cm.

Notons que le substrat a été agencé de telle façon que l'ensemble du fond de la rivière artificielle soit visible à l'observateur : les poissons qui ne peuvent être repérés par l'observateur sont donc forcément cachés dans le substrat.

Une fiche d'observation de la microrépartition des poissons est fournie comme exemple en Annexe 3.

6.2.3.2.4 Interactions agressives entre poissons

Pendant 16 journées successives, entre 09 h 00 et 11 h 30, les interactions agressives entre poissons sont notées deux fois pendant une période de 30 minutes.

L'observation des interactions comportementales nécessite une surveillance permanente des poissons. Comme il est impossible de surveiller simultanément l'ensemble du volume de la rivière artificielle, seule une des deux moitiés (aval ou amont) est surveillée par session d'observation. Les sessions successives sont dès lors menées en alternance dans la partie amont et dans la partie aval de la rivière artificielle (tableau 6.2.).

En début de séance, l'observateur repère la position de tous les poissons dans la partie respective de la rivière artificielle et tente ensuite de noter l'ensemble des interactions agressives de ces individus entre eux (et avec des "intrus" potentiels issus de l'autre moitié de la rivière artificielle).

Les informations suivantes sont notées pour chaque interaction repérée:

- l'identité du poisson agresseur;
- l'identité du poisson agressé
- le type de l'interaction et la séquence des comportements observés, notés séparément pour les deux individus.

Les types de comportements suivants sont notés :

- approche (A);
- fuite (f);
- menace/morsure (m);
- parade frontale (F);
- parade latérale (L).

A titre d'exemple "C - 2 - Am/f" indique que le poisson C attaque le poisson 2 en s'approchant et en le mordant, ou du moins en le touchant brièvement ("nipping") et que le poisson réagit à cette attaque en s'enfuyant.

Une exemple de fiche d'observation des interactions comportementales est fournie en Annexe 4.

6.2.4 Traitement des données

6.2.4.1 Croissance journalière

Pour chaque individu, la croissance journalière est calculée de la façon suivante :

$$\text{Croissance (g / jour)} = \frac{\text{Poids final (g)} - \text{Poids initial (g)}}{\text{nombre de jours de l'expérience}}$$

6.2.4.2 Rang social des poissons

Le comptage des interactions pour chaque couple d'individus permet l'établissement de matrices des relations sociales.

L'information contenue dans ces matrices est toutefois insuffisante pour attribuer un rang social à chaque individu. La rareté des interactions observées entre certains individus en bas de la hiérarchie sociale s'explique notamment par leur mobilité relativement restreinte.

Afin de collecter des informations du statut social des individus, il a dès lors été nécessaire de recourir à des observations supplémentaires en dehors des périodes d'échantillonnage fixes. Dans la plupart des cas, ces observations ponctuelles, notées au cas par cas, ont aidé à clarifier les statuts sociaux des poissons.

Grâce à ce complément d'information, un rang social a pu être attribué à la plupart des individus.

6.2.4.3 Répartition spatiale

Comme il a été expliqué précédemment, une valeur de profondeur (cm) et de vitesse de courant (cm/s.) a pu être attribuée à chaque cm² du fond de la rivière artificielle.

Ces matrices de données ont été utilisées pour attribuer une valeur de vitesse de courant et une valeur de profondeur à chaque position d'un poisson enregistrée au cours de l'observation de la répartition spatiale ($n_{\text{max}} = 192$ positions par poisson).

A partir de l'ensemble des données concernant la répartition spatiale des poissons, les variables suivantes ont été calculées pour chaque poisson :

- pourcentage de temps actif : proportion des observations pour laquelle une position sur le substrat a pu être attribuée au poisson (%);

- vitesse médiane : médiane des valeurs de vitesse de courant enregistrées pour toutes les positions d'un individu (cm/s.);
- profondeur médiane : médiane des valeurs de profondeur enregistrées pour toutes les positions d'un individu (cm);
- position longitudinale médiane : médiane des valeurs de positions du poisson en fonction de l'axe longitudinal de la rivière artificielle (cm);
- interquartile de la position en fonction de l'axe longitudinal : intervalle entre le 75ième et le 25ième percentile de la dispersion des positions des poissons en fonction de l'axe longitudinal de la rivière artificielle (cm). Cette variable mesure donc l'intervalle qui englobe la moitié des observations qui se situent au centre de la dispersion, de part et d'autre de la valeur médiane.

Sauf indication contraire, les données de vitesse de courant, de profondeur et de position des poissons en fonction de l'axe longitudinal présentées dans le chapitre 6.3 (Résultats) se réfèrent au calculs des médianes décrits ci-dessus.

6.2.4.4 Traitements statistiques

6.2.4.4.1 Tests non-paramétriques

Le test non-paramétrique de Friedman (Dagnelie, 1986) a été employé en vue de détecter des différences du nombre d'interactions agressives en fonction du temps écoulé depuis le début de l'expérience et en fonction du temps écoulé depuis le dernier nourrissage des poissons. Ce test est réalisé à l'aide du logiciel Statistica (Stat-Soft), version 4.1. pour Macintosh.

6.2.4.4.2 Régressions linéaires

La régression linéaire simple est employée pour déterminer la relation entre le rang social (variable indépendante) et la croissance journalière (variable dépendante) (Dagnelie, 1986).

Le test de Chow est réalisé en vue de déterminer des différences entre les droites de régressions (Gujarati, 1988).

Le test d'égalité des coefficients de régressions (test de parallélisme des droites de régression) est réalisé en vue de détecter des différences au niveau des pentes des droites de régression (Dagnelie, 1986).

La régression linéaire multiple est employée pour déterminer la contribution relative des différentes variables d'habitat à la croissance des poissons (Dagnelie, 1986).

L'établissement des droites de régression est réalisé à l'aide du logiciel Statistica (Stat-Soft), version 4.1. pour Macintosh. Lors de l'utilisation de ce logiciel, on a notamment fait appel à la détection de valeurs extrêmes ("outliers"), ces dernières étant définies par un écart supérieur à 2.5 fois l'écart type-résiduel.

6.2.4.4.3 Analyses de la variance

L'existence de différences significatives au niveau du poids initial, de la croissance, de la vitesse de courant, de la profondeur et du nombre d'interactions en fonction du rang social et en fonction du type de poissons (saumons allopatriques, saumons sympatriques et truites) a été testée à l'aide de l'analyse de la variance croisée à deux critères de classifications fixes (Dagnelie, 1986).

La condition d'homogénéité des variances des populations dans l'Anova 1 est vérifiée à l'aide du test de Hartley (F_{\max}), inclus dans le programme Statistica.

Lorsque l'analyse de la variance a permis de rejeter l'hypothèse d'égalité des moyennes, des comparaisons particulières de deux ou plusieurs moyennes ont été réalisées grâce à la méthode des contrastes orthogonaux (Dagnelie, 1986).

Les analyses de la variance, les tests d'homogénéité des variances et les comparaisons de moyennes par la méthode des contrastes ont été réalisés à l'aide du logiciel Statistica (Stat-Soft), version 4.1. pour Macintosh.

6.3 Résultats

6.3.1 Comportement agressif des poissons

6.3.1.1 Remarques préliminaires

Après l'introduction des poissons dans la rivière artificielle, ceux-ci restent d'abord concentrés pendant quelques heures dans des zones à faible vitesse de courant : notamment dans les deux grandes fosses et dans une zone plus calme située juste en amont de l'exutoire.

Les premières interactions agressives ont souvent déjà lieu après quelques heures. Il s'agit d'attaques de faible intensité et de tentatives de morsures peu acharnées, engagées entre des poissons situés à quelques centimètres seulement les uns des autres. Suite à une telle attaque, il arrive parfois qu'aucune réaction du poisson attaqué ne soit perceptible.

Après une ou deux journées, les comportements agressifs deviennent plus déterminés. Les distances d'attaques augmentent très sensiblement et la réaction des poissons attaqués est immédiate. A ce stade-ci, les poissons se dispersent sur l'ensemble de la surface disponible. Certains individus se démarquent alors du lot par une attitude plus agressive : ces poissons tentent d'établir leur territoire dans les fosses et s'attaquent à chaque individu qui pénètre dans leur champ de vision.

Tout comme les poissons dominants situés dans les fosses, les poissons se trouvant dans les radiers sont fréquemment impliqués dans des combats de courte durée. La plupart d'entre eux parviennent néanmoins à occuper un poste d'affût à partir duquel ils interceptent la nourriture en dérive dans le courant.

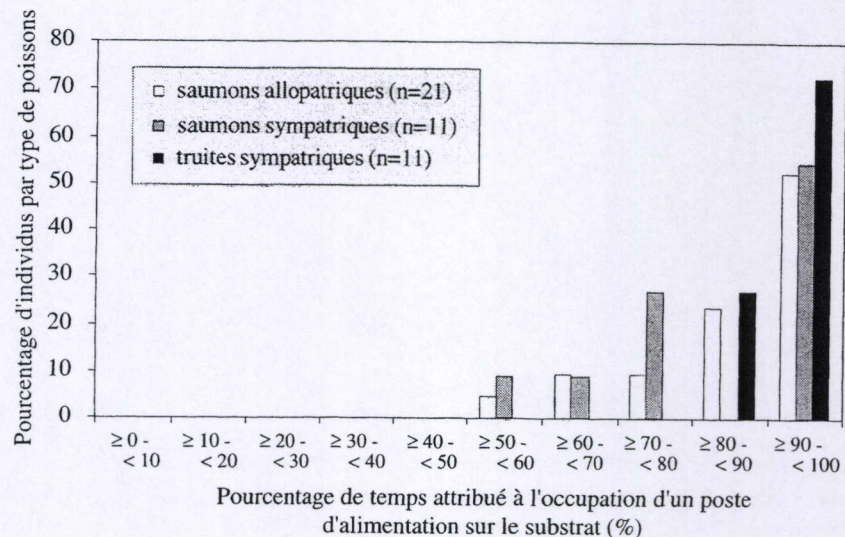


Figure 6.10 : Temps attribué à l'occupation d'un poste d'alimentation sur le substrat de la rivière artificielle (%) par les trois types de poissons (saumons allopatriques, saumons sympatriques et truites), exprimé en pourcentage d'individus par type de poisson. Un poisson non observé à un moment donné est considéré comme étant caché à l'intérieur du substrat.

Les individus qui ne parviennent pas à défendre une position intéressante adoptent généralement une coloration plus cryptique. Il arrive que ces poissons occupent des postes temporaires dans des habitats à forte vitesse de courant ou à d'autres endroits défavorables pour une capture efficace d'invertébrés en dérive. Suite à une attaque par un

individu au rang social plus élevé, ces individus peu agressifs se réfugient fréquemment dans le substrat et y restent cachés pendant quelques heures.

Toutefois, sur l'ensemble des six expériences, aucun poisson n'est resté caché pendant plus de 50 % de la durée totale d'une expérience. Une différence est cependant observée entre les truites et les saumons dans les traitements sympatriques. En effet, si aucune truite n'est restée cachée pendant plus de 20 % du temps d'observation, près de la moitié des saumons sympatriques restaient cachés entre 20 % et 50 % du temps d'observations (figure 6.10).

Notons que la position exacte de l'ensemble des poissons était presque toujours connue : pratiquement toutes les cachettes régulièrement occupées par des poissons pouvaient en effet être surveillées par l'un ou l'autre trou dans le substrat.

6.3.1.2 Types d'interactions observées

Au cours des sessions d'observations effectuées en rivière artificielle, deux principaux types d'interactions agressives ont clairement pu être distingués :

- l'interaction agressive de type non ritualisé.

L'interaction sociale la plus simple consiste en une approche rapide suivie d'une tentative de morsure ("nipping"). Parfois, l'individu attaqué s'enfuit avant même qu'il y ait un réel contact physique. Le plus souvent, il s'enfuit seulement après avoir subi un coup sur le flanc ou une brève morsure. Toutefois, l'extrême rapidité des séquences comportementales empêche souvent de préciser si l'adversaire a réellement été mordu.

Après l'attaque, l'individu dominé est parfois poursuivi par son agresseur sur une certaine distance avant que ce dernier ne retourne à sa position de départ. Au total, la durée d'une interaction de ce type est rarement supérieure à 2 secondes.

- l'interaction agressive de type ritualisé.

Le deuxième type d'interaction implique des comportements correspondant étroitement aux parades de menaces latérales décrites par Kalleberg (1958) : dès l'approche de l'adversaire, le poisson attaqué lui présente son flanc tout en déployant ses nageoires au maximum. Cette posture est souvent accompagnée d'une oscillation rapide mais de faible amplitude du corps du poisson autour de son axe horizontal (cfr. chapitre 4.1 pour une illustration des parades).

Les parades agressives sont de durée très variable. Dans le cas le plus simple, l'individu attaqué effectue une brève parade latérale (> 1 sec.) avant de s'enfuir. Les combats de plus longue durée impliquent une alternance de parades latérales et frontales chez les deux individus. Souvent, les deux opposants se bousculent

mutuellement et tentent de mordre l'adversaire dans les flancs ou dans les nageoires, tout en tournant l'un autour de l'autre, parfois durant quelques minutes!

En fonction de leur intensité d'agressivité, les interactions ont donc été classées en quatre types distincts (tableau 6.4).

Tableau 6.4 : Nombre total d'interactions agressives notées par expérience (durée d'observation : 16 heures). Types d'interactions :

- 1 : les interactions non ritualisées, sans contact physique entre les adversaires;
 2 : les interactions non ritualisées, avec contact physique entre les adversaires;
 3 : les parades unilatérales de courte durée (≤ 2 sec.);
 4 : les combats complexes, impliquant des parades chez les deux adversaires.

Traitement	Expérience	Nombre d'interactions par type				Sous-total	Total
		1	2	3	4		
allopatriques	10	14	100	2	4	120	399
	13	21	136	1	1	159	
	15	32	84	4	0	120	
sympatriques	11	38	144	16	1	199	464
	12	22	103	7	1	133	
	14	22	103	6	1	132	
Sous-total		149	670	36	8		
Total		819		44			863

Le tableau 6.4 montre l'existence de différences très nettes dans la fréquence des types d'interactions. Les combats non ritualisés ($n = 819$, soit 8.5 ± 1.7 interactions par heure) sont nettement plus fréquents que les combats ritualisés ($n = 44$, soit 0.5 ± 0.3 interactions par heure). Par ailleurs, plus de 80 % des combats non ritualisés impliquent des contacts physiques entre les deux adversaires. D'autre part, l'interaction la plus rare est celle qui est aussi la plus coûteuse au plan énergétique : moins de 1 % des combats observés sont des combats ritualisés de longue durée.

Une observation intéressante concerne l'issue des interactions impliquant des parades et des combats non ritualisés. Sur un total de 44 combats ritualisés, 11 (soit 25 %) ont été remportés par l'individu attaqué. Par contre, sur un total de 819 combats non ritualisés (dans lesquels l'individu agresseur avait pu être déterminé), 6 (soit 0,7 %) seulement ont trouvé leur issue dans la victoire de l'individu attaqué. Cette différence est hautement significative (test de Chi-carré ($n = 863$) = 127,34, $p < 0.0001$).

Vu l'extrême rapidité de la plupart des interactions, il m'a paru judicieux de ne pas approfondir davantage la distinction entre les différents types de comportements agressifs. Dans le traitement ultérieur des données comportementales, je me suis donc

limité à une distinction entre (1) les combats impliquant une ou plusieurs parades ritualisées et (2) les combats non ritualisés.

6.3.1.3 Evolution du nombre d'interactions agressives dans le temps

Au cours des expériences n° 10 à 15, les observations ont toujours été réalisées entre 09 h 00 et 11 h 30. Ce choix d'une observation exclusivement matinale avait été pris pour des raisons pratiques. Toutefois, au cours de deux expériences préliminaires (expériences n° 3 et 5) une série d'observations ont également été effectuées au cours de l'après-midi, entre 14 h 00 et 16 h 30. Ces données sont présentées sous forme brute (nombre total d'interactions observée par période de 30 minutes d'observation) en Annexe 5. Aucune évolution nette du nombre d'observation se dégage en fonction du moment de la journée.

L'évolution de la fréquence des interactions agressives par rapport au temps écoulé depuis le début de l'expérience est illustrée par la figure 6.11. La fréquence des combats non ritualisés ne montre aucune évolution significative (test de Friedman, Chi carré ($n = 6$, $dl = 3$) = 1.8, $p < 0.615$).

Une diminution significative est par contre observée au niveau de la fréquence des interactions ritualisées (parades frontales et latérales), celles-ci sont nettement plus fréquentes en début de période d'observation (test de Friedman, Chi carré ($n = 6$, $dl = 3$) = 10.385, $p < 0.0156$).

L'évolution du nombre d'interactions agressives par rapport au temps écoulé entre la première et la deuxième session de nourrissage est illustrée par la figure 6.12. Aucune évolution significative du nombre d'interactions agressives n'a pu être mise en évidence, ni pour les combats ritualisés (test de Friedman, Chi carré ($n = 6$, $dl = 3$) = 4.358, $p < 0.225$), ni pour les combats non ritualisés (test de Friedman, Chi carré ($n = 6$, $dl = 3$) = 0.6, $p < 0.896$).

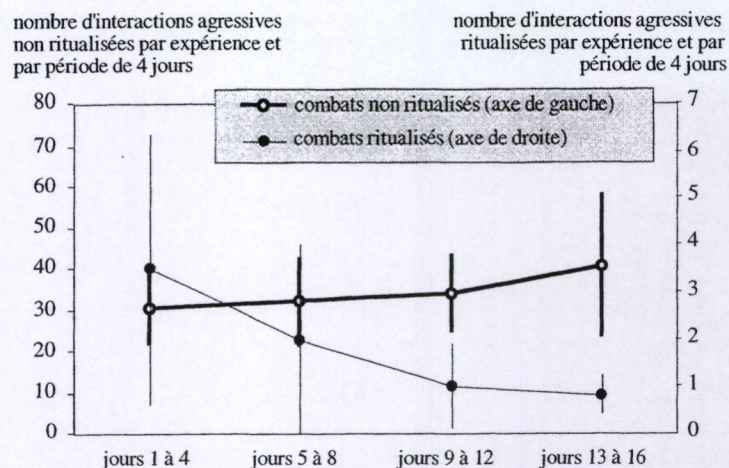


Figure 6.11 : Evolution du nombre d'interactions agressives de type ritualisé (axe de droite) et non ritualisé (axe de gauche) en fonction du temps écoulé depuis le début de la période d'observation. Les valeurs indiquées (moyenne \pm 1 écart-type; $n = 6$ expériences) représentent les nombres totaux d'interactions notées pendant une période de 4 jours, à raison d'une heure d'observation par jour.

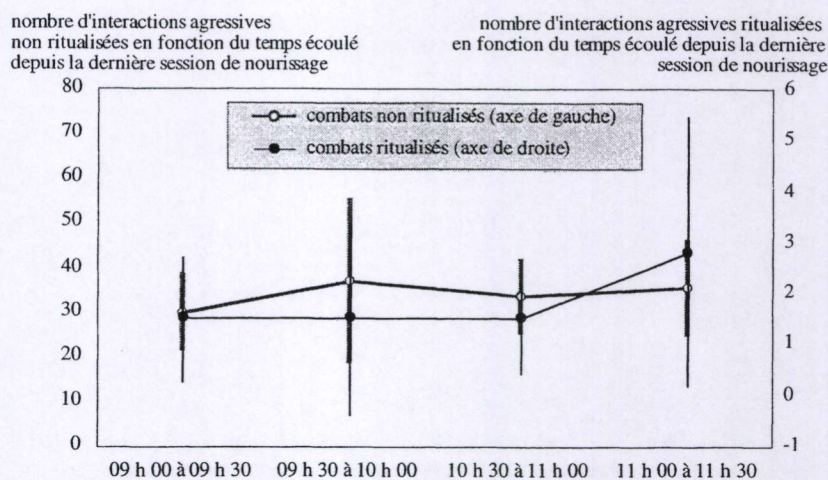


Figure 6.12 : Evolution du nombre d'interactions agressives de type ritualisé (axe de droite) et non ritualisé (axe de gauche) en fonction du temps écoulé depuis la dernière session de nourrissage des poissons. Les valeurs indiquées (moyenne \pm 1 écart-type; $n = 6$ expériences) représentent les nombres totaux d'interactions notées, à raison de 16 heures d'observation par expérience.

6.3.1.4 Effet du traitement expérimental sur le nombre d'interactions

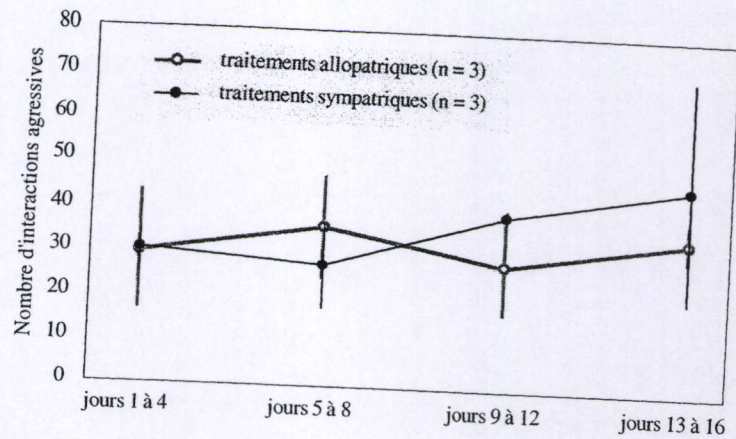


Figure 6.13.a : Comparaison de l'évolution du nombre d'interactions agressives de type non ritualisé entre traitements allopatriques ($n = 3$) et sympatriques ($n = 3$) en fonction du temps écoulé depuis le début de l'observation. Les valeurs indiquées représentent les nombres totaux (moyenne ± 1 écart-type) d'interactions notées pendant une période de 4 jours, à raison d'une heure d'observation par jour.

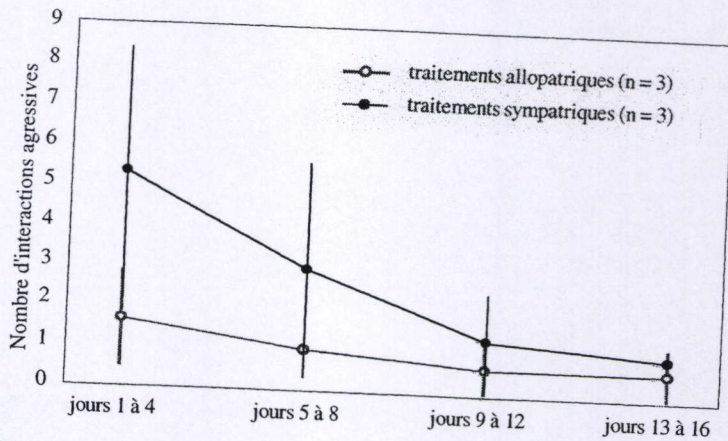


Figure 6.13.b : Comparaison de l'évolution du nombre d'interactions agressives de type ritualisé entre traitements allopatriques ($n = 3$) et sympatriques ($n = 3$) en fonction du temps écoulé depuis le début de l'observation. Les valeurs indiquées représentent les nombres totaux (moyenne ± 1 écart-type) d'interactions notées pendant une période de 4 jours, à raison d'une heure d'observation par jour.

Les figures 6.13.a et b illustrent la différence entre les deux types de traitements (allopatrique ou sympatrique) concernant l'évolution du nombre d'interactions non ritualisées (figure 6.13.a) et ritualisées (figure 6.13.b) par rapport au temps écoulé depuis le début des observations. Aucune différence entre les deux types de traitements n'est observée au niveau des combats non ritualisés. Par contre, les combats impliquant des parades sont un peu plus fréquents dans les traitements sympatriques.

6.3.2 Rang social des poissons

6.3.2.1 Détermination du rang social des poissons

Une matrice du nombre d'interactions sociales entre les individus a été calculée pour chacune des six expériences (Annexe 6). Malgré qu'elles soient parfois incomplètes, ces matrices indiquent déjà très clairement l'existence d'une hiérarchie sociale à dominance linéaire.

Comme indiqué dans le chapitre 6.2, il a été nécessaire de réaliser des observations supplémentaires pour établir le statut social de la majorité des individus. Le rang social qui a finalement pu être attribué à chaque poisson est indiqué au tableau 6.5.

A trois reprises, le rang social de deux individus n'a pu être établi. Dans chacune des trois situations, il s'agissait d'individus en bas de la hiérarchie sociale pour lesquels très peu d'interactions ont pu être observées.

Dans le traitement ultérieur des données faisant appel aux rangs sociaux de ces poissons, un rang moyen leur a été attribué. Celui-ci a été calculé à partir des deux rangs que l'individu aurait pu occuper. A titre d'exemple, le rang social 7,5 a été attribué aux saumons B et C de l'expérience n°12, en admettant que chacun d'entre eux occupe soit le rang 7, soit le rang 8.

Tableau 6.5 : Tableau récapitulatif indiquant, pour chaque poisson, le poids et la longueur à la fourche en début et en fin d'expérience, la croissance journalière et le rang social.

			Longueur initiale (mm)	Longueur finale (mm)	Poids initial (g)	Poids final (g)	Croissance (g/jour)	rang social
Expérience 10 (exp. allopatrique)	saumon	1	65,0	74,5	2,480	4,860	0,125	4
	saumon	2	72,0	84,0	3,340	6,440	0,163	2
	saumon	3	64,0	72,0	2,440	4,030	0,084	6
	saumon	4	68,5	77,0	3,030	5,240	0,116	3
	saumon	5	69,5	87,0	3,200	8,010	0,253	1
	saumon	6	70,0	78,5	3,340	5,250	0,101	5
Expérience 13 (exp. allopatrique)	saumon	1	73,5	75,5	3,500	4,390	0,045	7 ou 8
	saumon	2	74,5	77,5	3,789	5,010	0,061	7 ou 8
	saumon	3	74,5	76,0	3,743	4,590	0,042	6
	saumon	4	76,0	80,5	4,060	5,680	0,081	5
	saumon	5	76,5	86,5	3,998	6,920	0,146	4
	saumon	6	81,0	93,0	4,476	7,980	0,175	3
	saumon	7	82,0	91,5	5,200	8,410	0,161	1
	saumon	8	83,0	96,5	5,328	9,740	0,221	2
Expérience 15 (exp. allopatrique)	saumon	1	68,5	78,0	2,865	5,110	0,112	4
	saumon	2	70,5	76,0	3,192	4,566	0,069	7
	saumon	3	72,5	79,5	3,328	5,306	0,099	5
	saumon	4	73,0	80,0	3,577	5,735	0,108	6
	saumon	5	74,5	85,0	3,609	6,993	0,169	2
	saumon	6	75,0	91,0	3,720	8,371	0,233	1
	saumon	7	77,0	92,5	4,198	8,379	0,209	3
Expérience 11 (exp. sympatrique)	truite	A	70,5	87,0	3,500	6,930	0,181	1
	truite	B	75,5	79,0	4,150	4,740	0,031	3
	truite	C	74,0	80,0	4,050	5,300	0,066	2
	saumon	1	74,0	84,0	4,210	6,270	0,108	5
	saumon	2	75,5	87,0	4,580	7,460	0,152	4
	saumon	3	71,0	79,0	3,240	5,070	0,096	6
Expérience 12 (exp. sympatrique)	truite	1	66,5	68,5	2,810	3,650	0,042	5
	truite	2	69,0	79,5	3,400	6,410	0,151	2
	truite	3	72,0	76,5	3,860	5,750	0,095	3
	truite	4	76,5	87,0	4,460	8,130	0,184	1
	saumon	A	76,0	83,5	4,085	6,430	0,117	6
	saumon	B	76,0	81,0	4,050	5,810	0,088	7 ou 8
	saumon	C	77,0	82,0	4,430	5,980	0,078	7 ou 8
	saumon	D	77,0	90,0	4,190	7,870	0,184	4
Expérience 14 (exp. sympatrique)	truite	1	69,0	85,0	3,257	5,659	0,120	3
	truite	2	70,0	78,0	3,347	5,147	0,090	4
	truite	3	70,5	82,0	3,586	6,186	0,130	2
	truite	4	74,5	88,0	3,851	7,250	0,170	1
	saumon	A	73,5	80,5	3,648	5,789	0,107	6 ou 7
	saumon	B	73,0	78,5	3,771	5,039	0,063	8
	saumon	C	74,5	84,0	3,830	6,444	0,131	5
	saumon	D	76,5	83,0	4,198	6,262	0,103	6 ou 7

6.3.2.2 Répartition spatiale et rang social des poissons

La figure 6.14 illustre, pour les expériences 10 à 15, la répartition spatiale des poissons. Cette figure illustre que les poissons se dispersent et établissent des positions d'alimentation dans toutes les parties de la rivière artificielle.

Quel que soit le type de traitement, la position préférée par le poisson dominant (rang 1) est apparemment la même dans chacune des six expériences. Cette position est située dans la première fosse à partir de l'exutoire de la fosse "aval" ($L = 150$ cm), à une vingtaine de centimètres de la vitre d'observation ($l = 20$ cm). Les truites et les saumons préfèrent donc exactement la même position dans la rivière artificielle.

La position modale du poisson de rang 2 est plus variable. A deux reprises (la truite de rang 2 de l'expérience n° 12 et le saumon de rang 2 de l'expérience n° 13) la position modale se situe dans la deuxième fosse ($L = 330$ cm; $l = 30$ cm). Dans tous les autres cas, le poisson de rang 2 était le plus souvent observé dans une zone assez bien délimitée, située sur le radier en amont de cette dernière fosse ($L = 390 - 410$ cm; $l = 1 - 25$ cm). Notons que cette dernière position était également occupée par les poissons de rang social 3 dans les deux expériences n° 12 et 13.

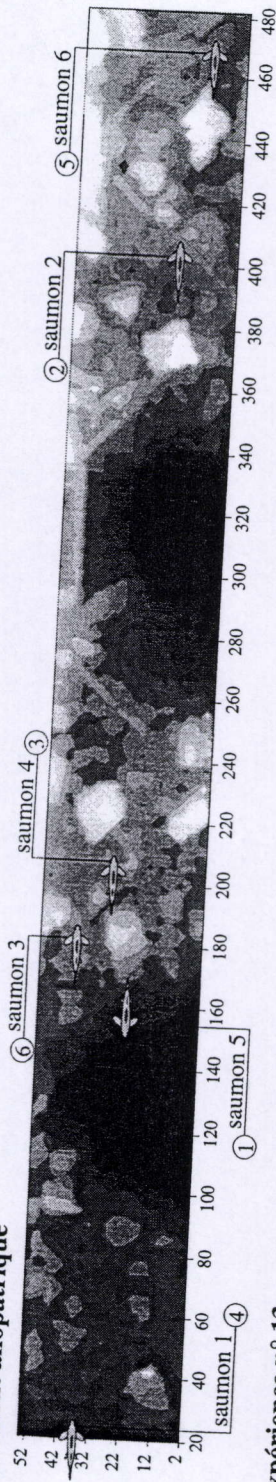
Pratiquement tous les autres poissons sont inféodés aux radiers à écoulement rapide.

Figure 6.14 : (les deux pages suivantes)
Répartition spatiale des poissons. L'arrière-fond représente le relief du substrat de la rivière artificielle (cfr. figure 6.4a). Pour chaque poisson, la position illustrée est celle sur laquelle il a été observé le plus grand nombre de fois. Le chiffre encadré représente, pour chaque individu, son rang social.

expérience n° 10

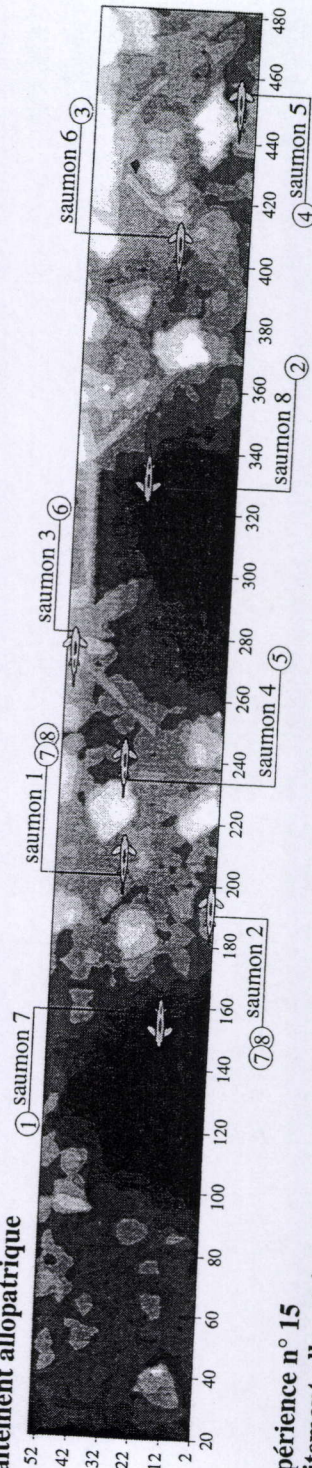
traitement allopatrique

_____ sens de l'écoulement de l'eau



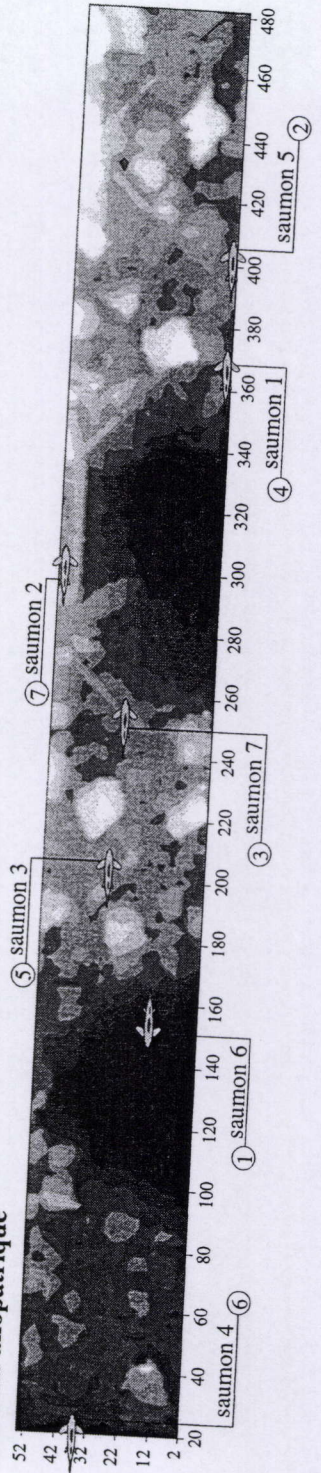
Expérience n° 13

traitement allopatrique

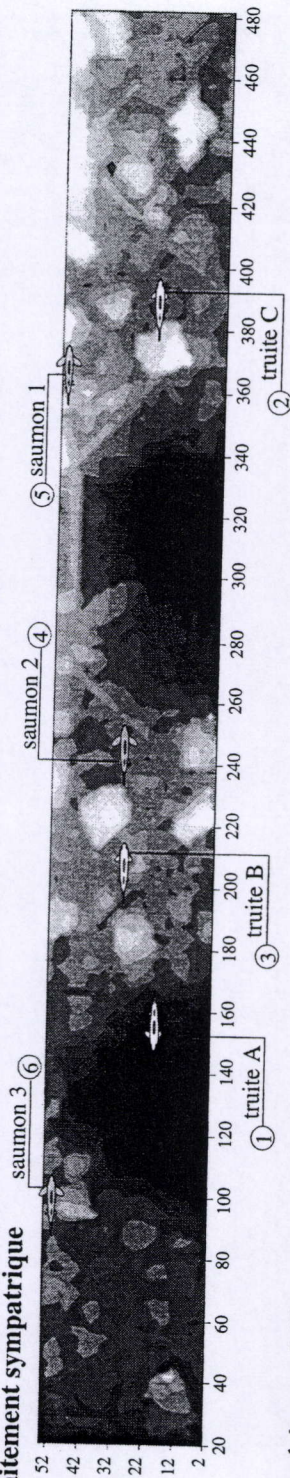


expérience n° 15

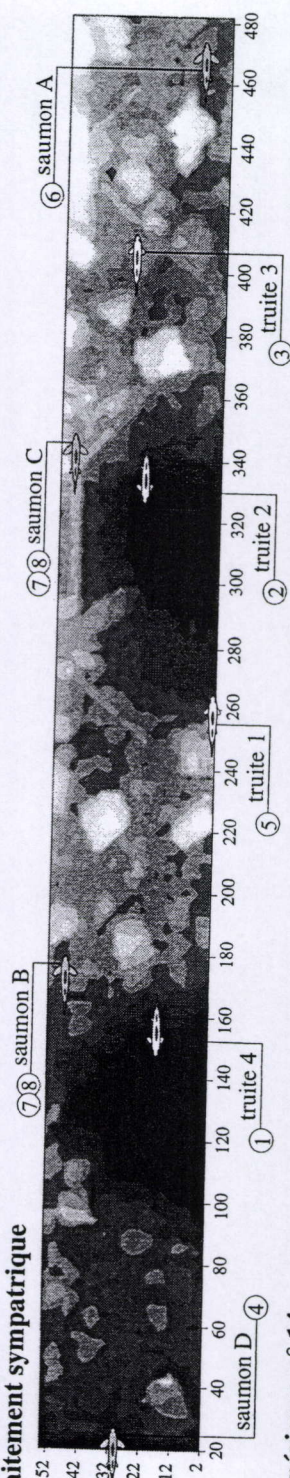
traitement allopatrique



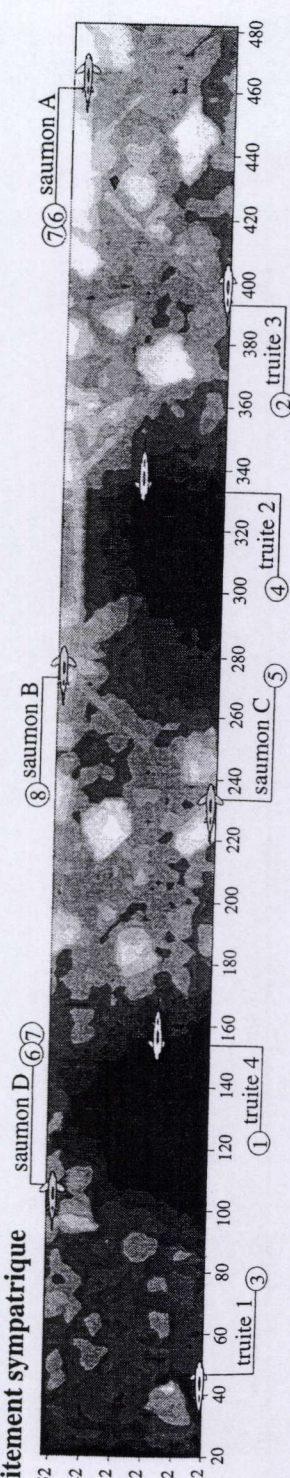
Expérience n° 11
traitement sympatrique



Expérience n° 12
traitement sympatrique



Expérience n° 14
traitement sympatrique



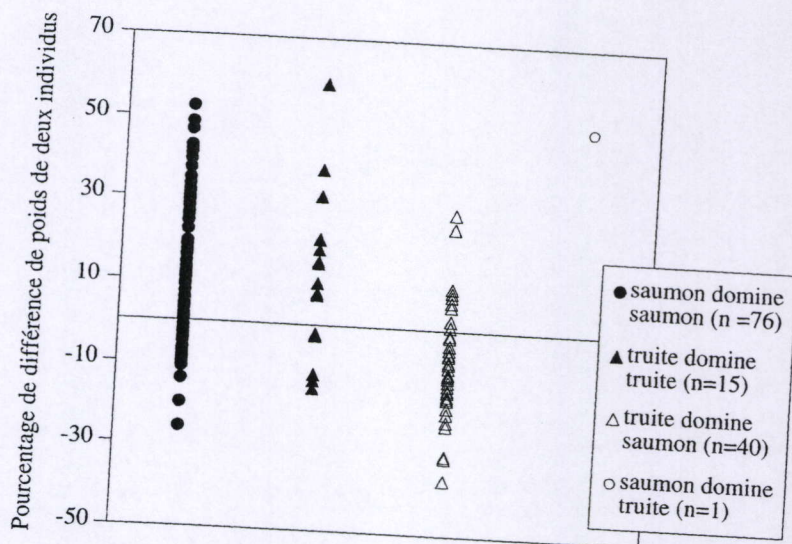
6.3.2.3 Dominance sociale des truites sur les saumons

Comme indiqué au tableau 6.5, la dominance d'un saumon sur une truite n'a été observée qu'à une seule reprise : le saumon D de l'expérience 12 était clairement dominant sur la truite 1.

La figure 6.15 a été dressée à partir de l'information contenue dans le tableau 6.4 et du poids initial de chaque poisson en début d'expérience.

La différence relative du poids des truites et des saumons dans la troisième colonne indique que les truites ont toujours été dominantes sur les saumons, même si ceux-ci étaient 30 % plus lourds que les truites.

Le saumon D de l'expérience 12 est quant à lui près de 50 % plus lourd que la truite 1! La dominance sociale de ce couple d'individus s'explique donc par leur différence de taille extrême.



gure 6.15 : Différence entre le poids initial de l'individu dominant et le poids initial de l'individu dominé (exprimé en % du poids initial du poisson dominé). La différence du pourcentage de poids initial entre deux poissons a été calculée pour toutes les combinaisons d'individus pour lesquels le rang social relatif a pu être déterminé au cours des six expériences (n = 122), en admettant l'existence d'une hiérarchie sociale linéaire.

6.3.2.4 Relation entre le rang social et le nombre d'interactions agressives

Comme il a été indiqué plus haut, un certain nombre d'individus se démarquent au cours des expériences par une agressivité nettement plus importante par rapport au reste des poissons. Dans les traitements allopatriques, un ou deux individus par expérience se distinguent également par leur coloration : les marques de tacons de ces poissons dominants sont mieux délimitées sur les flancs, leur aspect général est plutôt clair et l'iris de l'oeil est traversé de haut en bas par une barre plus foncée très nette.

Tableau 6.6 : Comptage des victoires enregistrées pour chaque individu au cours des périodes d'observation des interactions. La partie gauche du tableau indique le nombre total de victoires par individu, tous types d'interactions compris. La partie droite indique le nombre de victoires enregistrées au cours de comportements ritualisés, impliquant des parades frontales et/ou latérales chez au moins un des deux adversaires. Pour chaque expérience, les individus sont classés en fonction de leur rang social (cfr. tableau 6.5). Les interactions attribuées à des saumons sont indiquées en caractères Times "normal", celles attribuées à des truites, en caractère Times "relief". Si un rang social moyen a été attribué à deux poissons par manque d'information, les interactions attribuées à chacun des deux poissons sont indiquées deux fois pour chacun des deux rangs possibles.

Rang social	Nombre total d'interactions par individu						Nombre total d'interactions de type ritualisé par individu					
	Exp. 10	Exp. 11	Exp. 12	Exp. 13	Exp. 14	Exp. 15	Exp. 10	Exp. 11	Exp. 12	Exp. 13	Exp. 14	Exp. 15
1	85	139	45	23	33	88	4	9	3	0	5	3
2	21	19	43	81	29	5	1	4	3	2	1	0
3	11	29	30	21	17	23	1	4	2	0	1	1
4	1	11	10	7	35	2	0	0	0	0	0	0
5	2	1	3	23	5	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	1	2	4/4	1	0	0	0	0	0	0
7			1/0	1/1	4/4	1			0	0	0	0
8			1/0	1/1	0				0	0	0	

Le tableau 6.6 indique que le nombre d'interactions augmente très clairement avec le statut social du poisson. De plus, les combats de type ritualisé n'ont jamais été remportés que par des individus de rangs 1, 2 ou 3.

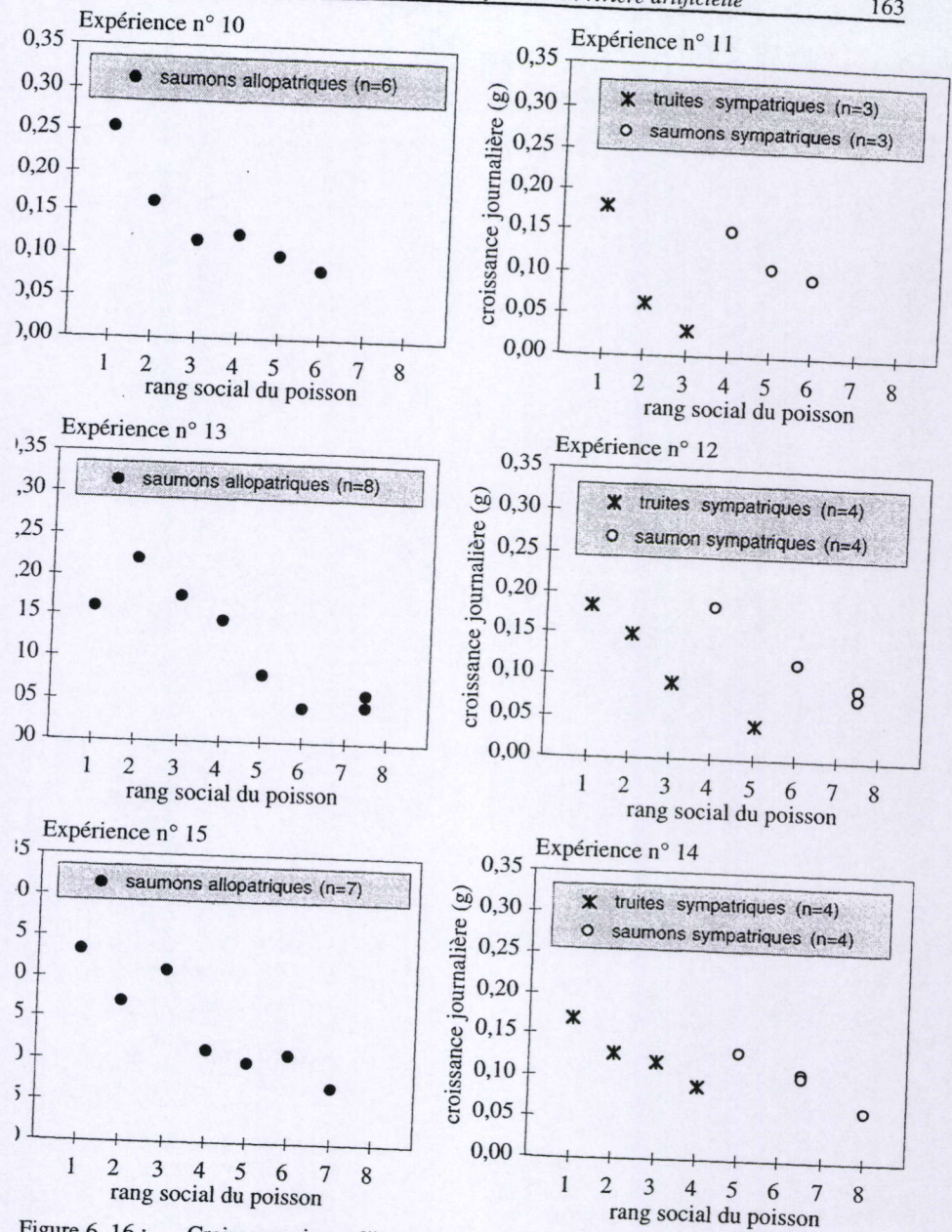


Figure 6. 16 : Croissance journalière et rang social des trois types de poissons (truites, saumons allopatriques et saumons sympatriques) utilisés au cours des six expériences.

6.3.3 Effet du statut social sur la croissance des poissons

6.3.3.1 Observations générales

La relation entre le statut social et la croissance des poissons pour chacune des six expériences est illustrée à la figure 6.16.

Mis à part quelques exceptions, l'impression générale des expériences allopatriques est une augmentation de la croissance avec le statut social du poisson. Les écarts par rapport à cette allure générale sont essentiellement observés parmi les premiers rangs sociaux : dans l'expérience 13, le poisson dominant a une croissance "trop faible" et dans l'expérience 15, le poisson occupant le troisième rang a une croissance "trop rapide" par rapport à son rang social.

La croissance réduite de l'individu dominant par rapport au poisson de deuxième rang dans l'expérience n° 13 s'explique peut-être par une légère surdensité des poissons dans cette expérience (figure 6.16), l'expérience n° 13 est en effet la seule où la capacité d'accueil du milieu en fin d'expérience fut nettement dépassée (figure 6.9).

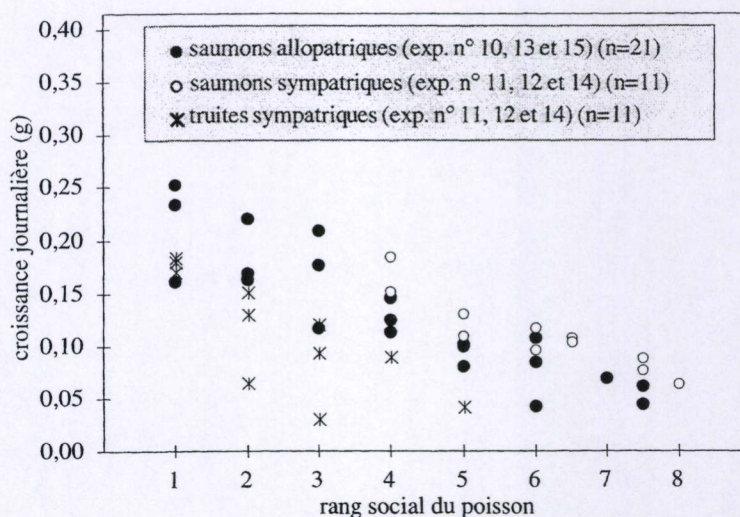


Figure 6.17 : Croissance journalière et rang social des trois types de poissons (truites, saumons allopatriques et saumons sympatriques) au cours des six expériences.

La figure 6.17 illustre la relation entre la croissance et le statut social des poissons pour l'ensemble des poissons utilisés dans les 6 expériences. Les trois catégories de poissons se distinguent clairement au niveau de leur croissance en fonction du statut social : pour un rang social donné, les truites ont une croissance plus faible que les saumons allopatriques et ceux-ci ont à leur tour une croissance plus faible que les saumons sympatriques.

6.3.3.2 Effet du statut social sur la croissance des poissons

L'allure générale des points pour chacun des trois groupes de poissons suggère l'existence d'une relation linéaire entre la croissance et le statut social. Une régression linéaire a dès lors été établie sur base de ces deux variables, séparément pour chacun des trois groupes :

saumons allopatriques (n = 21) :

$$\text{croissance journalière (g / jour)} = 0.237 - 0.0260 * \text{rang social}, r = -0.893$$

$$r^2 \text{ ajusté} = 0.786 (F_{1,19} = 74.543, p < 0.0001)$$

saumons sympatriques (n = 11) :

$$\text{croissance journalière (g / jour)} = 0.247 - 0.0226 * \text{rang social}, r = -0.915$$

$$r^2 \text{ ajusté} = 0.820 (F_{1,9} = 46.582, p < 0.0001)$$

truites sympatriques (n = 9)* :

$$\text{croissance journalière (g / jour)} = 0.209 - 0.0326 * \text{rang social}, r = -0.976$$

$$r^2 \text{ ajusté} = 0.946 (F_{1,7} = 142.85, p < 0.0001)$$

* après élimination des deux valeurs extrêmes ("outliers")

Les valeurs du coefficient de détermination ajusté nous indiquent que le statut social explique à 78 % la variabilité de la croissance journalière des saumons allopatriques (n = 21), à 82 % celle des saumons sympatriques (n = 11) et à 97 % celle des truites (n = 9).

6.3.3.3 Comparaison des droites de régression

Le test de Chow (Gujarati, 1988) a détecté l'existence d'une différence entre les droites de régression établies à partir des relations croissance - rang social des truites (n = 9) et des saumons allopatriques (n = 21) (test de Chow, $F_{2,26} = 9.7517$; $p < 0.0005$). Toutefois, ce test ne permet pas de déterminer si la différence démontrée s'explique par une différence de la pente ou de l'ordonnée à l'origine.

Le test de parallélisme des droites de régression (Dagnelie, 1988) ne permet pas de rejeter l'hypothèse de l'égalité des coefficients des pentes ($t_{26} = 0.834$; $p > 0.10$).

Le test de Chow a également permis de détecter l'existence d'une différence significative entre les régressions de la croissance et du rang social chez les deux groupes de saumons ($F_{2,28} = 4,088$, $p < 0.05$). De nouveau, le test de parallélisme des droites de régression (Dagnelie, 1988) ne permet pas de rejeter l'hypothèse de l'égalité des coefficients des pentes ($t_{28} = 0.4415$; $p > 0.15$).

6.3.4 Effet de l'habitat sur la croissance des poissons

La régression linéaire multiple a été appliquée en vue de déterminer les variables d'habitat qui expliquent au mieux la croissance journalière des différents types de poissons.

Parmi les variables suivantes, la combinaison retenue est celle qui offre le meilleur pourcentage explicatif de la croissance journalière des poissons :

- vitesse médiane (cm/s.);
- profondeur médiane (cm);
- position longitudinale médiane (cm);
- interquartile de la position en fonction de l'axe longitudinale (cm);
- pourcentage de temps actif (%).

saumons allopatriques (n = 21) :

$$\text{croissance journalière (g / jour)} = 0.1770 - 0.00573 * X_1 + 0.000337 * X_2$$

$$r = 0.670, r^2 \text{ ajusté} = 0.388 (F_{2,18} = 7.331, p < 0.005)$$

$$X_1 = \text{vitesse de courant (cm/sec)}$$

$$X_2 = \text{position médiane du poisson dans l'axe longitudinal de la rivière artificielle (cm)}$$

truites sympatriques (n = 11) :

$$\text{croissance} = 0.280 - 0.005834 * X_1 - 0.00045 * X_2,$$

$$r = 0.774, r^2 \text{ ajusté} = 0.498 (F_{2,8} = 5.970, p = 0.0259)$$

$$X_1 = \text{vitesse du courant (cm/sec)}$$

$$X_2 = \text{interquartile des positions sur l'axe longitudinal de la rivière artificielle}$$

Il apparaît donc que la vitesse de courant et la position médiane de la station du poisson (en fonction de l'axe longitudinal) expliquent 39 % de la variabilité de la croissance journalière des saumons allopatriques (n = 21) (figure 6.18). Il apparaît également que la vitesse de courant et l'interquartile de la station du poisson (en fonction de l'axe longitudinal) expliquent 50 % de la variabilité de la croissance journalière des truites sympatriques (n = 11). Chez les saumons sympatriques, aucune relation significative de la croissance avec les variables citées ci-dessus n'a pu être établie.

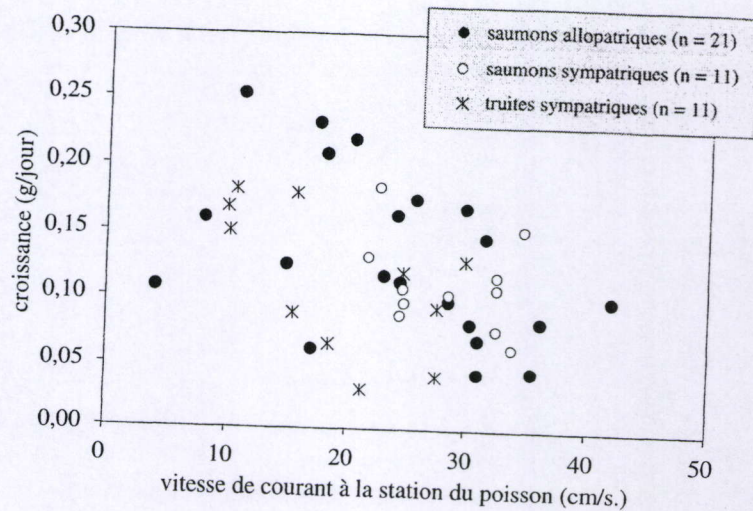


Figure 6.18 : Relation entre la croissance journalière et la vitesse du courant au niveau de la station des poissons utilisés dans les six expériences.

6.3.5. Effets de la compétition intra- et interspécifique

6.3.5.1. Poissons retenus pour l'analyse de la variance

Seules les données obtenues au cours des expériences n° 10 à 15 ont été retenues pour comparer l'effet de la compétition intra- et interspécifique.

Un modèle d'analyse de la variance (modèle croisé à deux critères fixes) a été établi en vue de détecter des différences intra- et interspécifiques au niveau du nombre d'interactions agressives, de la croissance, de la répartition spatiale et du poids initial des poissons utilisés dans les deux types de traitements expérimentaux.

La condition d'égalité de la taille des échantillons m'a obligé à me limiter, pour chaque expérience, aux 3 individus caractérisés par le statut social le plus élevé de leur catégorie expérimentale. Les poissons repris dans l'analyse ont été sélectionnés comme suit :

- les trois saumons allopatriques et les trois truites sélectionnés sont des poissons dominants au niveau de la hiérarchie sociale de leur expérience;
- les 3 saumons sympatriques sélectionnés dans chaque expérience sont ceux qui possèdent les statuts sociaux les plus élevés au niveau intraspécifique.

Rappelons que le rang social de 4 individus parmi les 11 saumons sympatriques n'a pu être déterminé (cfr. Tableau 6.4.). Afin de compléter le tableau nécessaire au test d'Anova, j'ai décidé de classer ces saumons à rang indéfini par ordre décroissant de leur croissance journalière (tableau 6.7) :

- expérience 12 : le saumon B reçoit le rang 3 et le saumon C est exclu du traitement ultérieur des données;
- expérience 14 : le rang 2 est attribué au saumon A et le rang 3 au saumon D.

Tableau 6.7 : Poissons utilisés pour examiner l'existence de différences inter- et intraspécifiques dans le cadre d'analyses de la variance, modèle croisé à deux critères de classification fixes (les saumons sympatriques à statut social incertain, rangés selon leur croissance journalière, sont indiqués en caractère gras).

Exp. N°	type de poisson	rang 1	rang 2	rang 3
10 13 15	saumons allopatriques	saumon 5 saumon 7 saumon 6	saumon 2 saumon 8 saumon 5	saumon 4 saumon 6 saumon 7
11 12 14	saumons sympatriques	saumon 2 saumon D saumon C	saumon 1 saumon A saumon A	saumon 3 saumon B saumon D
11 12 14	truites sympatriques	truite A truite 4 truite 4	truite C truite 2 truite 3	truite B truite 3 truite 1

Les résultats présentés ci-dessous se réfèrent toujours aux poissons du tableau 6.6 Les détails des analyses de variance et des comparaisons des moyennes par la méthode des contrastes sont présentés en Annexe 7.

6.3.5.2 Poids initial des trois groupes de poissons

En ce qui concerne le poids initial des individus (figure 6.19), aucune différence significative n'a été mise en évidence, ni entre les trois catégories de poissons (truites sympatriques, saumons sympatriques et saumons allopatriques) ni en fonction du statut social ($F_{1,18} = 0.328$, $p = 0.725$).

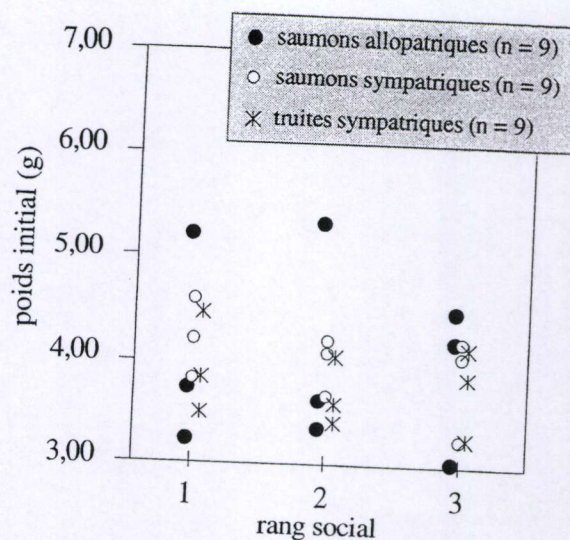


Figure 6.19 : Poids initial en fonction du type de poisson (truites sympatriques, saumons allopatriques et saumons sympatriques) et du statut social.

6.3.5.3 Interactions agressives

Les différences intra- et interspécifiques au niveau du nombre d'interactions agressives sont illustrées dans la figure 6.20.

Une différence majeure est notée entre les saumons sympatriques et les deux autres groupes de poissons. Par rapport aux truites dominantes et aux saumons allopatriques dominants, le nombre de combats victorieux observés chez les saumons sympatriques est en effet nettement plus faible. Cette différence est hautement significative ($F_{1,18} = 58.797$, $p > 0.0001$).

Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre les truites sympatriques dominantes et les saumons allopatriques dominants en ce qui concerne le nombre d'interactions agressives remportées ($F_{1,18} = 0.561$, $p = 0.463$).

Le graphique indique également l'existence de différences au niveau du nombre d'interactions en fonction du statut social, notamment chez les saumons sympatriques, où les individus de rang 1 sont significativement plus agressifs que les individus de rang 2 et 3 ($F_{1,18} = 7.693$, $p = 0.012$). Globalement, les différences au niveau du nombre

d'interactions en fonction du statut social sont nettement plus prononcées que celles entre les différentes catégories de poissons.

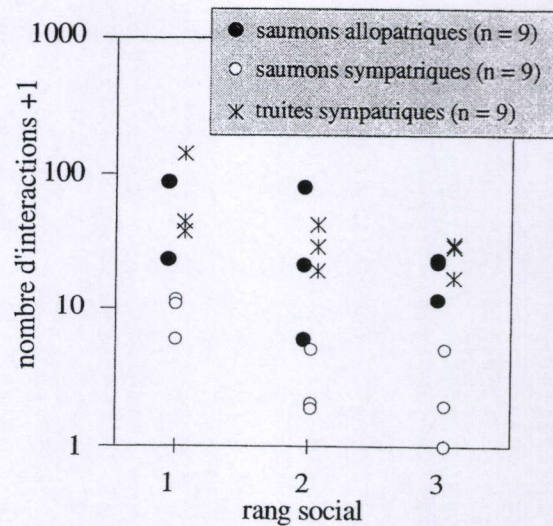


Figure 6.20 : Nombre d'interactions agressives remportées en fonction du type de poissons (truites sympatriques, saumons allopatriques et saumons sympatriques) et du statut social. Notons que le nombre d'interactions est exprimé sous forme logarithmique.

6.3.5.4 Croissance journalière des trois groupes de poissons

Les différences intra- et interspécifiques au niveau de la croissance journalière des truites et des deux types de saumons sont illustrées à la figure 6.21.

La croissance journalière des saumons allopatriques dominants est significativement plus élevée que celle des truites dominantes et celle des saumons sympatriques dominants ($F_{1,18} = 22.410$, $p > 0.0005$).

D'autre part, bien que les saumons sympatriques aient un statut social nettement plus faible que les truites sympatriques avec lesquelles ils cohabitent, aucune différence n'a pu être détectée quant à la croissance journalière entre ces deux groupes de poissons ($F_{1,18} = 0.0740$, $p = 0.789$)!

Une diminution générale de la croissance en fonction du statut social des poissons est également notée ($F_{1,18} = 9.327$, $p > 0.005$).

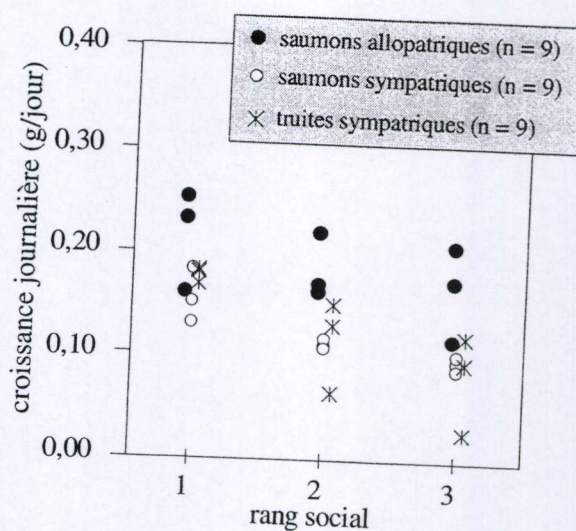


Figure 6.21 : Croissance journalière en fonction du type de poisson (truites sympatriques, saumons allopatriques et saumons sympatriques) et du statut social.

6.3.5.5 Utilisation de l'habitat par les trois groupes de poissons

La figure 6.22 illustre la répartition des poissons inclus dans le tableau 6.6 en fonction de la profondeur et de la vitesse du courant au niveau de leur station. Cette figure illustre l'existence d'une ségrégation spatiale majeure entre les poissons situés dans les fosses profondes et à faible vitesse de courant et ceux qui occupent les radiers peu profonds et à écoulement rapide.

L'effet de la compétition interspécifique est clairement mise en évidence par l'absence totale de saumons sympatriques dans le groupe de poissons occupant les fosses!

Les effets observés sont clairement confirmés par l'analyse de la variance : par rapport aux truites et aux saumons allopatriques dominants, les saumons sympatriques occupent des positions à vitesse de courant plus élevée (figure 6.23). Cette différence est hautement significative ($F_{1,18} = 14.094$, $p > 0.005$). La profondeur au niveau de la station est également significativement plus faible chez les saumons sympatriques que chez les poissons dominants des deux autres groupes ($F_{1,18} = 27.544$, $p > 0.0001$).

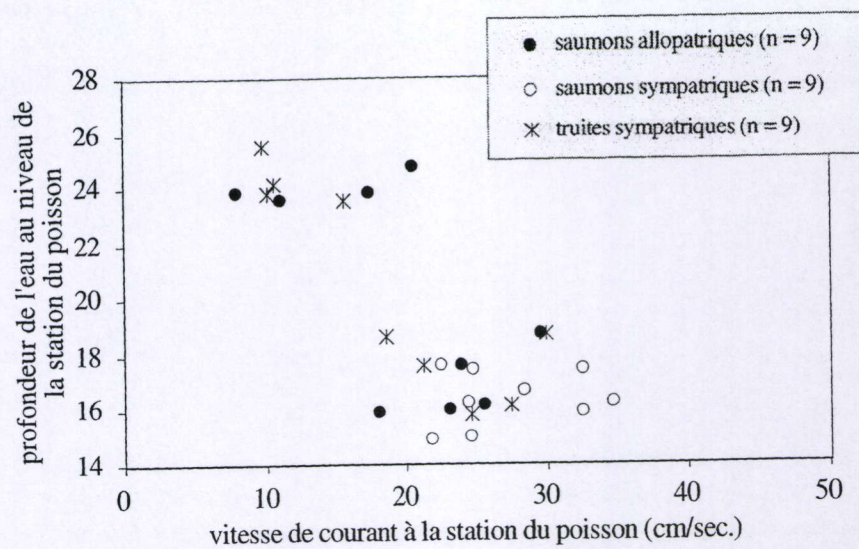


Figure 6.22 : Profondeur et vitesse de courant au niveau des stations des 3 poissons ayant, par expérience, le statut social le plus élevé de leur catégorie (truites, saumons allopatriques ou saumons sympatriques).

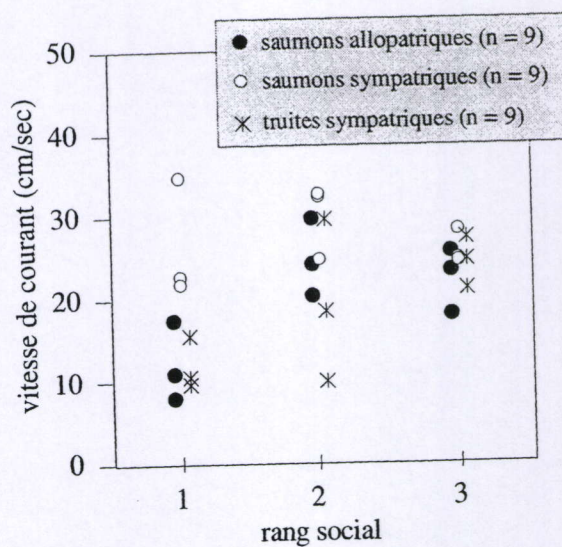


Figure 6.23 : Vitesse de courant à la station du poisson en fonction du type de poisson (truites sympatriques, saumons allopatriques et saumons sympatriques) et du statut social.

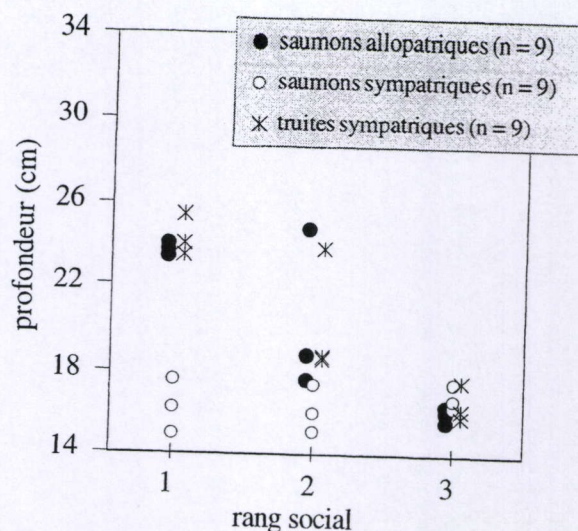


Figure 6.24 : Profondeur à la station du poisson en fonction du type de poisson (truites sympatriques, saumons allopatriques et saumons sympatriques) et du statut social.

En ce qui concerne l'utilisation de l'habitat, aucune différence n'a toutefois pu être détectée entre les truites dominantes et les saumons allopatriques dominants, ni au niveau de la vitesse du courant ($F_{1,18} = 0.192$, $p = 0.667$) (figure 6.23), ni au niveau de la profondeur de l'eau à la station des poissons ($F_{1,18} = 0.220$, $p = 0.645$) (figure 6.24).

De fortes similitudes entre ces deux groupes sont aussi constatées au niveau de l'occupation de l'habitat en fonction du statut social. Chez les truites et chez les saumons allopatriques, on observe en effet une évolution similaire et hautement significative des caractéristiques de vitesse de courant et de profondeur à la station des poissons en fonction du statut social. Au contraire, aucune évolution significative des caractéristiques du microhabitat en fonction du statut social n'est observée chez les saumons sympatriques.

6.4 Discussion

6.4.1 Le milieu expérimental

Lorsqu'une étude de laboratoire est réalisée en vue d'interpréter des phénomènes au niveau de populations ou de communautés, les résultats doivent être nécessairement traités avec beaucoup de précaution (Diamond, 1986).

Ceci est particulièrement vrai en ce qui concerne l'étude de la compétition chez les Salmonidae juvéniles. Les cours d'eau naturels sont des milieux très complexes et très variables à la fois dans l'espace et dans le temps (Cummins, 1974; Winterbourn et Townsend, 1991). La variabilité de profondeur, de vitesse de courant, de température et de substrat et la quantité et la distribution spatio-temporelle de la nourriture sont autant de facteurs qui influencent de façon décisive le comportement, la croissance et la répartition spatiale des jeunes Salmonidae en rivière (Bachman, 1982; Fausch, 1984).

Dans la mesure du possible, j'ai tenté d'imiter le milieu naturel au niveau de tous ces facteurs d'influence. Je ne peux pas pour autant exclure le risque qu'un facteur crucial ait été négligé et que les valeurs obtenues soient dès lors inadéquates pour l'interprétation de l'écologie interactive des deux espèces en milieu naturel.

L'étude des Salmonidae en rivière artificielle a parfois été critiquée parce que les caractéristiques de substrat et les valeurs de profondeur et de vitesse de courant du milieu expérimental étaient très différentes de celles rencontrées en milieu naturel par les espèces examinées (Hearn, 1987). Effectivement, dans les rivières artificielles utilisées pour tester la compétition entre différentes espèces de Salmonidae, les vitesses de courant maximales atteintes étaient souvent inférieures à 40 cm/s. (Reeves *et al.*, 1983; Fausch et White, 1986; Bugert et Bjornn, 1991; DeWald et Wilzbach, 1992; DeStaso et Rahel, 1994).

L'habitat préférentiel des saumons atlantiques de taille inférieure à 8 cm en situation naturelle sympatrique est caractérisé par une vitesse de courant moyenne de l'ordre de 30 à 50 cm/sec et par une profondeur inférieure à 20 cm (Karlstrøm, 1977; Heggenes *et al.*, 1995). Des valeurs de vitesse de courant plus importantes (≥ 60 cm/s.) ont cependant été notées dans d'autres études (Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985). D'autre part, les vitesses de courant mesurées au niveau du museau de ces poissons restent généralement inférieures à 25 - 30 cm/s. (Morantz *et al.*, 1987; Heggenes et Saltveit, 1990).

Dans le cas présent, les valeurs de profondeur et de vitesse de courant créées dans les "radiers" de la rivière artificielle sont parfaitement comparables à celles observées dans les microhabitats naturels du saumon atlantique (Symons et Héland, 1978; Heggenes et Saltveit, 1990, nos propres observations) : les vitesses au niveau de la surface de l'eau dépassent couramment les 60 cm/s. et des valeurs de l'ordre de 30 à 45 cm/s. sont encore régulièrement notées à proximité immédiate du substrat (figure 6.5). Les valeurs de profondeur sont de l'ordre de 12 à 18 cm.

Il est d'ailleurs fréquemment observé que les tacons se servent d'obstacles face au courant pour occuper des postes situés dans des microhabitats à vitesse de courant réduite.

Au cours des expériences menées dans la rivière artificielle, l'utilisation des nageoires pectorales comme aide au maintien sur place dans les zones à écoulement rapide a été notée à de nombreuses reprises, mais uniquement chez le saumon atlantique. Ceci indique clairement que les caractéristiques d'écoulement de la rivière artificielle se rapprochent de celles du milieu naturel de l'espèce (Kalleberg, 1958; Symons et Héland, 1978; Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985).

L'habitat des truites de petite taille (7 à 8 cm) a été décrit comme étant de faible profondeur (< 20 cm) et de vitesse de courant de l'ordre de 10 à 50 cm/s. (Kennedy et Strange, 1982; Heggenes *et al.*, 1995). Les vitesses de courant mesurées au niveau du museau des truites sont cependant nettement plus faibles et restent généralement inférieures à 10 cm/s. (Rincon et Lobon-Cervia, 1993).

Les "fosses" de la rivière artificielle correspondent assez bien à l'habitat typique de la truite commune: les vitesses de courant mesurées au niveau du fond y restent le plus souvent inférieures à 10 cm/s.

Dans l'état actuel des connaissances, nous pouvons affirmer que les propriétés de vitesse de courant et de profondeur créées au niveau de la rivière artificielle correspondent relativement bien à l'habitat des deux espèces : en situation sympatrique, chacune d'entre elles occupe les zones qui se rapprochent de leurs habitats préférentiels décrits dans la littérature (cfr. ci-dessus et chapitre 4.2.).

Plusieurs auteurs ont signalé que la répartition spatiale et le comportement des Salmonidae juvéniles en rivière artificielle peuvent être influencés par la manière dont la nourriture leur est présentée. Mason (1966, cité dans Reeves et Everest, 1988) note que des jeunes saumons argentés se concentrent autour de la source de nourriture lorsque cette dernière est présentée à un seul endroit. Chapman et Bjornn (1969) observent que la répartition de jeunes saumons chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) est influencée de façon similaire. De plus, dans cette situation, le nombre d'interactions était plus élevé et la taille des territoires plus petite en moyenne.

Un effet potentiellement néfaste de l'introduction de la nourriture en un seul point de l'espace est également lié au fait qu'un ou deux individus seulement parviendront à dominer l'accès à la nourriture, ce qui se traduirait par une croissance disproportionnée de ces individus au détriment de ceux du bas de la hiérarchie sociale. Ce problème a été discuté par Fausch (1984), qui considère toutefois que, dans son expérience, la petite taille et le grand nombre des particules alimentaires, distribuées dans une zone à forte

vitesse de courant, parviennent à minimiser l'effet néfaste de la concentration spatiale à l'arrivée de la nourriture dans le système.

Le système de distribution de la nourriture développé par Reeves et Everest (1988) et utilisé dans cette étude, présente incontestablement l'avantage de répandre les sources de nourriture dans l'espace. Mes observations confirment que les poissons sont largement répartis sur l'ensemble de la surface.

L'observation du comportement d'alimentation des poissons indique que la majorité des particules alimentaires est interceptée après une dérive plus ou moins prolongée dans le courant. Le poisson dominant dans chacune des expériences est généralement observé dans la partie aval de la rivière artificielle, à environ 40 cm en aval du dernier trou du système de distribution de la nourriture. La distance minimale parcourue en dérive par une proie interceptée à cet endroit est donc au moins de 40 cm.

Indépendamment de la réduction de la croissance des saumons en fonction de la vitesse de courant, les résultats indiquent aussi une augmentation de la croissance en fonction de la position médiane de l'individu sur l'axe longitudinal de la rivière artificielle (section 6.3.4). Ceci doit être attribué à une plus grande disponibilité de la nourriture en amont de la rivière.

Une spécialisation de certains individus pour l'accès à une source de distribution de la nourriture n'a pas pu être totalement exclue : à plusieurs reprises, il a été observé qu'un tacon de truite ou de saumon apprenait à intercepter des particules au niveau d'un des trous de la tuyauterie d'alimentation. Ces poissons occupaient parfois des postes fixes sur le substrat à quelques centimètres derrière un trou.

Bien qu'aucune mesure de la quantité relative de nourriture apportée par les différents trous de la tuyauterie de distribution n'ait été réalisée, de nombreuses observations confirment que celle-ci est mise en dérive sur toute la longueur de la tuyauterie de distribution.

Il faut également noter qu'une partie de la nourriture est parfois mise en circulation à travers le trop-plein du bassin de dilution monté au-dessus du niveau de la rivière artificielle. Cependant, une spécialisation des poissons par rapport à cette source alimentaire n'a jamais été constatée.

La nourriture en dérive était disponible dans la plus grande partie de la rivière artificielle. En effet, une partie non négligeable des larves de *Chiromonus* introduites, au lieu d'être consommée par les poissons, se trouvait coincée sur la grille en aval de la rivière

artificielle (d'où les larves étaient régulièrement enlevées pour éviter une trop grande accumulation qui aurait pu conduire à une hausse du niveau de l'eau et donc à un ralentissement du courant).

Le système d'alimentation utilisé a donc certainement permis de réduire les effets néfastes d'une concentration de la nourriture dans l'espace, sans pour autant les éliminer totalement. Mais, dans le contexte de cette étude, une certaine hétérogénéité de la disponibilité de la nourriture dans l'espace ne doit pas nécessairement être considérée comme un "artefact" néfaste.

L'effet de la distribution temporelle de la nourriture sur le comportement des Salmonidae juvéniles en rivière artificielle est rarement décrit. Certains auteurs se limitent à une ou deux sessions journalières de nourrissage (Glova, 1986; DeWald et Wilzbach, 1992), mais la plupart d'entre eux tentent néanmoins d'aboutir, par différents moyens, à une distribution aussi équitable que possible de la nourriture dans le temps (Reeves *et al.*, 1983; Fausch et White 1983; Fausch, 1984; Hearn et Kynard, 1986; Bugert et Bjornn, 1991).

Dans mes expériences, la distribution de l'aliment dans le temps était loin d'être équitable. En effet, des périodes de forte abondance de nourriture, d'une durée de l'ordre de 10 à 15 minutes, alternaient avec des périodes où la quantité était nettement plus faible.

Ceci ne semble pour autant pas avoir de conséquences importantes : comme l'indique la figure 6.12, le comportement agressif des poissons ne change guère durant le laps de temps qui sépare les séances de nourrissage entre elles.

Une répartition équitable du nombre d'interactions par rapport au temps écoulé depuis la dernière session de nourrissage n'est pas toujours notée dans d'autres études réalisées en rivière artificielle. Ainsi, Glova (1986) note que ses deux espèces étudiées (le saumon argenté, *Oncorhynchus kisutch*, et la truite fardée, *Oncorhynchus clarki*) sont nettement plus agressives pendant les périodes d'alimentation.

La ration alimentaire quotidienne introduite dans la rivière artificielle, déterminée au cours d'une série d'expériences préliminaires, a été fixée de telle façon à éviter un effet de saturation des poissons. Des comportements de satiété (désintérêt vis-à-vis de la nourriture, recherche de refuges etc.) n'ont jamais été observés, mais à en juger par l'extension de leur estomac, certains poissons dominants étaient parfois assez proches de cet état en fin de journée.

Un problème qui ne peut pas être sous-estimé dans l'expérimentation en rivière artificielle est celui de la densité des poissons à introduire dans le système.

Pour l'étude de la compétition en rivière artificielle, il est important de travailler avec une densité qui ne dépasse pas la capacité d'accueil du milieu.

Au cours d'une étude concernant les coûts énergétiques de la compétition intraspécifique chez la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), Li et Brocksen (1977) notent l'existence d'effets prononcés de la densité sur la croissance et sur l'issue des interactions chez les poissons. Dans leur expérience, une croissance maximale des truites dominantes (individus alpha) est uniquement observée à faible densité. A densité plus forte, la croissance maximale est par contre observée chez l'individu bêta (au deuxième rang). Finalement, aux densités les plus importantes, même la consommation de la nourriture est plus élevée chez les truites bêta. A forte densité, l'individu dominant dépense trop de temps et d'énergie pour la défense de son territoire, ce qui limite le temps disponible à son alimentation (Li et Brocksen, 1977).

Dans une rivière anglaise, Elliott (1994) observe un effet similaire de la densité sur la croissance des truites 0^+ dominantes : aux densités les plus élevées, le temps attribué à la défense territoriale est à ce point important que la défense du territoire empêche une alimentation suffisante : les poissons dominants meurent de faim. Toujours selon Elliott (1994), ce phénomène, limité dans le temps à une brève "période critique" au cours des 1 à 3 mois après l'émergence des alevins, serait même le principal mécanisme expliquant la régulation des populations chez la truite de mer.

Une solution potentielle au problème de surdensité en rivière artificielle est l'installation de pièges à la dévalaison ou à la remontée. On suppose alors que le surplus de poissons émigrera de la rivière artificielle jusqu'à ce qu'une densité idéale soit atteinte (Fausch, 1984; Reeves *et al.*, 1987, DeWald et Wilzbach, 1992).

J'avais testé l'utilisation des pièges à la remontée au cours d'une série d'expériences préliminaires, mais ces essais se sont avérés peu concluants : la plupart des poissons se faisaient rapidement piéger, souvent même plusieurs fois de suite si bien que l'idée a du être abandonnée.

Contrairement aux rivières artificielles décrites ci-dessous (dont la nôtre), les milieux semi-naturels constitués par un contournement de rivière ne sont guère affectés par les problèmes de distribution de la nourriture. Remplis d'un substrat naturel et constamment approvisionné d'une eau chargée en nutriments et en invertébrés, ces milieux offrent une occasion unique d'observer le comportement des jeunes *Salmonidae* dans des conditions

pratiquement naturelles au plan alimentaire (Kalleberg, 1958; Hartman, 1965; Fraser, 1969; Symons et Héland, 1978). Ils se rapprochent souvent nettement mieux de la réalité par leurs caractéristiques de débit, de profondeur et de vitesse de courant (Fraser, 1969; Symons et Héland, 1978; Beall et Marty, 1983; Glova, 1986b). Mais l'inconvénient principal des rivières semi-naturelles est cependant lié à l'absence de possibilité de contrôle de facteurs abiotiques tels que la température et biotiques tels que l'abondance des invertébrés. Ceci limite fortement la valeur des replicats.

Mon étude a été effectuée dans une rivière artificielle dans laquelle la profondeur, le substrat, le courant, la température, la dispersion de la nourriture et la densité des poissons étaient stables d'un replicat à l'autre. D'ailleurs, ces caractéristiques se rapprochent fortement de celles décrites pour l'habitat naturel des deux espèces. De plus aucun effet perturbateur ne put être mis en évidence quant à la quantité et la dispersion de la nourriture dans l'espace et dans le temps, ni quant à la densité des poissons, si ce n'est une perturbation mineure de la croissance du poisson dominant dans une seule des expériences allopatriques, probablement due à une légère surdensité des poissons.

Le test crucial de la validité de mes résultats en rivière artificielle est la confrontation avec les résultats précédemment obtenus en rivière naturelle (Hearn, 1987; Fausch, 1988). Ce sera l'objectif de la section suivante.

6.4.2 Les résultats dans le contexte de la compétition

6.4.2.1 Agressivité et capacité de défense territoriale

Peu de progrès ont été réalisés en matière d'étude des comportements agressifs des juvéniles de la truite commune et du saumon atlantique depuis qu'une description très complète de ces comportements a été fournie par Kalleberg (1958). Dans sa rivière artificielle, les tacons des deux espèces se montraient très agressifs vis-à-vis de tout intrus qui n'était pas considérablement plus grand qu'eux-mêmes, indépendamment de son identité spécifique (truite, saumon, vairon, perche etc.). Kalleberg notait également que les truites et les saumons juvéniles utilisent exactement les mêmes comportements de menaces, et que ceux-ci sont composés des mêmes éléments de base. L'auteur n'exprimait d'ailleurs pas le moindre doute devant l'affirmation que les deux espèces comprenaient mutuellement les signaux agressifs de l'autre espèce!

Harry Kalleberg remarquait cependant l'existence d'une différence interspécifique bien précise : à peu près chaque élément du comportement de menace était exprimé avec plus l'intensité chez la truite que chez le saumon. Ses observations indiquaient une dominance des truites sur les saumons de même taille (Kalleberg, 1958).

Ces observations sont largement confirmées ici : bien que les deux espèces emploient les mêmes signaux de menace, une dominance agressive des truites sur les saumons de même taille fut clairement mise en évidence.

Mon protocole expérimental ne m'a pas permis de noter des différences interspécifiques dans l'intensité des comportements. La seule différence observée concerne l'existence d'une fréquence légèrement plus élevée des combats ritualisés dans les traitements sympatriques, mais cette différence s'estompe au fur et à mesure du temps écoulé depuis le début de l'expérience (figure 6.13.b).

Les observations suggèrent l'existence d'une différence intéressante entre les deux types d'interactions : les interactions ritualisées, plus coûteuses en temps et en énergie, sont principalement employées lorsque le statut relatif de deux combattants est inconnu, ou du moins contesté en début d'interaction (Parker, 1974). Par contre, le rôle des interactions non ritualisées est essentiellement lié à la défense d'un poste d'alimentation adéquat.

En conclusion, les différences d'agressivité au niveau interspécifique, exprimées en nombre d'interactions, sont relativement mineures et essentiellement limitées aux comportements de parades en début d'expérience.

6.4.2.2. Croissance et habitat des deux espèces en rivière artificielle

En situation sympatrique naturelle, une croissance plus rapide des jeunes truites communes par rapport aux tacons du saumon atlantique est habituellement notée (Eglishaw et Shackley, 1977; Kennedy et Strange, 1986a).

Au cours des traitements sympatriques en rivière artificielle, la croissance la plus élevée était généralement notée chez une truite. Cette affirmation doit cependant être nuancée, car seul les truites de rang 1 ont effectivement une croissance plus élevée que les saumons sympatriques.

Une deuxième observation importante concerne la comparaison de la croissance des truites sympatriques et des saumons allopatriques de même rang social : pour une position donnée dans la hiérarchie sociale, la croissance pondérale journalière des saumons est en effet significativement plus élevée que celle des truites !

Cette différence de croissance au niveau interspécifique n'a pas pu être expliquée, aucune différence interspécifique n'a été observée pour des poissons de même rang social, ni au niveau du nombre d'interactions agressives, ni au niveau du poids initial, ni au niveau de la sélection de l'habitat. Les données disponibles indiquent tout au contraire que les

individus de rang social 1, 2 et 3 occupent pratiquement les mêmes micropositions sur le substrat de la rivière artificielle.

Il est relativement difficile d'interpréter ces différences interspécifiques de la croissance des deux espèces. Une occupation moins coûteuse de l'espace grâce à l'existence de nageoires pectorales plus grandes a été évoquée pour expliquer les différences interspécifiques des performances dans les habitats à écoulement plus rapide (Arnold *et al.*, 191; Peake *et al.*, 1997), mais cet argument ne peut être utilisé pour expliquer la croissance plus rapide des saumons allopatriques dominants, ceux-ci occupent en effet des microhabitats à faible vitesse de courant.

En situation naturelle, Gaudin et Héland (1995) notent que les alevins post-émergeants de la truite commune et du saumon atlantique montrent des comportements très différents : alors que les truites sont très actives et s'engagent fréquemment dans des combats et dans des tentatives de capture de proies, les jeunes saumons restent immobiles sur le fond du substrat et adoptent un comportement cryptique.

Ces auteurs concluent que les saumons adoptent un comportement plus économe et moins risqué, en relation avec les caractéristiques de vitesse de courant élevée au niveau de leur habitat, un comportement plus actif augmenterait notamment le risque pour le poisson d'être emporté avec le courant.

Un argument équivalent peut être évoqué pour expliquer les différences observées au niveau des différences interspécifiques de la croissance en rivière artificielle. Si le nombre d'interactions n'est pas significativement différent pour des individus de même statut social chez les deux espèces, les truites disposent d'une capacité de défense territoriale nettement plus importante puisqu'elles sont systématiquement dominantes sur les saumons de même âge. Cette capacité de défense plus élevée doit nécessairement impliquer un coût énergétique.

Tout en étant conscient de la nature spéculative de cette affirmation je suggère dès lors l'existence d'une relation entre la capacité de défense plus élevée des truites et leur potentiel de croissance plus faible.

6.4.2.3 Différences de croissance des saumons allopatriques et des saumons sympatriques de même rang social

Une autre observation intéressante de cette étude est la mise en évidence d'une croissance significativement plus élevée chez les saumons sympatriques par rapport aux saumons

allopatriques de même statut social (figure 6.16). Cette différence pourrait être interprétée de différentes manières.

Une hétérogénéité intraspécifique de la croissance et de la capacité compétitive est couramment observée chez les saumons atlantiques en milieu d'élevage (Thorpe, 1977). Elle conduit à l'apparition d'une distribution bimodale des tailles chez les tacons et même, ultérieurement, à une hétérogénéité dans l'âge de smoltification (Metcalf *et al.*, 1990; Metcalf, 1991).

L'existence de cette hétérogénéité pourrait fournir une explication possible de la différence de croissance des deux groupes de poissons : relégués vers un statut social plus faible en situation sympatrique, les saumons à haute performance (UMG - "upper modal group") obtiendraient une croissance plus élevée que les saumons allopatriques de faible statut social en situation allopatrique (statistiquement, il y a de fortes chances que ces derniers appartiennent au groupe modal inférieur).

Une différence de pente entre la relation rang-croissance des deux types de saumons aurait pu confirmer cette hypothèse : la diminution plus rapide de la croissance en fonction du rang social chez les saumons sympatriques aurait alors pu être interprété par un rapprochement des rangs sociaux des saumons de performance différente en situation sympatrique en rivière artificielle.

Une comparaison des droites de régression des relations entre la croissance et le rang social des deux groupes de saumons ne permet pas de confirmer cette hypothèse : aucune différence de pentes des deux droites de régression n'a pu être mise en évidence.

Une explication alternative pour la croissance plus élevée des saumons sympatriques par rapport aux saumons allopatriques de même statut social est lié à la moindre performance des truites dans les habitats à écoulement rapide. On peut supposer que les saumons sympatriques soient moins affectés par la présence de truites dominantes que par la présence de saumons dominants. Il s'agirait donc d'une illustration classique de l'idée que la compétition intraspécifique est plus intense que la compétition interspécifique (Pianka, 1994).

6.4.2.4 Faiblesse du lien entre la croissance et l'habitat des poissons

Nous n'avons constaté qu'une faible corrélation entre la croissance des poissons et les caractéristiques de leur habitat à l'échelle des trois groupes de poissons (truite, saumons allopatriques et saumons sympatriques). Chez les saumons allopatriques, la vitesse de courant à la station du poisson et la position longitudinale médiane des poissons

n'expliquent en effet que 39 % de la variabilité de la croissance observée. Chez les truites communes, 50 % de la variabilité de croissance s'expliquent par la vitesse de courant et l'intervalle interquartile des positions des truites en fonction de l'axe longitudinal de la rivière artificielle.

Différentes raisons peuvent être évoquées pour expliquer la faiblesse de la relation.

Tout d'abord, un facteur crucial intervenant dans la croissance des poissons n'a pas été mesuré : la disponibilité de la nourriture en différents endroits de la rivière artificielle. Différentes expériences ont été suggérées pour tester cette relation : placement de filets de dérive, capture et vidange stomacale des poissons après l'introduction d'une quantité de nourriture connue. Que cette mesure n'ait pas été effectuée est certainement regrettable.

6.4.2.4 Effets de la compétition intra- et interspécifique

Beaucoup d'études sont actuellement disponibles au sujet de la répartition spatiale et de la compétition interspécifique entre les juvéniles de différentes espèces de Salmonidae en rivière artificielle.

Le principal objectif de ces études était la mise en évidence d'un changement de la distribution spatiale des poissons en situation allopatrique artificielle. Une extension de la niche spatiale de l'espèce inférieure au plan compétiteur est souvent mise en évidence dans ces études (Hartman, 1965; Glova, 1986; Hearn et Kynard, 1986; Bugert et Bjornn, 1991; DeWald et Wilzbach, 1992; DeStaso et Rahel, 1994), mais pas toujours (Dollof et Reeves, 1990). Certaines parmi les études citées concernent par ailleurs des espèces naturellement allopatriques, mais récemment mises en contact par des introductions délibérées (Griffith, 1988; Fausch et White, 1986; Hearn, 1987; Fausch, 1988).

D'autres concernent des espèces naturellement sympatriques. Plutôt que de s'interroger sur un éventuel effet néfaste de l'introduction d'une espèce exotique, ces études visent à mettre en évidence les mécanismes permettant la coexistence des espèces, sachant que ceux-ci exploitent les mêmes ressources alimentaires.

Glova (1986a) a étudié la compétition interspécifique entre les juvéniles de la truite fardée (*Oncorhynchus clarkii*) et le saumon argenté (*Oncorhynchus kisutch*) en Colombie Britannique. Les résultats de cette étude suggèrent, comme la nôtre, l'existence d'une ségrégation interactive basée sur l'interférence agressive pour les postes d'alimentation les plus rentables. En situation sympatrique, la meilleure capacité de défense territoriale des saumons argentés conduit à une exclusion des truites fardées des habitats profonds et de faible vitesse de courant. L'auteur conclut que la répartition spatiale des truites fardées en

situation naturelle sympatrique devrait être limitée aux habitats qui ne peuvent être exploités de façon rentable par les jeunes saumons argentés.

Hearn et Kynard (1986) ont étudié la répartition de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) introduite et du saumon atlantique (indigène) dans les rivières du Vermont (nord-est des Etats-Unis). En rivière artificielle, les truites arc-en-ciel sont plus agressives et parviennent à écarter les saumons des fosses plus profondes. Les observations de cette dernière étude sont assez comparables à celles de la nôtre. Les auteurs ont par ailleurs procédé à un marquage individuel des saumons et des truites introduits dans leur rivière artificielle. Cependant, aucune information n'est fournie quant au statut social intraspécifique des saumons qui utilisent les "fosses" de cette rivière artificielle dans les traitements allopatriques. Par ailleurs, ils notent également une différence de la fréquence d'attaques entre les saumons et les truites arc-en-ciel dans leurs traitements sympatriques, mais ne fournissent pas de chiffres pour les traitements allopatriques (Hearn et Kynard, 1986).

Le principal inconvénient des études citées est l'absence de toute information au sujet du statut social intraspécifique des poissons étudiés. Plutôt que de s'intéresser aux effets de la compétition au niveau individuel, ces études se limitent à l'étude de l'effet de la compétition au niveau de la population. Il n'est donc pas possible de spécifier si l'extension de la niche spatiale est le résultat de la pression de la compétition intraspécifique, ou, au contraire, le résultat de la recherche délibérée de l'espace-niche libéré par les poissons dominants.

Contrairement aux études précédemment citées, où le statut social interspécifique des différentes espèces de *Salmonidae* n'a jamais été déterminé, mon étude démontre très clairement que les saumons atlantiques allopatriques qui occupent l'habitat caractéristique des truites dominantes sont les individus au sommet de la hiérarchie sociale. En ce qui concerne la gamme d'habitats disponibles dans la rivière artificielle utilisée, mes résultats indiquent très clairement que les deux espèces préfèrent le même de types microhabitat si on leur laisse la possibilité de choisir.

L'habitat préférentiel des saumons en rivière artificielle est plus lentique que celui dans lequel l'espèce est habituellement observée en situation sympatrique naturelle (Heggenes *et al.*, 1995). L'étude suggère donc également que la répartition spatiale très différente des deux espèces en situation naturelle est le résultat d'une compétition interspécifique très intense.

7 Discussion générale

La truite commune et le saumon atlantique sont deux espèces phylogénétiquement très proches, mais à distribution naturelle sympatrique pendant leur phase juvéniles d'eau douce. On devrait donc s'attendre à ce que l'évolution sympatrique des deux espèces ait favorisé des mécanismes qui facilitent la coexistence des deux espèces, et qui réduiraient en même temps les effets négatifs de la compétition interspécifique (Rosenzweig, 1978).

De nombreuses études ont précédemment montré que la coexistence des deux espèces est assurée grâce à une différence interspécifique dans l'occupation de l'habitat (cfr. chapitre 3). Notre étude confirme l'existence d'une ségrégation spatiale des deux espèces en situation sympatrique : les saumons sont systématiquement observés dans des habitats à écoulement plus rapide que les truites.

Au cours de notre étude de terrain, réalisée au mois de juin, la ségrégation spatiale interspécifique observée fut plus forte chez les tacons d'âge 0⁺ par rapport aux tacons plus âgés. A l'âge 0⁺, pratiquement aucun chevauchement dans l'occupation des niches spatiales des deux espèces n'a été observé. Un chevauchement plus important dans l'utilisation de l'espace des tacons 0⁺ des deux espèces fut cependant observé dans des études antérieures (Kennedy et Strange, 1982; 1986b), mais ces études étaient réalisées par la pêche électrique. Les données obtenues par cette dernière technique sont moins précises et ne sont donc pas directement comparables. Il est cependant établi que les truites 0⁺ s'éloignent progressivement du couvert des berges et cherchent à occuper des postes d'alimentation dans des eaux plus profondes au fur et à mesure qu'elles grandissent pendant l'été (LaVoie et Hubert, 1996). Au cours de notre étude de terrain, nous n'avons pas récolté de données à un moment plus tardif de la saison. Ceci nous oblige donc à relativiser l'affirmation d'une ségrégation spatiale très forte des deux espèces en situation naturelle.

Au cours de notre étude, une différence significative dans l'occupation spatiale fut également observée entre les truites et les saumons d'âge 1⁺. Le chevauchement dans l'utilisation des niches spatiales des deux espèces était néanmoins considérable. Ces observations confirment très largement celles obtenues par d'autres auteurs employant la même technique d'observation en plongée (Heggenes et Saltveit, 1990).

Le principal mécanisme permettant une coexistence de la truite et du saumon à l'échelle locale dans la rivière est manifestement lié à l'existence d'adaptations morphologiques spéciales chez le saumon atlantique. Grâce à une section corporelle arrondie, mais aussi et surtout grâce aux nageoires pectorales de grande taille, les juvéniles du saumon sont

capables d'occuper des postes d'alimentation dans des habitats qui ne peuvent être occupés par d'autres espèces de Salmonidae (Arnold et al., 1991). Le corps parfaitement hydrodynamique des jeunes saumons offre une résistance minimale au courant de l'eau, tandis que les grandes nageoires pectorales latéralement déployées sur le substrat augmentent la pression du poisson contre le fond et empêchent ainsi sa dérive accidentelle vers l'aval (Bisson *et al.*, 1988). Ce comportement d'utilisation des nageoires pectorales comme déflecteurs face au courant fût également observé au cours de notre étude, à la fois en rivière naturelle et au cours de nos expériences en rivière artificielle. Nos observations en rivière naturelle confirment cependant également que les jeunes saumons sont parfaitement capables d'exploiter des habitats à vitesse de courant plus faible. Tout comme les truites, ils sont capables d'y occuper des postes d'alimentations en nage libre dans la colonne d'eau, à quelques centimètre au-dessus du substrat (Wankowski et Thorpe, 1979a; Stradmeyer et Thorpe, 1987; Heggenes et Saltveit, 1990).

L'objectif de notre étude réalisée en rivière artificielle était la mise en évidence des mécanismes intervenant dans la ségrégation spatiale des deux espèces. Les résultats de cette expérimentation en rivière artificielle indiquent que la restriction des saumons aux habitats à écoulement rapide, observée en situation sympatrique (en rivière naturelle et en rivière artificielle) est le résultat de l'interférence agressive de la part des truites. La ségrégation naturelle des deux espèces est donc de type "interactif" au sens de Nilsson (1967) : les truites possèdent une capacité de défense territoriale plus élevée et parviennent à écarter les saumon de même taille de l'habitat préféré par cette dernière espèce en situation allopatrique.

Les résultats de notre étude peuvent cependant être critiqués sur base du fait qu'il n'ont été conduits qu'à une seule température.

Ailleurs, une différence interspécifique des performances compétitives en fonction de la température (Cunjak et Green, 1984, 1986; De Staso et Rahel, 1994) a été utilisée pour expliquer la ségrégation des différentes espèces de truites en fonction de gradients d'altitude (Fausch, 1989; Rahel et Hubert, 1991; Fausch *et al.*, 1994).

En situation naturelle, une certaine ségrégation interspécifique en fonction d'un gradient longitudinal est parfois observée chez les deux espèces étudiées par nous. Le saumon atlantique, l'espèce la plus tolérante aux températures élevées, est plus représentée dans la partie inférieure des cours d'eau (Baglinière et Arribé-Moutounet, 1985).

Au cours de l'étude en rivière artificielle, j'ai travaillé à une température proche de l'optimum indiqué dans la littérature pour les deux espèces. Vu que le saumon atlantique

est l'espèce de Salmonidae la plus tolérante aux températures élevées en rivière (Elliott, 1991), on pourrait cependant effectivement envisager une issue différente des interactions interspécifiques entre truites et saumons en réalisant, par exemple, les mêmes traitements expérimentaux à une température supérieure à 20 °C.

Dans la plupart des rivières hébergeant des populations sympatriques des deux espèces, des températures aussi élevées ne sont cependant que très rarement, voir jamais notées (Egglishaw et Shackley, 1977). Dans ces cours d'eau, il n'est donc pas opportun de faire appel à l'effet d'une hausse estivale des températures pour expliquer l'existence des saumon juvéniles : le saumon se porte très bien en situation sympatrique naturelle dans des rivières aux régimes thermiques favorables à une dominance comportementale permanente des truites.

Etant donné que les poissons en rivière artificielle établissent des hiérarchies sociales linéaires, il nous a également été possible de démontrer que les deux espèces préfèrent les mêmes positions d'alimentation, caractérisé par une profondeur élevée (> 20 cm) et une faible vitesse de courant (vitesse au niveau du substrat inférieure à 10 cm/s.). L'expérimentation en rivière artificielle tend donc à indiquer que la distribution naturelle des jeunes saumons dans les habitats à écoulement rapide n'est pas le résultat d'une préférence. Au contraire : en situation allopatrique expérimentale, une croissance optimale des saumons a en effet été notée dans les habitats qui sont occupés par des truites en situation sympatrique.

Dans les conditions de la rivière artificielle et pour des poissons appartenant à la même classe d'âge et ayant la même taille, nous avons donc clairement démontré que la présence de truites conduit à l'exclusion des saumons de leur habitat préféré. Nos expériences indiquent dès lors que la domination comportementale par la truite plus combative constitue un élément-clé pour la compréhension de l'écologie du saumon.

Les arguments phylogénétiques et biogéographiques évoqués au chapitre introductif indiquent que, parmi les deux espèces étudiées, la truite est l'espèce phylogénétiquement la plus ancienne (Stearley et Smith, 1993). La niche écologique du saumon atlantique, d'origine plus récente et uniquement représentée par des populations sympatriques, peut donc être considérée comme étant le résultat d'une évolution en situation sympatrique.

Une différence importante de l'écologie de la truite et du saumon est située au niveau de la durée du séjour des poissons juvéniles en eau douce. Chez le saumon atlantique, une smoltification et une émigration en mer est généralement observée à partir d'une taille de 10 cm. Le comportement anadrome est cependant plus facultatif chez la truite, si bien que

l'on rencontre de nombreuses situations où cohabitent des populations anadromes du saumon et des populations sédentaires de la truite.

Sur base d'un modèle énergétique, Bachman (1982) a retracé les raisons qui favorisent, chez le poisson grandissant, l'abandon de la stratégie d'occupation de l'espace basée sur un mode de vie sédentaire et territorial. Celles-ci sont essentiellement liées au fait que la quantité de nourriture disponible en dérive disponible à un endroit donné dans la rivière est une quantité relativement fixe dans le temps alors que les demandes métaboliques du poisson ne cessent de grandir à mesure qu'il grandit. Selon cette hypothèse parfaitement plausible, l'émigration en mer doit être interprétée comme une stratégie permettant une meilleure allocation énergétique pour la croissance et la reproduction.

Notre étude en rivière artificielle indique que la croissance des saumons juvéniles est significativement réduite en présence de la truite et cette réduction est le résultat de l'écartement agressif des saumons par les truites dans les habitats les plus propices à une croissance rapide. D'autre part, le chevauchement interspécifique dans l'utilisation de l'espace augmente au fur et à mesure que les poissons grandissent (notre étude de terrain) et l'effet dépresseur de la compétition interspécifique est plus important sur les saumons de grande taille (Gibson et Dickson, 1984).

Il est donc parfaitement logique d'envisager que la compétition interspécifique constitue une pression sélective en faveur de l'évolution d'un comportement anadrome chez le saumon atlantique : la réduction de la croissance et l'intensification de la compétition favoriseraient donc, chez le saumon atlantique, une émigration plus précoce en mer.

8 Conclusions et perspectives

Cette étude a démontré l'existence d'un effet très prononcé de la compétition interspécifique des truites sur l'écologie des saumons atlantiques naturellement sympatriques. Bien que le saumon atlantique possède des adaptations morphologiques propres aux habitats à écoulement rapide, ses préférences d'habitat sont pratiquement identiques à celle de la truite et se focalisent sur des positions d'alimentation situées dans des zones à vitesse de courant plus faible.

Les études précédentes au sujet de la compétition entre les deux espèces se sont essentiellement préoccupées des effets écologiques de la compétition au niveau de la population. En fonction de la disponibilité relative des habitats représentatifs des deux espèces, ces études ont généralement (mais pas toujours : Gibson et Cunjak, 1988) conclu à un effet plus ou moins prononcé de la compétition au niveau de la croissance et de la répartition spatiale des saumons, cette dernière étant davantage restreinte en présence de la truite (cfr. chapitre 4).

Contrairement aux études précédentes, notre étude s'est focalisée sur les mécanismes de la compétition. C'est l'interférence agressive de la part des truites qui provoque la restriction des saumons aux habitats à écoulement rapide. Nous suggérons dès lors que les adaptations morphologiques du saumon constituent des réponses évolutives en vue de réduire les coûts de la compétition interspécifique.

Nous recommandons davantage l'utilisation de la technique d'observation en plongée (pour autant que les conditions environnementales le permettent) et l'usage de l'expérimentation en rivière artificielle pour l'étude de l'écologie des jeunes Salmonidae en rivière. L'observation en plongée nous a permis une description plus détaillée de l'utilisation spatiale. Les expérimentations en rivière artificielle, et notamment l'utilisation d'un protocole expérimental basé sur la reconnaissance individuelle des poissons, nous ont permis de démontrer que les mécanismes de la compétition intra et interspécifique sont parfaitement identiques et basés sur l'interférence agressive pour accéder aux territoires les plus rentables pour une croissance rapide.

Bibliographie

- Ade, R., 1989. The Trout and Salmon Handbook. Christopher Helm, London, 122 p.
- Ahlbert, I.-B., 1976. Organization of the cone cells in the retinae of salmon (*Salmo salar*) and trout (*Salmo trutta*) in relation to their feeding habits. Acta zool. (Stockh.) 57 : 13 - 35.
- Alabaster, J.S., 1970. River flow and upstream movement and catch of migratory salmonids. J. Fish Biol. 2 : 1 - 13.
- Alexander, R.McN., 1967. Functional design in Fishes. Hutchinson, London, 160 p.
- Allan, J.D., 1978. Diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis* MITCHILL) and brown trout (*Salmo trutta* L.) in an alpine stream. Verh. Internat. Verein. Limnol. 20 : 2045 - 2050.
- Allan, J.D., 1981. Determinants of the diet in brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38 : 184 - 192.
- Allen, K.R., 1940. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). 1. Growth in the River Eden. J. Anim. Ecol. 9 : 1 - 23.
- Allen, K.R., 1941a. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). 2. Feeding habits. J. Anim. Ecol. 10 : 47 - 76.
- Allen, K.R., 1941b. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). 3. Growth in the Thurso river system, Caithness. J. Anim. Ecol. 10 : 273 - 295.
- Allen, K.R., 1951. The Horowiki stream: a study of a trout population. N. Z. Mar. Dept. Fish. Bull. 10 : 1 - 238.
- Allendorf, F.W., N. Ryman, A. Ståhl, 1976. Genetic variation in Scandinavian brown trout (*Salmo trutta* L.) : evidence of distinct sympatric population. Hereditas 83 : 73 - 82.
- Alm, G., 1949. Influence of heredity and environment on various forms of the trout. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 29 : 29 - 34.
- Andersson, M., 1994. Sexual selection. Princeton University Press, 599 p.
- Armstrong, J.C. & C.L. West, 1994. Relative ventricular weight of wild Atlantic salmon parr in relation to sex, gonad maturation and migratory activity. J. Fish Biol. 44 : 453 - 457.
- Arnold, G.P., P.W. Webb & B.H. Holford, 1991. The role of the pectoral fins in station-holding of Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.). J. exp. Biol. 156 : 625 - 629.
- Bachman, R.A., 1982. A growth model for drift-feeding salmonids : a selective pressure for migration. pp. 128 - 135. In E.L. Brannon & E.O. Salo [eds.], Proceedings of Salmon and Trout Migratory Behavior Symposium. Univ. Washington, Seattle, Washington.
- Bachman, R.A., 1984. Foraging behavior of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream. Trans. Am. Fish. Soc. 113 : 1 - 32.
- Baglinière, J.-L., 1976. Les populations de saumon atlantique (*Salmo salar* L., 1766) en Bretagne - Basse Normandie. Ann. Hydrobiol. 7 : 141 - 158.
- Baglinière, J.-L., 1980. Alimentation des smolts de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) lors de leur dévalaison sur la rivière Ellé. Cybium 9 : 81 - 90.

- Baglinière, J.L., 1991. La truite commune (*Salmo trutta* L.), son origine, son aire de répartition, ses intérêts économique et scientifique. pp. 11 - 22. In J.L. Baglinière et G. Maisse [eds.] La truite. Biologie et Ecologie. INRA, Paris, 303 p.
- Baglinière, J.-L. & D. Arribé-Moutounet, 1985. Microrépartition des populations de truite commune (*Salmo trutta* L.) de juvénile de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et des autres espèces présentes dans la partie haute du Scorff (Bretagne). *Hydrobiologia* 120 : 229 - 239.
- Baglinière, J.-L. & A. Champigneulle, 1982. Densité de population de truite commune (*Salmo trutta* L.) et de juvéniles de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) sur le cours principal du Scorff (Bretagne) : préférendums physiques et variations annuelles. *Acta Œcol., Œcol. Appl.* 3 : 241 - 256.
- Baglinière, J.-L. & A. Champigneulle, 1986. Population estimates of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, as indices of smolt production in the River Scorff, Brittany. *J. Fish Biol.* 29 : 467 - 482.
- Baglinière, J.L., A. Champigneulle & A. Nihouarn, 1979. La fraie du saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et de la truite commune (*Salmo trutta* L.) sur le bassin du Scorff. *Cybiurn*, 3^e série 7 : 75 - 96.
- Baglinière, J.-L. & G. Maisse, 1985. Precocious maturation and smoltification in wild Atlantic salmon in the Armorican Massif, France. *Aquaculture* 45 : 249 - 263.
- Baglinière, J.-L. & G. Maisse, 1989. Dynamique de la population de juvéniles de saumon atlantique (*Salmo salar*) sur le ruisseau du Kernec. *Acta Œcol., Œcol. Appl.* 10 : 3 - 17.
- Baglinière, J.L., G. Maisse, P.Y. LeBail & A. Nihouarn, 1989. Population dynamics of brown trout (*Salmo trutta* L.) in a tributary in Brittany (France): spawning and juveniles. *J. Fish Biol.* 34 : 97 - 110.
- Baglinière, J.L., G. Maisse, P.Y. LeBail & E. Prevost, 1987. Dynamique de la population de truite commune (*Salmo trutta* L.) d'un ruisseau breton (France) - Les géniteurs migrants. *Acta Œcol., Œcol. Appl.* 8 : 201 - 215.
- Baglinière, J.L., G. Maisse & A. Nihouarn, 1990. Migratory and reproductive behaviour of female adulte Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a spawning stream. *J. Fish Biol.* 36 : 511 - 520.
- Baglinière, J.L., G. Maisse & A. Nihouarn, 1991. Radio-tracking of male adulte Atlantic salmon, *Salmo salar* L., during the last phase of spawning migration in a spawning stream (Brittany, France). *Aquat. Living Resour.* 4 : 161 - 167.
- Baglinière J.-L. & J.P. Porcher, 1994. Les stocks de reproducteurs et le comportement lors de la migration génésique. pp. 101 - 122. In J.C. Gueguen et P. Prouzet [eds.] Le Saumon Atlantique. Biologie et Gestion d'une Ressource. IFREMER, Plouzané, 330 p.
- Baglinière, J.L., E. Prévost & G. Maisse, 1994. Comparision of population dynamics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in a small tributary of the River Scorff (Brittany, France). *Ecol. Freshw. Fish* 3 : 25 - 34.
- Bain, M.B., J.T. Finn & H.E. Booke, 1985. Quantifying stream substrate for habitat analysis studies. *N. Am. J. Fish. Manage.* 5 : 499 - 506.
- Baldes, R.J. & R.E. Vincent, 1969. Physical parameters of microhabitats occupied by brown trout in an experimental flume. *Trans. Am. Fish. Soc.* 98 : 230 - 238.
- Ballance, L.T., R.L. Pitman & S.B. Reilly, 1997. Seabird community structure along a productivity gradient : importance of competition and energetic constraint. *Ecology* 78 : 1502 - 1518.
- Banks, J.W., 1969. A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids. *J. Fish Biol.* 1 : 85 - 136.

- Baran, P., M. Delacoste, J.M. Lascaux, F. Dauba & G. Segura, 1995. La compétition interspécifique entre la truite commune (*Salmo trutta* L.) et la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) : influence sur les modèles d'habitat. Bull. Fr. Pêche Piscic. 337-339 : 283 - 290.
- Baril, D. & P. Gueneau, 1986. Radio-pistage des saumons adultes (*Salmo salar*) en Loire. Bull. Fr. Pêche Piscic. 302 : 86 - 105.
- Barlaup, B.T., H. Lura, Sægrov, H. & R.C. Sundt, 1994. Inter- and intraspecific variability in female salmonid spawning behaviour. Can. J. Zool. 72 : 636 - 642.
- Beall, E., 1994. Les phases de la reproduction. pp. 123 - 140. In J.C. Gueguen et P. Prouzet [eds.] Le Saumon Atlantique. Biologie et Gestion d'une Ressource. IFREMER, Plouzané, 330 p.
- Beall, E. & C. Marty, 1983a. Reproduction du saumon atlantique, *Salmo salar* L., en milieu semi-naturel contrôlé. Bull. Fr. Pêche Piscic. 289 : 77 - 83.
- Beall, E. & C. Marty, 1983b. Dévalaison et survie d'alevins de saumon atlantique, *Salmo salar* L., en milieu semi-naturel contrôlé. Bull. Fr. Pêche Piscic. 290 : 135 - 148.
- Beall, E., P. Moran, A. Pendas, J. Izquierdo & E. Garcia-Vasquez, 1997. L'hybridation dans les populations naturelles de salmonidés dans le sud-ouest de l'Europe et en milieu expérimental. Bull. Fr. Pêche Piscic. 344/345 : 271 - 285.
- Beamish, F.W.H., 1978. Swimming capacity. pp. 101 - 187. In W.S. Hoar et D.J. Randall [eds.] Fish Physiology, vol. 7, Locomotion. Academic Press, New York, 576 p.
- Beaudou, D. & R. Cuinat, 1990. Relation entre la croissance de la truite commune, *Salmo trutta fario* L., et les caractéristiques du milieu, dans les rivières du Massif Central. Bull. Fr. Pêche Piscic. 318 : 82 - 88.
- Behnke, R.J., 1968. A new subgenus and species of trout, *Salmo* (*Platysalmo*) *platycephalus*, from southcentral Turkey, with comments on the classification of the subfamily Salmoninae. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. 66 : 1 - 15.
- Behnke, R.J., 1972. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes. J. Fish. Res. Board. Can. 29 : 639 - 671.
- Behnke, R.J., 1986. Brown trout. Trout 27 : 42 - 47.
- Behnke, R.J., 1992. Native Trout of Western North America. Am. Fish. Soc. Monograph 6, Bethesda, Maryland, 275 p.
- Belding, D.L., 1934. The spawning habits of the Atlantic salmon. Trans. Am. Fish. Soc. 64 : 211 - 218.
- Bell, M.A. & C.A. Andrews, 1997. Evolutionary consequences of postglacial colonization of fresh water by primitively anadromous fishes. pp. 323 - 363. In B. Streit, T. Städler et C.M. Lively [eds.] Evolutionary Ecology of Freshwater Animals. Birkhäuser, Bâle.
- Berg, L.S., 1948. Freshwater Fishes of the USSR and adjacent countries. Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR 1 (27), vol. 1, 504 p.
- Berg, O.K. & M. Berg, 1987. Migrations of sea trout, *Salmo trutta* L., from the Varne river in Northern Norway. J. Fish Biol. 31 : 113 - 121.
- Berg, O.K., 1985. The formation of non-anadromous populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. in Europe. J. Fish Biol. 27 : 805 - 815.
- Bergheim, A. & T. Hesthagen, 1990. Production of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., within different sections of a small enriched Norwegian river. J. Fish. Biol. 36 : 545 - 562.

- Berglund, I., M. Schmitz & H. Lundqvist, 1992. Seawater adaptability in Baltic salmon (*Salmo salar*) : a bimodal smoltification pattern in previously mature males. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49 : 1097 - 1106.
- Bernatchez, L., 1995. A role for molecular systematics in defining evolutionarily significant units in fishes. *Am. Fish. Soc. Symp.* 17 : 114 - 132.
- Bernatchez, L., R. Guyomard & F. Bonhomme, 1992. DNA sequence variation of the mitochondrial control region among geographically and morphologically remote European brown trout *Salmo trutta* populations. *Molec. Ecol.* 4 : 285 - 297.
- Birch, L.C., 1957. The meanings of competition. *Am. Nat.* 91 : 5 - 18.
- Bisson, P.A., K. Sullivan & J.L. Nielsen, 1988. Channel hydraulics, habitat use, and body form of juvenile coho salmon, steelhead, and cutthroat trout in streams. *Trans. Am. Fish. Soc.* 117 : 262 - 273.
- Boeuf, G., 1994. La phase de préadaptation à la vie en mer : la smoltification. pp. 47 - 63. In J.C. Gueguen et P. Prouzet [eds.] *Le Saumon Atlantique. Biologie et Gestion d'une Ressource*. IFREMER, Plouzané, 330 p.
- Bohlin, T., 1975. A note on the aggressive behaviour of adult male sea trout towards precocious males during spawning. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 54 : 118.
- Bohlin, T., 1977. Habitat selection and intercohort competition of juvenile sea-trout *Salmo trutta*. *Oikos* 29 : 112 - 117.
- Bohlin, T., C. Dellefors & U. Faremo, 1986. Early sexual maturation of male sea trout and salmon - an evolutionary model and some practical implications. *Rep. Inst. Freshw. Fish. Res. Drottningholm* 63 : 17 - 25.
- Bohlin, T., C. Dellefors & U. Faremo, 1990. Large or small at maturity - theories on the choice of alternative male strategies in anadromous salmonids. *Ann. Zool. Fennici* 27 : 139 - 147.
- Bohlin, T., S. Hamrin, T.G. Heggberget, G. Rasmussen & S.J. Saltveit, 1989. Electrofishing - Theory and practice with special emphasis on salmonids. *Hydrobiologia* 173 : 9 - 43.
- Borgström, R. & J. Heggenes, 1988. Smoltification of sea trout (*Salmo trutta*) at short length as an adaptation to extremely low summer stream flow. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 35 : 375 - 384.
- Bousquet, C. & A. Marty, 1987. Le point sur les connaissances des populations naturelles de saumons dans le bassin de l'Adour. pp. 65 - 76. In M. Thibault et R. Billard [eds.] *Restauration des Rivières à Saumons*. INRA, Paris, 330 p.
- Bovee, K.D. & T. Cochnauer, 1977. Development and evaluation of weighted criteria, probability of use curves for instream flow assessment: fisheries. U.S. fish and Wildlife Service FWS/OBS - 77/63.
- Bozek, M.A. & F.J. Rahel, 1991. Assessing habitat requirements of young Colorado River cutthroat trout by use of macrohabitat and microhabitat analysis. *Trans. Am. Fish. Soc.* 120 : 571 - 581.
- Bozek, M.A. & F.J. Rahel, 1992. Generality of microhabitat suitability models for young Colorado River cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki pleuriticus*) across sites and among years in Wyoming streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49 : 552 - 564.
- Brandt, S.B., 1986. Food of trout and salmon in lake Ontario. *J. Great Lakes Res.* 12 : 200 - 205.
- Brett, J.R., 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish. Res. Board Can.* 21 : 1183 - 1226.

- Bridcut, E.E. & P.S. Giller, 1995. Diet variability and foraging strategies in brown trout (*Salmo trutta*): an analysis from subpopulations to individuals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52 : 2543 - 2552.
- Brown, J.L., 1964. The evolution and diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 76 : 160 - 169.
- Brown, V.M., 1982. Behaviour of Atlantic salmon (*Salmo salar*) during suspended migration in a estuary, Sheet harbour, Nova Scotia, observed visually and by ultrasonic tracking. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39 : 248 - 256.
- Buck, R.J.G. & D.W. Hay, 1984. The relation between stock size and progeny of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a Scottish stream. *J. Fish Biol.* 23 : 1 - 11.
- Bugert, R.M. & T.C. Bjornn, 1991. Habitat use by steelhead and coho salmon and their responses to predators and cover in laboratory streams. *Trans. Am. Fish. Soc.* 120 : 486 - 493.
- Bull, C.D. & N.B. Metcalfe, 1997. Regulation of hyperphagia in response to varying energy deficits in overwintering juvenile Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* 50 : 498 - 510.
- Buttiker, B. & G. Matthey, 1986. Migration de la truite lacustre (*Salmo trutta lacustris* L.) dans le Léman et ses affluents. *Schweiz. Z. Hydrobiol.* 48 : 153 - 160.
- Buttiker, B., G. Matthey, J. Bel & P. Durand, 1987. Age et croissance de la truite lacustre (*Salmo trutta lacustris* L.) du Léman. *Schweiz. Z. Hydrobiol.* 49 : 316 - 328.
- Calderwood, W., 1990. Appendix II. Note by the inspector of Salmon Fisheries on the range of salmon spawning season in Scotland. *Ann. Rep. Fish. Board Scotland* 19 : 53 - 56.
- Carlin, B., 1969. The migration of salmon. *Swed. Salmon Res. Inst., LFI Meddelande* 4 : 14 - 21.
- Cawdery, S.A.H. & A. Ferguson, 1988. Origins and differentiation of three sympatric species of trout (*Salmo trutta* L.) in Lough Melvin. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 35 : 267 - 277.
- Champigneulle, A., B. Buttiker, P. Durand & M. Melhaoui, 1991. Principales caractéristiques de la biologie de la truite (*Salmo trutta* L.) dans le Léman et quelques affluents. pp. 153 - 182. *In* J.L. Baglinière et G. Maisse [eds.] La truite. Biologie et Ecologie. INRA, Paris, 303 p.
- Champigneulle, A., M. Melhaoui, D. Gerdeaux, R. Rojas-Beltran, C. Gillet, J. Guillard & J.P. Moille, 1990. La truite commune (*Salmo trutta* L.) dans le Redon, un petit affluent du lac Léman. II. Caractéristiques des géniteurs de truite de lac (1983 - 1988) et premières données sur l'impact des relachers d'alevins prégrossis. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 319 : 197 - 212.
- Champigneulle, A., M. Melhaoui, G. Maisse, J.L. Baglinière, C. Gillet & D. Gerdeaux, 1988. Premières observations sur la population de truite (*Salmo trutta* L.) dans le Redon, un petit affluent-frayère du Lac Léman. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 310 : 59 - 76.
- Chapman, D.W. & T.C. Bjornn, 1969. Distribution of salmonids in streams with special reference to food and feeding. pp. 153 - 176. *In* T.G. Norhtcote [ed.] Salmon and trout in streams. H. R. MacMillan Lectures in Fisheries, Univ. British Columbia, Vancouver.
- Chaston, I., 1969. Seasonal activity and feeding pattern of brown trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream in relation to availability of food. *J. Fish. Res. Board Can.* 26 : 2165 - 2171.
- Christensen, O., 1961. Preliminary results of an investigation on the food of Baltic salmon. *ICS CM* 1961/93 : 6 p.
- Clapp, D.F., R.D. Clark & J.S. Diana, 1990. Range, activity, and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119 : 1022 - 1034.
- Cody, M.L. & J.M. Diamond, 1975. Ecology and Evolution of Communities. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Colwell, R.K. & D.J. Futuyama, 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52 : 567 - 576.
- Connell, J.H., 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* 35 : 131 - 138.
- Connell, J.H., 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition : evidence from field experiments. *Am. Nat.* 122 : 661 - 696.
- Craig, J.F., 1982. A note on growth and mortality of trout (*Salmo trutta* L.) in afferent streams of Windermere. *J. Fish Biol.* 20 : 423 - 429.
- Crisp, D.T., 1981. A desk study of the relationship between temperature and hatching time for the eggs of five species of salmonids fishes. *Freshw. Biol.* 11 : 361 - 368.
- Crisp, D.T. & P.A. Carling, 1989. Observations on siting, dimensions and structure of salmonid redds. *J. Fish Biol.* 34 : 119 - 134.
- Crisp, D.T., R.H.K. Mann, P.R. Cubby & S. Robson, 1990. Effects of impoundment upon trout (*Salmo trutta*) in the basin of Cow Green Reservoir. *J. Appl. Ecol.* 27 : 1020.
- Cross, T.F., C.P.R. Mills & M. DeCourcy Williams, 1992. An intensive study of allozyme variation in freshwater resident and anadromous trout, *Salmo trutta* L., in western Ireland. *J. Fish Biol.* 40 : 25 - 32.
- Cuinat, R., 1971. Principaux caractéristiques démographiques observés sur 50 rivières à truites françaises. Influence de la pente et du calcium. *Ann. Hydrobiol.* 2 : 187 - 207.
- Cuinat, R., 1988. Atlantic salmon in an extensive French river system: the Loire-Allier. pp. 389 - 399. In D. Mills et D. Piggins [eds.] *Atlantic Salmon : Planning for the Future*. Croom Helm, London, 587 p.
- Cummins, K.W., 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24 : 631 - 641.
- Cunjak, R.A., 1988. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 12 : 2156 - 2160.
- Cunjak, R.A. & J.M. Green, 1983. Habitat utilization by brook char (*Salvelinus fontinalis*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in Newfoundland streams. *Can. J. Zool.* 61 : 1214 - 1219.
- Cunjak, R.A. & J.M. Green, 1984. Species dominance by brook trout and rainbow trout in a simulated stream environment. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113 : 737 - 743.
- Cunjak, R.A. & G. Power, 1986. Winter habitat utilization by stream resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43 : 1970 - 1981.
- Cunjak, R.A., R.G. Randall & E.M.P. Chadwick, 1988. Snorkling versus electrofishing: a comparison of census techniques in Atlantic salmon rivers. *Naturaliste Can. (Rév. Ecol. Syst.)* 115 : 89 - 93.
- Dagnelie, P., 1986. Théories et Méthodes statistiques. Applications agronomiques. Presses Agronomiques de Gembloux, Gembloux, 451 p.
- Dalley, E.L., C.W. Andrews & J.M. Green, 1983. Precocious male Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) in insular Newfoundland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40 : 647 - 652.
- Davaine, P. & P. Prouzet, 1994. La vie marine du saumon atlantique dans son aire géographique. pp. 64 - 85. In J.C. Gueguen et P. Prouzet [eds.] *Le Saumon Atlantique. Biologie et Gestion d'une Ressource*. IFREMER, Plouzané, 330 p.

- Davidson, F.A., 1935. The development of secondary sexual characters of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). J. Morph. 57 : 169 - 183.
- DeGraaf, D.A. & L.H. Bain, 1986. Habitat use by and preferences of juvenile Atlantic salmon in two Newfoundland rivers. Trans. Am. Fish. Soc. 115 : 671 - 681.
- Dellefors, C. & U. Faremo, 1988. Early sexual maturation in males of wild sea trout, *Salmo trutta* L., inhibits smoltification. J. Fish Biol. 33 : 741 - 749.
- DeStaso, J. & F.J. Rahel, 1994. Influence of water temperature on interactions between juvenile Colorado River Cutthroat trout and brook trout in a laboratory stream. Trans. Am. Fish. Soc. 123 : 289 - 297.
- DeWald, L. & M.A. Wilzbach, 1992. Interactions between native brook trout and hatchery brown trout : effects of habitat use, feeding, and growth. Trans. Am. Fish. Soc. 121 : 287 - 296.
- Diamond, J.M., 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. Am. Sci. 66 : 322 - 331.
- Diamond, J., 1986. Overview : laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. pp. 3 - 22. In J. Diamond & T.J. Case [eds.] Community Ecology. Harper et Row, New York.
- Dickson, T.A. & H.R. MacCrimmon, 1982. Influence of hatchery experience on growth and behavior of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) within allopatric and sympatric stream populations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39 : 1435 - 1458.
- Dirin, D.K., 1983. Biological considerations relating to minimum commercial size for the lake salmon, *Salmo salar*, morpha Sebago (*Salmonidae*). J. Ichthyol. 23 : 37 - 52.
- Dolloff, C.A. & G.H. Reeves, 1990. Microhabitat partitioning among stream-dwelling juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, and Dolly Varden, *Salvelinus malma*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47 : 2297 - 2306.
- Dorofeeva, E.A., 1975. Systematic relationships between salmon of the genus *Salmo*. Zool. Zh. 54 : 583 - 589.
- Ducharme, L.J.A., 1969. Atlantic salmon returning for their fifth or sixth consecutive spawning trips. J. Fish. Res. Board Can. 26 : 1661 - 1664.
- Duffy, D.C., 1986. Foraging among patches : interactions between common and roseate terns. Ornith. Scandinavica 17 : 47 - 52.
- Dunkley, D.A. & W.M. Shearer, 1982. An assesment of the performance of a resistivity counter. J. Fish Biol. 20 : 717 - 737.
- Dunham, A.E., 1980. An experimental study of interspecific competition between the iguanid lizards *Sceloporus meriami* and *Urosaurus ornatus*. Ecol. Monogr. 50 : 309 - 330.
- Edwards, D.J., 1978. Salmon and trout farming in Norway. Fishing News Book, Farnham, 195 p.
- Egglishaw, H.J., 1967. The food, growth and population structure of salmon and trout in two streams in the scottish Highlands. Freshw. Salmon Fish. Res. 38 : 32 p.
- Egglishaw, H.J. & P.E. Shackley, 1973. An experiment on faster growth of salmon *Salmo salar* (L.) in a Scottish stream. J. Fish Biol. 5 : 197 - 204.
- Egglishaw, H.J. & P.E. Shackley, 1977. Growth, survival and production of juvenile salmon and trout in a Scottish stream, 1966 - 1975. J. Fish Biol. 11 : 647 - 672.

- Egglishaw, H.J. & P.E. Shackley, 1980. Survival and growth of salmon, *Salmo salar* (L.), planted in a Scottish stream. J. Fish Biol. 16 : 565 - 584.
- Egglishaw, H.J. & P.E. Shackley, 1982. Influence of water depth on dispersion of juvenile salmonids, *Salmo salar* L. and *S. trutta* L., in a Scottish stream. J. Fish Biol. 21 : 141 - 155.
- Egglishaw, H.J. & P.E. Shackley, 1985. Factors governing the production of juvenile Atlantic salmon in Scottish streams. J. Fish Biol. 27 (Suppl. A) : 27 - 33.
- Einarsson, S.M., D.H. Hills & V. Johannesson, 1990. Utilisation of fluvial and lacustrine habitat by anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in an Icelandic watershed. Fish. Res. 10 : 53 - 71.
- Elliott, J.M. 1986. Spatial distribution and behavioural movements of migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream. J. Anim. Ecol. 55 : 907 - 922.
- Elliott, J.M., 1973. The food of brown and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. Oecologia 12 : 329 - 347.
- Elliott, J.M., 1981. Some aspects of thermal stress on freshwater teleosts. pp. 209 - 245. In A.D. Pickering [ed.] Stress and Fish. Academic Press, London.
- Elliott, J.M., 1984. Numerical changes and population regulation in a young migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream 1966 - 1983. J. Anim. Ecol. 53 : 327 - 350.
- Elliott, J.M., 1989. Wild brown trout *Salmo trutta* : an important national and international resource. Freshw. Biol. 21 : 1 - 5.
- Elliott, J.M., 1990a. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. II. Fish growth and size variation. J. Anim. Ecol. 59 : 171 - 185.
- Elliott, J.M., 1990b. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour. J. Anim. Ecol. 59 : 803 - 818.
- Elliott, J.M., 1991. Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. Freshw. Biol. 25 : 61 - 70.
- Elliott, J.M., 1994. Quantitative Ecology of the Brown Trout. Oxford University Press, Oxford, 286 p.
- Elliott, J.M., 1995. Fecundity and egg density in the redd for sea trout. J. Fish Biol. 47 : 893 - 901.
- Elliott, J.M., U.H. Humpesch & M.A. Hurley, 1987. A comparative study of eight mathematical models for the relationship between water temperature and hatching time of eggs of freshwater fish. Arch. Hydrobiol. 109 : 257 - 277.
- Elson, P.F., 1973. Genetic polymorphism in Northwest Miramichi salmon, in relation to season of river ascent and age at maturation and its implications for management of stocks. Int. Comm. Northw. Atlantic Fish. Res. 73/76 : 6 p.
- Erman, D.C., E.D. Andrews & M. Yoder-Williams, 1988. Effects of winter floods on fishes in the Sierra Nevada. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45 : 2195 - 2200.
- Euzenat, G., F. Fournel & A. Richard, 1991. La truite de mer en Normandie/Picardie. pp. 183 - 214. In J.L. Baglinière et G. Maisse [eds.] La Truite : Biologie et Ecologie. INRA, Paris, 303 p.
- Evans, G.T., J.C. Rice & E.M.P. Chadwick, 1985. Patterns of growth and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr in a southwestern Newfoundland river. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42 : 539 - 543.
- Facey, D.E. & G.D. Grossman, 1990. The metabolic cost of maintaining position for four north American stream fishes : effects of season and velocity. Physiol. Zool. 63 : 757 - 776.

- Fahy, E., 1978. Variation in some biological characteristics of British sea trout, *Salmo trutta* L. J. Fish Biol. 13 : 123 - 138.
- Fahy, E., 1983. Food and gut parasite burden of migratory trout *Salmo trutta* L. in the sea. Ir. Nat. J. 21 : 11 - 18.
- Fahy, E., 1985. Child of the Tides. A Sea Trout Handbook. Glendale Press, Dublin, 221 p.
- Fausch, K.D., 1984. Profitable stream positions for salmonids : relating specific growth rate to net energy gain. Can. J. Zool. 62 : 441 - 451.
- Fausch, K.D., 1988. Test of competition between native and introduced salmonids in streams : what have we learned? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45 : 2238 - 2246.
- Fausch, K.D., 1989. Do gradient and temperature affect distributions of, and interactions between, brook charr (*Salvelinus fontinalis*) and other resident salmonids in streams? Physiol. Ecol. Japan, Spec. Vol. 1 : 303 - 322.
- Fausch, K.D., S. Nakano & K. Ishigaki, 1994. Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island in Japan - considering multiple factors across scales. Oecologia 100 : 1 - 12.
- Fausch, K.D. & R.J. White, 1981. Competition between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) for positions in a Michigan stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38 : 1220 - 1227.
- Fausch, K.D. & R.J. White, 1983. Sinuous stream aquarium to simulate lotic fish habitat. Prog. Fish-Cult. 45 : 113 - 116.
- Fausch, K.D. & R.J. White, 1986. Competition among juveniles of coho salmon, brook trout, and brown trout in a laboratory stream, and implications for Great Lakes tributaries. Trans. Am. Fish. Soc. 115 : 363 - 381.
- Ferguson, A., 1989. Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. Freshw. Biol. 21 : 35 - 46.
- Fleming, I.A., 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon : Ecology and Evolution. Rev. Fish Biol. Fisheries 6 : 379 - 416.
- Fleming I.A. & M.R. Gross, 1992. Reproductive behaviour of hatchery and wild coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) : does it differ? Aquaculture 103 : 101 - 121.
- Fleming I.A. & M.R. Gross, 1994. Breeding competition in Pacific salmon (coho : *Oncorhynchus kisutch*) : measures of natural and sexual selection. Evolution 48 : 637 - 657.
- Fleming I.A., B. Jonsson & M.R. Gross, 1994. Phenotypic divergence of sea-ranched, farmed and wild salmon. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51 : 2808 - 2824.
- Fournel, F., G. Euzenat & J.L. Fagard, 1987. Rivières à truites de mer et à saumons de Haute Normandie. Réalités et perspectives. Le cas de la Bresle. pp. 315 - 325. In M. Thibault et R. Billard [eds.] Restauration des Rivières à Saumons. INRA, Paris, 445 p.
- Fraser, F.J., 1969. Population density effects on survival and growth of juvenile coho salmon and steelhead trout in experimental stream-channels. pp. 253 - 266. In T.G. Northcote [ed.]: Symposium on Salmon and Trout in Streams. H. R. MacMillan Lectures in Fisheries, Vancouver.
- Fraser, N.H.C. & N.B. Metcalfe, 1997. The cost of becoming nocturnal - feeding efficiency in relation to light intensity in juvenile Atlantic salmon. Funct. Ecol. 11 : 385 - 391.
- Fraser, N.H.C., J. Heggenes, N.B. Metcalfe & J.E. Thorpe, 1995. Low temperature cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 73 : 446 - 451.

- Frost, W.E., 1950. The growth and food of young salmon (*Salmo salar*) and trout (*S. trutta*) in the river Forss, Caithness. J. Anim. Ecol. 19 : 147 - 158.
- Frost, W.E. & Brown, M.E., 1967. The trout. Collins, London, 286 p.
- Frost, W.E. & A.E.J. Went, 1940. River Liffey Survey - III. The growth and food of young salmon. Proc. R. Irish Acad. 46B : 53 - 80.
- Futuyama, D.J., 1986. Evolution and coevolution in communities. pp. 281 - 293 In J.H.R. Gee et P.S. Giller [eds.] Patterns and Process in the History of Life. Blackwell, Oxford.
- García de Leániz, C., A.D. Hawkins, D.W. Hay & J.J. Martínez, 1987. The Atlantic salmon of Spain. The Atlantic Salmon Trust, Pitlochry, 28 p.
- García de Leániz, C. & E. Verspoor, 1989. Natural hybridization between Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*, in northern Spain. J. Fish Biol. 34 : 41 - 46.
- Gatz, A.J., M.J. Sale & J.M. Loar, 1987. Habitat shifts in rainbow trout : competitive influences of brown trout. Oecologia 74 : 7 - 19.
- Gaudin, P. & M. Héland, 1995. Stratégies de l'utilisation de l'habitat par les alevins post-émigrants de truite commune (*Salmo trutta*) et de saumon atlantique (*Salmo salar*). Bull. Fr. Pêche Piscic. 337-339 : 199 - 205.
- Gibson, R.J., 1966. Some factors influencing the distributions of brook trout and young Atlantic salmon. J. Fish. Res. Board Can. 23 : 1977 - 1980.
- Gibson, R.J., 1973. Interactions of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brook trout (*Salvelinus fontinalis* (MITCHILL)). Int. Atl. Salmon Found. Spec. Publ. Ser. 4 : 181 - 202.
- Gibson, R.J., 1978. The behavior of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) with regard to temperature and water velocity. Trans. Am. Fish. Soc. 107 : 703 - 712.
- Gibson, R.J., 1981. Behavioural interactions between coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), Atlantic salmon (*Salmo salar*), brook trout (*Salvelinus fontinalis*), and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) at the juvenile fluvial stages. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1029 : 116 p.
- Gibson, R.J., 1988. Mechanisms regulating species composition, population structure, and production of stream salmonids ; a review. Pol. Arch. Hydrobiol. 35 : 469 - 495.
- Gibson, R.J., 1993. The Atlantic salmon in fresh water : spawning, rearing and production. Rev. Fish. Biol. Fisheries 3 : 39 - 73.
- Gibson, R.J. & R.A. Cunjak, 1986. An investigation of competitive interactions between brown trout (*Salmo trutta* L.) and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in rivers of the Avalon Peninsula, Newfoundland. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1472 : V + 82 p.
- Gibson, R.J. & T.A. Dickson, 1984. The effects of competition on the growth of juvenile Atlantic salmon. Naturaliste can. (Rév. Ecol. Syst.) 111 : 175 - 191.
- Gibson, R.J. & M.H.A. Keenleyside, 1966. Responses to light of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*). J. Fish. Res. Board Can. 23 : 1007 - 1024.
- Gibson, R.J., T.R. Porter & K.G. Hillier, 1987. Juvenile salmonid production in the Highlands River, St. George's Bay, Newfoundland. Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. 1538 : v + 109 p.
- Gibson, R.J. & G. Power, 1975. Selection by brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) of shade related to water depth. J. Fish. Res. Board Can. 32 : 1652 - 1656.

- Giuffra, E., Bernatchez, L. & R. Guyomard, 1994. Mitochondrial control region and protein coding genes sequence variation among phenotypic forms of brown trout *Salmo trutta* from northern Italy. *Molec.Ecol.* 3 : 161 - 172.
- Glova, G.J., 1986a. Interaction for food and space between experimental populations of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and coastal cutthroat trout (*Salmo clarki*) in a laboratory stream. *Hydrobiologia* 131 : 155 - 168.
- Glova, G.J., 1986b. An improved stream simulator. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 20 : 339 - 343.
- Godin, J.-G.J. & R.W. Rangeley, 1989. Living in a fast lane : effects of cost of locomotion on foraging behaviour in juvenile Atlantic salmon. *Anim. Behav.* 37 : 943 - 954.
- Graham, W.D., J.E. Thorpe & N.B. Metcalfe, 1996. Seasonal current holding performance of juvenile Atlantic salmon in relation to temperature and smolting. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53 : 80 - 86.
- Greenberg, L.A., E. Bergman & A.G. Eklöv, 1997. Effects of predation and intraspecific interactions on habitat use and foraging by brown trout in artificial streams. *Ecol. Freshw. Fish* 6 : 16 - 26.
- Greenberg, L., P. Svendsen, A. Harby & S.J. Saltveit, 1996. Availability of microhabitats and their use by brown trout (*Salmo trutta*) and grayling (*Thymallus thymallus*) in the river Vojmaan, Sweden. *Regul. Rivers: Res. Manage.* 12 : 287 - 303.
- Griffith, J.S., 1988. Review of competition between cutthroat trout and other salmonids. *Am. Fish. Soc. Symp.* 4 : 134 - 140.
- Groot, C. & L. Margolis, 1991. *Pacific Salmon Life Histories*. University of British Columbia Press, Vancouver, 564 p.
- Gross, M.R., 1984. Sunfish, salmon and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. pp. 55 - 75. *In* G. Potts et R.J. Wootton [eds.] *Fish Reproduction : Strategies and Tactics*. Academic Press, London, 410 p.
- Gross, M.R., 1985. Alternative breeding strategies in male salmon. *Nature* 313 : 47 - 48.
- Gross, M.R., 1996. Alternative reproductive strategies and tactics : diversity within sexes. *Trends Ecol. Evol.* 11 : 92 - 98.
- Grossman, G.D., P.B. Moyle & J.O. Whitaker, 1982. Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage : a test of community theory. *Am. Nat.* 120 : 423 - 455.
- Grossman, G.D., M.C. Freean, P.B. Moyle & J.O. Whitaker, 1985. Stochasticity and assemblage organization in an Indiana stream fish assemblage. *Am. Nat.* 126 : 275 - 285.
- Gujarati, D.N., 1988. *Basic Econometrics*. McGraw-Hill, New York, 705 p.
- Guyomard, R., 1989. Diversité génétique de la truite commune. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 314 : 118 - 135.
- Guyomard, R., G. Grevisse, F.X. Oury & P. Davaine, 1984. Evolution de la variabilité génétique inter et intrapopulations de Salmonidés issues de mêmes pools génétiques. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41 : 1024 - 1029.
- Haldane, J.B.S., 1956. The relation between density regulation and natural selection. *Proc. Roy. Soc. B* 145 : 306 - 308.
- Iarache, Y. et P. Prouzet, 1989. Repeuplement et pacage marin des salmonidés migrateurs. pp. 261 - 311. *In* J.P. Troadec [ed.] *L'Homme et les Ressources Halieutiques*. Essai sur l'Usage d'une Ressource Renouvelable. IFREMER, Brest.

- Harper, D.G.C., 1991. Communication. pp. 374 - 397. In J.R. Krebs et N.B. Davies [eds.] Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach. Blackwell, Oxford, 482 p.
- Harris, D.D., W.A. Hubert & T.A. Wesche, 1992. Habitat use by young-of-the-year brown trout and effects on weighted usable area. *Rivers* 3 : 99 - 105.
- Hartley, S.E., 1996. High incidence of Atlantic salmon x brown trout hybrids in a Lake District stream. *J. Fish Biol.* 48 : 151 - 154.
- Hartman, G.F., 1965. The role of behavior in the ecology and interaction of underyearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.* 22 : 1035 - 1081.
- Harvey, B.C. & R.J. Nakamoto, 1997. Habitat-dependent interactions between two size-classes of juveniles steelhead in a small stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54 : 27 - 31.
- Harvey, P.H. & M.D. Pagel, 1991. The comparative method in evolutionary biology. Oxford University Press, Oxford.
- Hasler, A.D. & A.T. Scholz, 1983. Olfactory imprinting and homing in salmon. Springer Verlag, Berlin, 134 p.
- Haury, J., Ombredane, D. & J.L. Baglinière, 1991. L'habitat de la truite commune (*Salmo trutta* L.) en cours d'eau. pp. 47 - 96. In J.L. Baglinière et G. Maisse [eds.] La truite. Biologie et Ecologie. INRA, Paris.
- Hawkins, A.D., 1989. Factors affecting the timing of entry and upstream movement of Atlantic salmon in the Aberdeenshire Dee. pp. 101 - 105. In E. Brannon et B. Jonsson [eds.] Proceedings of the Salmonid Migration and Distribution Symposium, Trondheim, June 1987. School of Fisheries University of Washington, Seattle.
- Hawkins, A.D. & G.W. Smith, 1986. Radiotracking observations on Atlantic salmon ascending the Aberdeenshire Dee. *Scott. Fish. Res. Rep.* 36 : 24 p.
- Hearn, W.E., 1987. Interspecific competition and habitat segregation among stream-dwelling trout and salmon : a review. *Fisheries* 12 : 24 - 31.
- Hearn, W.E. & B.E. Kynard, 1986. Habitat utilization and behavioural interaction of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and rainbow trout (*S. gairdneri*) in tributaries of the White River of Vermont. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43 : 1988 - 1998.
- Heggberget, T.G., 1988. Timing of spawning in Norwegian Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45 : 845 - 849.
- Heggberget, T.G., L.P. Hansen & T.F. Næsje, 1988. Within river spawning migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 10 : 1691 - 1698.
- Heggberget, T.G., T. Haukebø, J. Mork & G. Ståhl, 1988. Temporal and spatial segregation of spawning in sympatric populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.* 33 : 347 - 356.
- Heggberget, T.G. & T.M. Heggberget, 1986. Behaviour of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in rapid- and slow-flowing sections of a small Norwegian stream. *Aquacult. Fish. Manage.* 17 : 191 - 194.
- Heggenes, J., 1988. Effects of short-term flow fluctuation on displacement of, and habitat use by, brown trout in a small stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* 117 : 336 - 344.
- Heggenes, J., 1989. Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) in riverine systems. *Nord. J. Freshw. Res.* 64 : 64 - 90.

- Heggenes, J., 1991. Comparisons of habitat availability and habitat use by an allopatric cohort of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* under conditions of low competition in a Norwegian stream. *Holarct. Ecol.* 14 : 51 - 62.
- Heggenes, J., J.L. Baglinière & R. Cunjak, 1995. Synthetic note on spatial niche selection and competition in young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*) in lotic environments. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 337 : 231 - 239.
- Heggenes, J. & R. Borgstrøm, 1991. Effect of habitat types on survival, spatial distribution and production of an allopatric cohort of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under conditions of low competition. *J. Fish Biol.* 38 : 267 - 280.
- Heggenes, J., Å. Brabrand & S.J. Saltveit, 1990. Comparison of three methods for studies of stream habitat use by young brown trout and Atlantic salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119 : 101 - 111.
- Heggenes, J., Å. Brabrand & S.J. Saltveit, 1991. Microhabitat use by brown trout, *Salmo trutta* L. and Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a stream : a comparative study of underwater and river bank observations. *J. Fish Biol.* 38 : 259 - 266.
- Heggenes, J. & N.B. Metcalfe, 1991. Bimodal size distribution in wild juvenile Atlantic salmon populations and their relationship with age at smolt migration. *J. Fish Biol.* 39 : 905 - 907.
- Heggenes, J. & S.J. Saltveit, 1990. Seasonal and spatial microhabitat segregation in young Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in a Norwegian river. *J. Fish Biol.* 36 : 707 - 720.
- Heggenes, J., S.J. Saltveit & O. Lingaas, 1996. Predicting fish habitat use to changes in water flow - modelling critical minimum flows for Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*. *Regul. Riv. Res. Manage.* 12 : 331 - 344.
- Héland, M., 1980a. La dévalaison des alevins de truite commune, *Salmo trutta*. I. Caractérisation en milieu artificiel. *Ann. Limnol.* 16 : 233 - 245.
- Héland, M., 1980b. La dévalaison des alevins de truite commune, *Salmo trutta*. II. Activité des alevins "dévalants" comparés aux sédentaires. *Ann. Limnol.* 16 : 247 - 254.
- Héland, M. & J. Dumas, 1994. Ecologie et comportement des juvéniles. pp. 29 - 46. In J.C. Gueguen et P. Prouzet [eds.] *Le Saumon Atlantique. Biologie et Gestion d'une Ressource*. IFREMER, Plouzané, 330 p.
- Hesthagen, T., 1988. Movements of brown trout, *Salmo trutta*, and juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in a coastal stream in northern Norway. *J. Fish Biol.* 32 : 639 - 653.
- Hesthagen T. & E., Garnås, 1984. Smolt age and size of Atlantic salmon *Salmo salar* L., and sea trout *Salmo trutta* L., in a Norwegian river. *Fauna norv. Ser. A* 5: 46 - 49.
- Higgins, P.J., 1985. Metabolic differences between Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and smolts. *Aquacult.* 45 : 33 - 53.
- Hill, J. & G.D. Grossman, 1993. An energetic model of microhabitat use for rainbow trout and rosyside dace. *Ecology* 74 : 685 - 698.
- Hindar, K., B. Jonsson, R. Nyman & G. Ståhl, 1991. Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. *Heredity* 66 : 83 - 91.
- Hindar, K., N. Ryman & G. Ståhl, 1986. Genetic differentiation among landlocked, resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. *Heredity* 66 : 83 - 91.
- Hoar, W.S., 1976. Smolt transformation : evolution, behaviour and physiology. *J. Fish. Res. Board Can.* 33 : 1233 - 1252.

- Holcik, J. & I. Bastl, 1970. Notes on the biology and origin of the trout (*Salmo trutta* m. *lacustris*) in the Orava valley reservoir (Northern Slovakia). Zool. List. 19 : 71 - 85.
- Hubert, W.A., D.D. Harris & T.A. Wesche, 1994. Diurnal shifts in use of summer habitat by age-0 brown trout in a regulated mountain stream. Hydrobiol. 284 : 147 - 156.
- Huet, M., 1961. Reproduction et migrations de la truite commune (*Salmo trutta fario* L.) dans un ruisseau salmonicole de l'Ardenne belge. Verh. Internat. Verein. Limnol. 14 : 757 - 762.
- Hulsman, K., 1987. Resource partitioning among sympatric species of tern. Ardea 75 : 255 - 262.
- Humpesch, U.H., 1985. Inter- and intraspecific variation in hatching success and embryonic development of five species of salmonids and *Thymallus thymallus*. Arch. Hydrobiol. 104 : 129 - 144.
- Huntingford, F.A., N.B. Metcalfe, J.E. Thorpe, W.D. Graham & C.E. Adams, 1990. Social dominance and body size in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. J. Fish Biol. 36 : 877 - 881.
- Hurrell, R.H. & D.J. Price, 1991. Natural hybrids between Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and trout, *Salmo trutta* L., in juvenile salmonid populations in south-west England. J. Fish Biol. 39 (Suppl. A) : 335 - 341.
- Hutchings, J.A., 1986. Lakeward migration by juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43 : 732 - 741.
- Hutchings, J.A. & R.A. Myers, 1988. Mating success of alternative maturation phenotypes in male Atlantic salmon, *Salmo salar*. Oecologia 75 : 169 - 174.
- Hutchings, J.A. & R.A. Myers, 1994. The evolution of alternative mating strategies in variable environments. Evol. Ecol. 8 : 256 - 268.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22 : 415 - 427.
- Huusko, A., O. Van Der Meer & M.-L. Koljonen, 1990. Life history patterns and genetic differences in brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Koutajoki river system. Pol. Arch. Hydrobiol. 37 : 63 - 77.
- Irvine, J.R. & T.G. Northcote, 1983. Selection by young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in simulated stream environments for live and dead prey of different sizes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40 : 1745 - 1749.
- Jansson, H., I. Holmgren, K. Wedin & T. Andersson, 1991. High frequency of natural hybrids between Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *S. trutta* L. in a Swedish river. J. Fish Biol. 39 (Suppl. A) : 343 - 348.
- Järvi, T., 1990. The effects of male dominance, secondary sexual characteristics and female mate choice on the mating success of male Atlantic salmon *Salmo salar*. Ethology 84 : 123 - 132.
- Jenkins, T.M., 1969. Social structure, position choice and microhabitat distribution of two trout species (*Salmo trutta* and *Salmo gairdneri*) resident in mountain streams. Anim. Behav. Monogr. 2 : 55 - 123.
- Jensen, A.J., T.G. Heggberget & B.O. Johnsen, 1986. Upstream migration of adult Atlantic salmon (*Salmo salar* Linn.). Proc. Zool. 119 : 33 - 48.
- Jensen, A.J. & B.O. Johnsen, 1986. Different adaptation strategies of Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations to extreme climates with special reference to some cold Norwegian rivers. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43 : 980 - 984.
- Jensen, A.J., B.O. Johnsen & L. Saksgard, 1989. Temperature requirements in Atlantic salmon (*Salmo salar*), brown trout (*Salmo trutta*), and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from hatching to initial feeding compared with geographic distribution. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46 : 786 - 789.

- Jensen, K.W., 1968. Sea trout (*Salmo trutta* L.) of the River Istra, Western Norway. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 48 : 187 - 213.
- Jensen, K.W., 1977. On the dynamics and exploitation of the population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in Lake øvre Heimdalsvatn, Southern Norway. Rep. inst. Freshw. res. Drottningholm 56 : 18 - 69.
- Jones, A.N., 1975. A preliminary study of fish segregation in salmon spawning streams. J. Fish Biol. 7 : 95 - 104.
- Jones, J.W., 1959. The Salmon. London, Collins, 192 p.
- Jones, J.W. & J.N. Ball, 1954. The spawning behaviour of brown trout and salmon. Brit. J. Anim. Behav. 2 : 103 - 114.
- Jones, J.W. & G.M. King, 1949. Experimental observations on the spawning behaviour of the Atlantic salmon (*Salmo salar* Linn.) Proc. Zool. Soc. Lond. 119 : 33 - 48.
- Jones, J.W. & G.M. King, 1950. Further experimental observations on the spawning behaviour of the Atlantic salmon (*Salmo salar* Linn.) Proc. Zool. Soc. Lond. 120 : 317 - 323.
- Jones, J.W. & G.M. King, 1952. The spawning of the male salmon parr (*Salmo salar* Linn.) Proc. Zool. Soc. Lond. 122 : 615 - 619.
- Jonsson, B., 1982. Diadromous and resident trout, *Salmo trutta*. Is there difference due to their genetics? Oikos 38 : 297 - 300.
- Jonsson, B., 1985. Life-history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. Trans. Am. Fish. Soc. 114 : 182 - 194.
- Jonsson, N., L.P. Hansen & B. Jonsson, 1990. Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. J. Anim. Ecol. 60 : 937 - 947.
- Jonsson, B., N. Jonsson & L.P. Hansen, 1990. Does juvenile experience affect migration and spawning of adult Atlantic salmon. Behav. Ecol. Sociobiol. 26 : 225 - 230.
- Jonsson, N., B. Jonsson & L.P. Hansen, 1990. Partial segregation in the timing of migration of Atlantic salmon of different ages. Anim. Behav. 40 : 313 - 321.
- Jonsson, B. & J. Ruud-Hansen, 1985. Water temperature as the primary influence on timing of seaward migration of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. Can. J. Fish Aquat. Sci. 42 : 593 - 595.
- Jordan, W.C. & A.F. Youngson, 1992. The use of genetic marking to assess the reproductive success of mature male Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.) under natural spawning conditions. J. Fish Biol. 41 : 613 - 618.
- Kadri, S., N.B. Metcalfe, F.A. Huntingford & J.E. Thorpe, 1995. What controls the onset of anorexia in maturing adult female Atlantic salmon? Funct. Ecol. 9 : 790 - 797.
- Kalleberg, H., 1958. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.). Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 39 : 55 - 98.
- Marakousis, Y. & C.D. Triantaphyllidis, 1988. Genetic relationship among three Greek brown trout (*Salmo trutta* L.) populations. Pol. Arch. Hydrobiol. 35 : 279 - 285.
- Nilström, Ø., 1977. Habitat selection and population densities of salmon (*Salmo salar* L.) and trout (*Salmo trutta* L.) parr in Swedish rivers with some reference to human activities. Acta Univ. Ups. 404 : 12 p.

- Keeley, E.R. & J.W.A. Grant, 1995. Allometric and environmental correlates of territory size in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52 : 186 - 196.
- Keenleyside, M.H.A., 1962. Skin-diving observations of Atlantic salmon and brook trout in the Miramichi River, New Brunswick. J. Fish. Res. Board Can. 19 : 625 - 634.
- Keenleyside, M.H.A. & F.T. Yamamoto, 1962. Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). Behaviour 19 : 139 - 169.
- Kelly-Quinn, M. & J.J. Bracken, 1988. Brown trout, *Salmo trutta* L., production in an Irish coastal stream. Aquacult. Fish. Manage. 19 : 69 - 95.
- Kelly-Quinn, M. & J.J. Bracken, 1990. A seasonal analysis of the diet and feeding dynamics of brown trout, *Salmo trutta* L., in a small nursery stream. Aquacult. Fish. Manage. 21 : 107 - 124.
- Kennedy, G.J.A., 1982. Factors affecting the survival and distribution of salmon (*Salmo salar* L.) stocked in upland trout (*Salmo trutta* L.) streams in Northern Ireland. EIFAC Techn. Pap. 42 : 227 - 242.
- Kennedy, G.J.A. & C.D. Strange, 1980. Population changes after two years of salmon (*Salmo salar* L.) stocking in upland trout (*Salmo trutta* L.) streams. J. Fish Biol. 17 : 577 - 586.
- Kennedy, G.J.A. & C.D. Strange, 1982. The distribution of salmonids in upland streams in relation to depth and gradient. J. Fish Biol. 20 : 579 - 591.
- Kennedy, G.J.A. & C.D. Strange, 1986a. The effects of intra- and interspecific competition on the survival and growth of stocked juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L., and resident trout, *Salmo trutta* L., in an upland stream. J. Fish Biol. 28 : 479 - 489.
- Kennedy, G.J.A. & C.D. Strange, 1986b. The effects of intra- and interspecific competition on the distribution of stocked juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L., in relation to depth and gradient in an upland trout, *Salmo trutta* L., stream. J. Fish Biol. 29 : 199 - 214.
- Kennedy, M. & P. Fitzmaurice, 1971. Growth and food of brown trout, *Salmo trutta* (L.) in Irish Waters. Proc. Roy. Ir. Acad. 71 (B) : 269 - 329.
- Kozel, S.J. & W.A. Hubert, 1989. Factors influencing the abundance of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in forested mountain streams. J. Freshw. Ecol. 5 : 113 - 122.
- Krieg, F. & R. Guyomard, 1983. Mise en évidence électrophorétique d'une forte différenciation génétique entre population de la truite fario en Corse. C. R. Acad. Sci. Paris 296 : 1084 - 1089.
- Krieg, F. & R. Guyomard, 1985. Population genetics of French brown trout (*Salmo trutta* L.) : large geographic differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. Gen. Sé. Evol. 17 : 225 - 242.
- Krueger, C.C. & B. May, 1991. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48 : 66 - 77.
- Krushinska, N.L. & L. Rychlik, 1993. Intra- and interspecific agonistic behaviour in two sympatric species of water shrews : *Neomys fodiens* and *Neomys anomalus*. J. Ethol. 11 : 11 - 21.
- L'Abée-Lund, J.H., A.J. Jensen & B.O. Johnsen, 1990. Interpopulation variation in male parr maturation of anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in Norway. Can. J. Zool. 68 : 1983 - 1987.
- L'Abée-Lund, J.H., B. Jonsson, A.J. Jensen, L.M. Sættem, T.G. Heggberget, B.O. Johnsen & T.F. Næsje, 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. J. Anim. Ecol. 58 : 525 - 542.

- Larkin, P., 1956. Interspecific competition and population control in freshwater fish. J. Fish. Res. Bd. Canada. 13 : 327 - 342.
- Laughon, R. & G.W. Smith, 1992. The relationship between date of river entry and the estimated spawning position of adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in two major Scottish east coast rivers. p. 423 - 433. In I.G. Prieds et S.M. Swifts [eds.] Wildlife Telemetry : Remote Monitoring and Tracking of Animals. Ellis Horwood, New York, 708 p.
- LaVoie, W.J. & W.A. Hubert, 1994. Use of drifting invertebrates by young-of-the-year brown trout in stream-margin habitat. J. Freshw. Ecol. 9 : 37 - 43.
- LaVoie, W.J. & W.A. Hubert, 1996. Use of 3 types of stream-margin habitat by age-0 brown trout late in the growing season. Hydrobiologia 317 : 89 - 95.
- Lear, W.H., 1972. Food and feeding of Atlantic salmon in coastal areas and over oceanic depths. Res. Bull. Int. Comm. N.W. Atl. Fish. 9 : 27 - 39.
- Lear, W.H., 1980. Food of Atlantic salmon in the West Greenland-Labrador sea area. Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Expl. Mer 176 : 55 - 59.
- LeCren, E.D., 1973. The population dynamics of young trout (*Salmo trutta*) in relation to density and territorial behaviour. Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 164 : 241 - 246.
- LeCren, E.D., 1985. The biology of the sea trout. Atlantic Salmon Trust, Pitlochry, 42 p.
- Legendre, L. & P. Legendre., 1979. Ecologie numérique. Tome 2 : la structure des données écologiques. Masson, Paris, 254 p.
- Leggett, W.C. & G. Power, 1969. Differences between two populations of landlocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Newfoundland. J. Fish. Res. Board Can. 26 : 1685 - 1596.
- Levings, C.D., N.A. Hvidsten, B.O. Johnsen, 1994. Feeding of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) postsmolts in a fjord in Central Norway. Can. J. Zool. 72 : 834 - 839.
- Lewis, S.L., 1969. Physical factors influencing fish populations in pools of a trout stream. Trans. Am. Fish. Soc. 98 : 14 - 19.
- Lawton, R.C., 1969. The meaning of stability. p. 13 - 24. In Diversity and Stability of Ecological Systems. Brookhaven Symposia in Biology n° 22. Brookhaven National Laboratory, Upton, New York.
- Le H.W. & R.W. Brocksen, 1977. Approaches to the analysis of energetic costs of intraspecific competition for space by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Fish Biol. 11 : 329 - 341.
- Lehammer, A., 1973a. An investigation of the food of one to four old month old salmon fry (*Salmo salar* L.) in the river Sundalslågen, West Norway. Norw. J. Zool. 21 : 17 - 24.
- Lehammer, A., 1973b. Notes on the feeding relationships of trout (*Salmo trutta* L.) and salmon in the river Sundalslågen, West Norway. Norw. J. Zool. 24 : 25 - 28.
- Ljoroth, A., 1955. Distribution, territorial behaviour and movements of sea trout fry in the river Sundalsälven. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm 36 : 104 - 119.
- Ljoroth, A., 1961. Sea food of Baltic smolts. Int. Counc. Expl. Sea, C.M. 1961/M : 8 p.
- Arthur, R.H., 1958. Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. Ecology 4 : 351 - 363.
- Arthur, R.H., 1972. Geographical Ecology. Pitman and Sons, New York.

- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson, 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, 203 p.
- MacCrimmon, H.R., 1954. Stream studies on planted Atlantic salmon. J. Fish. Res. Board Can. 11 : 362 - 403.
- MacCrimmon, H.R. & J.S. Campbell, 1969. World distribution of brook trout, *Salvelinus fontinalis*. J. Fish. Res. Board Can. 26 : 1699 - 1725.
- MacCrimmon, H.R., T.A. Dickson et R.J. Gibson, 1983. Implications of differences in emerging times on growth and behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook charr (*Salvelinus fontinalis*) in sympatric stream populations. Naturaliste can. (Rév. Ecol. Syst.) 110 : 379 - 384.
- MacCrimmon, H.R. & B.L. Gots, 1979. World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 36 : 422 - 457.
- MacCrimmon, H.R. & T.L. Marshall, 1968. World distribution of brown trout, *Salmo trutta*. J. Fish. Res. Bd. Canada 25 : 2527 - 2548.
- MacCrimmon, H.R., T.L. Marshall & B.L. Gots, 1970. World distribution of brown trout, *Salmo trutta*: further observations. J. Fish. Res. Bd. Canada 27 : 811 - 818.
- McDowall, R., 1987. The occurrence and distribution of diadromy among fishes. Am. Fish. Soc. Symp. 1 : 1 - 13.
- MacNally, R.C., 1983. On assessing the significance of interspecific competition to guild structure. Ecology 64 : 1646 - 1652.
- Maise, G. & J.L. Baglinière, 1990. The biology of brown trout, *Salmo trutta* L., in the River Scorff, Brittany : a synthesis of studies from 1973 to 1984. Aquacult. Fish. Manage. 21 : 95 - 106.
- Maitland, P.S., 1965. The feeding relationships of salmon, trout, minnows, stone loach and three-spined sticklebacks in the river Endrick, Scotland. J. Anim. Ecol. 34 : 109 - 133.
- Maquet, B., 1983. Caractéristiques chimiques et biologiques des eaux de la vallée du Samson. Annls. Soc. R. Zool. Belg. 113 : 3 - 18.
- Maynard Smith, J., 1982. Evolution and the Theory of Games. Cambridge : Cambridge University Press, 224 p.
- McDowall, R., 1987. The occurrence and distribution of diadromy among fishes. Am. Fish. Soc. Symp. 1 : 1 - 13.
- McKeown, B.A., 1984. Fish migration. Croom Helm, Kent, 284 p.
- Melhaoui, M., 1985. Eléments d'écologie de la truite de lac (*Salmo trutta* L.) du Léman dans le système lac-affluents. Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI, 127 p.
- Menge, B.A. et J.P. Sutherland, 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. Am. Nat. 130 : 730 - 757.
- Metcalfe, N.B., 1991. Competitive ability influences seaward migration age in Atlantic salmon. Can. J. Zool. 69 : 815 - 817.
- Metcalfe, N.B., F.A. Huntingford, W.D. Graham & J.E. Thorpe, 1989. Early social status and the development of life-history strategies in Atlantic salmon. Proc. R. Soc. Lond. B 236 : 7 - 19.
- Metcalfe, N.B., F.A. Huntingford, J.E. Thorpe & C.E. Adams, 1990. The effects of social status on life-history variation in juvenile salmon. Can. J. Zool. 68 : 2630 - 2636.

- Metcalfe, N.B., A.C. Taylor & J.E. Thorpe, 1995. Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Anim. Behav.* 49 : 431 - 436.
- Metcalfe, N.B. & J.E. Thorpe, 1992. Anorexia and defended energy levels in over-wintering juvenile salmon. *J. Anim. Ecol.* 61 : 175 - 181.
- Metz, J.P., 1974. Die Invertebratendrift und der Oberfläche eines Voralpenflusses und ihre selektive Ausnutzung durch die Regenbogenforelle (*Salmo gairdneri*). *Oecologia* 14 : 247 - 267.
- Mikheev, V.N., N.B. Metcalfe, F.A. Huntingford & J.E. Thorpe, 1994. Size-related differences in behavior and spatial distribution of juvenile Atlantic salmon in a novel environment. *J. Fish Biol.* 45 : 379 - 386.
- Mills, D., 1964. The ecology of the young stages of the Atlantic salmon in the river Bran, Ross-Shire. *Freshw. Salm. Fish. Res.* 32 : 58 p.
- Mills, D., 1968. The survival of juvenile Atlantic salmon and brown trout in some Scottish streams. pp. 217 - 228. In T.G. Northcote [ed.] H.R. MacMillan Lectures in Fisheries. Symposium on Salmon and Trout in Streams. University of British Columbia, Vancouver, 452 p.
- Mills, D., 1989. Ecology and Management of Atlantic Salmon. Chapman and Hall, London, 351 p.
- Milner, N.J., J. Scullion, P.A. Carling & D.T. Crisp, 1981. The effects of discharge on sediment dynamics and consequent effects on invertebrates and salmonids in upland rivers. pp. 153 - 220. In T.H. Coaker [ed.] Applied Biology. Vol. 6. Academic Press, New York.
- Mitans, A.P., 1970. Food of smolts of Baltic salmon in the river and the sea. *Vopr. Ikhtiol.* 10 : 107 - 116.
- Moore, A. & A. Scott, 1988. Observations of recently emerged sea trout, *Salmo trutta* L., fry in a chalk stream, using a low-light underwater camera. *J. Fish Biol.* 33 : 959 - 960.
- Moore, K.M.S. & S.V. Gregory, 1988a. Response of young-of-the-year cutthroat trout to manipulation of habitat structure in a small stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* 117 : 162 - 170.
- Moore, K.M.S. & S.V. Gregory, 1988b. Summer habitat utilization and ecology of cutthroat trout fry (*Salmo clarki*) in Cascade mountain streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45 : 1921 - 1930.
- Morantz, D.L., R.K. Sweeney, C.S. Shirvell & D.A. Longard, 1987. Selection of microhabitat in summer by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44 : 120 - 129.
- Morin, R., 1991. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the lower Nastapoka River, Quebec : distribution and origins of salmon in eastern Hudson Bay. *Can. J. Zool.* 69 : 1674-1681.
- Mortensen, E., 1977a. The population dynamics of young trout (*Salmo trutta* L.) in a Danish brook. *J. Fish Biol.* 10 : 23 - 33.
- Mortensen, E., 1977b. Density-dependent mortality of trout fry (*Salmo trutta* L.) and its relationships to the management of small streams. *J. Fish Biol.* 11 : 613 - 617.
- Mortensen, E., 1977c. Population, survival, growth and production of trout, *Salmo trutta*, in a small Danish stream. *Oikos* 28 : 9 - 15.
- Moyle, P.B. & D.M. Baltz, 1985. Microhabitat use by an assemblage of California stream fishes: developing criteria for instream flow determinations. *Trans. Am. Fish. Soc.* 114 : 695 - 704.
- Myers, R.A., 1986. Game theory and the evolution of Atlantic salmon (*Salmo salar*) age at maturation. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 89 : 53 - 61.

- Myers, R.A. & J.A. Hutchings, 1986. Selection against parr maturation in Atlantic salmon. *Aquaculture* 53 : 313 - 320.
- Myers, R.A. & J.A. Hutchings, 1987. Mating of anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar* L., with mature male parr. *J. Fish Biol.* 31 : 143 - 146.
- Myers, R.A., J.A. Hutchings & R.J. Gibson, 1986. Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43 : 1242 - 1248.
- Næsje, T.F., L.P. Hansen & T. Järvi, 1988. Sexual dimorphism in the adipose fin of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., *J. Fish Biol.* 33 : 955 - 956.
- Neresheimer, E., 1937. Die Lachsartigen (Salmonidae). *Handb. Binnenfischerei Mitteleuropas* 3 : 219 - 370.
- Nettles, D.C., J.M. Haynes, R.A. Olson & J.D. Winter, 1987. Seasonal movements and habitats of brown trout (*Salmo trutta*) in South central Lake Ontario. *J. Great Lakes Res.* 13 : 168 - 177.
- Neveu, A., 1981. Densité et microrépartition des différentes espèces de poissons dans la Basse Nivelle, petit fleuve côtier des Pyrénées atlantiques. *Bull. Fr. Pêche Pisc.* 280 : 86 - 102.
- Nicieza, A.G., F. Brana & M.M. Toledo, 1991. Development of length-bimodality and smolting in wild stocks of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under different growth conditions. *J. Fish Biol.* 38 : 509 - 523.
- Nicieza, A.G., F. Brana, L. Reiriz & F.G. Reyes-Gavilan, 1994. Geographic differentiation in growth, bimodality, and digestive performance of juvenile Atlantic salmon. pp. 57 - 62. *In* D.D. MacKinlay [ed.] *High Performance Fish : Proceedings of an International Fish Physiology Symposium at the University of British Columbia*. Fish Physiology Association, Vancouver
- Nicieza, A.G., M.M. Toledo & F. Brana, 1995. Los procesos de desarrollo de los juveniles en el medio fluvial: Crecimiento, bimodalidad de tallas, maduración precoz y esguinado. pp. 67- 86. *In* F. Brana [ed.] *Biología y Conservación del Salmon Atlántico (Salmo salar) en los Ríos de la Región Cantábrica*. ICONA, Madrid.
- Nielsen, J.L., 1992. Microhabitat-specific foraging behavior, diet, and growth of juvenile coho salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 121 : 617 - 634.
- Nihouarn, A., 1983. Etude de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans le bassin du Scorff (Morbihan): démographie, reproduction, migration. Thèse de doctorat 3e cycle, Biol. Anim. Fac. Univ. Rennes, 73 p.
- Nilsson, N.A., 1967. Interactive segregation between fish species. pp. 295 - 313. *In* S.D. Gerking [ed.] *The biological basis of freshwater fish production*. John Wiley & Sons, New York.
- Noakes, D.L.G. & J.W.A. Grant, 1986. Behavioural ecology and production of riverine fishes. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 33 : 249 - 262.
- Nordqvist, O., 1924. Times of entering of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the rivers. *Rapp. P.V. Réun. Cons. Int. Explor. Mer* 33 : 1 - 58.
- Northcote, T.G., 1981. Juvenile current response, growth and maturity of above and below waterfall stocks of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.* 18 : 741 - 751.
- Nümann, W., 1967. Markierungsversuche an Bach- und Regenbogenforellen im Bodensee als Beitrag zur systematischen Eingliederung der Forellen. *Schweiz. Z. Hydrobiol.* 62 : 283 - 296.
- Økland, F., T.G. Heggberget & B. Jonsson, 1995. Migratory behaviour of wild and farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) during spawning. *J. Fish Biol.* 46 : 1 - 7.

- Osinov, A.G., 1984. Zoographical origins of brown trout, *Salmo trutta* (Salmonidae) : data from biochemical genetic markers. *J. Ichthyol.* 24 : 10 - 23.
- Ottaway, E.M., P.A. Carling, A. Clarke & N.A. Reader, 1981. Observations on the structure of brown trout, *Salmo trutta* Linnaeus, redds. *J. Fish Biol.* 19 : 593 - 607.
- Ottaway, E.M. & D.R. Forrest, 1983. The influence of water velocity on the downstream movement of alevins and fry of brown trout, *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.* 23 : 221 - 227.
- Parker, G.A., 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *J. Theor. Biol.* 47 : 223 - 243.
- Parker, G.A., 1984. Evolutionarily stable strategies. pp. 30 - 61. In J.R. Krebs et N.B. Davies [eds.] *Behavioural Ecology : An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford, 493 p.
- Parker, G.A. & W.J. Sutherland, 1986. Ideal free distribution when individuals differ in competitive ability: phenotype-limited ideal-free models. *Anim. Behav.* 34 : 1222 - 1242.
- Peake, S., R.S. McKinley & D.A. Scruton, 1997. Swimming performance of various freshwater Newfoundland salmonids relative to habitat and fishway design. *J. Fish Biol.* 51 : 710 - 723.
- Pemberton, R., 1976a. Sea trout in North Argyll sea lochs, population, distribution and movements. *J. Fish Biol.* 9 : 157 - 179.
- Pemberton, R., 1976b. Sea trout in North Argyll sea lochs. 2. Diet. *J. Fish Biol.* 9 : 195 - 208.
- Peterson, R.H. & D. Gale, 1991. Fish species association in riffle habitat of streams of varying size and acidity in New Brunswick and Nova Scotia. *J. Fish Biol.* 38 : 859 - 871.
- Peterson, R.H., A.M. Sutterlin & J.L. Metcalfe, 1979. Temperature preference of several species of *Salmo* and *Salvelinus* and some of their hybrids. *J. Fish. Res. Board Can.* 36 : 1137 - 1140.
- Philippart, J.C., 1985. Revertions-nous des saumons dans la Meuse? *Cahiers Ethol. Appl.* 5 : 189 - 226.
- Philippart, J.C., 1987. Histoire de l'extinction et problématique de la restauration des Salmonidés migrateurs dans la Meuse. p. 125 - 137. In M. Thibault et R. Billard, 1987. *Restauration des Rivières à Saumon*. INRA, Paris, 444 p.
- Philippart, J.C., J.C. Micha, E. Baras, C. Prignon, A. Gillet & S. Joris, 1994. The belgian project "Meuse Salmon 2000". First results, problems and future prospects. *Wat. Sci. Tech.* 29 : 315 - 317.
- Pianka, E.R., 1994. *Evolutionary Ecology*. HarperCollins.
- Quiggin, D.J., 1964. The results of tagging sea trout kelts during 1962 and 1963. *Rep. Salm. Res. Trust Ireland* 9 : 25 - 31.
- Quiggin, D.J., 1975. Stock production, survival rates and life history of sea trout of the Burrishoole River system. *Ann. Rep. Salm. Res. Trust Ireland Inc.* 20 : 45 - 57.
- Quiggin, E.C.E., 1985. Growth and survival of sea trout (*Salmo trutta* L.) in the sea. pp. 91 - 98. In *Proceedings of the 4th British Freshwater Fish Conference*. University of Liverpool, Liverpool.
- Reinert, G. 1958. The evolution of freshwater races of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) *Arctic* 11 : 86 - 92.
- Reinert, G., 1969. The salmon of Ungava Bay. *Arctic Inst. N. Am. Tech. Pap.* 22 : 1 - 72.

- Power, G., 1981. Stock characteristics and catches of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Quebec, and Newfoundland and Labrador in relation to environmental variables. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38 : 1601 - 1611.
- Power, G., M.V. Power, R. Dumas & A. Gordon, 1987. Marine migrations of Atlantic salmon from rivers in Ungava Bay, Quebec. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1 : 364 - 376.
- Poxton, M.G., 1991. Incubation of salmon eggs and rearing of alevins : natural temperature fluctuations and their influence on hatchery requirements. *Aquacult. Eng.* 10 : 31 - 53.
- Pratten, D.J. & W.M. Shearer, 1983a. Sea trout of the North Esk. *Fish. Manage.* 14 : 49 - 65.
- Pratten, D.J. & W.M. Shearer, 1983b. The migrations of North Esk sea trout. *Fish. Manage.* 14 : 99 - 113.
- Prignon, C., J.-C. Micha & J.-C. Philippart, 1997. La réhabilitation du saumon atlantique dans le bassin de la Meuse. *Projet "Meuse Saumon 2000"*. *Probio Revue* 20 : 111 - 120.
- Quinn, T.P. & C.J. Foote, 1994. The effects of body size and sexual dimorphism on the reproductive behaviour of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Anim. Behav.* 48 : 751 - 761.
- Randall, R.G., 1982. Emergence, population densities and growth of salmon and trout fry in two New Brunswick streams. *Can. J. Zool.* 60 : 2239 - 2244.
- Randall, R.G., C.M. Healey & J.B. Dempson, 1987. Variability in length of freshwater residence of salmo, trout and charr. pp. 27 - 41. *In* M.J. Dodswell et R.J. Klauda [eds.] *Common Strategies of Anadromous and Catadromous Fishes*. American Fisheries Society, Bethesda.
- Rao, G.M.M., 1968. Oxygen consumption of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in relation to activity and salinity. *Can. J. Zool.* 46 : 781 - 786.
- Rasmussen, G. 1986. The population dynamics of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to year-class size. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 33 : 489 - 508.
- Reddin, D.G., 1988. Ocean life of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in the northwest Atlantic. pp. 483 - 511. *In* D. Mills et D. Piggins [eds.] *Atlantic Salmon : Planning for the Future*. Croom Helm, London, 587 p.
- Reddin, D.G. & W.M. Shearer, 1987. Sea surface temperature and distribution of Atlantic salmon in the North-West Atlantic Ocean. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1 : 262 - 275.
- Reddin, D.G., W.M. Shearer & R.F. Burfitt, 1984. Intercontinental migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Int. Counc. Explor. Sea, C.M.* 1984/M : 11 p.
- Reeves, G.H. & F.H. Everest, 1988. A food delivery system for laboratory streams. *Can. J. Zool.* 66 : 755 - 758.
- Reeves, G.H., F.H. Everest & J.D. Hall, 1987. Interactions between redeye shiner (*Richardsonius blateatus*) and the steelhead trout (*Salmo gairdneri*) in western Oregon : the influence of water temperature. *can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44 : 1603 - 1613.
- Reeves, G.H., F.H. Everest & C.E. McLemore, 1983. A recirculating stream aquarium for ecological studies. *USDA, Forest Service. PNW Forest and Range Experiment Station, Portland, Oregon. Res. Note PNW 3* : 8 p.
- Ricker, W.E., 1954. Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.* 11 : 559 - 623.
- Ricker, W.E., 1972. Hereditary and environmental factors affecting certain salmonid populations. pp. 19 - 160. *In* R.C. Simon et P.A. Larkin [eds.] *The Stock Concept in Pacific Salmon*. *Inst. Anim. Res. Ecol. Univ. British Columbia, Vancouver, B.C.*

- Rimmer, D.M., U. Paim & R.L. Saunders, 1983. Autumnal habitat shift of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a small river. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 40 : 671 - 680.
- Rimmer, D.M., U. Paim & R.L. Saunders, 1984. Changes in the selection of microhabitat by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the summer-autumn transition in a small river. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 41 : 469 - 475.
- Rimmer, D.M., R.L. Saunders & U. Paim, 1985. Effects of temperature and season on the position holding performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Zool.* 63 : 92 - 96.
- Rincon, P.A. & J. Lobon-Cervia, 1993. Microhabitat use by stream-resident brown trout: Bioenergetic consequences. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122 : 575 - 587.
- Ringler, N.H., 1979. Selective predation by drift-feeding brown trout (*Salmo trutta*). *J. Fish. Res. Board Can.* 36 : 392 - 403.
- Ringler, N.H., 1985. Individual and temporal variation in prey switching by brown trout, *Salmo trutta*. *Copeia* 1985 : 918 - 926.
- Robitaille, J.A., Y. Coté, G. Schooner & G. Hayeur, 1986. Growth and maturation patterns of Atlantic salmon, *Salmo salar*, in the Koksoak River, Ungava Quebec. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 89 : 62 - 69.
- Rommel, S.A. & J.D. McLeave, 1973. Sensitivity of American eels (*Anguilla rostrata*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) to weak electric and magnetic fields. *J. Fish. Res. Board Can.* 30 : 657 - 663.
- Rosenzweig, M.L., 1978. Competitive speciation. *Biol. J. Linn. Soc.* 10 : 275 - 289.
- Rosenzweig, M.L., 1987. Community organization from the point of view of habitat selectors. pp. 469 - 490. *In* J.H.R. Gee et P.S. Giller [eds.] *Organization of Communities. Past and Present*. Blackwell, Oxford.
- Rowe, K.D. & J.E. Thorpe, 1990. Differences in growth between maturing and non-maturing male Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr. *J. Fish Biol.* 26 : 643 - 658.
- Runnstrom, S., 1952. The population of trout (*Salmo trutta* L.) in regulated lakes. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 33 : 179 - 198.
- Runnstrom, S., 1957. Migration, age, growth of the brown trout (*Salmo trutta* L.) in lake Rensjön. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm* 38 : 194 - 246.
- Rymann, N., 1983. Patterns of distribution of biochemical genetic variation in salmonids: differences between species. *Aquaculture* 33 : 247 - 262.
- Sakiwicz, S., 1961. Reproduction of the lake trout (*Salmo trutta lacustris* L.) from Wdyzdz Lake. A biological-managing monograph of the lake trout from Wdyzdz Lake. *Rocz. Nauk. Roln.* 93-D : 501 - 556.
- Sale, P.F., 1979. Habitat partitioning and competition in fish communities. pp. 323 - 331. *In* H. Clepper [ed.] *Predator-Prey Systems in Fisheries Management*. Sport Fishing Institute, Washington D.C., 452 p.
- Sambrook, H., 1983. Homing of the sea trout in the River Fowey catchment, Cornwall. pp. 30 - 40. *In* *Proceedings of the 3rd British freshwater Fish Conference*. University of Liverpool, Liverpool.
- Saunders, R.L., 1965. Adjustments in buoyancy in young Atlantic salmon and brook trout by changes in the swimbladder volume. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 22 : 335 - 352.
- Saunders, R.L., 1967. Seasonal pattern of return of Atlantic salmon in the Northwest Miramichi River, New Brunswick. *J. Fish. Res. Board Can.* 24 : 21 - 32.

- Saunders, R.L., 1981. Atlantic salmon (*Salmo salar*) stocks and management implications in the Canadian Atlantic Provinces and New England, USA. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38 : 1612 - 1625.
- Saunders, R.L., E.B. Henderson & B.D. Glebe, 1982. Precocious sexual maturation and smoltification in male Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 28 : 211 - 229.
- Saunders, R.L. & A. Sreedharan, 1977. The incidence and genetic implications of sexual maturity in male Atlantic salmon parr. *Int. Counc. Explor. Sea, C.M.1977/M* : 21 p.
- Scarnecchia, D.L., 1983. Age at sexual maturity in Icelandic stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40 : 1456 - 1468.
- Schaffer, W.M. & P.F. Elson, 1975. The adaptive significance of variations in life history among local populations of Atlantic salmon in North America. *Ecology* 56 : 577 - 590.
- Schoener, T.W., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185 : 27 - 39.
- Schoener, T.W., 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122: 240 - 285.
- Schöffmann, J., 1992. Erste Lebendbeobachtung von *Salmo* (*Platysalmo*) *platycephalus*. *Österr. Fisch.* 45 : 11 - 18.
- Schöffmann, J., 1993. Autochthone Forellen (*Salmo trutta* L.) in Nordafrika. *Österr. Fisch.* 46 : 164 - 169.
- Scholz, A.T., J.C. Cooper, R.M. Horrall & A.D. Hasler, 1978. Homing of morpholine-imprinted brown trout (*Salmo trutta* L.) *Fish. Bull.* 76 : 293 - 295.
- Semyonova, S.K. & V.I. Slyn'ko, 1988. Polymorphism of proteins in populations of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), brown trout (*S. trutta* L.) and their hybrids. *Genetika USSR* 24 : 548 - 555.
- Shearer, W.M., 1992. The Atlantic Salmon : Natural History, Exploitation and Future Management. Fishing News Books, Oxford, 244 p.
- Shetter, D.S., 1968. Observations on movements of wild trout in two Michigan stream drainages. *Trans. Am. Fish. Soc.* 97 : 472 - 480.
- Shirvell, C.S. & R.G. Dungey, 1983. Microhabitats chosen by brown trout for feeding and spawning in rivers. *Trans. Am. Fish. Soc.* 112 : 355 - 367.
- Siginevich, G.P., 1967. Nature of the relationship between increase in size of Baltic salmon fry and the water temperature. *Gidrobiol. Zhurn.* 3 : 43 - 48.
- Skaala, O. & G. Naevdal, 1989. Genetic differentiation between resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta*, within watercourses. *J. Fish Biol.* 34 : 597 - 605.
- Slaney, P.A. & T.G. Northcote, 1974. Effects of abundance on density and territorial behavior of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in laboratory stream channels. *J. Fish. Res. Board Can.* 31 : 1201 - 1209.
- Smith, G.W., I.P. Smith & S.M. Armstrong, 1994. The relationship between river flow and entry to the Aberdeenshire dee by returning adult Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* 45 : 953 - 960.
- Smith, G.R. & R.F. Stearley, 1989. The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts. *Fisheries* 14 : 4 - 10.
- Solomon, D.C., 1978a. Migration of smolts of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta* L.) in a chalkstream. *Env. Biol. Fish.* 3 : 223 - 229.

- Solomon, D.C., 1978b. Some observations on salmon smolt migration in a chalk stream. *J. Fish Biol.* 12 : 571 - 574.
- Solomon, D.J. & A.R. Child, 1978. Identification of juvenile natural hybrids between Atlantic salmon (*S. salar* L.) and trout (*S. trutta* L.). *J. Fish Biol.* 12 : 499 - 501.
- Solomon, D.C. & E.C.E. Potter, 1988. First results with a new estuarine fish tracking system. *J. Fish Biol.* 33 (Suppl. A) : 127 - 132.
- Solomon, D.J. & G. Templeton, 1976. Movements of brown trout *Salmo trutta* L. in a chalk stream. *J. Fish Biol.* 9 : 411 - 423.
- Spillman, C.J., 1961. Faune de France n° 65. Poissons d'Eau Douce. Lechevalier, Paris, 303 p.
- Stabell, O.B., 1984. Homing and olfaction in salmonids : a critical review with special reference to the Atlantic salmon. *Biol. Rev.* 59 : 333 - 388.
- Stasko, A.B., 1975. Progress of migrating Atlantic salmon (*Salmo salar*) along an estuary, observed by ultrasonic tracking. *J. Fish Biol.* 7 : 119 - 137.
- Stasko, A.B., A.M. Sutterlin, S.A. Rommel & P.F. Elson, 1973. Migration-orientation of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). pp. 119 - 137. In M.W. Smith et W.M. Carter [eds.] International Atlantic Salmon Symposium, St. Andrew's. Int. Atl. Salmon Found. Spec. Publ. Ser. 4 : 504 p.
- Stearley, R.F. & G.R. Smith, 1993. Phylogeny of the Pacific trouts and salmon (*Oncorhynchus*) and genera of the family Salmonidae. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122 : 1 - 33.
- Stewart, 1978. Why no southern hemisphere salmon ? The gyre theory. *Salmon Trout Mag.* 213 : 46 - 50.
- Stradmeyer, L. & J.E. Thorpe, 1987. Feeding behaviour of wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr in mid- to late summer in a Scottish river. *Aquacult. Fish. Manage.* 18 : 33 - 49.
- Stuart, T.A., 1953. Spawning migration, reproduction and young stages of loch trout (*Salmo trutta* L.). *Sci. Invest. Freshwater Salm. Fish. Res. Scotl.* 5 : 39 p.
- Stuart, T.A., 1957. The migrations and homing behaviour of brown trout (*Salmo trutta* L.). *Freshw. Salm. Fish. Res.* 18 : 1 - 27.
- Suarez, J.L., L. Reiriz & R. Anadon, 1988. Feeding relationships between two salmonid species and the benthic community. *Pol. Arch Hydrobiol.* 35 : 341 - 359.
- Symons, P.E.K., 1979. Estimated escapement of Atlantic salmon (*Salmo salar*) for maximum smolt production in rivers of different productivity. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 36 : 132 - 140.
- Symons, P.E.K. & M. Héland, 1978. Stream habitats and behavioral interactions of underyearling and yearling Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res. Board Can.* 35 : 175 - 183.
- Taylor, E.B., 1991a. A review of local adaptation in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture* 98 : 185 - 207.
- Taylor, E.B., 1991b. Behavioural interaction and habitat use in juvenile chinook, *Oncorhynchus tshawytscha*, and coho, *O. kisutch*, salmon. *Anim. Behav.* 42 : 729-744.
- Taylor, E.B. & J.D. McPhail, 1985. Burst swimming and size-related predation of newly emerged coho salmon *Oncorhynchus kisutch*. *Trans. Am. Fish. Soc.* 114 : 546 - 551.
- Tchernavin, V., 1938. Changes in the salmon skull. *Trans. Zool. Soc., Lond.* 24 : 103 - 184.

- Tchernavin, V., 1944. The breeding characters of salmon in relation to their size. Proc. Zool. Soc., Lond. 113B : 206 - 232.
- Thomas, J.D., 1962. The food and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) and its feeding relationships with the salmon parr (*Salmo salar* L.) and the eel (*Anguilla anguilla* (L.)) in the River Teifi, west Wales. J. Anim. Ecol. 31 : 175 - 205.
- Thomson, J.D., 1980. Implications of different sorts of evidence for competition. Am. Nat. 116 : 719 - 726.
- Thorpe, J.E., 1977. Bimodal distribution of length of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under artificial rearing conditions. J. Fish Biol. 11 : 175 - 184.
- Thorpe, J.E., 1986. Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar* : freshwater period influences and conflicts with smolting. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 89 : 7 - 14.
- Thorpe, J.E., 1987. Environmental regulation of growth pattern in juvenile Atlantic salmon. p. 463 - 474. In R.C. Summerfelt et G.E. Hall [eds.] Age and growth in Fishes. Iowa State University Press, Ames, 544 p.
- Thorpe, J.E., 1988. Salmon migration. Sci. Progr. 72 : 345 - 370.
- Thorpe, J.E., M.S. Miles & D.S. Keay, 1984. Developmental rate, fecundity and egg size in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. Aquaculture 43 : 289 - 305.
- Thorpe, J.E. & K.A. Mitchell, 1981. Stocks of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Britain and Ireland : discreteness and current management. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38 : 1576 - 1590.
- Thorpe, J.E., R.I.G. Morgan, E.M. Ottaway & S.M. Miles, 1980. Time of divergence of growth groups between potential 1⁺ and 2⁺ smolts among sibling Atlantic salmon. J. Fish Biol. 17 : 13 - 21.
- Thurow, F., 1966. Beiträge zur Biologie und Bestandskunde des Atlantischen Lachses (*Salmo salar* L.) in der Ostsee. Ber. Dt. Wiss. Komm., Meeresforsch. 18 : 223 - 379.
- Thurow, F., 1973. Research vessel fishing on salmon off Norway. Arch. Fisch. Wiss. 24 : 253 - 260.
- Tilzey, R.D.J., 1977. Repeat homing of brown trout (*Salmo trutta* L.) in Lake Eucumbene, New South Wales, Australia. J. Fish. Res. Board. Can. 34 : 1085 - 1094.
- Titus, R.G. & H. Mosegaard, 1992. Fluctuating recruitment and variable life-history of migratory brown trout, *Salmo trutta* L., in a small, unstable stream. J. Fish Biol. 41 : 239 - 255.
- Underwood, T., 1986. The analysis of competition by field experiment. p. 240 - 268. In J. Kikkawa & D.J. Anderson [eds.] Community Ecology : pattern and process. Blackwell Scientific Publications, Melbourne, Australia.
- Vassen F. & J.C. Micha, 1995. Des truites et des saumons : compétition interspécifique en rivière. Film vidéo. Centre Audio-visuel, Namur, durée : 22 min.
- Verspoor, E., N.H.C. Fraser & A.F. Youngson, 1991. Protein polymorphism of Atlantic salmon within a Scottish river : evidence for selection and estimation of gene flow between tributaries. Aquaculture 98 : 217 - 230.
- Verspoor, E. & L.J. Cole, 1989. Genetically distinct sympatric populations of resident and anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar*. Can. J. Zool. 67 : 1453 - 1461.
- Vignes, J.C. & M. Héland, 1995. Comportement alimentaire au cours du changement d'habitat lié à l'émergence chez le saumon atlantique, *Salmo salar* L., et la truite commune, *Salmo trutta* L., en conditions semi-naturelles. Bull. Fr. Pêche Piscic. 337/338/339 : 207 - 214.

- Vladykov, V.D., 1962. Osteological studies on Pacific salmon of the genus *Oncorhynchus*. Fish. Res. Board Can. Bull. 136 : 172 p.
- von der Decken, A., 1992. Physiological changes in skeleton muscle by maturation-spawning of non-migrating female Atlantic salmon, *Salmo salar*. Comp. Biochem. Physiol. 101B : 299 - 301.
- Walker, M.M., C.E. Diebel, C.V. Haugh, P.M. Pankhurst, J.C. Montgomery & C.R. Green, 1997. Structure and function of the vertebrate magnetic sense. Nature 390 : 371 - 376.
- Walter, G.H., P. Hulley & J.F.K. Craig, 1984. Speciation, adaptation and interspecific competition. Oikos 43 : 246 - 248.
- Wankowski, J.W.J., 1979. Morphological limitations, prey size selectivity, and growth response of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. J. Fish Biol. 14 : 89 - 100.
- Wankowski, J.W.J., 1981. Behavioural aspects of predation by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on particulate, drifting prey. Anim. Behav. 29 : 557 - 571.
- Wankowski, J.W.J. & J.E. Thorpe, 1979a. Spatial distribution and feeding in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., juveniles. J. Fish Biol. 14 : 239 - 247.
- Wankowski, J.W.J. & J.E. Thorpe, 1979b. The role of food particle size in the growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). J. Fish Biol. 14 : 351 - 370.
- Waters, T.F., 1983. Replacement of brook trout by brown trout over 15 years in a Minnesota stream: production and abundance. Trans. Am. Fish. Soc. 112 : 137 - 146.
- Webb, P.W., 1978. Temperature effects on acceleration in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Fish. Res. Board Can. 33 : 15 - 30.
- Webb, P.W., 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. Am. Zool. 22 : 329 - 342.
- Webb, J.H. & A.D. Hawkins, 1989. The movements and spawning behaviour of adult salmon in the Gironck Burn, a tributary of the Aberdeenshire Dee, 1986. Scott. Fish. Res. Rep. 40 : 42 p.
- Welden, C.W. & W.L. Slauson, 1986. The intensity of competition versus its importance : an overlooked distinction and some implications. Quart. Rev. Biol. 61 : 23 - 43.
- Went, A.E.J., 1962. Irish sea trout, a review of investigations to date. Sci. Proc. Roy. Dubl. Soc. Ser. A 1 : 265 - 296.
- White, H.C., 1942. Atlantic salmon redds and artificial spawning beds. J. Fish. Res. Board Can. 6 : 37 - 44.
- Wiens, J.A., 1977. On competition and variable environments. Am. Sci. 65 : 590 - 597.
- Wiens, J.A., 1989. The Ecology of Bird Communities. Cambridge University Press, New York.
- Wiens, J.A. & J.T. Rotenberry, 1981. Habitat associations and community structure of birds in shrubsteppe habitats. Ecol. Monogr. 51 : 21 - 42.
- Williams, G.C., 1966. Adaptation and Natural Selection. Princeton University Press, Princeton, 307 p.
- Williams, D.D., 1981. The first diets of postemergent brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) alevins in a Quebec river. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38 : 756 - 771.
- Vinterbourn, M.J. & C.R. Townsend, 1991. Streams and rivers : one-way flow systems. pp. 230 - 242. In R.S.K. Barnes et K.H. Mann [eds.] Fundamentals of Aquatic Ecology. Blackwell, Oxford.

- Witzel, L.D. & H.R. MacCrimmon, 1983. Redd-site selection by brook trout and rainbow trout in southwestern Ontario streams. *Trans. Am. Fish. Soc.* 112 : 760 - 771.
- Wright, P.J., N.B. Metcalfe & J.E. Thorpe, 1990. Otolith and somatic growth rates in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. : evidence against coupling. *J. Fish Biol.* 36 : 241 - 249.
- Youngson, A.F., W.C. Jordan & D.W. Hay, 1994. Homing of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) to a tributary spawning stream in a major river catchment. *Aquaculture* 121 : 259 - 267.
- Youngson, A.F., Knox, D., Thompson, C.E. & D. Knox, 1993. Spawning of escaped farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*): hybridization of females with brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50 : 1986 - 1990.

Annexes

Annexe 1 Résultats des analyses de la variance de la répartition des différents groupes de poissons en fonction des variables de leur habitat dans le cours d'eau.

Annexe 1.1 Comparaison de la répartition des différents groupes de poissons en fonction de la profondeur de l'eau

Résultats de l'Anova 1

(après transformations des données en $y = \ln(x + 36)$) :

Effet	dl Effet	MS Effet	dl Erreur	MS Erreur	F	p
1	4	3.005009	237	.0526326	57.09407	.0000001

Test d'homogénéité des variances:

variable	Bartlett Chi-sqr	dl	p
profondeur	5.723568	4	0.221

Valeurs moyennes:

Moyennes et écarts-types (valeurs d'origine)	
<i>Salmo trutta</i> 0 ⁺	20.183 ± 15.179
<i>Salmo trutta</i> 1 ⁺	61.673 ± 24.465
<i>Salmo trutta</i> ≥2 ⁺	80.360 ± 26.048
<i>Salmo salar</i> 0 ⁺	39.838 ± 17.002
<i>Salmo salar</i> 1 ⁺	50.977 ± 18.359

Moyennes (valeurs transformées)	
<i>Salmo trutta</i> 0 ⁺	4.001
<i>Salmo trutta</i> 1 ⁺	4.546
<i>Salmo trutta</i> ≥2 ⁺	4.733
<i>Salmo salar</i> 0 ⁺	4.304
<i>Salmo salar</i> 1 ⁺	4.444

Contrastes :

N°	TC 0 ⁺	SA 0 ⁺	SA 1 ⁺	TC 1 ⁺	TC ≥2 ⁺	F	p - niveau
1	-4	1	1	1	1	180.531	0.00001
2		-3	1	1	1	34.346	0.00001
3			-2	1	1	27.500	0.00001
4				-1	1	10.981	0.00106

Annexe 1.2. Comparaison de la répartition des différents groupes de poissons en fonction de la vitesse de courant moyenne (cm/s.)

(remarque : la variance plus faible de la vitesse de courant moyenne chez les truites 0+ m'oblige à exclure ce groupe de poissons de l'Analyse de la variance)

Résultats de l'Anova 1 (truites 0+ exclus)

(après transformations des données en $y = \ln(x)$) :

Effet	dl Effet	MS Effet	dl Erreur	MS Erreur	F	P
1	3	10.28597	189	.4166091	24.68974	.0000001

Test d'homogénéité des variances:

variable	Bartlett Chi-sqr	df	p
vit. moyenne	5.075568	3	0.166

Valeurs moyennes:

Moyennes et écarts-types (valeurs d'origine)	
Salmo trutta 0+	5.853 ± 2.606
Salmo trutta 1+	20.136 ± 10.090
Salmo trutta ≥2+	35.696 ± 28.485
Salmo salar 0+	51.257 ± 22.932
Salmo salar 1+	51.207 ± 26.077

Moyennes (valeurs transformées)	
Salmo trutta 0+	1.679
Salmo trutta 1+	2.851
Salmo trutta ≥2+	3.295
Salmo salar 0+	3.812
Salmo salar 1+	3.767

Contrastes :

N°	TC 1+	TC ≥2+	SA 0+	SA 1+	F	p - niveau
1	-3	1	1	1	48.308	0.00001
2		-2	1	1	11.502	0.00084
3			-1	1	0.111	0.73963

Annexe 1.3. Comparaison de la répartition des différents groupes de poissons en fonction de la vitesse de courant en surface (cm/s.)

(remarque : la variance plus faible de la vitesse de courant moyenne chez les truites 0⁺ m'oblige à exclure ce groupe de poissons de l'Analyse de la variance)

Résultats de l'Anova 1 (truites 0⁺ exclus)

(après transformations des données en $y = \ln(x)$) :

Effet	d Effet	MS Effet	d Erreur	MS Erreur	F	p
1	3	13.01923	189	.3707204	35.11874	.0000001

Test d'homogénéité des variances:

variable	Bartlett Chi-sqr	dl	p
vitesse en surface	2.913878	3	.4051088

Valeurs moyennes:

Moyennes et écarts-types (valeurs d'origine)	
Salmo trutta 0 ⁺	8.358 ± 3.699
Salmo trutta 1 ⁺	21.212 ± 14.925
Salmo trutta ≥2 ⁺	38.290 ± 25.555
Salmo salar 0 ⁺	57.731 ± 26.655
Salmo salar 1 ⁺	59.696 ± 29.730

Moyennes (valeurs transformées)	
Salmo trutta 0 ⁺	2.038
Salmo trutta 1 ⁺	2.875
Salmo trutta ≥2 ⁺	3.473
Salmo salar 0 ⁺	3.944
Salmo salar 1 ⁺	3.924

Contrastes :

N°	TC 1 ⁺	TC ≥2 ⁺	SA 0 ⁺	SA 1 ⁺	F	p - niveau
1	-3	1	1	1	74.409	0.00001
2		-2	1	1	11.282	0.00094
3			-1	1	0.025	0.87361

Annexe 1.4. Comparaison de la répartition des différents groupes de poissons en fonction de la vitesse maximale (cm/s.)

Résultats de l'Anova 1

(après transformations des données en $y = \ln(x)$) :

Effect	df	MS	df	MS	F	p-level
Effect	Effect	Effect	Error	Error		
1	4	14.46945	237	.3228831	44.81328	.0000001

Test d'homogénéité des variances:

variable	Bartlett	df	p
	Chi-sqr		
VITESMAX	1.771681	4	0.778

Valeurs moyennes:

Moyennes et écarts-types (valeurs d'origine)	
Salmo trutta 0 ⁺	21.963 ± 14.770
Salmo trutta 1 ⁺	30.198 ± 20.865
Salmo trutta ≥2 ⁺	46.624 ± 30.211
Salmo salar 0 ⁺	69.496 ± 29.862
Salmo salar 1 ⁺	68.244 ± 33.625

Moyennes (valeurs transformées)	
Salmo trutta 0 ⁺	2.923
Salmo trutta 1 ⁺	3.237
Salmo trutta ≥2 ⁺	3.665
Salmo salar 0 ⁺	4.138
Salmo salar 1 ⁺	4.080

Contrastes :

N°	TC 0 ⁺	TC 1 ⁺	TC ≥2 ⁺	SA 0 ⁺	SA 1 ⁺	F	p - niveau
1	-4	1	1	1	1	84.491	0.00001
2		-3	1	1	1	54.694	0.000001
3			-2	1	1	11.992	0.00063
4				-1	1	0.241	0.62333

Annexe 1.5. Comparaison de la répartition des différents groupes de poissons en fonction de la distance à la berge (cm)

Résultats de l'Anova 1

(après transformations des données en $y = \ln(x+1)$) :

Effect	df	MS	df	MS	F	p-level
Effect	Effect	Effect	Error	Error		
1	4	25.65448	237	.4379767	58.57499	.0000001

Test d'homogénéité des variances:

variable	Bartlett	df	p
	Chi-sqr		
BERGE	5.153095	4	0.272

Valeurs moyennes:

Moyennes et écarts-types (valeurs d'origine)	
Salmo trutta 0 ⁺	40.898 ± 21.608
Salmo trutta 1 ⁺	151.693 ± 91.470
Salmo trutta ≥2 ⁺	227.400 ± 107.529
Salmo salar 0 ⁺	173.903 ± 85.606
Salmo salar 1 ⁺	240.045 ± 105.279

Moyennes (valeurs transformées)	
Salmo trutta 0 ⁺	3.591
Salmo trutta 1 ⁺	4.817
Salmo trutta ≥2 ⁺	5.303
Salmo salar 0 ⁺	5.010
Salmo salar 1 ⁺	5.316

Contrastes :

N°	TC 0 ⁺	TC 1 ⁺	SA 0 ⁺	TC ≥2 ⁺	SA 1 ⁺	F	p - niveau
1	-4	1	1	1	1	196.271	0.00001
2		-3	1	1	1	11.839	0.00068
3			-2	1	1	4.520	0.03451
4				-1	1	0.007	0.93339

Annexe 1.6. Comparaison de la répartition des différents groupes de poissons en fonction de la distance par rapport à la végétation aquatique (cm)

Résultats de l'Anova 1

Effect	df Effect	MS Effect	df Error	MS Error	F	p-level
1	4	46378.23	237	14281.95	3.247332	.0128448

Test d'homogénéité des variances:

variable	Bartlett Chi-sqr	df	p
VEGAQUAT	.9494619	4	.9173576

Valeurs moyennes:

Moyennes et écarts-types:	
<i>Salmo trutta</i> 0 ⁺	127.163 ± 116.060
<i>Salmo trutta</i> 1 ⁺	154.632 ± 124.285
<i>Salmo trutta</i> ≥2 ⁺	221.440 ± 105.782
<i>Salmo salar</i> 0 ⁺	123.967 ± 121.300
<i>Salmo salar</i> 1 ⁺	136.965 ± 121.619

Contrastes :

N°	TC ≥2 ⁺	TC 1 ⁺	SA 1 ⁺	TC 0 ⁺	SA 0 ⁺	F	p - niveau
1	-4	1	1	1	1	11.373	0.00087
2		-3	1	1	1	1.624	0.20375
3			-2	1	1	0.370	0.54305
4				-1	1	0.136	0.90734

Annexe 1.7. Comparaison de la répartition des différents groupes de poissons en fonction de la distance par rapport aux racines

Résultats de l'Anova 1

(après transformations des données en $y = \ln(x+1)$) :

Effect	df	MS	df	MS	F	p-level
Effect	Effect	Effect	Error	Error		
1	4	.352E+08	237	830964.5	42.30398	.0000001

Test d'homogénéité des variances:

variable	Bartlett	df	p
	Chi-sqr		
RAC	6.279865	4	.1792285

Valeurs moyennes:

Moyennes et écarts-types (valeurs d'origine)	
<i>Salmo trutta</i> 0 ⁺	42.591 ± 58.127
<i>Salmo trutta</i> 1 ⁺	86.591 ± 85.554
<i>Salmo trutta</i> ≥2 ⁺	210.360 ± 106.444
<i>Salmo salar</i> 0 ⁺	215.806 ± 116.034
<i>Salmo salar</i> 1 ⁺	234.522 ± 105.815

Moyennes (valeurs transformées)	
<i>Salmo trutta</i> 0 ⁺	3.299
<i>Salmo trutta</i> 1 ⁺	4.127
<i>Salmo trutta</i> ≥2 ⁺	5.142
<i>Salmo salar</i> 0 ⁺	5.018
<i>Salmo salar</i> 1 ⁺	5.222

Contrastes :

N°	TC 0 ⁺	TC 1 ⁺	SA 0 ⁺	TC ≥2 ⁺	SA 1 ⁺	F	p - niveau
1	-4	1	1	1	1	111.420	0.00001
2		-3	1	1	1	40.555	0.00001
3			-2	1	1	0.718	0.39738
4				-1	1	0.150	0.69866

Annexe 1.8. : Comparaison de la répartition des différents groupes de poissons en fonction de la turbulence de la surface de l'eau

Résultats de l'Anova 1

(après transformations des données en $y = 1 - (1 / (x + A))$,
où A représente un chiffre aléatoire entre 0 et 1) :

Effect	df	MS	df	MS	F	p-level
Effect	Error	Error	Error	Error		
1	4	1.306190	237	.0424227	30.78987	.0000001

Test d'homogénéité des variances:

variable	Bartlett	df	p
	Chi-sqr		
TURBULEN	2.148088	4	.7085444

Valeurs moyennes:

Moyennes et écarts-types (valeurs d'origine)	
Salmo trutta 0 ⁺	1.183 ± 0.726
Salmo trutta 1 ⁺	1.795 ± 1.428
Salmo trutta ≥2 ⁺	3.480 ± 3.043
Salmo salar 0 ⁺	3.903 ± 2.226
Salmo salar 1 ⁺	4.125 ± 2.420

Moyennes (valeurs transformées)	
Salmo trutta 0 ⁺	0.329
Salmo trutta 1 ⁺	0.461
Salmo trutta ≥2 ⁺	0.608
Salmo salar 0 ⁺	0.681
Salmo salar 1 ⁺	0.695

Contrastes :

N°	TC 0 ⁺	TC 1 ⁺	TC ≥2 ⁺	SA 0 ⁺	SA 1 ⁺	F	p - niveau
1	-4	1	1	1	1	70.026	0.00001
2		-3	1	1	1	31.949	0.00001
3			-2	1	1	2.955	0.08692
4				-1	1	0.108	0.74198

Annexe 1.9. Comparaison de la répartition des différents groupes de poissons en fonction de la rugosité du substrat

(remarque : la variance plus élevée de la rugosité du substrat chez les truites 1+ m'oblige à exclure ce groupe de l'Analyse de la variance)

Résultats de l'Anova 1 (truites 1+ exclus)

(après transformations des données en $y = \ln(x + 10)$) :

Effect	df	MS	df	MS	F	p-level
Effect	Effect	Effect	Error	Error		
1	3	.2337420	189	.0035835	65.22758	.0000001

Test d'homogénéité des variances:

variable	Bartlett Chi-sqr	df	p
SUBSRUG	5.734705	3	.1252785

Valeurs moyennes:

Moyennes et écarts-types (valeurs d'origine)	
<i>Salmo trutta</i> 0+	2.169 ± 0.928
<i>Salmo trutta</i> 1+	3.616 ± 1.068
<i>Salmo trutta</i> ≥2+	4.258 ± 0.753
<i>Salmo salar</i> 0+	3.362 ± 0.739
<i>Salmo salar</i> 1+	3.944 ± 0.749

Moyennes (valeurs transformées)	
<i>Salmo trutta</i> 0+	2.496
<i>Salmo trutta</i> 1+	2.607
<i>Salmo trutta</i> ≥2+	2.655
<i>Salmo salar</i> 0+	2.591
<i>Salmo salar</i> 1+	2.633

Contrastes :

N°	TC 0+	SA 0+	SA 1+	TC ≥2+	F	p - niveau
1	-3	1	1	1	160.049	0.00001
2		-2	1	1	17.827	0.00003
3			-1	1	2.701	0.10195

Annexe 1.10. Comparaison de la répartition des différents groupes de poissons en fonction de la variabilité du substrat

(Remarque : le test d'homogénéité des variances m'oblige à exclure les truites 0+ et les truites 1+ de l'analyse de la variance)

1° Résultats de l'Anova 1 (truites 0+ et truites 1+ exclus) (après transformations des données en $y = \ln(x + 1)$) :

Effect	df	MS	df	MS	F	p-level
1	Effect	Effect	Error	Error		
	2	.3145524	141	.0462473	6.801531	.0015138

Test d'homogénéité des variances:

variable	Bartlett Chi-sqr	df	p
SUBSVAR	2.275385	2	.3205708

Valeurs moyennes:

Moyennes et écarts-types (valeurs d'origine)	
Salmo trutta 0+	0.273 ± .644
Salmo trutta 1+	1.089 ± .643
Salmo trutta 2+	0.835 ± .385
Salmo salar 0+	0.583 ± .278
Salmo salar 1+	0.887 ± .480

Moyennes (valeurs transformées)	
Salmo trutta 0+	0.167
Salmo trutta 1+	0.682
Salmo trutta 2+	0.588
Salmo salar 0+	0.443
Salmo salar 1+	0.607

Contrastes :

N°	SA 0+	TC ≥ 2+	SA 1+	F	p - niveau
1	-2	1	1	11.475	0.00091
2		-1	1	0.148	0.70084

Annexe 1.11. : Comparaison de la répartition des différents groupes de poissons en fonction de la distance par rapport aux caches

Résultats de l'Anova 1 :

Effect	df	MS	df	MS	F	p-level
Effect	Effect	Effect	Error	Error		
	4	15497.78	237	14636.06	1.058877	.3775933

Test d'homogénéité des variances:

variable	Bartlett Chi-sqr	df	p
ACHES	6.577883	4	.1599777

Annexe 2. Résultats de l'analyse discriminante par étapes réalisés sur cinq groupes de poissons (saumons 0⁺ et 1⁺, truites 0⁺, 1⁺ et $\geq 2^+$) en fonction de différentes variables de leur habitat.

Résumé de l'analyse discriminante par étapes									
Variable		F to				No. of			
Enter/Remove	Etape	entr/rem	df 1	df 2	p-level	vars. in	Lambda	F-value	df 1
BERGE -(E)	1	58.57499	4	237	.0000000	1.000000	.5028644	58.57500	4
PROF -(E)	2	27.54295	4	236	.0000000	2.000000	.3428240	41.76656	8
VITESMAX-(E)	3	26.70317	4	235	.0000000	3.000000	.2356953	37.67240	12
RACINES -(E)	4	5.30328	4	234	.0004178	4.000000	.2161045	29.11871	16

Analyse discriminante						
Etape 4, Nombre de variables dans le modèle: 4; 5 groupes de poissons						
Wilks' Lambda: .21610 F approx. (16,715)=29.119 p< .0000						
N=242	Wilks' Lambda	Partial Lambda	F-remove (4,234)	p-level	Toler.	1-Toler. (R-Sqr.)
BERGE	.2296201	.9411392	3.65871	.0065223	.7523736	.2476264
PROF	.3268634	.6611461	29.98271	.0000000	.7866223	.2133777
VITESMAX	.2902452	.7445582	20.07008	.0000000	.8419210	.1580790
RACINES	.2356953	.9168807	5.30328	.0004178	.8402627	.1597373

Test de Chi-carré avec élimination successive des fonctions discriminantes						
Fonction éliminée	Eigen-value	Canonicl R	Wilks' Lambda	Chi-Sqr.	df	p-level
0	2.175418	.8276961	.2161045	362.3164	16	.0000001
1	.425754	.5464581	.6862222	89.0550	9	.0000001
2	.018872	.1360957	.9783838	5.1683	4	.2704858
3	.003163	.0561492	.9968474	.7468	1	.3875094

Annexe 3 : Exemple d'une fiche d'observation de la microrépartition des poissons en rivière artificielle.

Expérience n° 11	
Date 23.8.93	Heure 9.00
Dernier nourrissage à 9 h 00	

heure-min.	individu	position			direction	activité	remarques
9.00	2	211	33	1	→	"	
	A	256	33	2	→	"	
	C	403	25	4	→	"	
	1	463	54	1	→	"	
	B	182	48	1	→	"	
9.05	2	153	23	1	←	"	
	B	211	32	1	→	"	
	A	290	30	8	→	"	
	B	403	25	4	→	"	
	1	282	54	1	→	"	
9.10	B	153	23	1	←	"	
	2	211	32	1	→	"	
	A	285	25	5	→	"	
	1	376	54	1	→	"	
9.15						idem B, 2,	
	A	255	33	1	→	"	
	1	374	54	1	→	"	
	C	458	8	1	→	"	
	B	153	23	1	←	"	
9.20	B	211	32	1	→	"	
	A	255	33	2	→	"	
	3	368	1	1	→	"	
	1	374	54	1	→	"	
9.25	B	153	23	1	←	"	
	2	211	32	1	→	"	
	A	256	33	1	→	"	
	3	368	1	1	→	"	
	A	463	54	1	→	"	

Annexe 6 : Matrices du nombre d'interactions sociales notées au cours des expériences n° 10 à 15.

Expérience n° 10

vainqueur	individu dominé						total
	3	6	1	4	2	5	
saumon 5	17	1	14	38	15		85
saumon 2	1	15	5	0		0	21
saumon 4	4	0	7		0	0	11
saumon 1	1	0		0	0	0	1
saumon 6	1		0	0	1	0	2
saumon 3		0	0	0	0	0	0
total	24	16	26	38	16	0	120

Expérience n° 11

	individu dominé						total
	3	1	2	b	c	a	
truite a	19	10	40	49	21		139
truite c	8	3	3	5		0	19
truite b	11	3	12		3	0	29
saumon 2	3	4		4	0	0	11
saumon 1	1		0	0	0	0	1
saumon 3		0	0	0	0	0	0
total	42	20	55	58	24	0	199

Expérience n° 12

	individu dominé								total
	c	b	a	1	d	3	2	4	
truite 4	5	7	0	8	10	3	12		45
truite 2	3	14	2	9	12	3		0	43
truite 3	16	4	5	3	0		2	0	30
saumon d	0	6	0	3		0	1	0	10
truite 1	0	2	1		0	0	0	0	3
saumon a	0	1		0	0	0	0	0	1
saumon b	0		0	1	0	0	0	0	1
saumon c		0	0	0	0	0	0	0	0
total	24	34	8	24	22	6	15	0	133

Expérience n° 13

		individu dominé								total
		1	2	3	4	5	6	8	7	
saumon	7	1	15	3	1	1	1	1		23
saumon	8	17	0	21	9	8	26		0	81
saumon	6	9	0	3	1	8		0	0	21
saumon	5	5	0	2	0		0	0	0	7
saumon	4	10	9	4		0	0	0	0	23
saumon	3	1	1		0	0	0	0	0	2
saumon	2	1		0	0	0	0	0	0	1
saumon	1		1	0	0	0	0	0	0	1
total		44	26	33	11	17	27	1	0	159

Expérience n° 14

		individu dominé								total
		b	d	a	c	2	1	3	4	
truite	4	3	9	2	7	9	6	2		38
truite	3	2	2	16	0	4	5		0	29
truite	1	2	7	0	5	3		0	0	17
truite	2	10	14	4	7		0	0	0	35
saumon	c	1	4	0		0	0	0	0	5
saumon	a	3	1		0	0	0	0	0	4
saumon	d	0		1	3	0	0	0	0	4
saumon	b		0	0	0	0	0	0	0	0
total		21	37	23	22	16	11	2	0	132

Expérience n° 15

		individu dominé							total
		2	4	3	1	7	5	6	
saumon	6	3	9	29	13	33	1		88
saumon	5	0	0	0	3	2		0	5
saumon	7	3	1	10	9		0	0	23
saumon	1	2	0	0		0	0	0	2
saumon	3	0	0		0	0	0	0	0
saumon	4	1		0	0	0	0	0	1
saumon	2		0	0	1	0	0	0	1
total		9	10	39	26	35	1	0	120

Annexe 7. Résultats des analyses de la variance du poids initial, de la croissance, de la vitesse de courant, de la profondeur et du nombre d'interactions sociales en fonction du type de poisson et de sa position dans la hiérarchie sociale.

Annexe 7.1. Analyse de la variance du poids initial (g)

	rang social		
	1	2	3
saumon_a (exp. 10)	3.20	3.34	3.03
saumon_a (exp. 13)	5.20	5.33	4.48
saumon_a (exp. 15)	3.72	3.61	4.20
saumon_S (exp. 11)	4.58	4.21	3.24
saumon_S (exp. 12)	4.19	4.09	4.05
saumon_S (exp. 14)	3.83	3.65	4.20
truites (exp. 11)	3.50	4.05	4.15
truites (exp. 12)	4.46	3.40	3.86
truites (exp. 14)	3.85	3.59	3.26

Test d'homogénéité des variances :

variable	Hartley F-maxdl	p
Poids initial	21.76801	8 .6276106

Résultats de l'Anova croisée à deux critères fixes :

STATISTICA résumé de tous les effets; design: 1-type de poisson, 2-rang social						
Effet	dl Effet	MS Effet	dl Erreur	MS Erreur	F	p niveau
1	2	.1412585	18	.4308950	.3278258	.7247008
2	2	.1213707	18	.4308950	.2816712	.7577867
12	4	.0324028	18	.4308950	.0751989	.9888642

Annexe 7.2. Analyse de la variance de la croissance (g / jour)

	rang social		
	1	2	3
saumon_a (exp. 10)	0,253	0,163	0,116
saumon_a (exp. 13)	0,161	0,221	0,175
saumon_a (exp. 15)	0,233	0,169	0,209
saumon_S (exp. 11)	0,152	0,108	0,096
saumon_S (exp. 12)	0,184	0,117	0,088
saumon_S (exp. 14)	0,131	0,107	0,103
truites (exp. 11)	0,181	0,066	0,031
truites (exp. 12)	0,184	0,151	0,095
truites (exp. 14)	0,170	0,130	0,120

Test d'homogénéité des variances :

variable	Hartley F-max	df	p
croissance	28819.69	8	.0979607

Résultats de l'Anova croisée à deux critères fixes :

STATISTICA résumé de tous les effets; design: 1-type de poisson, 2-rang social						
Effet	df Effet	MS Effet	df Erreur	MS Erreur	F	p - niveau
1	2	.0130935	18	.0011647	11.24223	.0006790
2	2	.0108640	18	.0011647	9.32795	.0016602
12	4	.0004844	18	.0011647	.41593	.7949490

Contrastes :

N°	SA1	SA2	SA3	SS1	SS2	SS3	T1	T2	T3	F	p - niveau
1	2	-1	-1							2.7247	0.1161
2	0	-1	1							0.3929	0.5386
3				2	-1	-1				4.6523	0.0448
4				0	-1	1				0.2937	0.59453
5							2	-1	-1	10.808	0.00409
6							0	-1	1	1.4482	0.2444
7	-2	-2	-2	1	1	1	1	1	1	22.410	0.000166
8	0	0	0	1	1	1	-1	-1	-1	0.0740	0.78863

Annexe 7.3. Analyse de la variance de la vitesse du courant (cm/s.)

type de poisson	rang social		
	1	2	3
saumon_a (exp. 10)	11,0	24,0	23,2
saumon_a (exp. 13)	8,0	20,4	25,6
saumon_a (exp. 15)	17,4	29,8	18,0
saumon_S (exp. 11)	34,6	24,6	24,8
saumon_S (exp. 12)	22,5	32,5	24,4
saumon_S (exp. 14)	21,7	32,5	28,4
truites (exp. 11)	15,6	18,4	21,2
truites (exp. 12)	10,6	10,1	27,4
truites (exp. 14)	9,8	29,8	24,6

Test d'homogénéité des variances :

variable	Hartley F-max	dl	p
vitesse du courant	.6968659	8	.6668157

Résultats de l'Anova croisée à deux critères fixes :

STATISTICA résumé de tous les effets; design: 1-type de poisson, 2-rang social						
Effet	dl Effet	MS Effet	dl Erreur	MS Erreur	F	p - niveau
1	2	203.0782	18	28.43148	7.142721	.0052047
2	2	175.1115	18	28.43148	6.159070	.0091649
12	4	45.0270	18	28.43148	1.583704	.2215745

Contrastes :

N°	SA1	SA2	SA3	SS1	SS2	SS3	T1	T2	T3	F	p - niveau
1	2	-1	-1							9,089	0.0074
2	0	-1	1							0.321	0.578
3				2	-1	-1				0.180	0.676
4				0	-1	1				0.844	0.370
5							2	-1	-1	6.918	0.017
6							0	-1	1	1.301	0.2689
7	1	1	1	-2	-2	-2	1	1	1	14.094	0.00145
8	1	1	1	0	0	0	-1	-1	-1	0.192	0.66686

Annexe 7.4. Analyse de la variance de la profondeur (cm)

type de poisson	rang social		
	1	2	3
saumon_a (exp. 10)	23.6	17.6	16.1
saumon_a (exp. 13)	23.9	24.8	16.2
saumon_a (exp. 15)	23.9	18.8	15.9
saumon_S (exp. 11)	16.3	15.0	17.5
saumon_S (exp. 12)	17.6	17.4	16.3
saumon_S (exp. 14)	14.9	16.0	16.7
truites (exp. 11)	23.6	18.6	17.7
truites (exp. 12)	24.2	23.9	16.2
truites (exp. 14)	25.5	18.8	15.9

Test d'homogénéité des variances :

Hartley			
variable	F-max	dl	P
profondeur	116.3571	8	.0044843

correlation entre les moyennes et les écarts-types : $r = 0.13587$

Résultats de l'Anova croisée à deux critères fixes :

STATISTICA résumé de tous les effets; design: 1-type de poisson, 2-rang social						
Effet	dl Effet	MS Effet	dl Erreur	MS Erreur	F	p - niveau
1	2	45.47148	18	3.275556	13.88207	.0002253
2	2	56.25037	18	3.275556	17.17277	.0000672
12	4	17.63148	18	3.275556	5.38275	.0049660

Contrastes :

N°	SA1	SA2	SA3	SS1	SS2	SS3	T1	T2	T3	F	p - niveau
1	2	-1	-1							18,920	0.0004
2	0	-1	1							8.5990	0.0089
3				2	-1	-1				0.0287	0.867
4				0	-1	1				0.224	0.641
5							2	-1	-1	21.375	0.0002
6							0	-1	1	6.729	0.0183
7	1	1	1	-2	-2	-2	1	1	1	27.544	0.000054
8	1	1	1	0	0	0	-1	-1	-1	0.2198	0.6448

Annexe 7.5. : Analyse de la variance du nombre d'interactions agressives remportées par l'individu

type de poisson	rang social		
	1	2	3
saumon_a (exp. 10)	85	21	11
saumon_a (exp. 13)	23	81	21
saumon_a (exp. 15)	88	5	23
saumon_S (exp. 11)	11	1	0
saumon_S (exp. 12)	10	1	1
saumon_S (exp. 14)	5	4	4
truites (exp. 11)	139	19	29
truites (exp. 12)	45	43	30
truites (exp. 14)	38	29	17

Test d'homogénéité des variances

(après transformation des données en $y = \ln(x + 1)$):

STATISTICA Tests of Homogeneity of Variances			
Hartley			
variable	F-max	dl	p
ln (nombre d'interactions + 1)	21.10950	8	.6040363

correlation entre les moyennes et les écarts-types : $r = 0.02685$

Résultats de l'Anova croisée à deux critères fixes

(après transformation des données : $y = \ln(x + 1)$) :

STATISTICA résumé de tous les effets; design: 1-type de poisson, 2-rang social						
Effet	dl	MS	dl	MS	F	p - niveau
Effet	Effet	Effet	Erreur	Erreur		
1	2	13.90030	18	.4683536	29.67908	.0000020
2	2	3.49754	18	.4683536	7.46773	.0043499
12	4	.06837	18	.4683536	.14597	.9624368

Contrastes :

N°	SA1	SA2	SA3	SS1	SS2	SS3	T1	T2	T3	F	p - niveau
1	2	-1	-1							4.556767	0.04679
2		1	-1							0.10223	0.75284
3				2	-1	-1				7.69253	0.012526
4					1	-1				0.170899	0.684196
5							2	-1	-1	2.92292	0.104512
6								1	-1	0.07399	0.78870
7	1	1	1	-2	-2	-2	1	1	1	58.79650	0.0000004
8	1	1	1	0	0	0	-1	-1	-1	0.561657	0.4632761