

M. THIBAUT, R. CUINAT et R. LESEL

Institut National de la Recherche Agronomique
Station d'Hydrobiologie Continentale
B.P. 79 — Biarritz — France

Etude écologique d'un ruisseau à truites des Pyrénées, le Lissuraga

Un ruisseau à truites du sud-ouest de la France est étudié depuis 1965 du point de vue de son peuplement piscicole (Cuinat) et de son peuplement en invertébrés (Thibault) et seulement depuis 1968 pour la connaissance de la production primaire (Lesel).

Le ruisseau est décrit (bassin versant, pente, largeur, constitution du fond, caractères thermiques et hydrologiques et caractères physico-chimiques) et placé dans le contexte climatique local.

La production primaire est étudiée uniquement pour l'instant sous l'angle microbiologique et plus particulièrement dans les frayères des truites.

L'étude des invertébrés benthiques est presque achevée pour les Ephéméroptères. Les cycles de développement, le développement embryonnaire, la dérive vers l'aval, les fluctuations de populations de larves et de stades ailés des différentes espèces de cet ordre d'insectes sont précisés ainsi que leur rôle dans l'alimentation des truites.

L'étude des populations de poissons se poursuit dans la partie amont du ruisseau, principalement sur la truite commune *Salmo trutta* L. La population d'alevins est évaluée en liaison avec leurs déplacements vers l'aval, leur croissance et leur comportement territorial. Les populations de truites de plus de six mois sont répertoriées à l'aide de trois inventaires annuels et marquées individuellement. La croissance et la reproduction sont étudiées.

1. INTRODUCTION

Cette étude écologique a été conduite dans les laboratoires de l'Institut National de la Recherche Agronomique, à la Station d'Hydrobiologie Continentale de

Biarritz, orientée vers la biologie et l'aménagement des eaux courantes. Les recherches actuelles ont pour but de connaître le mieux possible l'écosystème "ruisseau à truites".

Le Lissuraga, ruisseau des Pyrénées Atlantiques, a été choisi à cet effet. Son étude écologique se trouve encore actuellement au stade analytique, les recherches étant menées séparément aux trois niveaux trophiques principaux.

2. LES CARACTÈRES MORPHODYNAMIQUES, THERMIQUES ET PHYSICO-CHIMIQUES DE MILIEU ÉTUDIÉ

Le Lissuraga (également appelé Lizuniaga ou Lizunia) est un affluent du Lourgerietta, lui-même affluent de la Nivelle, fleuve côtier du sud-ouest de la France. Il prend sa source au Mont Ibantelli, à 400 m d'altitude environ.

Le bassin versant du Lissuraga a une superficie approximative de 8 km². Il est constitué par une partie du massif de la Rhune (grès) sur la rive gauche et du mont Ibantelli et de ses contreforts (grès et schistes) sur la rive droite. Les terrains étant assez imperméables, les eaux de sources sont peu importantes par rapport aux eaux de ruissellement. Le ruisseau coule le plus souvent sur la roche mère ou sur une mince couche d'alluvions très récentes (profil transversal en V); seule la partie aval du lit est creusée dans une petite plaine alluviale (profil en V faiblement tronqué) (Fig. 1). La végétation est essentiellement constituée de fougères et de forêts de feuillus; les premières dominent dans la partie la plus élevée (au-dessus de 200 à 300 m), et les secondes dominent dans la partie basse. Quelques prairies et cultures existent dans la partie aval. Les versants sont généralement à forte pente (de 10 à 45‰).

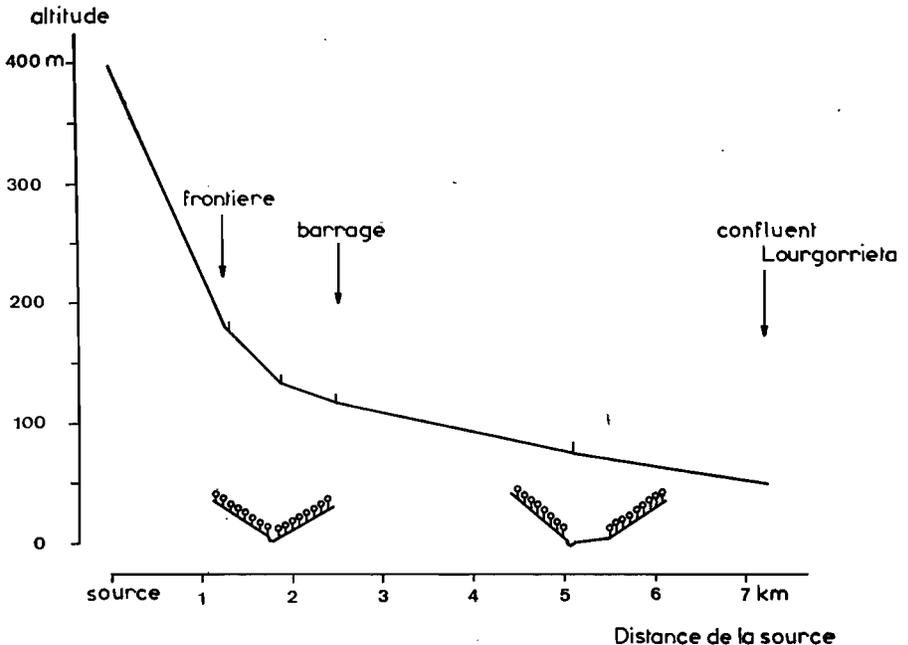


Fig. 1. Profil longitudinal et profil transversal du Lissuraga

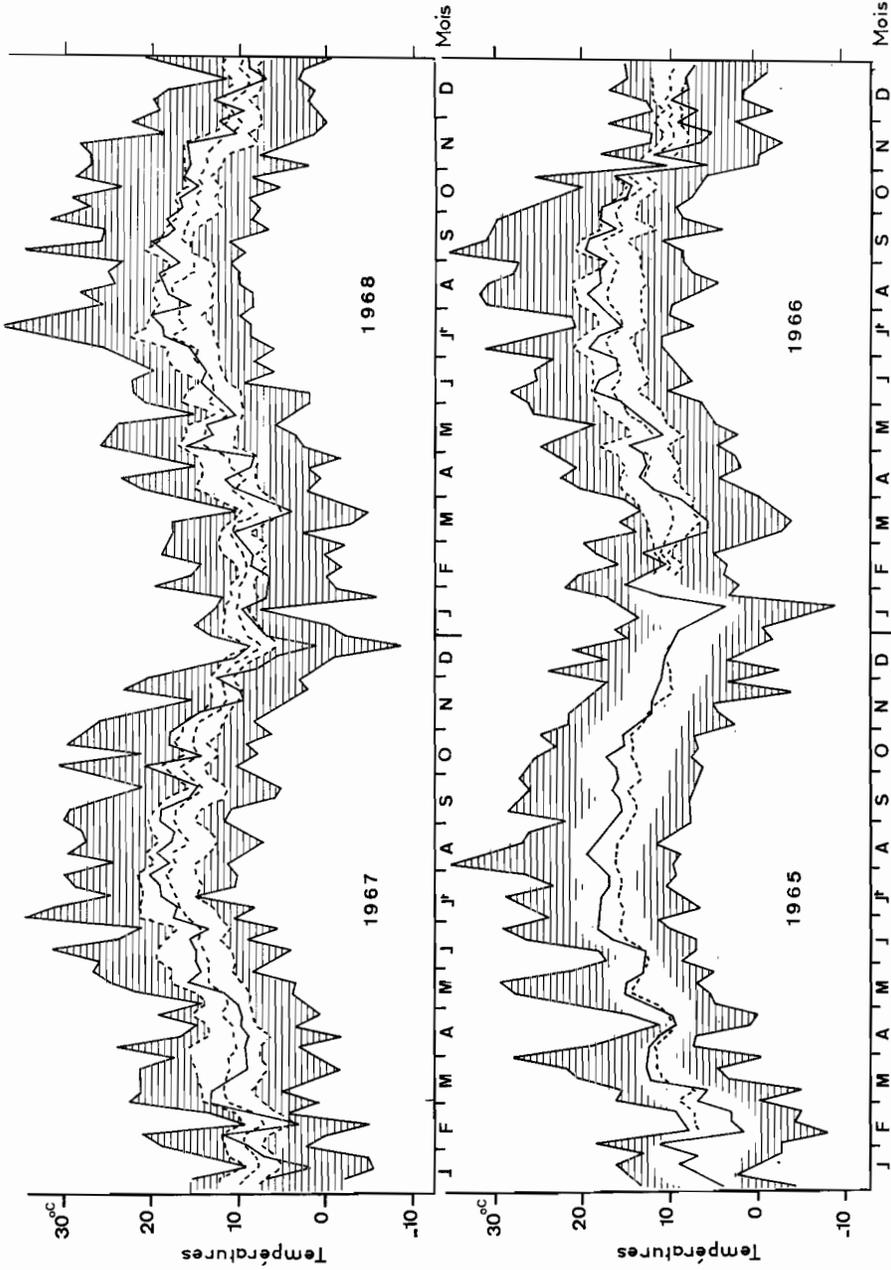


Fig. 2. Fluctuation des températures de l'air à St-Pée-sur-Nivelle et de l'eau du Lissuraga (minimales, maximales et moyennes) de 1965 à 1968
trait plein — température de l'air, trait pointillé — température de l'eau, en hachures horizontales — intervalles entre les températures minimales et maximales des deux milieux

Le profil longitudinal fait apparaître trois parties (Fig. 1): en Espagne, de la source à la frontière (altitude 175 mètres), la pente est très forte (200‰); en France, une partie amont de 1,2 km qui se termine à un petit barrage artificiel (pente forte 45‰); une partie aval (4,8 km de long) qui a une pente moyenne (14‰). Les largeurs moyennes vont de 1 m à la frontière à 6 m au confluent. Largeur et pente permettent de classer le Lissuraga dans la zone à truite de Huet (supérieure pour la partie amont et inférieure pour la partie aval).

La profondeur moyenne est généralement faible (10 à 15 cm), la plus grande partie du ruisseau étant constituée par des courants entrecoupés de petits fonds (30 à 50 cm) avec assez peu de plats. La dominante granulométrique est constituée par les cailloux (2 à 20 cm), suivis par les graviers (0,5 à 2 cm) et les blocs ou bancs schisteux. Les sables et les limons ne sont représentés que dans les fonds et les plats, où l'on trouve également, en quantité très variable selon la saison, des amas de feuilles mortes et de débris végétaux. Les nombreux obstacles et autres causes d'irrégularités dans l'écoulement font que, malgré sa forte pente, le lit du Lissuraga n'a nulle part un caractère torrentiel et que l'érosion n'y joue qu'assez modérément lors des crues.

Les caractères thermiques et hydrologiques du ruisseau dépendent des conditions climatiques locales. Les relevés climatiques effectués quotidiennement à Saint-Pée-sur-Nivelle (à une dizaine de kilomètres au nord du ruisseau) montrent:

— une température relativement élevée toute l'année, les minima étant rarement inférieurs à 0°C (Fig. 2);

— une pluviosité très importante (1 850 mm et 180 jours de pluie par an, moyennes des années 1965/1968) (Fig. 3).

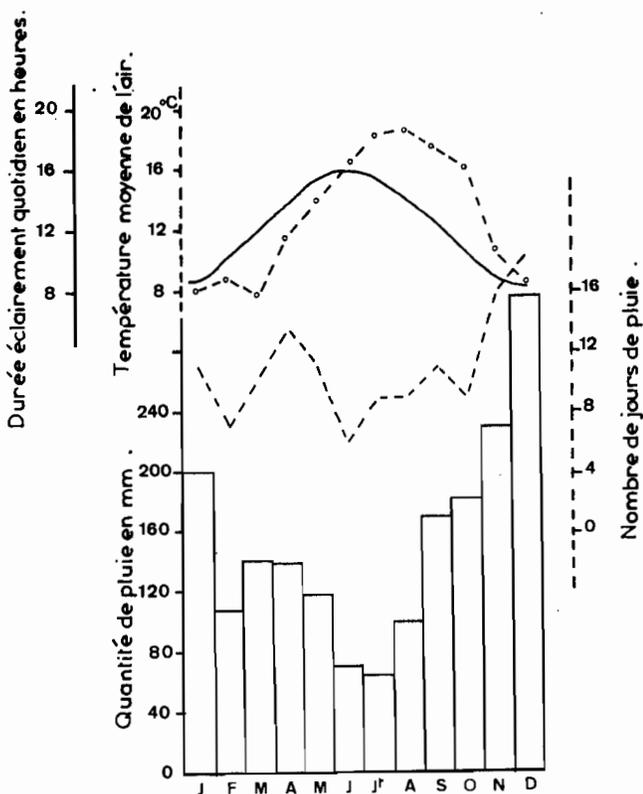


Fig. 3. Moyennes mensuelles de la pluviosité (quantité de pluie en millimètres et nombre de jours de pluie) de la température et de l'éclairement à St-Pée-sur-Nivelle, au cours des années 1965 à 1968

La température de l'eau du ruisseau, mesurée quotidiennement en diverses stations depuis 1965, est relativement élevée (Fig. 2): la moyenne hebdomadaire des maxima-minima journaliers dépasse en général 15°C pendant trois à quatre mois, et n'est jamais inférieure à 5°C. Ces moyennes suivent d'assez près celles de la température de l'air; elles leur sont légèrement inférieures pendant les mois de mai à octobre, et rarement supérieures en hiver. Cette température moyenne varie peu de l'amont vers l'aval, par contre les écarts journaliers sont plus accentués (1 à 2°C) en aval. Les maxima enregistrés atteignent 22°C en amont et 23°C en aval; les minima sont d'environ 4°C dans les deux cas.

Le ruisseau n'est exposé que peu de temps à la lumière solaire directe, d'une part parce que la vallée est encaissée, d'autre part à cause de la densité des frondaisons estivales des arbres bordant les rives.

Le débit le plus fréquent du ruisseau, mesuré au barrage, est compris entre 40 et 80 litres par seconde; il descend, en étiage à environ 25 litres par seconde et peut dépasser 1 000 litres par seconde en période de fortes crues (automne). Ces valeurs sont approximativement à diviser par cinq à la frontière et à multiplier par quatre au confluent. Les fluctuations sont très rapides et suivent les précipitations avec un décalage de quelques heures; de fortes pluies provoquent plus fréquemment des crues d'octobre à avril, période où le sol est saturé d'eau; les crues les plus fortes sont observées d'octobre à décembre.

Les caractères physico-chimiques essentiels de l'eau sont les suivants:

- dureté totale assez faible, comprise le plus souvent entre 1,1 et 2,3 milliéquivalents par litre (minimum de 0,8 lors des crues),
- pH compris entre 7,2 et 8,2,
- conductivité variant entre 130 et 200 mhos 10^{-6} (minimum lors des crues),
- oxygène dissous: la teneur varie de l'amont vers l'aval et surtout selon la saison, entre 8 et 12 ppm; toutefois, suivant de très près les fluctuations de la température, elle reste toujours voisine de la saturation (90 à 100%).

La végétation aquatique est réduite à quelques mousses et à des algues filamenteuses (*Cladophora* sp.) ou unicellulaires (diatomées surtout) fixées aux cailloux.

Enfin, l'influence des déversements domestiques est nulle dans la partie amont du ruisseau; à la partie aval du bassin versant existent quelques fermes, ainsi qu'une petite blanchisserie dont l'effluent arrive au ruisseau après épuration partielle.

Ainsi, malgré sa situation à une faible altitude et à une latitude méridionale, facteurs d'élévation de la température, le Lissuraga reste un "ruisseau à truites" du fait de sa forte pente qui lui confère un fond caillouteux assez propre, de l'encaissement de sa vallée, du boisement de ses rives qui le protègent du soleil estival et du caractère océanique du climat qui l'abrite des sécheresses excessives.

3. MICROBIOLOGIE DU FOND DU RUISSEAU — CAS DES FRAYÈRES À TRUITES

3.1. TECHNIQUES UTILISÉES

Plusieurs frayères ont été choisies: une sur le Lissuraga et deux sur un de ses affluents rive gauche, le Gomendia. Pour tenter de différencier le milieu frayère des autres milieux de la rivière, deux points d'échantillonnage placés dans deux sites très différents ont été choisis: l'un dans un faciès lotique est balayé en permanence par un courant violent, l'autre dans un faciès lentique présente une forte tendance à l'envasement.

Compte tenu de la petitesse des frayères aménagées par les géniteurs des ruisseaux (12×7 cm environ) et pour permettre une étude dynamique de la microflore bactérienne tout au long de l'année, l'échantillon doit être d'importance réduite à chaque prise. Le gravier est prélevé entre 3 et 6 centimètres de profondeur au moyen d'une cuillère métallique, les graviers superficiels ayant été écartés. C'est en effet entre 3 et 6 centimètres de profondeur que les truites de ce ruisseau enfouissent leurs oeufs et que se trouvent les alevins après éclosion.

Ces prélèvements de graviers ont été faits au rythme d'un par semaine pendant toute la période de ponte, d'incubation des oeufs et du développement sous graviers des alevins vésiculés (1^{er} décembre 1968 — 1^{er} avril 1969). Au-delà de cette période (1^{er} avril — 1^{er} décembre 1969), le rythme des prélèvements a été réduit à un par quinzaine, ceci pour permettre de suivre l'évolution de la microflore bactérienne jusqu'à la période de ponte suivante.

L'échantillon congelé est traité suivant les techniques classiques en microbiologie du sol (Pochon et Tardieux 1962). Les valeurs obtenues concernent à la fois les microflores fixées à la surface du gravier et celles de l'eau interstitielle d'accompagnement.

3.2. RÉSULTATS

La cellulolyse aérobie est très faible et ne se manifeste qu'épisodiquement au niveau des frayères. On est conduit à penser que la mise en évidence de germes cellulolytiques a pour cause l'activité erratique d'un germe déplacé par les crues et se retrouvant enfoui dans la frayère.

La nitrification est aussi très faible voire pratiquement nulle. En utilisant l'échelle d'activité donnée par Lagarde (1964) pour apprécier l'activité dénitrifiante, on trouve un pouvoir dénitrifiant faible ($0,40 < CD < 0,85$) ou très faible ($0,85 < CD$).

La sulfato-réduction est pratiquement nulle dans la frayère tout au long de l'année.

L'étude de l'organo-réduction a débuté tardivement. Son activité est relativement grande. La nette différence obtenue dans les résultats de ce groupe et du précédent permet d'envisager une microflore originale réduisant la matière organique et manifestant son activité anaérobie sitôt que les conditions du milieu extérieur s'y prêtent.

La microflore totale aérobie paraît dominante par rapport aux précédentes dans la frayère pendant toute l'année. Elle est cependant médiocrement abondante comparée à d'autres milieux aquatiques, les dilutions maximales atteintes étant en général de l'ordre de 10^{-6} .

Seules l'ammonification et l'organo-réduction se manifestent de façon assez intense parmi les groupes physiologiques étudiés. Pour comparer ammonification et organo-réduction nous avons utilisé l'indice de dilution moyenne au 20^e jour d'incubation. Il se calcule de la façon suivante :

$$Dm = \frac{\text{nombre total de tubes positifs}}{\text{nombre de tubesensemencés par dilution}}$$

Pour tous les points considérés, l'activité aérobie (flore totale-ammonification) est nettement plus importante que l'activité anaérobie (organo-réduction). Les

variations de la D_m de ces deux groupements varient en général en même temps et de la même façon : à une diminution de l'activité de l'une des populations correspond une diminution de l'activité de l'autre.

L'examen des chiffres de population et des indices de dilution moyenne ne montre pas de différence sensible entre les points de prélèvement situés dans les facies lotiques et lentiques. L'activité des populations ne semble pas soumise de façon notable à l'action de la température (Fig. 4).

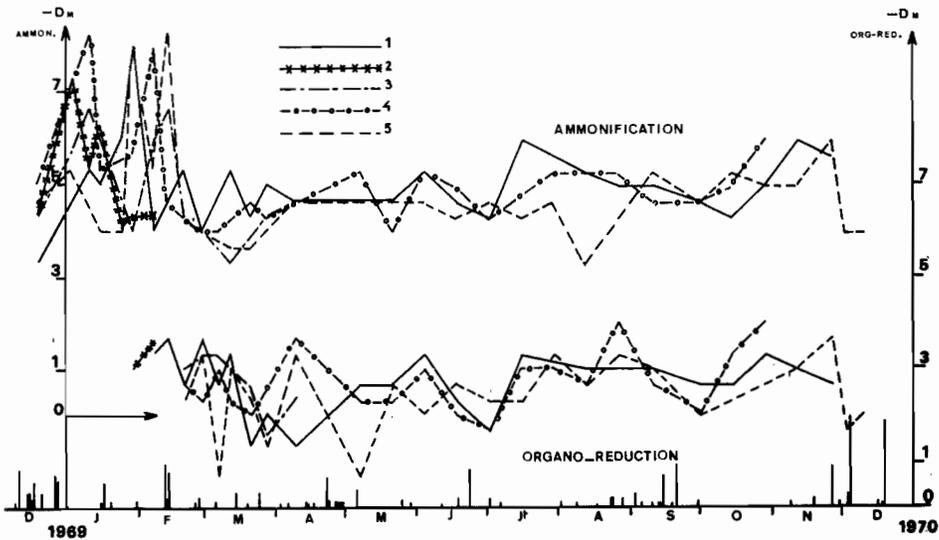


Fig. 4. Activité comparée de l'ammonification et de l'organoréduction dans le Lissuraga; relation avec les augmentations relatives du niveau de l'eau (échelle: 1 mm = 1 cm)

D_m = Dilution moyenne; 1-5 points d'échantillonnage: 1, 2, 3 — les frayères des truites, 4 — un facies lentique, 5 — un facies lotique

Des pics d'activité importants de la microflore aérobie en janvier et février sont peut-être reliables à l'abondance de débris organiques présents dans la rivière à cette époque (litière de feuilles mortes partiellement décomposées, balayées par le vent et transportées dans le ruisseau).

L'abondance et l'activité des microflores paraissent étroitement liées au régime hydrologique du ruisseau. A une crue correspond une diminution des populations bactériennes; à une période de stabilisation du régime ou de diminution du niveau d'eau correspond une augmentation nette de la microflore. La microflore anaérobie organo-réductrice ne paraît pas suivre avec autant de fidélité les fluctuations du niveau d'eau. Tout se passe comme si, réduite en importance par le lessivage d'une forte crue, cette microflore se reconstituait plus lentement que la microflore totale aérobie (Fig. 4).

4. INVERTÉBRÉS BENTHIQUES

4.1. TECHNIQUES UTILISÉES

Différentes techniques utilisées de 1965 à 1968 ont permis de récolter les animaux et plus particulièrement les insectes, à tous leurs stades de développement, à différents moments du jour, de la saison et de l'année, sur des sites différents du ruisseau et dans le tube digestif des truites.

Pour récolter la faune en place :

— Dans les graviers et les cailloux, deux prélèvements sont effectués à chacune des quatre localités ou sous-secteurs d'échantillonnage, une fois par mois (de 1965 à 1967) à l'aide du filet de Surber, soit 0,4 m² sur graviers et 0,4 m² sur cailloux. La taille de maille du filet de Surber est de 0,25 mm en 1965 et 1966 et de 0,8 mm en 1967 ;

— Dans les mousses, feuilles mortes et *Cladophora*, un prélèvement par localité est effectué une fois par trimestre en 1968 afin de récolter les invertébrés présents ; pour cela on échantillonne environ 100 cm³ de chaque végétal, s'il est présent.

Pour récolter la faune dérivante (1965), quatre filets ayant un vide de maille de 0,25 mm ont été relevés toutes les deux heures en une seule localité au cours de trois nyctémères, en mars, mai et septembre.

Pour récolter les stades aériens, on a utilisé, d'une part des captures par piégeage (1966 à 1968) à l'aide de trois pièges à la localité aval en permanence et trois pièges à chacune des trois localités amont, par année ; d'autre part des captures au filet (1967 et 1968), le jour (1967 : deux fois par mois en une seule localité, capture de tous les insectes volant au-dessus d'une surface de ruisseau d'environ 54 m², pendant une demi-heure chaque heure, de 9 heures du matin jusqu'au crépuscule) et la nuit (1968 : une fois par mois en une seule localité, capture de tous les insectes attirés par la lumière de deux tubes néon de 20 watts chacun, posés sur une toile cirée blanche de 9 m² tendue à un mètre du ruisseau).

Les oeufs sont récoltés sur le terrain aux dépens des femelles en train de pondre ; la ponte est séparée sur place en lots de 100 à 200 oeufs. Chaque lot est introduit dans une petite boîte ronde en matière plastique contenant 15 cm³ d'eau du ruisseau. Pour chaque espèce étudiée, une des boîtes est immergée dans le ruisseau et les autres sont placées au laboratoire, dans dix bains maintenus à température constante (7,5 à 30°C avec intervalles de 2,5°C).

Les contenus stomacaux, conservés dans du formol à 4% proviennent des truites pêchées et sacrifiées en janvier, avril, juillet et octobre 1969 dans le courant de l'après-midi et une heure après la tombée de la nuit.

4.2. RESULTATS

Les espèces suivantes ont été étudiées : *Ephemera danica* Müller, *Epeorus torrentium* Eaton, *Baetis pumilus* Burmeister, *Habroleptoides modesta* Hagen, *Habrophlebia lauta* Eaton, *Ephemerella ignita* Poda, *Torleya belgica* Lestage et *Caenis rivulorum* Eaton. Les femelles ne peuvent être déterminées jusqu'à l'espèce chez trois genres (*Ecdyonurus* sp., *Rhithrogena* sp. et *Baetis* sp.) en fait, l'expérimentation peut porter sur six espèces appartenant à ces trois genres : *E. venosus* Fabricius, *E. angelierii* Thomas pour *Ecdyonurus* sp., *R. semicolorata* Curtis et

R. semitincta Pictet pour *Rhithrogena* sp. et *B. rhodani* Pictet et *B. gemellus* Eaton pour *Baetis* sp.

Les résultats obtenus sur le terrain et au laboratoire sont comparables ; la température joue un rôle primordial sur la durée d'incubation des oeufs de la plupart des espèces étudiées ; deux espèces, *H. lauta* et *E. ignita* font exception à cette règle, de façon différente pour chacune d'elle ainsi que cela est exposé plus loin.

Entre certaines limites, le développement embryonnaire est de plus en plus rapide au fur et à mesure que la température augmente ; au laboratoire, les températures du développement embryonnaire effectif (formation de l'embryon et éclosion de la larve) sont les suivantes : 10 à 30°C pour *E. danica*, 10 à 27,5°C pour *C. rivulorum*, 10 à 25°C pour *H. lauta*, 10 à 17,5°C pour *E. ignita*, ce qui présente l'écart le plus faible et 8 à 27,5°C pour les autres espèces. Pour la plupart des espèces, 25°C est la température optimale à laquelle est enregistré le plus grand nombre d'éclosions pendant le minimum de temps. Les sorties de jeunes larves de la plupart des espèces (sauf *H. lauta* et *E. ignita*) sont les plus groupées entre 15 et 25°C et 90% éclosions ont lieu le plus souvent un ou deux jours après la première sortie. Cet écart augmente au fur et à mesure que la température diminue.

La durée d'incubation dans les conditions naturelles suit les fluctuations de la température de l'eau au cours d'une année chez toutes les espèces sauf *E. ignita* et *H. lauta*. Cette durée varie de deux mois (*H. modesta*) à un mois (*B. pumilus*) à la fin de l'hiver ; elle atteint le plus souvent un mois au printemps (*H. modesta*), deux (*B. pumilus*) à trois (*E. danica*) semaines en été et à nouveau trois semaines à un mois en automne. Cette périodicité saisonnière dans les éclosions se retrouve d'une année à l'autre. Les variations annuelles de la durée d'incubation paraissent inexistantes ou très faibles.

Chez la plupart des espèces, la période d'éclosion est brève ; elle dure le plus souvent une à deux semaines quelle que soit la température (maximum de 40 jours chez *H. modesta*). Seules *E. ignita* et *T. belgica* font exception est leur période d'éclosion peut dépasser une année. Autrement dit, chez toutes les espèces sauf ces deux dernières, la longue durée de présence de larves de petite taille peut être due plus à la longue durée de la période de ponte liée ou non à un ralentissement ou un arrêt de la croissance des jeunes larves, qu'à des éclosions tardives.

Les éclosions d'*H. lauta* sont discontinues et échelonnées dans les conditions naturelles ; elles ont lieu d'août à décembre. Comme au laboratoire, l'embryon est formé tôt ; suit ensuite un temps de repos, variable, avant l'éclosion. Les résultats concernant la durée d'incubation sont les plus réguliers aux basses températures.

La durée d'incubation des oeufs d'*E. ignita* semble être fonction d'au moins deux facteurs, d'importance variable : la période de ponte en premier lieu (mars à octobre), la température ensuite. Les éclosions ont lieu presque toute l'année dans les conditions naturelles.

Les pourcentages d'éclosion observés tant au laboratoire que dans les conditions naturelles (au moins 80% aux températures intermédiaires et le plus souvent supérieur à 90%) chez tous les oeufs récoltés sur le terrain nous conduisent à penser que toutes les pontes d'Ephéméroptères du Lissuraga

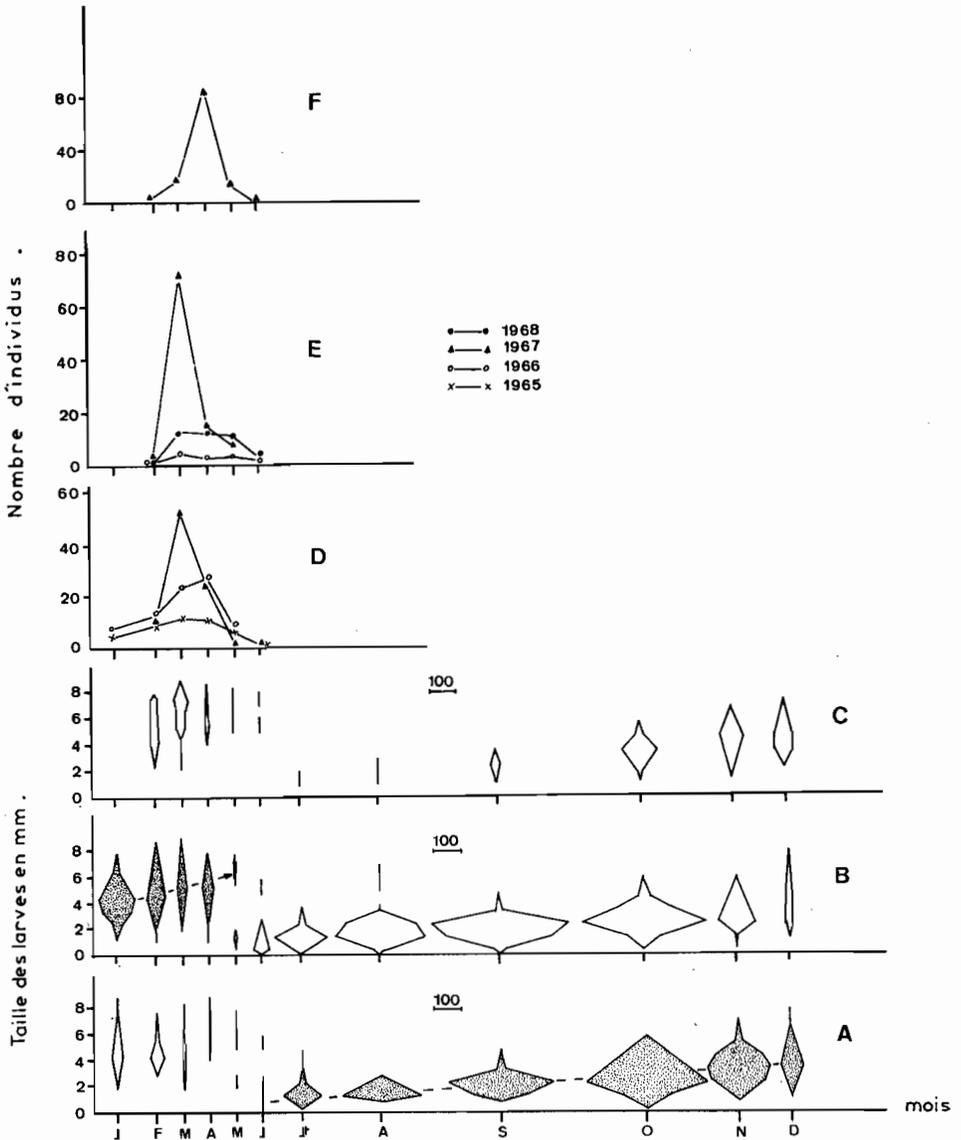


Fig. 5. Etude des populations naturelles d'*Habroleptoides modesta* Hagen prélevées mensuellement dans le Lissuraga au cours des années 1965 à 1968

A, B et C — polygones de fréquence mensuels des larves en fonction de leur taille. Récoltes au filet de SURBER avec un vide de maillevres au dernier stade de 0.25 mm en 1965 (A) et 1966 (B), et de 0.8 mm en 1967 (C). D — nombre de la récoltées par mois dans les échantillons de 1965 à 1967 E — nombre de subimagos capturés par piégeage de 1966 à 1968 F — nombre de subimagos capturés au filet en 1967. Les polygones pointillés noirs correspondent à une même génération. Une flèche permet de suivre la croissance de la population larvaire au cours d'une génération

déposées dans l'eau, dans les conditions naturelles, sont fécondées (D e g r a n g e 1960). Il semble même que les pourcentages d'éclosion soient plus élevés chez les oeufs immergés dans le ruisseau qu'au laboratoire.

Les cycles de développement ont pu être mis en évidence chez 17 espèces en utilisant les larves récoltées chaque mois au filet de Surber et les subimagos capturés par piégeage et au filet le jour (Fig. 5).

Ephemera danica est la seule espèce semivoltine ; il est toutefois possible qu'une faible partie de sa population (les mâles principalement) soit univoltine.

Six espèces sont univoltines ; la période de sortie des subimagos commence dès la fin de l'hiver (*Habroleptoides modesta* et *Rhithrogena semicolorata*), au printemps (*Paraleptophlebia submarginata* Stephens, *Torleya belgica* et *Caenis rivulorum*) et en été (*Habrophlebia lauta*).

Six espèces présentent une seconde génération partielle dans le Lissuraga ; il s'agit d'*Ephemerella ignita*, *Epeorus torrentium* Stephens, *Ecdyonurus venosus*, *E. angelieri*, *Rhithrogena semitincta* et *Caenis macrura*.

Enfin, quatre espèces sont polyvoltines vraies, c'est-à-dire qu'elles ont deux (*Baetis scambus* Eaton) ou trois générations annuelles (*B. pumilus*, *B. rhodani* et *B. gemellus*), la troisième étant vraisemblablement partielle.

Chez la plupart des espèces, la croissance larvaire semble accélérée au printemps ; cette accélération coïncide avec la présence dans le tube digestif de ces larves de quantités importantes d'algues, Diatomées et *Cladophora* sp. Les jeunes larves de la plupart des espèces univoltines hivernales et printanières ont une croissance lente en été. Les variations de température et de lumière au cours de l'année semblent être en grande partie responsables de ces rythmes de croissance larvaire.

La dérive vers l'aval est constituée presque exclusivement de larves ; les stades ailés n'en représentent que 0,14%. Les maxima observés dans la dérive correspondent, pour la plupart des espèces, aux maxima des populations larvaires de la faune benthique sauf chez *C. rivulorum*, espèce de petite taille, et *E. danica*, espèce fouisseuse.

Qualitativement, la présence des larves d'Ephéméroptères dans la dérive comportementale (W a t e r s 1965) est fonction de l'intensité lumineuse ; quantitativement, leur importance numérique semble fonction, en premier lieu, du cycle de développement des différentes espèces, ensuite du volume d'eau passant au travers du filet pendant la durée de récolte.

Dans le Lissuraga, les larves de certaines espèces (*B. rhodani*) sont 10 à 1.000 fois plus fréquentes dans la dérive, par rapport à leur population benthique, que les larves des autres espèces. L'importance des larves de Baetidae dans la dérive et plus particulièrement du genre *Baetis* a déjà été reconnue par différents auteurs ; *B. vagans* McDunnough en Amérique du Nord (W a t e r s 1962) et *B. rhodani* en Europe (M ü l l e r 1966, E l l i o t t 1965, 1967). Ce fait peut être dû au comportement particulier des larves de *Baetis* (B i s h o p et H y n e s 1969).

Sur le Lissuraga, comme dans d'autres cours d'eau (W a t e r s 1965), la dérive régularise les populations en place et ne provoque pas de diminution de la population benthique ; l'importance des larves dans la dérive est d'autant plus

grande que la population benthique est plus élevés. Il y a un apport continu de jeunes dans les populations larvaires du *Lissuraga* par suite de l'éclosion des oeufs, dû chez la plupart des espèces, à la longue durée de la période de vol et non aux éclosions retardées. La grande importance des invertébrés polyvoltins dans la dérive déjà signalée par Waters (1961) fait penser que la dérive pourrait être utilisée comme un indice de productivité des cours d'eau à truites, bien qu'on ne sache pas encore actuellement si la faune dérivante est utilisée directement par le poisson sous forme de nourriture.

Les populations de subimagos et d'adultes ne présentent qu'un maximum annuel, en avril; les récoltes sont les plus faibles au cours des mois de septembre à février. Le plus grand nombre d'espèces (16) est récolté au mois de juin.

La période de présence des subimagos et des adultes au-dessus du *Lissuraga* est inférieure à six mois chez les espèces semi et univoltines; elle est supérieure à six mois chez les espèces polyvoltines ayant une seconde ou une troisième génération partielle. Elle varie de sept mois (*Baetis scambus*) à douze mois (*B. rhodani*).

Les populations larvaires en place de toutes les espèces d'Ephéméroptères, exprimées en nombre d'individus, présentent deux maxima annuels, juin et septembre (ou octobre) si les récoltes mensuelles sont effectuées au filet de Surber à vide de maille de 0,25 mm; le premier maximum est le plus important. L'usage d'un filet possédant un vide de maille de 0,8 mm permet la mise en évidence d'un seul maximum annuel, en mai (Fig. 6).

Nous allons suivre maintenant les fluctuations de populations larvaires, espèce par espèce, en tenant compte d'abord des récoltes réalisées avec une maille fine.

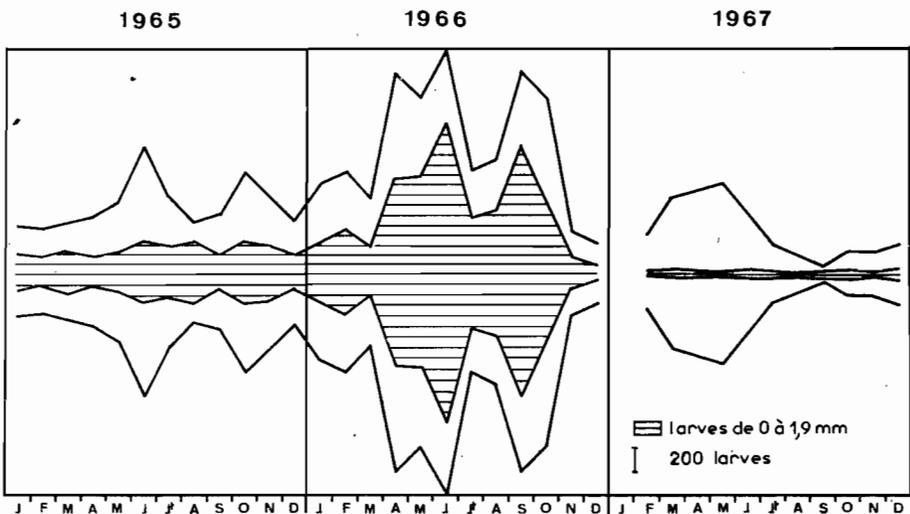


Fig. 6. Fluctuations des populations larvaires d'Ephéméroptères récoltées au filet de surber de 1965 à 1967 à quatre localités d'échantillonnage

1965 et 1966 — taille de maille de 0,25 mm, 1967 — taille de maille de 0,8 mm. En hachures horizontales — larves de 0 à 1,9 mm.

Le maximum des populations a lieu soit après la période de vol des adultes, soit juste au début de cette période chez les espèces semi et univoltines. Dans le premier cas, le maximum est atteint au cours de l'automne (septembre à novembre) chez *E. danica*, *H. modesta*, *T. belgica* et *C. rivulorum*. Dans le second cas, le maximum est atteint au printemps et en été, en avril pour *E. ignita* et en juin ou juillet pour *H. lauta*. On observe deux maxima chez la plupart des espèces polyvoltines; le premier, le plus important, se situe le plus souvent en mai ou juin: *E. torrentium* et *B. scambus* font exception et ne présentent qu'un seul maximum; ce dernier est automnal chez la première espèce et estival chez la seconde.

Chez toutes les espèces, le maximum a lieu au printemps avec un filet à maille de 0,8 mm sauf chez *H. modesta* où il reste automnal.

Les contenus stomacaux ont été étudiés chez 275 truites capturées en janvier (53), avril (96), juillet (60) et octobre (66); une seule pêche a été effectuée en janvier dans courant de l'après-midi et deux aux autres mois (la première dans l'après-midi et la seconde qui débute une heure après la tombée de la nuit dans un secteur différent).

La plus grande partie des truites du Lissuraga mange des larves d'Ephéméroptères; ces dernières sont trouvées dans 31 à 100% des estomacs de truites de toutes les tailles prélevées en janvier, avril et juillet (ce pourcentage est le plus souvent compris entre 60 et 90). Par contre, en octobre, 0 à 66% des truites ont mangé des Ephéméroptères.

Les truites de 6 à 10 cm (un an) capturées en janvier, juillet et octobre mangent le plus de larves d'Ephéméroptères comparées aux truites plus grandes; ces proies constituent plus de 25% (25 à 43%) du nombre total d'organismes ingérés. Par contre, en avril, ce pourcentage à peu près semblable chez toutes les catégories de taille de truites est relativement élevé puisqu'il varie de 31 à 55%. D'une façon générale, les larves d'Ephéméroptères sont mangées préférentiellement à la fin de leur développement larvaire.

Les Mollusques et les Trichoptères ne sont relativement importants que dans les tubes digestifs des truites de taille supérieure à 15 cm (essentiellement à partir de la 3^{ème} année) or ces proies, peu nombreuses dans le parcours amont du Lissuraga, sont plus abondantes peu avant le confluent.

5. POISSONS — TRUITE COMMUNE, *SALMO TRUTTA*

L'étude des populations de poissons a été entreprise en 1965 sur la truite commune *Salmo trutta* L., espèce dominante, et secondairement sur sept autres espèces, dont deux introduites, sur un parcours de trois kilomètres du Lissuraga et de ses affluents.

5.1. TECHNIQUE UTILISÉES

L'évaluation du peuplement en alevins de truites est faite, sur 9 tronçons (30 à 50 m chacun) du parcours expérimental, par pêche électrique (méthode de De Lury); les résultats obtenus sont très probablement sous-estimés, et d'autres techniques de dénombrement devront être expérimentées ultérieurement. Pour les observations sur la dévalaison, des pièges (tôles perforées guidant les alevins vers un vivier visité chaque jour) ont été mis au point en 1967 et 1968.

Les truites, de plus de six mois sont recensées trois fois par an, dans l'ensemble du parcours expérimental. Le courant continu, fourni par un appareil mis au point à la Station de Biarritz (C u i n a t 1967), est de 0,8 à 1,5 A sous 300 à 350 volts. L'efficacité de pêche, estimée d'après la proportion de sujets marqués trouvés lors de la pêche suivante, varie entre 40 et 80% selon la taille des truites et les conditions de travail. Après capture pour inventaire, les poissons sont relâchés dans leur sous-secteur d'origine. Les poissons sont anesthésiés, mesurés, parfois pesés, puis marqués à l'aide d'une agrafe numérotée placée à la mâchoire, s'ils mesurent plus de neuf centimètres (longueur totale).

Les données récoltées sur le terrain sont transcrites sur des fiches mécanographiques (une par truite marquée individuellement). Chaque fiche comporte une grille à 462 possibilités de perforation. Ce système permet de distinguer jusqu'à 30 pêches successives.

La majorité des truites étant marquées individuellement dans leur première année, la scalimétrie n'est pas indispensable à l'étude de l'âge et de la croissance dans le cas présent. Une étude scalimétrique sur poissons d'âge connu a été entreprise en 1968, en vue de tester les fondements physiologiques et l'exactitude de la méthode. Sur une centaine de truites marquées individuellement, des prélèvements d'écaillés ont été effectués mensuellement, depuis l'automne 1968. Plus de 500 échantillons ont déjà été examinés.

5.2. RESULTATS

Les peuplements minimaux d'alevins en place ("résidents") ont été estimés, par extrapolation à l'ensemble du parcours expérimental, à 1040 en 1967 et 840 en 1969 (début avril); tous les alevins ont alors la vésicule résorbée et mesurent de 25 à 40 mm; on les trouve surtout dans les parties peu profondes (5 à 25 cm), à courant modéré. En juin, ils mesurent 55 à 60 mm en moyenne.

Le piège installé à la limite aval du parcours expérimental a mis en évidence une dévalaison printanière, confirmant ainsi les observations faites par H u e t (1961) et E l l i o t t (1966). Les nombres d'alevins en dévalaison ont été, au minimum, de 80, 60 et 230 en 1967, 1968 et 1969 respectivement. En 1967 et 1969, ces dévalaisons ont duré un mois environ (mars-avril); en 1968, elles se sont étalées sur quatre mois (février à mai); elles ont lieu presque uniquement la nuit. Leur déclenchement ne semble pas lié à la température ou au niveau de l'eau, mais plutôt au stade de développement: la longueur des alevins (23 à 30 mm) correspond approximativement à celle qu'ils ont normalement lors de l'émergence des frayères; c'est aussi à ce stade qu'Heland (à paraître) a noté, en rigole artificielle, une tendance à la dispersion.

En 1967 et 1969, les dévalaisons représentent approximativement 7% et 21% des peuplements d'alevins totaux (nomades + résidents inventoriés dans l'ensemble

des parcours situés en amont du piège). Nos observations ne permettent pas, jusqu'ici, de vérifier l'hypothèse liant la dévalaison à une surdensité, par compétition territoriale ou alimentaire (Le Cren 1961).

Pour les années 1964 et 1965, le peuplement de truites de plus de six mois peut être évalué à 3 000 truites par hectare en moyenne, dans les secteurs situés près du barrage; la densité augmente lorsqu'on va vers l'amont. La biomasse est de l'ordre de 40 kg par hectare.

Densité de population, structure de taille et d'âge, biomasse, taux de mortalité, production nette, seront étudiés par secteur et par année, en vue de faire apparaître les variations dans l'espace et dans le temps.

Par rapport aux cours d'eau à truites étudiés jusqu'ici en France (Cui nat 1969), la croissance est lente dans les deux premières années, très lente ensuite. Dans la partie inférieure du parcours expérimental, on peut la chiffrer comme suit, sur des sujets marqués à la mâchoire:

Age (années)	1	2	3	4	5	6
Longueur moyenne: totale (cm) minimale et maximale:	8 5—12	15 12—18	18 14—21	20 16—24	21 17—25	22 18—26
Accroissement annuel moyen (cm):	7	3	2	1		1

La croissance est encore plus lente dans la partie la plus amont du ruisseau, ainsi que dans certains affluents.

Le sex ratio paraît peu différent de 1/1, quel que soit l'âge. La fécondité est plutôt faible: environ 50 ovules par femelle chez les truites de 15 cm et 250 chez les truites de 25 cm. La plupart des femelles sont mûres dans leur troisième hiver, alors qu'une bonne partie des mâles peuvent l'être dès leur deuxième. Le potentiel de reproduction, non encore évalué, apparaît plutôt faible. Il semble que le recrutement dépende beaucoup plus, dans le Lissuraga, des conditions météorologiques, hydrauliques (crues) et physico-chimiques (turbidité de l'eau), pendant la période de reproduction, que de la densité de géniteurs.

6. CONCLUSIONS

L'étude entreprise sur le Lissuraga se caractérise essentiellement par:

- l'étendue dans le temps des observations sur les populations des trois niveaux trophiques;
- l'importance accordée à l'étude des facteurs abiotiques.

L'état d'avancement des travaux analytiques a été précisé au cours de chacun des trois chapitres en cause.

La phase finale synthétique de cette étude devrait permettre de préciser les interactions entre les divers composants de "l'écosystème" Lissuraga.

Parmi les problèmes à étudier dans les années à venir, sont à signaler:

— Rôle joué par les microorganismes dans la mise à la disposition des autres niveaux trophiques des détritiques allochtones (feuilles mortes) qui paraissent constituer l'une des sources principales d'énergie.

— Influence des facteurs autres que la température et la lumière sur la répartition et la distribution des différents invertébrés; rôle des invertébrés autres que les Ephéméroptères dans l'alimentation de la truite.

— Phénomènes conditionnant la survie aux tous premiers stades du cycle vital de la truite; à cet effet, les zones d'inventaires devront être étendues jusqu'aux sources du ruisseau et de ses affluents qui paraissent héberger des populations d'alevins importantes, mais temporaires.

— Rôle de certains facteurs biotiques (parasitisme) sur les fluctuations de populations (invertébrés) et sur la croissance (poissons).

Les connaissances acquises sur le Lissuraga pourront faire de ce dernier un excellent secteur expérimental pour des recherches d'un caractère plus appliqué: exploitation éventuelle de la dérive d'invertébrés ou d'alevins, modifications du lit du ruisseau, apport d'aliments artificiels, repeuplement ou introduction d'espèces.

De toutes façons, des comparaisons avec d'autres cours d'eau à truites sont nécessaires. Celles-ci devraient être facilitées par une codification des données concernant l'environnement et les populations. Des propositions dans ce sens sont présentées actuellement à la Commission Européenne Consultative pour les Pêches dans les Eaux Intérieures (C.E.C.P.I.).

BIBLIOGRAPHIE

- Bishop, J.E., Hynes, H.B.N. 1969 — Downstream drift of the invertebrate fauna in a stream ecosystem — Arch. Hydrobiol, 66: 56—90.
- Cuinat, R. 1967 — Pêche électrique en courant continu dans toutes les rivières à truites à l'aide d'un seul type d'appareil, de poids et de puissance moyens — Proc. tech. Pap. gen. Fish. Coun. Mediterr, 8: 401—408.
- Cuinat, R., 1969 — Etude synthétique de quelques paramètres démographiques, à partir de 63 diagnoses en rivière à truites. Influence de la pente et du calcium. — IVe Colloque Ecologie, Ecole normale supérieure, Paris, photocopié, 33 p.
- Degrange, C. 1960 — Recherches sur la reproduction des Ephéméroptères — Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble, 50/51: 7—194.
- Elliott, J.M. 1965 — Invertebrate drift in a mountain stream in Norway — Norsk ent. Tidsskr. 13, 97—99.
- Elliott, J.M. 1966 — Downstream movements of trout fry (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream — J. Fish. Res. Bd Can. 23: 157—159.

- Elliott, J.M. 1967 — Invertebrate drift in a Dartmoor stream — Arch. Hydrobiol. 63: 202—237.
- Heland, M. (à paraître) — Observations sur les premières phases du comportement agonistique et territorial de la truite commune (*Salmo trutta fario* L.) en ruisseau artificiel.
- Huet, M. 1961 — Reproduction et migration de la truite commune dans un ruisseau salmonicole de l'Ardenne belge — Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol. 14: 757—762.
- Lagarde, E. 1964 — Méthode d'estimation du pouvoir dénitrifiant des eaux et des sédiments marins — Vie Milieu, 15: 213—217.
- Le Cren, E.D. 1961 — How many fish survive? — Yb. River Bds Ass. 57—64.
- Müller, K. 1966 — Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen — Z. Morph. Ökol. Tiere, 56: 93—142.
- Pochon, J., Tardieux, P. 1962 — Techniques d'analyse en microbiologie du sol. 1 vol., Ed. de la Tourelle — Paris — 112 pp.
- Waters, T.F. 1961 — Standing crop and drift of stream bottom organisms — Ecology, 42: 532—537.
- Waters, T.F. 1962 — Diurnal periodicity in the drift of stream invertebrates — Ecology, 43: 316—320.
- Waters, T.F. 1965 — Interpretation of invertebrate drift in streams — Ecology, 46: 327—334