

# Modalités spatio-temporelles de la dispersion d'alevins de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) à l'émergence

Temporal and spatial aspects of the dispersal patterns of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry at emergence

---

C. MARTY, E. BEALL

---

## RÉSUMÉ

Nous avons étudié la dispersion (vitesse, durée, distance) d'alevins de saumon atlantique à l'émergence dans un ruisseau expérimental.

Le rythme journalier de dévalaison suit étroitement le rythme d'émergence des alevins, ce qui montre une bonne corrélation entre les deux activités, tout au moins en début de période. Les histogrammes de capture des alevins échantillonnés tous les 10 m présentent des caractéristiques de forme similaires (durée, asymétrie et aplatissement). Jusqu'au pic des captures, près de 50 % des alevins dévalent en 5 jours. Ils se dispersent à partir de la frayère sur 50 m en 3 ou 4 nuits et forment une cohorte homogène d'après leur rythme de dévalaison et leur taille. Après le mode, les captures sont plus étalées dans le temps (environ 10 jours) et montrent plus de variabilité en fonction de la distance. Les alevins résidents ne sont pas distribués uniformément dans les cinq biefs : les densités, de même que les poids moyens, tendent à augmenter vers l'aval. Plus de 50 % de la population d'alevins survivants s'est établi dans les 50 m en aval de la frayère. Les résultats révèlent deux

vagues de dévalants. La première vague de dispersion, aussitôt après l'émergence, est rapide et importante. Elle ne dépendrait pas directement de la compétition territoriale et de la densité, mais permettrait d'éviter des densités localement trop élevées et d'utiliser plus efficacement les zones productives situées en aval de la frayère. La deuxième vague d'alevins dévalants correspondrait aux émergents tardifs et aux poissons soumis aux effets de la compétition territoriale.

Mots clés : *Salmo salar*, alevin, émergence, dispersion.

## SUMMARY

We have analysed the dispersal patterns (rate, duration, extent) of Atlantic salmon fry at emergence. The rate and duration of movement, and the distance travelled were measured in an experimental stream, located near St Pée-sur-Nivelle, in SW France. A batch of 8 850 eyed eggs, from the grilse wild stock of the Nivelle River, was buried in the gravel substrate at the upstream end of a series of 5 sections, each 10 m long by 3 m wide. Shortly before emergence, drift nets equipped with fry traps were installed at the downstream end of each section. The nets sampled about 1/10 of the flow, except for those nets at the downstream end of the last section which collected all downstream moving fry. The traps were visited every morning and the fry enumerated. At the time of peak movements, samples were collected for length-weight measurements. At the end of the dispersal period, fry which had settled in the different sections (residents) were captured with electro-fishing gear and measured.

The pattern of downstream movement of fry in a set of drift nets was closely related to the pattern of emergence from an artificial redd upstream of the nets. Hence, emergence and downstream dispersion were well synchronized, at least during the first part of the dispersal from the redd. The time-frequency histograms of fry sampled every 10 m showed the same pattern and general shape (duration, skewness and kurtosis). Until the peak of captures, nearly 50 % of all downstream moving fry were caught within 5 days in each section. Dispersion from the redd over 50 m occurred within 3-4 nights. During this first period, the fry exhibited similar characteristics with respect to activity patterns and sizes. After the modal day of capture, catches were more evenly spread over time (about 10 days) and showed greater variability in relation to the distance travelled from the redd.

Resident fry were not uniformly distributed in the 5 sections: densities, as well as average weights, increased from upstream to downstream. Over 50 % of the surviving fry (75.3 % of planted eggs) settled within 50 m downstream from the redd.

Our results showed two waves of downstream dispersion. The first dispersal wave, occurring soon after emergence, was swift and implied large numbers of fry. It was not the result of territorial competition or density, since it occurred before

the onset of aggressive behaviour. Rather, this first wave appeared as process to avoid the formation of clumps and allow for a more efficient use of the more productive zones, generally located downstream from the redd. The second wave of downstream moving fry corresponded to late emerging fry and to those fry which, 10-12 days after emergence, were displaced by territorial competition.

Key-words : *Salmo salar*, fry, emergence, dispersal.

---

## 1 - INTRODUCTION

---

A la fin de la période d'incubation dans le substrat de graviers où la femelle a enfoui ses oeufs, les alevins de salmonidés ayant épuisé leurs réserves vitellines émergent du substrat et commencent à se disperser autour de la zone de frayère sur des distances variables, selon l'espèce ou la population (NORTHCOTE, 1978). Cette dispersion est généralement considérée comme étant le résultat de la mise en place d'un système territorial dépendant de la densité (KALLEBERG, 1958 ; CHAPMAN, 1962 ; LE CREN, 1973). Cependant, les aspects temporels de la dispersion au cours de la phase initiale sont mal connus.

Certains auteurs ont examiné les modalités de l'émergence sur des frayères naturelles ou artificielles (GUSTAFSON-MARJANEN et DOWSE, 1983), d'autres ont mis en évidence un déplacement plus ou moins important vers l'aval peu après cette période (THORPE et MORGAN, 1978 ; BEALL et MARTY, 1983b ; MARTY et BEALL, 1987). Les mouvements au cours des premières phases du cycle vital ont un impact maximum sur le recrutement et la production de la population, car les taux de mortalités et de croissance sont alors les plus élevés (NORTHCOTE, 1978). En conséquence, la compréhension des facteurs impliqués dans les mouvements des jeunes salmonidés est importante (GODIN, 1982). Dans cette étude préliminaire, nous essayons de préciser les modalités spatio-temporelles de la dispersion (vitesse, durée, distance), d'alevins de saumon atlantique, *Salmo salar* L., en liaison avec l'occupation du milieu au moment de l'émergence sur une série de secteurs homogènes d'un ruisseau expérimental.

---

## 2 - MATÉRIEL ET MÉTHODES

---

L'expérimentation s'est déroulée dans les biefs du ruisseau expérimental du Lapitxuri, près de Saint-Pée-sur-Nivelle (BEALL et MARTY, 1983a). Chaque bief, séparé du suivant par une dénivellation de 15 cm, mesure 10 m de long sur 2,8 m de large, et possède un substrat de galets roulés de rivière avec une pente de 1 %. Au cours de l'étude, la vitesse du courant est maintenue entre 25 et 30 cm/s pour une profondeur de 10 à 20 cm.

## 2-1 Dispersion à l'émergence

Un lot de 8 850 oeufs embryonnés, provenant de trois femelles castillons de la souche Nivelle, fécondés artificiellement le même jour en décembre 1986, a été réparti dans deux frayères artificielles à 25 cm de profondeur, selon une technique éprouvée (MARTY *et al.*, 1986), dans le bief le plus en amont du chenal. Les déplacements des alevins vers l'aval sont contrôlés sur une série de cinq biefs au moyen de filets-pièges placés à la fin de chaque bief (BEALL et MARTY, 1983b) peu avant le début de l'émergence. Afin de perturber le moins possible le comportement des alevins, une fraction seulement des alevins en déplacement est échantillonnée. Les filets (maille étirée de 3 mm), dont l'ouverture est réduite à 20 cm de large, filtrent environ le 1/10<sup>ème</sup> du débit. Dans les 4 biefs amont (numérotés de 2 à 5) ils sont placés alternativement au milieu du côté droit et du côté gauche, de façon à éviter un effet de berge. Dans le bief 6, le plus en aval, les filets contrôlent toute la population de dévalants. Les pièges sont relevés chaque matin et les alevins énumérés.

Lorsque des alevins ne sont plus capturés dans les filets, des grilles à maille de 3 mm sont placées entre les biefs et des pêches effectuées avec un appareil de pêche électrique "Héron" (courant continu, 400 volts, 1-2 ampères), permettent de capturer en 5 ou 6 passages la quasi totalité des alevins établis dans les différents compartiments (BEALL et MARTY, 1983b). Des échantillons d'alevins sont mesurés et pesés au cours de la dévalaison et parmi les sédentaires.

Deux expériences ont également été mises en place pour vérifier ou compléter les résultats obtenus précédemment.

## 2-2 Distribution sur un transect des alevins dévalants

L'objectif était de déterminer si les alevins au cours de leur dévalaison nocturne privilégiaient un côté du chenal plutôt que l'autre, et la partie médiane plutôt que la rive. Afin de disposer d'effectifs importants, des filets ont été placés à l'aval d'une série de 3 biefs où une quinzaine de femelles avaient frayé naturellement. Chacun des 4 filets placés côte à côte, présentait une ouverture de 50 cm (figure 1). Ils ont été relevés quotidiennement pendant 45 jours, période englobant complètement la durée de l'expérience sur la dispersion.

## 2-3 Relation entre l'émergence et la dispersion

Cette expérience visait à établir la relation temporelle entre l'activité d'émergence des alevins hors de la frayère et de dévalaison 10 m en aval. Un lot de 5 800 oeufs embryonnés, provenant de 4 pontes de femelles de saumon de la souche Nivelle, a été enfoui comme décrit précédemment dans un bief séparé. Peu avant la sortie des alevins du gravier, un filet à émergence (dimensions de la surface échantillonnée : 2,5 m de long sur 1,5 m de large), adapté des modèles décrits par PHILLIPS et KOSKI (1969) et PORTER (1973), est placé sur la frayère artificielle. Le filet (mailles de 2,5 mm) est attaché sur une armature métallique et possède une "jupe" périphérique de 40 cm de large qui est enfouie en oblique dans le gravier. Une poche dotée d'une fermeture éclair, fixée au bout d'un entonnoir à l'aval du système de piégeage,

permet de collecter les alevins émergents. Après l'éclosion des oeufs, les alevins vésiculés se sont disséminés dans le substrat (BARREAU *et al.*, 1986) et une partie émerge en dehors de la zone couverte par le filet. Ces poissons sont contrôlés dans des filets-pièges placés à l'aval du bief.

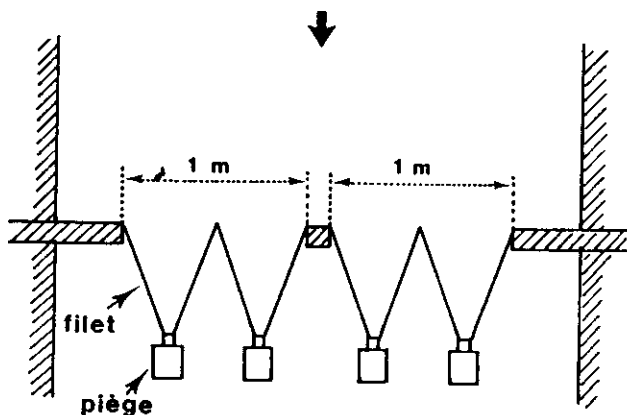


Figure 1. - Schéma du dispositif de capture à l'aval d'un bief pour contrôler la distribution sur un transect des alevins dévalants.

Figure 1. - Diagram of drift net and fry trap set-up to establish the bank to bank distribution of downstream moving fry.

Les distributions des effectifs d'alevins capturés sont comparées soit graphiquement (échelle gaussio-arithmétique), soit par des tests de G (SOKAL et ROHLF, 1969). Les coefficients d'asymétrie et d'aplatissement sont également calculés, dans l'intervalle 2,5 - 97,5 % des effectifs cumulés, afin d'éviter une distorsion trop importante causée par quelques captures très éloignées de la période principale de dévalaison. Les effectifs sont comparés par des tests du  $\chi^2$ . Des analyses de variance sont effectuées sur les échantillons de poids des alevins capturés dans les différents biefs.

### 3 - RÉSULTATS

#### 3-1 Distribution sur un transect des alevins dévalants

Au terme d'une période de dévalaison de 45 jours, les effectifs capturés dans les 4 filets-pièges sont presque identiques (tableau 1). L'hypothèse d'une distribution homogène des alevins sur toute la largeur de la tranche d'eau n'est pas rejetée ( $\chi^2 = 0,46$ ).

Tableau 1. - Effectifs d'alevins capturés dans 4 filets placés côte à côte en aval d'un bief.

Table 1. - Fry numbers caught in 4 drift nets set side by side at the downstream end of one experimental section.

Emplacement	Côté droit	Côté gauche	Total
Rive	6 803	6 838	13 641
Milieu	6 395	6 536	12 931
Total	13 198	13 374	26 572

### 3-2 Relation entre l'émergence et la dispersion

Les distributions des effectifs capturés dans les pièges d'émergence et de dévalaison sont significativement différentes ( $p < 0,005$ , test de G), mais présentent les mêmes pics ou creux (figure 2) dans l'intervalle 1 - 26 jours, avec un décalage de 0 à 2 jours.

Ensuite, les distributions ne sont plus comparables, les dévalants sont relativement plus nombreux après le mode et les pics ne correspondent plus. Le faible décalage, retrouvé régulièrement sur la première partie de la période de capture, indique donc que la dispersion sur une dizaine de mètres autour de la frayère est bien synchronisée avec l'activité d'émergence.

### 3-3 Dispersion à l'émergence

#### 3-3-1 Modalités spatio-temporelles de la dispersion

Les effectifs d'alevins échantillonnés tous les 10 m sur une distance de 50 m à partir de la zone de frayère sont présentés au tableau 2. Les courbes des effectifs, tracées sur papier gaussio-arithmétique, montrent que les distributions ne sont pas normales (figure 3) en raison d'un point d'inflexion situé à environ 50 % des effectifs cumulés. En effet, les coefficients  $\gamma_1$  (tableau 2) indiquent une asymétrie positive, c'est-à-dire un étalement des captures vers la droite ou à la fin de la période de dévalaison. De même, les distributions présentent un fort aplatissement ( $\gamma_2 < 3$ ), sauf dans le bief 2 (tableau 2).

La figure 4 indique la formation d'un plateau après le mode, qui se traduit dans le dernier bief par l'apparition d'un deuxième mode. Les premières captures d'alevins dans le bief 2 sont enregistrées 10 jours avant les biefs 3 et 4 et 15 jours avant les biefs 5 et 6, mais ces juvéniles n'ont pas totalement résorbé leur réserve vitelline. Ce n'est qu'à partir du jour 17 que la résorption peut être considérée comme terminée. Cette date correspond par ailleurs à 2,5 % des effectifs cumulés échantillonnés à la fin du bief 2 (figure 3). Nous considérons donc les distributions à partir de ce seuil. La dispersion vers l'aval démarre vraiment à partir du jour 20 dans le bief 2 et du lendemain dans les autres biefs (figure 4). Le schéma est à peu près identique pour tous les biefs avec 47,5 % des captures réalisées en 4,5 à 6,6 jours

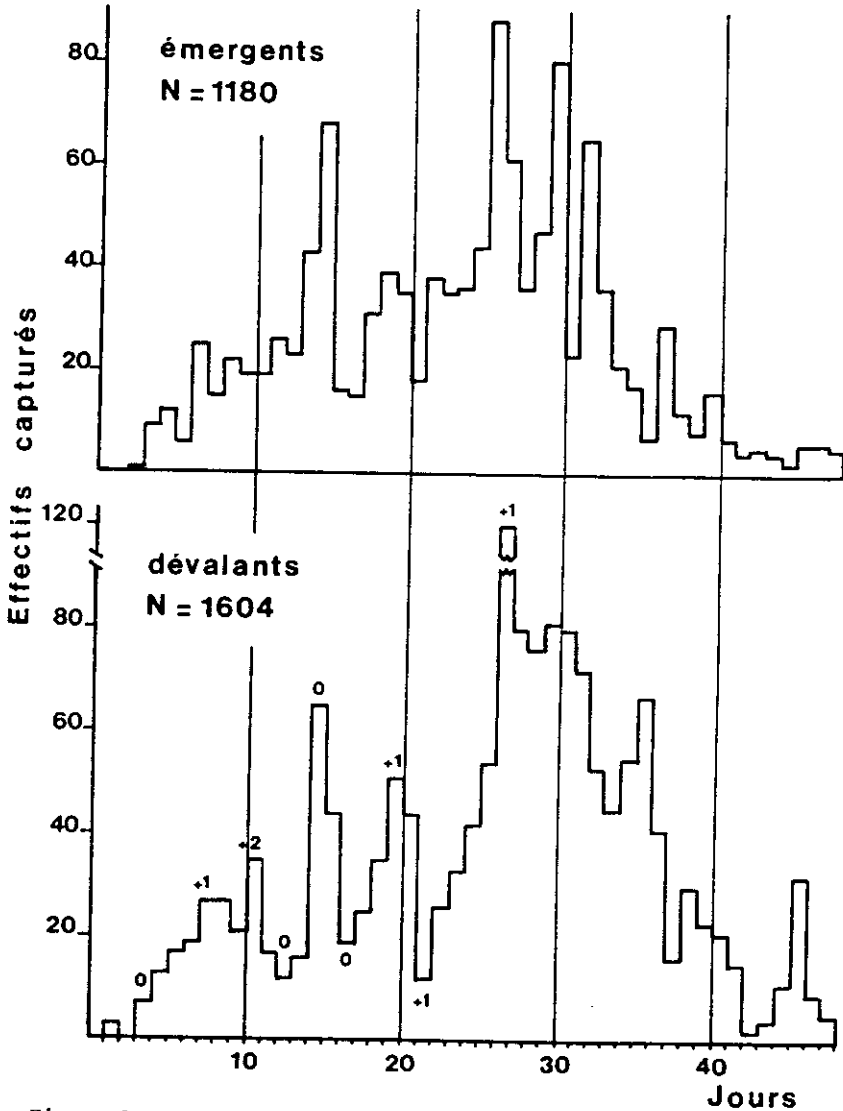


Figure 2. - Distribution des fréquences de captures d'alevins de saumon dans un piège à émergence placé sur une frayère artificielle et des filets à dévalaison situés à moins d'une dizaine de mètres en aval. Le jour 1 correspond au premier jour de capture. Les chiffres placés auprès des pics ou creux de la deuxième distribution indiquent le décalage en jour par rapport aux pics ou creux correspondants de la première distribution.

Figure 2. - Frequency distributions of salmon fry caught in an emergence trap located on an artificial redd and in drift nets placed less than 10 m downstream. Day 1 corresponds to first day of catch. Numbers near peaks and troughs of second distribution indicate the time shift with respect to the corresponding peaks and troughs of the first distribution.

(figure 3). Dans la deuxième partie des distributions, 7,3 à 11,2 jours s'écoulent entre 50 % et 97,5 % de captures cumulées. 95 % des captures sont effectuées sur une période de 13 à 16 jours. Il existe un décalage de 2 jours pour les modes et de 4 jours pour les dates de 50 % de captures cumulées (figure 4).

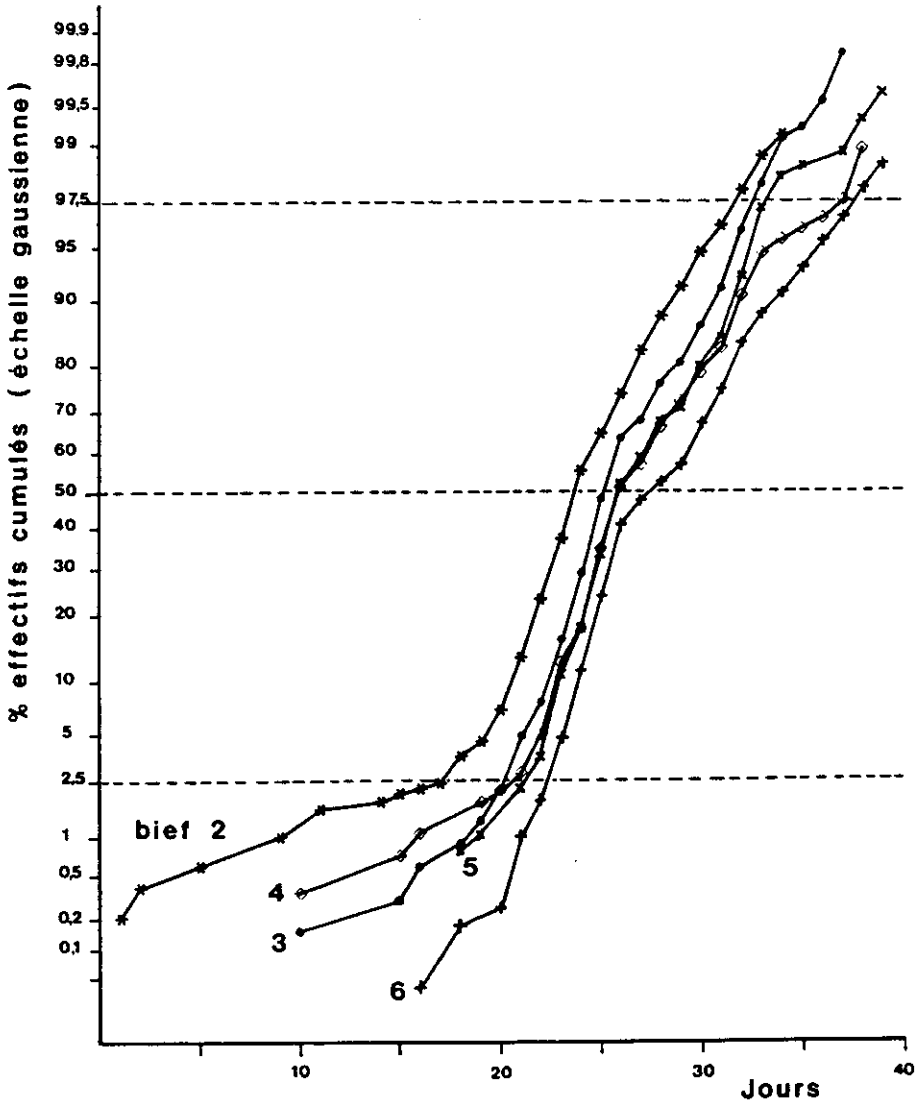


Figure 3. - Pourcentages cumulés des effectifs d'alevins échantillonnés à différentes distances de la frayère (Biefs 2 à 6) au cours de la période de dévalaison.

Figure 3. - Cumulative percentages of numbers of fry sampled at different distances from the redd (sections 2 to 6) during the period of downstream movement.



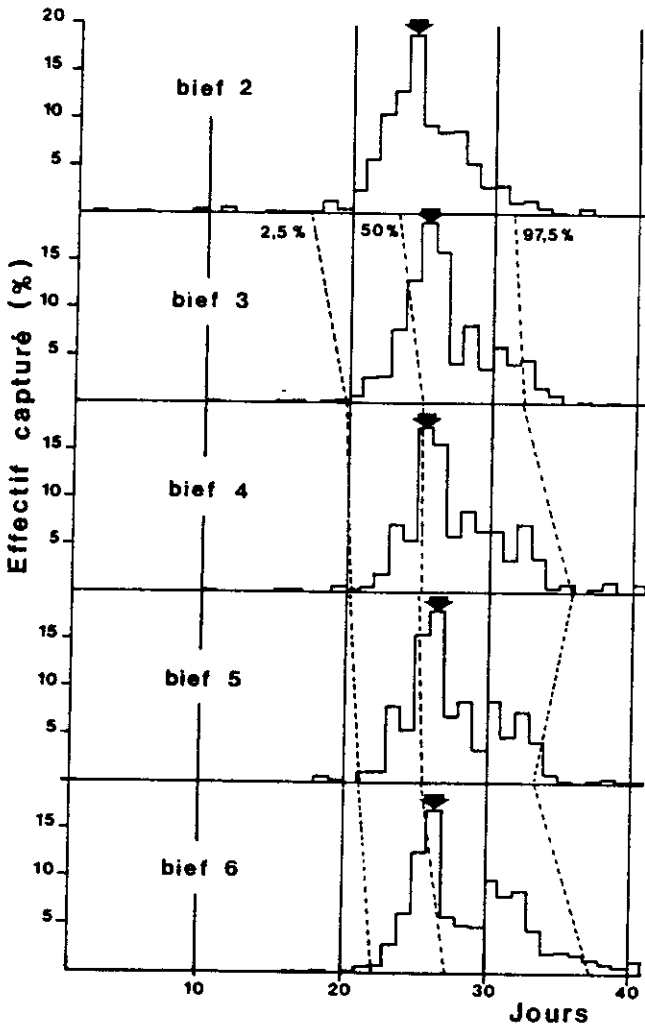


Figure 4. - Histogrammes des captures d'alevins échantillonnés à différentes distances de la frayère au cours de la période de dévalaison. Les flèches indiquent les jours modaux et les tirets relie, pour les différents biefs, les jours où 2,5 - 50 et 97,5 % des effectifs dévalants sont capturés.

Figure 4. - Catch histograms of fry sampled at different distances from the redd during the period of downstream migration. Arrows indicate modal days, dashed lines link days of 2.5 - 50 and 97.5 % cumulative catch in the different sections.

Un échantillon de 25 alevins dévalants a été prélevé dans les 5 biefs le jour 25, date proche du mode des captures (figure 4). Les poids moyens (16,7 ; 17,4 ; 16,6 ; 17,2 et 16,9 mg d'amont en aval) ne sont pas différents (analyse de variance, degrés de liberté : 4, 120 ;  $F = 1,18$  non significatif). Des effectifs trop faibles dans certains biefs ne permettent pas de comparer les tailles dans la 2ème moitié de la dévalaison.

Tableau 2. - Effectifs d'alevins dévalants capturés à différentes distances de la frayère. Le jour 1 correspond à la lère capture (6 février). J : jour moyen (*mean day*) ;  $\gamma_1$  = asymétrie (*skewness*) ;  $\gamma_2$  = aplatissement (*kurtosis*) ; P = probabilité (*probability*).

Table 2. - Numbers of downstream moving fry caught at different distances from the redd. Day 1 corresponds to the first catch of fry (February 6).

Jours	10 m	20 m	30 m	40 m	50 m
1	1	0	0	0	0
2 - 9	4	0	0	0	0
10	0	1	1	0	0
11	3	0	0	0	0
12	0	0	0	0	0
13	0	0	0	0	0
14	1	0	0	0	0
15	1	1	1	0	0
16	1	2	1	0	1
17	1	0	0	0	1
18	7	2	0	3	2
19	3	3	2	1	0
20	13	6	1	0	2
21	29	19	2	5	16
22	53	20	6	5	20
23	65	54	21	31	70
24	94	90	16	22	146
25	47	132	50	60	294
26	43	110	45	70	401
27	44	30	17	27	138
28	27	58	25	34	118
29	15	27	19	14	115
30	16	42	19	34	229
31	7	30	20	19	190
32	8	33	21	29	203
33	4	13	11	17	106
34	2	7	2	4	51
35	0	1	3	1	56
36	4	2	1	0	46
37	0	0	2	1	34
38	0	2	4	2	26
39	0	0	0	1	17
40	0	1	3	1	30
Total	493	686	283	381	2 312
J	24,5	26,3	27,4	27,3	28,7
$\gamma_1$	0,3567	0,4863	0,5809	0,33	0,4913
P	< 0,01	< 0,001	< 0,001	= 0,01	< 0,001
$\gamma_2$	3,0419	2,6154	2,7154	2,1764	2,4186
P	n.s.	< 0,05	n.s.	< 0,01	< 0,01

En résumé, la population d'alevins dévalants se disperse rapidement sur les 50 m du ruisseau expérimental. La forme des courbes de captures tout au long de cette distance montre que la dispersion est un phénomène homogène, tout au moins pendant la phase initiale (jusqu'au mode). Ensuite, une variabilité plus grande apparaît en fonction de la distance.

### 3-3-2 Répartition spatiale des alevins et sédentarité

L'effectif total d'alevins capturés dans les filets ou par pêche électrique s'élève à 6 666 individus (tableau 3), soit une survie depuis le stade oeuf embryonné de 75,3 %. L'efficacité du système de piégeage des alevins dévalants dans les biefs 2 à 5 varie de 6,7 à 12,9 % (tableau 3).

L'hypothèse d'une distribution uniforme des alevins sédentaires, conforme à la notion d'une capacité d'accueil identique pour les biefs, n'est pas soutenue par un test de  $\chi^2$  ( $\chi^2 = 90,9 > \chi^2_{4, 0,005} = 14,86$ ). En fait, on observe une augmentation significative de la densité d'alevins résidents de l'amont vers l'aval ( $r = 0,898$ ,  $P < 0,05$ ,  $n = 5$ ) ; en outre, la proportion de ces alevins par rapport à la population en transit s'élève au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la source d'ensemencement (tableau 3).

Le poids moyen des individus sédentaires est différent entre les biefs (21,2 ; 20,7 ; 21,6 ; 24,5 et 24,2 mg de l'amont vers l'aval ; effectif des échantillons  $n = 60$  ; analyse de variance  $F = 18,44$ ,  $P < 0,01$  avec 4 et 295 degrés de liberté), les alevins les plus lourds se trouvant dans les 2 biefs d'aval où la densité est la plus élevée (figure 5).

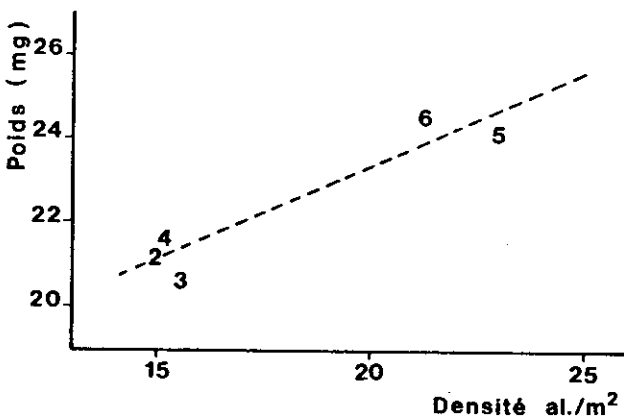


Figure 5. - Relation entre le poids et la densité d'alevins résidents capturés à l'électricité dans les différents biefs. Les données correspondantes sont indiquées par le numéro du bief.

Figure 5. - Weight-density relationships for resident fry caught with electro-fishing in different sections. The corresponding data are shown by the section number.

Tableau 3. - Répartition des captures d'alevins dévalants et résidents en fonction de la distance par rapport à la zone de frayère.

Table 3. - Catch of downstream moving and resident fry at different distances from the redd.

Bief	Captures			Alevins arrivants			% d'alevins arrivants		
	1	2	3	4	5	6	7		
2	493	418	911	6 666	6 248	6,27	7,89		
3	686	434	1 120	5 755	5 321	7,54	12,89		
4	283	424	707	4 635	4 211	9,15	6,72		
5	381	593	974	3 928	3 335	15,10	11,42		
6	2 312	642	2 954	2 954	2 312	21,73	100		
Total	4 155	2 511	6 666						

1 : alevins échantillonnés dans les filets et retirés ;

2 : alevins résidents capturés par pêche électrique ;

3 : total des captures ;

4 : alevins se présentant en amont du bief ;

5 : alevins se présentant en aval du bief (col. 4-2) ;

6 : % des alevins arrivants qui s'établissent dans le bief (2/4) ;

7 : % capturés dans les filets (1/5).

1 : fry sampled in drift nets and removed ;

2 : resident fry caught with electro-fishing ;

3 : total catch ;

4 : fry arriving at the upstream end of section ;

5 : fry arriving at downstream end of section (= 4-2) ;

6 : % of arriving fry that settle in section (= 2/4) ;

7 : % caught in drift nets (= 1/5).

---

#### 4 - DISCUSSION

---

Les alevins de saumon atlantique se déplaçant vers l'aval ont une répartition uniforme sur toute la largeur de la lame d'eau, résultat en accord avec les données de Mc DONALD (1960) pour les alevins d'*Onchorynchus kisutch* et d'*O. keta*. Cependant, dans l'expérience sur la dispersion, les filets situés côté gauche du chenal (biefs 2 et 4) ont capturé relativement moins d'alevins (7,9 et 6,7 %) que ceux placés côté droit (biefs 3 et 5 : 12,9 et 11,4 %, tableau 3). Ces différences entre les deux côtés sont certainement dues à de légères variations dans l'écoulement de l'eau causées par exemple par des configurations différentes du substrat à l'entrée des filets, malgré les précautions prises au départ pour rendre les biefs comparables. La variation constatée dans l'efficacité des pièges de capture reste toutefois compatible avec l'objectif initial de filtrer le dixième du débit, et nous estimons que les filets échantillonnent de façon représentative la population d'alevins franchissant l'aval de chaque bief.

Une bonne synchronisation existe entre les patrons journaliers d'émergence et de dévalaison quelques mètres en aval (figure 2). Cependant, la dispersion n'intervient pas nécessairement le jour même de l'émergence, résultat qui contredit l'hypothèse de GUSTAFSON-MARJANEN et DOWSE (1983) qui considéraient que, dès l'émergence en début de nuit, les alevins de saumon atlantique entraînés par la force du courant dévalent et se dispersent au cours de cette première nuit. En fait, il semblerait que chez le saumon atlantique, contrairement aux autres espèces, l'émergence a lieu aussi bien le jour que la nuit (BARREAU *et al.*, 1986). Par ailleurs, les alevins de saumon atlantique émergent progressivement (BARREAU *et al.*, 1986) et peuvent réintégrer le substrat à tout moment. Il n'est donc pas certain que le système de piégeage utilisé dans cette expérience rende compte exactement du comportement d'émergence. Il traduirait plutôt le début du comportement de dévalaison. Une méthode plus fine empêchant le retour des alevins dans le substrat (BARDONNET et GAUDIN, 1987) est nécessaire pour relier ces deux types de comportement.

Nous examinons maintenant la dispersion sous ses deux aspects, qui restent étroitement liés : celui des alevins dévalants, et celui des alevins résidents. Tout d'abord, précisons que les captures d'alevins dévalants, comptabilisés tous les matins, correspondent essentiellement à des déplacements effectués au cours de la nuit précédente (THORPE et MORGAN, 1978 ; GUSTAFSON-MARJANEN et DOWSE, 1983 ; MARTY et BEALL, 1987).

Deux vagues de dévalaison semblent avoir lieu. Au cours d'une première phase, les alevins juste émergés glissent rapidement vers l'aval, parcourant une cinquantaine de mètres en 3 ou 4 nuits (figure 4). Cette dévalaison rapide et massive, puisqu'elle concerne environ 50 % des effectifs arrivant dans un bief (figure 3), correspond au phénomène décrit par RANDALL (1982), et GUSTAFSON-MARJANEN et DOWSE (1983). Les alevins forment une cohorte homogène, présentant le même comportement de dévalaison et les mêmes caractéristiques de taille. Ces alevins sont en bonne condition et obéissent à un processus de dispersion différent de celui décrit par ELLIOTT (1986) sur des alevins de truite *S. trutta*. En effet, cet auteur trouve que 80 % des alevins capturés dans des pièges à dérive en aval des frayères sont des dévalants moribonds.

Une deuxième vague de dévalants apparaît entre le 30ème et le 34ème jour, soit environ 10-12 jours après le début de l'émergence (jour 20, figure 4). C'est à la fin de cette période que se met en place la structure territoriale chez le Saumon atlantique (KALLEBERG, 1958) ou la truite (HELAND, 1971). Les dévalants seraient alors les alevins n'ayant pu établir de territoire et qui, dominés, chercheraient des sites favorables plus en aval.

En ce qui concerne les résidents, nous constatons une augmentation vers l'aval d'une part de la densité, et d'autre part du poids. La relation positive observée entre la densité et la croissance n'est pas un résultat courant, ces deux paramètres étant généralement inversement reliés (RANDALL, 1982). En dehors d'un phénomène purement aléatoire qui ne peut pas être totalement écarté compte tenu du faible nombre de biefs, ce résultat pourrait indiquer que le chenal est plus productif en aval qu'en amont. Les invertébrés produits dans les radiers des premiers biefs peuvent dériver jusqu'aux derniers biefs et s'ajouter à leur production. Il y a donc une plus grande abondance de nourriture disponible, avec une augmentation de la capacité d'accueil dans les 20 derniers mètres. Dans la rivière, une situation similaire existe. Les frayères, généralement situées en amont d'un radier, se trouvent dans une zone moins productive localement qu'à l'aval du radier. Il peut donc être plus avantageux pour un alevin émergent d'aller sans attendre vers l'aval où les potentialités de croissance et de survie sont plus élevées. Dans le chenal, la proportion des alevins arrivant dans un bief et qui s'y fixent tend à augmenter vers l'aval (tableau 3), et plus de 50 % des alevins survivants se sont établis dans les 50 mètres en aval de la frayère (en ne tenant pas compte des alevins échantillonnés dans les filets et retirés de la population de dévalants). Dans notre situation expérimentale, nous n'avons pas pu, pour des raisons de place, déterminer la distance maximum de dévalaison ou l'intervalle de colonisation de la majeure partie de la population. Cependant, les résultats obtenus ici suggèrent que la majorité des alevins émergents s'établissent sur une distance correspondant approximativement à la longueur d'un radier, soit une cinquantaine de mètres pour une rivière comme la Nivel-

Cette dispersion initiale à l'émergence ne dépend pas directement de la densité ou de la compétition territoriale, puisqu'elle intervient avant la mise en place de la structure sociale (CUINAT et HELAND, 1979 ; HELAND, 1980). Ce serait plutôt un mécanisme qui permettrait d'éviter des densités trop élevées localement et d'utiliser plus efficacement les zones de production situées en aval de la frayère (REIMERS, 1973).

La deuxième vague d'alevins dévalants correspondrait aux émergents tardifs et aux alevins répondant aux effets de la compétition territoriale, en accord avec la notion classique de capacité d'accueil définie par CHAPMAN (1962).

Ces hypothèses doivent être testées à une plus grande échelle et dans des conditions différentes de densité. Il est également nécessaire de déterminer si les modalités de la dispersion sont modifiées par d'autres facteurs, tels que la présence de prédateurs. La compréhension des mécanismes impliqués dans le phénomène de la dispersion doit permettre de rationaliser et d'optimiser les repeuplements en alevins, selon leur stade de développement et les caractéristiques du milieu d'accueil.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARDONNET A., GAUDIN P. (1987). Optimisation de la qualité et du rendement des repeuplements en ombre commun (*Thymallus thymallus* L.). Rap. GLEMA, Univ. Claude Bernard, Lyon I, 73 p.
- BARREAU J.J., BEALL E., MARTY C. (1986). Dynamique de la dispersion d'alevins de saumons atlantique à l'émergence en relation avec la photopériode. Coll. Nat. CNRS "Biologie des Populations", Lyon, Sept. 1986. Actes du Colloque, 669-670, Univ. Claude Bernard, Lyon (Résumé).
- BEALL E., MARTY C. (1983a). Reproduction du saumon atlantique, *Salmo salar* L., en milieu semi-naturel contrôlé. *Bull. Fr. Piscic.*, 289 : 77-93.
- BEALL E., MARTY C. (1983b). Dévalaison et survie d'alevins de saumon atlantique, *Salmo salar* L., en milieu semi-naturel contrôlé. *Bull. Fr. Piscic.*, 290 : 135-148.
- CHAPMAN D.W. (1962). Aggressive behaviour in juvenile coho salmon as a cause of emigration. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 19 : 1047-1080.
- CUINAT R., HELAND M. (1979). Observations sur la dévalaison d'alevins de truite commune (*Salmo trutta* L.) dans le Lissuraga. *Bull. Fr. Piscic.*, 274 : 1-17.
- ELLIOTT J.M. (1986). Spatial distribution and behavioural movements of migratory trout, *Salmo trutta* in a Lake District stream. *J. Anim. Ecol.*, 55 (3) : 907-922.
- GODIN J.G. (1982). Migrations of salmonid fishes during early life history phases : daily and annual timing. In : E.L. BRANNON and E.O. SALO (Eds.), *Salmon and trout migratory behavior Symposium*. 22-50, June 1981. School of Fisheries, University of Washington, Seattle.
- GUSTAFSON-MARJANEN K.I., DOWSE H.B. (1983). Seasonal and diel patterns of emergence from the redd of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40 : 813-817.
- HELAND M. (1971). Observations sur les premières phases du comportement agonistique et territorial de la truite commune, *Salmo trutta* L., en ruisseau artificiel. *Ann. Hydrobiol.*, 2 (1) : 33-46.
- HELAND M. (1980). La dévalaison des alevins de truite commune, *Salmo trutta* L. I. Caractérisation en milieu artificiel. *Ann. Limnol.*, 16 (3) : 233-245.
- KALLEBERG H. (1958). Observation in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout [*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.]. *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*, 32 : 55-98.
- LE CREN E.D. (1973). The population dynamics of young trout [*Salmo trutta*] in relation to density and territorial behavior. Rapp. P-V Réun. Cons. Int. Explor. Mer., 164 : 241-246.
- MCDONALD J. (1960). The behaviour of Pacific salmon fry during their downstream migration to freshwater and salt-water nursery areas. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 17 (5) : 655-676.
- MARTY C., BEALL E. (1987). Rythmes journaliers et saisonniers de dévalaison d'alevins de saumon atlantique à l'émergence. In : M. THIBAUT et R. BILLARD (Eds.), *Restauration des rivières à saumons*, 283-290, INRA Publication, Paris.
- MARTY C., BEALL E., PAROT G. (1986). Influence de quelques paramètres du milieu d'incubation sur la survie d'alevins de saumon atlantique, *Salmo salar* L., en ruisseau expérimental. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.*, 71, 3 : 349-361.
- NORTHCOTE T.G. (1978). Migratory strategies and production in freshwater fishes. In : S.D. GERKING (Ed.), *Ecology of freshwater fish production*, 326-359, Blackwell Scient. Publ., Oxford.
- PHILLIPS R.W., KOSKI K.V. (1969). A fry trap method for estimating salmonid survival from egg deposition to fry emergence. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 26 : 133-141.
- PORTER T.R. (1973). Fry emergency trap and holding box. *Prog. Fish-Cult.*, 35 : 104-106.
- RANDALL R.G. (1982). Emergence, population densities and growth of salmon and trout fry in two New Brunswick streams. *Can. J. Zool.*, 60 (10) : 2239-2244.

REIMERS P.E. (1973). The length of residence of juvenile fall chinook salmon in Sixes River, Oregon. Fish Commission of Oregon Research reports, 4 (2), 42 p.

SOKAL R.R., ROHLF F.J. (1969). *Biometry*. Freeman and Co., San Francisco. 776 p.

THORPE J.E., MORGAN R.I.G. (1978). Periodicity in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolt migration. *J. Fish. Biol.*, 12 : 541-548.