



**HAL**  
open science

## Reproduction du saumon atlantique, *Salmo salar* L., en milieu semi-naturel controle

Edward Beall, C. Marty

► **To cite this version:**

Edward Beall, C. Marty. Reproduction du saumon atlantique, *Salmo salar* L., en milieu semi-naturel controle. Bulletin francais de Pisciculture, 1983, 289, pp.77-93. hal-02728736

**HAL Id: hal-02728736**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02728736>**

Submitted on 2 Jun 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## **REPRODUCTION DU SAUMON ATLANTIQUE, SALMO SALAR L. EN MILIEU SEMI-NATUREL CONTROLÉ**

**E. BEALL \* , C. MARTY \***

### **RÉSUMÉ**

Un ruisseau artificiel expérimental (chenal de fraie) a été réalisé sur un affluent de la Haute Nivelle au Pays Basque. Le dispositif est caractérisé par un environnement quasi naturel où certains paramètres (débit, profondeur d'eau et vitesse du courant, granulométrie) peuvent être manipulés ou contrôlés.

En décembre 1981, 5 couples de Saumon atlantique (*Salmo salar* L.) introduits dans le chenal ont frayé naturellement. Le nombre de frayères et la surface moyenne occupée par femelle ont été précisés, ainsi que la durée de formation d'une frayère. Des observations ont été faites sur le comportement de reproduction, la répartition des frayères et le taux de surcreusement dans des conditions de densité faible. L'influence de la vitesse du courant et de la température sur le déroulement de la fraie est suggérée. L'estimation de la fécondité et du taux de rétention d'ovules a permis d'évaluer le succès de la reproduction. Les résultats relatifs à la survie pendant l'incubation et aux modalités de l'émergence et de la dévalaison des alevins seront présentés dans un prochain article.

### **ABSTRACT**

An artificial stream (experimental spawning channel) was built on a small tributary of the Nivelle River in the Basque country. The channel provides a nearly natural environment where some parameters (water flow, depth and velocity, gravel composition) can be manipulated or controlled.

In December 1981, 5 pairs of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) released in the channel spawned naturally. Average redd number and area per female were determined, as well as duration of redd building. Observations on spawning behaviour, redd distribution and surimposition were made under conditions of low spawner density. Influence of water velocity and temperature on spawning activity was suggested. Estimates of fecundity and egg retention allowed evaluation of spawning success. A later paper will report on results relating to survival during incubation and patterns of emergence of fry from the gravel.

---

\* Laboratoire d'Écologie des Poissons et d'Aménagement des Pêches I.N.R.A. - Centre de Recherches Hydrobiologiques - B.P. 3 SAINT-PÉE-SUR-NIVELLE - 64310 ASCAIN.

## 1. INTRODUCTION

La restauration des stocks de Saumon atlantique de nos rivières suppose deux types d'interventions complémentaires, l'amélioration du milieu et le repeuplement. Malgré l'importance des effectifs de sujets d'élevage relâchés, les résultats sont souvent décevants (CLAY, 1961) sans que l'on puisse systématiquement incriminer la dégradation du milieu d'accueil; en fait, le conditionnement à un environnement artificiel des sujets d'élevage leur confère une moindre "rusticité" ou aptitude à survivre en milieu naturel que leurs congénères sauvages (MEAD et WOODHALL, 1968; BARDACH *et al.*, 1972).

L'efficacité de la reproduction naturelle dépend des mortalités, parfois très importantes, durant l'incubation (GANGMARK et BAKKALA, 1960). Les crues et les dépôts de sédiments sont considérés comme les principales causes de ces mortalités (HOBBS, 1937; GANGMARK et BAKKALA, 1960; LUCAS, 1960; Mc NEIL, 1966; HARRIS, 1970).

Le contrôle de ces facteurs dans un chenal de fraie, où les conditions optimales de la frayère naturelle sont réunies, permet une augmentation considérable de la production d'alevins, tout en évitant les effets néfastes de l'environnement artificiel de la pisciculture (CHILDERHOSE et TRIM, 1981). Ainsi, les chenaux de fraie associent, pour les jeunes stades, les avantages de la production de masse de l'élevage intensif à la meilleure rusticité du poisson sauvage. Ils ont été construits principalement en Amérique du Nord: Colombie Britannique, Californie, Oregon, Washington et Alaska pour les différentes espèces de saumons du Pacifique (BEVAN et KIPPOLA, 1962) et Terre Neuve pour le Saumon atlantique (PRATT *et al.*, 1974). Des rivières artificielles ont également été réalisées en Tasmanie pour la Truite arc-en-ciel (SLOANE, 1979) et en Nouvelle Zélande pour cette même espèce, la Truite commune et le Saumon sockeye. Lorsque ces structures sont implantées dans des sites judicieusement choisis, elles donnent d'excellents résultats et contribuent largement au maintien ou au redressement des stocks.

Dans le cadre du "Plan Saumon" et grâce au concours financier de la Direction de la Protection de la Nature (crédits FIANE), le Laboratoire d'Ecologie des Poissons de l'I.N.R.A. à St-Pée-sur-Nivelle a construit en 1980 une rivière artificielle expérimentale sur un affluent de la Haute Nivelle au Pays Basque, le Lapitxuri.

Un tel ouvrage permet d'approfondir les connaissances sur la biologie de la reproduction du Saumon atlantique. Les différents paramètres ayant une influence sur le succès de la reproduction et la production d'alevins peuvent être évalués et les conditions optimales d'utilisation définies.

D'autre part, la production importante d'alevins quasiment sauvages permettra d'aider efficacement à la reconstitution du stock de saumons de la Nivelle et de prendre le relais de l'effort d'élevage intensif de smolts réalisé à la pisciculture de St-Pée-sur-Nivelle depuis 1971.

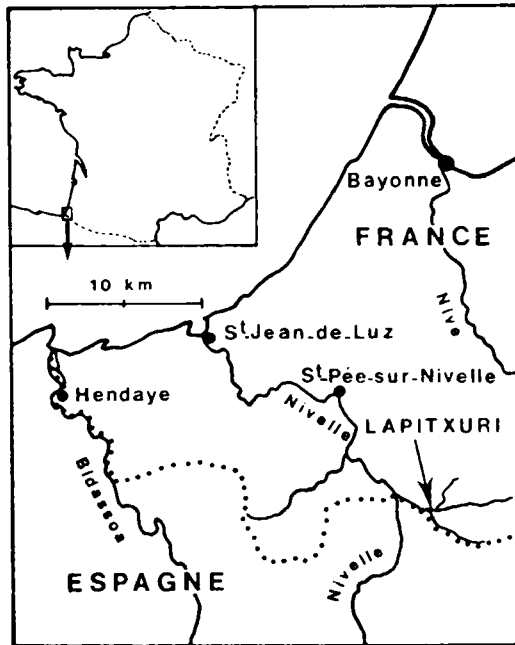
Cet article présente le dispositif expérimental et les résultats d'une étude préliminaire menée en automne 1981 sur le déroulement de la fraie dans ce chenal.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 2.1. Situation

Le domaine expérimental du Lapitxuri est situé à 15 km du centre I.N.R.A. de St-Pée-sur-Nivelle (fig. 1), par 43°17' de latitude N et 1°28' de longitude W à 100 m d'altitude, au confluent de deux torrents de montagne, le Lapitxuri et l'Aitzaguerria, petits affluents de la Haute Nivelle. Ces derniers coulent sur des terrains d'origine primaire formés en majeure partie de schistes et de quartzite.

L'imperméabilité du socle paléozoïque et la stabilité du bassin versant, recouvert en partie de forêts, donnent à ces ruisseaux un débit relativement fort et régulier et des fonds très propres, constitués essentiellement de sable et de graviers mélangés à des blocs de moyenne grosseur. Les eaux des deux ruisseaux se troublent peu fréquemment et pour de courtes durées.



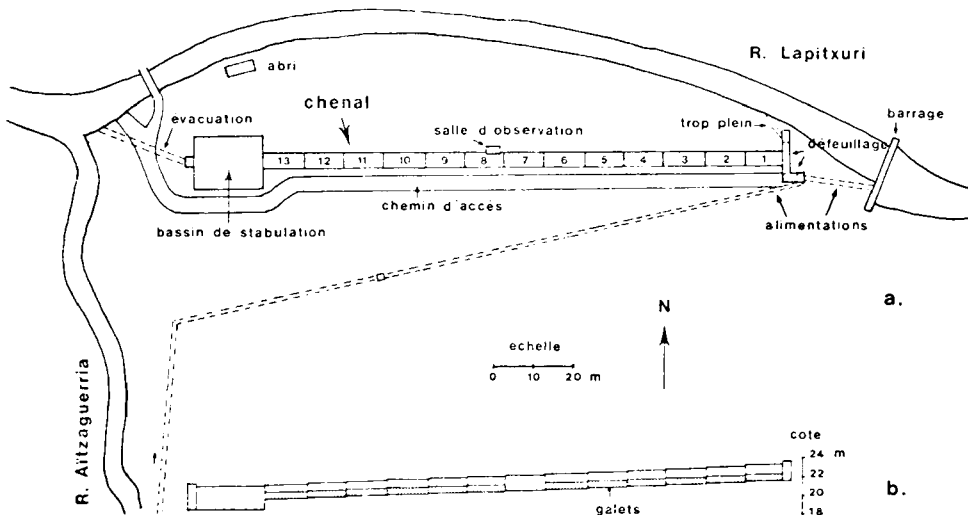
**Figure 1 : Situation du domaine expérimental du Lapitxuri**

Les débits extrêmes observés sont de l'ordre de 0,06 à 10 m<sup>3</sup>/s pour le Lapitxuri et de 0,03 à 2 m<sup>3</sup>/s pour l'Aitzaguerria. Leur température hivernale ne descend pas en-dessous de 4° C et les maxima d'été ne dépassent 18° C qu'exceptionnellement.

L'intérêt du site est multiple :

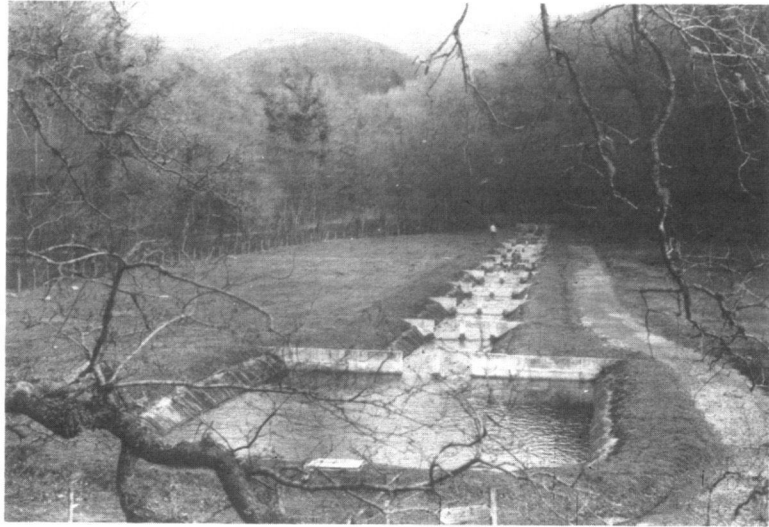
- absence de pollution d'origine humaine ou agricole en amont ;
- alimentation en eau assurée par deux sources distinctes renforçant la sécurité et la fiabilité expérimentales ;
- pente importante permettant une grande souplesse de manipulation ;
- terrain totalement hors crue.

## 2.2. Description du milieu expérimental

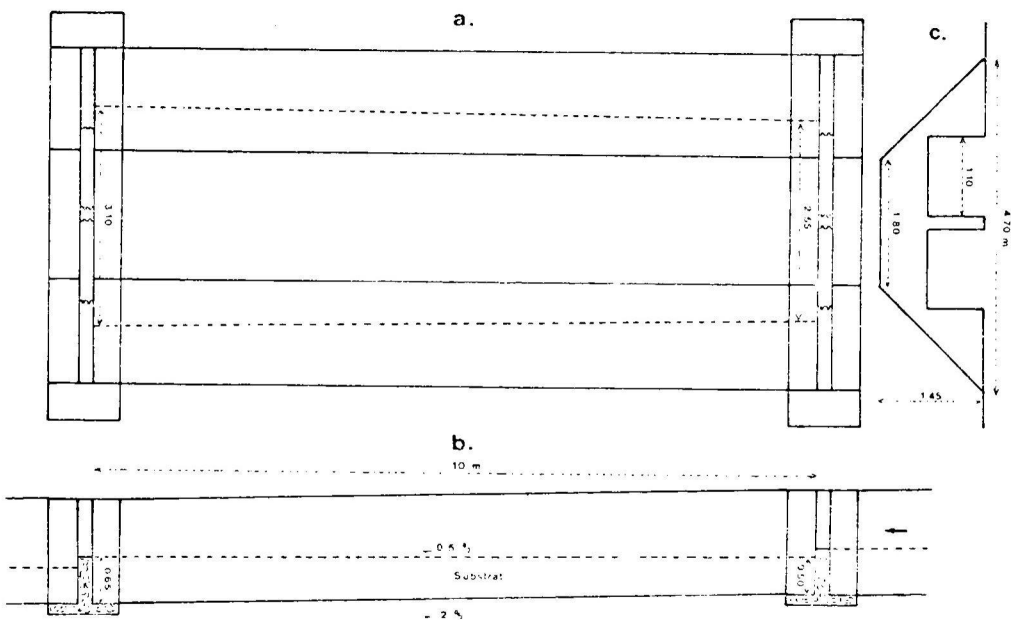


**Figure 2 : Plan (a) et coupe en long (b) du dispositif expérimental**

Deux petites retenues d'eau permettent de capter une partie du débit de chaque ruisseau et d'alimenter, séparément ou conjointement, le chenal de fraie (fig. 2 et 3). Celui-ci est constitué d'une succession de 13 biefs, chacun mesurant 10 m de long et 2,8 m de large en moyenne au niveau du substrat (fig. 4). Les parois sont inclinées à 45° et le lit est tapissé d'une membrane bitumeuse "Colétanche" pour assurer une étanchéité soignée, destinée à prévenir le passage des alevins d'un bief à l'autre. Chaque bief est rempli d'une couche de 50 à 65 cm d'épaisseur de galets roulés de rivière, calibrés de 1 à 8 cm, offrant une surface utile de frayère d'environ 28 mètres carrés. La pente générale de l'ouvrage est de 2%, celle de la surface du substrat dans chaque bief est réglée à 0,5% (fig. 4).



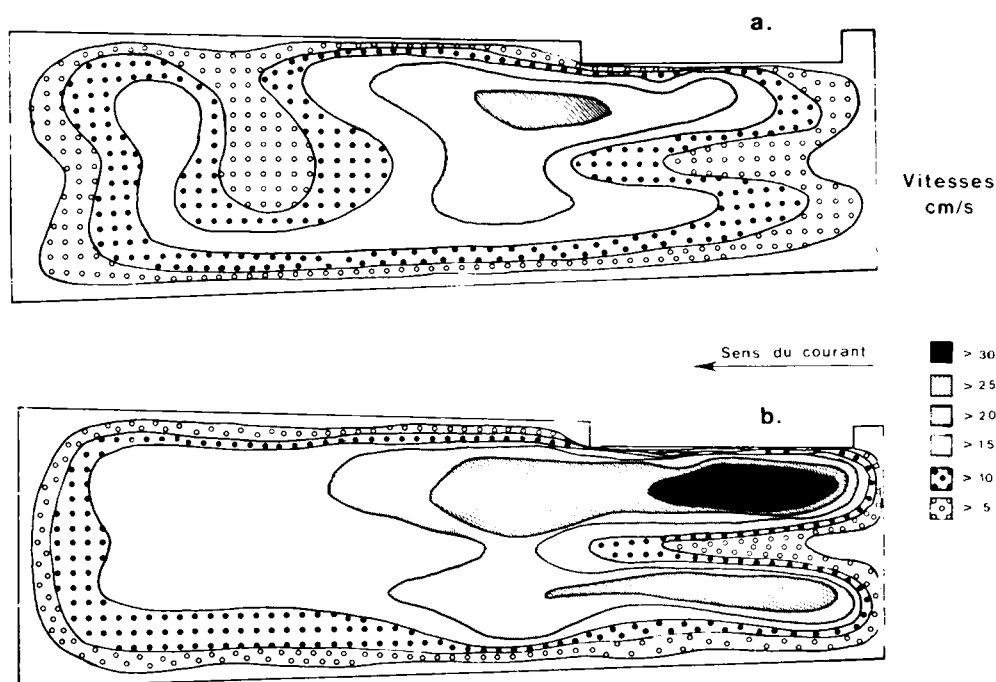
**Figure 3 : Vue d'ensemble du chenal de fraie et du bassin de stabulation**



**Figure 4 : Schéma d'un bief et des modules de séparation**  
a et b : plan et coupe en long  
c : coupe transversale d'un module de séparation

Les biefs sont séparés par des modules en béton (fig. 3 et 4) permettant de rattraper la différence de pente (15 cm de dénivellation d'un bief à l'autre) et équipés de rainures dans lesquelles peuvent être insérés, suivant les besoins, planches, grilles ou filets-pièges. Vitesse du courant et profondeur peuvent être modulées, pour un débit donné, par l'adjonction de planches à l'aval de chaque bief. Toutefois, en raison de la pente du substrat et d'irrégularités de sa surface, les profondeurs et les vitesses du courant varient entre l'aval et l'amont d'un même bief. La figure 5 présente à titre indicatif la répartition des écoulements à 5 et 15 cm du fond, pour un débit de 113 l/s lorsque les planches de 20 cm de haut sont installées en aval du bief.

Le débit admissible varie de quelques l/s à 400 l/s selon la présence ou le type des grilles de séparation. Celles-ci ont une surface utile de 0,6 m<sup>2</sup> et sont équipées soit de barreaux en bois espacés de 2 cm pour le contrôle des géniteurs pendant la reproduction, soit de treillis métallique de 2,5 mm de vide de maille pour le contrôle des alevins pendant l'émergence et la dévalaison. Le débit est réglé par des vannes d'admission et ce trop plein en fonction du niveau des ruisseaux et des besoins expérimentaux.



**Figure 5 : Répartition des écoulements à 5(a) et 15 cm (b) de profondeur dans le bief 8, pour un débit de 113 l/s**

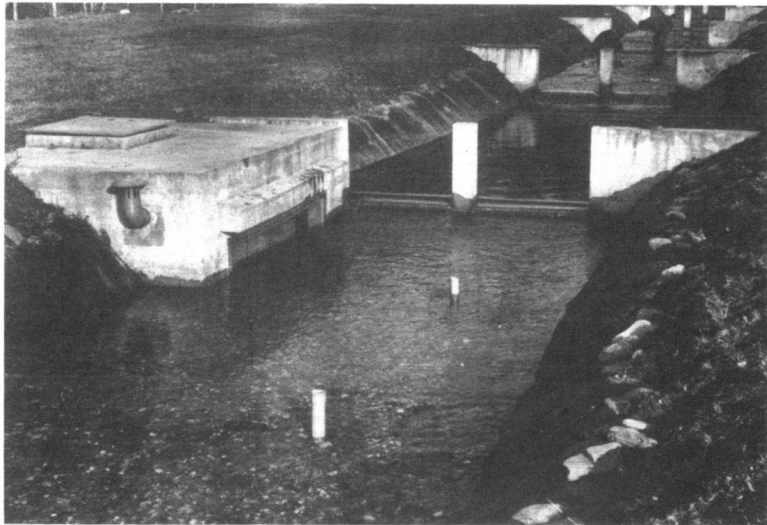
Les apports de feuilles et de débris flottants sont éliminés par un double système de défeuillage. Le premier, actionné par une roue à aube, est automatique (fig. 6). Le second, constitué de grilles horizontales, arrête les débris les plus fins.

Une petite salle accolée à la paroi du bief 8 (fig. 7) est dotée d'une vitre de 2 m de long par 0,75 m de haut. Elle permet de voir toute la tranche d'eau et une partie de la couche de gravier. On peut ainsi observer dans de bonnes conditions le comportement des poissons, adultes et juvéniles, dans leur milieu.

Le chenal aboutit à un bassin de stabulation vidangeable (fig. 3), de 16 m de long sur 12,5 m de large et 2 m de profondeur, dans lequel sont libérés les saumons quelques semaines avant la reproduction. Le bief 7, situé au milieu du chenal, est vide de gravier et offre une zone de repos intermédiaire aux géniteurs, de 0,6 à 0,8 m de profondeur.



**Figure 6 : Grille de défeuillage**



**Figure 7 : Salle d'observation et bief 8 (débit réduit pendant l'incubation)**

### **2.3. Matériel biologique**

Au cours de l'automne 1981, aussitôt après leur capture par pêche électrique dans la Nivelle, les saumons sont amenés à la pisciculture de St-Pée où ils sont examinés (marques, blessures), mesurés et pesés. Quelques écailles sont prélevées et une injection intramusculaire d'antibiotique (1 ml de Terramycine (1) par kg) est effectuée pour prévenir les risques d'infection. Cinq mâles et cinq femelles en bon état, tous des castillons (âge 1+ 1+) issus de la souche autochtone, sont utilisés dans cette expérience. Les caractéristiques de ces reproducteurs sont présentées dans le tableau 1.

(1) Chlorhydrate d'oxytétracycline.

**Tableau 1 : Caractéristiques des saumons adultes libérés dans le chenal le 19 novembre 1981.**

| N° du saumon | Sexe | Long. totale (mm) | Poids (g) | Date du retrait | Observations lors du retrait |
|--------------|------|-------------------|-----------|-----------------|------------------------------|
| 13           | F    | 730               | 2 920     | 19/12           | morte, pondue                |
| 14           | F    | 720               | 2 880     | 14/12           | malade, non pondue           |
| 15           | F    | 660               | 2 240     | 14/12           | mourante, pondue             |
| 16           | F    | 680               | 2 170     | 19/12           | mourante, pondue             |
| 17           | F    | 722               | 2 730     | 28/12           | vivante, pondue              |
| 18           | M    | 708               | 2 520     | 28/12           | vivant                       |
| 19           | M    | 730               | 2 680     | 19/12           | mort                         |
| 20           | M    | 676               | 2 110     | 25/12           | mort                         |
| 21           | M    | 690               | 2 160     | 14/12           | mort                         |
| 22           | M    | 715               | 2 600     | 22/12           | mourant                      |

Huit poissons sont libérés dans le bassin de stabulation et deux femelles dans le bief 7, le 19.11.81.

A partir de cette date et jusqu'à la fin des observations (28.12.81) des relevés de l'activité de reproduction, de l'évolution des frayères et de la position des géniteurs sont effectués tous les matins et certains soirs entre 17 h et minuit. Une "frayère" est considérée dans cette étude comme une zone de substrat fraîchement bouleversée formant une unité homogène dans l'espace et le temps, par opposition à un "grattage" qui est une zone ponctuelle de creusement sans continuité dans le temps. En raison du petit nombre de géniteurs, une grille à barreaux est placée en amont du bief 6 pour limiter leur déplacement vers l'amont du chenal. L'activité de fraie n'est en nulle autre façon entravée. Cependant, une femelle gravement atteinte par une mycose et ne paraissant pas en état de frayer normalement a été ramenée à la pisciculture où ses œufs ont été recueillis et fécondés artificiellement.

Après la reproduction, 7 des 9 saumons restants ont été trouvés morts ou mourants (tabl. 1). Toutes les femelles ont été examinées quant au nombre d'ovules non pondus.

#### **2.4. Paramètres environnementaux**

Tous les matins, la température de l'eau (thermomètre maxi-mini) et la hauteur d'eau en tête du chenal sont enregistrées. Une courbe de tarage permet de déterminer les débits correspondants.

Lors des crues, fréquentes en cette saison, les vannes d'alimentation sont baissées pour réduire le débit et la quantité importante de feuilles et de débris divers qui pourraient entraîner un colmatage des grilles et la mise à sec du chenal. Même en cas de diminution du débit, les géniteurs disposent d'une colonne d'eau suffisante pour frayer, grâce à l'adjonction de planches de 20 cm de haut à l'aval de chaque bief. Ceux-ci comportent également en amont une zone de 0,4 à 0,5 m de profondeur sur 1 m de longueur, où les poissons peuvent se reposer et s'abriter. En raison des crues, les débits enregistrés ont été très variables entre le 19 novembre et le 28 décembre (36 à 155 l/s) pour une valeur moyenne de 100 l/s. L'influence de ces variations sur les vitesses moyennes et extrêmes près du fond a été déterminée dans les biefs 6 et 8 avec un moulinet OTT (tabl. 2), en dehors de la période de fraie pour ne pas gêner la reproduction. Pendant cette période, la température moyenne de l'eau a varié de 8,5 à 13°C entre un minimum de 7,5°C le 3 décembre et un maximum de 14,5°C le 24 novembre. La concentration en oxygène de l'eau est toujours à saturation.



**Tableau 2 : Vitesse du courant à 5 cm du fond et profondeur mesurées à différents débits dans les biefs 6 et 8 (moyennes et extrêmes de 15 mesures).**

| Débit<br>l/s | Bief 6                           |                                   | Bief 8                           |                                   |
|--------------|----------------------------------|-----------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------|
|              | Vitesse (cm/s)<br>moy.(extrêmes) | Profondeur (cm)<br>moy.(extrêmes) | Vitesse (cm/s)<br>moy.(extrêmes) | Profondeur (cm)<br>moy.(extrêmes) |
| 36           | 5,3 ( 0-13,3)                    | 18,0 (11-25)                      | 9,2 (7,1-13,3)                   | 20,5 (14-26)                      |
| 82           | 13,8 ( 0-34,7)                   | 20,4 (12-29)                      | 11,7 (7,1-15,4)                  | 22,9 (16,5-30)                    |
| 102          | 14,7 ( 0-32,2)                   | 21,8 (15-29)                      | 12,9 (7,1-17,5)                  | 24,3 (17-31)                      |
| 149          | 18,8 (11,2-37,1)                 | 24,2 (15-30)                      | 16,3 (11,2-27,3)                 | 26,8 (20-36,5)                    |

### 2.5. Evaluation du succès de la reproduction

La fécondité relative moyenne est déterminée à partir d'un lot de 15 femelles castillons de la souche autochtone de la Nivelle, mortes avant la ponte lors des années de contrôle 1977 à 1981.

Le succès de la reproduction est évalué en terme d'œufs effectivement pondus. Il est estimé en retranchant le nombre d'ovules restant dans la cavité abdominale (œufs non pondus) de la fécondité estimée de chaque femelle.

## III - RÉSULTATS

### 3.1. Caractéristiques de la fraie

Du 19 au 30 novembre, aucune frayère n'est commencée dans l'un des sept biefs accessibles du chenal. Tous les jours, 1 à 6 saumons sont vus en différents endroits en dehors du bassin dans lequel demeurent en permanence 4 à 5 poissons.

Une femelle est observée le 28 novembre en train de creuser le fond du bassin de stabulation. Aussi, lors de la baisse de niveau consécutive à la crue du 1er décembre, les six saumons trouvés dans le bassin (3 femelles et 3 mâles) sont transférés dans le chenal et l'aval du bief 12 est fermé par des grilles.

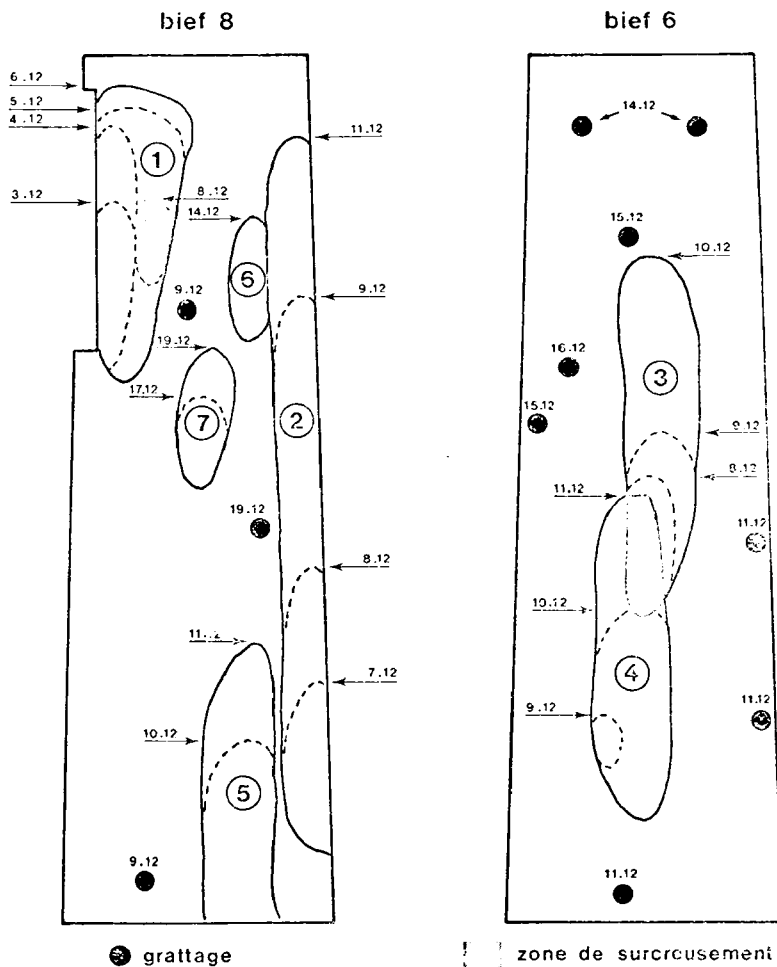
#### 3.1.1. Les frayères

La première frayère apparaît au cours de la nuit du 2 au 3 décembre dans le bief 8. D'après les observations journalières, la période de reproduction dure du 2 au 19 décembre et 7 frayères distinctes sont constituées (fig. 8) dans les biefs 6 et 8 exclusivement.

Les 4 premières frayères sont les plus importantes (2,6 à 4 m<sup>2</sup> de superficie) et ont été creusées en 3 à 6 jours. Les 3 autres sont constituées en une ou deux journées seulement et sont plus petites (0,6 à 2,4 m<sup>2</sup>) (tabl. 3).

Une frayère consiste en une succession, de l'aval vers l'amont généralement, de poches ou "nids" creusés par la femelle. Une poche mesure de 15 à 25 cm de profondeur et de 40 à 70 cm de diamètre. Aussitôt après avoir pondu, la femelle creuse juste en amont, avec pour résultat l'enfouissement des œufs par le gravier dégagé et la formation d'une nouvelle poche, dans laquelle la femelle pourra éventuellement pondre à nouveau. Dans une journée, la femelle peut ainsi progresser d'un mètre ou plus : la frayère 2 avance de 3 m entre le 8 et le 9 décembre (fig. 8), et garde une forme très allongée (largeur

**Figure 8 : Distribution spatiale et temporelle des frayères, numérotées dans l'ordre chronologique d'apparition, dans les 2 biefs du chenal où a lieu la reproduction. La date est indiquée à côté de chaque nouvel accroissement des frayères.**



**Tableau 3: Dates de creusement - surface des frayères - conditions environnementales enregistrées lors de leur formation. Moyennes calculées pour les périodes correspondant à chaque frayère.**

| Numéro chronologique | Dates de creusement | Durée totale (jours) | Surface (m <sup>2</sup> ) | Débit (l/s) moy. (extrêmes) | Température (°C) moy. (extrêmes) |
|----------------------|---------------------|----------------------|---------------------------|-----------------------------|----------------------------------|
| 1                    | 2 au 8 déc.         | 6                    | 2,6                       | 108 (77-155)                | 9,5 (7,5-11,5)                   |
| 2                    | 6 au 11 déc.        | 5                    | 4,0                       | 108 (82-125)                | 10,7 (8,5-12,5)                  |
| 3                    | 7 au 10 déc.        | 3                    | 3,1                       | 115 (100-125)               | 10,6 (8,5-12)                    |
| 4                    | 8 au 11 déc.        | 3                    | 2,8                       | 115 (113-119)               | 11,4 (10,5-12,5)                 |
| 5                    | 9 au 11 déc.        | 2                    | 2,4                       | 114 (113-116)               | 11,5 (10,5-12,5)                 |
| 6                    | 14 au 15 déc.       | 1                    | 0,6                       | 92 (92-92)                  | 12 (11-12,5)                     |
| 7                    | 16 au 19 déc.       | 3                    | 0,8                       | 134 (125-149)               | 11 (8-12,5)                      |

50 à 60 cm). D'autres frayères sont plus larges, car la femelle peut creuser également sur les côtés de la poche, ou sur une zone déjà utilisée (frayère 1). Les dimensions de la frayère sont donc très variables, une bonne partie de sa surface étant constituée de déblais. Elle se termine en amont par une dépression et comporte dans son grand axe une série de monticules peu élevés.

Des grattages ponctuels sont observés dans les biefs 6 et 8 (fig. 8), mais également dans les biefs 9 et 10. Un grattage est identique à une poche au début de sa formation et ne dépasse pas 15 cm de profondeur et 40 cm de diamètre. Plusieurs de ces grattages ont été sondés, mais aucun œuf n'y a été trouvé.

Certaines frayères ont pu être creusées par des femelles différentes. C'est le cas de la frayère 1 sur laquelle ont été observées, le 8 décembre, 2 femelles distinctes en pleine activité de fraie, l'une le matin, l'autre le soir, alors que les 6 et 7 décembre, aucune activité n'y avait été enregistrée (fig. 8). La frayère 2, très allongée, a peut-être été creusée par deux femelles successivement puisqu'une interruption dans sa progression a été constatée entre les 9 et 11 décembre.

Ainsi, quatre femelles ayant effectivement pondu, chacune creuse donc environ 2 frayères pour une surface moyenne de 4,1 m<sup>2</sup>/femelle (grattages exclus).

### 3.1.2. Activités de fraie

#### 3.1.2.1. Rythme d'activité

La comparaison des effectifs présents dans les biefs 6 et 8 lors de 8 observations faites matin et soir (tabl. 4) montre que les saumons ont tendance à occuper les frayères plutôt le soir (26 individus) que le matin (11) ( $p < 0,025$ ; test de  $\chi^2$ ). Une seule femelle est observée en pleine activité de fraie le matin, mais 4 sont dénombrées le soir. Cependant, les proportions de mâles et de femelles ne varient pas significativement entre le matin et le soir.

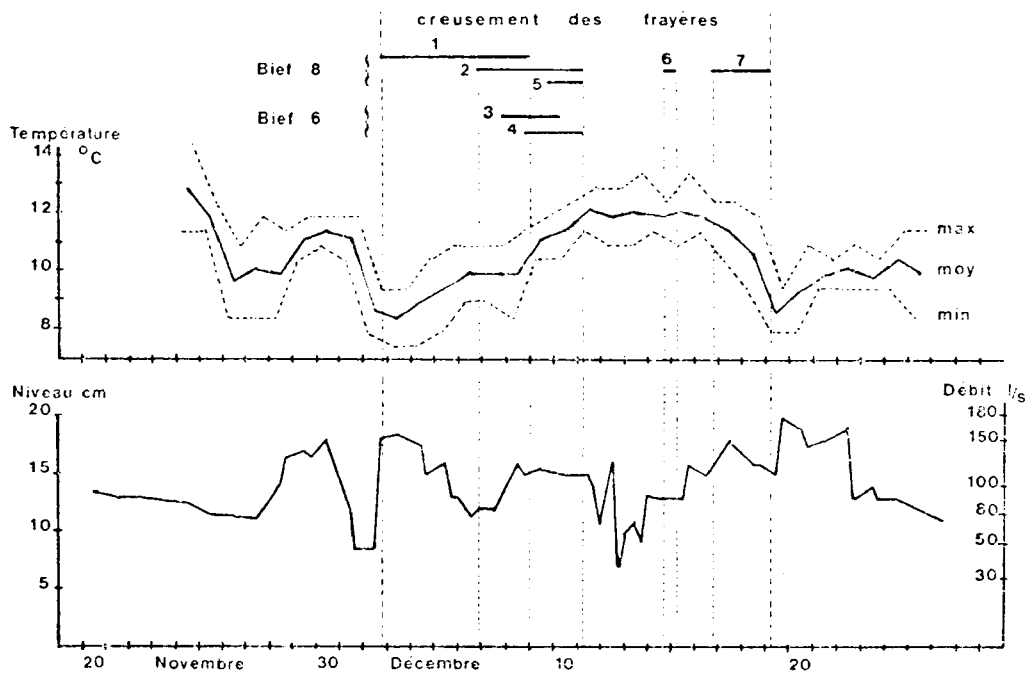
**Tableau 4 : Nombre et activité des saumons observés sur les frayères (biefs 6 et 8) le matin et le soir. Sont considérés comme actifs les poissons en train de participer aux différentes phases de la reproduction et comme inactifs ceux qui se tiennent immobiles sur les frayères ou à proximité, ou non engagés dans des activités de fraie.**

| Date  | MATIN |         |         |          |       | SOIR  |         |         |          |       |
|-------|-------|---------|---------|----------|-------|-------|---------|---------|----------|-------|
|       | Mâle  |         | Femelle |          | Total | Mâle  |         | Femelle |          | Total |
|       | actif | inactif | active  | inactive |       | actif | inactif | active  | inactive |       |
| 4/12  |       | 1       |         | 1        | 2     | 1     |         | 1       |          | 2     |
| 5     |       | 1       |         |          | 1     |       | 1       |         |          | 1     |
| 6     |       | 1       |         |          | 1     |       |         |         |          | 0     |
| 8     | 1     |         | 1       |          | 2     | 1     | 1       | 2       | 1        | 5     |
| 11    | 1     | 1       |         | 1        | 3     |       | 3       |         | 2        | 5     |
| 13    |       | 1       |         |          | 1     |       | 4       |         | 2        | 6     |
| 14    |       |         |         |          | 0     | 2     |         | 1       |          | 3     |
| 18    |       |         |         | 1        | 1     |       | 2       |         | 2        | 4     |
| Total | 2     | 5       | 1       | 3        | 11    | 4     | 11      | 4       | 7        | 26    |

#### 3.1.2.2. Influence du débit et de la température

Le tableau 3 et la figure 9 indiquent que la majeure partie des frayères sont formées lorsque le débit moyen est supérieur à 100 l/s dans le chenal, ce qui correspond à une vitesse moyenne du courant près du fond d'environ 13 cm/s (tabl. 2). Il faut cependant noter que, en raison de l'hétérogénéité et de la pente relativement élevée du

substrat, les écoulements sont assez variables et que, même à des débits faibles, la vitesse peut atteindre ponctuellement 35 cm/s (tabl. 2), le plus fort courant étant enregistré devant la salle d'observation (fig. 5).



**Figure 9 : Variations du débit et de la température et activité de fraie pendant la période de présence des géniteurs de saumon atlantique dans le chenal (niveau d'eau lu sur l'échelle limnimétrique de la prise d'eau et débits correspondants déterminés par la courbe de tarage).**

La frayère 1 commence avec un débit de plus de 150 l/s et sa progression vers l'amont est stoppée par l'extrémité du bief. Après une interruption de 2 jours correspondant à une baisse du débit aux alentours de 80 l/s, l'activité des géniteurs sur cette frayère reprend le 8 décembre lorsque le débit est à nouveau supérieur à 100 l/s.

Les frayères 3, 4 et 5 apparaissent toutes pendant la période de niveau stable du 8 au 11 décembre et la frayère 2 commence un peu plus tôt, à un niveau correspondant à un débit de 82 l/s, pour s'arrêter également le 11, date à partir de laquelle commence une période instable de crues nécessitant la diminution du débit. Une seule frayère (n°6) est alors observée; commencée dans l'après-midi du 14, elle n'est pas prolongée le lendemain. La dernière frayère est creusée en période de débit élevé.

On remarquera que, lors des 2 visites quotidiennes des 11 et 13 décembre, aucune des 5 femelles vues à proximité des frayères n'est engagée dans des activités de fraie (tabl. 4).

Le rôle de la température de l'eau est plus difficile à déterminer, l'activité de fraie ayant lieu entre 7,5 et 12,5° (tabl. 3).

La fraie commence après une baisse rapide de la température moyenne de 11° C à moins de 9° C le 2 décembre (fig. 9) et s'arrête simultanément sur 3 frayères lorsqu'elle dépasse 12° C le 11 décembre, alors que le débit est encore supérieur à 80 - 100 l/s. Du 11 au 16 décembre, la température moyenne est légèrement supérieure à 12° C et on n'observe qu'une seule petite frayère. La dernière frayère est formée à nouveau lors d'une baisse accentuée de la température, de 12 à 9° C.

### 3.1.2.3. Comportement de fraie

Les géniteurs n'ont pas été marqués individuellement au cours de cette première expérience, en conséquence il a été difficile de suivre leur activité individuelle.

Toutefois, la présence de certaines blessures ou taches en des endroits précis du corps a permis de caractériser certains poissons sur de courtes périodes, les champignons envahissant très rapidement ces blessures et rendant malaisée leur identification ultérieure.

Une ponte complète et le comportement des géniteurs ont pu être observés et filmés le 9 décembre dans le bief 6 sur la frayère 3 entre 10 h 45 et 11 h 40 (heure locale). A notre arrivée, un couple se tient sur la frayère et en l'espace de 5 mn, la femelle exécute 10 creusements. Puis le couple s'en va à 3 m en aval, peut-être dérangé par notre présence, mais revient aussitôt. Les saumons restent immobiles pendant 12 mn, ensuite la femelle se remet à creuser, 6 fois en 16 minutes. Au cours de cette période, le mâle qui se tient légèrement en retrait, vient par 3 fois se mettre tout contre la femelle et deux fois lui touche le flanc avec le museau. En une occasion, il passe au-dessus de son pédoncule caudal, la femelle creuse aussitôt après et tous les deux se mettent côte à côte au fond de la poche. La femelle est inclinée sur le côté et on distingue nettement la gueule grande ouverte des 2 saumons. Un petit nuage de laitance indique que la ponte a eu lieu. Aussitôt après la femelle se met à creuser avec frénésie juste en amont, ou sur les côtés de la poche, 16 fois dans les 10 minutes suivantes, à intervalles de 15 à 60 secondes. Le mâle qui est resté à proximité continue sa cour et régulièrement vient contre elle flanc contre flanc (8 fois), passe sur son pédoncule caudal (4 fois) ou la touche sur le flanc avec le museau (1 fois).

Certains de ces comportements ont pu être observés avec plus de précision à travers la vitre de la salle d'observation, lors du creusement des frayères 1 et 6.

La femelle creuse en se mettant de côté, face au courant, et en donnant de rapides coups de queue (une demi-douzaine) au-dessus du substrat, ce qui a pour effet de déloger les particules de sédiments et les petits graviers qui sont entraînés vers l'aval par le courant. Lorsque celui-ci est faible (cas de la frayère 6), la femelle est propulsée en avant par ses battements de queue et peu de graviers sont délogés. De temps en temps, elle se laisse glisser au fond de la dépression formée et se trouve en contact avec le substrat grossier, les nageoires tendues et le corps épousant plus ou moins la concavité de la dépression.

Le mâle se tient généralement en retrait, la tête au niveau de la queue de la femelle. Il remonte fréquemment contre celle-ci, qu'elle soit active ou non, et flanc contre flanc, se met à trembler avec des petites vibrations très rapides de faible amplitude. La femelle peut aussi trembler à ce moment, avec un léger décalage. Les vibrations durent environ 3 secondes. Il faut noter que ces vibrations peuvent être accomplies par le mâle seul sur la frayère. Plusieurs fois un mâle a été vu aller de la frayère jusqu'à la chute en amont du bief où se tenait la femelle, vibrer contre elle puis revenir sur le nid.

En diverses occasions, un bâillement, les mâchoires plus ou moins ouvertes, est observé chez les deux sexes, ensemble ou séparément.

#### **3.1.2.4. Comportement agonistique**

Aucune femelle n'a été vue attaquant d'autres femelles ou des mâles. Le soir du 8 décembre, 2 femelles sont en train de creuser simultanément sur les frayères 1 et 2, à 4 m l'une de l'autre et semblent s'ignorer totalement.

Par contre, des comportements agressifs sont plusieurs fois notés chez des mâles. Un combat ritualisé est observé le 11 dans le bief 7 entre deux mâles, A et B. A est reconnaissable par une tâche blanche sur le sommet du crâne. Les 2 mâles sont côte à côte, face au courant ; A, qui est à gauche, se tourne vers B et se retrouve tête contre queue, parallèlement à B, mais tous les deux maintenant orientés obliquement par rapport au courant. A saisit le pédoncule caudal de B dans sa gueule, puis le lâche et passe au-dessus de sa queue ; il se retrouve sur le flanc droit de B, face au courant. B attaque A à son tour et toute la séquence de comportements recommence. Ces combats ritualisés se déroulent lentement, sans mouvements brusques, pendant 20 minutes.

A la fin de ce laps de temps, A est le vainqueur présumé car, descendu dans le bief 8, il menace un couple de saumons et un autre mâle qui s'enfuit dans le bief 7. Le mâle A, qui semble donc le dominant, est plus coloré que les autres mâles. Ce même saumon, lors de l'observation de la frayère 6 le 14 décembre, remonte en quelques minutes du bief 12 où il se trouvait à notre arrivée, chasse le mâle qui se tenait à côté de la femelle et courtise cette dernière.

En général, les saumons semblent peu dérangés par la présence des observateurs plus ou moins dissimulés sur la rive. De jour, lorsqu'on s'approche du chenal, ils s'immobilisent 10-15 mn s'ils sont en activité de fraie, ou bien s'en vont quelques minutes vers l'amont ou l'aval du bief, et reviennent, en général le mâle d'abord, puis la femelle. Ils attendent quelques minutes avant de reprendre leurs activités. La présence d'un observateur immobile dans la pénombre de la salle d'observation ne semble pas les gêner. De nuit, même éclairés par une lampe torche, ils restent sur place et continuent leurs activités. En une occasion, le mâle est venu vers l'observateur qui éclairait un couple sur une frayère, puis est aussitôt reparti rejoindre la femelle.

### 3.1.2.5. Fin de la fraie

Trois femelles sont trouvées mortes ou mourantes dans le bief 12 entre le 14 et le 19 décembre (tabl. 1). Seule une femelle aurait pu survivre à la fraie. Lorsqu'elle est retirée du chenal, le 28 décembre, elle ne comporte pas de blessure ou d'attaque de mycose et présente une robe très claire.

## 3.2. Succès de la reproduction

La fécondité relative moyenne pour les castillons autochtones de la Nivelle est estimée à 1 870 ovules par kg avec des limites de confiance à 95 % sur la moyenne de  $\pm 238$  ovules. La fécondité estimée pour chaque femelle utilisée dans l'expérience est donnée au tableau 5, de même que la rétention d'ovules déterminée sur les femelles trouvées mortes ou sacrifiées.

On remarque que la femelle en meilleur état sanitaire (n° 17) est celle qui a le plus complètement pondu, alors que celle trouvée morte (n° 13) a le plus grand nombre d'ovules dans la cavité abdominale. La rétention moyenne d'ovules est proche de 5 %. On peut donc estimer à  $17\,854 \pm 2\,395$  œufs, le nombre d'œufs effectivement pondu par les quatre femelles avant frayé dans le chenal (tabl. 5)

**Tableau 5 : Fécondité estimée, rétention d'ovules et nombre estimé d'œufs effectivement pondu des quatre femelles ayant frayé dans le chenal.**

| N° du saumon | Fécondité estimée |        |        | Ovules restant dans la cavité abdominale | % moyen de rétention | Nombre d'œufs effectivement pondus |        |        |
|--------------|-------------------|--------|--------|--|----------------------|------------------------------------|--------|--------|
|              | inf.              | moy.   | sup.   |  |                      | inf.                               | moy.   | sup.   |
| 13           | 4 765             | 5 460  | 6 155  | 398                                      | 7,3                  | 4 367                              | 5 062  | 5 757  |
| 15           | 3 655             | 4 188  | 4 722  | 314                                      | 7,5                  | 3 341                              | 3 874  | 4 408  |
| 16           | 3 541             | 4 058  | 4 574  | 173                                      | 4,3                  | 3 368                              | 3 885  | 4 401  |
| 17           | 4 455             | 5 105  | 5 755  | 72                                       | 1,4                  | 4 383                              | 5 033  | 5 683  |
| Total        | 16 416            | 18 811 | 21 206 | 957                                      | 5,1                  | 15 459                             | 17 854 | 20 249 |

## IV - DISCUSSION

La reproduction naturelle du Saumon atlantique semble se dérouler normalement dans un milieu artificiel recréant les conditions de la frayère. La fraie qui a lieu dans le chenal entre le 3 et le 19 décembre en 1981 s'intercale très bien dans la période de reproduction naturelle observée sur la Nivelle, de mi-novembre à début janvier. Elle correspond bien à la maturation sexuelle des femelles autochtones dont les pontes se sont échelonnées entre le 19 novembre et le 11 janvier à la pisciculture de l'INRA. Il n'y a donc pas de décalage notable de la reproduction des saumons provoqués par l'environnement semi-artificiel du chenal. La période du 19 au 30 novembre semble en effet correspondre à une phase d'acclimatation des adultes et de reconnaissance des lieux. JONES (1959), dans son étude sur le comportement de reproduction du Saumon

atlantique, note qu'il faut une à deux semaines pour que les géniteurs placés dans un enclos en bordure de la rivière s'habituent à leur nouvel environnement.

Cependant, certains facteurs physiques ont pu jouer sur le déroulement de la reproduction. En effet, la rétention d'ovules, bien que faible en moyenne, présente de grandes variations (tabl. 5). Il existe peu de données bibliographiques sur ce problème. PRATT (1968) note que la rétention est en général bien inférieure à 5% pour des Saumons atlantiques se reproduisant dans le chenal de fraie de l'Indian River, et HARRIS (1970) sur 10 "kelts" (1) de Truites de mer (*Salmo trutta* L.) trouve en moyenne une vingtaine d'œufs non pondus. Deux femelles ont gardé plus de 7% de leurs œufs, peut-être en raison de conditions défavorables dans le chenal retardant l'oviposition ou la rendant plus difficile.

La figure 9 montre qu'il n'y a pas creusement de frayères lorsque le débit tombe en-dessous de 80 l/s dans le milieu expérimental. La plus grande partie de l'activité de fraie se déroule pour des débits supérieurs à 100 l/s, ce qui correspond à des vitesses moyennes de 0,13 à 0,15 m/s (tabl. 2) avec localement des courants dépassant 0,3 m/s à 5 cm de fond. JONES (1959) indique une vitesse optimale du courant pour la fraie comprise entre 0,3 et 0,45 m/s.

Les vitesses observées sur les frayères varient entre 0,15 et 0,8 ou 1 m/s (PRATT, 1968; THIOULOZE, 1971). D'après JONES (1959), la fraie s'arrête lorsque la vitesse du courant est inférieure à 0,075 m/s. Les baisses de débit observées dans le chenal peuvent donc causer un arrêt de la reproduction.

La température pourrait également jouer un rôle. FABRICIUS et GUSTAFSON (1953), étudiant la fraie de l'Omble arctique (*Salvelinus alpinus*) en aquarium, arrivent à la conclusion que la température de l'eau, bien qu'affectant le moment de la maturation des gonades, n'exerce pas une influence notable une fois la fraie commencée. Toutefois, la Nivelles se trouvant près de la limite sud de l'aire de répartition du Saumon atlantique, il est possible que des températures élevées, fréquemment rencontrées en cette saison, jouent un rôle de facteur limitant sur la reproduction plus important que dans les zones septentrionales.

Son action est toutefois moins facilement démontrée, en raison de la superposition de l'effet des variations de niveau. Dans le chenal, le creusement des frayères semble cesser lorsque la température de l'eau atteint 11-12°C (frayères 2, 4, 5 : fig. 9) et reprendre lors d'une baisse en-dessous de ce seuil (frayère 7).

JONES (1959) observe la fraie du Saumon entre 2 et 10°C, PRATT (1968) entre 0,3 et 6,7°C, avec un pic d'activité aux environs de 4°C et THIOULOZE (1971) entre 0,1 et 9,5°C. L'intervalle de température de 7,5 à 12,5°C observé pendant la fraie des saumons dans le chenal est donc à la limite supérieure des valeurs précédemment citées.

La mort ou le mauvais état sanitaire de 3 femelles sur les 4 ayant effectivement pondu dans le chenal pourrait ainsi s'expliquer par un affaiblissement général des capacités de résistance en raison d'une part de plus grandes dépenses énergétiques nécessaires pour le creusement dans des conditions hydrauliques limites, car la femelle ne creuse pas efficacement lorsque le courant est faible, et d'autre part d'un métabolisme plus élevé en liaison avec les fortes températures. Ces dernières favorisent par ailleurs le développement des mycoses (*Saprolegnia* sp.). Ce fait est peut-être à rapprocher du très faible nombre de saumons adultes de seconde remontée sur la Nivelles, moins de 1% d'après DUMAS (communication personnelle).

Les activités de fraie se déroulent principalement la nuit (tabl. 4) mais également pendant le jour en phase maximale (observations des 8 et 9 décembre), en accord avec les observations de PRATT (1968), BAGLINIÈRE *et al.* (1979) et HARTMAN (1969).

Les comportements observés, relations mâle-femelle et mâle-mâle, sont conformes aux descriptions de JONES et KING (1949), JONES et BALL (1954), et PRATT (1968) chez le Saumon atlantique, SCHRODER (1973), TAUTZ et GROOT (1975) pour le chum (*Oncorhynchus keta*) et HARTMAN (1969) pour la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*). Toutefois, JONES et BALL (1954) notent que le bâillement ("mouth opening" ou "gaping") est rarement observé en dehors de l'orgasme, alors que nous l'avons vu fréquemment chez le mâle et/ou la femelle actifs ou non devant la vitre.

Le passage du mâle sur le pédoncule caudal de la femelle ("crossing over") n'est pas mentionné par JONES et BALL (1954) alors qu'il fait partie du répertoire des comportements de cour des mâles de Saumon chum ou de Truite arc-en-ciel (HARTMAN, 1969; SCHRODER, 1973; TAUTZ et GROOT, 1975).

(1) Géniteur après la reproduction.

Les saumons ont établi leur frayère de part et d'autre du bief 7, profond sans gravier, alors qu'ils disposaient de 5 biefs vers l'aval. Ce fait appelle trois remarques :

- Tout d'abord, la présence d'une zone refuge à proximité des frayères semble très importante. Dans la journée, la plus grande partie des saumons, mâles et surtout femelles, s'y trouve.
- En second lieu, il pourrait également exister un effet de groupe provoquant une certaine aggrégation des frayères (THIOULOUZE, 1971).
- Enfin, la densité de géniteurs dans les 2 biefs (1 saumon/6m<sup>2</sup>) est peut-être trop faible pour qu'un certain niveau de relations agonistiques entre individus soit atteint et les oblige à rechercher des zones de frayères plus éloignées du refuge. Ainsi, 2 femelles creusent à 4 m l'une de l'autre dans le bief 8 sans interactions notables. THIOULOUZE (1971) note cependant l'importance du facteur densité. Lorsqu'il y a surpopulation dans les zones de fraie, les combats entre mâles augmentent, de même que l'agressivité entre femelles. Par contre, lorsque la densité est faible, et le sex ratio proche de 1, il y a peu d'interactions. Chez le Saumon chum, SCHRODER (1973) observe un accroissement du nombre moyen d'œufs retenus par femelle, du comportement agonistique entre individus et du délogement d'œufs précédemment enfouis, lorsque la surface disponible par femelle diminue.

Dans le chenal, le degré de surcreusement ou de chevauchement des frayères est faible (5,2 % de la surface totale de frayère) et ne peut donc être envisagé comme cause sérieuse de mortalité des œufs. Le surcreusement est cependant l'un des facteurs affectant le succès de la reproduction, particulièrement lorsque les densités de géniteurs sont élevées (Mc NEIL, 1964 pour *Oncorhynchus gorbuscha*; HARRIS, 1970 pour la Truite de mer).

La surface moyenne de 4,1 m<sup>2</sup> de frayère creusée par chaque femelle est supérieure à celle trouvée par PRATT (1968) dans des conditions variables de densité : 1,6 m<sup>2</sup> à 3 m<sup>2</sup> par femelle. Cette différence est en partie explicable par la petite taille des grilse (castillons) de Terre Neuve (poids moyen : 1,3 kg). Pour le saumon de l'Allier, la surface d'une frayère serait de 0,5 à 2 m<sup>2</sup> et chaque femelle creuserait en moyenne 2 frayères (THIOULOUZE, 1971), un résultat peu différent de celui obtenu dans le chenal, alors que FONTENELLE (1975) trouve 3 frayères en moyenne par femelle dans un petit ruisseau breton.

Nous avons vu que deux femelles différentes peuvent creuser sur une même frayère, un fait déjà noté par PRATT (1968). En accord avec THIOULOUZE (1971), il observe également qu'un géniteur peut pondre en différents endroits, parfois très éloignés les uns des autres.

La surface moyenne d'une frayère de 4,1 m<sup>2</sup> permet d'estimer à 6 ou 7 le nombre de femelles qu'il est théoriquement possible d'accueillir par bief sur une surface utile de 28 m<sup>2</sup>, soit environ 80 pour l'ensemble du chenal. Ce chiffre représente pratiquement la totalité actuelle de la population de saumons de la Nivelle.

Ce résultat est cependant à considérer avec précaution. Tout d'abord, il a été obtenu à partir d'un faible nombre de frayères. Ensuite, il n'est valable que pour des castillons, des saumons de 2, voire 3 hivers de mer, nécessitant probablement une surface plus importante. Par ailleurs, BURNER (1951) estime que les saumons du genre *Oncorhynchus* ont besoin de 4 fois la surface de frayère par paire pour se reproduire convenablement. Il est donc possible qu'à la densité de 1 femelle ou, si le sex-ratio est équilibré, 1 couple/4,1 m<sup>2</sup>, la fréquence et l'intensité des interactions agressives augmentent considérablement et viennent interférer avec le déroulement normal de la fraie. SCHRODER (1973) a observé que chez le Saumon chum, à partir de 7 interactions/mn, le comportement de fraie est inhibé ou même stoppé. Lorsqu'il y a plus de mâles que de femelles arc-en-ciel, les femelles sont dérangées par les combats incessants entre mâles (HARTMAN, 1969). Dans le chenal, la surface utilisée en frayère par rapport à la surface disponible varie de 20 à 40 % dans les 2 biefs. Mais il faut remarquer que lors du pic d'activité, entre le 9 et le 11 décembre, 3 frayères sont creusées dans le bief 8 et les 2 autres dans le 6, ce qui minimise les interactions possibles entre géniteurs simultanément matures.

D'un autre côté, comme tous les poissons ne sont pas physiologiquement mûrs en même temps, il existe un certain décalage dans le temps de l'occupation de la zone de frayère, qui résulte en une diminution de la densité instantanée. Le mode de répartition des frayères prend ici toute son importance. D'après Mc NEIL (1967), les femelles peuvent établir un site de ponte sur une zone de frayère de l'une des trois façons



suivantes: (1) au hasard; (2) de manière uniforme, c'est-à-dire sur des zones non précédemment utilisées ou (3) de manière contagieuse, c'est-à-dire sur des sites précédemment utilisés.

Ainsi, le décalage peut résulter en une meilleure utilisation de l'ensemble de la surface disponible dans les cas 1 et 2 si la densité est faible, dans le cas 2, si elle est élevée. Dans le cas 3 au contraire, le pourcentage de surcreusement augmente avec pour conséquence une mortalité accrue des œufs dégagés du gravier.

## V - CONCLUSION

Il est évident que de nombreuses études restent à faire avant de définir les conditions optimales pour la reproduction du Saumon atlantique en milieu semi-naturel et de comprendre les besoins des adultes dans la rivière. L'influence possible de certains facteurs abiotiques, tels vitesse du courant ou température, a été suggérée dans cette étude préliminaire, mais doit être précisée. La connaissance des seuils critiques pour le bon déroulement de la fraie permettra le maintien des conditions suffisantes, sinon optimales, dans le milieu expérimental pour assurer le succès de la reproduction. D'autres paramètres physico-chimiques doivent également être examinés: lumière, qualité du substrat (granulométrie, sédimentation, taux de percolation et concentration en oxygène), et qualité de l'eau d'alimentation (matières en suspension et gaz dissous).

D'autre part, la surface approximative de frayère par femelle a pu être précisée dans des conditions de densité faible. Cependant, l'optimisation de l'utilisation du chenal de fraie du Lapitxuri demande une expérimentation poussée sur l'influence des différents facteurs biotiques sur le succès de la reproduction. En particulier, doivent être déterminés les effets du degré de maturité, de la densité, du sex-ratio et de la structure des âges des géniteurs sur les relations inter-individus et sur la distribution des frayères.

Enfin, l'évaluation du succès de la reproduction en terme d'œufs effectivement pondus, permettra l'estimation du taux de survie jusqu'au stade alevin en fin de résorption et donc la capacité de production du chenal (BEALL et MARTY, à paraître).

## REMERCIEMENTS

Le chenal de fraie expérimental du Lapitxuri a été réalisé grâce au financement accordé par le Service Pêche et Hydrobiologie de la Direction de la Protection de la Nature (Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie) dans le cadre du Plan Saumon.

Nous tenons à remercier tout particulièrement MM. HIRIARTBORDE, ancien Président, et MAURY, Président de l'Association de Pêche et de Pisciculture de la Nivelle, pour le soutien apporté à cette réalisation et leur intérêt vis-à-vis des études sur le saumon dans la Nivelle.

## BIBLIOGRAPHIE

- BAGLINIÈRE J.L., CHAMPIGNEULLE A., NIHOARN A., 1979. La fraie du Saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et de la Truite commune (*Salmo trutta* L.) sur le bassin du Scorff. *Cybium 3e série*, 7, 75-96.
- BARDACH J.E., RYTHÉ J.H., Mc LARNEY W.O., 1972. Aquaculture. The farming and husbandry of freshwater and marine organisms. *Wiley and Sons, London*, 868 p.
- BEALL E., MARTY C., Dévalaison et survie d'alevins de Saumon atlantique, *Salmo salar* L., en milieu semi-naturel contrôlé (à paraître Bull. Fr. Piscic.).
- BEVAN D.E., KIPPOLA J., 1962. An annotated bibliography on artificial salmon spawning channels. *FRI, College of Fisheries, Univ. Washington*, Circular n° 174, 22 p.
- BURNER C.J., 1951. Characteristics of spawning nests of Columbia River salmon. *Fish. Bull.*, 61, 52, 97-110.
- CHILDERHOSE R.J., TRIM. M., 1981. Pacific salmon and steelhead trout. DOUGLAS and Mc INTYRE, Vancouver, Toronto, 166 p.
- CLAY C.H., 1961. Design of fishways and other fish facilities. *Dept. Fish. Canada, Ottawa*, 301 p.
- FABRICIUS E., GUSTAFSON K., 1953. Further aquarium observations on the spawning behaviour of char. *Rept. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*, 35, 59-101.

- FONTENELLE G., 1975. Recherches sur le Saumon atlantique (*Salmo salar* L. 1766) en Bretagne. I. Caractéristiques des Saumons atlantiques adultes dans les principales rivières de Bretagne et de Basse-Normandie. II. Premiers éléments d'une étude de dynamique de populations de Saumon atlantique dans un affluent du Blavet (Morbihan): aspect éco-éthologiques. *Thèse Doctorat 3e cycle, Université de Rennes*, 159 p.
- GANGMARK H.A., BAKKALA R.G., 1960. A comparative study of unstable and stable (artificial channel) spawning streams for incubating king salmon at Mill Creek. *Calif. Fish Game*, 46 (2), 151-164.
- HARRIS G.S., 1970. Some aspect of the biology of welsh sea trout (*Salmo trutta* L.). *Ph. D. Thesis, Univ. Liverpool*, 264 p.
- HARTMAN G.F., 1969. Reproductive biology of the Gerrard stock rainbow trout. In: T.G. NORTHCOTE (ed.), *Symp. on Salmon and Trout in streams*, 53-67. H.R. MacMillan Lectures in Fisheries, Vancouver.
- HOBBS D.F., 1937. Natural reproduction of quinnat salmon, brown and rainbow trout in certain New Zealand waters. *N.Z. Mar. Dept., Fish. Bull.*, 6, 104 p.
- JONES J.W., 1959. *The Salmon*. Harper & Bros. New-York, 192 p.
- JONES J.W., BALL J.N., 1954. The spawning behaviour of brown trout and salmon. *Anim. Behav.*, 2, 103-114.
- JONES J.W., KING G.M., 1949. Experimental observations on the spawning behaviour of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Proc. Zool. Soc.*, 119 (1), 33-48.
- LUCAS K.C., 1960. The Robertson Creek spawning channel. *Can. Fish. Cult.*, 27, 3-24.
- Mc NEIL W.J., 1964. Redd superimposition and egg capacity of pink salmon spawning beds. *J. Fish. Res. Board Can.*, 21, 1385-1396.
- Mc NEIL W.J., 1966. Effect of the spawning bed environment on reproduction of pink and chum salmon. *Fish. Bull.*, 63, 575-588.
- Mc NEIL W.J., 1967. Randomness in distribution of pink salmon redds. *J. Fish. Res. Board Can.*, 24, 1629-1634.
- MEAD R.W., WOODHALL W.L., 1968. Comparison of sockeye salmon fry produced by hatcheries, artificial channels and natural spawning areas. *Int. Pac. Salm. Fish. Comm., Prog. Rep. 20, New Westminster, BC, Canada*, 41 p.
- PRATT J.D., 1968. Spawning distribution of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in controlled flow channels. *M.S. Thesis, Memorial U. of Newfoundland*, 143 p.
- PRATT J.D., FARWELL M.K., RIETVELD H.J. 1974. Atlantic salmon production using a spawning channel. *Env. Can. Fish Mar. Serv., Res. Develop. Branch, Int. Rep. Ser. N°New / 1-74-7*, 29 p.
- SCHRODER S.L., 1973. Effects of density on the spawning success of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in an artificial spawning channel. *M.S. Thesis, Univ. Washington, Seattle*, 78 p.
- SLOANE R., 1979. Experimental rainbow trout spawning channel at Liawenee. Investigations 1978. Appendix III. *Parliament of Tasmania, Inland Fish. Comm.*, Rep. for year ended 30 june 1979, 28-31.
- TAUTZ A.F., GROOT C., 1975. Spawning behaviour of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.*, 32, 633-642.
- THIOULOUZE G., 1971. Le comportement du saumon. Essai d'éthologie du saumon de l'Allier. *Plein air service, Editions scientifiques, Clermont-Ferrand*, 279 p.