

7. Reproduction

7.1. Introduction

La gestion piscicole d'une espèce nécessite de déterminer plusieurs éléments de sa biologie et de son écologie. La reproduction est un des éléments importants pour comprendre ou prévoir le cycle de vie (life history) de l'espèce dans son milieu. Il s'agit de répondre à trois questions : où, quand et comment la reproduction se fait-elle (PONCIN, 1996^b) ? Les réponses aux questions "où ?" et "quand ?" vont varier suivant les lieux d'étude de la reproduction, contrairement à la question "comment ?" qui est liée à l'espèce elle-même. GÖNCZI (1989), SEMPESKI & GAUDIN (1995), et GUTHRUF (1996) ont décrit les sites de reproduction de l'ombre dans leurs lieux d'études respectifs. GUTHRUF (1996) et PONCIN (1996^b) présentent également des résultats sur la période de reproduction. Les premiers à avoir décrit le comportement de l'ombre lors de la période de reproduction sont HECKEL & KNER (in FABRICIUS & GUSTAFSON 1955) en 1858. Cette description est toutefois sommaire. C'est FABRICIUS & GUSTAFSON (1955) qui ont décrit de façon détaillée le comportement de l'ombre commun lors de sa reproduction.

Les buts de ce chapitre sont donc de déterminer où et quand la reproduction de l'ombre a lieu dans l'Orbe. Il s'agit ensuite de caractériser les frayères et de décrire le déroulement de la reproduction. Dans cette optique, la fécondité des femelles a été étudiée.

7.2. Matériel et méthodes

7.2.1. Reproduction, caractéristiques et répartition des frayères dans l'Orbe

Pour caractériser dans le temps et dans l'espace la reproduction des ombres, l'Orbe a été parcourue entre la frontière française et l'embouchure dans le lac de Joux pendant les mois de mars et d'avril (période de reproduction supposée, VIVIER, 1958 ; WITKOWSKI & KOWALEWSKI, 1988). Les frayères ont ensuite été décrites à l'aide des paramètres suivants : la surface de la frayère, la profondeur de l'eau, la vitesse du courant à 5 cm du fond et la granulométrie du substrat. La vitesse d'écoulement de l'eau a été mesurée avec un courantomètre à hélice Schiltknecht mini-water 642w/1 (Schiltknecht Messtechnik AG, Industriestrasse 13, CH-8625 Gossau, Suisse). Toutes ces mesures ont été prises pendant la reproduction des ombres, c'est-à-dire lorsque les ombres se trouvaient sur les frayères. Des mesures ponctuelles de température de l'eau, ainsi que la mesure en continu de cette

température de l'eau à l'aide de sondes électroniques dans des sites définis permettent de déterminer à partir de quelle température la reproduction commence (chapitre 3). La présence d'ombres sur les frayères a été attestée par des observations in situ. Des cartes ont ensuite été établies pour visualiser l'emplacement des frayères le long de l'Orbe.

La granulométrie de huit frayères a été étudiée dans l'Orbe en 1998 après l'émergence des alevins. Le gravier a été récolté à l'aide d'un filet Surber introduit dans le substrat à une profondeur de 10 cm. Ensuite, le filet a été avancé dans le gravier jusqu'au prélèvement d'un volume de 2 litres de gravier environ. Pour les grandes frayères (taille supérieure à 1 m²), deux échantillons ont été récoltés. L'analyse en laboratoire a été réalisée suivant le protocole

Tableau 7.1. Nom et taille des classes de particules utilisées pour l'analyse des échantillons de graviers.

Nom des particules	Classe de taille
Gravier très grossier	> 32 mm
Gravier grossier	16 - 32 mm
Gravier moyen	8 - 16 mm
Gravier fin	4 - 8 mm
Gravier très fin	2 - 4 mm
Sable très grossier	1 - 2 mm
Sable grossier 1	0,8 - 1 mm
Sable grossier 2	0,5 - 0,8 mm

établi par BESCHTA (1996). Les échantillons de gravier ont été passés dans une série de tamis pour séparer les particules par classe de taille. Les classes de taille de gravier suivent l'échelle Wentworth (GORDON et al., 1992) modifiée dans une classe (rajout du tamis de 0,8 mm). Huit classes de taille ont été retenues (tableau 7.1). Le tamisage a été effectué à sec jusqu'au tamis de 4 mm de maille, puis dans l'eau pour les tamis de mailles inférieures. Les échantillons triés par classe de taille ont ensuite été placés à l'étuve pendant 24 heures à 120°C, puis pesés avec une précision de 0,1 g (balance Mettler P11N, Mettler Microsystems AG, Sumpfstrasse 5, CH-6312 Steinhausen, Suisse). Le rapport entre le

pois de chaque classe de taille de graviers et le poids total de l'échantillon a été calculé.

La moyenne géométrique de la taille des graviers des frayères a été calculée selon la formule LOTSPEICH & EVEREST (1981) in YOUNG et al. (1991) :

$$D_g = D_a^{P_a} \cdot D_b^{P_b} \cdot \dots \cdot D_i^{P_i}$$

D_g = moyenne géométrique de la taille des graviers du substrat [mm]

D_i = diamètre moyen des particules retenues dans le tamis de maille i [mm]

P_i = fraction de l'échantillon de gravier (masse) retenu dans le tamis de maille i [%]

Le diamètre moyen des particules retenues sur le tamis de maille i a été obtenu en calculant la moyenne entre la taille des mailles du tamis i et celui de maille supérieure.

7.2.2. Fécondité des femelles

La fécondité des femelles a été étudiée par une méthode gravimétrique. Les gonades proviennent d'ombres de l'Orbe capturés par des pêcheurs de loisir ainsi que de géniteurs prélevés dans cette rivière et morts dans la pisciculture, où ils étaient mis en stabulation en attendant de pouvoir prélever les œufs pour la reproduction artificielle. La cause de mortalité des poissons de la pisciculture est généralement liée au traumatisme engendré par la capture, le décès intervenant après quelques jours. Les gonades ont été séchées sur du papier buvard, puis elles ont été pesées sur une balance de type Mettler P11N avec une précision de 0,1 g. Un échantillon d'environ 1/5 du volume des gonades de chaque poisson a été prélevé et pesé. Les œufs de ces échantillons ont tous été comptés. Le nombre d'œufs par échantillon a ensuite été rapporté au poids total des gonades. À partir du mois de septembre, les œufs dans les gonades sont assez gros pour être comptés.

7.3. Résultats

7.3.1. Reproduction

De 1995 à 1998, la période de reproduction de l'ombre dans l'Orbe s'est étalée sur une durée de 15 à 18 jours (observations d'ombres sur les frayères avec un comportement de reproduction, figure 7.1). La date du début de la reproduction varie suivant les années, entre le 20 mars et le 7 avril. En comparant les dates de début du frai avec les courbes de température pour 1996 à 1998, il apparaît que, dans l'Orbe, le frai débute lorsque la température de l'eau atteint 7°C (figure 7.2). La correspondance entre la température de l'eau et le début de la reproduction est correcte pour les années 1996 et 1998, mais elle est moins bonne pour 1997. À partir du 10 mars 1997 et pendant plusieurs jours, la température de l'eau de l'Orbe a dépassé 7°C, pour se refroidir par la suite. Les premiers géniteurs ne sont apparus sur les frayères que lorsque la température de l'eau de la rivière a atteint pour la seconde fois le seuil de 7°C, c'est-à-dire le 25 mars. Les ombres ne peuvent probablement pas se reproduire au début du mois de mars dans l'Orbe, les poissons n'étant pas encore mûrs pour la reproduction.

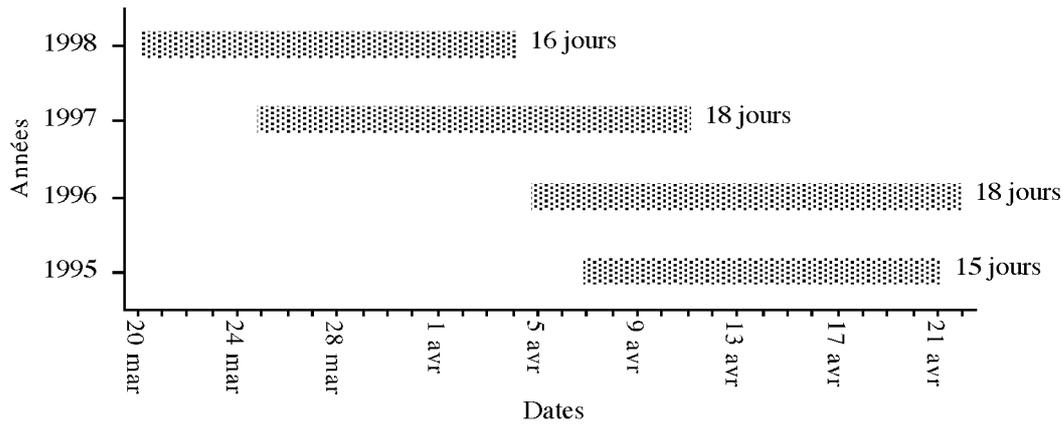


Figure 7.1. Période de reproduction de l'ombre dans l'Orbe.

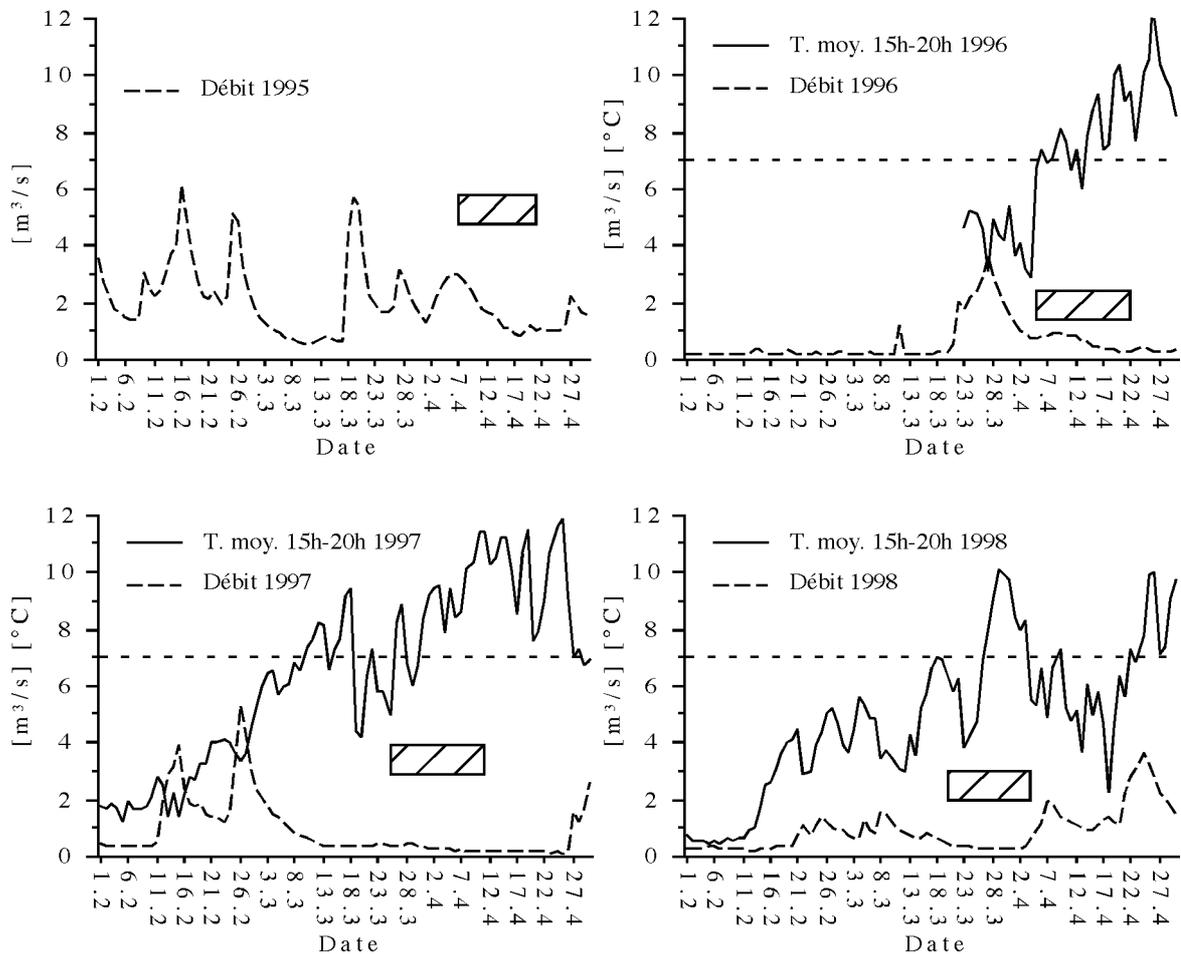


Figure 7.2. Température moyenne entre 15 h et 20 h de l'eau de l'Orbe et débit de l'Orbe pendant les mois de février à avril. Moyenne des températures basée sur les différentes stations de mesure de température dans l'Orbe. Débits mesurés à la station hydrométrique fédérale située près de la frontière franco-suisse. Les rectangles hachurés correspondent aux périodes de reproduction.

Plusieurs zones de reproduction de l'ombre dans l'Orbe ont été découvertes. Les trois zones les plus importantes sont celles qui sont situées au-dessus du Pont chez Jacob (n°3, secteur d'étude Au-dessus de la Réserve), au-dessus du Pont des Scies, (n°2 secteur d'étude de la Gravière) et dans le secteur d'étude Chez le Maître (n°4 et n°5, figure 7.3). Six cartes détaillées (1 : 10000) des emplacements des frayères dans l'Orbe sont données en annexe. En 1995, 1996 et 1998, les ombres se sont reproduits dans presque tous les secteurs. Par contre en 1997, seuls les sites de la Gravière et Au-dessus de la Réserve ont été très faiblement utilisés (trois frayères sur les deux sites). Pourtant, les ombres étaient présents dans la rivière, mais ils se situaient essentiellement dans la zone entre le Pont Noir et l'embouchure du Brassus, zone peu favorable à la reproduction (figure 7.3). Le mois de mars 1997 a été caractérisé par une température de l'eau légèrement plus élevée (en moyenne plus chaude de 1,1°C) et un débit plus faible que les autres années (figure 7.2). Cette situation a permis le développement d'une couche d'algues partout sur le fond de la rivière, même sur les frayères potentielles, ce qui a pu défavoriser le frai.

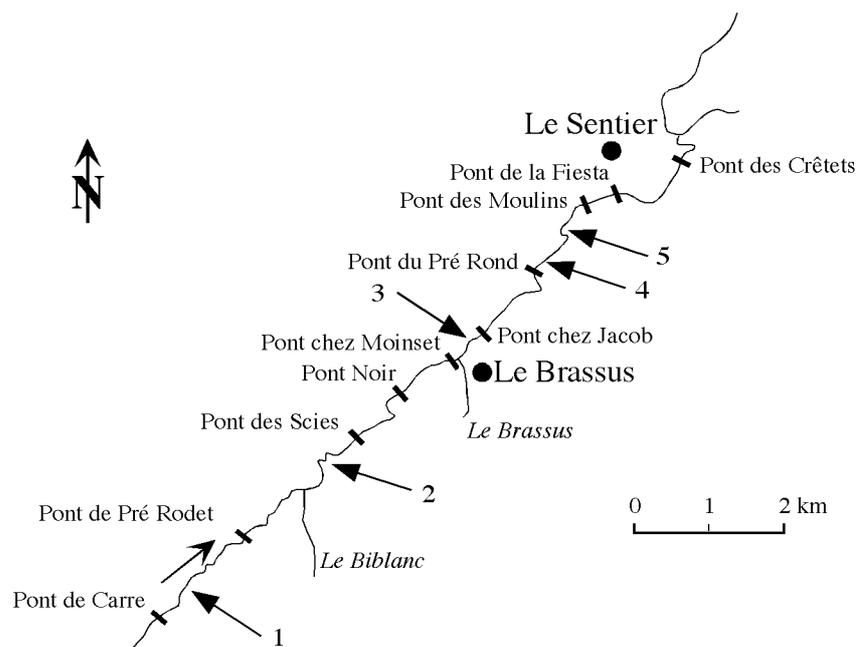


Figure 7.3. Principales zones de reproduction de l'ombre dans l'Orbe. 1 : Frontière ; 2 : la Gravière ; 3 : Au-dessus de la Réserve ; 4 et 5 : Chez le Maître. Échelle 1: 100 000. Six cartes détaillées (1 : 10000) des emplacements des frayères sont données en annexe. Les ponts sur l'Orbe sont représentés par des barres noires.

7.3.2. Caractéristiques environnementales des lieux de reproduction

Pour les 22 frayères caractérisées en 1996 et 1998 sur un total de 39 frayères localisées entre 1995 et 1998, la moitié des valeurs observées pour la vitesse du courant et pour la profondeur sont situées entre 0,35 et 0,55 m/s, respectivement 0,2 et 0,35 m (figure 7.4). Les surfaces des frayères observées sont à 75 % inférieures à 1 m². Les plus petites frayères (0,13 m²) sont occupées par un couple uniquement et sont probablement le résultat d'un seul appariement. Par contre, les plus grandes frayères (4-6 m²) sont continuellement occupées par plusieurs mâles (5-7) et sont le résultat de plusieurs appariements avec différentes femelles. Ces grandes frayères sont au nombre de trois dans l'Orbe.

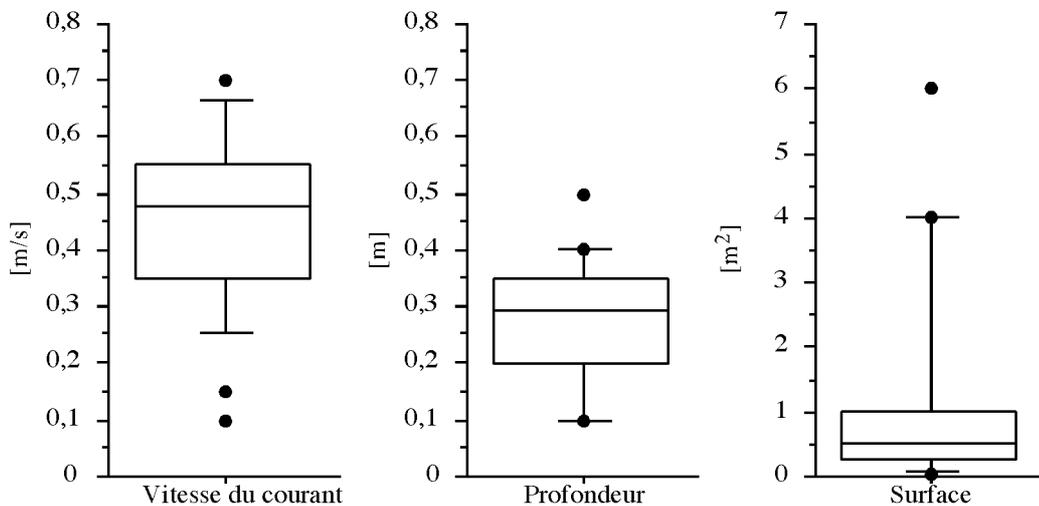


Figure 7.4. Caractéristiques des lieux de reproduction dans l'Orbe. N = 22. Dans le box plot, les représentations correspondent à 10, 25, 50 (médiane), 75 et 90 % d'une variable donnée. Les points sont des valeurs en dehors des seuils de 10 et 90 %.

Le substrat sur lequel les ombres se reproduisent est dominé par des graviers de la classe de taille 16-32 mm (gravier grossier, figure 7.5). Le pourcentage en poids varie entre les différents lieux de frai (tableau 7.2). Par exemple, la quantité de sable (0,5-2 mm) présente dans le substrat des lieux de frai reste inférieure à 20 %, variant de 1 % à 17 %, pour une valeur médiane de 4 %. La moyenne géométrique de la taille des graviers des huit frayères étudiées a une étendue de 9,1 à 23,8 mm pour une valeur médiane de 18,3 mm.

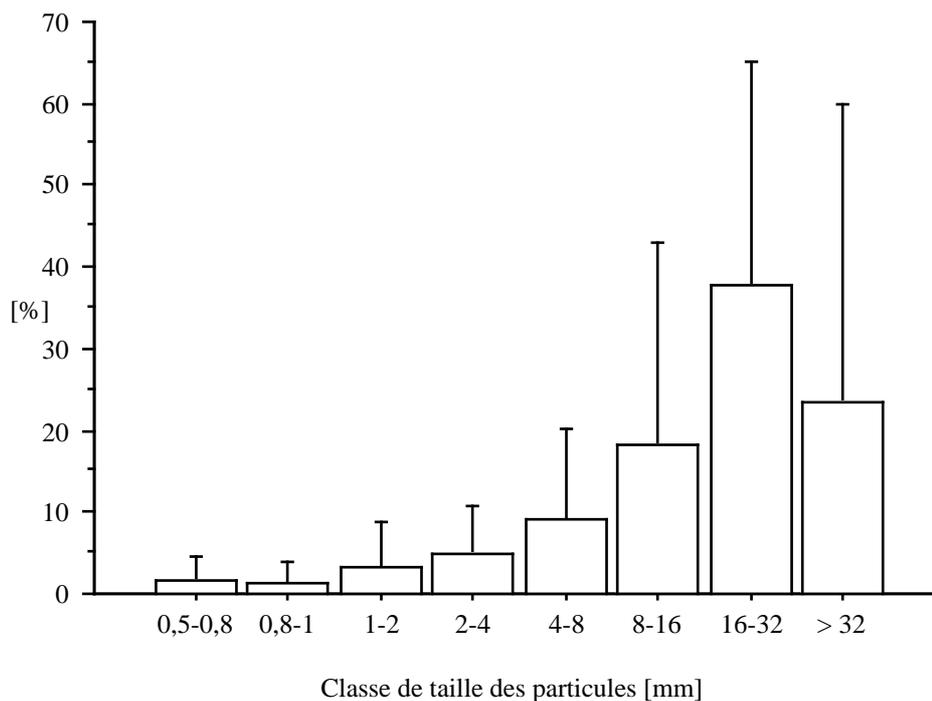


Figure 7.5. Granulométrie de 13 échantillons de graviers pris sur des frayères de l'Orbe (% en poids). Intervalle de confiance des valeurs à 95 %.

Tableau 7.2. Composition du substrat dans 8 frayères à ombres dans l'Orbe par classe de taille des particules (pourcentage de la masse totale). La granulométrie des frayères situées dans la Réserve et Chez le Maître est basée sur un échantillon de graviers par frayère, tandis que pour les autres, la granulométrie est basée sur deux échantillons par frayère, ces dernières frayères étant de plus grande taille.

Taille des particules [mm]	> 32	16 - 32	8 - 16	4 - 8	2 - 4	1 - 2	0,8 - 1	0,5 - 0,8
Sites								
Frontière	38,5	36,1	10,2	6,2	5,8	2,4	0,4	0,4
Gravière 1	46,2	26,1	14,9	6,1	4,0	1,7	0,5	0,6
Gravière 2	12,3	48,7	23,6	10,5	2,5	1,4	0,5	0,6
Gravière 3	3,5	33,2	27,8	13,2	8,4	7,1	3,1	3,7
Au-dessus Réserve	26,3	46,7	13,0	6,9	2,9	2,1	1,0	1,2
Réserve	8,2	38,3	11,1	15,8	9,9	8,3	3,7	4,6
Chez le Maître 1	44,5	33,4	10,5	4,9	2,9	2,2	0,7	0,9
Chez le Maître 2	0	38,9	38,4	12,2	4,6	3,1	1,3	1,5

7.3.3. Répartition des lieux de reproduction

7.3.3.1. L'Orbe

Trente-neuf frayères ont été localisées entre 1995 et 1998 dans l'Orbe de la frontière jusqu'au lac. Elles sont situées dans trois zones principales : la Gravière, Au-dessus de la Réserve et Chez le Maître (figure 7.3, n°2, n°3 et n°4 et n°5). L'emplacement détaillé des frayères dans l'Orbe est donné en annexe. La zone de la Gravière est la plus importante. La reproduction y a été observée chaque année et beaucoup d'ombres s'y reproduisent (en 1997, 23 ombres adultes ont été capturés pendant la reproduction). Cette zone comprend une grande frayère (4 m²) et plusieurs de taille moyenne (0,03 à 2 m²). La zone Au-dessus de la Réserve comprend principalement une vaste frayère, la plus grande de l'Orbe (6 m²). La reproduction y a également été observée chaque année. La dernière zone est celle de Chez le Maître. Elle est assez étendue, et les frayères y sont assez dispersées. Hors de ces trois zones seulement quelques frayères isolées ont été constatées. Dans la région des tourbières (Sagnes de la Burtignière et de Pré Rodet) et de la Tête du lac de Joux la reproduction n'a jamais été observée. Cette absence du frai des ombres est liée uniquement à la morphologie de la rivière, qui n'offre aucune possibilité aux ombres de se reproduire (courant lent < 0,2 m/s, profondeur importante > 1,5 m, pas de radier).

Les pêches aux filets effectuées pendant la période de reproduction (27.03.1996 et 13.3.1997) devant l'embouchure de la Lionne n'ont pas permis de capturer un seul ombre. Ceci semblerait indiquer que les ombres ne sont pas présents à cette période à l'embouchure de cette rivière, mais le sont dans d'autres secteurs relativement proches (chapitre 6). Aucune reproduction ou indice de reproduction n'a été observé dans la Lionne. Il semble donc que les ombres se reproduisent tous dans l'Orbe, tout en n'excluant pas la possibilité d'une reproduction dans le lac (MÜLLER, 1961 ; PETERSON, 1968).

7.3.3.2. Le Talent

Dans le Talent, aucun ombre n'a été découvert en train de se reproduire, malgré de fréquents passages le long de différentes zones du Talent pendant la saison de reproduction supposée (mars et avril 1995 et 1996). Cependant, plusieurs indices de reproduction (gravier gratté) ont été observés en aval d'Echallens et en dessous d'Eclagnens. La reproduction naturelle est bien présente dans le Talent, puisqu'en 1996 et 1997 des ombres dans leur deuxième année ont été capturés. Ces ombres ne provenaient pas de rempoissonnements effectués pendant la période d'étude puisqu'ils n'étaient pas marqués et que les dernières immersions de poissons non marqués avaient été réalisées en 1992.

7.3.4. Fécondité des femelles

La production d'œufs (fécondité absolue) augmente avec la taille et l'âge des poissons chez les femelles d'ombres de l'Orbe (tableau 7.3). Elle varie de 6500 à 7400 pour des femelles dont la longueur se situe entre 37 et 41 cm. Elle atteint plus de 12000 œufs pour une femelle de 46,5 cm. La relation entre la longueur totale et le nombre d'œufs produits a été établie pour l'Orbe. Elle a été calculée avec le logiciel Cricket Graph 1.2 (Cricket Software).

$$F_{\text{abs}} = 0,00727 \cdot L^{2,315} \quad R^2 = 0,815 \quad F_{\text{abs}} = \text{fécondité absolue}$$

L = longueur du poisson [mm]

Tableau 7.3. Nombre d'œufs produits par les femelles d'ombres de l'Orbe.

Date de la mort	N° femelle	Taille	Poids	Age	N œufs
21.10.1997	F74	371	430	4+	7441
19.10.1997	FN0 F82	371	400	4+	6624
21.10.1997	LS8	387	472	3+	6676
19.10.1997	CE7 F76	388	454	4+	6881
19.10.1997	F78	411	576	5+	6829
17.9.1997		430		5+	9080
29.9.1997		437	645		10074
19.10.1997	AC4 F75	460	820	6+	10159
17.9.1997		465			12001

7.4. Discussion

7.4.1. Reproduction

La période de la reproduction dans l'Orbe s'étend de la fin du mois de mars à la fin du mois d'avril. En Europe, la reproduction des ombres s'étale de mars à début juin, les périodes les plus tardives sont observées dans le Nord de l'Europe (GUSTAFSON, 1949 ; MÜLLER, 1961 ; PETERSON, 1968 ; ELORANTA, 1985 ; PERSAT, 1988 ; WITKOWSKI & KOWALEWSKI, 1988 ; PONCIN, 1996^b). La température de l'eau à partir de laquelle le frai des ombres commence dans l'Orbe est de 7°C. Elle est inférieure de 1 à 2°C à celles qui ont été mesurées par PERSAT (1988) et PONCIN (1996^b) dans des rivières d'Europe centrale. Elle correspond plutôt aux températures enregistrées dans le Nord de l'Europe pour les rivières à température constante

(5°C à 6°C, PETERSON, 1968 ; ELORANTA, 1985). Dans la Venoge, rivière de plaine du canton de Vaud (altitude 500 m), éloignée d'une vingtaine de km de l'Orbe, la reproduction se termine 4-5 jours avant le début du frai dans l'Orbe (données de 1995 et 1996). En commençant sa reproduction avec des températures d'eau plus basses que celles qui sont enregistrées sous la même latitude, l'ombre de l'Orbe a un comportement reproducteur intermédiaire entre les ombres de plaine d'Europe centrale et ceux qui sont rencontrés dans le Nord de l'Europe. Ce sont donc certainement les conditions climatiques rencontrées à la Vallée de Joux liées à l'altitude (température), qui sont à l'origine du début tardif de la reproduction de l'ombre dans l'Orbe par rapport à la reproduction sous de mêmes latitudes.

Le comportement reproducteur de l'ombre a été décrit dans plusieurs travaux (FABRICIUS & GUSTAFSON, 1955 ; KRATT & SMITH, 1980 ; PONCIN, 1996^{a,b}, DARCHAMBEAU & PONCIN, 1997). Dans l'Orbe, la reproduction se déroule de la même manière. Au début de l'après-midi, lorsque la température de l'eau augmente, les mâles se déplacent des zones profondes vers les zones de frai. Généralement, un mâle dominant défend son territoire contre l'arrivée d'autres mâles. Cette défense s'accompagne d'interactions sous la forme de coups de museau entre les individus. Lorsqu'une femelle arrive sur la zone de reproduction pour la première fois de la journée, elle est généralement chassée par les mâles. En règle générale, après un second essai, la femelle s'apparie avec un mâle. Ce mâle n'est pas forcément le dominant, ce dernier étant parfois en train de se battre avec un autre mâle. Lors de l'appariement, les poissons se mettent à vibrer; le mâle, repliant sa nageoire dorsale sur le dos de la femelle, avec la partie caudale de son corps, appuie sur la partie caudale de la femelle. Les deux parties s'enfoncent alors dans le gravier. Parfois, d'autres mâles essaient de s'apparier avec le couple déjà formé. Ensuite les œufs sont fécondés par la laitance au moment où ils sont lâchés dans le gravier. L'appariement dure de 10 à 20 secondes en moyenne. Les œufs sont enfouis entre 4 cm et 7 cm dans le gravier de la frayère.

7.4.2. Caractéristiques environnementales des lieux de reproduction

Les caractéristiques environnementales mesurées (vitesse du courant, profondeur et surface) sur les lieux de reproduction dans l'Orbe sont semblables à celles qui sont présentées dans la littérature (FABRICIUS & GUSTAFSON, 1955 ; GÖNCZI, 1989 ; SEMPEKI & GAUDIN, 1995). Les vitesses de courant obtenues par GUTHRUF (1996) sont inférieures. Cette différence s'explique probablement par le fait que cet auteur a mesuré la vitesse d'écoulement à 2 cm du fond, où le courant est plus faible. La classe granulométrique la plus fortement représentée (16-32 mm) dans les frayères de l'Orbe est la même que celle généralement observée par SEMPEKI & GAUDIN (1995) et par GUTHRUF (1996). GÖNCZI (1989) obtient un pourcentage de sable présent dans le substrat de 5 à 15%, valeurs équivalentes à celles qui sont obtenues dans

l'Orbe (1-17%). L'Orbe offre donc des sites avec des caractéristiques physiques convenant à la reproduction des ombres.

7.4.3. Fécondité des femelles

La production d'œufs par des femelles de l'Orbe correspond aux résultats obtenus par GUTHRUF (1996) dans l'Aar et PERSAT (1988) dans l'Ain (France). La première année de leur maturité, des femelles de l'Aar produisent en moyenne 4700 œufs, la deuxième année 7400 œufs et la troisième 9800 œufs. Pour PERSAT (1988) une femelle de 360 mm produit au moins 6000 œufs. Par contre, les résultats ne correspondent pas avec ceux qui sont obtenus par DUJMIC (1997) dans l'Ybbs et la Vöckla en Autriche. Il obtient des productions de 421 à 1860 œufs pour des femelles d'une longueur variant de 300 à 460 mm.

Plus les femelles sont grandes, plus le diamètre des œufs augmente (DUJMIC, 1997). Cette observation est également valable chez les truites (ELLIOTT, 1994). La taille des alevins à l'éclosion chez les ombres est corrélée positivement au diamètre des œufs (D'HULSTERE, & PHILIPPART, 1982) de même que le poids des œufs avec celui des alevins (DUJMIC, 1997). Les grandes femelles d'ombres vont donc produire des grands alevins. ELLIOTT (1994) a montré que chez la truite, être un grand alevin est un avantage pour la détention d'un territoire pendant la "période critique", marquée par une mortalité importante des alevins. En effet, seuls les alevins territoriaux vont survivre à cette "période critique". Ce mécanisme existe probablement aussi chez les deux espèces d'ombres, car les deux défendent un territoire environ 1 mois après l'émergence (KRATT & SMITH, 1979 ; GUTHRUF, 1996).