

8. Développement et survie des œufs

8.1. Introduction

L'étude de la survie des premiers stades de développement est l'un des facteurs déterminants de la dynamique des populations de poissons. Chez la truite, les densités d'alevins et de jeunes poissons survivants sont corrélées avec la densité initiale d'œufs (ELLIOTT, 1994). Cette corrélation est soit linéaire, lorsque la densité d'œufs est faible (100-400 œufs / 60 m²), soit densité-dépendante lorsque la densité d'œufs est beaucoup plus importante (1000-8000 œufs / 60 m², optimum entre 2000 et 4000 œufs / 60 m²).

Chez les Salmonidés, la survie des œufs et des alevins pré-émergents est liée principalement, par une relation inverse, à la proportion de particules fines dans le gravier des frayères. Cette teneur en particules fines influence la perméabilité du substrat et par conséquent la circulation de l'eau interstitielle. Cette eau alimente les œufs et les alevins enfouis dans le gravier en oxygène nécessaire à leur respiration et leur développement (TAPPEL & BJORN, 1983 ; CHAPMAN, 1988 ; YOUNG et al., 1991 ; ZEH & DÖNNI, 1994 ; WATERS 1995 ; RUBIN & GLIMSÄTER, 1996 ; RUBIN, 1998).

Le but principal de ce chapitre est d'estimer, dans des conditions naturelles, le taux de survie des œufs et des alevins dans les premiers stades de développement en relation avec la granulométrie du substrat. Il s'agit également de mesurer la durée de développement pour chacun de ces différents stades.

8.2. Matériel et méthodes

La survie des œufs et des alevins à l'émergence a été étudiée en 1997 et 1998 dans les conditions naturelles de l'Orbe, en exposant dans ce milieu naturel des œufs fraîchement fécondés et en nombre connu. L'exposition a été faite à l'intérieur de boîtes grillagées (deux types de boîtes, figure 8.1) selon la méthode utilisée par HARRIS (1973), SCRIVENER (1988), MACCRIMMON et al. (1989) et RUBIN (1995). Contrairement aux boîtes Vibert (VIBERT, 1977), les boîtes utilisées dans cette expérience n'ont pas permis aux alevins de s'échapper. À chaque station, six ou sept boîtes (en 1997 : 4 boîtes du type 1 et 2 boîtes du type 2 ; en 1998 : 5 boîtes du type 1 et 2 boîtes du type 2) ont été introduites dans le substrat. Les stations ont été choisies dans les secteurs de la Frontière, de la Gravière et Au-dessus de la Réserve. Les emplacements où les boîtes ont été introduites dans le gravier correspondaient à des frayères à ombres. Les boîtes contenaient chacune 100 œufs fraîchement fécondés, mélangés avec du gravier provenant du lieu précis où elles allaient être placées.

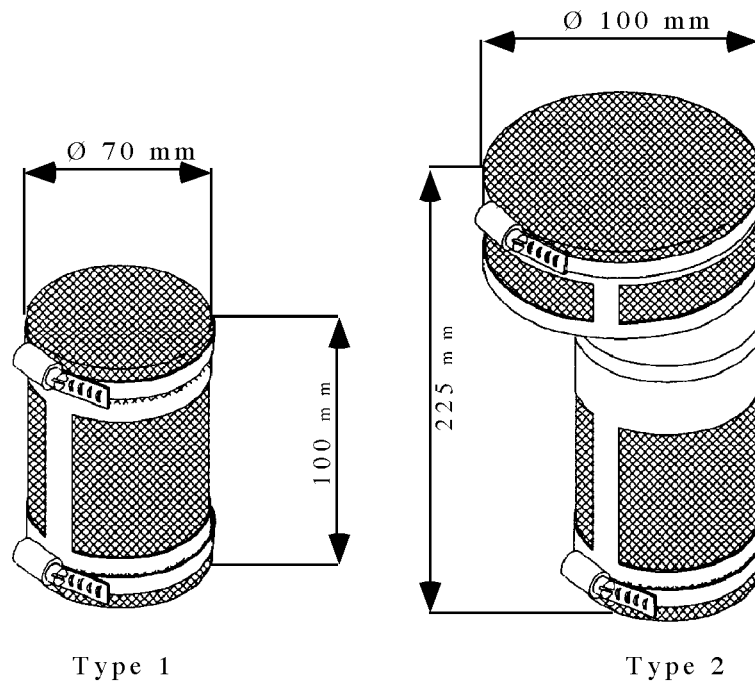


Figure 8.1. Types des boîtes utilisés. Boîte n°2 pour la récolte des alevins émergents. Le grillage (mailles de 0,5 mm) recouvre 84 % de la surface de la boîte de type 1.

Les boîtes ont été introduites dans le substrat de la rivière à l'aide d'un injecteur décrit par SCRIVENER (1988), le jour de la fécondation des œufs qu'elles contenaient (figure 8.2). L'injecteur a pour qualité de ne pas perturber la structure du substrat autour des boîtes et de simuler les conditions naturelles dans lesquelles les œufs se trouvent après une ponte. Le fond des boîtes a été placé à 0,12 m en dessous de la surface du substrat. Chaque boîte est reliée par une ficelle à une marque visible de la surface du lit de la rivière.

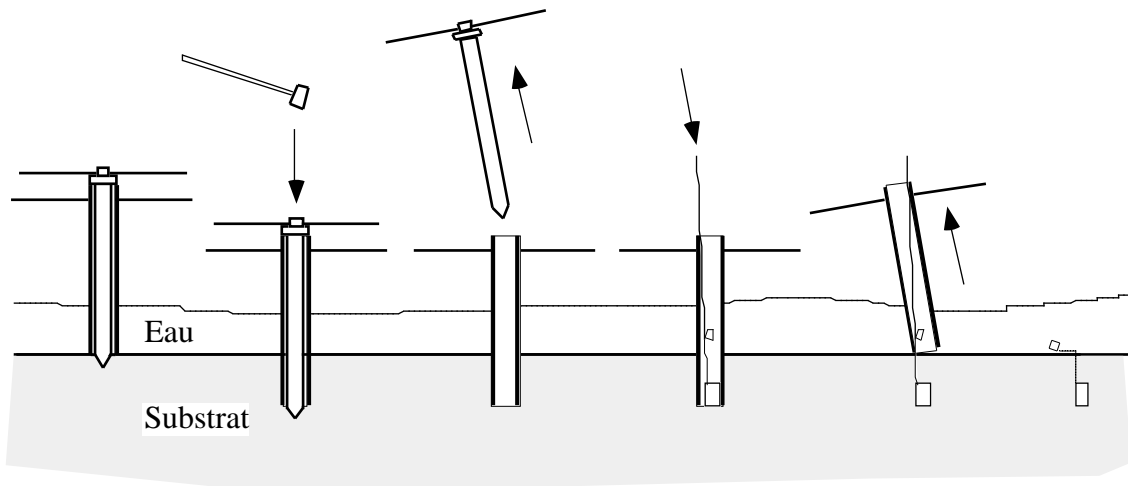


Figure 8.2. Étapes de la mise en place des boîtes dans le substrat.

Les boîtes ont été introduites dans le substrat de la rivière le 3 avril 1997 et le 10 avril 1998 dans les secteurs de la Frontière, de la Gravière et au-dessus de la Réserve (figure 8.3). En

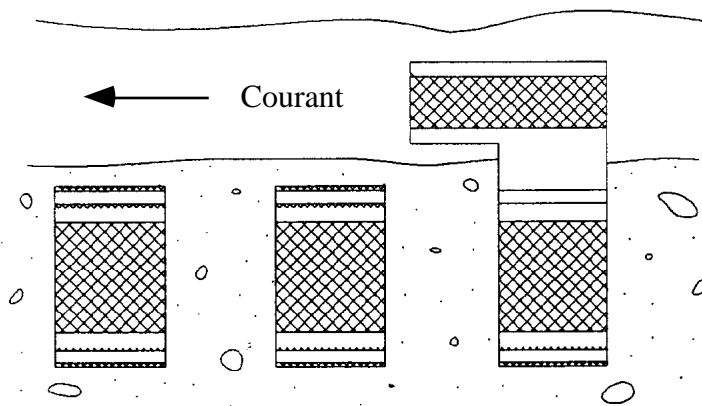


Figure 8.3. Position des boîtes dans le substrat. Série de trois boîtes.

1997, elles contenaient les œufs récoltés sur deux femelles de 410 mm et 352 mm de longueur, fécondés par la laitance de deux mâles. En 1998, les œufs de deux femelles (455 mm et 410 mm) ont été fécondés par la laitance de 3 mâles. À chaque fois, les œufs et la laitance ont été bien mélangés, afin d'éviter d'introduire dans les boîtes des œufs de qualité différente.

Les boîtes ont été retirées du substrat lorsque les trois stades de développement suivants ont été atteints : a) deux boîtes au stade d'œufs embryonnés (yeux bien visibles et pigmentés), b) deux boîtes (3 en 1998) au stade d'alevins fraîchement éclos et c) deux boîtes au stade d'alevins émergents. Les deux boîtes du type 2 ont été retirées en dernier. Elles permettaient l'émergence des alevins, retenus dans la partie supérieure des boîtes.

Les œufs excédentaires non utilisés pour le remplissage des boîtes ont été incubés dans une pisciculture alimentée par de l'eau de l'Orbe (M. Michel Meylan, Le Brassus). Les stades de développement ont ainsi pu être suivis et la viabilité des œufs vérifiée. La durée du développement en degrés-jours a été calculée pour les sites où la température de l'eau a été mesurée en continu, dans le secteur de la Frontière et Au-dessus de la Réserve.

En 1998, la granulométrie de chaque station a été étudiée. Deux échantillons de graviers ont été prélevés par station. La méthode de récolte des graviers ainsi que leur analyse est détaillée dans le chapitre 7.

8.3. Résultats

Le taux de survie des œufs puis des alevins diminue au cours de leur développement (figure 8.4). Au stade embryonné, le taux moyen de survie est de 23,8 % (étendue : 0-58%). Au stade éclos, il se situe à 10,1 % (étendue : 0-48 %) et au stade émergent à 8,6 % (étendue : 0-29 %). Les différences entre stations sont importantes.

Dans la station de la Frontière, aucun alevin d'ombre n'a éclos lors des deux années. En 1998, c'est uniquement 9 % et 40 % des œufs qui ont survécu jusqu'au stade embryonné. Au stade suivant, tous les œufs étaient morts. Cette même année, avant le stade embryonné, deux boîtes ont été retirées du substrat par une personne inconnue.

Les œufs et les alevins survivent un peu mieux dans la station de la Gravière. Le taux de survie à l'éclosion varie fortement (4-48 %, 1997 ; 0-4 %, 1998). Suite à un problème survenu lors de la sortie des boîtes en 1997, le taux à l'émergence n'a été obtenu que pour 1998. Il est de 2,5 % (0-5 %).

C'est dans la station Au-dessus de la Réserve que la survie des œufs et des alevins est la plus élevée. Le taux moyen de survie au stade embryonné sur les deux années est de 49 % (étendue : 44-58 %). Pour l'éclosion, la survie moyenne est de 14,6 % (étendue : 0-37 %) et pour l'émergence de 20,3 % (étendue : 9-29 %). La survie au stade éclos est inférieure à celle du stade émergent. Cette différence est vraisemblablement liée aux deux types de boîtes utilisées. La partie supérieure de la boîte à émergence permet probablement une meilleure circulation de l'eau dans la boîte, donc une meilleure oxygénation.

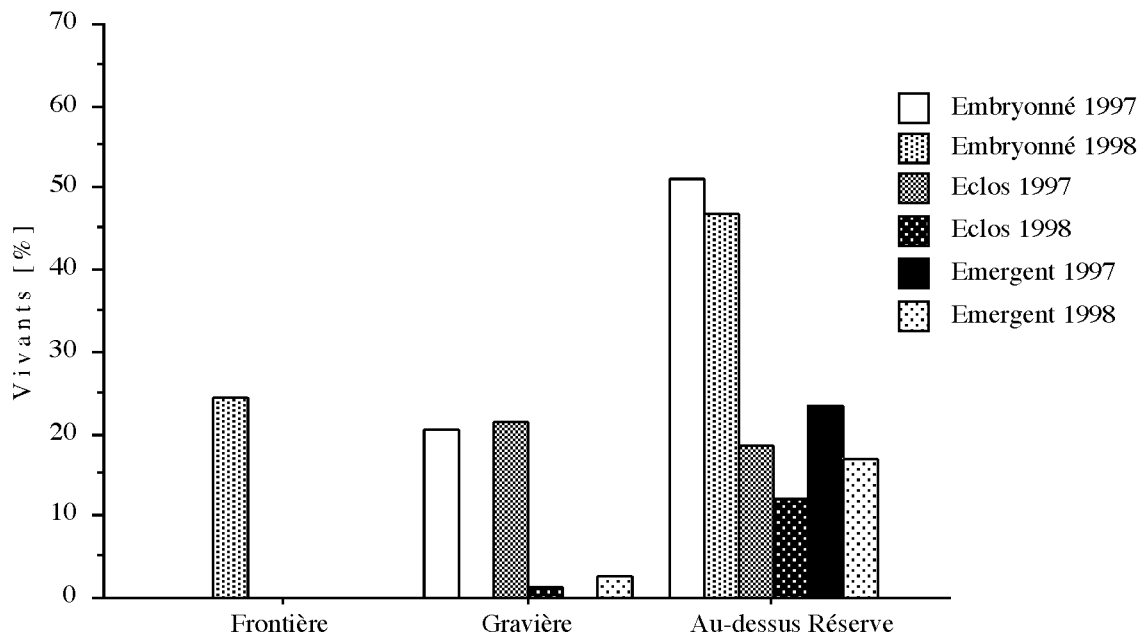


Figure 8.4. Survie moyenne des œufs et des alevins de l'Orbe aux stades embryonné, éclos et émergent.

La durée moyenne du développement calculée en degrés-jours ($^{\circ}\text{Cd}$) dans l'Orbe varie de 77 à 85 $^{\circ}\text{Cd}$ au stade embryonné, de 175 à 212 $^{\circ}\text{Cd}$ au stade éclos et de 251 à 281 $^{\circ}\text{Cd}$ à l'émergence (tableau 8.1). Ces valeurs ont été obtenues uniquement avec les données de survie des œufs et alevins émergents de la station Au-dessus de la Réserve. Aucun résultat ne provient de la station de la Frontière, puisque qu'aucun œuf n'a éclos. En 1997, le nombre de degrés-jours observé à l'éclosion est faible, car seulement 60 % des œufs ont éclos. Les résultats obtenus pour les durées moyennes du développement au stade embryonné, éclos et émergent sont comparables avec ceux de la littérature (tableau 8.2).

Tableau 8.1. Durée de développement en degrés-jours ($^{\circ}\text{Cd}$), en jours (d) et température moyenne ($^{\circ}\text{C}$) de l'eau de la fécondation jusqu'au stade considéré.

Année	1997			1998		
	[$^{\circ}\text{Cd}$]	[d]	[$^{\circ}\text{C}$]	[$^{\circ}\text{Cd}$]	[d]	[$^{\circ}\text{C}$]
Embryonnés	85	12	7,1	77	16	4,8
Éclos	175	25	7,0	212	32	6,6
Émergents	251	34	7,4	281	38	7,4

Tableau 8.2. Durée de développement en degrés-jours (°Cd), en jour (d) et température moyenne (°C) rencontrés dans la littérature.

Éclos		Émergents			Lieux	Références
[°Cd]	[d]	[°C]	[°Cd]	[d]	[°C]	
156,0		11,47				Ricka (CZ) PENAZ, 1975
164,0		11,05				
168,8		12,98				
209,2		10,24				
213,8		10,21				
124,8	9	13,0				Dunajec (PL) WITKOWSKI & KOKUREWICZ, 1978
177	22	8,05	334	34		Iller (D) D'HULSTERE & PHILIPPART, 1982
200		8,5				Allagnon (F) CARMIE et al., 1985
220		9,0				
	55	5,0				Ybbs (A) HUMPECH, 1985 ^a
	22	10,0				Vöckla (A)
	13	15,0				
			292	20,9	14,0	Suran (F) BARDONNET & GAUDIN, 1987
			309	30,9	10,0	
184	22					Aar (CH), 1991 GUTHRUF, 1996
206	28					Aar (CH), 1990
175	24					Glâne (CH), 1991
204	26					Glâne (CH), 1990
175-212	25-32	6,6-7,0	251-281	34-38	7,4	Orbe (CH) Cette étude

^a 95 % éclos, ^b 50 % éclos

La granulométrie du substrat est très semblable dans les stations de la Frontière et Au-dessus de la Réserve. Dans la station de la Gravière, la granulométrie est différente avec un taux de particules fines plus élevé (tableau 8.3). La contribution des deux plus petites classes (0,5-0,8 et 0,8-1 mm) par rapport au poids total des graviers est de 0,8 % pour la Frontière, de 2,2 % pour la station Au-dessus de la Réserve et de 6,8 % pour la station de la Gravière. La moyenne géométrique des graviers est de 21,6 mm pour la station de la Frontière, de 9,2 mm pour la station de la Gravière et de 19,7 mm pour la station Au-dessus de la Réserve.

Tableau 8.3. Granulométrie du substrat à l'emplacement exact où les boîtes ont été installées dans l'Orbe. Deux échantillons de graviers ont été récoltés par station.

Taille des particules	> 32	16 - 32	8 - 16	4 - 8	2 - 4	1 - 2	0,8 - 1	0,5 - 0,8
Sites	mm [%]	mm [%]	mm [%]	mm [%]	mm [%]	mm [%]	mm [%]	mm [%]
Frontière	38,5	36,1	10,2	6,2	5,8	2,4	0,4	0,4
Gravière	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

8.4. Discussion

La survie des œufs et des alevins dans l'Orbe est relativement faible comparée aux données recueillies en laboratoire et en pisciculture. Ce résultat n'est pas dû à la mauvaise qualité des œufs, puisque à la pisciculture du Brassus, aucune mortalité importante n'a été observée. BARDONNET & GAUDIN (1988) obtiennent, dans leurs expériences en laboratoire sur l'étude de l'émergence des alevins d'ombres, une survie à l'émergence variant de 53,7 à 70 %. Également en laboratoire, D'HULSTERE & PHILIPPART (1982) ont des taux de survie à l'émergence de 45 % pour des graviers d'un diamètre de 15 mm et de 58 % pour des graviers d'un diamètre de 25 mm. En pisciculture, CARMIE et al. (1985) parviennent à un taux de survie des alevins vésiculés (stade avant l'émergence) égal à 80,8 %. Les seules données de la littérature concernant la survie des œufs en conditions naturelles proviennent du travail de GUTHRUF (1996). Elles sont légèrement supérieures à celles de l'Orbe, mais la comparaison est délicate. Il obtient pour les embryons des survies après 17 jours variant de 3 à 80 %, avec une valeur moyenne de 20-30 %. Ces résultats ont été obtenus en mettant 100 œufs d'ombres avec du gravier de taille ≥ 5 mm dans des boîtes Vibert (VIBERT, 1977) et en les implantant dans des frayères et des frayères potentielles. Les taux de survie des œufs sont nettement supérieurs dans les frayères effectives (50-60 %). En creusant puis en récoltant les œufs dans des frayères, GUTHRUF (1996) obtient des survies pour les stades pré-embryonné, embryonné et éclos encore supérieures (60-80%). Cependant, ces deux techniques surestiment les taux de survie, car les œufs et les alevins morts sont rapidement éliminés par les détritivores ou par décomposition (MACKENZIE & MORNING, 1988 ; RUBIN, 1995).

Un des facteurs contribuant certainement à la faible survie des œufs et des alevins dans l'expérience effectuée dans l'Orbe est lié à la méthode utilisée. La finesse des mailles du grillage des boîtes (0,5 mm) doit certainement ralentir de manière importante la circulation de l'eau. La circulation de l'eau et la concentration d'oxygène sont des facteurs qui influencent la survie et le développement embryonnaire (CHAPMAN, 1988, ZEH & DÖNNI, 1994 ; WATERS, 1995 ; RUBIN & GLIMSÄTER, 1996). Dans les boîtes à émergence, la survie est supérieure par rapport aux boîtes à éclosion (secteur Au-dessus de la Réserve). Ce résultat est étonnant, mais

il est probablement dû à une meilleure circulation de l'eau dans les boîtes à émergence. L'eau rentre par la partie de la boîte qui se trouve à l'extérieur du substrat. RUBIN (1995) obtient également quelques résultats où la survie à l'émergence d'alevins de truites (*Salmo trutta*) est supérieure à celle de l'éclosion. La meilleure circulation de l'eau dans les boîtes Vibert est vraisemblablement la raison des résultats obtenus par GUTHRUF (1996). En effet, les ouvertures des boîtes Vibert ont une taille de 11,5 x 3,3 mm (VIBERT, 1977). Elles ne permettent donc pas de garder dans la boîte les alevins d'ombres éclos. À la naissance, les alevins ont une taille comprise entre 9 et 15 mm (PENAZ ; 1975 ; D'HULSTERE & PHILIPPART, 1982). Les alevins peuvent facilement s'échapper des boîtes Vibert (VIBERT, 1977). Il est alors impossible de calculer un taux de survie à l'éclosion. En augmentant légèrement le diamètre du grillage (0,8 mm) utilisé pour l'expérience effectuée dans l'Orbe, la survie mesurée devrait augmenter.

Les différences de survie des œufs et des alevins entre les secteurs sont importantes. La survie a été la plus élevée dans la station Au-dessus de la Réserve. La granulométrie favorable, (moyenne géométrique = 19,7 mm) et le faible taux de particules fines (2,2 %, ≤ 1 mm) sont des facteurs qui expliquent le bon taux de survie observé. L'utilisation chaque année de cette frayère permet d'éviter une déposition importante de particules fines, car les ombres s'y reproduisent et nettoient chaque année le gravier (CHAPMAN, 1988). De nombreux auteurs dont TAPPEL & BJORN (1983), YOUNG et al. (1991), WATERS (1995), RUBIN (1998) ont démontré que le taux de survie des œufs et des alevins était corrélé à la taille des graviers et inversement au pourcentage de particules fines. Les résultats de ces auteurs ont toujours été obtenus avec des espèces de salmonidés (*Salmo* sp. et *Oncorhynchus* sp.) produisant des œufs de taille supérieure à ceux des ombres. Les œufs et les alevins d'ombres à l'éclosion étant plus petits que ceux des espèces du genre *Salmo* et *Oncorhynchus*, un diamètre des graviers plus petit permet probablement une survie tout aussi bonne. D'ailleurs les ombres se reproduisent sur du substrat plus fin que ces espèces. Les valeurs qui caractérisent le substrat et donc le taux de survie des truites et des saumons ne peuvent donc pas être comparées directement avec les valeurs obtenues pour les ombres.

La survie inférieure dans le site de la Gravière est certainement liée à la granulométrie. La moyenne géométrique (9,2 mm) des graviers est beaucoup plus faible que celle qui est observée dans la station Au-dessus de la Réserve. Le taux de particules fines (6,8 %, ≤ 1 mm) est largement supérieur à celui qui est calculé Au-dessus de la Réserve. Cette frayère n'a été utilisée qu'en 1997.

C'est dans la station de la Frontière que la survie a été la plus faible. La mortalité est probablement due au colmatage des graviers. En effet, lors de l'introduction des boîtes dans le substrat, l'injecteur avait de la difficulté à s'y enfoncer. La perméabilité du substrat est donc certainement très faible dans ce secteur, malgré un petit taux de particules fines (0,8 %, ≤ 1 mm) et une moyenne géométrique de la taille des graviers élevée. Les conditions physico-chimiques de l'eau pendant la période de développement ne sont pas responsables du faible

taux de survie dans le site de la Frontière. Plus en aval dans l'Orbe, les conditions physico-chimiques sont équivalentes.