

CONDITIONS ECOPHYSIOLOGIQUES DE LA SURVIE DANS LA GLACE DES OEUFS DES COREGONES DU LAC BAIKAL

G.A. TCHERNIAEV

Institut Limnologique de la Section Sibérienne
de l'Académie des Sciences de l'URSS

RESUME

Partant de la constatation que des œufs de corégones du lac Baïkal peuvent survivre et se développer dans la glace, l'auteur montre expérimentalement que des embryons œillés survivent à des températures de -4°C à condition que la vitesse de congélation soit rapide (en moins d'une heure). La température de 6°C est par contre létale. Si la vitesse de congélation est lente (2 heures) la mortalité est de 85 % à -2°C et 98-99 % à -4°C . L'auteur a aussi observé que le développement embryonnaire était plus rapide dans la glace du lac que dans des bouteilles de Zug en pisciculture et discute des possibilités d'action de l'énergie lumineuse.

SUMMARY

Experiments were made to evaluate theories that eggs of lake Baïkal *Coregonus* develop in the ice. It was shown that eyed larvae survived rapid freezing (one hour) whereas a temperature of 6°C was lethal. Slow freezing (two hours) resulted in 85 % mortality at -2°C and 98-99 % at -4°C . It was found that embryonic development was faster in lake ice than the Zug bottles used in fish culture. The latter point is discussed with relation to the effect of light energy.

INTRODUCTION

Les corégones du lac Baïkal fraient en automne et l'embryogenèse se déroule durant l'hiver.

L'étude du développement embryonnaire de l'omoul *Coregonus autumnalis migratorius* (Géorgi) et du lavaret *Coregonus lavaretus baicalensis* (Dyb.) (TCHERNIAEV, 1965, 1968) a démontré qu'à certains moments du développement embryonnaire une partie des œufs pondus reposant sur les frayères est soumise à l'action du gel et est incluse dans la glace.

TCHERNIAEV et DOVGUIL (1969) ont émis l'hypothèse que les œufs de corégones sont capables de résister aux températures au-dessous de zéro et de passer un certain nombre d'étapes du développement étant encapsulés dans la glace (stade « pagon »).

S.A. ZERNOV (1928), étudiant les conditions d'hivernage des animaux aquatiques dans la glace et le sol gelé, a donné un terme à ce phénomène : le « pagon » qui serait important là où il y a des conditions anaérobies sous la glace.

UDANOV (1936) a constaté que les œufs de la Riapouchka (*Coregonus sardinella*) ont été capables de supporter les grands froids et se sont développés normalement durant l'hiver à des températures inférieures à 0°C, sans succomber. Il a montré que le commencement de la fraie était conditionné par la formation de la glace à la surface de l'eau. La majeure partie des frayères se situe sur une profondeur inférieure à un mètre et en hiver elle gèle jusqu'au fond, car l'épaisseur de la glace est en moyenne de 1,5 m (Fig. 1).

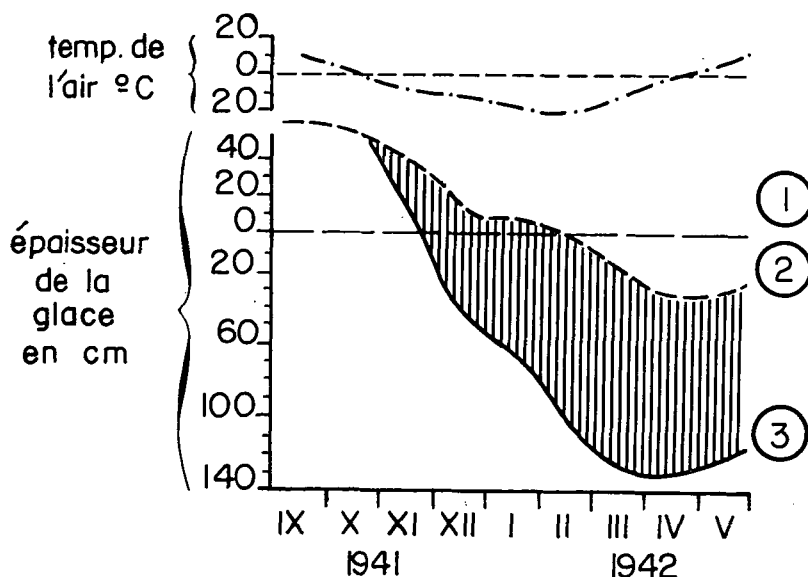


Figure 1 - Dynamique de quelques paramètres hydrométéorologiques du lac Baïkal (altitude du point 0 = 445 m)

- 1 niveau moyen du lac (calculé sur 100 ans)
- 2 niveau du lac au cours des diverses époques
- 3 épaisseur de la glace.

RESULTATS ET DISCUSSION

Afin d'étudier l'action des températures au-dessous de zéro sur les œufs des corégones, nous avons procédé à deux séries d'expériences sur des œufs de l'omoul au stade du développement de la pigmentation des yeux de l'embryon (120 jours de développement).

1) Congélation lente (en 2 heures)

Des échantillons de 50 œufs étaient maintenus aux températures de 0°, — 2°, — 4° et — 6°C pendant deux heures ; après la décongélation (effectuée progressivement en 90 minutes) la mortalité des œufs relevée 24 h plus tard était élevée : 85 % à — 2°C, 98 à 99 % à — 4°C et 100 % à — 6°C.

Les phénomènes suivants ont été observés lors de la congélation : au moment de la cristallisation de l'eau autour de l'œuf, il se produit un reflux du liquide périvitellin à travers la coque. Cela augmente la concentration des composants du liquide périvitellin et abaisse la température de congélation.

A.J. ZOTINE (1961) se référant aux travaux de ARIMA (1955) et de OTSUKA (1958) indique que le liquide périvitellin contient des acides aminés et des sucres. Ces sucres dissous dans le liquide périvitellin forment avec ce dernier un colloïde hydrophile. La vitesse de la déshydratation de l'œuf sous l'effet du gel est supérieure à celle de l'incapsulation de l'œuf dans la glace environnante. Par conséquent, l'enveloppe de l'œuf se déforme et vient en contact de l'embryon et du sac vitellin. Après la décongélation, les parties du corps de l'embryon en contact avec l'enveloppe portaient des marques de gelures.

2) Congélation rapide (en moins d'une heure)

Dans le cas de congélation rapide la survivance à — 2°C était 100 %, à — 4°C, 100 % également. Mais à la température de — 6°C la mortalité était totale. Dans cette série d'expériences, la déshydratation de l'espace périvitellin se poursuivait, mais la vitesse de l'incapsulation dans la glace était telle que la coque des œufs était à peine déformée. Ainsi, l'embryon ne touchait pratiquement pas l'enveloppe de l'œuf.

Il est probable que ce stade de développement de l'embryon soit plus sensible aux basses températures et que — 6°C constitue une température létale. Mais dans les conditions naturelles, l'incapsulation des œufs des corégones se produit plus tôt, lorsque l'embryon est aux stades de segmentation ou de gastrulation où la turgescence est maximale (un œuf de corégone de 3 mm de diamètre peut à ce moment supporter une charge de 2,5-3 kg à l'écrasement !).

Au moment des expériences avec les œufs de l'omoul, les embryons étaient déjà bien développés et à ce stade la résistance de l'enveloppe de l'œuf à l'écrasement n'était plus que de un kg. Aux stades de segmentation, de gastrulation et au commencement de l'organogénèse, l'embryon n'a pas de parties saillantes qui pourraient être endommagées par les gelures. Il est fort possible qu'à ces stades les œufs des corégones peuvent supporter des températures plus basses.

VOTINTSEV (1961) a démontré que dans la glace de 1 m d'épaisseur du lac Baikal, la teneur en oxygène varie de 3,9 à 2,1 mg/l (avant la congélation de la glace, la teneur en oxygène dans l'eau est de 12-14 mg/l).

Nos recherches (MECHTCHERIAKOVA, TCHERNIAEV, 1961) sur l'activité respiratoire des œufs de l'omoul ont permis de constater qu'elle est très faible : aux étapes de segmentation et de gastrulation la consommation de l'oxygène par 1 000 œufs en une heure est égale à 0,1 mg/l ; durant la pigmentation des yeux des embryons elle est de 0,17 mg/l et, avant l'éclosion, de 0,29 mg/l.

Les recherches de SCHOLANDER (1953) ont démontré que la diffusion de l'oxygène et du gaz carbonique à travers la glace est suffisante pour l'entretien de l'activité respiratoire des invertébrés aquatiques des lacs peu profonds dans l'Arctique. Il est probable que le niveau respiratoire de ces invertébrés aquatiques est proche de celui des œufs des corégones.

A part ces données, les embryons des corégones possèdent tout un arsenal d'adaptations temporaires facilitant la respiration (SOINE, 1965 ; TCHERNIAEV, 1968) : la concentration protoplasmique du sac vitellin et les mouvements du corps de l'embryon augmentent la diffusion des gaz à travers l'enveloppe de l'œuf. La présence de pigments carotinoïdes dans le sac vitellin et la formation sur sa surface d'un réseau de vaisseaux sanguins traduisent une fonction respiratoire.

Etudiant la reproduction naturelle et artificielle de l'omoul du Baïkal, MICCHARINE (1953) a établi le fait que les œufs de ce corégon retardent leurs éclosions en pisciculture, en comparaison aux œufs se développant à l'état naturel, de un à un mois et demi. Les œufs des corégones en pisciculture sont incubés dans des bouteilles de Zug et MICCHARINE (1953) explique ce retard du développement des œufs par un état hydrochimique déficitaire dans les conditions artificielles d'incubation. Nous avons retrouvé ce retard en pisciculture (TCHERNIAEV, 1965, 1968), mais une autre interprétation a été proposée (MECHTCHERIAKOVA et TCHERNIAEV, 1963) : en étudiant les causes du retard de développement des œufs, nous avons (TCHERNIAEV,

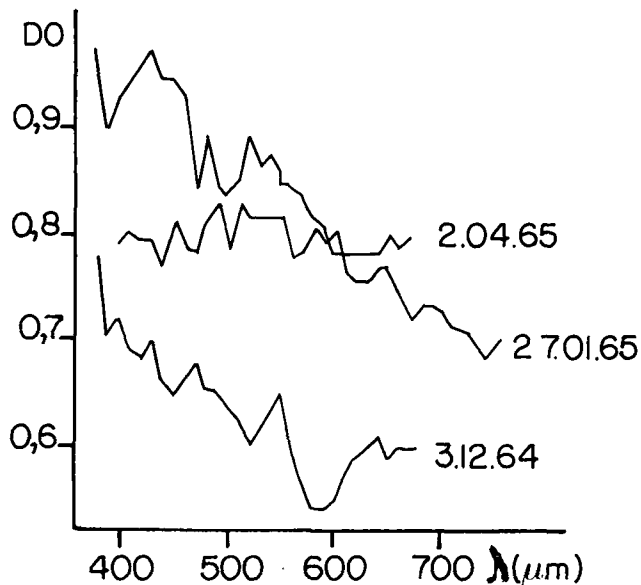


Figure 2 - Spectre d'absorption de la lumière par les œufs de corégones *autumnalis migratorius* à différents stades du développement.

1965) émis l'hypothèse de l'insuffisance de l'énergie lumineuse en pisciculture. A la base de cette hypothèse, nous avons avancé la notion qu'un facteur externe doit agir sur la vitesse du développement des embryons pour les faire éclore en conditions optimales du point de vue nourriture, car le passage des alevins à la nutrition exogène est le moment crucial pour l'existence de l'espèce.

L'influence de différentes parties du spectre lumineux sur le développement des œufs des poissons a été étudiée par SMITH (1916), Mc HUGH (1954), LIOUBITSKAYA (1956, 1961), LINDSEY (1958) et autres. Ces auteurs ont démontré que la lumière augmente le niveau du métabolisme et que l'effet de la lumière est semblable à l'action de la chaleur sur le développement des embryons.

L'étude du flux lumineux à l'aide d'un pyranomètre sous-marin à travers la neige, la glace et l'eau, jusqu'au fond de la rivière qui est une frayère naturelle de l'omoul, a démontré que durant la période du développement des œufs (200 jours) $671,2 \text{ cal/cm}^2$ de la radiation solaire ont pénétré sous la glace et après la fonte, lors de la dernière période de développement (7 jours d'avril), $725,4 \text{ cal/cm}^2$; et au total, durant le développement des embryons à la surface de la frayère : 1396 cal/cm^2 (TCHERNIAEV, DOVGUIL, 1969). Il faut remarquer que les conditions de l'expérience étaient très défavorables au passage du flux lumineux à travers la glace.

D'autre part, l'étude des caractéristiques optiques des œufs de l'omoul à l'aide d'un spectrophotomètre a démontré (Fig. 2) que la densité optique la plus forte est constatée dans la partie bleue et violette du spectre. Dans la partie verte on constate un abaissement de la densité optique; dans la partie jaune et rouge la densité est la moindre. En moyenne, la densité optique est de 81 %. Cela est dû au fait que le vitellus de l'œuf est coloré en orange par des pigments caroténoïdes. Seule, la partie du vert au violet du spectre (ZOUBOV, 1957; CHERSTIANKINE, 1965), couleurs complémentaires de l'orange, pénétrant sous la glace, l'absorption de la lumière par l'œuf est plus complète.

Tenant compte de facteurs différents, nos calculs ont abouti à une somme de 1131 cal/cm^2 d'énergie solaire absorbée par les œufs de ce corégone en conditions naturelles.

Les mesures de la luminosité prises à l'intérieur d'une pisciculture ont montré que, durant la période de développement des œufs de l'omoul, la somme d'énergie lumineuse advenue était de 24 cal/cm^2 et il en a été absorbé $19,4 \text{ cal/cm}^2$.

En comparant les résultats obtenus, on constate que, durant la période de développement, les œufs de l'omoul sur les frayères ont reçu 60 fois plus d'énergie lumineuse que dans les conditions artificielles. Cet apport d'énergie lumineuse influe sur la vitesse de développement et provoque l'éclosion des embryons au moment où un développement algal existe dans les eaux sous la glace, ce qui permet aux alevins d'avoir une nourriture abondante en pénétrant dans le Baïkal.

MICCHARINE (1953) a évalué que durant les hivers rigoureux 60 % des frayères naturelles de l'omoul sont gelées et les œufs périssent. D'après nos recherches sur la fraie du lavaret du Baïkal, l'hypothèse que ces poissons fraient dans les mêmes conditions que les corégones du Nord de la Sibérie est plausible. Cela veut dire que les œufs de ces lavarets pondus sur le littoral du lac sont peu après encapsulés dans la glace et passent une partie de leur développement en état de « pagon ». Ainsi la majeure partie des frayères des corégones du Baïkal est prise par la glace et le sort des œufs dépend de l'épais-

seur de la couche de neige recouvrant la glace et de la rigueur de l'hiver. D'après le témoignage de J.-P. CHOUMILOV qui s'était livré à des recherches sur les frayères de l'omoul dans l'Angara supérieur, des œufs vivants d'omoul ont été trouvés sur la surface des frayères gelées.

CONCLUSION

En conclusion, il apparaît probable qu'en état de « pagon » les œufs des corégones reçoivent une quantité d'énergie lumineuse suffisante pour le développement normal de l'embryon. Il est même fort possible, mais cela pourrait être vérifié, que durant le jour la glace soit très localement dégelée autour des œufs facilitant ainsi les échanges gazeux.

Ainsi la possibilité est assez évidente pour les œufs des corégones de se développer normalement dans les conditions de « pagon ». La limite de la température minimale pour les étapes avancées du développement embryonnaire est considérée comme — 4°C. La présence de tout un système respiratoire permet aux embryons de supporter les conditions respiratoires limites du « pagon ».

L'action du facteur lumineux sur les œufs des corégones joue vraisemblablement un rôle important pour synchroniser le développement embryonnaire avec l'apparition de la nourriture au moment de l'éclosion.

NOTE

Ce texte est le résumé d'un document publié en russe (Biol. Probl. Magadan, 1971, p. 67-73). Il a été traduit en français par l'auteur qui a souhaité le voir publié dans une revue française. Nous remercions Monsieur MALAURIE qui nous a communiqué le manuscrit.

BIBLIOGRAPHIE

1. ARIMA S. 1955. Studies on the end-products of metabolism in the early developmental stages of amphibia. III The organic constituent of peri-vitelline fluid of *Rhacophorus schlegelli* var. *arborea*. Zool. Mag. v. 64 N° 4.
2. CHERSTIANKINE P.P. 1965. O minimume nižného sveta na Baikal. Tr. L'N SO AN CSSR. t. 6 (26). Sur le minimum de la lumière inférieure au Baïkal).
3. LINDSEY C. 1958. Modification of Meristic Characters by Light Duration in *Kokanee-Oncorhynchus nerca*. *Copeia* 2.
4. LIOUBITSKAIA A.J. 1956. Vlianié razlitchnikh outchastkov spectra i oultrafioletovich loutcheï na étapé razvitia ryb. Zool. journ. t. XXXV, V. 12. (L'influence des différentes parties du spectre et de l'ultraviolet sur les étapes du développement des poissons).
5. LIOUBITSKAIA A.J. 1961. Vlianié vidimogo sveta, oultrafioletovich loutcheï i tempéatoury na metamériou tela ryb. Zool. journ. t. 40, V 3. (L'influence de la lumière, de l'ultraviolet et de la température sur la métamérie du corps des poissons).

6. Mc HUGH 1954. The influence of light on the number of Vertebrae in the Grunion-Lerasthes tenuis. Copeia I.
7. MECHTCHERIAKOVA A.J., TCHERNIAEV G.A. 1963. Potreblenié kisloroda ikroi baïkalskogo omoulia v protsessé embryonalnogo razvitiá. Vopr. ichthyolog. t. 3, V 4. (La consommation de l'oxygène par les œufs de l'omoul du Baïkal durant le développement).
8. MICHARINE K.J. 1953. Estestvennoíe razmnogénié i iscoustvennoíe razvédenié baïkalskogo omoulia. Tr. B.G.J. pri Irk. Gos. Ouniv. t. 14, V. 1-4. (La reproduction naturelle et artificielle de l'omoul du Baïkal).
9. OHTSUKA E. 1958. Carbohydrate component of the perivitelline fluid and its origin in the egg of *Oryzias latiper*. Zool. Mag. V. 67. N° 3.
10. SCHOLANDER P.F., FLAGY W., HOCK R.J., IRVING L. 1953. Studies on the physiology of frozen plants and animals in the Arctic. Journ. Cell. comp. physiol. V. 42, suppl. N° 1.
11. SMITH V. 1916. Effect of light on the development of young salmon. Puget Sound Marine Station Publication V. 1, N° 1.
12. SOINE S.G. 1965. Prispособitetyé ossobennosti razvitiá ryb v sviasi s razlitchnymi ousloviami dykhanía. (Les particularités adaptatives du développement des poissons en rapport avec les conditions de respiration).
13. TCHERNIAEV G.A. 1965. Razrabotka régima incoubatsi ikry sigovykh ryb Baïkala.-Téorititcheskíe osnovy rybovodstva. (L'élaboration du régime d'incubation des œufs des corégones du Baïkal).
14. TCHERNIAEV G.A. Embryonalnoie razvitié baïkalskogo omoulia « Naouka ». (Le développement embryonnaire de l'omoul du Baïkal).
15. TCHERNIAEV G.A., DOVGUIL T.N. 1969. O vozdeiství svetovoi radiatsii na razvitié ikry sigovykh ryb. Vopr. rybn. khoziaistva Vostotchnoi Sibiri. (De l'action de la radiation lumineuse sur les œufs des corégones).
16. TRESKOV A.A. 1926. O zavimosti mejdou naibolchei tolchtchinoi lda i temperatouroi zimy na Baikalé. Tr. Irk. magnitn. il météorolog. observat. N° 1. (Sur la relation entre l'épaisseur maximum de la glace et de la température de l'hiver).
17. UDANOV J.G. 1939. Ouslovía nérésta i razvitiá icry riapouchki v zamornoí zóné Obskoí goubi. Rybnoie khosiaistvo N° 4. (Les conditions du frai et du développement des œufs de la riapouchka dans la partie anaérobie de l'estuaire de l'Obi).
18. VOTINTSEV K.K. 1961. Guidorkhímia osera Baïkal. Tr. Baïkalsk. limnolog. stantcii AN SSSR — t. 20. (L'hydrochimie du lac Baïkal).
19. ZAIKOV B.F. 1955. Otcherki po osiorovedenii. Guidrométéoizdat. (Aperçus sur l'étude des lacs).
20. ZERNOV C.A. 1928. O zimovke vodnykh organismov vo ldu i merzloi zemlé po materialam J.V. Boldirevoi, L.P. Charminoi i U.D. Climeliovoi. Roussk. guidrobiol. journal. t. VII N° 1-2. Saratov. (De l'hivernage des animaux aquatiques dans la glace et la terre gelée).
21. ZOTINE A.J. 1961. Fisiologuía vodnogo obmena ou zarodychei ryb i krouglo-rotykh. Izd. AN SSSR. (La physiologie de l'équilibre aqueux chez les embryons des poissons et des cyclostomes).
22. ŽOUBOV N.N. 1957. Okeanologiticheskié tablitsi. Guidrométéoizdat. (Les tables océanologiques).