**INFLUENCE DE LA LUMIERE AU COURS DE L'ONTOGENESE
SUR L'EXPRESSION DU RYTHME D'EMERGENCE DE L'ALEVIN
D'OMBRE COMMUN,
Thymallus thymallus (L. 1758)**

Agnès BARDONNET & P. GAUDIN

Université Claude Bernard - Lyon I

Laboratoire de Biologie Animale et Ecologie

Equipe d'éco-éthologie, bât. 401C.

43, Bvd du 11 Novembre 1918 - 69622 Villeurbanne cedex

Reçu le 19 mars 1990
Accepté le 25 avril 1990

Received 19 March, 1990
Accepted 25 Avril, 1990

RÉSUMÉ

L'élevage de l'ombre commun (*Thymallus thymallus*) est maintenant régulièrement pratiqué. Il nous a paru intéressant, dans la mesure où l'on souhaite réaliser des repeuplements précoces de qualité, d'évaluer les risques de perturbation du rythme d'émergence pouvant être dus aux conditions d'éclairement pendant l'élevage en pisciculture.

Le principe général des expériences consiste à comparer les profils d'émergence journalière de lots d'alevins d'ombre commun soumis à diverses conditions d'éclairement pendant leur ontogénèse, à des lots témoins placés le plus tôt possible dans des conditions naturelles d'incubation.

Ce n'est qu'à partir de l'éclosion que l'exposition à la lumière est à l'origine d'une perturbation du rythme d'émergence des alevins. Quelle que soit la nature du traitement appliqué pendant l'élevage (éclairement constant ou rythme jour/nuit), la perturbation observée est toujours un décalage du maximum d'émergence vers le milieu de la journée, alors qu'il se situe normalement le matin. Cette perturbation ne peut être évitée que si les clayettes d'élevage sont placées à l'obscurité dès les premières éclosions et si les alevins sont introduits sous les graviers au plus tard 48 heures après la fin des éclosions. Ces résultats, qui sont peut-être liés aux particularités de la biologie de l'ombre commun, pourront permettre l'amélioration des protocoles d'élevage et de déversement des alevins.

**EFFECT OF LIGHT DURING ONTOGENY ON THE EXPRESSION OF PATTERN
OF EMERGENCE OF GRAYLING FRY,
Thymallus thymallus (L. 1758)**

SUMMARY

Rearing and stocking of Grayling (*Thymallus thymallus*) is now very common. Hence, it appeared important, if one wishes to stock young stages in the best conditions, to evaluate the risks of perturbation of the pattern of emergence due to light conditions during rearing in the hatchery.

The general principle of the experiments consists in a comparison of the diel pattern of emergence of different batches of grayling fry reared under different light conditions during their ontogeny, with those of controls, reared under natural conditions from as early as possible.

It is only after hatching that exposure to light can perturb the diel pattern of emergence. Whatever the light rearing conditions (constant light or light/dark alternation), the perturbation observed is always a shift of the maximum of emergence from early morning towards the middle

of the day. To avoid this perturbation the incubators must be placed in the dark immediately when the first fry hatch and they must be introduced under gravel at the latest 48 hours after the end of hatching. These results, which may be related to the special characteristics of the biology of grayling, will make it possible to improve protocols for rearing and stocking fry.

1 - INTRODUCTION

Chez l'ombre commun (*Thymallus thymallus*), la fraie a lieu au printemps et les œufs, relativement petits par rapport à ceux des autres salmonidés rhéophiles, sont enfouis peu profondément sous les graviers (FABRICIUS et GUSTAFSON, 1955). L'éclosion a lieu environ 200° Jours après la fécondation (de 150 à 230° Jours, selon les auteurs et les conditions expérimentales, VIVIER, 1958 ; D'HULSTERE et PHILIPPART, 1982 ; CARMIE *et al.*, 1986 ; BARDONNET, 1989) et les jeunes alevins vésiculés se maintiennent sous les graviers pendant 120 à 150° Jours. C'est à l'abri du courant, de la lumière et des vertébrés prédateurs qu'ils continuent leur développement, jusqu'à ce que leur vésicule soit presque entièrement résorbée.

Le passage du compartiment interstitiel au compartiment d'eau libre correspond à un changement de milieu important et, après leur émergence, les alevins doivent rapidement apprendre à se déplacer pour trouver leur nourriture et éviter la prédation. Le moment de la journée choisi par les alevins pour réaliser ce changement d'habitat revêt une importance majeure car les conditions environnementales biotiques (présence de nourriture, de prédateurs) et abiotiques (température et surtout lumière) varient au cours de la journée et conditionnent ses chances de survie. C'est sans doute en partie pourquoi l'émergence des graviers est caractérisée par un rythme journalier qui, chez l'ombre commun, est principalement diurne avec un pic centré sur l'aube (GAUDIN et PERSAT, 1985 ; BARDONNET et GAUDIN, 1990 a). Il diffère donc de celui décrit pour les autres espèces de salmonidés, qui est caractérisé par des émergences nocturnes (HEARD, 1964 ; BAMS, 1969 ; DILL, 1969 ; GODIN, 1980 ; GUSTAFSON-MARJANEN et DOWSE, 1983 ; ELLIOTT, 1986 ; BRÄNNÄS, 1987).

Compte tenu de la faible profondeur d'enfouissement des oeufs par rapport aux autres salmonidés rhéophiles (les ombres communs enfouissent leurs œufs sous les graviers sans qu'aucun nid ne soit préalablement creusé), il est possible que les conditions d'éclairement soient particulières pendant le développement de l'embryon. Sachant par ailleurs que des modifications des comportements peuvent être liées à des perturbations bien antérieures à leur réalisation (Huntingford, 1983), il se peut que le rythme d'émergence observé soit, au moins en partie, lié à ces conditions d'incubation.

Afin de réaliser une première approche prospective des causes de cette originalité, nous avons choisi de nous intéresser à l'action que pouvaient avoir les conditions d'éclairement au cours de l'ontogénèse sur le rythme d'émergence, une évaluation des risques de perturbations du rythme d'émergence par les conditions d'élevage pouvant également fournir les bases nécessaires à l'élaboration d'un protocole d'élevage et de déversement.

2 - MATERIEL ET METHODES

Deux expériences ont été réalisées au cours de 2 saisons de reproduction successives en 1987 (expérience I) et 1988 (expérience II). Leur principe général consiste à comparer les profils d'émergence journalière de lots d'alevins d'ombre commun soumis à diverses conditions d'éclairements pendant l'ontogénèse, à des lots témoins placés le plus tôt possible dans des conditions naturelles d'incubation.

Ces expériences ont été conduites à la pisciculture de Chazey-Bons (Ain, France, gestionnaire : Fédération des A.A.P.P. de l'Ain). Les œufs, puis les alevins, ont été gardés en élevage dans le laboratoire de la pisciculture. Les pièges à émergence (figure 1), dont le principe de fonctionnement est décrit en détail dans un précédent travail (BARDONNET et GAUDIN, 1990 a), ont été installés dans la gravière d'un chenal artificiel alimenté à débit constant par une dérivation du Furan (affluent du Rhône) dans lequel se reproduit l'ombre commun.

2.1. - Expérience I

L'objectif de cette expérience est de déterminer si le rythme d'émergence d'alevins élevés en clayette et soumis pendant un temps plus ou moins long à des conditions d'éclairement variées, puis placés dans des conditions naturelles, est perturbé.

Les lots sont issus de fécondations artificielles pratiquées le 20 mars 1987 sur des géniteurs sauvages du Bas-Suran (affluent de l'Ain). Les produits génitaux de 3 mâles (35 à 39 cm) et 4 femelles (31 à 41 cm) ont été mélangés afin de constituer un lot unique d'œufs.

Quelques heures après la fertilisation, 3 lots témoins de 300 œufs sont constitués et introduits dans la partie inférieure de 3 pièges à émergence.

Figure 1 : Vue de profil du piège utilisé pour l'étude du rythme d'émergence en milieu semi-naturel (BARDONNET et GAUDIN, 1990 a).

Figure 1 : Profile of the trap used to study the emergence rhythm under semi-natural conditions (BARDONNET et GAUDIN, 1990 a).

En conditions expérimentales (tableau I), les œufs sont incubés puis les alevins élevés dans le laboratoire de la pisciculture en clayettes de type californien. **Cinq lots sont constitués et soumis aux conditions d'éclairement suivantes :**

- **Pisciculture (P)** : Alternance jour/nuit atténuée. Eclairéments violents (environ 500 lux) pendant plusieurs minutes chaque jour (nettoyage des clayettes)
- **Alternance lumière/obscurité (DL)** : Eclairément : 108 lux. Obscurité : 0 lux (de 19 h à 5 h solaires)
- **Lumière continue forte (LL)** : Eclairément : 403 lux
- **Lumière continue faible (dL)** : Eclairément : 2,5 lux
- **Obscurité continue (DD)** : Eclairément : 0 lux

Cinq stades d'introduction dans la partie inférieure des pièges, correspondant à un temps de contact de plus en plus long avec ces cinq conditions expérimentales d'éclairement, ont été choisis :

- **Embryons œillés** : Les œufs sont introduits dès que les pigments oculaires, visibles au travers de la membrane de l'œuf, prennent une teinte gris foncé.
- **Pré-éclosion** : Les œufs sont introduits lorsque l'embryon montre une activité importante à l'intérieur de l'œuf.
- **Éclosion** : Les alevins sont introduits lorsque l'éclosion atteint 100 % pour l'ensemble des lots.
- **Éclosion + 48 H** : Les alevins sont introduits 48 heures après la fin des éclosions.
- **Éclosion + 72 H** : Les alevins sont introduits 72 heures après la fin des éclosions.

Le nombre d'œufs ou d'alevins introduits dans chaque piège est de 300. Pour l'élevage en obscurité totale (DD), afin d'éviter tout contact avec la lumière (lors du comptage précédant l'introduction) et craignant de fortes mortalités dues à l'absence de nettoyage, des lots de 500 œufs sont constitués dès le début de l'expérience. Le nombre exact d'individus introduits est ensuite estimé par décompte des œufs morts qui restent collés au fond des clayettes.

Dès le lendemain des dernières introductions, les alevins présents dans la partie supérieure des pièges sont dénombrés toutes les 3 heures (1, 4, 7, 10, 13, 16, 19 et 22 heures solaires). Afin de séparer les émergences diurnes et nocturnes deux relevés surnuméraires sont réalisés au lever et à la tombée du jour (intensité lumineuse inférieure à 1 lux).

Tableau I : Stades de mise en place sous les graviers et conditions d'éclairement pour les 25 lots expérimentaux de l'expérience I. (Les symboles utilisés dans ce tableau sont explicités dans le texte).
Table I : Times of release under the gravel and light conditions for the 25 experimental lots used in experiment I. (See text for symbols).

Stades de mise en place SOUS LE GRAVIER	Embryons œillés	Pré-éclosion	Eclosion	Eclosion + 48 H	Eclosion + 72 H
	P	P	P	P	P
	DL	DL	DL	DL	DL
Conditions	LL	LL	LL	LL	LL
d'éclairement	dL	dL	dL	dL	dL
	DD	DD	DD	DD	DD

2.2. - Expérience II

Cette expérience, conduite en 1988, a été réalisée avec des alevins issus de la souche d'élevage de la pisciculture d'Augerolles (Puy de Dôme, France, gestionnaire : Conseil Supérieur de la Pêche), les conditions météorologiques ayant empêché la capture de géniteurs sauvages. Les œufs, reçus au stade «embryon œillé», ont immédiatement été placés dans les conditions expérimentales. Comme dans l'expérience précédente, les lots sont constitués de 300 individus (l'expérience I ayant montré une survie satisfaisante pour les élevages à l'obscurité, le nombre d'individus a également été fixé à 300 pour cette condition d'élevage).

2 lots témoins ont été introduits dès leur réception dans la partie inférieure de 2 pièges.

Cette expérience est constituée de 2 parties (Expériences II.1 et II.2) :

Expérience II.1 : Cette première expérience a pour but de préciser les résultats obtenus au cours de l'expérience I pour les individus élevés à l'obscurité (DD).

7 lots sont élevés en condition d'obscurité, puis introduits dans la partie inférieure des pièges aux 7 stades de développement suivants :

- Pré-éclosion
- 1^{ères} Eclosions : Les alevins sont introduits sous les graviers dès les premières éclosions.
- Eclosion
- Eclosion + 24 H
- Eclosion + 48 H
- Eclosion + 72 H
- Eclosion + 96 H

Expérience II.2 : Cette deuxième expérience a pour but de préciser le moment du développement à partir duquel la lumière perturbe le rythme d'émergence et de **cerner les rôles respectifs**, dans cette perturbation, **des 2 paramètres suivants** :

- «âge des individus au moment de leur mise en place sous les graviers»,
- «durée d'exposition aux traitements lumineux».

Les œufs puis les alevins sont soumis à des conditions d'alternance lumière/obscurité puis placés à l'obscurité, avant d'être mis en place sous les graviers. Pour constituer les 12 lots expérimentaux (tableau II), les œufs, puis les alevins, sont d'abord normalement élevés en clayettes (alternance 12 heures de lumière, 12 heures d'obscurité).

A partir de l'éclosion, **5 lots sont successivement constitués par des mises à l'obscurité** (par simple recouvrement des clayettes d'une feuille de plastique noir) **à cinq stades de développement successifs** :

- 1^{ères} Eclosions
- Eclosion
- Eclosion + 24 H
- Eclosion + 48 H
- Eclosion + 72 H

Pour chacun de ces lots, les introductions dans la partie inférieure des pièges (sous les graviers) sont réalisées, lorsque c'est réalisable(1), aux trois stades de développement suivants :

- Eclosion + 24H
- Eclosion + 48H
- Eclosion + 72H

Pour l'ensemble de cette expérience, le contrôle de la partie supérieure des pièges est réalisé selon le protocole décrit pour l'expérience I.

Tableau II : Stades de mise à l'obscurité et de mise en place sous les graviers pour les individus élevés en conditions d'alertance lumière/obscurité (Expérience II.2).

Table II : Protocol for experiments of rearing of embryos and alevins reared under light/dark conditions (Experiment II.2).

Stades de développement au moment de la mise à l'OBSCURITÉ	Stades de développement au moment de la mise en place SOUS LE GRAVIER
1 ^{ères} Eclosions, Eclosion et Eclosion + 24 H	Eclosion + 24 H Eclosion + 48 H Eclosion + 72 H
Eclosion + 48 H	Eclosion + 48 H Eclosion + 72 H
Eclosion + 72 H	Eclosion + 72 H

3- RESULTATS

Pour l'expérience I, la survie à l'émergence a varié de 60 à 100 %. Pour l'expérience II, elle a varié de 50 à 90 % (exception faite du témoin 1 : 37 % seulement). Ce taux de survie inférieur peut être lié à une plus grande fragilité de la souche d'élevage utilisée ou au transport des œufs embryonnés. Cependant, le nombre d'individus piégés est dans tous les cas suffisant pour permettre une bonne analyse des résultats.

(1) Certaines combinaisons ne peuvent pas être réalisées ; par exemple : mise à l'obscurité au stade "Eclosion + 72 H" et introduction sous les graviers au stade "Eclosion + 48 H" (voir tableau II)

3.1. - Expérience I

La température durant le développement des alevins a été, en moyenne, de 10,4°C. L'émergence a débuté le 10/5 et s'est terminée le 21/5. Mais 99 % des alevins ont émergé en 6 jours, entre le 11 et le 17/5.

Les résultats concernant les trois témoins de cette expérience ont déjà fait l'objet d'une analyse détaillée dans un précédent travail (BARDONNET et GAUDIN, 1990 a). Ils sont cependant indispensables à la compréhension des résultats présentés ici et sont donc intégrés aux analyses et aux figures.

Les profils moyens d'émergence (données regroupées sur 24 heures pour chacun des lots) sont peu ou pas perturbés jusqu'au stade de mise en place sous les graviers «Ecllosion». A partir de ce stade, on note que les émergences de la dernière tranche horaire nocturne disparaissent et que le pic d'émergence a tendance à se décaler vers la mi-journée (figure 2).

Figure 2 : Profils moyens sur 24 heures du rythme d'émergence d'alevins soumis à différentes conditions d'éclairements pendant l'élevage et remis en place sous le gravier à différents stades de développement (Expérience I).

Figure 2 : Mean emergence pattern of fry (24 hours) reared under various light conditions and placed under the gravel at different developmental stages (Experiment I).

Afin de comparer l'ensemble des données enregistrées entre le 11 et le 17/5, nous avons utilisé la méthode d'analyse factorielle des correspondances (AFC) : chaque profil moyen d'émergence est représenté par une distribution de probabilités dans un espace à n dimensions (n étant le nombre de mesures par cycle de 24 heures) muni de la distance dite du χ^2 . Le but de l'analyse est de rechercher, dans le nuage de points constitué par les courbes d'émergences, les axes qui rendent compte de la plus grande variabilité (ALLEMAND *et al.*, 1984).

Le cycle photopériodique (heure des relevés) et les courbes d'émergences sont portés sur un même plan défini par les deux premiers facteurs de l'analyse. Le premier facteur (qui explique 77 % de la variabilité) oppose les heures de fin de nuit aux heures de milieu de journée et représente ainsi la tendance diurne ou nocturne des émergences entourant le pic. Le deuxième facteur (8,2 % de la variabilité) isole la fin de la photophase et rend ainsi compte de l'atténuation plus ou moins rapide de l'émergence en fin de journée (figure 3). Les coordonnées factorielles des 3 témoins sont fortement positives sur F1. Il n'apparaît pas de relation entre ces coordonnées et les conditions d'éclairement durant l'élevage. Par contre, le stade de mise en place sous les graviers a une importance prépondérante et, à partir de l'éclosion, certains lots présentent des coordonnées négatives. Une seule condition expérimentale s'isole de cette tendance : l'élevage en obscurité continue avec une introduction 48 heures après l'éclosion.

Figure 3 : Coordonnées factorielles sur F1 et F2 obtenues à partir d'une AFC sur les données par tranches de 3 h de l'expérience I. Les coordonnées factorielles des heures des relevés sur les mêmes axes sont indiquées ci-dessous :

Heure	F1	F2	Heure	F1	F2
21 - 0 h :	0,044	0,025	9 - 12 h :	- 0,211	- 0,016
0 - 3 h :	0,488	0,000	12 - 15 h :	- 0,284	- 0,025
3 - 6 h :	0,468	0,042	15 - 18 h :	- 0,319	0,063
6 - 9 h :	0,007	- 0,09	18 - 21 h :	- 0,261	0,38

Figure 3 : Ordination scores from CA for axes one and two for experimental conditions of the interval (3 hrs) - by - experimental conditions matrix (A) (Experiment I). The ordination scores for axes one and two (for time interval) are mentioned above.

Une autre AFC a été conduite avec des données «jour/nuit», c'est-à-dire que les relevés encadrant le lever et la tombée du jour ont une durée de 2 h 30 pour le relevé qui précède l'aube, et de 3 h 30 pour celui qui précède le crépuscule. Les résultats étant comparables et n'apportant pas d'informations nouvelles, ils ne sont pas présentés ici.

Pour compléter cette première analyse et calculer une heure moyenne d'émergence, nous avons utilisé la méthode des statistiques circulaires (BATSCHELET, 1981). Pour chacun des 25 lots, l'ensemble des sorties qui se sont réalisées entre le 11 et le 17/5 sont regroupées sur un seul cycle de 24 heures. Les résultats obtenus (figure 4) montrent que les témoins ont une heure moyenne d'émergence bien groupée autour de 6 h 30. Pour les introductions aux stades «Embryon œillé» et «Pré-éclosion», il y a une légère dérive vers des heures plus tardives, mais les différences n'excèdent pas 2 heures. Pour les introductions réalisées plus tard, la dérive est de plus en plus importante. La seule condition expérimentale qui s'isole de ce phénomène est l'introduction réalisée avec un élevage en obscurité continue, à condition que la mise en place sous les graviers se fasse au plus tard 2 jours après la fin de l'éclosion («Éclosion + 48H»).

Figure 4 : Heures moyennes d'émergence (en heures solaires) d'alevins soumis à différentes conditions d'éclairage et introduits sous les graviers à différents stades de développement (Expérience I).

Figure 4 : Mean time of emergence (in sun hours) for fishes reared under various light conditions and placed under the gravel at different developmental stages (Experiment I).

Les résultats de cette première expérience montrent que :

- la condition expérimentale «élevage à l'obscurité» semble permettre une bonne conservation des caractéristiques du rythme d'émergence, même pour des mises en place sous le gravier tardives (d'autant plus tardives que l'élevage en obscurité continue — «DD» — semble avoir accéléré le développement, le maximum d'émergence s'étant situé un jour plus tôt pour ces lots).
- quelles que soient les conditions d'éclairement pendant l'élevage, les perturbations s'expriment toujours de la même façon sur le pattern journalier de l'émergence, à savoir un décalage du maximum d'émergence vers le milieu de la journée.
- le moment de mise en place sous le gravier influe sur l'importance de ce décalage et le stade «Ecllosion» semble constituer l'âge «sensible» où les perturbations commencent à apparaître.

3.2. - Expérience II

L'émergence a débuté le 5 mai, jour de l'introduction sous les graviers des derniers lots expérimentaux, et s'est terminée le 13. L'analyse des résultats porte sur les émergences enregistrées du 5 au 10 mai, ce qui représente une période englobant 90 à 95 % des émergences.

Les résultats n'ont pas fait l'objet de traitements statistiques aussi poussés que pour l'expérience I, car il est apparu que le maximum journalier se répétait de façon à peu près identique d'un jour sur l'autre et qu'ainsi l'image donnée par les profils moyens était suffisante pour mettre en évidence les perturbations.

Expérience II.1 (figure 5) :

Pour cette expérience, des lots témoins d'une cinquantaine d'individus ont permis de vérifier la survie et le développement des individus gardés à l'obscurité. Il existe effectivement une avance de développement d'environ 24 heures, sensible aussi bien au moment de l'éclosion que de l'émergence.

Jusqu'à une mise en place sous le gravier tardive, 72 heures après la fin des éclosions, le rythme d'émergence est peu ou pas perturbé. Si la mise en place se fait plus tard, le rythme d'émergence est fortement perturbé.

Expérience II.2 (figure 6) :

Si la mise à l'obscurité n'est pas réalisée dès les premières éclosions, le rythme d'émergence est perturbé, quelle que soit la date de mise en place sous les graviers.

Avec une mise à l'obscurité au stade «1^{ères} Eclussions» et si la mise en place sous les graviers est réalisée moins de 48 h après la fin des éclosions, l'émergence est peu ou pas perturbée.

Une mise en place sous les graviers 72 heures après la fin des éclosions induit une forte perturbation du rythme d'émergence (les émergences débutent dès le lendemain), avec disparition des émergences nocturnes et un déplacement du pic d'émergence vers le milieu de la journée.

Les résultats de cette deuxième expérience montrent que :

- Un élevage en conditions d'obscurité permet de conserver les principales caractéristiques du rythme d'émergence.
- Le paramètre «stade de mise en place sous les graviers» illustre deux phénomènes :
 - 1 - le stress de la manipulation au moment de la mise en place qui doit être différé le plus possible de l'émergence (il semble qu'ici un minimum de 48 heures soit requis).
 - 2 - l'importance de l'exposition à la lumière qui a peu de conséquences sur le rythme d'émergence tant qu'elle concerne des embryons, même œillés. Par contre, à partir de l'éclosion, elle est à l'origine d'une perturbation et son action est en quelque sorte gardée en mémoire puisque, malgré des mises à l'obscurité ou des installations sous les graviers à partir de la fin de l'éclosion, la perturbation persiste.

STADES DE MISE EN PLACE SOUS LES GRAVIERS

Figure 5 : Profils moyens d'émergence d'alevins gardés à l'obscurité et introduits sous les graviers à différents stades de développement (Expérience II.1).

Figure 5 : Mean emergence pattern of fry (24 hours) kept under darkness and placed under the gravel at different developmental stages (Experiment II.1).

Figure 6 : Profils moyens d'émergence (sur 24 heures) pour les 2 lots témoins et pour les lots élevés en alternance lumière/obscurité, mis au noir à divers stades et installés sous le graviers à 24, 48 ou 72 heures après la fin des éclosions (Expérience II.2).

Figure 6 : Mean emergence pattern of fry (24 hours) for the 2 controls and for the lots reared under light/dark conditions, submitted to dark conditions at different developmental stages and placed under the gravel at 24, 48 and 72 hours after the end of hatchin (Experiment II.2).

4 - DISCUSSION

Au cours de leur ontogénèse pré et post-éclosion, les alevins sont soumis à un certain nombre de facteurs environnementaux qui agissent sur leur morphologie, leur physiologie et leur comportement (MORRIS et SHEER, 1957 ; HAMOR et GARSIDE, 1979 ; DILL et NORTHCOTE, 1970 ; PETERSON et METCALFE, 1981 ; OLSSON et PERSSON, 1986). En ce qui concerne le comportement, les auteurs s'accordent à reconnaître l'importance de la lumière sur la phase d'émergence (MASON, 1976 ; CAREY et NOAKES, 1981 ; CAREY, 1985) et cette étude le confirme pour l'ombre commun.

Chez cette espèce, le rythme naturel d'émergence est caractérisé par un pic centré sur l'aube, la majorité des sorties se réalisant de jour. Nos résultats montrent que la perturbation que les conditions d'éclairement peuvent induire pendant l'élevage suit des règles très précises. **Il nous semble donc important de développer deux points essentiels concernant :**

- le stade de développement à partir duquel il nous a été possible d'induire des modifications de l'organisation temporelle de l'émergence,
- la nature des modifications que nous avons pu provoquer.

En ce qui concerne le stade de développement, il est évident que l'éclosion constitue le moment clef à partir duquel il devient possible de perturber le rythme normal de l'émergence. On peut supposer que, comme c'est le cas pour d'autres salmonidés, la sensibilité de la rétine de l'ombre commun n'évolue pas de façon linéaire et qu'il existe certaines périodes du développement (dont l'éclosion) où certaines structures se mettent en place (ALI, 1959). Le fait que le rythme d'émergence ne soit pas perturbé si les alevins sont placés à l'obscurité à partir de ce moment, ne signifie cependant pas qu'ils sont insensibles à la lumière avant d'éclore.

Ce résultat est parfaitement en accord avec ce que l'on sait des particularités de la biologie de l'ombre commun. Il est en effet probable que les œufs, qui sont enfouis à faible profondeur, sont soumis à des stimulations lumineuses pendant l'incubation (BARDONNET et GAUDIN, 1990 b), ou s'ils sont découverts accidentellement lors de la ponte d'autres individus ou lors des crues de printemps. Cette exposition normale ou accidentelle à la lumière n'aurait ainsi pas de conséquences sur le rythme d'émergence des alevins qui sont tout à fait aptes à se réenfouir dans les heures suivant l'éclosion.

Pour l'élevage, l'intérêt de ce résultat est évident. Il est possible d'éclairer les clayettes au cours du développement embryonnaire afin d'éliminer les œufs morts et d'éviter la propagation des champignons qui s'y développent. Dès que les premières éclosions sont observées, elles doivent être placées à l'obscurité. Il faut cependant souligner que ce résultat ne concerne que l'ombre commun et que rien ne prouve qu'il soit applicable à d'autres salmonidés. Par ailleurs, il est tout à fait possible que l'exposition à la lumière pendant la période qui précède l'éclosion soit à l'origine d'autres perturbations du comportement que nous n'avons pas analysées dans ce travail.

En ce qui concerne la nature des modifications que nous avons pu induire, il est apparu que, si les alevins n'étaient pas placés à l'obscurité dès les premières éclosions, l'organisation temporelle de leur comportement d'émergence était perturbée et présentait un décalage du pic circadien vers le milieu de la journée.

Le premier intérêt de ce résultat est de confirmer que l'alevin d'ombre commun se développe naturellement à l'obscurité. Mais il est également intéressant de constater que, quels que soient les traitements lumineux (éclairage constant ou rythme jour/nuit), la perturbation qui est observée est toujours de même nature, à savoir un décalage du maximum d'émergence vers le milieu de la journée. Les conditions d'alternance lumière/obscurité n'ont donc pas pu entraîner un rythme d'émergence particulier et n'ont donc pas fonctionné comme un «donneur de temps» («Zeitgeber»).

Cette mise à l'obscurité à partir de l'éclosion n'est pas une condition suffisante. Elle doit être accompagnée d'une mise en place sous les graviers qui doit être réalisée au plus tard 48 heures après la fin des éclosions. Sur ce point, deux hypothèses peuvent être proposées :

Les alevins ont besoin d'un certain temps de récupération après la perturbation due à l'introduction sous les graviers (transport, éclairage,...),

- Les alevins ont besoin d'un certain temps de séjour dans leur nouveau milieu de vie pour exprimer correctement leur comportement d'émergence.

Ces hypothèses sont toutes les deux probables et peuvent être complémentaires. Elles doivent cependant être vérifiées expérimentalement. Par contre, sur le plan pratique, ce résultat est suffisant et son intérêt est évident, dans la mesure où il permet de compléter le protocole d'élevage par des indications précises sur la période de déversement : la mise en place des alevins sous les graviers dans le milieu naturel doit se faire au plus tard 48 heures après la fin des éclosions.

5 - CONCLUSION

Cette étude a permis de souligner l'importance de l'éclosion comme une période sensible de l'ontogénèse des alevins de salmonidés. De toute évidence, l'émergence, qui correspond à un autre changement radical de milieu de vie pour l'alevin (BARDONNET, 1989), en constitue une seconde et il est probable que les expériences vécues par les alevins pendant ces périodes ont des conséquences directes sur leur survie et leurs comportements futurs.

L'élevage de l'ombre commun est encore considéré comme coûteux et difficile car cette espèce s'accommode mal des aliments artificiels du type de ceux généralement distribués aux alevins de truites et de saumons, principalement pendant la phase dite de «démarrage», lors du passage de l'alimentation endogène à l'alimentation exogène. Dans ces conditions, les repeuplements précoces à partir d'individus non nourris présentent un grand intérêt. Mais, leur intérêt majeur est qu'ils peuvent permettre aux alevins de «s'imprégner» de leur milieu de naissance, ce qui est important pour un retour éventuel au moment de la reproduction (MORIN *et al.*, 1989). Cet aspect doit être pris en compte lorsque l'objectif du repeuplement est de rétablir ou de soutenir réellement des populations naturelles et pas uniquement de produire des sujets arrivant à la taille légale de capture. Cependant, lors de repeuplements en salmonidés réalisés à partir d'individus dits «à résorption de vésicule», les alevins sont en fait déversés dans le milieu naturel pendant la période correspondant normalement à la phase critique de l'émergence, ce qui ne nous semble pas souhaitable. A notre avis, sur la base des résultats présentés ici et dans le cas de l'ombre commun, ces repeuplements peuvent être réalisés à un stade de développement un peu moins avancé, les alevins étant alors introduits sous les graviers (BARDONNET et GAUDIN, 1989). Ils peuvent alors réaliser leur comportement d'émergence et choisir à quel moment ils vont s'établir dans le milieu d'eau libre. Mais il est primordial, pour leur conserver de bonnes chances de survie, de ne pas perturber leur rythme journalier d'émergence par des expositions à la lumière après l'éclosion.

6 - REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée grâce à l'appui du Conseil Supérieur de la Pêche (Conventions N°237 du 30 juin 1987 et 89204) et l'aide matérielle de la Fédération des AAPP de l'Ain. Nous remercions également le personnel des piscicultures de Chazey-Bons (Ain) et d'Augerolles (Puy-de-Dôme) pour l'accueil qu'ils nous ont réservé et l'aide qu'ils nous ont apportée.

7 - BIBLIOGRAPHIE

- ALI M.A., 1959 - The ocular structure, retinomotor and photobehavioral responses of juvenile Pacific Salmon. *Can. J. Zool.*, 37, 965-996.
- ALLEMAND R., FOUILLET P. et DAVID J.R., 1984 - Variabilité génétique du rythme circadien de ponte dans les populations naturelles de *Drosophila melanogaster*. *Génét. Sel. Evol.*, 16 (1), 27-44.
- BAMS R.A., 1969 - Adaptations of Sockeye Salmon associated with incubation in stream gravels. *Symposium on Salmon and Trout in streams. Northcote T.D. Ed. University of British Columbia, Vancouver*, 71-88.
- BARDONNET A., 1989 - Occupation de l'espace par les jeunes stades de salmonidés : vie sous graviers, émergence et dévalaison chez l'ombre commun (*Thymallus thymallus*). *Thèse de doctorat, Univ. Lyon I*, 200 p.

- BARDONNET A. et GAUDIN P., 1989 - Optimisation de la qualité et du rendement des repeuplements en ombre commun ((*Thymallus thymallus*). *Rapport Conseil Supérieur de la Pêche*, 57 p, Lyon.
- BARDONNET A. et GAUDIN P., 1990 a - Diel pattern of emergence in grayling (*Thymallus thymallus*). *Can. J. Zool.*, 68 (sous presse).
- BARDONNET A. et GAUDIN P., 1990 b - Pénétration de la lumière à l'intérieur des graviers des frayères à salmonidés : réflexions sur l'ontogénèse du comportement des alevins. *Bull. Fr. Pêche Pisc.* (sous presse).
- BATSCHULET E., 1981 - Circular Statistics in Biology. *Sibson R. and Cohen J.E. Eds. Academic Press*, 371 p.
- BRÄNNÄS E., 1987 - Influence of photoperiod and temperature on hatching and emergence of Baltic Salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Zool.*, 65, 1503-1508.
- CAREY W.E., 1985 - Comparative ontogeny of photobehavioral responses of charrs (*Salvelinus species*). *Env. Biol. fish.*, vol. 12(3), 189-200.
- CAREY W.E. et NOAKES D.L.G., 1981 - Development of photobehavioral responses in young rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Biol.*, 19, 285-296.
- CARMIE H., MORELET B., MAISSE G., JONARD L. et CUINAT R., 1986 - Observations sur la reproduction artificielle de l'ombre commun (*Thymallus thymallus*). *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, 296, 2-16.
- D'HULSTERE D. et PHILIPPART J.C., 1982 - Observations sur le comportement de l'éclosion et de post-éclosion chez l'Ombre commun. *Cahiers d'Ethologie Appliquée*, 2(1), 63-80.
- DILL L.M., 1969 - The sub-gravel behaviour of Pacific salmon larvae. *Symposium on Salmon and Trout in streams*, 88-99.
- DILL L.M. et NORHCOTE T.G., 1970 - Effects of gravel size, egg depth and egg density on intra gravel movement and emergence of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) alevins. *J.Fish. Res. board Can.*, 27, 1191-1199.
- ELLIOTT J.M., 1986 - Spatial distribution and behavioural movements of migratory trout, *Salmo trutta*, in a lake district stream. *J. Anim. Ecol.*, 55, 907-922.
- FABRICIUS E. et GUSTAFSON K.J., 1955 - Observations on the spawning Behaviour of the grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 36, 75-103.
- GAUDIN P. et PERSAT H., 1985 - Rythmes d'émergence et de dévalaison des alevins d'Ombre commun, *Thymallus thymallus* (L. 1758) : Premières observations en milieu semi-naturel contrôlé. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 301(III), 843-846.
- GODIN J.G.J., 1980 - Temporal aspect of juvenile pink Salmon emergence from a simulated gravel redd. *Can. J. Zool.*, 58, 735-744.
- GUSTAFSON-MARJANEN K.I. et DOWSE H.B., 1983 - Seasonal and diel patterns of emergence from the reed of Atlantic Salmon fry. *Can. J. Fish. Aqu. Sc.*, 40(6), 813-817.
- HAMOR T. et GARSIDE E.T., 1979 - Hourly and total oxygen consumption by ova of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., during embryogenesis, at two temperatures and three levels of dissolved oxygen. *Can. J. Zool.*, 57 (6), 1196-1200.
- HEARD W.R., 1964 - Phototactic behaviour of emerging sockeye Salmon fry. *Anim. Behav.*, 12, 382-389.
- HUNTINGFORD F., 1984 - The study of Animal behaviour. *Chapman & Hall Ed.*, 411 p.
- MASON J.C., 1976 - Some features of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, fry emerging from simulated redds and concurrent changes in photobehavior. *Fish. Bull.*, 74 (1), 167-175.
- MORIN P.P., DODSON J.J. et DORE F.Y., 1989 - Cardiac responses to a natural odorant as evidence of a sensitive period for olfactory imprinting in young Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46, 122-130.
- MORRIS R.W. et SCHEER B.T., 1957 - The relation of meristic characters in fishes to temperature and water movements. *Année biologique*, 3 (33), 159-161.

- OLSSON T.I. et PERSSON B.G., 1986 - Effects of gravel size and peat material concentration on embryo survival and alevin emergence of brown trout. *Hydrobiologia*, 135, 9-14.
- PETERSON R.H. et METCALFE J.L., 1981 - Emergence of Atlantic salmon fry from gravels of varying composition : A laboratory study. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1020, 706-6457.
- VIVIER P., 1958 - L'ombre commun (*Thymallus thymallus* L.), sa reproduction et son élevage. *Bull. Fr. Pisc.*, 191, 45-58.