LES SITES DE FRAIE DE L'OMBLE CHEVALIER, *SALVELINUS ALPINUS* (L.), DANS LE LÉMAN

J.F. RUBIN ET B. BUTTIKER

Conservation de la Faune, Ch. du Marquisat 1, CH-1025 St-Sulpice (Suisse)

Reçu le 29 octobre 1992
Accepté le 10 décembre 1992

Received 29 October, 1992.
Accepted 10 December, 1992.

RÉSUMÉ

De 1981 à 1990, les principaux sites de fraye de l'omble chevalier, *Salvelinus alpinus* (L.), ont été étudiés dans le Léman en plongée autonome et à partir d'un sous-marin. Sur la rive suisse du lac, 7 omblières distinctes ont été cartographiées à Chillon, 1 à la Veraye et 2 au Bouveret. Sur la rive française du Léman, une vingtaine de frayères ont été dénombrées à Meillerie. Les omblières actives se présentent comme de grandes coulées de cailloux dépourvues de sédiment fin à leur surface. Le diamètre moyen des cailloux est de 1 à 5 cm, parfois jusqu'à la taille d'un poing. La surface des omblières varie de 10 à plus de 1500 m². Elles se situent pour la plupart entre 50 et 120 m de profondeur. Les ombles fréquentent peu les endroits de plus faible profondeur, même si le substrat apparaît favorable pour la fraye. Les omblières sont souvent le résultat d'immersions accidentelles de gravier, aux abords de carrières. Aucune source sous-lacustre n'a été mise en évidence près d'une frayère.

THE SPAWNING GROUNDS OF THE ARCTIC CHAR, *SALVELINUS ALPINUS* (L.), IN LAKE GENEVA

SUMMARY

From 1981 to 1990, the main spawning grounds of the Arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.), have been studied in Lake Geneva by scuba diving or using a submarine. On the Swiss shore of lake, 7 distinct spawning places have been mapped at Chillon, 1 at Veraye and 2 at Bouveret. On the French shore of the lake, about 20 spawning areas have been observed at Meillerie. Spawning grounds look like big tongues of clean gravel without fine sediment in the places used by the Arctic char to spawn. Gravel diameter is between 1 to 5 cm, sometimes fist-sized. Spawning areas surface varies from 10 to more than 1500 m². Most of them are located at a depth between 50 and 120 m. Char don't seem to use areas in more shallow water even if the substrate seems suitable for spawning. Spawning grounds are often the result of involuntary gravel immersions near quarries. No upwelling water has been detected near spawning places.

1. INTRODUCTION

Dans de nombreux lacs suisses, l'omble chevalier, *Salvelinus alpinus* (L.), est très menacé, ou a déjà disparu (QUARTIER, 1951 ; RUBIN et BÜTTIKER, 1987 ; RUBIN, 1990 ; RUHLÉ, 1976, 1977, 1989). La plupart des populations suisses sont actuellement maintenues grâce à un intense effort de pisciculture. Or, avant ce travail, peu de données étaient disponibles sur la fraye naturelle de ce poisson dans le Léman. En effet, une seule frayère (omblière) connue se situait à une relativement faible profondeur, aux abords du Château de Chillon. Cette omblière a fait l'objet de nombreuses plongées autonomes réalisées entre 1981 et 1987. Cette technique se prête bien à une étude suivie et répétée de la fraye en un lieu facilement accessible, mais pas à l'exploration de vastes étendues en eaux profondes. Or, la plupart des autres frayères sont situées à plus de 50 m de profondeur. Elles sont donc inaccessibles pour un travail de longue durée en plongée autonome. C'est la raison pour laquelle l'étude de ces dernières a été réalisée, de 1984 à 1990, à bord du sous-marin "F.A.-FOREL" de la Fondation pour l'Etude et la Protection de la Mer et des Lacs, qui est opérationnel en plongée jusqu'à une profondeur de 500 m, pendant plusieurs heures. C'est par ces deux approches complémentaires que, de 1981 à 1990, les principaux sites de fraye de l'omble chevalier du Léman ont été étudiés. Il s'agissait notamment de décrire et de cartographier les omblières, d'étudier le comportement de fraye de l'omble chevalier et d'évaluer la survie des œufs. Dans le présent article, les principales caractéristiques des omblières du Léman sont présentées.

Malgré leur accès difficile, quelques observations avaient néanmoins déjà été effectuées à propos des omblières du Léman avant notre étude. Au XVI^e siècle, les pêcheurs avaient remarqué que les ombles étaient attirés par le gravier. Ainsi, sur la carte de 1581 du Syndic Jean du Villard de Genève, il est dit de l'omble : *"Bon poisson, jusqu'à 15 livres au plus profond du lac et hante les rocks, sa saison à manger est au mois de janvier"*. Trois siècles plus tard, en 1890, FATIO mentionne le fait suivant : *"à l'époque des amours, l'omble quitte les plus grands fonds pour remonter un peu du côté des rives et venir pondre, volontiers sur fond pierreux ou caillouteux, près de l'embouchure de quelque rivière"*. FATIO (1890) rapporte d'ailleurs que les pêcheurs connaissaient si bien cette préférence de l'omble pour les endroits caillouteux, qu'ils jetaient eux-mêmes au fond de l'eau des chargements de pierres, pour établir des lieux de fraye. Mais, c'est FOREL (1904) qui, le premier, entreprend une étude des frayères du Léman. En 1876, intrigué par les fortes concentrations hivernales d'ombles à Yvoire (fig. 1), il se pose la question : *"A quoi est due l'attraction qui amène le poisson dans ces parages ?"*. Le 30 septembre 1876, à bord du yacht "Le Caprice" avec son ami REVILLIOD, il effectue un premier dragage sur les omblières pour en déterminer la nature du substrat. Le 18 septembre 1885, il effectue d'autres prélèvements et parvient à la conclusion que les ombles sont attirés par le gravier d'une moraine immergée. FOREL pense tout d'abord que l'existence de ces frayères est liée à la présence d'un affluent sous-lacustre qui sourdrait en ce point, mais en consultant les cartes, il ne trouve aucune déviation des courbes isobathes trahissant la présence d'un entonnoir. Il ne constate pas non plus de différences significatives de la température de l'eau, ni la présence de brouillard en hiver. En conséquence, il attribue la faible couche d'alluvions à l'action des courants. Néanmoins, cette idée tenace que les omblières seraient dues à la présence de sources sous-lacustres va resurgir constamment dans toutes les études sur le sujet. Ainsi, lorsqu'ANDRÉ (1922) dresse la carte des omblières françaises du Léman, certains pêcheurs lui indiquent que des sources chaudes viendraient sourdre près de celles-ci. C'est pourquoi, comme FOREL 37 ans plus tôt, ANDRÉ mesure les températures aux abords des frayères. Il ne trouve pas non plus de différences significatives. Par contre, il note aussi la présence d'un courant assez important. Afin de savoir si ces sources hypothétiques existent réellement, de nombreux échantillons d'eau et mesures de température ont été effectués, dans la présente étude, à partir du sous-marin. ANDRÉ (1922) échantillonne avec une drague le substrat sur toute la surface des omblières d'Yvoire et de Meillerie. Il mentionne la présence d'une ancienne omblière au large de Ripaille (fig. 1), dans le delta de la Dranse, que les ombles auraient abandonnée, soit depuis que les bateaux à vapeur de la CGN y déversent leurs scories, soit à la suite d'un éboulement qui aurait recouvert les galets de limon, au début du siècle. Après l'étude d'ANDRÉ (1922), aucune investigation n'est plus effectuée sur les omblières du Léman jusqu'à la présente étude.

Figure 1 : Carte du Léman et localisation des sites étudiés.

Points noirs : omblières étudiées dans le travail présent.

Points blancs : omblières citées dans la littérature.

Figure 1 : Map of Lake Geneva. Location of the studied sites.

Black points : spawning grounds studied in the present paper.

White points : spawning grounds mentioned in literature.

Ainsi, avant ce travail, un certain nombre de faits étaient déjà connus ou tout au moins supposés. En allant voir directement sur place, il a été possible de confirmer ou d'en réfuter certains. A l'issue de cette étude, on ne peut pas affirmer avoir étudié toutes les omblières du Léman. Cependant, ont été visitées toutes celles sur lesquelles sont effectuées chaque année des pêches de pisciculture (pêches exceptionnelles, réalisées pendant la période de protection, destinées à capturer des géniteurs pour en extraire leurs gamètes et élever ainsi les œufs en pisciculture). S'il en existe d'autres, elles sont probablement de moindre importance, sinon elles auraient probablement été remarquées par les pêcheurs.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Stations étudiées

Durant les hivers 1984/85 à 1989/90, le "F.A.-FOREL" a plongé 26 fois pour ce travail, en 4 endroits distincts du Léman (fig. 1), totalisant ainsi 97 heures 16 minutes d'immersion. De l'hiver 1981/82 à l'hiver 1986/87, 30 plongées autonomes ont été effectuées sur l'omblière du Château à Chillon (Coordonnées : 560.700 N 140.550 E, Carte nationale suisse 1 : 25.000 No 1264) (fig. 2). En décembre 1984, deux plongées d'essais avec le sous-marin "F.A.-FOREL" ont eu lieu à Chillon, durant lesquelles les méthodes d'échantillonnage ont été testées et un premier repérage des omblières profondes effectué. 7 plongées ont ensuite eu lieu à Chillon (fig. 2), 2 à la Veraye (Coordonnées : 560.400 N 141.200 E, Carte nationale suisse 1 : 25.000 No 1264) (fig. 3), 6 au Bouveret (Coordonnées : 552.500 N 137.650 E, Carte nationale suisse 1 : 25.000 No 1264) (fig. 4) et 9 à Meillerie (Coordonnées extrémité ouest : 546.650 N 139.550 E, Carte nationale suisse 1 : 25.000 No 1263) (fig. 5).

Figure 2 : Plan de Chillon.
Chiffre encerclé : position d'un prélèvement d'eau. Chiffre non encerclé : profondeur (m). P = pied de l'omblière, M = milieu de l'omblière, S = sommet de l'omblière. LA : largeur de l'omblière (m). LO : longueur de l'omblière (m). Lettre : distance (m) : A = 30, B = 10, C = 16, D = 6, E = 12, F = 20, G = 20, H = 2, I = 30, J = 75

Figure 2 : Map of Chillon
Encircled number : location of water sample. Non encircled number : depth (m). P = spawning ground foot, M = spawning ground middle, S = spawning ground top. LA : spawning ground width (m). LO : spawning ground length (m). Letter : length (m) : A = 30, B = 10, C = 16, D = 6, E = 12, F = 20, G = 20, H = 2, I = 30, J = 75

2.2. Repérage des omblières

Les omblières sont généralement bien connues des pêcheurs qui nous ont indiqué approximativement leurs emplacements. Leur localisation a pu être améliorée par une série d'échosondages. Toutefois, avec le "F.A.-FOREL", de vastes zones devaient être parcourues. C'est pourquoi, avant de plonger avec le sous-marin ou lors des premières plongées, un système de repères a été immergé sur le fond, afin que le "F.A.-FOREL" puisse se positionner en permanence. A Chillon et à la Veraye, 17 cordes parallèles à la rive, espacées de 6 m, auxquelles des plaquettes numérotées étaient fixées tous les 4 m, ont été immergées sur le fond à partir de bateaux. Ces cordes formaient un système de repères couvrant une surface de 9 216 m² (96 m x 96 m, soit 1 hectare environ). Elles déterminaient sur le fond un damier de 425 cases. Au Bouveret, en raison de la trop forte pente et des nombreuses falaises, seules 2 cordes longues de 130 m et distantes de 150 m ont été immergées perpendiculairement à la rive, à partir du "F.A.-FOREL". Le sous-marin a ensuite navigué dans la zone comprise entre ces cordes (19 500 m², soit 2 hectares environ), entre 125 et 45 m de profondeur, en suivant les courbes de niveau. A chaque passage, la profondeur était diminuée de 5 m. A Meillerie,

6 cordes longues de 380 m auxquelles étaient fixés 420 numéros ont été immergées perpendiculairement à la rive, à partir d'un bateau. Le sous-marin a ensuite navigué dans la zone comprise entre ces cordes (96 880 m², soit 10 hectares environ) entre 170 et 40 m de profondeur. A chaque passage, la profondeur était diminuée de 5 m.

Figure 3 : Plan du site de la Veraye

Chiffre encerclé : position d'un prélèvement d'eau. Chiffre non encerclé : profondeur (m). P = pied de l'omblière, M = milieu de l'omblière, S = sommet de l'omblière. LA : largeur de l'omblière (m). LO : longueur de l'omblière (m).

Figure 3 : Map of Veraye.

Encircled number : location of water sample. Non encircled number : depth (m). P = spawning ground foot, M = spawning ground middle, S = spawning ground top. LA : spawning ground width (m). LO : spawning ground length (m).

2.3. Cartographie

Un plan de chaque zone d'étude a été établi en parcourant le système de repères. Le terme "omblière" est réservé aux endroits où des œufs d'omble chevalier ont été trouvés ou à des lieux où la reproduction a été observée. A chaque numéro ou à chaque passage, la nature du substrat, la présence de poissons ou d'objets marquants et la profondeur ont été reportées sur la carte. La température a été mesurée grâce à une sonde en platine placée à l'extérieur du sous-marin. 80 mesures ont été effectuées à Chillon, 170 à la Veraye, 92 au Bouveret et 60 à Meillerie.

2.4. Echantillons d'eau

Les échantillons d'eau ont été prélevés au moyen d'un tuyau fixé au bras manipulateur du sous-marin. Ainsi, l'emplacement du prélèvement a pu être choisi avec précision. L'oxygène contenu dans des échantillons de 300 ml a été immédiatement fixé par la méthode de WINKLER. Les concentrations de NH_4 , NO_2 , NO_3 , OPO_4 , P_{total} , SiO_2 , Cl , de même que le pH et la conductivité

ont été mesurés à partir de prélèvements d'eau de 1 litre. 20 prélèvements de 300 ml ont été effectués à Chillon, 7 à la Veraye, 15 au Bouveret et 38 à Meillerie. 4 échantillons d'eau de 1 litre ont été pris à Chillon, 4 à la Veraye, 11 au Bouveret et 10 à Meillerie. Le pourcentage de saturation en oxygène de l'eau a été calculé comme le proposent MONOD *et al.* (1984) dans CIPEL (1984). Ces différents prélèvements d'eau peuvent être directement comparés entre eux, sans que des variations éventuelles puissent être attribuées à des différences annuelles de la qualité des eaux du lac. En effet, les valeurs des mesures des paramètres physico-chimiques effectuées au point de prélèvement de la CIPEL (Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman) n'ont pas beaucoup varié entre les échantillons effectués les 16.12.85, 26.01.87 et 16.01.89 (dates proches des échantillonnages sur les frayères), prélevés à 0 m, 50 m et 100 m de profondeur, sauf en ce qui concerne les teneurs en phosphore (RAPIN, comm. pers.).

Figure 4 : Plan du site du Bouveret.
Chiffre encerclé : position d'un prélèvement d'eau. Chiffre non encerclé : profondeur (m). P = pied de l'omblière, M = milieu de l'omblière, S = sommet de l'omblière. LA : largeur de l'omblière (m). LO : longueur de l'omblière (m). Lettre : distance (m) : A = 150, B = 65, C = 20, D = 25, E = 70, F = 62, G = 26.

Figure 4 : Map of Bouveret.
Encircled number : location of water sample. Non encircled number : depth (m). P = spawning ground foot, M = spawning ground middle, S = spawning ground top. LA : spawning ground width (m). LO : spawning ground length (m). Letter : length (m) : A = 150, B = 65, C = 20, D = 25, E = 70, F = 62, G = 26.

Figure 5 : Plan du site de Meillerie.
Chiffre : profondeur (m). Triangle : position des cordes repères. Chiffre encadré : position d'un prélèvement d'eau.

Figure 5 : Map of Meillerie.
Number : depth (m). Triangles : position of the mark strings. Encircled number : location of water sample.

3. RÉSULTATS

3.1. Localisation et allure générale

7 omblières distinctes ont été cartographiées à Chillon (fig. 2), 1 à la Veraye (fig. 3), 2 au Bouveret (fig. 4), et une vingtaine (8 complexes principaux) à Meillerie (fig. 5). Elles se présentent comme de grandes coulées de cailloux et se reconnaissent facilement par l'absence totale de sédiment fin à leur surface. Elles ont approximativement la forme d'une ellipse. La plupart des frayères sont localisées entre 50 et 120 m de profondeur. Celles de Meillerie sont les plus profondes. Plusieurs zones apparemment tout à fait favorables ont été observées à la Veraye entre 20 et 30 m de profondeur et au Bouveret entre 52 m et la surface. Or aucun œuf n'y a été trouvé, malgré les nombreux échantillons de substrat prélevés. Les ombles ne semblent donc frayer généralement qu'à une profondeur dépassant 50 m, là où la lumière du jour ne parvient pas. Les seules frayères répertoriées à plus faible profondeur sont celles du Château à Chillon (30-45 m de profondeur) et du Chalet à Meillerie (47 m de profondeur).

3.2. Substrat

Les cailloux formant les frayères ont généralement un diamètre de 1 à 5 cm, parfois jusqu'à la taille d'un poing environ. On trouve également souvent quelques blocs plus gros (30 cm de diamètre environ), çà et là, aux alentours des omblières. Aucune activité de fraye n'a été observée sur des endroits dépourvus de gravier ou sur des cailloux recouverts de sédiment. On peut souvent rattacher la formation des omblières à une activité humaine. A Chillon, l'ombrière de l'Eboulis est constitué par des amas de pierres provenant en grande partie de la construction des forts militaires situés de l'autre côté de la route cantonale. Des trous de mine sont souvent visibles sur les blocs. Les frayères du Bouveret et de Meillerie sont formées par les rejets des carrières situées à leur aplomb. La carrière du Fenalet (Bouveret) a été exploitée de 1936 à 1972 (Mme B. GROSSI, comm. pers.). Quant aux carrières de Meillerie, elles sont toujours en exploitation. L'ombrière de la Veraye est probablement la seule d'origine entièrement naturelle. Elle est constituée des graviers de la rivière, rejetés sur le cône d'alluvions.

3.3. Surface

La surface des frayères varie, à Chillon, entre 9 m² (ombrière de l'Eboulis) et 79 m² (ombrière du Château), avec une moyenne de 29 m². L'ombrière de la Veraye mesure 24 m². L'ombrière du Bouveret a une surface de 12 m² et celle de St-Gingolph 207 m². A Meillerie, les surfaces sont beaucoup plus importantes. L'ombrière des Robinsons, la plus grande de toutes les omblières du Léman, s'étend approximativement sur 1 600 m² (80 m de long x 20 m de large). Les autres frayères de Meillerie sont plus petites. Les complexes d'omblières de la Capitale, des Pirates et des Fiourys sont constitués d'une multitude de petites coulées de gravier de quelques dizaines de m² chacune.

3.4. Sources sous-lacustres

La présence de sources sous-lacustres aurait pu être mise en évidence *de visu* ou par la variation d'un paramètre physico-chimique, à l'approche d'une ombrière. Or, sur aucun des sites étudiés, une variation locale n'a été observée (Tableau I). Au Bouveret, par exemple, de nombreuses sources sourdent dans la carrière en surface. Elles sont caractérisées par une conductivité importante, une forte concentration en SiO₂ et une faible teneur en chlorures, en phosphore total et en orthophosphates (Tableau I). Si des sources sous-lacustres avaient existé aux abords des frayères de ce site, elles auraient probablement eu des caractéristiques physico-chimiques proches de celles de surface. Or, sous l'eau, aucune variation significative d'un de ces paramètres n'a été décelée (Tableau I). La présence des omblières étudiées n'est donc très probablement pas liée à celle de sources sous-lacustres. Par contre, l'étude du site de la Veraye démontre que la présence d'une rivière influence considérablement les paramètres physico-chimiques des eaux en profondeur. L'eau de la Veraye est, par exemple, caractérisée par une teneur en phosphore total et en orthophosphates très faibles (Tableau I). En surface, ces concentrations sont très fortes, alors que ce n'est pas le cas en profondeur (Tableau I). L'eau de la rivière ne se mélange donc pas directement avec celle du lac. En effet, à cause de sa faible température (quelques degrés), sa densité est plus grande que l'eau du lac. Elle coule donc le long du cône d'alluvions et plonge directement en profondeur. C'est pourquoi, sur toute la surface d'étude, l'eau est uniformément plus froide qu'ailleurs et plus oxygénée.

Tableau I : Résultats des analyses d'eau

Table I : Water analysis results

Lieu	Date	N° du prélèvement	Profondeur (m)	Nom de l'ombrière	Température (°C)	Conc. 02 (mg/l)	pH	Conductivité (µs/cm)	NH4 (mg N/l)	NO2 (mg N/l)	NO3 (mg N/l)	OPO4 (mg N/l)	P. tot. (mg N/l)	SiO2 (mg/l)	Chlorures (mg/l)
Chillon	19.12.85	2	79		5.7	8.64			0.023	0.001	0.56	0.010	0.084	1.92	5.44
	19.12.85	10	64	O. du bas	6.4	9.16			0.029	0.003	0.49	0.058	0.061	1.56	5.62
	19.12.85	16	61	O. du haut	6.5	9.35			0.034	0.003	0.48	0.049	0.063	1.41	5.62
	19.12.85	20	0		10.65				0.029	0.001	0.38	0.039	0.041	1.01	5.58
Veraye	31.01.86	24	56	O. de la Veraye	5.9	10.42	7.05	307	0.041	0.001	0.44	0.001	0.061		
	31.01.86	25	22		6.0	10.53	6.63	328	0.010	0.001	0.05	0.001	0.069		
Surface	31.01.86	26	0			10.24	7.53	301	0.036	0.003	0.52	0.039	0.154		
Rivière	31.01.86	27	0			11.13	8.36	475	0.010	0.002	0.48	0.001	0.008		
Bouveret	20.01.87	35	81	O. de St-Gingolph	5.3	9.98	7.86	268	0.004	0.000	0.54	0.050	0.072	1.79	5.20
	20.01.87	29	91	O. de St-Gingolph	5.3	9.88	7.85	269	0.003	0.000	0.53	0.049	0.069	1.35	5.40
	20.01.87	31	88	O. de St-Gingolph	5.3	10.10	7.85	268	0.013	0.000	0.52	0.058	0.070	1.45	5.40
	20.01.87	32	87	O. de St-Gingolph	5.3	9.93	7.89	268	0.012	0.000	0.51	0.050	0.064	1.77	5.70
	20.01.87	28	113		5.4	8.64	7.77	272	0.009	0.000	0.53	0.053	0.075	1.47	5.50
	22.01.87	36	70	O. du Bouveret	5.4	10.20	7.81	266	0.004	0.002	0.45	0.052	0.066	1.65	5.40
	22.01.87	38	68		5.5	9.77	7.76	267	0.006	0.002	0.54	0.049	0.049	1.65	5.50
	20.01.87	39	57		5.4	10.16	7.86	268	0.075	0.000	0.52	0.046	0.099	1.77	5.70
Surface	20.01.87	40	0		5.5	9.77	7.72	264	0.002	0.001	0.49	0.038	0.054	1.31	5.60
Surface	22.01.87	41	0			11.05	7.97	265	0.009	0.002	0.56	0.056	0.059	1.67	5.70
Sources	22.01.87	42	0			12.39	8.24	419	0.016	0.001	0.41	0.010	0.014	9.90	2.60
Meillerie	20.12.88	43	133	O. des Robinsons	5.8	8.98	7.62	303	0.012	0.003	0.49	0.040	0.067		
	22.12.88	44	126	O. des Robinsons	5.2	8.35	7.49	305	0.016	0.028	0.45	0.038	0.116		
	22.12.88	45	121	O. des Robinsons	5.4	8.67	7.53	305	0.008	0.020	0.47	0.029	0.066		
	22.12.88	46	115	O. des Robinsons	5.5	8.56	7.65	306	0.069	0.001	0.64	0.081	0.101		
	22.12.88	47	101	O. des Robinsons	5.5	8.73	7.59	304	0.004	0.005	0.60	0.047	0.065		
	22.12.88	48	47	O. du chalet	7.1	10.18	7.58	290	0.011	0.012	0.46	0.013	0.048		
	03.01.89	50	130	O. des voitures	5.4	8.66	7.88	299	0.008	0.001	0.32	0.060	0.077	4.84	
	03.01.89	51	119	O. des voitures	5.5	8.50	7.74	295	0.008	0.001	0.33	0.057	0.070	4.90	
	03.01.89	52	116	O. des voitures	5.6	8.88	7.68	294	0.011	0.001	0.33	0.056	0.078	4.93	
	03.01.89	54	92	O. des pirates	6.1	8.98	7.64	293	0.015	0.001	0.32	0.052	0.074	4.99	

DISCUSSION

4.1. Localisation

Cette étude a permis de cartographier précisément les omblières sur tous les sites du Léman où sont effectuées en hiver des pêches de pisciculture. D'autre frayères existent probablement ailleurs dans le Léman. Elles sont cependant vraisemblablement de moindre importance, sinon les grandes concentrations hivernales de poissons auraient été remarquées par les pêcheurs. Des pêches de pisciculture ne sont plus effectuées sur les omblières d'Yvoire, de Ripaille ou de la Dranse, car la majorité des ombles semble avoir déserté ces lieux. Il n'était pas réalisable, dans le cadre du présent travail, d'explorer l'ensemble des fonds du Léman potentiellement favorables aux ombles, car de trop nombreuses plongées auraient dû être consacrées uniquement à l'observation de zones stériles. C'est la raison pour laquelle nous nous sommes focalisés sur les endroits où nous étions sûrs de rencontrer des poissons durant la fraye. Il serait toutefois possible d'imaginer pour une future étude, la pose systématique de filets dans tous les endroits potentiellement favorables. Ainsi, d'éventuelles concentrations anormales de géniteurs pourraient être mises en évidence. Le sous-marin pourrait alors plonger, afin de connaître la raison de la présence de ces ombles en cet endroit précis.

Les 4 sites de fraye étudiés se situent tous à l'extrémité Est du Léman, là où la pente est la plus abrupte, ou sur la rive française du lac. La situation actuelle est tout à fait comparable à ce qu'ANDRÉ (1922) observait, au début du siècle. DUSSART (1954) explique la position des omblières du Léman de la façon suivante : *"Les frayères à ombles se situent donc au seuil d'Yvoire où les seiches internes (sorte de marées lacustres) provoquent des courants importants, et sur la rive française du lac, là où la cuvette lémanique, régulière et en U est soumise à des courants de pente importants. Sur la rive suisse, la rotation de la terre déviant les courants rhodaniens vers la droite, la sédimentation de matériaux fins est plus intense et les fonds sont beaucoup plus limoneux que sur l'autre rive, ce qui explique l'absence d'omblières reconnues"*. Ces courants, induits par la force de Coriolis due à la rotation de la terre, ont été récemment mis en évidence dans le lac (CIPEL 1984). D'autre part, la rive savoyarde semble balayée en profondeur par un important courant de retour causé par le Rhône (CIPEL 1984). En effet, lors de la pose de filets, il est souvent observé à Meillerie des courants contraires en surface ou en profondeur (J.P. JACQUIER, pêcheur professionnel, comm. pers.). Ceci explique la faible sédimentation rencontrée en ces endroits. Cependant, la prédominance des omblières sur la rive française du lac s'explique aussi, et même surtout, par la présence des nombreuses carrières, situées le long des berges.

4.2. Allure générale

Sans être allé voir sur place, VILLAUME (1936) donne néanmoins une image remarquablement exacte de l'allure générale des frayères, sauf en ce qui concerne la présence de sources sous-lacustres : *"Les omblières sont, en quelque sorte, des mouvements de terrain dans le lac où le fond, au lieu d'être sableux, limoneux, boueux, enherbé ou garni de roseaux, est constitué par des amoncellements de cailloutis bien épandus, comme à la base d'un tas de cailloux, cailloutis dont les éléments restent propres soit par suite d'apports extérieurs constants : c'est le cas des déblais plongeant dans le lac des carrières de Meillerie, soit par suite d'un brassage continu d'alluvions d'un torrent (parties voisines de l'embouchure de la Dranse et du Rhône), soit, enfin, lorsque des sources sous-lacustres y établissent un courant d'eau constant... (c'est le cas de l'omblière d'Yvoire qui se trouve sur un bas-fond relatif du lac, là où s'élevait autrefois l'isthme qui séparait le lac de l'Arve de celui de la Dranse et du Rhône primitif)"*. FROST (1965) donne pour les frayères d'Holbeck Point à Windermere, en Angleterre, une description tout à fait semblable : *"... a tongue composed of gravel and large stones and about 14 to 18 yd (14 to 16 m) wide, which extends from a depth of 30 to 90 ft (9.5 to 28 m). The tongue is flanked on one side by grit, on the other by mud"*.

4.3. Substrat

Presque tous les auteurs qui décrivent des frayères d'ombles chevaliers mentionnent un substrat identique à celui observé pour les omblières du Léman (Tableau II). Apparemment, seuls les ombles du Lac Lone frayent sur la vase, parce qu'il n'y a probablement plus de plage

de gravier favorable dans le lac (JONSSON et OSTLI, 1979). MOORE (1975) constate que les ombles de Cumberland Sound, sur l'île de Baffin, frayent également sur le sable. Il attribue ce fait à la densité trop importante des reproducteurs sur les lieux de fraye, certains ne trouvant plus de place sur les omblières véritables. FABRICIUS et GUSTAFSON (1954) ont démontré en aquarium que même en proposant plusieurs substrats différents, les ombles ne frayent toujours que sur le gravier. De même, RUHLÉ (1977) a montré qu'en période de fraye, les concentrations d'ombles dans le lac de Zoug sont proportionnelles à la teneur en gravier du fond. Ainsi, la présence de cailloux propres semble être l'élément prépondérant dans le choix d'un site de fraye, beaucoup plus que la profondeur (FROST 1965). En effet, dans la plupart des études (Tableau II), le substrat est remarquablement identique, alors que la profondeur varie considérablement. D'ailleurs, la ténacité avec laquelle les ombles restent sur leur site de fraye malgré de grands changements de profondeur a été démontrée par FABRICIUS (1950) et RUNNSTRÖM (1951) pour 2 lacs suédois : la régulation du niveau de ces lacs par des installations hydroélectriques a fait augmenter la profondeur sur les sites de fraye de 8 à 10 m. Malgré ce changement, les ombles ont continué à frayer au même endroit. Cependant, l'étude du site de la Veraye a montré que certaines plages de gravier à faible profondeur ne sont pas utilisées par les ombles du Léman. La trop grande quantité de lumière qui pénètre jusqu'à ces profondeurs est peut-être à l'origine de ce phénomène. Toutefois, ce caractère lucifuge des ombles chevaliers n'a apparemment pas été démontré ailleurs que dans le Léman. DABROWSKI *et al.* (1987) ont montré toutefois que la lumière pouvait avoir un effet négatif sur la survie des œufs de *Coregonus albula*, de même que KWAIN (1975) sur ceux de *Salmo gairdneri*.

Tableau II : Comparaison des caractéristiques des omblières.
Table II : Comparison of the spawning grounds characteristics.

Lieu	Région	Substrat (diamètre en cm)	Profondeur (m)	Référence bibliographique
Cumberland Sound	Baffin Island	sable grossier + cailloux	-	(Moore, 1975)
Willow Lake	Kent Peninsula	gravier (5-7)	-	(Johnson, 1980)
Fraser River	Labrador	sable (4-5) + gravier (10-20)	0-2	(Dempson et Green, 1985)
Floods Pond	Maine (USA)	bloc de granit (10-100)	0-1	(Kircheis, 1976)
Kamchatka River	URSS	cailloux + sable	-	(Savvaitova, 1973)
Yama & Yana River	URSS	gravier grossier	-	(Volobuev, 1973 in Johnson, 1980)
Vangsvatnet Lake	Norvège	gravier (0.5)	2-25	(Jonsson et Hindar, 1982)
Lake Lone	Norvège	rochers recouverts de vase	1-5	(Jonsson et Ostli, 1979)
Lake Vattern	Suède	gros cailloux + pierres	1-10	(Alm, 1951)
Lake Storsjoute	Suède	pierres	1-2	(Fabricius, 1950)
Faxälven River	Suède	cailloux	8-25	(Määr, 1949)
Lake Torrön	Suède	cailloux	2-8	(Runnström, 1951)
Attersee	Autriche	gravier + pierres (1.5-2.5)	40-60	(Brenner, 1980)
Sorpe Reservoir	Allemagne	cailloux (2)	2-30	(Brenner, 1984)
Lac de Zoug	Suisse	gravier	25-80	(Ruhlé, 1977)

VILLAUME (1936) explique le rôle du substrat dans le développement des ombles : *"Les œufs d'ombles qui une fois fécondés vont se caser dans les interstices de ces tas de pierres, y sont généralement protégés contre les déprédations des lottes qui ne peuvent les atteindre, y sont bien approvisionnés en eau, restent toujours un peu isolés les uns des autres ce qui évite la destruction totale même en cas de malheur, et, dans ces sortes d'éponges, le petit omble fait ses premiers pas (si l'on peut dire) à peu près aussi tranquille qu'un bébé dans une nursery et trouve les premières petites proies à sa taille"*. La réalité est probablement moins idyllique. S'il est vrai que le gravier protège en partie les œufs de la prédation des lottes, en revanche, à cause de la grande densité en œufs des frayères, chacun ne dispose probablement pas d'une petite isolette individuelle. Dès lors, si un seul œuf meurt, c'est probablement tout le groupe d'œufs qui l'entoure qui sera à son tour envahi par les moisissures. D'autre part, le renouvellement de l'eau interstitielle dépend très fortement de la quantité de sédiment fin que contient le substrat. Il n'est très probablement pas optimal en de nombreux endroits.

4.4. Sources sous-lacustres

D'après WEBSTER et EIRIKSDOTTIR (1976), le saumon de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, choisit généralement les endroits où des sources sous-lacustres sourdent pour frayer. Ils ont montré expérimentalement que les femelles sont capables de détecter ces lieux. Les ombles du lac Thingvallavatn, en Islande, semblent également frayer de préférence sur des endroits où débouchent des sources sous-lacustres (SKULASON *et al.*, 1989). L'idée que ces sources sont à la base de la formation des frayères d'ombles du Léman est encore très généralement répandue. Cependant, toutes les études précédentes (FOREL, 1904 ; ANDRÉ, 1922) tendaient à démontrer que ces sources n'existent pas dans le Léman. Avec le "F.A.-FOREL", on parvient à la même conclusion. Il faut donc plutôt attribuer l'absence de sédiment sur les omblières, à la présence de courant et/ou à l'action des ombles eux-mêmes. En effet, on a très souvent observé en début de saison de fraye, de vastes nuages de sédiments fins à l'approche des frayères, soulevés par l'activité intense des poissons.

4.5. Evolution des frayères de Meillerie

En 1922, ANDRÉ donnait la description suivante de l'omblière de Meillerie : *"Elle s'étend, dans le voisinage immédiat de la côte, entre le port de Meillerie et le Locum, sur une longueur de 2.5 km et sur une largeur approximative de 300 m. Sa surface serait donc d'environ 75 hectares. La profondeur maxima ne dépasserait guère 250 m. Vers le large, elle est limitée par le bas du talus rapide qui prolonge sous les eaux les escarpements de la côte du lac ; comme à 400 m de la rive la profondeur est de 250 m, la pente moyenne de ce talus serait d'environ 29°"*. L'étude avec le "F.A.-FOREL" a montré que l'omblière ne s'étend pas actuellement sur ces 75 hectares, mais qu'il s'agit plutôt, comme à Chillon, d'un complexe d'omblières avec des plages de gravier avoisinant de vastes portions de sédiment. En fait, il est probable qu'en 1922 déjà, la situation ait été en grande partie similaire à ce que l'on observe aujourd'hui. En effet, ANDRÉ (1922) constate que : *"A Meillerie, en certaines places, existe le limon sans mélange avec de plus gros matériaux, tandis que les autres présentent la roche à nu ou des matériaux trop volumineux pour être recueillis avec l'appareil Friedinger"*. Ainsi, il conclut : *"De ces 17 prises, on peut conclure à la grande variété de la nature du fond dans la région des omblières"*. Ce qui est parfaitement juste : dans les zones étudiées, sa drague est probablement tombée tantôt sur une frayère, donc sur du gravier, tantôt à côté, donc dans le sédiment fin. Il se peut néanmoins que la superficie du complexe d'omblières de Meillerie ait diminué depuis le début du siècle. En effet, ANDRÉ (1922) mentionne que leur origine provient des carrières. Or, si l'exploitation de ces carrières est allée en diminuant ou si le gravier a été rejeté en moins grande quantité dans le lac, la sédimentation a fort bien pu recouvrir certaines portions de frayères. C'est en tout cas la théorie de VILLAUME (1936). Les résultats obtenus avec le "F.A.-FOREL" ont néanmoins montré que l'exploitation des carrières, qui demeurent encore aujourd'hui près des frayères, contribue grandement au maintien d'un certain succès de la fraye, en évitant une trop forte sédimentation et surtout, en rapportant périodiquement du gravier ou des pierres propres sur les sites. Cette dernière observation apparaît dès lors rassurante, puisqu'il serait donc possible de recréer des frayères artificielles en certains endroits choisis du Léman ou de régénérer certains sites existants.

5. REMERCIEMENTS

Le Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique, l'Office Fédéral pour la Protection de l'Environnement, la Conservation de la Faune du Canton de Vaud et l'Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale de l'Université de Lausanne ont financé ce travail. Les analyses d'eau ont été effectuées par l'Office cantonal de la protection des eaux, à Epalinges. Messieurs les pêcheurs professionnels J.P. GERBER, J.P. JACQUIER et A. PINARD nous ont grandement aidé lors des repérages des omblières. Messieurs les garde-pêche J.A. BENZ, Cl. KRENDING, G. LANG, A. LUGRIN, J.M. PESENTI et G. ZEGNA ont participé à la pause des cordes repères. Monsieur M. MICHOUUD a coordonné nos activités sur le territoire français avec les autorités locales. Enfin, Monsieur le Professeur J. PICCARD a grandement contribué à la réussite de ce travail de par sa gentillesse, sa disponibilité et les conditions financières qu'il a proposées.

6. BIBLIOGRAPHIE

- ALM G., 1951. The tagging of char, (*Salmo alpinus*, Linné) in Lake Vättern. *Inst. Freshw. Res., Drottningholm*, 32, 15-31.
- ANDRÉ E., 1922. Les omblières du Léman. *Bull Soc. Vd.Sc. nat.*, 54 (204), 273-284.
- BRENNER T., 1980. The Arctic char, *Salvelinus alpinus alpinus*, in the prealpine Attersee, Austria. In E.K. Balon (ed.) : *Chars, Salmonids fishes of the genus Salvelinus*. Junk, The Hague, 765-772.
- BRENNER T., 1984. The introduction of Arctic char (*Salvelinus alpinus salvelinus*) in Nordrhein Westfalen (Federal Republic of Germany). In L. Johnson and B.L. Burns (eds.) : *Biology of the Arctic char, Proceeding of the International Symposium on Arctic char, Winnipeg, Manitoba, May 1981*. Univ. Manitoba Press, Winnipeg, 293-301.
- CIPEL, 1984. Le Léman, synthèse 1957-1982. Lausanne, 648 pages.
- DABROWSKI K., LUCZYNSKI M., CZECZUGA B. et FALKOWSKI S., 1987. Relationship among coregonid fish reproductive effort, carotenoid content in eggs and survival of embryos. *Arch. Hydrobiol.* (1), 29-48.
- DEMPSON J.B. et GREEN J.M., 1985. Life history of anadromous Arctic char, *Salvelinus alpinus*, in the Fraser River, northern Labrador. *Can J. Zool.*, 63, 315-324.
- DUSSART B., 1954. L'Omble Chevalier en France. *Ann. Stn Hydrobiol. appl.* Tome V, 129-157.
- FABRICIUS E., 1950. Heterogeneous stimulus summation in the release of spawning activities in fish. *Inst. Freshw. Res., Drottningholm*, 31, 57-99.
- FABRICIUS E. et GUSTAFSON K.J., 1954. Further aquarium observation on the spawning behaviour of the char, *Salmo alpinus* L. *Inst. Freshw. Res., Drottningholm*, 35, 58-104.
- FATIO V., 1890. Omble. In Georg H. (ed.) : *Faune des vertébrés de la Suisse. Vol. 5, Histoire naturelle des poissons*. Genève, 393-412.
- FOREL F.A., 1904. Le Léman. Monographie limnologique. Lausanne. Tome troisième.
- FROST W.E., 1965. Breeding habits of Windermere char, *Salvelinus willughbii* (Günter), and their bearing on speciation of these fish. *Proc. R. Soc. Edinb. B.*, 163, 232-284.
- JOHNSON L., 1980. The Arctic char. In E.K. Balon (ed.) : *Chars, Salmonids of the genus Salvelinus*. Junk, The Hague, 15-98.
- JONSSON B. et HINDAR K., 1982. Reproductive strategy of dwarf and normal Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from Vangsvatnet Lake, western Norway. *Can J. Fish. Aquat. Sci.*, 39, 1404-1413.
- JONSSON B. et OSTLI T., 1979. Demographic strategy in char compared with Brown trout in Lake Lone, western Norway. *Inst. Freshw. Res., Drottningholm*, 58, 45-54.
- KIRCHEIS F.W., 1976. Reproductive biology and early life history of the Sunapee trout of Floods Pond, Maine. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 5, 615-619.

- KWAIN W., 1975. Embryonic development, early growth and meristic variation in Rainbow trout (*Salmo gairdneri*) exposed to combinations of light intensity and temperature. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 32, 397-402.
- MÄÄR A., 1949. Fertility of char (*Salmo alpinus* L.) in the Faxälven water system, Sweden. *Inst. Freshw. Res., Drottningholm*, 29, 57-70.
- MOORE J.W., 1975. Distribution, movements and mortality of anadromous Arctic char, *Salvelinus alpinus* L., in the Cumberland Sound area of Baffin Island. *J. Fish Biol.*, 7, 339-348.
- QUARTIER A., 1951. Morphologie et biologie de *Salvelinus alpinus* dans le Lac de Neuchâtel. *Revue suisse de zoologie*, 58 (38), 631-637.
- RUBIN J.F. et BÜTTIKER B., 1987. Croissance et reproduction de l'omble chevalier, *Salvelinus alpinus* (L.), dans le Lac de Neuchâtel (Suisse). *Schweiz. Z. Hydrol.*, 49 (1), 51-61.
- RUBIN J.F., 1990. Biologie de l'omble chevalier. *Salvelinus alpinus* (L.) dans le Léman (Suisse). Thèse de doctorat. Archives du Centre de la Conservation de la Faune. CH-1025 St-Sulpice. 169 pages.
- RUHLÉ Ch., 1976. Maintien de la population d'ombles chevaliers (*Salvelinus alpinus* L.) dans le Lac de Zoug par l'entretien artificiel des frayères et par le repeuplement de poissons d'âge divers. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, 40, 737-738.
- RUHLÉ Ch., 1977. Biologie und Bewirtschaftung des Seesaibling (*Salvelinus alpinus* L.) im Zugersee. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 39 (1), 12-45.
- RUHLÉ Ch., 1989. Growth pattern and maturation in Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) of Lake Walenstadt, Switzerland. *Aquatic Sciences*, 51/4, 296-305.
- RUNNSTRÖM S., 1951. The population of char, *Salmo alpinus*, Linné, in a regulated lake. *Inst. Freshw. Res. Drottningholm*, 32, 66-78.
- SAVVAITOVA K.A., 1973. Ecology and systematics of freshwater chars of the genus *Salvelinus* (Nilsson) from some bodies of water in Kamchatka. *J. Ichthyol.*, 13, 58-68.
- SKULASON S., SNORRASON S.S., NOAKES D.L.G., FREGUSON M.M. et MALMQUIST H.J., 1989. Segregation in spawning and early life history among polymorphic Arctic char, *Salvelinus alpinus*, in Thingvallavatn, Iceland. *J. Fish. Biol.*, 35, 225-232.
- VILLAUME M., 1936. La destinée tragique de l'omble chevalier. *Bull. Fr. Piscic.*, 97, 5-37.
- WEBSTER D.A. et EIRIKSDOTTIR G., 1976. Upwelling water as a factor influencing choice of spawning sites by Brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Trans. Am. Fish. Soc.*, 3, 416-421.