



HAL
open science

Comportement alimentaire au cours du changement d'habitat lié à l'émergence chez le saumon atlantique, *Salmo salar* L., et la truite commune, *Salmo trutta* L., en conditions semi-naturelles

J.C. Vignes, Michel Héland

► To cite this version:

J.C. Vignes, Michel Héland. Comportement alimentaire au cours du changement d'habitat lié à l'émergence chez le saumon atlantique, *Salmo salar* L., et la truite commune, *Salmo trutta* L., en conditions semi-naturelles. Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture, 1995, 337-339, pp.207-214. hal-02700575

HAL Id: hal-02700575

<https://hal.inrae.fr/hal-02700575>

Submitted on 1 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

COMPORTEMENT ALIMENTAIRE AU COURS DU CHANGEMENT D'HABITAT LIÉ A L'ÉMERGENCE CHEZ LE SAUMON ATLANTIQUE, *SALMO SALAR* L., ET LA TRUITE COMMUNE, *SALMO TRUTTA* L., EN CONDITIONS SEMI-NATURELLES.

J.C. VIGNES, M. HELAND

INRA, Station d'Hydrobiologie, Unité Ecologie des Poissons,
B.P. 3, 64310 Saint-Pée-sur-Nivelle, France.

RÉSUMÉ

Les premiers comportements alimentaires après l'éclosion de jeunes larves de saumon Atlantique et de truite commune ont été analysés par examen de leurs contenus stomacaux. Les échantillons de larves provenaient de paniers grillagés contenant au départ 50 oeufs, de l'une ou l'autre espèce, mélangés à des graviers et introduits dans le substrat de ruisseaux artificiels extérieurs, alimentés par un cours d'eau naturel. Dans deux cages plus grandes, munies d'un piège de dévalaison, une centaine d'oeufs de chaque espèce constituait le témoin de développement.

L'analyse simultanée du déroulement de l'émergence, du degré de résorption de la vésicule, de la croissance des larves et de leurs contenus stomacaux a permis de mettre en évidence que la prise alimentaire est postérieure à l'émergence et démarre, avec la perte de poids de l'alevin, avant la fin de la résorption de la vésicule pour les 2 espèces. Le comportement alimentaire est un peu plus précoce chez les truites. Chez les saumons, la capture des proies est précédée par une phase d'ingestion de débris végétaux liée au positionnement benthique des alevins.

FEEDING BEHAVIOUR OF ATLANTIC SALMON, *SALMO SALAR* L., AND BROWN TROUT, *SALMO TRUTTA* L., DURING THE EMERGENCE RELATED HABITAT CHANGE IN SEMI-NATURAL CONDITIONS.

SUMMARY

First feeding captures of Atlantic salmon and brown trout sac fry were analysed by stomach contents. Yolk sac fry samples of both species were obtained from wire mesh baskets containing 50 eggs stocked in gravel of four artificial outdoor parallel troughs fed by a natural stream. In two larger baskets with downstream trap, 100 eggs of each species were stocked for development monitoring.

Simultaneous analysis of emergence timing, degree of yolk sac absorption, fry growth and stomach contents, showed that feeding took place after emergence but began with weight loss, before complete yolk sac absorption in the two species. Feeding behaviour occurred earlier in trout. In salmon, prey capture was preceded by a period of plant debris ingestion, which was associated with the position of the fry on the substratum.

INTRODUCTION

Chez les Salmonidés, la période de transition entre l'utilisation des réserves vitellines et l'alimentation exogène à partir de proies accessibles, représente une phase critique associée à l'émergence et au changement d'habitat qui en découle (HELAND *et al.*, 1995). Lors de cette phase, l'animal doit se procurer rapidement l'énergie nécessaire pour se maintenir ou se déplacer dans un courant d'eau.

Depuis longtemps, divers auteurs ont émis l'hypothèse d'une alimentation externe avant l'émergence, en fin de phase de vie sous les graviers, à partir de preuves indirectes

de croissance (DISLER, 1953 ; DILL, 1969). Des observations préliminaires de contenus stomacaux de jeunes saumons à l'émergence ont montré la présence de proies dans les estomacs (VIGNES, données non publiées).

Le but du travail rapporté ci-après est de préciser les conditions d'apparition des premières prises alimentaires chez les alevins de saumon, *Salmo salar* L., et de truite, *Salmo trutta* L., afin de mieux comprendre les mécanismes de placement de l'animal dans le premier habitat en ruisseau. En effet, c'est essentiellement par rapport à l'alimentation que l'alevin choisit son premier poste de chasse qui deviendra l'élément structurant de son futur territoire d'autant mieux défendu contre les congénères qu'il l'occupe depuis plus longtemps (EGGLISHAW et SHACKLEY, 1973 ; HELAND, 1991).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

La méthodologie générale est basée sur l'analyse en conditions expérimentales, aussi proches que possible des conditions naturelles, des contenus stomacaux d'alevins échantillonnés au cours de la résorption de la vésicule sous graviers jusqu'à l'émergence. Leur environnement trophique ainsi que le colmatage des graviers ont été examinés en parallèle. Cette approche a été développée chez les deux espèces, à partir de paniers grillagés garnis d'œufs embryonnés, installés sous graviers en conditions semi-naturelles, dans 4 ruisseaux artificiels extérieurs parallèles.

Les ruisseaux artificiels sont situés sur le domaine expérimental du Lapitxuri, dépendant de la Station d'Hydrobiologie de l'INRA de Saint-Pée-sur-Nivelle. Il s'agit de chenaux en polyester de 10 mètres de longueur utile, 0.5 m de large et 0.25 m de profondeur, alimentés par l'eau du ruisseau Lapitxuri, affluent de la Nivelle, à partir d'un barrage. Chaque ruisseau est rempli de graviers calibrés sur une épaisseur de 20 cm : 25 % entre 0.5 et 1.5 cm de diamètre, 50 % entre 1.5 et 3 cm, 25 % entre 3 et 4 cm.

Les paniers accueillant les œufs sont grillagés (maille de 1 mm), de forme cubique (20 cm de côté), ouverts sur le dessus. Ils contiennent 18 cm d'épaisseur de graviers calibrés comme ceux des ruisseaux. Ils sont introduits dans les graviers des chenaux jusqu'à ce que les niveaux de substrat et de hauteur d'eau correspondent avec ceux des ruisseaux. Le débit admis dans chaque ruisseau est de 3 l/s ; la vitesse du courant en surface varie de 20 à 32 cm/s. La température se situe entre 7 et 11 °C (moyenne : 8,2 °C) pendant l'expérience.

Les œufs sont issus de fécondation artificielle pratiquée avec des géniteurs sauvages capturés dans la Nivelle pour ce qui concerne les saumons et de géniteurs de pisciculture (souche Ibarron*) pour les truites. Les dates de fécondations ont été "synchronisées" pour opérer dans des conditions environnementales proches, compte tenu des vitesses de développement embryonnaire des deux espèces : fin décembre 1992 pour les saumons, 19 janvier 1993 pour les truites. Les œufs sont introduits dans les paniers par lots de 50, 4 jours après l'embryonnement. Un lot d'œufs de chaque espèce est conservé en clayette de pisciculture dans l'écloserie voisine pour suivi de l'évolution de l'éclosion et du développement des larves.

Les paniers (8 pour chaque espèce) sont placés par 4 dans 4 ruisseaux (2 pour chaque espèce) et disposent de 4 semaines avant le 1^{er} prélèvement pour être bien colonisés par les invertébrés et microorganismes apportés avec l'eau du ruisseau naturel. Deux paniers supplémentaires sont équipés d'une sortie vers un piège qui permet de suivre le déroulement de l'émergence et de piloter les dates de prélèvement.

La méthode consiste à prélever un panier à intervalles variables en fonction de la vitesse de développement entre le début et la fin de l'émergence. Cette vitesse de développement des alevins est appréciée par observation de leur état dans les clayettes de pisciculture ainsi que par l'évolution des captures dans les pièges d'émergence. Lors d'un prélèvement, les paniers sont retirés du substrat environnant et recueillis simultanément

* Souche Ibarron : croisement Nivelle-Adour-Gaves à l'origine vers 1970 ; fait l'objet de croisements tous les 3 ou 4 ans avec des mâles sauvages de la Nivelle.

dans une cuvette. Les graviers sont lavés, les alevins retirés, tués au phénoxyéthanol et fixés dans du formol à 4 %, comme pour les invertébrés et le limon restant dans le récipient. Compte tenu de l'incertitude sur la durée de l'émergence, tous les paniers n'ont pas été prélevés.

Chez les saumons, le premier échantillonnage est opéré 3 jours après la première capture d'alevin émergeant. Les suivants (6) s'échelonnent sur 3 semaines, soit entre le 22 mars et le 6 avril. Chez la truite, le premier prélèvement est effectué le jour de la première émergence obtenue dans le panier ouvert de contrôle. Les 4 autres sont répartis sur les 15 jours suivants, soit entre le 26 mars et le 9 avril.

La collecte et la fixation des poissons sont faites le matin à 10 heures. Par la suite, une analyse stomacale permet de déterminer le contenu du système digestif. Les valeurs pondérales de la vésicule et des invertébrés sont obtenues après passage à l'étuve (24 heures à 70 °C). Les quantités de limon sont mesurées par volumétrie après décantation de 24 heures.

RÉSULTATS

En ce qui concerne l'environnement trophique des alevins, seules les données obtenues dans les paniers contenant les saumons ont été analysées. Compte tenu de l'homogénéité des résultats, on peut considérer qu'ils sont transposables aux ruisseaux accueillant les truites, puisque les périodes d'émergence des 2 espèces sont très proches. Les densités numériques des invertébrés récoltés successivement dans les paniers augmentent progressivement et semblent se stabiliser en fin d'expérience (Fig. 1a).

L'évolution des fréquences relatives des principaux groupes d'invertébrés benthiques est représentée sur la figure 1 b. Les Chironomidae dominent largement (environ 70 %), suivis par les Oligochètes plus fluctuants (10 à 30 %) et les Baetidae (environ 6 %). Les autres groupes sont peu représentés.

Mis à part quelque larves d'Ephemerellidae, tous les invertébrés ont un P.F.R. (prey to fish length ratio) inférieur à 0.06 et sont donc morphologiquement ingérables par les alevins (WANKOWSKI, 1979). Les poids des invertébrés dans les paniers varient de 19.30 à 27.60 mg et demeurent assez réguliers au cours de la période considérée. Les Oligochètes, soit en moyenne 15 % de la biomasse, ne sont jamais observés dans le régime des alevins échantillonnés pour les 2 espèces, en dépit d'une attention particulière concernant ce groupe difficile à identifier dans les contenus stomacaux.

Les analyses granulométriques des paniers montrent un colmatage équivalent à 12 % ($n = 7$, écart-type = 3.4) du volume d'eau libre, dans chaque panier. Il s'agit de matières végétales très fines : seulement 5 % des particules ayant une taille supérieure à 0.25 mm. Cette proportion est probablement sous-évaluée compte tenu du mode de prélèvement, laissant échapper les particules les plus fines. Ces analyses montrent que la "qualité" des graviers dans les paniers est restée relativement stable au cours de l'expérience.

La vitesse de développement des oeufs et des alevins est conforme aux données bibliographiques (BEALL et MARTY, 1983). Chez le saumon, l'embryonnement des oeufs dans la clayette de l'écloserie apparaît à 280 degrés-jours, les premières éclosions à 434 degrés-jours (pic entre 466 et 504) et l'émergence entre 650 et 813 degrés-jours (Fig. 2a ; les premiers alevins de saumons émergeant sont sortis 3 jours avant le premier prélèvement, ce qui explique le départ de la courbe à la valeur 5 %). Chez la truite, après l'embryonnement à 230 degrés-jours, l'éclosion se produit entre 349 et 400 degrés-jours. L'émergence débute à 518 degrés-jours et se poursuit sur environ 150 degrés-jours, ce qui est inférieur à la valeur observée chez le saumon : 186 degrés-jours depuis le premier alevin émergeant. Les taux de survie dans les paniers sont bons chez la truite (82 % en moyenne) et moyens chez le saumon (59 %).

Chez les saumons, la longueur des poissons augmente régulièrement entre les prélèvements de 23.7 mm à 26.1 mm. Les poids évoluent différemment (Fig. 2b). Excepté une hausse sensible à 753 degrés-jours (52,5 % d'alevins émergés), les poids ont une tendance générale à la baisse surtout après le pic observé. Le phénomène est plus net chez la truite, avec une perte de poids sensible après 50 % d'émergence.

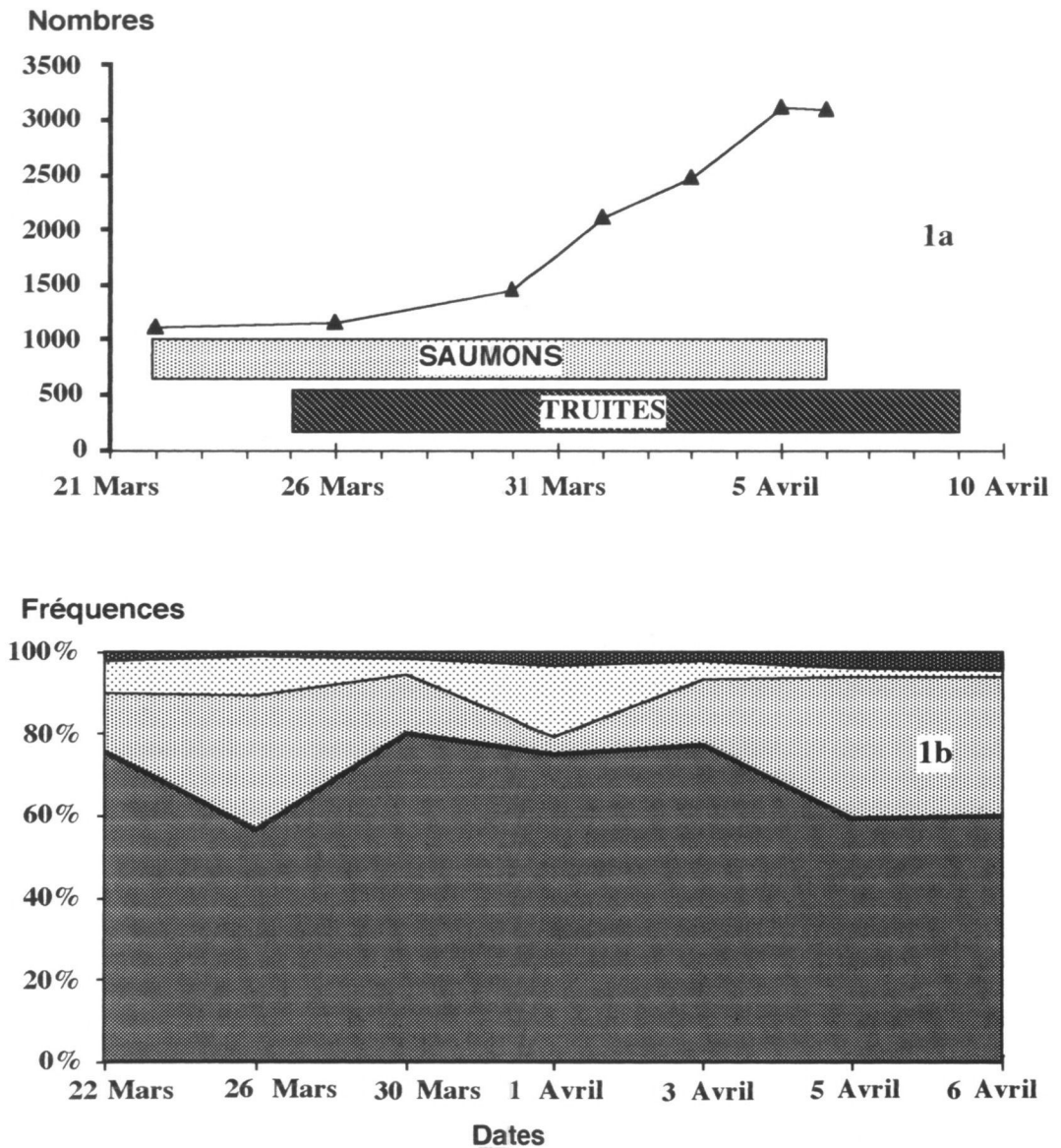


Figure 1 : Evolution temporelle des conditions trophiques dans les paniers contenant les saumons prélevés au cours de l'expérience.

1a : Fréquences totales des invertébrés benthiques dans les paniers.

La période d'émergence est figurée pour chaque espèce.

1b : Fréquences relatives des principaux groupes d'invertébrés :

Chironomidae (■) ; Oligochètes (▨) ; *Baetidae* (□) ; Divers (■).

Figure 1 : Temporal variation of trophic conditions in the salmon baskets sampled during experiment.

1a : Total frequencies of benthic invertebrates in baskets. The emergence period is figured for each species.

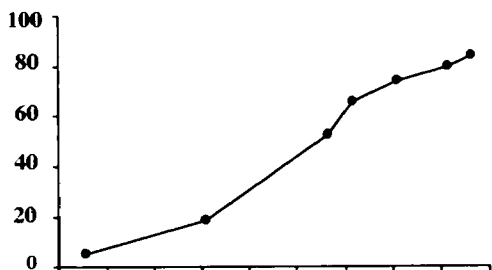
1b : Relative frequencies of main invertebrate groups :

Chironomidae (■) ; Oligochaeta (▨) ; *Baetidae* (□) ; Divers (■).

SAUMONS

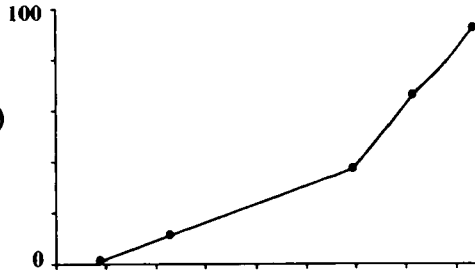
TRUITES

Fréquences (%)

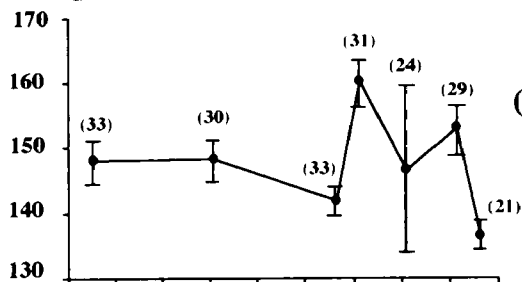


(2a)

Fréquences (%)

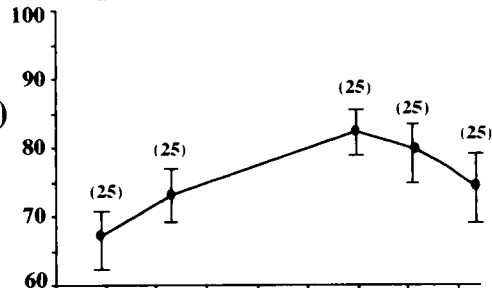


Poids (mg)

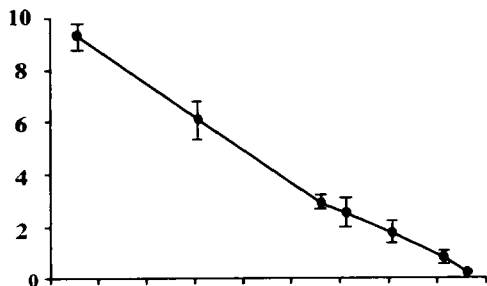


(2b)

Poids (mg)

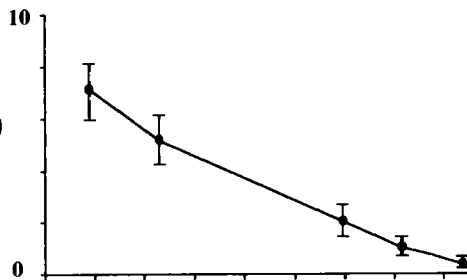


Poids (mg)

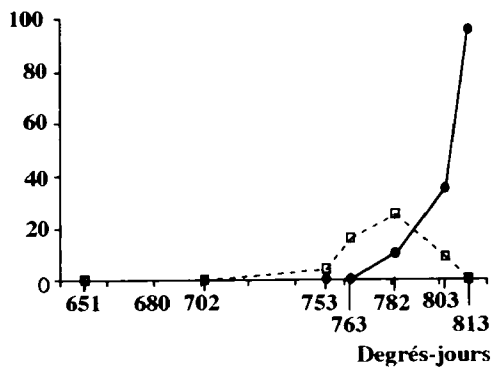


(2c)

Poids (mg)



Fréquences (%)



(2d)

Fréquences (%)

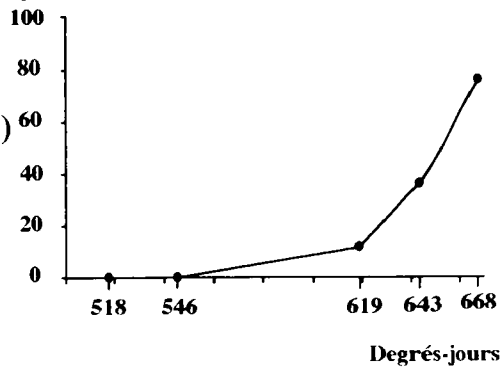


Figure 2 : Evolution temporelle de quelques caractéristiques d'alevins de saumon atlantique et de truite commune avant l'émergence en fonction des dates de prélèvement exprimées en nombre de degrés-jours depuis la fécondation artificielle.

- 2a : Pourcentages d'alevins émergés et capturés dans le panier témoin.**
- 2b : Poids secs moyens et écarts-types du corps des alevins analysés au cours des différents prélèvements de paniers ; la taille des échantillons est indiquée entre parenthèses.**
- 2c : Poids secs moyens et écarts-types du poids de la vésicule sur les mêmes poissons que 2b.**
- 2d : Fréquences (%) d'alevins détenant des débris végétaux (□--□) et/ou des proies (●--●) dans leur estomac.**

Figure 2 : Temporal variation of some characteristics of preemerging Atlantic salmon and brown trout fry in relation to the sampling dates calculated in day-degrees from artificial spawning.

- 2a : Percentages of emerged and captured fry in sample baskets.**
- 2b : Mean dry weights and standard deviations of fry bodies analysed from different baskets samples ; sample sizes are indicated in brackets.**
- 2c : Mean dry weights and standard deviations of yolk sacs of the same fishes as 2b.**
- 2d : Frequencies (%) of fry with plant debris (□--□) and/or preys (●--●) in stomach.**

En concordance avec cette évolution du poids moyen des alevins, deux autres phénomènes concomitants apparaissent : au fur et à mesure que les alevins émergent, leurs réserves vitellines diminuent sensiblement (Fig. 2c) alors que l'importance numérique des proies ingérées s'accroît (Fig. 2d). Les graphiques superposés de la figure 2 montrent clairement chez les deux espèces que l'alimentation est postérieure à l'émergence et débute avec la perte de poids des alevins lorsque la vésicule vitelline est résorbée à environ 90 %. Cette évolution est un peu plus précoce chez la Truite que chez le Saumon.

Les analyses stomacales révèlent que les ingestions de débris végétaux chez les saumons apparaissent transitoirement entre 753 et 803 degrés-jours et affectent le quart de la population. Chez cette même espèce, les premières proies apparaissent dans les estomacs à 782 degrés-jours fréquemment mélangées à des débris végétaux. Il s'agit essentiellement de larves de *Chironomidae*. Quelques larves de *Baetidae*, de *Simuliidae* et des nymphes de *Chironomidae* complètent plus tard leur régime. Lors du dernier prélèvement, 95,2 % des saumons détiennent en moyenne 1,05 invertébrés dans l'estomac à 10 heures.

Chez les alevins de truites, il n'y a pas d'ingestion de débris végétaux et les premières captures d'invertébrés apparaissent relativement plus tôt. Ces proies sont uniquement des larves de *Chironomidae* et leur consommation s'accélère fortement après 50 % d'émergence. En fin d'expérience, il est difficile d'évaluer le nombre de proies par estomac, dans la mesure où celles-ci sont partiellement digérées et ne peuvent être comptabilisées avec certitude.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'intérêt de cette expérience par rapport aux études antérieures est d'avoir opéré en conditions naturelles extérieures, de disposer d'échantillons importants d'alevins pour l'examen des contenus stomacaux notamment et, enfin, de pouvoir mettre en parallèle différents phénomènes concomitants : l'émergence, la résorption de la vésicule et le comportement alimentaire. En revanche, cette approche présentait l'inconvénient de ne pas avoir de suivi individuel de ces phénomènes, sur les mêmes poissons. En effet, dans le système utilisé, les résultats sont obtenus à partir de poissons nombreux certes, mais provenant de paniers différents. Dès lors, il est impossible d'affirmer avec certitude si les alevins ayant des proies dans l'estomac les ont capturées avant ou après la sortie des graviers. Il aurait fallu travailler à partir d'un grand nombre de cages individuelles permettant chacune le piégeage à l'émergence. Mais une telle méthodologie, outre une extrême lourdeur, aurait présenté l'inconvénient grave de se baser sur des observations d'individus isolés des congénères, donc éloignés des conditions naturelles, ce qui, de plus, n'est pas sans conséquence sur l'expression du processus interactif de l'émergence et du comportement trophique qui suit (GAUDIN et HELAND, 1995).

Par ailleurs, dans les conditions de la présente expérience, les alevins considérés comme "émergés" dans le panier témoin à partir duquel sont établies les courbes 2a, sont en fait des alevins capturés dans un piège de dévalaison donc émergés, mais ayant effectué nécessairement un petit déplacement dans le courant. Cela signifie que l'émergence s'est peut-être produite un peu plus tôt que ne l'indiquent ces courbes qui montrent l'étalement et la progressivité de l'émergence sur environ 150 degrés-jours.

Bien que les alevins étudiés diffèrent au cours des échantillonnages, ils appartiennent au même lot de départ et leurs caractéristiques (émergence, vitellus, alimentation) doivent présenter des variations comparables. Chez les deux espèces, les alevins émergent alors qu'ils possèdent encore un peu de vitellus (moins de 10 %) et commencent à s'alimenter après cette sortie des graviers. Le début de l'alimentation alors que la vésicule n'est pas complètement résorbée avait été déjà observée chez le saumon Atlantique (THORPE *et al.*, 1984 ; KANE, 1988).

Un critère morphologique souvent utilisé pour apprécier le stade de l'émergence est la disparition du bouchon œsophagien en fin de résorption de vésicule. En fait, il s'agit simplement d'un critère indiquant la possibilité d'ingestion de nourriture dont l'examen ne nous aurait rien apporté de plus par rapport au stade de l'émergence-sortie des graviers. BARDONNET *et al.* (1993 a) ont montré, par exemple, que le bouchon œsophagien

disparaît après l'émergence chez l'ombre commun (*Thymallus thymallus* L.) alors qu'il disparaît avant chez le saumon Atlantique. Le phénomène n'a pas été étudié chez la Truite commune.

La dynamique de l'apparition du comportement alimentaire diffère légèrement entre les 2 espèces: chez la truite, la mise en place est nette et rapide (concordance des courbes 2a et 2d) alors que chez le saumon, le démarrage est plus tardif après une période d'ingestion de débris végétaux associés aux invertébrés. Ces contenus stomacaux laissent supposer une forte inféodation à la surface du substrat riche en dépôts de fragments végétaux entraînant une ingestion accidentelle de ces débris. Ces observations rejoignent celles de GAUDIN et HELAND (1995) qui font état d'une émergence plus furtive chez les saumons, précédée (où s'accompagnant) de sorties-réenfoncements et de déplacements à la limite supérieure du compartiment sous-graviers.

Après ce démarrage cryptique, la consommation des invertébrés-proies chez le saumon se diversifie et la présence de larves de *Baetidae*, notamment dans les estomacs, laisse supposer qu'ils utilisent alors des zones à courant plus rapide que les alevins de truites consommant exclusivement des larves de *Chironomidae*. Cette exploitation de zones à courant plus rapide par les saumons confirme les observations faites chez cette espèce par BARDONNET *et al.* (1993 b).

BIBLIOGRAPHIE

- BARDONNET A., GAUDIN P., GROLET O., THORPE J., 1993 a. Presence of an oesophageal plug at the time of emergence in grayling (*Thymallus thymallus* L.) and Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *J. Fish Biol.*, 43, 500-502.
- BARDONNET A., GAUDIN P., THORPE J., 1993 b. Diel rhythm of emergence and of first displacement downstream in trout (*Salmo trutta*), Atlantic salmon (*S. salar*) and grayling (*Thymallus thymallus*). *J. Fish Biol.*, 43, 755-762.
- BEALL E., MARTY C., 1983. Dévalaison et survie d'alevins de saumon Atlantique, *Salmo salar* L., en milieu semi-naturel contrôlé. *Bull. Fr. Piscic.*, 135-148.
- DILL L.M., 1969. The sub-gravel behaviour of Pacific salmon larvae. In Northcote T. G. ed., *Salmon and trout in streams*, 89-99, H. R. MacMillan Lect. Fisheries, Univ. Br. Columbia, Vancouver.
- DISLER N.N., 1953. Development of autumn chum salmon in the Amur river. *Trud. Sovesh. Vopr. Losos. Khoz.*, 9, 129-143.
- EGGLISHAW H.J., SHACKLEY P.E., 1973. An experiment on faster growth of salmon (*Salmo salar* L.) in a Scottish stream. *J. Fish Biol.*, 5, 197-204.
- GAUDIN P., HELAND M., 1995. Stratégies d'utilisation de l'habitat par les alevins post-émérgents de truite commune (*Salmo trutta*) et de saumon atlantique (*Salmo salar*). *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 337/338/339.
- HELAND M., 1991. Organisation sociale et territorialité chez la truite commune immature au cours de l'ontogenèse. In *La Truite : Biologie et Ecologie*, 121-149, BAGLINIERE J.L., MAISSE G. (Eds), INRA Editions, Paris.
- HELAND M., GAUDIN P., BARDONNET A., 1995. Mise en place des premiers comportements et utilisation de l'habitat après l'émergence chez les salmonidés d'eau courante. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 337/338/339.
- KANE T.R., 1988. Relationships of temperatures and time of initial feeding of Atlantic salmon. *Prog. Fish. Cult.*, 50, 93-97.
- THORPE J., MILES M.S., KEAY D.S., 1984. Developmental rate, fecundity and egg size in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture*, 43, 289-305.
- WANKOWSKI J.W.J., 1979. Morphological limitations, prey size selectivity, and growth response of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *J. Fish Biol.*, 14, 89-100.