

**Synthèse bibliographique  
sur le saumon atlantique  
(de la reproduction au stade du tacon)**

**David LE BRECH,**

FDPPMA 35, Master 2 Gestion des Habitats et des Bassins Versants, 2009

## **I. Introduction**

Le saumon Atlantique (*Salmo salar*) partage l'histoire des Hommes depuis plus de 20 000 ans. Ils ont été bien plus qu'une source de nourriture, ils ont été le symbole du passage des saisons, une créature emblématique au savoir mystérieux ainsi que l'objet de représentations artistiques et d'expressions poétiques (Atlantic Salmon Federation, 2009). De nos jours, il continue d'alimenter les passions : il fait ainsi l'objet d'une pêche sportive, c'est un met apprécié des gastronomes et c'est l'une des espèces ayant le plus contribué au progrès de l'écologie et de la biologie halieutique (Gueguen et Prouzet, 1994).

Autrefois très abondant dans nos cours d'eau comme en atteste de nombreux écrits (Gueguen et Prouzet, 1994), le saumon est de nos jours beaucoup plus rare et il est considéré comme une espèce en danger partout dans le monde (Gueguen et Prouzet, 1994; Bardonnnet et Baglinière, 2000). Dans la plupart des régions écologiques françaises, l'aire de répartition du Saumon Atlantique s'est restreinte. Une telle diminution peut être largement attribuée à l'activité humaine et particulièrement à son effet direct ou indirect sur la qualité de l'habitat aquatique. (Bardonnnet et Baglinière, 2000). Présent originellement dans 2605 rivières et dans 19 pays, sa distribution s'est fortement restreinte et il aurait ainsi totalement disparu de 294 rivières et de 6 pays dont l'Allemagne, la Hollande et la Belgique (Atlantic Salmon Federation, 2009).

Aux vues de son importance dans notre patrimoine, il est indispensable de préserver et de restaurer les populations de saumon Atlantique. Pour cela, il est nécessaire de bien connaître ses exigences. Cette synthèse bibliographique fait un point des connaissances actuelles sur le saumon Atlantique en portant une attention toute particulière à la période du cycle ayant lieu en eau douce. Pour chaque phase, la biologie du saumon et les facteurs du milieu ayant une influence sont analysés.

## **II. Généralités**

Le saumon Atlantique est une espèce amphibiotique anadrome appartenant à la famille des salmonidés (Champigneulle, 1978 ; Gueguen et Prouzet, 1994). Son corps est fusiforme et recouvert de petites écailles de type cycloïde. La coloration de la robe est variable suivant le stade de développement et ressemble pour les jeunes stades à celui de la truite commune. L'alevin et le tacon présentent une robe d'aspect métallique avec un dos gris ardoise plus ou moins bleuté, des flancs argentés avec des marques bleutés caractéristiques dites « en doigt de

gant » et un ventre blanc nacré. Le smolt prend une livrée brillante argentée que conserve l'adulte jusqu'à son retour du milieu marin. A l'approche de la reproduction, les flancs se teintent en jaune et des taches rouges et pourpres se développent. Son aire de répartition s'étale du Portugal au nord de la péninsule scandinave et à l'Islande pour la partie est ; et de la rivière Connecticut située au nord de Long Island jusqu'au sud du Groenland et à la région de l'Ungava (Nouveau Québec) pour la limite ouest (Porcher et Baglinière, 2001 ; Klemetsen *et al.*, 2003).

Les saumons déposent leurs œufs dans des eaux courantes au sein de nids. Les œufs éclosent et vont grandir en alevins qui vont rester sous le gravier jusqu'à ce que leur vésicule vitelline se résorbe. Ils vont ensuite émerger à travers le gravier, avaler une bulle d'air pour atteindre une flottabilité neutre et commencer à se nourrir. Peu après l'émergence, l'alevin se disperse, occupe et défend un territoire, on le nomme alors tacon. Après 1 an ou plus, ils smoltifient et retournent à la mer, alors que certains mâles deviennent sexuellement matures et prennent part à la reproduction (Crisp, 1996). La dévalaison se passe généralement au printemps ou au début de l'été (Baglinière, 19xx). Dans certains grands lacs d'Amérique et d'Europe du nord, il existe des formes uniquement lacustres. Après une ou plusieurs années passées en mer, le saumon devient sexuellement mature et retourne à sa rivière natale. Certains passent plusieurs années en mer, ceux là reviennent tôt dans la saison, ils sont plus gros, on les appelle saumon de printemps. D'autres passent une année et reviennent plus tard dans la saison, ce sont les grilses. La fraie a généralement lieu en automne ou tôt dans l'hiver en Europe et il y a un fort degré de homing jusqu'à la rivière natale (Crisp, 1996). Bien que les conditions océaniques (en particulier la température) influencent la survie et ainsi la qualité et la quantité de la population de reproducteur (Bardonnet et Baglinière, 2000), une condition d'égale importance pour la survie des stocks sauvages anadromes est la qualité du milieu pendant sa phase en eau douce. Ainsi il lui faut une eau de bonne qualité (Température, O<sup>2</sup>), et des conditions particulières d'habitat (espace disponible, substrat, abris, fourniture en nourriture, qualité et quantité des zones de fraies) (Champigneulle, 1978). Entre les populations et au sein même de ces populations, le saumon montre une large variabilité que ce soit dans l'utilisation de l'habitat aquatique, dans la longueur du séjour en eau douce ou dans l'âge de maturité sexuel en mer (Klemetsen *et al.*, 2003).

### III. Adulte

#### Grossissement

La période de grossissement constitue l'essentiel de la phase marine. Cette durée de croissance marine est variable selon les individus qui passent entre un et quatre hivers en mer (Gueguen et Prouzet, 1994). Les zones de grossissement les plus importantes ont été identifiées à l'Ouest du Groenland, en mer du Labrador, au voisinage des îles Féroé, en mer de Norvège et dans la mer Baltique. Le saumon se nourrit principalement de poissons et de crustacés. Son régime alimentaire riche en caroténoïdes donne à sa chair sa couleur rose caractéristique. Les stocks français abritent essentiellement trois types de poissons : le castillon ou madeleineau (grilse) (1 hiver en mer, 45-75 cm, 1,5 à 4kg), le petit saumon de printemps ou dibernmarin (2 hivers en mer, 70-90 cm, 3 à 7 kg) et le grand saumon de printemps ou tribermarin (3 hivers en mer, plus de 85 cm avec un poids de 5 à 12 kg) (Porcher et Baglinière, 2001).

#### Homing

Dès les premiers signes de maturation sexuelle, les saumons entament leur migration vers l'estuaire. A ce jour encore aucune certitude n'existe quant aux raisons qui poussent les saumons à aller vers les rivières d'origine. Plusieurs théories se confrontent. On pense qu'ils passent par une phase d'exploration et de reconnaissance, en utilisant leur capacité à discriminer les odeurs et les substances organiques et minérales qui leur fournissent des informations sur la direction de leur rivière natale (Gueguen et Prouzet, 1994). Ce phénomène, connu sous le nom de homing, a pour conséquence l'existence d'une population propre à chaque entité hydrographique. Si le homing est très précis au niveau du bassin, on observe toutefois un taux plus important de divagation au niveau de l'affluent frayère et du sous bassin (Porcher et Baglinière, 2001). Une étude de Baglinière *et al* (2005) concernant la population de saumons sur l'Oir (un affluent de la Sélune), suggère que les variations des stocks sur cette rivière seraient en partie liées au phénomène de homing non strict. Les adultes y migrant seraient en effet originaires de la Sée (qui se jette tout comme la Sélune dans la baie du Mont Saint Michel). La variabilité du débit pourrait jouer un rôle en attirant les reproducteurs vers la Sélune (Baglinière *et al.*, 2005).

## Adaptations au changement de milieu

Lorsqu'ils se présentent en rivière, les conditions hydrauliques et chimiques changent de manière drastique, comparées aux conditions rencontrées dans l'océan. En parallèle aux adaptations physiologiques liées aux changements de salinité, les poissons doivent adapter leur comportement de nage à la faible profondeur du lit des cours d'eau et au courant unidirectionnel caractérisé par des changements rapides de vitesse et de turbidité (Bardonnet et Baglinière, 2000).

## Entrée en rivière

La date d'entrée dans les rivières peut varier entre les rivières (Bardonnet et Baglinière, 2000) et entre les saisons pour une même rivière (Crisp, 1996).

Un large consensus existe autour du fait que les débits jouent un rôle central (Gueguen et Prouzet, 1994 ; Crisp, 1996 ; Bardonnet et Baglinière, 2000). L'entrée du saumon en rivière serait typiquement liée à des événements hydrologiques de forte intensité qui induiraient des appels d'eau en estuaire (Gueguen et Prouzet, 1994; Bardonnet et Baglinière, 2000). En dessous des moyennes saisonnières, les augmentations de débit d'un jour à l'autre joueraient un rôle majeur.

Les forts vents venant du large (approchant 32 km.h-1) ainsi que les pics des cycles de marée (correspondant à des fortes différences entre les valeurs de marées basses et hautes) semblent être efficaces pour engendrer une concentration de saumons dans les estuaires et induire la montaison (Crisp, 1996).

Sur une échelle journalière, le déplacement des eaux saumâtres vers les eaux douces se fait principalement au crépuscule (Crisp, 1996 ; Bardonnet et Baglinière, 2000) et tend à avoir lieu pendant la marée basse (Bardonnet et Baglinière, 2000).

Enfin, il est fort probable que les stimuli nécessaires à l'entrée en rivière soient différents de ceux entraînant la montaison et que les exigences des deux types de migrateurs « madeleineaux » et « saumon de printemps » soient différentes (Crisp, 1996).

## Montaison

La migration en eau douce se déroule généralement en trois phases :

- une remontée plus ou moins rapide vers l'amont (3,5 km à 12 km par jour)
- une longue période de stabilisation (sur un profond où il peut séjourner plusieurs mois)

-une courte migration vers les frayères avant la ponte (fin d'automne) (Gueguen *et al*, 1994 ; Bardonnet et Baglinière, 2000).

La période et le rythme de migration varient en fonction de la longueur du cours d'eau et de l'âge de mer des poissons. La qualité de l'eau, la présence d'obstacles, les variations de débit et les facteurs liés à l'habitat vont également influencer sur les modalités de la montaison (Crisp, 1995 ; Bardonnet et Baglinière, 2000).

i. Débit

Le débit annuel conditionne le rythme de remontée des saumons, il joue donc sur la répartition des frayères sur l'ensemble du bassin. Le débit automnal peut provoquer des déplacements à l'intérieur de la rivière après une période de très basses eaux et influencer sur la répartition des frayères (Baglinière *et al.*,1979). Les augmentations de débit entraînent des pontes plus en amont. (Champigneulle, 1978)

ii. Température et oxygène dissous

Les températures extrêmes peuvent réduire ou inhiber les mouvements de montaison. Autour de 20-22°C, les mouvements du saumon sont inhibés. Le mouvement de montaison semble aussi être réduit à des températures en dessous de 5 à 7°C (Gueguen et Prouzet, 1994; Crisp, 1996).

A cet effet de la température sur l'effort de montaison, s'ajoute celui de la concentration en oxygène dissous. La valeur létale de concentration en oxygène dissous pour des températures comprises entre 15 et 27,5°C est donnée par l'équation suivante :  $C = -0.513 + 0.046 T$ , où C est la concentration en oxygène en mg.L-1 et T la température en °C. Comme la montaison est un processus actif, de fortes concentrations en oxygène sont nécessaires. Le saumon Atlantique montre ainsi une vitesse de nage durable réduite quand la concentration tombe entre 5 et 6 mg.L-1 (Crisp, 1996).

iii. Facteurs d'habitat

Entre les phases de migration active, les saumons ont besoin d'un habitat de repos offrant une certaine protection contre les prédateurs et leur évitant d'être exposés à une lumière trop intense (Crisp, 1996). Cette zone de maintien doit présenter certaines caractéristiques : une profondeur supérieure à 0.9 m, une température inférieure à 28°C, une surface abritée supérieure à 20% de son aire (Bardonnet et Baglinière, 2000). Les abris se matérialisent par une berge perchée ou des blocs appropriés (Crisp, 1996). La proximité des zones de fraie est aussi un facteur qui peut influencer, étant donné que le creusement des nids

peut prendre jusqu'à plusieurs jours (Armstrong *et al.*, 2003). La capacité d'accueil du profond augmentant si la zone de frai est située à moins de 800m (Bardonnet et Baglinière, 2000). Un autre facteur à prendre en compte est la luminosité, il a en effet été observé que le saumon restait proche du fond pendant la journée et que celui-ci présentait un mouvement vertical journalier, les poissons se déplaçant vers la surface du profond pendant la nuit (Bardonnet et Baglinière, 2000).

L'absence de profond adapté pourrait déplacer la date d'entrée des reproducteurs dans les affluents vers la fin de l'été, expliquant ainsi pourquoi les reproducteurs vont y migrer juste avant le fraie. Le faible nombre de profond est considéré dans certaines rivières Québécoises comme un facteur limitant pour le saumon et les stratégies de gestion ont donc inclus la création de fonds artificiels

Avant la fraie, à l'échelle du macro habitat, l'habitat de l'adulte peut être relié aux fonds (Bardonnet et Baglinière, 2000).

#### iv. Obstacles

Les mouvements vers l'amont peuvent être empêchés ou être retardés par diverses formes d'obstacles. Les obstacles chimiques peuvent être causés par des apports d'eau toxique ou désoxygénée dans les estuaires ou les parties basses des tronçons des rivières. Les barrages, déversoirs, les rapides et les chutes d'eau peuvent entraîner des obstacles physiques. La facilité avec laquelle les obstacles peuvent être passés varie avec le débit. (Crisp, 1996 ; Baglinière *et al.*, 2005)

Certaines chutes d'eau peuvent être franchies en bondissant et les saumons peuvent bondir jusqu'à 3,7 mètres. Le profond à la base de cette chute doit dans l'idéal avoir une profondeur 1.25 fois la hauteur de la chute. Il paraît aussi probable que tout comme la vitesse de nage, la capacité à bondir va varier avec la taille et la température.

D'autres obstacles tels que rapides ou courant d'eau sur des surfaces inclinées sont négociées par des vitesses de nage élevées. La capacité à franchir ces obstacles va varier en fonction de la vitesse de l'eau et des capacités de nage du poisson. Ces capacités de nage sont elles même dépendantes de la taille du poisson et de la température. Deux différentes vitesses peuvent être définies :

-la vitesse durable ou vitesse de croisière qui peut être maintenue pendant de longue période.

Cette vitesse est donnée par l'équation : «  $V_{sust.} = (8+0.32T) * L^{0.6}$ . »

-la vitesse de pointe ou vitesse maximale qui ne peut être maintenue que sur de courtes périodes. Elle est donnée par l'équation «  $V_{max} = V_{sust.} * (1.664 * T^{0.2531})$  » (Crisp, 1996).

v. Couvert

Enfin les mouvements de migration ont plus lieu pendant les périodes offrant un certain couvert comme dans l'obscurité ou quand l'eau est chargée. Cependant, au fur et à mesure que la capacité physiologique à se reproduire augmente, l'importance de l'obscurité diminue (Crisp, 1996).

## IV. Fraie

### Généralités

Parvenus en fin de maturation sexuelle dans les zones profondes des rivières, les saumons s'approchent des aires de reproduction. Depuis l'automne, mâles et femelles se sont transformés physiologiquement et portent de belles parures dorées, signe qu'ils sont prêts pour la reproduction. (Gueguen et Prouzet, 1994). Pour une même population, la période de fraie dure généralement de un à deux mois, de fin novembre à début janvier (Champigneulle, 1978 ; Baglinière *et al.*, 1979 ; Gueguen et Prouzet, 1994 ; Armstrong *et al.*, 2003).

Plusieurs facteurs abiotiques vont influencer l'activité de fraie. Au dessus d'un certain débit, elle peut être ralentie. Une fraie plus précoce peut être induite par des températures estivales élevée, celles-ci influant sur la maturation sexuelle. Les températures optimales de fraie du saumon Atlantique se situent entre 4,2 et 5,6°C. Sous 2,5 °C un arrêt total de l'activité de creusement a été mis en évidence chez une autre espèce de saumon. Le moment de la ponte est influencé principalement par la durée du jour (Crisp, 1996), la ponte est principalement nocturne (De Gaudemar *et al.*, 1998 ; Baglinière *et al.*, 1979 ; Gueguen et Prouzet, 1994) mais elle peut devenir diurne pendant la phase de ponte maximale (Baglinière *et al.*, 1979).

Les salmonidés sont de type à relâcher une faible quantité d'œufs de grande taille si on les compare aux cyprinidés : de 1600 à 1800 œufs par kilogramme (de femelle) en moyenne. Des équations basées sur le type de géniteur et sur la taille des femelles (Lf) permettent d'estimer le nombre d'œufs pondus. :

Pour les castillons :  $Nb \text{ d'œufs} = 20,436 Lf \text{ (mm)} - 8 \ 817$



Pour les saumons de printemps : Nb d'œufs = 39,494 Lf(mm)-23025. (PREVOST et PORCHER (1996) dans Arthur 2008)

En comparaison aux autres occupants de la rivière, chaque œuf représente un investissement énergétique relativement élevé de la femelle (Armstrong *et al.*, 2003). D'une manière générale, le nombre et la taille des œufs augmentent avec la taille des femelles. De plus, il existerait un compromis entre la taille et le nombre d'œufs. Les poissons émettraient soit beaucoup de petits œufs soit moins d'œufs mais de plus grande taille. Plus vite un tacon se développerait plus une fois rendu à maturité sexuelle ses œufs seraient petits et nombreux. Cela pourrait résulter d'une adaptation au potentiel de croissance de la rivière. Les opportunités alimentaires expérimentées par les parents en tant que juvéniles en rivière permettraient donc de prédire ce que leur progéniture vont expérimenter (Klemetsen *et al.*, .

Le nombre de nids construits par femelle est variable (habituellement de 1 à 2, mais peut aller jusqu'à 5), et est probablement en relation avec la disponibilité de l'habitat et (ou) l'occurrence d'évènements catastrophiques (Crisp *et al.*, 1988 ; Bardonnet *et al.*, 2000).

Le choix du site de ponte est primordial étant donné qu'il va dicter les conditions de développement embryo larvaire pendant une très longue période pouvant aller jusqu'à 6 mois dans le Nord de l'Europe (Bardonnet *et al.*, 2000; Louhi *et al.*, 2008)

### Localisation des frayères

#### i. A l'échelle du tronçon et du macrohabitat

La fraie peut avoir lieu dans des zones allant du haut de la zone intertidale (dans des petits cours d'eau côtiers) (Bardonnet et Baglinière, 2000 ; Baglinière *et al.*, 1979) jusqu'aux têtes de bassin pour les rivières plus larges comme la Loire (Bardonnet *et al.*, 2000). D'une manière générale, à l'échelle du bassin versant, le saumon tend à se reproduire dans le cours d'eau principal et dans les grands affluents (Louhi *et al.*, 2008), les très petits affluents (1 à 2m de large) ne semblant être utilisés que pour des conditions de débit favorable (Bardonnet et Baglinière, 2000 , 2000 ; Baglinière *et al.*, 1979). Les zones de frai sont localisées dans les parties du bassin versant caractérisées par une pente de thalweg de moyennement faible (0.2%) à moyennement escarpée (1%) (Bardonnet et Baglinière, 2000 , 2000).

La frayère typique est située à un point où on observe un changement marqué de l'hydraulique (Crisp, 1996). De telles conditions sont rencontrées à l'aval d'un profond, là où l'eau accélère au dessus d'une barre de gravier avant d'entrer sur un radier et au sein de certains radiers (Crisp, 1996 ; Bardonnet et Baglinière, 2000 , 2000 ; Louhi *et al.*, 2008). Une concentration de frayères est trouvée dans la courbure du cours d'eau, la rive convexe étant

favorable à la fraie par suite des cassures de courant (Baglinière et al., 1979 ; Bardonnnet et Baglinière, 2000).

La distribution des sites de fraie et leur micro habitat sont fortement influencées par les diverses caractéristiques géomorphologiques et hydrologiques, l'occupation du sol et les facteurs climatiques. Ainsi, les caractéristiques pour une zone de frayère bien adaptée peuvent varier entre les différents systèmes rivulaires et les zones géographiques. (Louhi et al., 2008)

#### ii. A l'échelle du microhabitat

La profondeur de la lame d'eau, la vitesse du courant et la taille du substrat sont généralement considérés comme les variables internes à la rivière les plus importants dans la détermination de la sélection de l'habitat de ponte par les poissons (Louhi et al., 2008). Il a également été montré que la vitesse du courant et la profondeur peuvent être reliées approximativement à la taille de la femelle (Crisp, 1996).

Ainsi, la profondeur varie de 20 à 50 cm, cependant la valeur basse doit être supérieure à la hauteur du corps ( $0.2 * L$ ). (Crisp et al., 1988 ; Crisp, 1996 ; Bardonnnet et Baglinière, 2000 ; Armstrong et al., 2003 ; Louhi et al., 2008). La vitesse de l'eau est comprise entre 35 et 65 cm.s<sup>-1</sup> (Bardonnnet et Baglinière, 2000 ; Armstrong et al., 2003 ; Louhi et al., 2008) et la valeur haute ne doit pas dépasser deux fois la longueur de la femelle. De plus, un flux d'eau minimum serait requis pour initier le déplacement des matériaux du nid et permettre au poisson de « gratter » (cut) efficacement. (Crisp, 1996) Enfin, la taille du substrat est comprise entre 16 et 64 mm (ce qui correspond aux cailloux dans la classification adaptée de Wentworth (1922) par Malavoi et al. (1989) (Crisp, 1996 ; Bardonnnet et Baglinière, 2000 ; Armstrong et al., 2003 ; Louhi et al., 2008) et ne pas dépasser  $P(\text{en mm})=0.5 * L + 4.6$ . (Crisp, 1996).

De telles conditions permettraient un flux intragravellaire élevé et donc un bon apport en oxygène. (Crisp 1996) Dans les rivières de taille importante ( $> 10\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ ), les saumons utilisent un substrat plus grossier (32-18mm) et des eaux plus profondes tandis que dans les rivières plus petites ( $< 10\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ ), ils préfèrent les substrats plus petits (16 à 32mm) et les eaux moins profondes (10 à 30cm) (Louhi et al., 2008). En plus de ces paramètres, d'autres variables peuvent intervenir. Ainsi près des frayères, le nombre de Froude (un indicateur de la perturbation du courant) est proche de 0.3, ce qui signifie que les frayères sont soumises à un écoulement peu perturbé (Bardonnnet et Baglinière, 2000 ; Dumas et al., 2007).

### Dimensions du nid

La taille de la femelle est corrélée avec les dimensions du nid (Crisp *et al.*, 1988 ; Crisp, 1996). La femelle creuse une dépression dans le gravier qui peut atteindre 20 à 30 cm de profondeur pour 50 à 80 cm de diamètre, la surface du nid va de 1 à 3m<sup>2</sup> et la profondeur d'enfouissement des œufs est comprise entre 5 et 25 cm (Crisp 1996 ; Bardonnet et Baglinière, 2000). Les œufs pondus par de grandes femelles sont enfouis plus profondément. Les dimensions du nid sont reliées à la taille de la femelle (L) par les équations suivantes: la profondeur fait « 0,3 L (cm) + 2,5 » ; la longueur du nid fait « 3.5 \* L » ; et sa largeur de « 0.3 à 0.6 \* L ».

### Séquence comportementale

La femelle effectue des creusements exploratoires afin de déterminer le futur site de ponte (Crisp *et al.*, 1988 ; De Gaudemar *et al.*, 1998). Cette activité a lieu habituellement avec la présence à proximité de un ou plusieurs mâles, cependant certaines observations font part d'exception allant jusqu'à l'oviposition sans même la présence de mâles. Ces mâles établissent leur statut social à travers des interactions compétitives (Crisp *et al.*, 1988).

Une fois qu'un site apparemment convenable est repéré, les femelles construisent leur nid en creusant intensément dans le gravier. Elles creusent rapidement, battant de la queue en étant sur le flanc (Crisp *et al.*, 1988 ; De Gaudemar *et al.*, 1998). La femelle reste à l'intérieur ou très proche du nid, la fréquence de grattage augmentant avec l'approche de la fraie (De Gaudemar *et al.*, 1998).

Au fur et à mesure que la date de l'oviposition approche, les mâles dominants et tous ceux à proximité immédiate deviennent de plus en plus actifs. Les mâles dominés essaient d'entrer dans le nid mais ils sont chassés par le mâle dominant. Cette agression peut considérablement retarder le processus de ponte (Crisp *et al.*, 1988).

Quand vient le moment de la ponte, la femelle s'accroupit dans le nid, touchant le gravier avec sa nageoire anale en érection. Le mâle et la femelle relâchent ensuite leurs gamètes de manière simultanée, tout en étant flanc contre flanc, le bec grand ouvert. L'oviposition par la femelle dure quelques secondes. (De Gaudemar *et al.*, 1998).

Après que les œufs aient été déposés par la femelle, elle gratte rapidement pour les recouvrir. La séquence de dépôt des œufs, sous forme de poches d'œufs, et de recouvrement peut être répétée plusieurs fois sur un nid, les poches étant alignées le long de l'axe longitudinal. Tous les nids ne sont pas finis avec succès et ainsi, de nombreuses observations font part de construction de nids relativement important sans que pour autant, il y ait eu ponte,

cela peut être en raison de l'absence de paramètres environnementaux plus rigoureux, comme un flux intragravellaire adapté (Crisp *et al.*, 1988).

### Habitat de post reproduction

Le Saumon Atlantique est une espèce itéropare, ce qui signifie qu'elle peut se reproduire plusieurs fois (Klemetsen *et al.*, 2003). Cependant, la survie après la reproduction est relativement faible. Les individus qui survivent (les charognards) ont alors besoin de zones de repos sûres pour se rétablir. Ceux-ci dévalent et occupent les fonds. Les femelles commencent à se déplacer avant les mâles car elles ne montrent pas un comportement de garde du nid. Les individus ayant frayé sont très fatigués et peuvent être infectés par le champignon aquatique commun *saprolegnia* spp, un fort taux de mortalité peut donc avoir lieu dans les 2 semaines suivant le fraie. Peu d'individus migrent directement vers la mer, la plupart restent plusieurs mois dans leur habitat rivulaire avant de migrer. La survie varie en fonction du stock, de l'année et de la localité. En France, la survie est très faible, le nombre de multi reproducteurs va de 0,5 à 3% pour l'ensemble des populations Françaises, cela étant très probablement dû aux fortes températures, à la qualité dégradée de l'eau et de l'habitat aquatique (Bardonnnet et Baglinière, 2000).

## **V. Phase embryo-larvaire**

### Durée et période

La phase embryolarvaire intervient entre décembre et début avril. (Bardonnnet et Baglinière, 2000 ; Dumas *et al.*, 2007). Au cours de cette phase, on distingue différents stades : le stade entre la fécondation et la formation des yeux de l'embryon, le stade avant l'éclosion et le stade allant de l'éclosion à l'émergence. Pendant cette dernière, l'alevin reste sous le gravier et continue de se développer en utilisant les réserves contenues dans la vésicule vitelline. Les deux premiers stades durent à eux deux 440 degrés jours (Porcher et Baglinière, 2001). L'équation suivante prédit la date d'éclosion médiane (D2) à partir de la température :

$$\ll \log_{10}.D2 = [-2.66 \log_{10} (T+11)] + 5.19 \gg$$

Cette équation est pertinente pour des températures allant de 2,4 à 12°C. A partir de cette valeur D2, les durées de développement jusqu'au stade oeillé (D1) et jusqu'à l'émergence

(D3) peuvent être déduite à l'aide de régression linéaire. Ainsi, «  $D1 = 0.5 * D2$  » et «  $D3 = 2.0 * D2$  » (Crisp, 1996).

### Facteurs influençant la survie

La phase embryolaire constitue une période critique où la survie est soumise à de nombreux facteurs interagissant de manière complexe (Crisp, 1996).

#### i. Concentration en oxygène dissous

La concentration en oxygène joue un rôle majeur jusqu'à l'éclosion (Bardonnet et Baglinière 2000). Les exigences en oxygène augmentent avec la température et l'avancement du stade de développement (Crisp 1996 ; Louhi *et al.*, 2008). A l'éclosion, ils exigent des concentrations de plus de 7mg.L<sup>-1</sup> tandis que les œufs fraîchement fécondés peuvent tolérer des concentrations allant jusqu'à 0,8mg.l<sup>-1</sup> (Louhi *et al.*, 2008). Le seuil minimum toléré par cette espèce à l'éclosion est de 5,8mg.L<sup>-1</sup>. A l'éclosion l'embryon s'agite pour sortir du chorion ce qui accroît sa consommation d'oxygène (Dumas *et al.*, 2007)

Le taux auquel un œuf peut prélever de l'oxygène dépend de son ratio surface sur volume. La survie d'un œuf dépend aussi de sa relation avec les autres œufs et donc de leur agencement dans le gravier. Un déficit en oxygène peut avoir des effets sub-létaux, ce qui conduit à une croissance réduite, une efficacité réduite dans l'utilisation des réserves de la vésicule vitelline, des éclosions prématurées, une taille réduite à l'éclosion et des changements morphologiques. De plus, des effets de l'hypoxie peuvent apparaître avec un certain délai (Crisp 1996).

Enfin, l'activité biochimique (respiration des embryons dans le chorion ou des alevins vésiculés, décomposition de ceux qui sont morts, activité bactérienne) tend à faire chuter le taux d'oxygène (Dumas *et al.*, 2007).

#### ii. Granulométrie et flux intragravellaires

La composition du gravier influence la survie des œufs et des juvénile de deux manières :

-elle influe sur la perméabilité et donc sur le taux d'apport en oxygène ainsi que sur le déplacement des métabolites toxiques tels l'ion ammonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>), sa forme non ionisée la plus toxique, l'ammoniaque (NH<sub>3</sub>) et à moindre égard les nitrites (NO<sub>2</sub>).

-elle joue également sur la capacité à émerger (Crisp, 1993)

La perméabilité augmente au moment du creusement du lit (0.5cm.s-1) par les géniteurs et peut diminuer par la suite pendant la période d'incubation à cause du compactage du gravier (Bardonnet et Baglinière, 2000).

Des infiltrations de sédiments de taille inférieure à 2mm vont avoir un impact fort sur la survie des stades embryolarvaires. En effet, ces particules induisent une plus faible perméabilité du nid et de ce fait un plus faible apport en oxygène aux œufs en développement. Les particules très fines (<0,125mm) peuvent limiter la capacité des œufs à puiser dans l'oxygène en formant une fine couche sur les embryons, ou encore en bloquant physiquement les micropores des canaux de la membrane des œufs (Louhi *et al.*, 2008). Les résultats d'un certain nombre de publications suggèrent que le substrat d'incubation le plus convenable contient moins de 15% de fines (Dumas *et al.*, 2007 ; Louhi *et al.*, 2008).

Les particules de plus de 1mm qui se déposent à la surface du nid en formant une couche inhibent l'émergence des alevins (Louhi *et al.*, 2008). Le diamètre du substrat est probablement le paramètre le plus important de l'éclosion à l'émergence. Des particules ayant un diamètre de 6 à 15mm sont trop lourdes pour pouvoir être bougées et trop petites pour pouvoir passer à travers l'espace intragravellaire (Bardonnet et Baglinière, 2000).

La morphologie particulière de la frayère (une dépression suivie d'un dôme), qui favorise la pénétration de l'eau dans le substrat, est progressivement nivelée par les crues ce qui limite ce processus. De plus les sédiments fins qui pénètrent dans le substrat à ces occasions réduisent la circulation de l'eau interstitielle et les apports en oxygène en provenance de l'eau de surface (Dumas *et al.*, 2007).

Dans certains systèmes, notamment dans la partie avale et en plaine, le flux d'eau interstitiel peut provenir d'un mélange d'eau de nappe phréatique ou profonde pauvre en oxygène et d'eau de surfaces. Dans ce cas, la qualité de l'eau interstitielle est presque indépendante de la taille du substrat, du matériel biologique en décomposition et de la demande biologique en oxygène (Dumas *et al.*, 2007).

Afin de connaître la survie pendant la phase embryolaire, une technique communément utilisée consiste à mettre dans un piège une quantité d'œufs connue. Une observation remarquable commune aux études qui s'y sont attachées est la forte variabilité entre les répliquas. Cela pourrait être le résultat de chemins d'écoulement spécifiques pris par l'eau intragravellaire, ce qui pourrait créer des changements dramatiques dans les concentrations en oxygène dissous sur une étendue très faible. (Bardonnet et Baglinière, 2000 ; Dumas *et al.*, 2007).

### iii. Température

La température de l'eau a un effet direct sur la survie des œufs de salmonidés. Elle peut aussi influencer la taille des alevins à l'éclosion. Ainsi, elle va jouer sur les proportions de vésicule utilisée pour l'élaboration de tissu et pour le métabolisme. De faible température d'incubation diminuent la proportion utilisée pour le métabolisme et ainsi donne lieu à de plus grands alevins. Or la taille influence la survie. Les seuils létaux sont 0 et 12°C. La profondeur d'enfouissement influe sur la température que subissent les embryons (Crisp 1996).

### iv. Effets des conditions hydrologiques

Les patterns de fluctuations du débit influencent les flux intragravellaire et le transport ainsi que le dépôt de fines. A ce niveau, les études réalisées s'opposent quant à l'effet du débit sur le colmatage et donc sur la survie. Selon Baglinière *et al* (2005), de forts débits conduisent à une remise en suspension des fines améliorant ainsi la survie tandis que Dumas *et al* (2007) émet l'hypothèse que les périodes de débit élevé augmentent le transport de particules fines et donc entraînent le colmatage des frayères.

De fortes crues entraînent un déplacement des œufs et alevins voir la destruction des frayères. Cela est même considéré chez certaines populations de saumon comme une cause majeure de mortalité (Crisp, 1996 ; Dumas *et al*, 2006).

L'effet du déterrement est mortel si les œufs heurtent un objet avant le stade oeuillé (Bardonnet *et Baglinière*, 2000). Il risque aussi d'avoir des pertes dues à la perturbation du matériau du lit des rivières ainsi que la prédation pendant la dérive et aussi le dépôt après dérive dans des endroits qui ne conviennent pas.

Si le niveau de l'eau tombe sous le niveau d'enfouissement des œufs, alors la mortalité par le gel où par l'exondation est possible, bien que les conditions du substrat environnant puissent fournir une isolation thermique et une humidité suffisante pour que les œufs survivent pendant plusieurs heures voir plusieurs semaines. De plus, même si la retenue ne bloque pas totalement le débit moyen annuel, elle élimine les événements hydrologiques permettant le curage et ainsi empêche la remise en suspension des fines.

Enfin les lâchers eux même peuvent avoir des impacts en 2 temps: en provoquant le déplacement des matériaux du lit en aval directe de la retenue et aussi en empêchant le rechargement en matériaux qui sont piégés en amont du barrage, et donc le substrat ne sera plus favorable à la fraie (Crisp, 1996).

### v. Autres facteurs

Lorsque la surface disponible pour la fraie est insuffisante pour le nombre de reproducteurs présents, le taux de surcreusement peut devenir élevé et conduire à une diminution dans le nombre de recrutement par reproducteur. (Bardonnet et Baglinière, 2000).

vi. Facteurs à l'origine du colmatage

Le contexte géologique et pédologique du bassin versant influence le dépôt de limons dans les nids. Dans une zone où le substrat sédimentaire schisteux, le colmatage est plus important, celui-ci étant plus fin et plus facilement obstruant. De plus, le dépôt peut être largement attribué aux pratiques agricoles. En effet, l'érosion est augmentée par le pâturage et le piétinement dans les zones ripariennes, ainsi que par la culture de blé qui laisse le sol nu en automne et en hiver, résultant en un dépôt significatif de limons (Baglinière *et al.*, 2005).

## **VI. Phase juvénile**

Au moment où ils sortent des galets de la frayère, les alevins abordent la phase de vie en eau libre. La phase de post émergence constitue une transition entre la période de vie larvaire sous graviers et la vie en pleine eau. Durant celle-ci des mécanismes essentiels du développement individuel vont être mis en place. Il va devoir apprendre à nager et à évoluer contre le courant, mais aussi à s'adapter à la transition entre l'alimentation endogène à partir des réserves vitellines et l'alimentation exogène. Ces mécanismes conditionnent entre autres, l'établissement de l'organisation sociale et de la territorialité, phénomènes qui contribuent à la régulation de l'abondance des populations naturelles. Cette phase de post émergence est critique pour l'animal alors très vulnérable aux facteurs défavorables du milieu : prédation, rareté de la nourriture, balayage par les crues (Gueguen et Prouzet, 1994).

### Les différents stades

Le stade alevin débute à l'émergence en mars avril et se termine à la fin du printemps ou au début de l'été. A l'émergence, les alevins ont une longueur moyenne de 25 à 29 mm à la fourche de la queue. Sous nos latitudes, la fin de ce stade correspond à une taille de 35 à 40 mm environ.

Le stade tacon (ou tocan en occitan) dure du premier été jusqu'au début de la smoltification. En fonction de la vitesse de croissance qui dépend fortement de la température et de la latitude, la durée de ce stade varie de 1 à 7 ans. En France, la majorité des tacons smoltifient à 1 an et le reste à 2 ans (Gueguen et Prouzet, 1994). On peut donc distinguer deux stades : les juvéniles 0+ ayant moins d'un an et les juvéniles 1+ qui entament leur deuxième



année en eau douce (Crisp, 1996). Les tacons ressemblent aux jeunes truites communes qui fréquentent souvent les mêmes rivières. Il a cependant une forme plus élancée et hydrodynamique que la truite. Il est pourvu de marques latérales sombres et contrastées (Gueguen et Prouzet, 1994)..

Le stade smolt apparaît au printemps juste avant le départ vers la mer. Il se traduit par un changement de livrée qui devient argentée et l'apparition d'un comportement grégaire de nage active vers l'aval. Ce stade correspond, comme l'émergence, à une période critique du cycle de vie. (Gueguen et Prouzet, 1994).

### Habitat

Les jeunes salmonidés n'utilisent pas tout le territoire disponible mais plus spécifiquement celui qui correspond le mieux à ses aptitudes comportementales vis-à-vis des facteurs abiotiques ou facteurs indépendants du vivant : température, photopériode, qualité de l'eau, caractéristiques morphodynamiques. Des facteurs biotiques tels que la présence de congénères ou celle d'autres espèces va influencer sur l'utilisation de l'habitat. Le comportement de l'animal et l'habitat occupé sont liés et vont influencer fortement l'abondance du peuplement.

#### i. Conditions d'émergence et dispersion

Le saumon Atlantique émerge au sein de conditions correspondant à leur préférence en termes d'habitat. Néanmoins, les jeunes peuvent utiliser des habitats qui sont distants de la frayère. En effet, à l'émergence, une large part de la population d'alevins se disperse et s'installe à différentes distances du nid, généralement dans une zone de 200 mètres en aval (Crisp, 1996 ; Bardonnnet et Baglinière, 2000). La dispersion est un mécanisme de contrôle de la densité, celle-ci variant en fonction de la capacité d'accueil. Cette capacité d'accueil peut être modifiée par un certain nombre de facteurs parmi lesquels la vitesse du courant joue un rôle certain (Bardonnnet et Baglinière, 2000). Ainsi, les alevins éviteraient les zones où la vitesse du courant est inférieure à 25cm.s<sup>-1</sup>, induisant des densité faibles (Crisp *et al.*, 1991c). De plus, les juvéniles réagissent rapidement aux changements de vitesse du courant lorsque celui-ci diminue. Cette situation peut se rencontrer lors de la fermeture des vannes d'un barrage. Enfin, les alevins se dispersaient de préférence pendant la nuit (Crisp *et al.*, 1991b).

Une deuxième phase de dispersion a lieu 1 mois après l'émergence ce qui correspond à l'augmentation de la taille des territoires. La distance dépend probablement du nombre de recrues, de l'hétérogénéité de l'habitat (surtout à l'échelle du macrohabitat), et de la capacité

de production d'une rivière donnée Crisp, 1996. Certaines observations indiquent que les alevins peuvent se disperser en amont et jusqu'à plusieurs kilomètres en aval de la frayère. (Crisp, 1996 ; Champigneulle, 1978).

#### ii. Macrohabitat

A l'échelle du faciès, les jeunes de l'année (juvéniles 0+) sont principalement présents dans les radiers avec un substrat grossier, et dans les rapides (Champigneulle, 1978 ; Crisp, 1996). Les juvéniles sont aussi présents dans les plats courants et la population diminue fortement dans les profonds (Crisp, 1996). La distribution des juvéniles plus âgés (1+) est très proche de celle des juvéniles 0+ à ceci près que leur distribution tend plus vers les rapides (avec des éléments donc très grossiers) que vers les radiers (Champigneulle, 1978 ; Gueguen et Prouzet, 1994 ; Crisp, 1996 ).

#### iii. Microhabitat

Les variables qui influeraient le plus l'utilisation de l'habitat sont la hauteur, la vitesse et le substrat, sans oublier la présence de caches telle que la végétation aquatique.

Les juvéniles occupent généralement des zones de courant rapide (entre 40 et 70 cm.s-1) radiers (Champigneulle, 1978 ; Gueguen et Prouzet, 1994 ; Crisp, 1996, Bardonnnet et Baglinière, 2000). De plus faibles densités sont retrouvées en dehors de ces valeurs. Il a été trouvé que les saumons quittaient les zones d'eau profonde, avec un courant lent et un substrat composé de fines. Les juvéniles 0+ préféreraient des zones de 10 à 15 cm de profondeur avec une granulométrie allant de 1,6 à 6,4 cm de diamètre (correspond à la classe caillou selon la classification simplifiée de Wentworth (Malavoi, 19xx) jusqu'à une taille de 6 à 7 cm, tandis que les plus vieux (1+) préféreraient des zones d'une profondeur supérieure à 30 cm. caractérisée par la présence de blocs (diamètre supérieur à 25,6cm) (Gueguen et Prouzet, 1994 Crisp, 1996). Cette ségrégation des deux classes d'âge dans des micro habitat différents minimise les effets d'une compétition directe pour la nourriture comme il n'apparaît pas de différences dans les choix alimentaires les alevins et les tacons (Gueguen et Prouzet, 1994).

#### iv. Habitat d'hivernage

Il y a un changement d'habitat à l'automne pour les juvéniles. Le tacon quitterait les zones les moins profondes de la rivière (<20cm) pour éviter d'être exondé et/ou pour limiter le risque de gel. Le caractère approprié des habitats d'hiver est principalement lié à la présence de blocs formant des abris adéquats, qui ne sont pas enfoncés dans le lit, d'un

diamètre supérieur à 15-20cm, qui sont utilisés en tant qu'abris pendant les journées d'hiver. (Bardonnnet et Baglinière, 2000).

v. Habitats de croissance alternatifs

Les lacs et les estuaires peuvent aussi être utilisés par les juvéniles. Au Canada, l'utilisation de certains estuaires peut être avantageuse en raison de la faible pression de prédation et de la forte prédation dans les habitats d'eau douce plus en amont. L'utilisation d'habitats lacustres est restreinte à la partie nord de la distribution du saumon (Bardonnnet et Baglinière, 2000). Cela serait dû à la faible diversité de poissons et particulièrement à l'absence d'Esocidés, de Cyprinidés et de Percidés. Les poissons utilisant les habitats lacustres grandissent plus vite et survivent mieux (Bardonnnet et Baglinière, 2000 ; Klemetsen *et al.*, 2003).

Territorialité

Dès l'émergence et le début des mouvements de natation, une compétition territoriale s'instaure entre alevins pour l'occupation des emplacements les plus favorables : moindre dépense d'énergie sous forme de nage à contre courant associée à un apport optimum d'énergie sous forme de proies capturées. Ces emplacements sont appelés poste de chasse et sont défendus âprement contre leur congénère par leurs occupants à travers toute une gamme de comportements agonistiques : charge (nage rapide vers intrus), morsure, chasse (charges répétées), intimidation, soumissions, fuite (Gueguen et Prouzet, 1994).

Dès lors qu'apparaît la défense de zone -ici le poste de chasse et son environnement immédiat- la définition de territoire s'impose. La compétition pour les meilleurs postes aboutit à la création d'une mosaïque de territoires : les individus dominants occupent les postes de chasse, et les individus subordonnés sont contraints de se cacher ou de fuir, constituant ainsi la deuxième vague de dévalaison. Dans les zones où se concentrent les alevins, la capacité d'accueil est limitée par la territorialité qui joue un rôle régulateur entre la densité de population et la quantité de proies véhiculées par le courant. Le nombre d'abris et la configuration du substrat influencent cette régulation : lorsque le substrat est diversifié et permet une isolation visuelle entre alevins, le nombre de territoires et, par suite, la capacité d'accueil, se trouvent augmentés (Gueguen et Prouzet, 1994).

Les alevins nouvellement émergés ont des territoires de 0.02 à 0.03 m<sup>2</sup>, tandis que les tacons et les smolts occupent des territoires de plus d'1 m<sup>2</sup>. La taille du territoire répondrait à l'équation suivante :  $\log_{10}(\text{taille territoire}) = 2.61 \log_{10}(\text{longueur}) - 2.83$  ( $r^2=0.87$ ) pour

décrire la relation entre la longueur du poisson (cm) et la taille du territoire (m<sup>2</sup>). Cette taille est cependant susceptible de varier avec la disponibilité de caches et de nourriture. La taille du territoire est également influencée par l'isolation visuelle qui dépend des effets de la vitesse de l'eau et aussi du degré d'irrégularité du fond du lit (Crisp, 1996).

### Relations interspécifiques

Les jeunes alevins peuvent être la proie de chabots adultes benthiques. Ces espèces dites d'accompagnement peuvent induire une dévalaison précoce des juvéniles.

La truite et le saumon utilisent un habitat relativement proche du point de vue de caractéristiques de faciès. La compétition pour la nourriture s'exprime, à l'instar des interactions entre différentes classes d'âges, par une compétition pour l'espace qui entraîne une occupation de l'espace différente du point de vue du microhabitat (le saumon étant plus benthique) renforcée par des interactions agressives (Crisp, 1996). Cette occupation différenciée de l'habitat résulte en des différences d'aptitudes spécifiques, ainsi le saumon présente un meilleur hydrodynamisme et, associé aux nageoires pectorales, cela lui permet d'occuper des zones de courant plus rapides (Gueguen et Prouzet, 1994).

### Mode alimentaire

Les juvéniles sont typiquement des prédateurs benthiques, ils captent la nourriture, des invertébrés en dérive, faisant peu d'essais pour capturer leurs proies (0.12/5min) comparé à la truite fario (2.5/5min). A l'aide de leurs fines pectorales, ils sont capables de se maintenir dans une position proche du substrat dans les courants de forte vitesse (Baglinière, 1979 ; Crisp, 1996).

### Facteurs influençant la croissance

La croissance pondérale des jeunes saumons varie proportionnellement au cube de leur longueur et une relation simple, appelée coefficient de condition rend compte de leur embonpoint :  $k = 100p \cdot l^3$  où p est le poids en gramme, et l la longueur exprimée en cm. Ce coefficient est souvent compris entre 1 et 1,2 chez les tacons (Gueguen et Prouzet, 1994). La croissance est modulée par des facteurs abiotiques et biotiques et aussi par des facteurs sous contrôle génétique.

La température de l'eau influe sur la vitesse de prise de poids ainsi que sur la longueur de la saison de croissance étant donné qu'elle régule en grande partie la date d'émergence et

que le tacon arrête de se nourrir quand la température passe sous 7°C (Champigneulle, 1978 ; Crisp *et al.*, 1991a). La croissance est normale entre 15 et 19°C avec un optimum à 16,6 °C.

La luminosité peut influencer indirectement (réchauffement de l'eau, production invertébrés) ou directement sur la croissance (Champigneulle, 1978).

La croissance des saumons atlantique est meilleure lorsque la charge ionique de l'eau est élevée. Les cours d'eau aux bassins versants calcaires ou gréseux, les plus densément peuplés, produisent plus d'invertébrés et induisent une meilleure croissance et production que ceux qui coulent sur des schistes ou des granites.

La disponibilité en nourriture va évidemment être l'un des facteurs clés (Gueguen et Prouzet, 1994).

### Facteurs influençant la survie

La qualité de l'eau et les conditions de débit ont impact fort sur la survie des Saumons pendant cette phase. Ces facteurs sont définis ci-dessous :

Le seuil létal de concentration en oxygène dissous varie de 1,1 à 2,3 mg.L-1 selon leur âge (Gueguen et Prouzet, 1994).

Des valeurs de pH avoisinant 4,5 à 5 sont nocives aux tacons. Les alevins, à l'émergence, sont particulièrement sensibles à des pH acides. A des valeurs de pH sous 4,5, l'action de l'enzyme d'éclosion peut être bloquée et induire la mort. Les saumons ont disparu de certains cours d'eau dont l'acidité est inférieure à 5,5. Des valeurs supérieures à 9 sont nocives si maintenues sur de longues périodes. (Gueguen et Prouzet, 1994 ; Crisp, 1996)

Les insecticides, les effluents industriels contenant de la créosote, des pentachlorophényles, des fongicides ou des hydrocarbures aromatiques polynucléaires se sont avérés dommageables. Les rejets de métaux lourds (par exploitation minière notamment) ou de PCB sont très toxiques (Gueguen et Prouzet, 1994)

Au dessus de 20°C et en dessous de 6°C, la survie de stades de la phase juvéniles est plus faible (Crisp, 1996)

De très faibles débits provoqués par des sécheresses peuvent limiter les populations certaines années. Cependant, il est possible que certains juvéniles survivent à de courtes périodes de sécheresses dans les flux de la nappe phréatique sous la surface du lit (Crisp, 1996).

## La smoltification

La smoltification est un processus ayant pour but de permettre au saumon d'acquérir les capacités de vivre dans le milieu marin (Gueguen et Prouzet, 1994 ; Porcher et Baglinière, 2001). En plus de sa livrée qui devient argentée, il subit des modifications physiologiques et comportementales complexes sous le contrôle du système hypothalamo-hypophysaire (Gueguen et Prouzet, 1994 ; Porcher et Baglinière, 2001).

D'un point de vue physiologique, les modifications ont pour but d'adapter les processus d'osmorégulation et d'excrétion à la vie dans un environnement marin. Au niveau comportemental, ils présentent des différences dans leur comportement de nourrissage et leur réaction aux prédateurs. A ce stade, les besoins énergétiques augmentent fortement en lien avec les profondes modifications physiologiques. En parallèle, le poisson voit sa flottabilité augmenter et son agressivité diminuer. De plus, son comportement rhéotactique ainsi que la territorialité disparaissent. Ces changements transforment le saumon jusque là benthique en un poisson pélagique ayant un habitat complètement différent du tacon (Bardonnnet et Baglinière, 2000). Ces changements entraînent une diminution du coefficient de condition qui est alors compris entre 0,9 et 1 (Gueguen et Prouzet, 1994).

Le processus de smoltification se passe au printemps suivant la saison de croissance à la fin de laquelle il atteint 8-10cm (Baglinière 19xx ; Gueguen et Prouzet, 1994). En fonction de leur vitesse de croissance, les individus smoltifient après un ou deux ans. La stratégie peut être détectée au cours des premiers mois de la vie. Ainsi, les individus ayant une croissance rapide deviendront des smolts au printemps suivant, les autres attendront une année de plus. Cette bimodalité est très marquée à l'automne mais peut être détectée dès le début de l'été. (Gueguen et Prouzet, 1994). La température et la photopériode ainsi que le débit influent sur ce processus (Baglinière 19xx ; Klemetsen *et al.*, 2003).

Cette phase de smoltification déclenche la migration vers l'estuaire, et après une phase transitoire d'adaptation à la salinité, il part vers les zones d'engraissement en mer où sa croissance sera très rapide. (Gueguen et Prouzet, 1994). En lien avec cette phase de transition, il existe une « fenêtre physiologique » et une « fenêtre écologique » qui vont, en fonction de leur synchronisation avoir un impact majeur sur la survie des smolts (Klemetsen *et al.*, 2003).

## **VII. Survie et production**

### *Survie*

En général sur 3000 œufs pondus, seulement quelques dizaines à quelques centaines (dans les meilleures conditions) de smolts rejoignent l'océan. Soit un taux de survie moyen de 1 à 2,4 %. Des mortalités de diverses natures interviennent aux différentes phases de la vie en eau douce et déterminent l'importance numérique de la future population. Elles sévissent plus fortement pendant les périodes d'incubation et de développement larvaire sous le gravier, la survie n'étant que de 10 à 25 % en moyenne (Gueguen et Prouzet, 1994). Ainsi, de nombreuses études ont mis en évidence la fragilité de cette phase (Dumas et al., 2007 ; Louhi et al., 2008). Dans les premiers mois après l'émergence, la mortalité est encore forte. Ainsi, on estime que de 2 à 4 % des œufs pondus deviennent des tacons (Gueguen et Prouzet, 1994)

### *Production*

Dans les majorités des rivières à saumon, le nombre d'œufs pondus suffisant à assurer une bonne production de smolts est estimé entre 240 et 600 pour 100m<sup>2</sup> de zone productrice (Gueguen et Prouzet, 1994).

Afin d'être capable de prédire les stocks de saumon, une unité de production a été mise en place basée sur la surface en faciès d'écoulement : l'équivalent radier rapide. Il est calculé de la manière suivante : somme de la surface en radier et rapide + un cinquième de la surface en plats courants et plats lents. La norme de base établie pour calculer la production de smolts sur l'ensemble des cours d'eau du Massif Armoricaïn est de 3 smolts/100m<sup>2</sup> d'équivalents radiers/rapides (PREVOST et PORCHER (1996) dans Arthur 2008).

## **VIII. Cadre juridique**

Dans le cadre de la Directive habitat, il existe des objectifs de sauvegarde de la biodiversité et d'établissement d'une gestion permettant la conservation des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Le saumon Atlantique figure dans les annexes 2 et 4 de cette Directive.

La convention de Berne (annexe 3) avait, dès 1979, classé le saumon Atlantique dans les « espèces protégées à exploitation réglementée ». De plus, selon l'arrêté du 8 décembre 1988, le saumon Atlantique figure dans la liste des espèces protégées sur l'ensemble du territoire national.

Il existe également de nombreux autres textes visant la protection des espèces migratrices et des écosystèmes aquatiques qui pourraient s'appliquer pour le saumon.

- L'article L.432-6 du Code de l'environnement prévoit « l'obligation de circulation des espèces migratrices » ;
- La circulaire n° 90-95 590-2115 du 27 juillet 1990 relative à la protection des biotopes nécessaires aux espèces vivant dans les milieux aquatiques ;
- Les décrets de classement de cours d'eau devant faire l'objet d'aménagement spécifique pour le passage des migrateurs...

Dans le statut de la Faune de la France Métropolitaine, le saumon Atlantique est considéré comme menacé (Jouin-tremeur, 2006).

## **IX. Discussion**

De bonnes connaissances quantitatives des exigences d'habitat physique et chimiques des saumons sont importantes pour évaluer et si possible réduire les effets des facteurs anthropogéniques pouvant porter atteinte aux saumons. C'est également une base importante pour les tentatives d'amélioration et de restauration de l'habitat des saumons (Crisp, 1996)

### *Continuité écologique de l'habitat*

A l'échelle du macrohabitat, l'habitat de l'adulte avant et après la fraie peut être relié aux profonds et l'habitat des juvéniles aux radiers, alors que les sites de développement intragravellaires peuvent être reliés avec les têtes de radiers et les queues de profonds. Ainsi, les besoins d'habitat du saumon montrent clairement le besoin d'une hétérogénéité de l'habitat au moins à l'échelle du tronçon, et d'une bonne connectivité des habitats. L'évaluation de la qualité de l'habitat devrait prendre en compte l'hétérogénéité en lien avec le degré de connectivité entre habitats. Cela nous conduit à considérer l'habitat dans le contexte écologique de la rivière ce qui implique d'élargir notre champ d'investigation en prenant en compte par exemple l'arrangement spatial des habitats et en développant des études à de larges échelles (Bardonnnet et Baglinière, 2000 ; Armstrong et al, 2003).

### *Interdépendance et effet synergique des variables d'habitat*

A l'échelle du micro habitat, les variables qui semblent affecter les choix du saumon et sa survie sont la granulométrie, la vitesse du courant, la profondeur, la luminosité et la présence de caches. Dans les études, les variables sont considérées de manière indépendante.



Cependant, la plupart des variables environnementales ne le sont pas et le poisson répond à une combinaison de ces variables (Crisp, 1996 ; Bardonnnet et Baglinière, 2000 ; Armstrong et al, 2003). Enfin, comme seulement peu de paramètres sont mesurables, le choix n'est pas forcément dirigé vers les paramètres les plus pertinents. Evaluer la pertinence des variables que ce soit du point de vue de leur interdépendance hydromorphologique ou de leur effet synergique sur la survie du saumon est donc primordial.

### *Des variables négligées*

Dans les processus de modélisation, les paramètres physiques d'habitat comme la vitesse, la profondeur, le substrat et les types d'unités géomorphologiques sont largement utilisés pour évaluer le caractère approprié des micro et macro-habitats pour les juvéniles. En comparaison, les impacts des paramètres biologiques ont peu été pris en compte dans les modèles bien qu'il soit reconnu que ceux-ci présentent un intérêt dans la localisation à travers des processus de compétition et de risque de prédation. De manière similaire, la température à des échelles micro et macro est rarement prise en compte même si elle a un rôle déterminant dans la gestion de l'énergie et dans la physiologie du poisson (Bardonnnet et Baglinière, 2000). Enfin, en plus des variables principalement physiques et de leurs interactions, le choix et la conformité de l'habitat est également très influencé par une grande variété de mécanismes comportementaux qui ont été, jusqu'à maintenant, peu étudiés (Crisp, 1996).

### *Pertinence des indicateurs de production*

La production de tacons est fortement reliée à la surface de l'habitat de croissance (Baglinière *et al.*, 2005). Cependant la rivière présente un gradient de l'amont vers l'aval, ainsi l'hétérogénéité de l'habitat aquatique diminue, tandis que le niveau trophique lui croît, la production de smolt et/ou les facteurs contrôlant la production devraient donc varier à travers le bassin versant. (Bardonnnet et Baglinière, 2000). De plus un radier dans les têtes de bassin n'est pas le même du point de vue des variables de microhabitat que dans un secteur situé plus en aval. Cela nécessiterait une exploration plus poussée de ce à quoi correspondent les surfaces de production d'un point de vue hydromorphologique.

### *Identifier les phases critiques*

Enfin, il est également très important de savoir où ont lieu les goulots d'étranglement dans la phase en eau douce du saumon et de se focaliser sur ces périodes critiques dans un premier temps. Sinon, il y a un risque de restaurer un habitat qui est déjà conséquent ou

d'augmenter le nombre de poissons à une phase donnée comme la phase juvénile tandis qu'ils seront contraints par les habitats d'hivernage (Armstrong *et al.*, 2003).

### Importance de l'échelle

Certaines spécificités dans l'utilisation de l'habitat par le saumon Atlantique sont en lien avec des facteurs s'opérant à l'échelle du bassin versant donc l'évaluation de la qualité des habitats des poissons devraient être multi échelles. Une amélioration de nos connaissances est requise afin de pouvoir décrire et comprendre les besoins du saumon atlantique à travers différentes échelles. Ainsi, nous serons capables de mener une évaluation de l'impact des activités humaines sur l'habitat plus exacte, comme la plupart de ces activités comme la construction de barrages et l'utilisation du sol a lieu à de larges échelles. Au final, il sera au possible d'analyser les processus impliqués et de comprendre les mécanismes de cause à effet entre la perturbation de l'habitat et les indicateurs de la population (Bardonnet et Baglinière, 2000).

## **X. Conclusion**

Une amélioration de nos connaissances est nécessaire afin de mieux comprendre les exigences du saumon Atlantique et les effets des perturbations anthropogéniques. Pour cela, il est indispensable que les futures études soient multi échelle, qu'elles prennent en compte la synergie et l'interdépendance des variables en lien avec les mécanismes comportementaux. Cela permettra d'identifier les goulots d'étranglement au sein de la phase en eau douce du saumon et les facteurs responsables de la mauvaise survie et/ou reproduction des saumons pendant cette phase.