

OBSERVATIONS SUR LE COMPORTEMENT D'ÉCLOSION ET DE  
POST-ÉCLOSION CHEZ L'OMBRE COMMUN, Thymallus thymallus (L.).

par D. D'HULSTERE et J.C. PHILIPPART (1)

RESUME

Cette étude sur les stades précoces du développement chez Th. thymallus a été réalisée en 1975 dans une station expérimentale d'alevinage. Elle précise la durée de l'incubation (177 degrés-jours, soit 22 jours à 8,05°C), le rythme journalier des éclosions, la mortalité à l'éclosion (10,4 %) ainsi que la relation entre la taille des embryons et la taille des oeufs embryonnés.

La résorption complète de la vésicule vitelline dure 12 jours à 13°C (156 degrés-jours), la taille des embryons passant de 13,1 mm (éclosion) à 15,8 mm. L'alimentation exogène commence 4-5 jours après l'éclosion alors que la vésicule vitelline est en cours de résorption; quand celle-ci est terminée (éclosion + 13 jours), le manque de nourriture se répercute sur le taux de survie et tous les alevins non nourris meurent après 10 jours (éclosion + 23 jours). Une simulation expérimentale des conditions naturelles d'incubation des oeufs a révélé l'existence chez Th. thymallus d'un comportement de post-éclosion caractérisé par l'enfoncement des embryons dans le gravier ( $\emptyset$  2,5 - 2,5 cm) suivi (5-10 jours plus tard avec un pic les 7ème et 8ème jours) de leur émergence vers l'eau libre; ce comportement de remontée coïncide avec la résorption presque complète de la vésicule vitelline et l'apparition de l'alimentation exogène. La survie à l'émergence varie de 45 à 58 % selon la grosseur des graviers.

La conclusion insiste sur le fait que l'écoéthologie de l'ombre commun pendant les phases précoces (1 mois) de son développement a des implications importantes en vue de la propagation artificielle de cette espèce et pour la compréhension de sa sensibilité, notamment par comparaison à la truite de rivière, aux altérations physico-chimiques des rivières.

---

(1) Service d'Ethologie et Psychologie animale de l'Université de Liège (Prof. J.CI. RUWET), Unité de Recherches Piscicoles (Dr. J.CI. PHILIPPART, Chercheur qualifié du FNRS). Quai Van Beneden, 22, B-4020 Liège.

## I. INTRODUCTION.

La pollution de l'eau, l'aménagement hydraulique des cours d'eau et la surexploitation halieutique des rivières ont entraîné la régression et la disparition des populations d'ombre commun, *Thymallus thymallus* (L.) dans de nombreuses eaux courantes d'Europe (LELEK, 1980; PERSAT, 1976) et nos régions ne sont pas épargnées par ce phénomène (PHILIPPART, 1981; PHILIPPART et VRANKEN, 1981).

L'identification précise des causes de régression de l'ombre et la mise au point de techniques de conservation, d'aménagement et de restauration des populations exigent une connaissance plus approfondie de la dynamique des populations de l'espèce et spécialement de l'écologie des alevins (caractéristiques des frayères, facteurs contrôlant la reproduction et influençant la survie des oeufs, larves et alevins, comportement des alevins après l'éclosion, relations avec d'autres espèces, notamment la truite). Or, malgré le fait que plusieurs pays pratiquent régulièrement la propagation artificielle de l'ombre (SCHLINDLER, 1934; KOPELANT, 1946; SOMMANI, 1953; DIMITRIU et MARCU, 1955; SVETINA, 1956, 1961; CERMAK, 1957; VIVIER, 1958; KAVALEC, 1967; STEIN et WINTERSPERGER, 1980), la biologie des premiers stades du développement des embryons, larves et alevins de cette espèce est longtemps restée mal connue. Récemment, deux études (BIELEK, 1974a, b; PENAZ, 1975) ont partiellement comblé cette lacune en décrivant de manière très complète les aspects morphologiques et biométriques de l'ontogénèse de l'ombre commun. Néanmoins, une lacune subsiste encore pour ce qui concerne les aspects écologiques et éthologiques du problème; à cet égard, il faut souligner que l'on dispose d'informations plus nombreuses sur l'ombre d'Amérique du Nord, *Thymallus arcticus* (Pallas) (KRATT et SMITH, 1977, 1979, 1980) que sur l'ombre européen (FABRICIUS et GUSTAFSON, 1955).

Dans le cadre de nos recherches sur l'écologie des poissons de l'Ourthe (PHILIPPART, 1981) nous avons entrepris depuis 1971 diverses études sur l'ombre. Le présent article rapporte une série d'observations éco-éthologiques sur les premiers stades du développement, en fait depuis le stade de l'embryon jusqu'à l'âge d'environ deux mois après l'éclosion (D'HULSTERE, 1975). D'autres articles traiteront de l'éthogramme des alevins et des interactions comportementales entre la truite et l'ombre (GELON, 1975; GELON et PHILIPPART, en préparation), de la répartition géographique en Belgique et de l'estimation quantitative des peuplements (PHILIPPART et VRANKEN, 1981a) et enfin de l'écologie et de la dynamique d'une population d'ombres dans l'Ourthe pendant la période 1971-1976 (PHILIPPART, en préparation).

## II. BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION DE L'OMBRE.

Avant d'exposer les résultats de nos observations, il est utile de rappeler brièvement les principaux éléments de la biologie de la reproduction de l'ombre, en nous basant notamment sur les travaux de FABRICIUS et GUSTAFSON (1955) et de quelques autres auteurs déjà cités.

Parfois précédée d'une courte migration, la reproduction de l'ombre a lieu en mars-avril quand la température de l'eau passe de 4-5°C à 8-9°C; la ponte se déroule dans la rivière principale même con-

trairement à la truite de rivière, *Salmo trutta fario* qui fraie dans les affluents. Les frayères sont constituées, d'une part, par des bancs de graviers assez fins (1-3 cm de diamètre) situés dans des zones peu profondes (10-15 cm) à courant rapide (0,7-1,0 m/sec) et, d'autre part, par des trous d'eau et des abris de berges nécessaires au déroulement d'une intense activité territoriale (arène de reproduction).

Arrivés les premiers sur les frayères, les mâles s'approprient un territoire de 2 à 3 m<sup>2</sup> où aucun congénère du même sexe n'est toléré. Les femelles qui se tiennent en petits groupes dans les fonds et les sous-berges ne sont admises sur les territoires des mâles qu'au moment précis de l'appariement. Après une courte parade de synchronisation, le mâle conduit la femelle vers un banc de gravier où celle-ci enfouit son pédoncule caudal de quelques centimètres (il n'y a pas creusement d'une cavité comme chez la truite ou le saumon) et dépose un lot d'ovules immédiatement fécondés par le mâle. Après la ponte, la femelle est chassée du territoire et le mâle reprend sa station sur celui-ci. Pour une population donnée, la période de fraie dure de 7 à 15 jours, une femelle pond de 18 à 34 lots d'ovules tandis qu'un mâle peut effectuer jusqu'à 60 "appariements" par jour (FABRICIUS et GUSTAFSON, 1955); il y a donc polyandrie et polygynie successives comme chez certains tilapias (RUWET, 1968).

Les oeufs fécondés, d'assez petite taille (2,5-3,5 mm d'après VIVIER 1958) poursuivent leur développement dans les graviers et éclosent après une incubation qui dure une vingtaine de jours à 8-10°C (cf tableau 1) ce qui correspond à environ 200 degrés jours.

Tableau 1. Durée de l'incubation chez l'ombre commun d'après différents auteurs

Auteur	Durée (jours)	température (°C)	degrés-jours
SCHINDLER, 1934			200
SOMMANI, 1953	22-23	8,5- 9,0	
WÜLKER, 1954	22	8,0-10,0	
PODUBSKY, 1958 (in PENAZ, 1975)		11,4 (9,0-13,2) 9,9 (6,5-12,7)	137 129
KUPKA, 1968 (in PENAZ, 1975)	5	8,0-12,0	150(début) 170(max.) 190(fin)
BIELEK, 1974	14-25	8,0	
PENAZ, 1975		10,2	387-409 <sup>(1)</sup>
	18	13,0	242
(cette étude)	22	8,05	177

(1) entre la fécondation et l'éclosion de 50 % des embryons.

### III. MATERIEL ET METHODES.

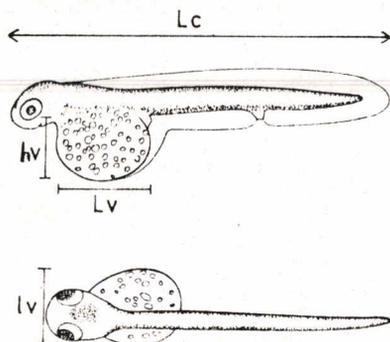
Les observations relatées dans cet article furent effectuées d'avril à juillet 1975 dans une station expérimentale d'alevinage construite en dérivation d'un petit affluent de l'Ourthe, dans le domaine universitaire du Sart Tilman près de Liège. L'expérience initiale prévoyait la capture de géniteurs par pêche à l'électricité dans l'Ourthe et la réalisation de la fécondation artificielle. Les conditions hydrologiques très défavorables qui régnaient en mars-avril 1975 n'ont pas permis en temps utile la récolte d'un nombre suffisant de géniteurs mâles et femelles; quelques géniteurs purent néanmoins être capturés dans deux petits affluents de l'Ourthe (le Néblon et l'Aisne) puis transférés en aquarium à l'Institut de Zoologie à Liège où ils subirent un traitement hormonal (DOCA, désoxycorticostérone acetate) destiné à provoquer la ponte. Les essais de reproduction artificielle à partir de ces poissons ayant échoué, nous avons du finalement centrer les études sur le comportement d'éclosion et de post-éclosion en utilisant des oeufs embryonnés obtenus à la pisciculture Karl ROSS située sur l'Illers près de Pless en Bavière (R.F.A.); il s'agissait en l'occurrence de 10.000 oeufs embryonnés âgés de 12 jours au moment du transfert le 30 avril 1975.

Les alevins furent nourris au moyen de proies vivantes : Artemia salina produites à l'Aquarium et daphnies récoltées en étang.

Les différentes mesures effectuées sur les embryons sont illustrées par la figure 1.

Fig. 1. Mesures prises sur les embryons.

- Lc = longueur du corps
- Lv = longueur de la vésicule vitelline
- hv = hauteur de la vésicule vitelline
- lv = largeur de la vésicule vitelline



Pour désigner les stades successifs de développements, nous utilisons la terminologie suivante (PENAZ, 1975, BALON, 1975) :

- oeufs (embryonnés) : de la fécondation à l'éclosion
- embryon : de l'éclosion à la résorption de la vésicule vitelline
- larve : du début de l'alimentation exogène à l'apparition des premières écailles.

Le terme alevin est utilisé pour désigner de jeunes poissons mais sans référence à un stade particulier de développement morphologique.

#### IV. RESULTATS.

##### A. Etude de l'éclosion

###### 1. Les oeufs embryonnés :

Les oeufs embryonnés provenant de la pisciculture allemande ont été pondus le même jour mais par plusieurs femelles de taille supérieure à 35 cm (critère de sélection du pisciculteur); cinq jours avant l'éclosion leur poids et leur diamètre sont respectivement 25,2 mg et 3,9 mm (Fig. 2). Ils sont entourés d'une membrane souple transparente, d'abord très résistante au stade de l'apparition des yeux puis devenant de plus en plus fragile à l'approche de l'éclosion. La masse de vitellus est parsemée de grosses gouttelettes lipidiques qui s'estompent progressivement au cours du développement.

Quelques jours après l'apparition des yeux, l'embryon se maintient en position supérieure sur la masse de vitellus qui occupe tout l'intérieur de l'oeuf; ses mouvements se limitent à des battements de queue rythmiques (5-6 /min) mais de faible amplitude. Peu avant l'éclosion (stade  $\pm$  20 jours), l'allongement du corps entraîne son enroulement à l'intérieur de l'oeuf, autour de la masse vitelline; on observe des battements rythmiques de queue et des nageoires pectorales (1/sec). A certains moments, l'embryon se secoue fortement ce qui entraîne son retournement à l'intérieur de l'oeuf; ces mouvements brusques et saccadés provoquent l'éclatement de la paroi de l'oeuf au moment de l'éclosion.

###### 2. L'éclosion :

Transférés d'Allemagne le 30 avril 1975 après 12 jours d'incubation à 6°C, les oeufs embryonnés éclosent vers le 10 mai 1975 après 10 jours d'incubation à 10,5°C; l'éclosion survient 22 jours après la ponte, ce qui correspond à environ 180 degrés-jours.

###### a) Rythme journalier d'éclosion

Pour déterminer la chronologie journalière des éclosions, douze lots de 100 oeufs embryonnés prélevés au hasard sont placés dans de petites boîtes cylindriques ( $\pm$  1 dm<sup>3</sup>) confectionnées au moyen d'un treillis en nylon (mailles de 1 mm). Les boîtes d'incubation sont déposées dans un bac d'alevinage conventionnel. Toutes les trois heures, à partir du début de l'éclosion, les alevins éclos sont prélevés à la pipette, dénombrés et regroupés en bac d'élevage; la température de l'eau est notée à chaque contrôle.

La figure 3 montre le nombre total d'éclosions par période de trois heures pendant toute la durée de l'expérience. On constate un parallélisme étroit entre la chronologie d'éclosion et la température de l'eau; la fréquence maximale d'éclosion se situe entre 12 et 15 heures quand la température atteint le point culminant de la courbe de variation journalière. La température de l'eau et le taux d'oxygénation (non mesuré) étant étroitement associés, il est impossible, sans étude complémentaire, de préciser lequel de ces deux facteurs contrôle la périodicité journalière d'éclosion; la température semble néanmoins jouer le rôle déterminant.

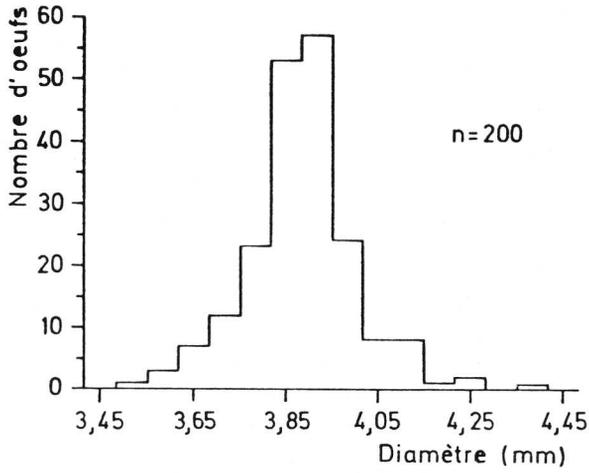


Fig. 2. Fréquence des tailles des oeufs embryonnés juste avant l'éclosion. Taille modale : 3,83 - 3,96 mm.

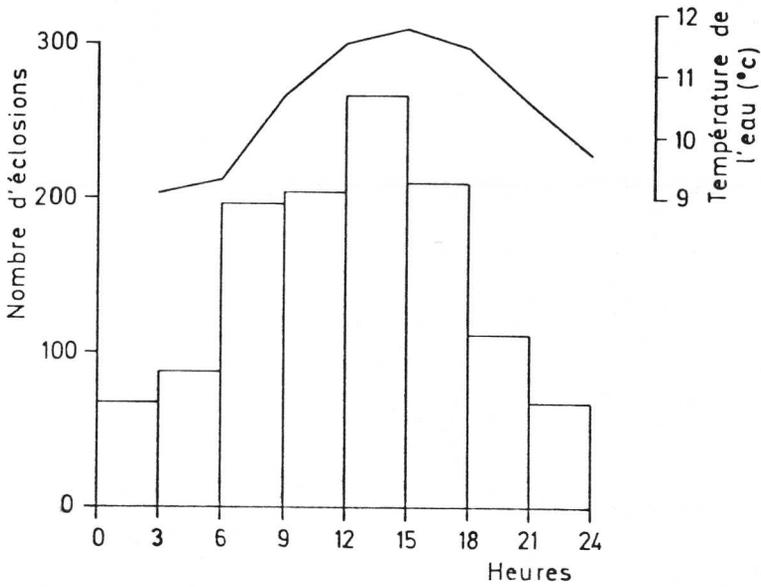


Fig. 3. Répartition du nombre d'embryons éclos en fonction de l'heure de la journée et de la température de l'eau.

b) Relation entre la taille des oeufs embryonnés et des embryons.

Un jour avant l'éclosion, des échantillons d'oeufs embryonnés sont prélevés et mesurés. Les oeufs de même diamètre sont regroupés dans des paniers d'incubation en nylon et replacés en auge d'alevinage; le lendemain on mesure les embryons éclos après une incubation dans des conditions identiques. La taille des embryons augmente linéairement avec la taille des oeufs embryonnés selon la relation donnée par la figure 4.

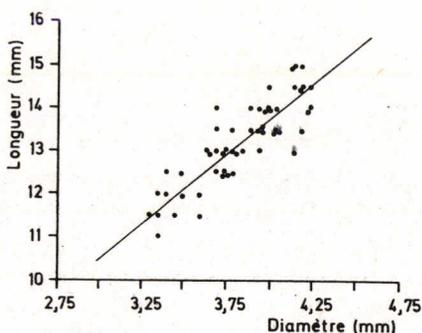


Fig. 4. Longueur des embryons à l'éclosion en fonction du diamètre des oeufs embryonnés.

c) Survie à l'éclosion

Juste avant l'éclosion, on isole 5 lots de 50 embryons et l'on repère le mode d'éclosion : par la tête, par la queue ou par la vésicule vitelline (Fig. 5). Le tableau 2 montre que la plupart (92,4%) des éclosions sont du type "par la queue" avec une mortalité après un jour minimale (2,8%); mais les deux autres types d'éclosion (5% du total) s'accompagnent d'une mortalité importante. La mortalité totale à l'éclosion atteint 10,4 % dont environ un tiers dû à la non-éclosion.

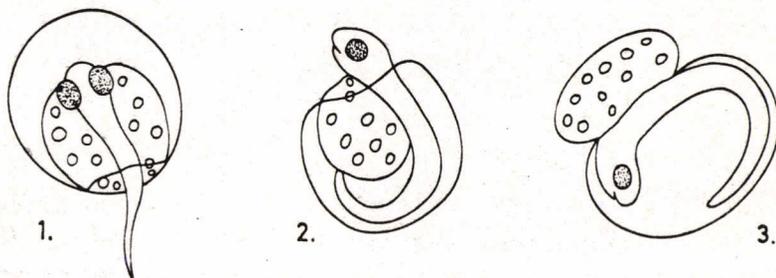


Fig. 5. Modes d'éclosion

1. par la queue
2. par la tête
3. par la vésicule

**Tableau 2** : Proportion des modes d'éclosion et taux de mortalité selon le mode d'éclosion chez l'ombre commun.

Mode d'éclosion	Lot n°					Total		% de mortalité après 1 jour
	1	2	3	4	5	n	%	
Nulle	1	2	0	4	1	8	3,2	100
par la tête	0	2	2	1	2	7	2,8	93 (30-28)*
par la vésicule	0	1	0	1	2	4	1,6	100 (14-14)
par la queue	49	45	48	44	45	231	92,4	3 (250-7)

\* nombre d'éclosions observées et nombre de morts après 1 jour.

Chez la truite arc-en-ciel, *Salmo gairdneri* (HAGENMAIER, 1974) des cellules glandulaires spéciales de l'épithélium céphalique et des nageoires pectorales des embryons secrètent, peu avant l'éclosion, des enzymes protéolytiques qui amollissent la membrane. Par leurs mouvements plus ou moins importants selon leur vitalité, les embryons favoriseraient la dispersion des enzymes, laquelle déterminerait des conditions d'éclosion plus ou moins favorables, par exemple une éclosion par la queue chez les embryons à grande vitalité et une éclosion par la tête et la vésicule vitelline chez les plus faibles.

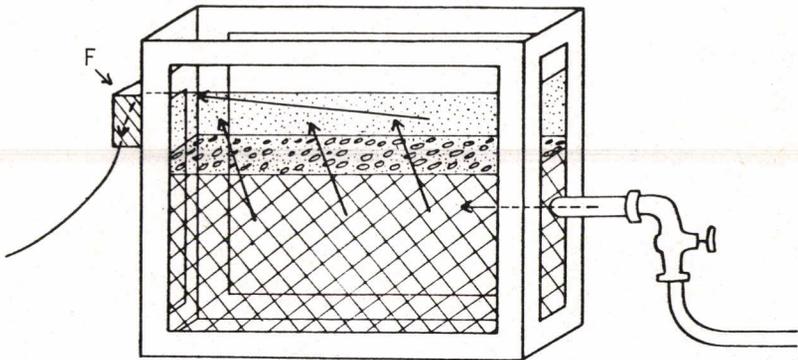


Fig. 6. Schéma de l'aquarium utilisé pour l'observation du comportement sous gravier des embryons.  
 quadrillage : gravier  
 pointillés : couche d'eau libre  
 F : filet de collecte des alevins  
 Les flèches indiquent le sens de circulation de l'eau.  
 Les faces latérales de l'aquarium sont normalement occultées en dehors des courtes périodes d'observation.  
 Dimensions : 60 x 50 x 12 cm.

## B. Comportement après l'éclosion

Le comportement de post-éclosion fut étudié grâce à un aquarium spécial (cf DILL, 1977) reconstituant des conditions de vie aussi proches que possible de la réalité (couche de gravier de 1-3 cm de diamètre, renouvellement de l'eau par percolation, obscurité en profondeur) et permettant une observation facile, rapide et non perturbatrice des embryons (Fig. 6).

Les compartiments gauche et droit de l'aquarium sont remplis respectivement avec des cailloux de  $\pm 1,5$  cm et  $\pm 2,5$  cm de diamètre. 100 oeufs embryonnés sont déposés dans chaque tranche d'aquarium, au fond d'une dépression de 3 cm. Après l'éclosion, la position des embryons est relevée pendant 10 jours consécutifs, au début, de 3 en 3 heures, plus tard avec une fréquence moindre. La moyenne des positions latérales à chaque relevé est déterminée en assignant à chaque carré (2,5m) du quadrillage un nombre et en multipliant ce dernier par le nombre d'embryons repérés dans le carré correspondant; on additionne ensuite tous les résultats puis l'on divise celui-ci par le nombre d'embryons visibles.

### 1. Distribution des embryons dans le gravier

Immédiatement après l'éclosion (10 mai), les embryons exécutent des mouvements de nage systématiquement dirigés vers le bas, sous l'effet d'une géotaxie positive ou d'une phototaxie négative ou des deux à la fois. Au cours de la journée, les embryons s'enfoncent progressivement dans les graviers avec une rapidité plus grande dans le gros gravier que dans le moyen (fig. 7b). Pendant 3 à 4 jours, les embryons restent sur le fond mais à partir du sixième jour, ils remontent vers la surface, à nouveau plus rapidement dans le gros gravier (en 2 jours) que dans le gravier moyen (en 5 jours). L'apparition du comportement de remontée coïncide avec la résorption presque complète de la vésicule vitelline et l'apparition des premiers besoins de nutrition exogène. La remontée se fait par à-coups: chaque mouvement rapide de remontée est suivi d'une période de repos de 1-2 minutes pendant laquelle l'alevin redescend passivement de 1 à 2 cm.

L'enfoncement des embryons s'accompagne d'une radiation latérale en forme de cône à axe vertical. Cette distribution latérale résulte de mouvements au hasard ou d'interactions individuelles; le phénomène n'a pas été étudié de manière plus approfondie.

### 2. Emergence des graviers

Après leur sortie du gravier, les embryons ne restent pas longtemps dans la couche d'eau libre de l'aquarium; cherchant à s'échapper et, emportés par le courant, ils sont capturés dans des trappes où leur dénombrement journalier est aisé. La figure 7c montre ce phénomène d'émergence dans les deux types de gravier.

Dans le gros gravier, l'émergence commence 5 jours après l'éclosion et dure 4 jours avec un pic le troisième jour. Dans le gravier moyen, l'émergence débute 6 jours après l'éclosion et dure plus longtemps (5 jours avec un pic le quatrième jour). Les différences sont les mêmes

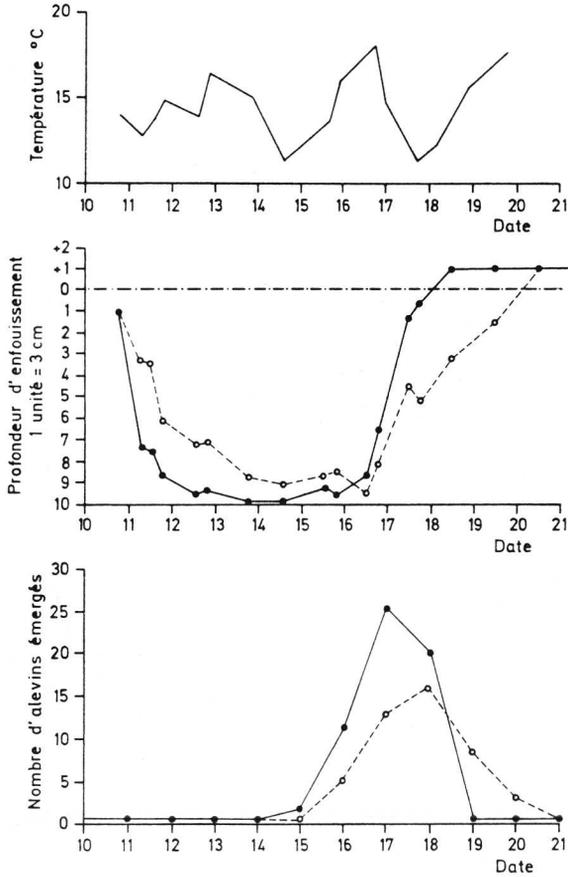


Fig. 7. Chronologie des événements observés dans l'aquarium.  
 a. température de l'eau  
 b. répartition verticale des embryons dans le gravier  
 c. émergence des embryons  
 ●—● gros gravier (+ 2,5 cm Ø)  
 ○---○ gravier moyen (+ 1,5 cm Ø)

que celles observées lors du phénomène d'enfoncement. Le pourcentage de survie (nombre d'alevins capturés en % du nombre d'oeufs initialement présents) est plus important (58%) dans le gros gravier que dans le moyen (45%); les déplacements des larves dans le gravier moyen semblent exiger plus d'efforts et de dépenses d'énergie, ce qui diminue d'autant la survie.

### 3. Comportement de post-émergence

Au moment de son émergence des graviers, l'alevin reste quelques instants immobile sur le fond; il nage ensuite par paliers vers la surface de l'eau, le corps relevé. Au moindre obstacle rencontré, il s'arrête et tombe sur le fond. Petit à petit, les déplacements se font sur de plus grandes distances, jusqu'à ce que les alevins atteignent la surface où ils se promènent, l'extrémité du museau hors de l'eau. Souvent à cause de leur petite bouche et de la tension superficielle de l'eau, ils ne peuvent absorber de l'air et retombent sur le fond. Après de nombreux essais infructueux, ils parviennent, lors de mouvements brusques vers la surface, à haper l'air nécessaire au remplissage de la vessie natatoire; celle-ci se remplit en plusieurs fois tandis que le corps du poisson passe progressivement d'une position oblique à une position horizontale. A ce stade, les alevins sont normalement capables de gagner les zones calmes de la rivière où se poursuit leur développement.

### C. Alimentation et croissance

#### 1. Utilisation du vitellus pour le développement embryonnaire

Des oeufs embryonnés de même taille (taille modale : 3,83-3,96 mm) et possédant la même quantité (volume) de vitellus donnent à l'éclosion des embryons de 9 à 15 mm. Ces différences de taille résultent d'une utilisation du vitellus plus ou moins importante selon les individus comme le suggère la figure 8 montrant une relation inverse entre le volume de la vésicule vitelline à l'éclosion et la longueur des embryons. Ceux-ci mesurent en moyenne 13,1 mm.

#### 2. Résorption de la vésicule vitelline, croissance et survie

La figure 9 montre l'évolution de la résorption de la vésicule vitelline et la croissance en longueur des embryons à partir de l'éclosion. A une température moyenne de 13°C, la vésicule vitelline est complètement résorbée en 12 jours soit après 156 degrés-jours environ; pendant cette période, la longueur des embryons passe de 13,1 mm (éclosion) à 15,8 mm (fin de la résorption) soit un accroissement de 21 %. Le poids moyen s'accroît de 36 % (12 mg à 16,3 mg).

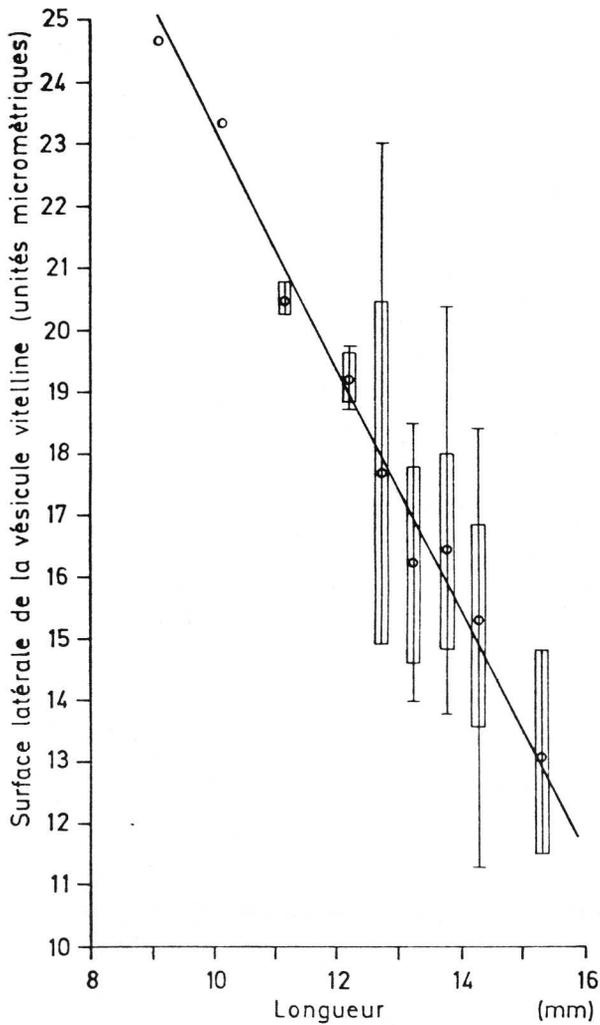


Fig. 8. Relation entre la longueur des embryons à l'éclosion et la surface latérale de leur vésicule vitelline (embryons provenant d'oeufs de taille modale : 3,83-3,96 mm). Indication des moyennes ( $\circ$ ), écarts-types (bâtonnets) et min-max (traits verticaux).

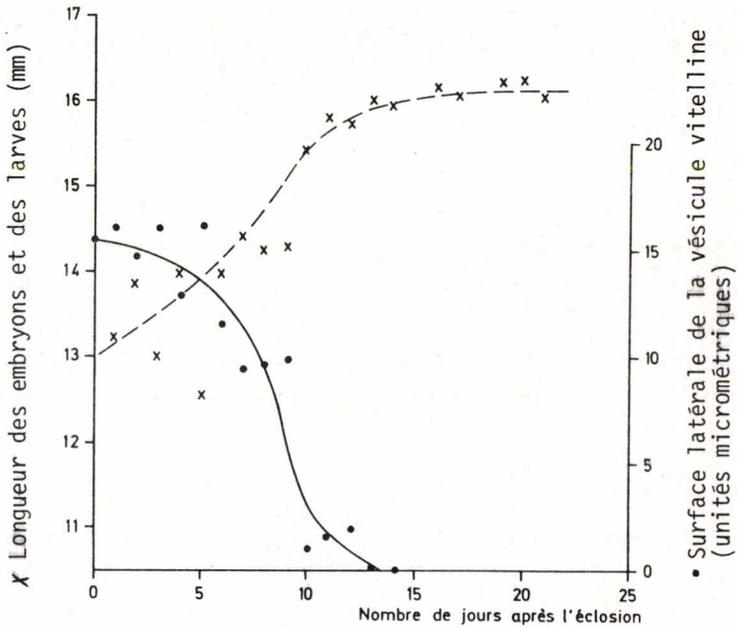


Fig. 9. Résorption de la vésicule vitelline et croissance en longueur des embryons et des larves. Température : 13°C.

En aquarium, les larves commencent à capturer de petites proies vers l'âge de 4 jours alors que la vésicule n'est encore que partiellement résorbée. A 5 jours, on constate déjà (Fig. 10) une différence entre le poids moyen des larves recevant ou non de la nourriture, ce qui établit l'existence d'une phase de nutrition mixte (endogène et exogène). Mais le manque de nourriture ne se répercute sur le taux de survie (Fig. 11) qu'à partir du 13e jour lorsque la vésicule vitelline est totalement résorbée. Tous les alevins non nourris meurent dans les 10 jours tandis que les alevins nourris subissent une mortalité journalière relativement constante et toujours inférieure à 4 %.

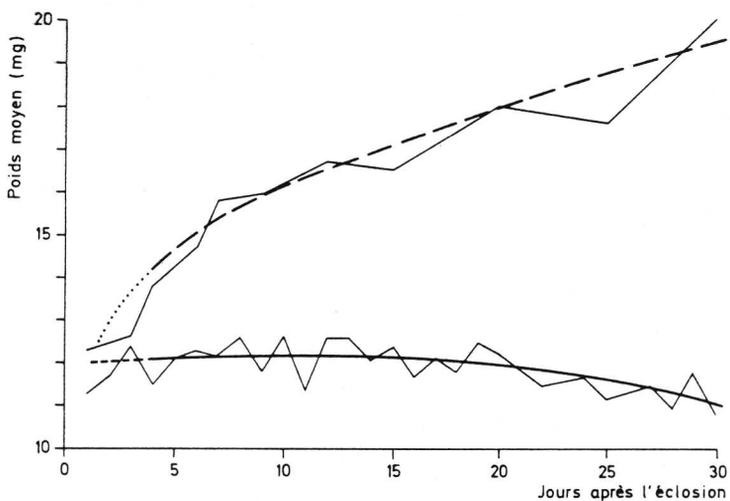


Fig. 10. Croissance en poids des larves nourries (---) et non nourries (—). Température : 13°C.

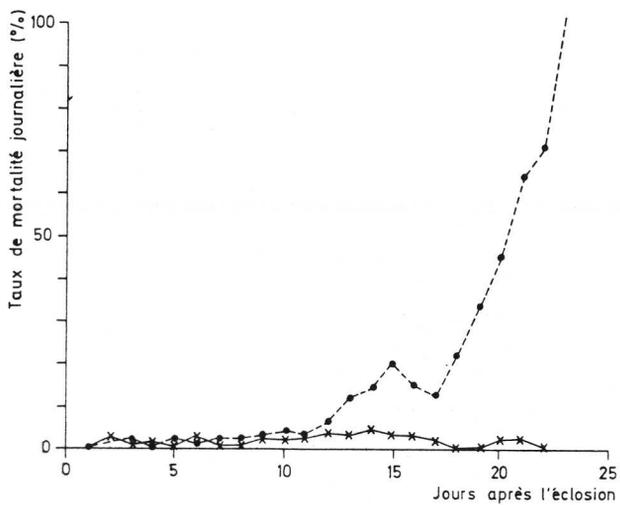


Fig. 11. Taux de mortalité des larves nourries (x—x) et non nourries (•---•). Température : 13°C.

## V. CONCLUSIONS

Tous les Salmonidés du genre *Salmo*, *Oncorhynchus* et *Salvelinus* passent le stade embryonnaire (oeufs embryonnés et embryons libres) de leur développement enfouis dans le gravier de la zone de ponte (cfr. DILL, 1969, 1977; MASON, 1976); ce comportement implique l'enfoncement actif des embryons après l'éclosion puis leur émergence des graviers. Notre étude démontre aussi l'existence d'un tel comportement chez *Thymallus thymallus*, ce qui s'inscrit dans les observations de KRATT et SMITH (1977) chez *Th. arcticus*. Mais des études complémentaires sont nécessaires pour réaliser une approche éthologique plus fine du comportement sous gravier des embryons d'ombre commun et spécialement pour simuler expérimentalement des situations plus variées au point de vue des caractéristiques physiques des frayères artificielles (température, grosseur des graviers, profondeur de la couche de gravier, vitesse de la circulation de l'eau, oxygène, etc.).

Dans les conditions de température réalisées au cours de cette étude, la phase de vie sous gravier chez l'ombre commun dure 34 jours (333 degrés-jours) dont 22 jours (177 degrés-jours) entre la fécondation et l'éclosion et 12 jours (156 degrés-jours) entre l'éclosion et l'émergence des graviers correspondant au début de l'alimentation exogène. Mais la durée de ces différentes étapes du développement est très variable selon la température moyenne (cfr. tableau 1); selon PENAZ (1975) une élévation de la température (dans les limites de tolérance de l'espèce : max 13-14°C) accélère le développement embryonnaire et raccourcit la période d'incubation mais, en contre-partie, les embryons éclosent à un stade de développement moins avancé, ce qui peut être préjudiciable à la survie (surtout chez les espèces d'eau froide à reproduction précoce dans l'année, p. ex. chez le hotu, *Chondrostoma nasus*, d'après PENAZ, 1974). En pratique, il faut être attentif à cet aspect du problème quand on réchauffe artificiellement l'eau pour l'alevinage des poissons d'eau froide ou fraîche et de l'ombre en particulier.

La comparaison entre les deux Salmonidés de nos régions met en évidence une vie sous gravier nettement plus courte chez *Th. thymallus* qui se reproduit en mars-avril (durée de l'incubation : 22 jours à 8,0°C) que chez la truite de rivière, *Salmo trutta fario*, qui se reproduit en novembre-décembre et dont les oeufs n'éclosent qu'au printemps (durée de l'incubation : 118 jours à 3,6°C et 60 jours à 7,8°C; FROST et BROWN, 1967). La vie sous gravier est une période très critique de la vie des Salmonidés et tout allongement de cette période accroît les risques de mortalité, notamment sous l'effet de facteurs abiotiques : envasement des frayères, eutrophisation (désoxygénation) et pollutions aiguës accidentelles de l'eau, effets des crues, dérangement mécanique du fond. Etant moins longtemps exposée à de tels risques que la truite, l'ombre tend à maintenir et, parfois, à accroître ses populations dans les cours d'eau ou sous-bassins moyennement altérés où la truite régresse (PHILIPPART et VRANKEN, 1981a). Dans ce cas, les modalités et la durée du développement embryonnaire apparaissent comme des éléments importants de la sensibilité relative des espèces de poissons aux modifications de leur environnement, qu'elles soient naturelles, par exemple climatiques (influence sur le succès de la reproduction et l'abondance des classes d'âge annuellement recrutées) ou induites par l'homme (pollution, dégradation physique des habitats aquatiques). Sur ce plan, les recherches futures devraient porter sur l'estimation du taux de survie des jeunes

ombres directement dans les rivières (ou en chenal artificiel en dérivation) et en installations contrôlées permettant toutes les simulations possibles du milieu.

Enfin, au plan de l'aménagement piscicole des rivières, les résultats présentés dans cette étude ouvrent la voie au développement en Belgique de la pisciculture de l'ombre en vue des rempoissonnements (actuellement effectués avec des ombres d'un an achetés en RFA). Connaissant les particularités éco-éthologiques des stades juvéniles de l'ombre commun, il est possible et souhaitable de concevoir des systèmes d'élevage et des types de bassins permettant aux poissons d'exprimer librement leur comportement naturel, ce qui ne peut qu'augmenter leurs chances d'intégration ultérieure aux populations naturelles.

#### BIBLIOGRAPHIE

- BALON, E.K., 1975  
Terminology of intervals in Fish development.  
J. Fish. Res. Board can., 32 : 1663-1670.
- BIELEK, E., 1974a  
Die Entwicklung der Asche (Thymallus thymallus L.).  
Zool. Jb. Anat., 92 : 137-162.
- BIELEK, E., 1974b  
Die Entwicklung der Niere von Asche (Thymallus thymallus L.) und Hecht (Esox lucius L.).  
Zool. Jb. Anat., 92 : 163-170.
- CERMAK, J., 1957  
On the culture on Grayling (en tchèque).  
Čs. Rybářství, 5 : 73-74.
- D'HULSTERE, D., 1975  
Contribution à l'étude de la reproduction et de l'alevinage de l'ombre commun, Thymallus thymallus L.  
Mém. Lic. Sciences zool., Univ. de Liège, 1974-75, 101 pages.
- DILL, P.A., 1969  
The sub-gravel behaviour of Pacific Salmon larvae.  
p. 89-99 in T.G. NORTHCOTE (éd.), Salmon and Trout in streams.  
Mac Millan Lectures in Fisheries. Univ. British Columbia, Vancouver B.C.
- DILL, P.A., 1977  
Development of behaviour in alevins of atlantic salmon, Salmo salar, and rainbow trout, S. gairdneri.  
Anim. Behav., 25 : 116-121.
- DIMITRU, M. et J. MARCU, 1955  
The first results in the artificial culture fertilization of the Grayling.  
Inst. de si project. pisc., 1955 (3) : 29-40.
- FABRICIUS, E. & K. GUSTAFSON, 1955  
Observation on the spawning behaviour of the Grayling, Thymallus thymallus (L.).  
Rep. Inst. Freshwater Res. Drott., 36 : 75-103.
- FROST, W.E. et M.E. BROWN, 1967  
The Trout. Collins, London, 286 p.

- GELON, M., 1975  
 Contribution à l'étude de l'interaction comportementale entre la truite de rivière (Salmo trutta fario L.) et l'ombre commun (Thymallus thymallus L.).  
 Mém. Lic. Sc. zool., Univ. de Liège, année 1974-75, 100 p.
- HAGENMAIER, H.E., 1974  
 Zum Schlüpfprozess bei Fischen. G. Entwicklung, struktur und function der schlüpfdrüsenzellen bei der Regenbogenforelle, Salmo gairdneri Rech.  
Z. Morphol. Tiere, 79 (3) : 233-244.
- KAVALEC, J., 1967  
 The significance of artificial culture of the grayling (en tchèque).  
 Čs. Rybářství, 3 : 37-38.
- KOPELANT, K., 1946  
 The artificial breeding of the grayling (en tchèque).  
 Čs. Rybářství, 1946 (II) : 169-170.
- KRATT, L. & R.J.F. SMITH, 1977  
 A post hatching sub-gravel stage in the life history of the arctic grayling, Thymallus arcticus.  
Trans. Am. Fish. Soc., 106 : 241-243.
- KRATT, L.F. et R.J.F. SMITH, 1979  
 Agonistic behaviour of 0, age 1 and non breeding adult arctic grayling Thymallus arcticus (Pallas).
- KRATT, L.F. et R.J.F. SMITH, 1980  
 An analysis of the spawning behaviour of the arctic grayling Thymallus arcticus (Pallas) with observation on mating success.  
J. Fish Biol., 17 (6) : 661-666.
- LELEK, A., 1980  
 Les poissons d'eau douce menacés en Europe.  
 Collection Sauvegarde de la Nature, n° 18.  
 Conseil de l'Europe, Strasbourg, 276 p.
- MASON, J.C., 1976  
 Some features of coho Salmon, Oncorhynchus kisutch, fry emerging from simulated redds and concurrent changes in photobehaviour.  
Fish Bull., 74 (1) : 167-175.
- PENAZ, M., 1974  
 Influence of water temperature on incubation and hatching in Chondrostoma nasus (Linnaeus, 1758).  
Zool. Listy, 23 (1) : 53-59.
- PENAZ, M., 1975  
 Early development of the grayling Thymallus thymallus (Linnaeus, 1758).  
Acta Sc. Nat. Brno, 9 (II) : 1-35.
- PERSAT, H., 1976  
 Principaux aspects de l'écologie de l'ombre commun Thymallus thymallus (L., 1758) (poisson Salmonidé).  
 Thèse de 3ème cycle Université Claude Bernard de Lyon I, 69 pages.
- PHILIPPART, J.C., 1981  
 Problématique de la conservation, de l'exploitation halieutique et de l'aménagement des ressources ichtyologiques dans une grosse rivière de la zone à barbeau : l'Ourthe liégeoise.  
Les Cahiers d'Ethologie appliquée, 1 (1) : 39-80.
- PHILIPPART, J.C. et M. VRANKEN, 1981a  
 Plaidoyer pour une meilleure protection de la faune ichtyologique en Wallonie.  
Cahiers d'Ethologie appliquée, 1 (2) : 125-154.

- PHILIPPART, J.C. et M. VRANKEN, 1981b  
 Pour la conservation de notre faune ichtyologique.  
 Réserves naturelles, n° 4bis (1981) : 41-50.
- RUWET, J.C., 1968  
 Familial behaviour of Tilapia and its implications.  
 Nature (London), 217 : 977.
- SCHINDLER, O., 1934  
 Ueber die Brut von vier einheimischen Susswasserfischen (Aesche,  
 Hecht, Flussbarch und Karpfen).  
 Allg. Fisch. Z., 20 : 305-319.
- SOMMANI, I., 1953  
 Esperimenti dei allevamento artificiale del tremolo (Th. thymallus L.)  
 Boll. Pesca Piscic. Idrobiol., 47-57.
- STEIN, H. et R. WINTERSPERGER, 1980  
 The artificial insemination of the grayling (Thymallus thymallus L.)
- SVETINA, M., 1956  
 L'ombre et sa reproduction artificielle.  
 F.A.O., Conseil général des Pêches pour la Méditerranée.  
 Doc. Techn. 44, Istamboul.
- SVETINA, M., 1961  
 L'ombre commun et son élevage.  
 Zoo, Antwerp, 27 : 49-55.
- VIVIER, P., 1958  
 L'ombre commun (Thymallus thymallus L.). Sa reproduction et son  
 élevage.  
 Bull. Fr. Piscicult. 191 : 45-58.
- WÜLKER, V., 1954  
 Bewegungsvorgänge im Aeschen-Ei (Thymallus vulgaris).  
 Arch. Hydrobiol., Suppl. B.1. (4) : 524-536.

#### SUMMARY

The present investigation was carried out in May-June 1975 in a small experimental fish hatchery supplied with water from a tributary of the river Ourthe. A first set of observations deals with the duration of the incubation period (177 degrees-days or 22 days at 8.05°C), the diurnal rhythm of hatching, the mortality rate at hatching time (10 %) and the relationship between the size of eggs and newly hatched embryos. At 13°C, the complete resorption of the yolk sac is achieved after 12 days (156 degrees-days). Exogenous feeding starts 4-5 days after hatching. Unfed embryos begin to die at a high rate the day following the complete resorption of the yolk sac (hatching + 13 days); 100 % mortality is observed ten days later (hatching + 23 days).

By simulating the gravel environment in which incubation naturally takes place, we demonstrated in Th. thymallus a post-hatching sub-gravel behaviour : the newly hatched embryos spend 5-10 days burrowed in gravel and then emerge into open water. This emergence behaviour is connected with onset of exogenous feeding. Survival rate at emergence is 45-58 %, depending on gravel size.