

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-
RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
FRANÇOIS GUILLEMETTE

DÉTERMINANTS DE LA SÉLECTION DES SITES DE FRAYE EN LAC
ET DU SUCCÈS D'ÉCLOSION DES ŒUFS CHEZ L'OMBLE DE
FONTAINE (*SALVELINUS FONTINALIS*)

DÉCEMBRE 2001

RÉSUMÉ

L'objectif de cette étude a été de comparer les caractéristiques physico-chimiques, hydrologiques et granulométriques de sites de reproduction sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, en lac. En 1997-98, différentes variables ont été mesurées dans 6 sites sélectionnés par les géniteurs et 6 autres sites comparables d'un point de vue granulométrique, mais non sélectionnés. En 1998-99, nous avons comparé les caractéristiques de dix sites sélectionnés par les géniteurs à celles de dix sites non sélectionnés, situés à 20 mètres des premiers et ce, peu importe le type de substrat retrouvé à ces endroits. Cette démarche visait à vérifier l'influence des facteurs autre que le substrat type sur la sélection des sites de fraye. Des œufs (100) ont été enfouis dans des incubateurs expérimentaux (1998-99), dans les 10 sites sélectionnés et dans les 10 sites avoisinants (20 m) non sélectionnés. Au cours des deux années, des résurgences ont été enregistrées dans tous les sites sélectionnés contrairement aux sites non sélectionnés. La quantité d'oxygène dissous dans l'eau interstitielle (5–15 cm profondeur) était significativement plus élevée dans les sites sélectionnés pour les deux années. La conductivité de l'eau interstitielle des deux milieux était significativement plus élevée que celle de l'eau de surface en 1998-99. Il n'y avait pas de différence significative entre la température de l'eau interstitielle des sites sélectionnés et non sélectionnés et l'eau à la surface pour les deux années de l'étude. Les conditions physico-chimiques (oxygène, conductivité et température) à la surface des sites (15 cm) étaient semblables dans les deux milieux étudiés. Il n'y avait pas de différences au niveau granulométrique entre les sites sélectionnés et les sites non sélectionnés en 1997-98, confirmant la similarité des zones d'échantillonnages. Les indices granulométriques (diamètre géométrique moyen, coefficient de tri et l'indice de Fredle) et les proportions des

différentes classes de taille ont montré, en 1998-99, un substrat significativement plus grossier, plus homogène et plus favorable pour l'incubation des œufs dans les sites sélectionnés. Il y avait significativement moins de particules fines dans le substrat sélectionné et le pourcentage de gravier y était supérieur. Les taux d'éclosion des œufs ont été significativement plus élevés dans les sites sélectionnés. Il semble donc que le choix des sites de reproduction soit uniquement associé aux zones de résurgence et que le taux d'éclosion des œufs soit régi par un ensemble de variables chimiques, hydrauliques et granulométriques associé à ces zones.

AVANT-PROPOS

Conformément à l'article D45 du règlement des études de cycles supérieurs, il est maintenant possible de présenter les résultats obtenus dans le cadre d'une maîtrise en Sciences de l'environnement sous forme d'un article scientifique plutôt que sous forme de mémoire traditionnel.

Il a été convenu avec mon directeur de recherche, le professeur Pierre Magnan, de présenter les résultats de mon projet dans un article qui sera soumis au Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques. Ce mémoire contient donc un article (Chapitre 1) rédigé en français ainsi que la problématique de recherche et la rétrospective de la littérature mise à jour, qui ont été présentées dans le cadre du Séminaire I (ECL-6005).

REMERCIEMENTS

Ce projet de maîtrise n'est pas le fruit d'une seule personne et je tiens à souligner toute ma gratitude aux personnes qui y ont contribué. Merci à mon directeur le Dr Pierre Magnan qui dans son enthousiasme, ses messages d'encouragement, sa confiance et son extrême compréhension a su me transmettre une très belle valeur de la vie, celle de ne jamais lâcher.

Cette recherche n'aurait jamais vu le jour sans les contributions financières et techniques du Centre de recherche Gesti-Faune inc. (CRGF) et de son fondateur David Craig. Merci beaucoup à toute l'équipe du CRGF et plus particulièrement à Simon Labrie, Michel Baril et Claude Baril pour votre aide lors des travaux de terrain. Merci également à mes amis Yaneck Branchaud et Francis St-Pierre avec qui les campagnes de terrain ont été moins difficiles qu'elles auraient pu l'être. Mes remerciements vont aussi à Danielle Héroux, Michèle Lapointe et Stephanie Lachance pour leurs conseils et leur soutien.

Merci à tous les membres du Laboratoire de recherche sur les communautés aquatiques de l'UQTR, Pierre East, Gaston Lacroix, François Marchand, Philippe Brodeur, Isabelle Bernier, Isabelle St-Onge et Raphaël Proulx pour vos conseils, votre soutien, mais surtout pour votre amitié!

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ.....	i
AVANT-PROPOS.....	iii
REMERCIEMENTS.....	iv
TABLE DES MATIÈRES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
LISTE DES FIGURES.....	x
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
Problématique.....	1
RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE.....	3
Paramètres influençant le choix des sites de fraye par l'omble de fontaine en lac.....	3
Hydrologie.....	3
Oxygène dissous.....	4
pH.....	4
Température.....	4
Composition du substrat.....	5
Couvert.....	6
Paramètres influençant l'éclosion des œufs et l'émergence des larves.....	6

Hydrologie (décharge spécifique).....	6
Profondeur du nid.....	7
Oxygène dissous.....	8
pH.....	9
Température	10
Composition du substrat.....	211
CONCLUSION	15
CHAPITRE 1	
Déterminants de la fraye en lac chez l'omble de fontaine, (<i>Salvelinus fontinalis</i>)	17
RÉSUMÉ.....	18
INTRODUCTION.....	20
SITE DE L'ÉTUDE.....	21
MÉTHODOLOGIE.....	22
Localisation et sélection des frayères.....	31
Relevés physico-chimiques	25
Hydrologie.....	26
Granulométrie.....	29
Fertilisation et incubation des oeufs.....	31
Plan d'expérience	31
Analyses statistiques	32
RÉSULTATS	33
Conditions chimiques et hydrologiques	33

Composition du substrat.....	34
Déterminants de la survie des oeufs.....	37
DISCUSSION	45
Déterminant de la sélection des sites.....	45
Déterminants de la survie des œufs.....	49
REMERCIEMENTS	625
RÉFÉRENCES.....	633
RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE	57

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Caractéristiques hydrologiques, chimiques des sites sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine au lac Saint-Michel, 1997-1998 (moyenne \pm 1 E.T. et n entre parenthèses). Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par un test de t ($p < 0.05$) pour le débit spécifique et par une ANOVA suivie d'un test de comparaison multiple de Tukey ($p < 0.05$) pour les autres variables.....35

Tableau 2. Caractéristiques hydrologiques, chimiques des sites sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine au lac Saint-Michel, 1998-1999 (moyenne \pm 1 E.T. et n entre parenthèses). Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par un test de Mann-Whitney ($p < 0.05$) pour le débit spécifique et par une ANOVA suivie d'un test de comparaison multiple de Tukey ($p < 0.05$) pour les autres variables.....36

Tableau 3. Pourcentage de sédiments fins, diamètre géométrique moyen (d_g), coefficient de tri (S_o) et indice de Fredle (d_g / S_o) des sites sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine au lac Saint-Michel, 1997-1998 (moyenne \pm 1 E.T. et n entre parenthèses). Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par un test de t ($p < 0.05$) pour les sédiments fins et pour le diamètre

géométrique moyen et par un test de Mann-Whitney pour le coefficient de tri et l'indice de Fredle ($p < 0.05$).....38

Tableau 4. Pourcentage de sédiments fins, diamètre géométrique moyen (d_g), coefficient de tri (S_o) et indice de Fredle (d_g / S_o) des sites sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine au lac Saint-Michel, 1998-1999 (moyenne \pm 1 E.T. et n entre parenthèses). Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par un test de t ($p < 0.05$) pour les sédiments fins et pour le diamètre géométrique moyen et par un test de Mann-Whitney pour le coefficient de tri et l'indice de Fredle ($p < 0.05$).....41

Tableau 5. Pourcentage moyen d'éclosion des œufs incubés dans les sites sélectionnés et non sélectionnés, et incubés dans différents substrats (gravier sélectionné, non sélectionné et Astro-turf) au lac Saint-Michel, 1998-1999 (moyenne \pm 1 E.T., n entre parenthèses). Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par une ANOVA (pour chacun des sites) suivie d'un test de comparaisons multiples HSD Tuckey ($p < 0.05$) et par un test de t pour le pourcentage moyen d'éclosion.....44

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Localisation du site d'étude.....	23
Figure 2. Dispositif mis au point pour mesurer les propriétés de l'eau dans le substrat.....	27
Figure 3. Pourcentage (moyenne \pm 1 E.T.) des différentes classes de taille des particules du substrat provenant des sites sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine au lac Saint-Michel, 1997 – 1998. Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par un test de t ($p < 0.05$).....	39
Figure 4. Pourcentage (moyenne \pm 1 E.T.) des différentes classes de taille des particules du substrat provenant des sites sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine au lac Saint-Michel, 1997 – 1998. Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par un test de t ($p < 0.05$).....	42

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique

L'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) est une espèce connue pour se reproduire principalement en rivière (Power 1980). Cependant, plusieurs auteurs rapportent une reproduction en milieu lacustre (Fraser 1982; Fraser 1985; Curry et Noakes 1995; Blanchfeild et Ridgway 1997; Ridgway et Blanchfeild 1998). L'habitat de reproduction et la sélection des sites de fraye ne sont pas aussi bien documentés en lac qu'en rivière (Quinn 1995). La sélection des sites de fraye en lac ne se ferait pas de façon aléatoire et serait influencée par la présence de zones de résurgences (Sowden et Power 1985 ; Snucins et al. 1992 ; Curry et al. 1995 ; Curry et Noakes 1995 ; Curry et Devito 1996 ; Blanchfield et Ridgway 1997). L'eau provenant du système aquifère provoquerait des gradients chimiques et thermiques pouvant être détectables par les ombles de fontaine qui utilisent ces zones de résurgences comme sites de reproduction (Power 1980; Snucins et al. 1992; Curry et Noakes 1995; Curry et al. 1995). La présence de dépôts fluvio-glaciaires favorisant la résurgence de l'eau contenue dans le système aquifère vers la surface aurait été l'un des facteurs importants de la colonisation des populations d'ombles de fontaine sur le bouclier laurentien suite à la dernière glaciation (Curry et Noakes 1995). L'eau souterraine régulariserait la température, la physico-chimie et l'hydrologie des nids, assurant ainsi un meilleur développement des embryons (Fraser 1985 ; Gunn 1986 ; Curry et al. 1995). L'importance de la composition du substrat sur le choix des sites de fraye et sur la survie des œufs en milieu lacustre reste cependant discutable. Selon Sowden et Power (1985), la nature du substrat ne semble pas ou peu influencer la sélection des sites de reproduction en lac. Certains auteurs mentionnent avoir observé des ombles de fontaine utiliser des sites de reproduction

composés majoritairement de sable et même de débris de bois pour la fraye (Fraser 1982; Quinn 1995). Jusqu'à présent, aucune étude n'a porté sur l'ensemble des variables pouvant influencer le choix des sites de reproductions et le succès d'éclosion des œufs de l'omble de fontaine en lac. Il s'avère important de déterminer quelles sont les variables agissant sur la sélection des sites et sur le succès reproducteur d'une frayère afin de protéger ou de reproduire ces variables dans un optique de conservation et de restauration de l'habitat.

Dans plusieurs régions du bouclier laurentien, la configuration hydrologique des bassins versants ne confère pas à tous les plans d'eau des tributaires et émissaires où l'on retrouve les conditions d'écoulement et de granulométrie propices à la fraye de l'omble de fontaine. La pression de pêche dépasse les huit millions de jours par saison chez les population d'ombles de fontaine au Québec (Economic and Policy Analysis Directorate, 1997). Depuis une décennie, plusieurs efforts ont été investis dans la restauration des habitats de reproduction situés dans les tributaires et émissaires des lacs. Cependant, il n'est pas toujours possible d'y aménager des frayères en raison de facteurs comme la pente et la vitesse d'écoulement. L'aménagement de frayères en lac pourrait être une option à considérer.

Le premier objectif de cette étude a été de comparer les caractéristiques granulométriques, chimiques et hydrologiques de sites de reproduction sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine en lac. Le deuxième objectif a été d'évaluer la survie des œufs incubés dans des sites sélectionnés et non sélectionnés, à l'aide de trois types de substrats (Astro-turf™, substrat de sites sélectionnés et substrat de sites non sélectionnés). Ce plan d'expérience avait pour but d'évaluer

la contribution relative des différentes variables étudiées sur la sélection des sites de reproduction et la survie des œufs.

RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE

Paramètres influençant le choix des sites de fraye chez l'omble de fontaine en lac

Hydrologie

Il semble que la sélection des sites de reproduction par l'omble de fontaine en lac soit influencée par la présence de zones de résurgences (Webster et Eiriksdottir 1976 ; Fraser 1985 ; Sowden et Power 1985 ; Snucins et al. 1992 ; Schofield 1993 ; Curry et al. 1994 ; Curry et al. 1995 ; Curry et Noakes 1995 ; Quinn 1995 ; Blanchfield et Ridgway 1997). L'eau sortant du système aquifère produirait des gradients physiques (mouvements d'eau), chimiques et thermiques qui pourraient être détectés et utilisés pour localiser les sites de fraye (Curry et Noakes 1995). Il est connu que les ombles de fontaine sont capables de localiser des zones de résurgences (Carline 1980). De plus, le gradient créé par la décharge spécifique pourrait être utilisé pour effectuer un retour vers les frayères.

Dans leur étude, Curry et Noakes (1995) n'ont enregistré aucune différence entre la qualité de l'eau interstitielle sortant des nids et l'eau interstitielle des zones adjacentes non sélectionnées, ce qui suggère que l'omble de fontaine n'utiliserait pas la décharge spécifique comme seul indice pour sélectionner l'endroit exact du nid. Ces derniers pourraient utiliser des stimuli visuels et tactiles (composition du substrat) pour choisir l'endroit exact de la construction du nid.

Oxygène dissous

Très peu d'études mentionnent l'importance des facteurs physico-chimiques sur le choix des sites de reproduction. Il semble qu'en absence de résurgence, la quantité d'oxygène dissous serait un des facteurs déterminant le choix des sites de fraye (Curry et Noakes 1995). Ces auteurs ont noté que dans les régions où il n'y avait pas de résurgence, l'eau interstitielle des nids contenait plus d'oxygène que l'eau de secteurs adjacents non sélectionnés. Power (1980) mentionne que l'omble de fontaine est très sensible au changement de la concentration d'oxygène. Les individus pourraient détecter les zones où la concentration en oxygène est plus élevée et sélectionner ces sites pour la ponte. Combiné à la décharge spécifique, l'oxygène produirait un gradient chimique détectable par l'omble de fontaine (Curry et Noakes 1995 ; Blanchfeild et Ridgway 1997).

pH

Selon Jonhson et Webster (1977), les ombles de fontaine éviteraient les zones de résurgences où le pH est inférieur à 5.0, mais ne discriminaient pas celles où le pH est supérieur à 5.5. Ces observations appuient l'hypothèse émise par Curry et Noakes (1995), selon laquelle les ombles de fontaine seraient en mesure de détecter les gradients chimiques provoqués par l'eau sortant du système aquifère.

Température

En absence de résurgence, la température de l'eau ne semble pas influencer la sélection des sites de fraye (Bjornn et Reiser 1991). Cependant, le gradient thermique provoqué par l'eau sortant du système aquifère à une température plus froide que l'eau de surface, pourrait être détecté et utilisé

par l'omble de fontaine dans sa sélection des sites de fraye (Carline 1980 ; Fraser 1985 ; Curry et Noakes 1995 ; Blanchfeild et Ridgway 1997).

Composition du substrat

L'étude menée par Witzel et McCrimmon (1983) a démontré que l'omble de fontaine sélectionnait, dans le même tronçon de rivière, un substrat aux particules de plus petit diamètre que celui sélectionné par la truite brune (*Salmo trutta*). Cette différence dans la sélection de la taille des composants du substrat peut cependant être associée à la différence de taille entre les deux espèces. Kondolf et Wolman (1993) ont démontré que chez les salmonidés, la taille du gravier de fraye était en relation directe avec la taille moyenne des espèces. Ces observations laissent supposer que les ombles de fontaine sont tout de même en mesure de distinguer la taille des particules. Il est difficile de généraliser l'influence du gravier sur le choix des sites de reproduction, car les habitats et les conditions environnementales diffèrent d'une étude à l'autre. En lac, lorsqu'il y a présence de résurgences, la composition du substrat ne semble pas être un critère de sélection pour le choix des sites de fraye (Fraser 1982 ; Fraser 1985 ; Sowden et Power 1985 ; Quinn 1995). Fraser (1982) et Quinn (1995) mentionnent avoir observé des ombles de fontaine frayer sur des substrats qualifiés d'atypiques, comme des débris de bois, des bancs de sable et même sur la roche mère.

Le couvert

Le couvert peut être un facteur influençant le choix des sites de reproduction chez plusieurs espèces de salmonidés (Bjornn et Reiser 1991). Par exemple, Witzel et McCrimmon (1983) ont observé que des truites brunes choisissaient des sites de ponte près des rives, où la végétation surplombait l'eau et créait de l'ombre.

Paramètres influençant l'éclosion des œufs et l'émergence des larves chez l'omble de fontaine

Les succès d'éclosion des œufs et d'émergence des larves dépendent de plusieurs variables hydrologiques, physico-chimiques et granulométriques comme la décharge spécifique, la profondeur de l'eau, la quantité d'oxygène dissous, la demande biologique en oxygène (DBO), le matériel organique transporté dans l'eau et déposé dans le nid, la température de l'eau, la taille des particules composant le substrat de fraye, la perméabilité et la porosité du gravier constituant le nid.

Hydrologie (décharge spécifique)

La décharge spécifique réglerait l'apport en oxygène dans le substrat, débarrasserait les œufs de leurs déchets métaboliques et les protégerait contre le gel et l'infiltration d'eau froide provenant de la surface (Coble 1961 ; Sowden et Power 1985 ; Chapman 1988 ; Curry et al. 1995). Silver et al. (1963) ont démontré que la vitesse de l'eau doit être suffisante dans le gravier, non seulement pour atteindre les œufs, mais également pour fournir au chorion de l'œuf suffisamment d'oxygène pour assurer le développement de l'embryon. Coble (1961) mentionne que la survie des embryons est corrélée indirectement à la vitesse de l'eau, car c'est en réalité la concentration en oxygène dissous qui influencerait directement le développement des embryons. Dans son étude, il démontre que le développement embryonnaire peut être assuré même si la vitesse de l'eau est très faible. Il faut toutefois que la concentration en oxygène soit suffisante.

En rivière, la composition du substrat influence grandement la vitesse de l'eau à l'intérieur de celui-ci; un substrat peu perméable réduit la percolation de l'eau à travers le gravier et empêche

les œufs d'être approvisionnés en oxygène (Hausle et Coble 1976 ; Power 1980 ; Witzel et McCrimmon 1981 ; Lotspeich et Everest 1981 ; Witzel et McCrimmon 1982 ; Chapman 1988 ; Bjornn et Reiser 1991 ; Curry et Devito 1997). La situation semble être différente dans les zones de résurgences en lac. Sowden et Power (1985) ont démontré que la décharge spécifique et la concentration en oxygène n'étaient pas influencées par la composition du substrat. Cependant, la vitesse de l'eau dans les résurgences était un facteur important influençant la survie des œufs, même dans les sites où la concentration en oxygène n'était pas létale. Coble (1961) mentionne que dans les nids où la concentration en oxygène est similaire mais où la vitesse est différente, le développement des embryons sera avantageux dans les sites ayant une vitesse plus élevée. Il semble que l'émergence des larves serait associée à l'augmentation du débit lors du dégel printanier (Curry et al. 1991 ; Snucins et al. 1992).

Profondeur du nid

La profondeur, à laquelle sont incubés les œufs, peut influencer la survie des embryons et des larves. Une épaisse couche de glace peut diminuer les échanges d'eau entre la surface du gravier et les œufs, voire même geler jusqu'au fond, emprisonnant les œufs et les larves dans la glace (Bjornn et Reiser 1991). Ces auteurs rapportent que la survie des embryons était faible à des températures approchant le point de congélation.

Les zones de résurgences semblent protéger les habitats d'incubation contre la gelée, ce qui a pu être un facteur important dans l'évolution des ombles de fontaine dans les régions froides, où la glace peut atteindre le substrat durant l'hiver (Curry et al. 1995). L'eau des résurgences demeure plus chaude que l'eau de surface durant la période hivernale, empêchant ainsi la formation de glace au niveau des œufs (Matthess 1982).

Oxygène dissous

La concentration en oxygène dans l'eau interstitielle semble être un facteur influençant grandement la survie des embryons et des larves émergentes (Coble 1961 ; Hausle et Coble 1976 ; Witzet et McCrimmon 1983 ; Sowden et Power 1985 ; Chapman 1988 ; Young et al. 1990 ; Bjornn et Reiser 1991 ; Curry et al. 1995 ; Curry et Devito 1996 ; Blanchfield et Ridgway 1997). Coble (1961) ainsi que Sowden et Power (1985) ont démontré qu'il y avait une corrélation entre la quantité d'oxygène et le pourcentage de survie des embryons et des larves émergentes. Dans l'étude menée par Sowden et Power (1985), la concentration en oxygène expliquait à elle seule 61 % de la variabilité de la survie des œufs. La concentration en oxygène de l'eau interstitielle dépend de plusieurs facteurs dont la température de l'eau, l'échange entre l'eau de surface et l'eau interstitielle, la vitesse de l'eau dans le substrat, la perméabilité du substrat et la demande biologique en oxygène du matériel organique présent dans le gravier (Bjornn et Reiser 1991).

Plusieurs études portent sur la concentration d'oxygène requise pour assurer la survie des œufs et des larves. Comme les conditions environnementales diffèrent d'une étude à l'autre, les concentrations en oxygène varient en fonction des facteurs hydrologiques et granulométriques propres à chaque expérience. Malgré la variabilité entre les études, il semble qu'une concentration en oxygène inférieure à 5 mg·l serait létale pour les œufs et que le seuil pour la survie des larves serait situé entre 4 et 5 mg·l (Sowden et Power 1985). Une moyenne de 8 mg·l serait souhaitable pour assurer un bon développement des embryons et des larves (Bjornn et Reiser 1991). Ces mêmes auteurs mentionnent que les embryons peuvent survivre à des

concentrations sous le point de saturation, mais que leur développement peut en être affecté. Il a été démontré que des larves ayant souffert d'hypoxie durant leur période embryonnaire émergeaient plus tard et étaient plus petites (Hausle et Coble 1976 ; Sowden et Power 1985 ; Chapman 1988 ; Bjornn et Reiser 1991). Ces larves ne compétitionneraient pas efficacement avec les plus grosses, ces dernières ayant émergé plus tôt et occupant les meilleurs sites d'alimentation (Chapman 1988).

Il n'existe pas de consensus quant à la période du développement embryonnaire qui nécessiterait la plus grande concentration en oxygène. Bjornn et Reiser (1991) mentionnent que les embryons sont plus sensibles à des conditions hypoxiques durant les premiers stades de leur développement. Quand le système circulatoire devient fonctionnel, le transfert de l'oxygène à l'embryon est plus efficace. McNeil (1966) soutient que la demande en oxygène par l'embryon atteint son maximum juste avant l'éclosion. Par la suite, les larves toléreraient des concentrations d'oxygène beaucoup plus basses que les embryons. Il attribue ce changement à l'augmentation de la surface respiratoire provoquée par les branchies. Il semble toutefois qu'une baisse de la concentration en oxygène sous le point de saturation réduirait l'éclosion des œufs et la survie des larves (Hausle et Coble 1976 ; Sowden et Power 1985 ; Chapman 1988 ; Bjornn et Reiser 1991).

pH

La sélection des zones de résurgences pour la fraye réduit les risques de mortalité des embryons provoquée par la baisse du pH lors de la fonte printanière (Gunn 1986). Les œufs enfouis dans les résurgences baignent dans une eau qui diffère de la physico-chimie de l'eau de surface et ne sont pas en contact avec l'eau acidifiée.

L'émergence est la période où la mortalité des larves est la plus importante; elle coïncide généralement avec la fonte printanière de la neige et la baisse du pH (Gunn 1986). Lorsque les larves émergent du gravier, elles sont forcées de traverser un gradient chimique passant de basique (dans le gravier) à acide (dans l'eau de surface), qui peut représenter une concentration d'ions H^+ cent fois plus élevée que la normale ou encore à une baisse subite du Ca^{++} (Gunn 1986). Pour une espèce peu tolérante aux variations de pH (Power 1980), le fait de passer d'un environnement basique vers un milieu acide peut provoquer une forte mortalité chez les larves (Gunn 1986).

Température

La température de l'eau durant la période d'incubation affecte le développement des embryons et des larves, la solubilité de l'oxygène dans l'eau et dans certains cas, la survie des jeunes poissons; par exemple, les températures chaudes (sans être létales) accélèrent le développement et diminuent la période d'incubation et l'émergence des larves (Bjornn et Reiser 1991). La température initiale semble jouer un rôle déterminant pour la survie des embryons (Marten 1992). Comme la période correspondante au début de la fertilisation jusqu'au stade oillé est associée à l'organogénèse, il est possible que des températures extrêmes (chaudes ou froides) augmentent la mortalité en interférant dans la relation températures-enzymes, responsable du développement des organes (Marten 1992).

En rivière, la température de l'eau interstitielle est influencée par l'eau de surface due à la dynamique thermique agissant entre l'eau et le substrat (Bjornn et Reiser 1991 ; Curry et al. 1991). Comme la profondeur d'incubation des œufs varie entre 12-20 cm (Curry et al. 1991), ces derniers seront influencés par les variations de température de l'eau de surface. En lac, les œufs

déposés dans les zones de résurgences ne sont pas en contact avec l'eau de surface (Bjornn et Reiser 1991 ; Snucins et al. 1991). La décharge spécifique produite par l'eau sortant du système aquifère procurerait aux œufs une température d'incubation constante, limitant ainsi la mortalité des embryons (Bjornn et Reiser 1991 ; Snucins et al. 1992 ; Curry et al. 1995).

Composition du substrat

La composition du substrat ne contrôlerait pas directement la survie des œufs et des larves (Lotspeich et Everest 1981). C'est la perméabilité et la grosseur des interstices, influencées par la composition du substrat, qui affecteraient directement la survie, en contrôlant les mouvements de l'eau qui irriguent les embryons et facilitent l'émergence des larves (Chapman 1988). Le diamètre moyen des particules est utilisé comme un des indicateurs de la qualité d'incubation du substrat de fraye. Lotspeich et Everest (1981) décrivent le diamètre géométrique moyen (d_g) comme étant égale à :

$$d_g = (d_{16} \times d_{84})^{1/2}$$

où d_{16} représente le diamètre des particules correspondant au 16ième du pourcentage du poids de l'échantillon et d_{84} le diamètre des particules correspondant au 84ième du pourcentage. Le pourcentage de survie jusqu'à l'émergence semble directement relié à d_g (Chapman 1988 ; Bjornn et Reiser 1991). Witzel et MacCrimmon (1981) ont démontré que la survie jusqu'à l'émergence, le moment de l'émergence et l'état des larves à l'émergence étaient influencés directement par la taille du gravier. Le pourcentage moyen de survie, le nombre de jours écoulés jusqu'au début de l'émergence et jusqu'à ce que 50% des œufs soient éclos et la taille moyenne des larves, augmentaient avec le diamètre du gravier (Witzel et MacCrimmon 1981). Ces

résultats peuvent s'expliquer par le fait que : (1) les plus grosses particules (8-26 mm) favorisent un meilleur écoulement de l'eau à travers le gravier, permettant ainsi une meilleure oxygénation des œufs, (2) les plus grandes interstices entre les particules facilitent le mouvement des larves émergentes vers la surface et (3) l'absence de stress provoqué par une déficience en oxygène et par l'effet de compactations rencontré dans le gravier de plus petit diamètre (2-8 mm), favoriserait une plus longue période d'incubation et par conséquent, une plus grande taille des larves à l'émergence (Hausle et Coble 1976 ; Beschta et Jackson 1979 ; Power 1980 ; Lotspeich et Everest 1981 ; Tappel et Bjornn 1983 ; Witzel et MacCrimmon 1983 ; Sowden et Power 1985 ; MacCrimmon et Gots 1986 ; Chapman 1988 ; Young et al. 1990 ; Bjornn et Reiser 1991 ; Lisle et Lewis 1992).

À lui seul, le d_g est cependant inadéquat pour estimer la qualité du gravier de reproduction chez les salmonidés (Lotspeich et Everest 1981). Selon Tappel et Bjornn (1983), différents échantillons de gravier ayant le même d_g peuvent contenir une quantité de particules fines qui diffèrent d'un échantillon à l'autre. En rivière, la présence de sédiments fins dans le gravier influence la survie des œufs et des larves en colmatant les interstices du gravier, ce qui diminue la perméabilité de ce dernier et réduit l'apport d'eau oxygénée aux œufs (Hausle et Coble 1976 ; Beschta et Jackson 1979 ; Fraser 1985 ; Sowden et Power 1985 ; Chapman 1988 ; Young 1990 ; Young et al. 1989 ; Lisle et Lewis 1992 ; Snucins et al. 1992 ; Curry et al. 1995 ; Rubin et Gimsäter 1996). Hausle et Coble (1976) ont démontré qu'un pourcentage de particules fines supérieur à 20 % réduisait la survie des œufs de 50 %. Dans l'étude menée par Witzel et MacCrimmon (1983), en laboratoire la survie des œufs d'omble de fontaine a varié entre 0 et 20 % dans un substrat de 6.2 mm (d_g) contenant 60 % de sable, et entre 60 et 96 % dans un substrat de 9,2 mm (d_g) contenant moins de 20 % de sable.

Le dépôt de sédiments dans les nids se ferait une fois la fraye terminée (Chapman 1988). Durant la construction du nid, la femelle « nettoie » le gravier et les particules fines sont emportées par le courant (Carling 1984). Young et al. (1989) ainsi que Bjornn et Reiser (1991) ont démontré qu'il y avait, quelques jours après la fraye, moins de particules fines à l'intérieur des nids comparativement au substrat adjacent à ces derniers. Selon Young et al. (1990) la composition granulométrique du gravier entourant le nid serait aussi importante que la composition du nid elle-même. Pour oxygéner les œufs, l'eau doit passer à travers le substrat adjacent au nid avant d'atteindre ce dernier.

L'intrusion de sédiments dans le gravier dépend de facteurs comme la vitesse du courant, le diamètre du gravier et la nature des particules fines (Beschta et Jackson 1979 ; Lotspeich et Everest 1981 ; Witzel et MacCrimmon 1983 ; Carling 1984 ; Chapman 1988 ; Lisle et Lewis 1992). Plus le diamètre des particules est petit, plus elles seront retrouvées en profondeur dans le substrat (Chapman 1988 ; Montgomery et al. 1996). Beschta et Jackson (1979) ont démontré que des sédiments de 0.5 mm de diamètre étaient emprisonnés dans les 10 premiers cm du lit de gravier et que des particules beaucoup plus petites (0.2 mm) pénétraient davantage et remplissaient complètement les interstices du gravier. Lorsque ces sédiments fins sont de nature organique leur décomposition réduirait la concentration d'oxygène disponible pour les œufs (Chapman 1988 ; Bjornn et Reiser 1991 ; Rubin 1995 ; Rubin et Glimsäter 1996).

En plus d'affecter l'éclosion des œufs, les sédiments fins affecteraient l'émergence des larves en empêchant ces dernières d'atteindre la surface (Witzel et MacCrimmon 1983 ; Chapman 1988 ; Bjornn et Reiser 1991). MacCrimmon et Gots (1986) dans leur étude sur le saumon Atlantique

(*Salmo salar*) ont observé que le temps écoulé avant la première émergence et l'émergence médiane, la durée de l'émergence et le stade de développement des larves à l'émergence étaient tous corrélés négativement avec la quantité de sédiments fins (< 2 mm) présents dans le substrat.

Dans les zones de résurgences, la composition du substrat et la quantité de sédiments fins ne semblent pas influencer la survie des œufs (Bjornn et Reiser 1991). Sowden et Power (1985) n'ont trouvé aucune relation entre la survie des embryons et la composition du substrat dans les zones de résurgences. Selon ces auteurs, la concentration en oxygène ne serait pas influencée par la composition du gravier, mais serait le facteur déterminant la survie des embryons dans ces milieux. Dans cette étude, l'émergence des larves n'a cependant pas été évaluée. Curry et al. (1995) ont obtenu des pourcentages d'émergence variant entre 16 et 86% dans une zone de résurgences, mais n'ont pu déterminer quel(s) facteur(s) influençait(ent) le succès d'émergence des larves.

Afin de tenir compte de la quantité de particules fines dans le gravier, certains auteurs ont suggéré d'utiliser l'indice de Fredle pour estimer la qualité du gravier d'incubation (Lotspeich et Everest 1981, Chapman 1988 et Young 1990). L'indice de Fredle est égale à :

$$(f_i = d_g / S_o)$$

où d_g représente le diamètre géométrique moyen des particules et S_o représente le coefficient de tri permettant d'estimer l'homogénéité (et en même temps l'hétérogénéité) du substrat où:

$$S_o = (d_{75} / d_{25})^{1/2}$$

où d_{75} correspond à la taille des particules à 75 % du poids de l'échantillon et d_{25} correspond à 25 % du poids de l'échantillon. Plus l'indice (f_i) est élevé, plus le substrat est favorable pour

l'incubation des œufs . Lotspeich et Everest (1981) décrivent le diamètre géométrique moyen (d_g) comme étant égal à :

$$d_g = (d_{16} \times d_{84})^{1/2}$$

où d_{16} représente le diamètre des particules correspondant au 16ième du pourcentage du poids de l'échantillon et d_{84} le diamètre des particules correspondant au 84ième du pourcentage. Les études de Tappel et Bjornn (1983) et de Chapman (1988) ont démontré qu'il y avait une relation directe entre l'indice de Fredle et la survie des embryons.

CONCLUSION

La sélection des sites de fraye en lac semble être associée aux zones de résurgences. Cependant, la localisation exacte des nids dans ces milieux serait influencée par des facteurs autres que la décharge spécifique. Quelques études portent sur l'influence de facteurs physiques (composition granulométrique) et chimiques (pH, oxygène et température) sur le choix des sites de fraye. Il s'avère cependant important de déterminer le rôle que jouent ces facteurs dans la sélection des sites de fraye ainsi que leur contribution relative, afin de mieux connaître leur importance et ainsi orienter les aménagements futurs.

Les zones de résurgences semblent être des milieux où les conditions abiotiques sont très stables. Le développement embryonnaire serait régi principalement par des conditions chimiques (oxygène, pH et température) et hydrologiques (décharge spécifique), qui semblent être indépendantes du milieu lacustre. Cependant, il reste à déterminer dans quelle proportion chacune de ces variables influencent la survie des œufs et des larves. La composition granulométrique du substrat ne semble pas être un facteur influençant la survie des œufs dans les

résurgences, mais son influence sur l'émergence des larves reste à être confirmée. Outre les facteurs décrits dans cette rétrospective de la littérature, l'état physiologique des individus et l'intensité de la fraye (le nombre de géniteurs frayant sur le même site) influenceraient aussi le succès de reproduction des ombles de fontaine en lac (Curry et al. 1995, Blanchfield et Ridgway 1997).

Les données recueillies dans le cadre de ce projet de maîtrise nous permettront de mieux caractériser les conditions de reproduction de l'omble de fontaine en lac. Par ces travaux, nous serons en mesure de mieux comprendre l'influence et les interactions des différents facteurs (chimiques, hydrologiques et granulométriques) sur le choix des sites de fraye, sur la survie des œufs et sur l'émergence des larves.

CHAPITRE 1

**DÉTERMINANTS DE LA SÉLECTION DES SITES DE FRAYE EN LAC ET DU
SUCCÈS D'ÉCLOSION DES ŒUFS CHEZ L'OMBLE DE FONTAINE (*SALVELINUS
FONTINALIS*)**

Par

François Guillemette et Pierre Magnan¹

Département de chimie-biologie

Université du Québec à Trois-Rivières

C.P. 500, Trois-Rivières (Québec)

G9A 5H7, Canada

¹ *L'auteur à qui doit être adressée la correspondance*

Tel. : (819) 376-5053 ; Télécopieur : (819) 376-5084 ;

adresse électronique : Pierre_Magnan@uqtr.ca

RÉSUMÉ

L'objectif de cette étude a été de comparer les caractéristiques physico-chimiques, hydrologiques et granulométriques de sites de reproduction sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, en lac. En 1997-98, différentes variables ont été mesurées dans 6 sites sélectionnés par les géniteurs et 6 autres sites comparables d'un point de vue granulométrique, mais non sélectionnés. En 1998-99, nous avons comparé les caractéristiques de dix sites sélectionnés par les géniteurs à celles de dix sites non sélectionnés, situés à 20 mètres des premiers et ce, peu importe le type de substrat retrouvé à ces endroits. Cette démarche visait à vérifier l'influence des facteurs autres que le substrat type sur la sélection des sites de fraye. Des œufs (100) ont été enfouis dans des incubateurs expérimentaux (1998-99), dans les 10 sites sélectionnés et dans les 10 sites avoisinants (20 m) non sélectionnés. Au cours des deux années, des résurgences ont été enregistrées dans tous les sites sélectionnés contrairement aux sites non sélectionnés. La quantité d'oxygène dissous dans l'eau interstitielle (5–15 cm profondeur) était significativement plus élevée dans les sites sélectionnés pour les deux années. La conductivité de l'eau interstitielle des deux milieux était significativement plus élevée que celle de l'eau de surface en 1998-99. Il n'y avait pas de différence significative entre la température de l'eau interstitielle des sites sélectionnés et non sélectionnés et l'eau à la surface pour les deux années de l'étude. Les conditions physico-chimiques (oxygène, conductivité et température) à la surface des sites (15 cm) étaient semblables dans les deux milieux étudiés. Il n'y avait pas de différence au niveau granulométrique entre les sites sélectionnés et les sites non sélectionnés en 1997-98, confirmant la similarité des zones d'échantillonnages. Les indices granulométriques (diamètre géométrique moyen, coefficient de tri et l'indice de Fredle) et les proportions des différentes classes de taille ont montré, en 1998-99, un substrat significativement plus grossier, plus

homogène et plus favorable pour l'incubation des œufs dans les sites sélectionnés. Il y avait significativement moins de particules fines dans le substrat sélectionné et le pourcentage de gravier y était supérieur. Les taux d'éclosion des œufs ont été significativement plus élevés dans les sites sélectionnés. Il semble donc que le choix des sites de reproduction soit uniquement associé aux zones de résurgence et que le taux d'éclosion des œufs soit régi par un ensemble de variables chimiques, hydrauliques et granulométriques associé à ces zones.

INTRODUCTION

L'habitat de reproduction et la sélection des sites de fraye de l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, ne sont pas aussi connus en lac qu'en rivière (Quinn 1995). La sélection des sites de reproduction ne se ferait pas de façon aléatoire mais serait associée aux zones de résurgences (Webster et Eiriksdottir 1976; Sowden et Power 1985; Snucins et al. 1992; Curry et al. 1995; Curry et Noakes 1995; Curry et Devito 1996; Blanchfield et Ridgway 1997; Ridgway et Blanchfield 1998). Snucins et al. (1992) ont démontré que les zones de résurgences sont des endroits où la physico-chimie de l'eau est très stable comparativement à des zones adjacentes, sans résurgence. L'eau souterraine régulariserait la température et la physico-chimie des nids (Fraser 1985 ; Gunn 1986 ; Curry et al. 1995). Selon Sowden et Power (1985), la concentration en oxygène doit excéder $8 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ et la vitesse de l'eau doit être d'au moins $100 \text{ cm}\cdot\text{h}^{-1}$ dans les zones de résurgences pour assurer la survie de 50% des oeufs durant la période de pré-émergence. La nature du substrat ne semble pas ou peu influencer le choix des sites de fraye en lac (Sowden et Power 1985). Certains auteurs mentionnent avoir observé des ombles de fontaine frayer sur des bancs de sable et même sur des débris de bois (Fraser 1982 ; Quinn 1995). Jusqu'à présent, aucune étude n'a porté sur l'ensemble des variables (physico-chimiques, hydrologiques et granulométriques) pouvant influencer le choix des sites de reproduction et le succès d'éclosion des œufs, ni sur l'importance relative de chacune d'elle .

Le premier objectif de cette étude a été de comparer les caractéristiques granulométriques, chimiques et hydrologiques de sites de reproduction sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine en lac. Le deuxième objectif a été d'évaluer la survie d'œufs incubés dans des sites sélectionnés et non sélectionnés à l'aide de trois types de substrat (l'Astro-turf[®], substrat de sites

sélectionnés, substrat de sites non sélectionnés). Ce plan d'expérience avait pour but d'évaluer la contribution relative des différentes variables étudiées (physico-chimiques, granulométriques et hydrologique) sur la sélection des sites de reproduction et la survie des œufs.

SITE DE L'ÉTUDE

Les frayères étudiées sont toutes localisées sur les berges du lac Saint-Michel (N 47° 17', E 71° 55') situé à 120 km au Nord-Est de la ville de Québec (Québec, Canada ; figure 1). Les caractéristiques morphométriques et physico-chimiques (pH 5.6, O₂ 11.8, conductivité 7.8) de ce plan d'eau indiquent qu'il s'agit d'un lac oligotrophe d'une superficie de 220 ha (profondeur moyenne 4.6 m) et sa population d'ombles de fontaine vit en sympatrie avec le mulet perlé (*Semotilus margarita*).

MÉTHODOLOGIE

Caractéristiques des sites sélectionnés et non sélectionnés

Localisation et sélection des sites étudiés

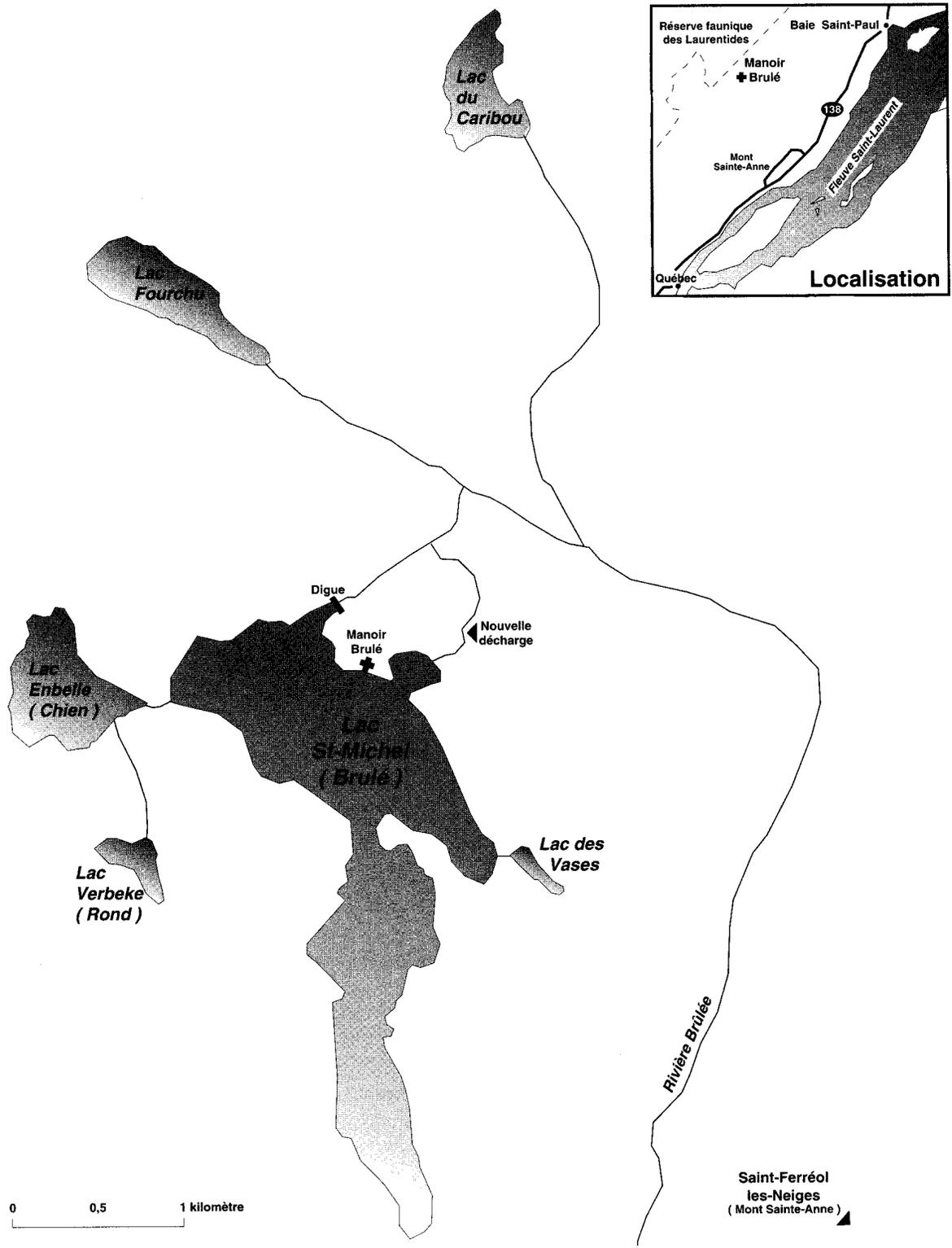
La recherche de sites potentiels de fraye a d'abord été basé sur l'examen visuel de la granulométrie du substrat à l'aide d'un batyscope. Les secteurs de la zone littorale (0-2 m de profondeur) contenant du gravier de 0.5 à 5 cm de diamètre ont été classés comme sites potentiels de fraye (Quinn 1995 ; Blanchfeild et Ridgway 1997). De cette façon, 80 sites potentiels ont été localisés le long de la berge du lac. Les sites effectivement utilisés par les géniteurs ont été localisés la nuit, à bord d'une embarcation propulsée par un moteur électrique, à l'aide de lampes submergées. Afin de vérifier quelles variables influençaient le choix des sites de fraye en 1997, les variables physico-chimiques, hydrologiques et granulométriques ont été

mesurées dans six sites sélectionnés par les géniteurs et dans les six sites potentiels non sélectionnés, mais comparables visuellement. Chaque site mesurait environ 70 cm de diamètre et était situé à une profondeur d'environ 1 mètre. Les dates d'échantillonnage pour la saison 1997-98 furent les suivantes : 16 octobre, 22 octobre, 29 octobre, 12 novembre, 27 janvier, 9 février, 2 mars, 18 mars, 19 mai et le 28 mai.

En 1998-99, nous avons comparé les mêmes caractéristiques dans dix sites sélectionnés par les géniteurs à celles de dix sites non sélectionnés qui étaient situés à 20 mètres d'un site sélectionné. La composition du substrat n'était donc pas un critère de sélection lors du choix du site non sélectionné. Cette démarche visait à vérifier l'influence des facteurs autre que le substrat type (Quinn 1995; Blanhfield et Ridgway 1997) sur la sélection des sites de fraye. En plus de comparer les conditions abiotiques des sites, des œufs furent incubés dans ces derniers afin d'évaluer le succès d'éclosion (la méthode d'incubation est décrite dans les prochains paragraphes de la méthodologie). Pour éviter toutes perturbations durant la période d'incubation, les mesures des variables hydrologique et physico-chimiques furent prises immédiatement avant l'incubation des œufs et immédiatement après le retrait des incubateurs soit : le 6 octobre et le 25 mai.

Figure 1

Localisation du site d'étude



Relevés Physico-chimiques

Afin de mesurer la quantité d'oxygène dissous et la conductivité de l'eau dans les sites expérimentaux, nous avons mis au point un dispositif permettant d'échantillonner l'eau dans le substrat (Figure 2). Il s'agit d'une pointe en Téflon dans laquelle s'insère la sonde de l'oxymètre et du conductivimètre YSI (modèle 57). Cette pointe est en Téflon parce que ce matériaux ne conduit pas l'électricité. Il s'agit d'un cylindre de 390 mm de longueur composé d'une partie supérieure mesurant 290 mm de longueur par 50 mm de diamètre externe (d.e.) et 40 mm de diamètre interne (d.i.) où s'insère la sonde de l'oxymètre. La section inférieure mesure 100 mm de longueur par 25 mm d.e et 11 mm d.i. et se termine par une pointe permettant son insertion dans le substrat. Vingt trous de 5 mm ont été percés dans les 50 derniers millimètres de cette section de façon à échantillonner intégralement l'eau comprise entre 5 cm et 10 cm de profondeur qui correspond généralement à la profondeur de ponte dans les nids chez l'omble de fontaine (7 à 19 cm; Snucins et al. 1992). La section perforée était recouverte de Nitex (maille = 1 mm) afin de minimiser l'intrusion de particules. Sur le côté de la partie supérieure du cylindre s'attache un tuyau de 120 mm d. i. et 1800 mm de longueur connecté à l'autre extrémité à une pompe à eau manuelle servant à aspirer l'eau interstitielle du substrat. La sonde était insérée par l'orifice supérieur qui était scellé à l'aide d'un bouchon de caoutchouc no 8 fixé au fil de l'oxymètre et du conductivimètre, pour empêcher l'eau de s'infiltrer par cet orifice.

Pour chaque échantillon, une moyenne provenant de trois mesures par site a été calculée pour l'oxygène dissous et la température en 1997-98 et 1998-99 ainsi que la conductivité en 1998-99. Cette dernière variable a été intégrée au protocole afin de vérifier si l'eau provenait du milieu

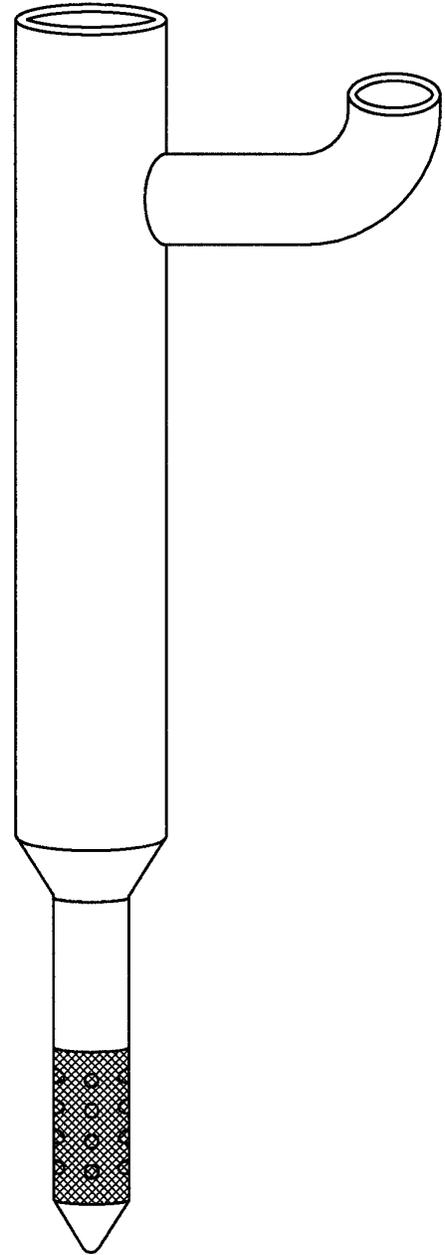
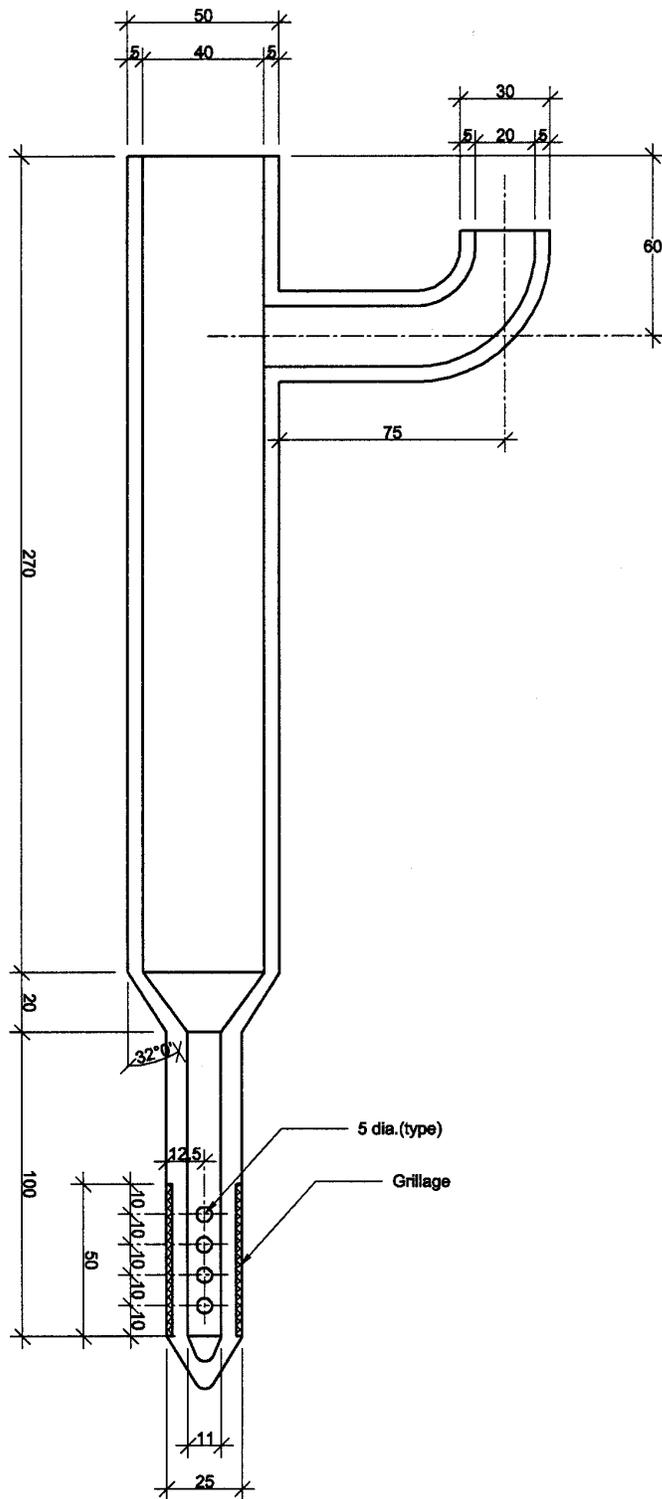
lacustre ou d'un environnement géologique différent, comme celui de la nappe phréatique. Le thermomètre intégré à l'oxymètre a été utilisé pour la lecture de la température. Les mêmes mesures ont été prises à 100 mm au dessus du substrat afin de comparer les conditions physico-chimiques dans la colonne d'eau à celles retrouvées à l'intérieur du substrat. Les données de profondeur ont été mesurées à l'aide d'une règle graduée de 1000 mm.

Hydrologie

Deux mini-piézomètres ont été installés dans tous les sites étudiés suivant la méthode de Lee et Cherry (1978) pour évaluer le débit spécifique des résurgences. Les mini-piézomètres ont été fabriqués de tuyaux de polyéthylène (9.6 mm d. e., 6.4 mm d. i.) dont une extrémité (100 mm de longueur) a été perforée de sept trous mesurant chacun 4 mm² puis recouverts d'un grillage de Nitex (1 mm) afin de prévenir l'infiltration de particules fines. Même si des particules inférieures à 1 mm étaient présentes dans le substrat (voir Résultats), la taille du Nitex a été gradée à 1 mm pour des fins comparatives avec les études antérieures (Lee et Cherry 1978, Curry et Noakes 1995).

Figure 2

Dispositif mis au point pour mesurer les propriétés de l'eau dans le substrat.



La section perforée des mini-piézomètres a été enfouie entre 5 et 15 cm dans le substrat pour la même raison que les mesures physico-chimiques. Le débit spécifique a été calculé à l'aide de l'équation de Darcy (Lee et Cherry 1978) :

$$Q = A \frac{dh}{dl} K$$

où Q est le débit spécifique de la résurgence ($\text{cm}^3 \cdot \text{s}^{-1}$), A est la surface totale à travers laquelle l'eau peut circuler (cm^2), dh / dl représente le gradient hydraulique (sans unité), c'est-à-dire la différence de niveau dans le manomètre entre l'eau sous pression venant du piézomètre (dh) et l'eau libre. K est la perméabilité du substrat ($\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$) mesuré en injectant par gravité un volume d'eau connu à l'intérieur du piézomètre.

Granulométrie

Immédiatement après le choix des sites (sélectionnés et non sélectionnés), un échantillon de substrat a été prélevé à l'aide d'une tarière qui permettait de récolter du substrat jusqu'à une profondeur de 10 cm. Comme la majorité des mesures physico-chimiques et hydrologiques étaient prises entre 0 et 15 cm, il était important d'évaluer la granulométrie à une profondeur représentative. Chaque échantillon a été passé dans une série de huit tamis dont les classes de tailles étaient les suivantes : < 1 mm, de 1.0 mm à 2 mm, > 2.0 mm à 4 mm, > 4.0 mm à 8 mm, > 8.0 mm à 16 mm, > 16.0 mm à 25 mm et > 25.1 mm.

Les particules retenues dans chaque tamis ont ensuite été pesées (± 0.1 g; poids sec). Les caractéristiques du substrat ont été évaluées à l'aide des indices suivants : le pourcentage de

sédiments fins (< 2 mm), le diamètre géométrique moyen (d_g), le coefficient de tri (S_o) et l'indice de Fredle (f_i). Le pourcentage de sédiments fins correspond au poids relatif occupé par les particules ayant un diamètre inférieur à 2 mm. Le diamètre géométrique moyen des particules (d_g) est une mesure de la tendance centrale de la dimension des particules et constitue un indice de la perméabilité et de la porosité d'un substrat. Lotspeich et Everest (1981) décrivent le diamètre géométrique moyen (d_g) comme étant égal à :

$$d_g = (d_{16} \times d_{84})^{1/2}$$

où d_{16} représente le diamètre des particules correspondant au 16ième du pourcentage du poids de l'échantillon et d_{84} le diamètre des particules correspondant au 84ième du pourcentage. Le coefficient de tri (S_o) permet d'estimer l'homogénéité d'un substrat se calcule de la façon suivante :

$$S_o = (d_{75} / d_{25})^{1/2}$$

où : d_{75} et d_{25} représentent le diamètre géométrique moyen au 75^{ième} et 25^{ième} percentiles du poids cumulé de l'échantillon du substrat. Plus le coefficient de tri est élevé, plus le matériel granulaire est diversifié et plus il est bas, plus le substrat est homogène (Lotspeich et Everest 1981). L'indice de Fredle (f_i) se calcule en divisant le diamètre géométrique moyen des particules par le coefficient de tri où :

$$f_i = d_g / S_o$$

Plus f_i est élevé, plus le substrat est favorable à la fraye. Nous nous sommes basés sur les travaux de Lotspeich et Everest (1981) portant sur la composition structurale du gravier de fraye (indice de

Fredle) pour vérifier la qualité d'incubation de nos différents échantillons (sites sélectionnés versus non sélectionnés).

Déterminants de la survie des oeufs

Fertilisation et incubation des œufs

Les géniteurs (100 mâles et 100 femelles) ont été capturés, en 1998, dans une frayère du lac Saint-Michel. Le prélèvement et la fertilisation des œufs ont été effectués selon la méthode sèche décrite par Piper et al. (1982). Comme les incubateurs généralement utilisés ne permettant pas d'incuber les œufs dans les trois types de substrat sélectionnés pour l'étude, de petits paniers d'incubation pouvant recevoir ces différents substrats ainsi que les œufs ont été conçus. Ces incubateurs consistaient en une boîte rectangulaire de 180 mm de longueur x 110 mm de largeur et 50 mm de profondeur, fabriquée en grillage de polyvinyl chloride (PVC) dont les ouvertures mesurent 1 mm de largeur et 20 mm de longueur. Les œufs ont été incubés le 6 octobre 1998 et les incubateurs ont été retirés de l'eau le 25 mai 1999.

Plan d'expérience

Pour chacun des dix sites sélectionnés et non sélectionnés, trois incubateurs ont été enfouis avec chacun 100 œufs fertilisés. Pour un site donné (sélectionné ou non sélectionné), le premier incubateur contenait de l'Astro-turf[®], ce qui nous permettait d'évaluer l'effet des conditions physico-chimiques et hydrologiques sur les œufs. L'Astro-turf[®] est un substrat artificiel qui maximiserait le succès d'éclosion des œufs (Lachance et al. 2000). Le deuxième incubateur contenait du substrat provenant du site même (sélectionné ou non sélectionné) tandis que le troisième incubateur contenait du gravier provenant d'un autre site (sélectionné ou non sélectionné). Ce plan d'expérience avait pour but d'évaluer la contribution relative des facteurs

physico-chimiques et hydrologiques ainsi que la nature du substrat sur la survie des œufs. Les paniers d'incubation ont été enfouis à 5 cm dans le substrat de sorte que seule la bordure supérieure était visible à la surface du gravier.

Afin d'évaluer le taux d'éclosion, le décompte des œufs morts a été fait au printemps suivant, après la période d'émergence des larves. Connaissant la quantité d'œufs incubés, le taux d'éclosion a été estimé à partir du nombre d'œufs morts dans les incubateurs (Hausle et Coble 1976; Sowden et Power 1985; Rubin 1998; Lachance et al. 2000).

Analyses statistiques

Nous avons utilisé un test de t pour vérifier s'il y avait des différences au niveau de l'oxygène dissous, la température, les conditions hydrologiques et la granulométrie entre les sites sélectionnés et non sélectionnés (Sokal et Rohlf 1983). Nous avons également utilisé des tests de t pour déterminer s'il y avait des différences entre la physico-chimie de l'eau de surface (10 cm au dessus du fond) et la physico-chimie de l'eau interstitielle (5-10 cm profondeur) des sites sélectionnés et non sélectionnés. Une analyse de variance (ANOVA) à deux critères de classification a été utilisée afin de vérifier l'effet du site (sélectionné ou non sélectionné) et du substrat d'incubation (Astro-turf, substrat provenant de sites sélectionnés et provenant de sites non sélectionnés) sur les pourcentages d'éclosion des œufs (transformés en arcsinus; Sokal et Rolf 1983).

Un test de comparaisons multiples HSD Tuckey à été utilisé pour identifier les différences dans les pourcentages d'éclosion entre les trois types de substrats. L'homogénéité des variances a été testée avec un test de F_{\max} (Sokal et Rohlf 1981). Lorsque les variances étaient hétérogènes, les

données brutes étaient transformées ($\log(x)$). L'indice de Fredle et le coefficient de tri (S_o) ont été traités à l'aide d'un test non paramétrique de Mann-Whitney (Sokal et Rohlf 1981), parce que leurs distributions de probabilité sont inconnues. Pour les variables physico-chimiques, hydrologiques et granulométriques, nous avons travaillé les moyennes des moyennes de l'ensemble des sites (sélectionnés ou non sélectionnés). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel SYSTAT (version 7.0).

Résultats

Caractéristiques des sites sélectionnés et non sélectionnés

Conditions chimiques et hydrologiques

Pour les deux années, le débit spécifique moyen des résurgences et la concentration moyenne en oxygène dans l'eau interstitielle (5-10 cm de profondeur) étaient significativement plus élevés dans les sites sélectionnés que dans les sites non sélectionnés ($p < 0.05$; tableaux 1 et 2). En 1998, la conductivité dans l'eau interstitielle était significativement moins élevée dans les sites sélectionnés que dans les sites adjacents non sélectionnés ($t = 3.56$; $p < 0.05$; Tableau 2). Pour les deux années d'échantillonnage, il n'y avait pas de différence significative entre la température de l'eau de surface et de l'eau interstitielle ($p > 0.05$; tableaux 1 et 2). Cependant, il y avait significativement plus d'oxygène dans l'eau de surface (10 cm du fond) que dans l'eau interstitielle du substrat pour les sites sélectionnés et non sélectionnés ($p < 0.05$; tableau 1 et 2). En 1998-99, aucune zone de résurgence n'a été enregistrée dans les sites non sélectionnés, qui étaient situés à 20 m d'un site sélectionné. L'eau sortant des résurgences avait une conductivité significativement plus élevée que l'eau à la surface du substrat ($t = 3.82$; $p < 0.05$; Tableau 2).

Composition de substrat

Tel qu'attendu par le plan d'échantillonnage, la composition granulométrique du substrat n'était pas significativement différente entre les sites sélectionnés et non sélectionnés en 1997-98 ($p > 0.05$; Tableau 3; Figure 3). Par contre, le pourcentage moyen de particules fines ($< 2\text{mm}$), le diamètre géométrique moyen (d_g), le coefficient de tri (S_o) et l'indice de Fredle (d_g / S_o) du substrat sélectionné étaient significativement différents du substrat non sélectionné en 1998-99 ($p < 0.05$; Tableau 4; Figure 4); il y avait moins de particules fines dans le substrat sélectionné et le diamètre géométrique moyen des particules était plus élevé que dans le substrat non sélectionné. Le substrat des sites sélectionnés était plus homogène (S_o) que celui des sites non sélectionnés et l'indice de Fredle montrait que la qualité pour l'incubation du substrat sélectionné était supérieure à celle du substrat des sites non sélectionnés ($p < 0.05$; Tableau 4)

Tableau 1. Caractéristiques hydrologiques, chimiques des sites sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine au lac Saint-Michel, 1997-1998 (moyenne \pm 1 E.T. et n entre parenthèses). Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par un test de t ($p < 0.05$) pour le débit spécifique et par une ANOVA suivie d'un test de comparaison multiple de Tukey ($p < 0.05$) pour les autres variables.

Site	Échantillon	Débit spécifique ($\times 10^{-3} \text{ cm}^3 \cdot \text{s}^{-1}$)	Température ($^{\circ}\text{C}$)	Oxygène dissous ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)
Sélectionné	Substrat	4.5 ± 3.7 a (6)	3.20 ± 3.98 a (6)	6.67 ± 2.18 a (6)
	Colonne d'eau		3.45 ± 4.26 a (6)	10.89 ± 2.33 b (6)
Non-sélectionné	Substrat	2.3 ± 3.1 b (6)	3.67 ± 4.29 a (6)	4.12 ± 2.34 c (6)
	Colonne d'eau		3.60 ± 4.46 a (6)	11.20 ± 2.38 b (6)

Tableau 2. Caractéristiques hydrologiques, chimiques des sites sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine au lac Saint-Michel, 1998-1999 (moyenne \pm 1 E.T. et n entre parenthèses). Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par un test de Mann-Whitney ($p < 0.05$) pour le débit spécifique et par une ANOVA suivie d'un test de comparaison multiple de Tukey ($p < 0.05$) pour les autres variables.

Site	Échantillon	Débit spécifique ($\times 10^{-3} \text{ cm}^3 \cdot \text{s}^{-1}$)	Température ($^{\circ}\text{C}$)	Oxygène dissous ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)	Conductivité ($\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$)
Sélectionné	Substrat	4.7 ± 1.2 a (10)	12.18 ± 0.9 a (10)	5.93 ± 1.26 a (10)	11.07 ± 3.83 b (10)
	Colonne d'eau		12.72 ± 0.74 a (10)	7.87 ± 0.85 b (10)	7.80 ± 0.33 a (10)
Non sélectionné	Substrat	0.0 b (10)	11.62 ± 0.98 a (10)	3.46 ± 2.35 c (10)	23.28 ± 3.83 c (10)
	Colonne d'eau		12.84 ± 0.77 a (10)	7.90 ± 1.12 b (10)	8.13 ± 0.74 a (10)

Déterminants de la survie des œufs

L'analyse de variance à deux facteurs de classification a montré qu'il y a un effet significatif du site (sélectionné et non sélectionné; $F = 17.07$; $p < 0.001$) et du substrat (Astro-turf, substrat sélectionné et non sélectionné; $F = 10.52$; $p < 0.001$) sur le succès d'éclosion des œufs et qu'il n'y a pas d'interaction entre ces deux facteurs ($F = 0.35$; $p > 0.05$); le taux de survie des œufs a été significativement plus élevé dans les sites sélectionnés que dans les sites non sélectionnés. Pour les deux milieux (sélectionnés et non sélectionnés), un test à posteriori de comparaisons multiples de HSD Tukey montre que le pourcentage d'éclosion est significativement plus faible dans l'Astro-turf et dans le substrat non sélectionné que dans le substrat sélectionné ($p < 0.05$; Tableau 5).

Tableau 3. Pourcentage de sédiments fins, diamètre géométrique moyen (d_g), coefficient de tri (S_o) et indice de Fredle (d_g / S_o) des sites sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine au lac Saint-Michel, 1997-1998 (moyenne \pm 1 E.T. et n entre parenthèses). Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par un test de t ($p < 0.05$) pour les sédiments fins et pour le diamètre géométrique moyen et par un test de Mann-Whitney pour le coefficient de tri et l'indice de Fredle ($p < 0.05$).

	% fins (<2.0 mm)	d_g (mm)	S_o	Indice de Fredle
Sélectionné	52.5 \pm 9.4 a	2.5 \pm 0.5 a	5.8 \pm 0.6 a	0.4 \pm 0.1 a
	(6)	(6)	(6)	(6)
Non sélectionné	59.4 \pm 9.2 a	2.1 \pm 0.4 a	5.8 \pm 3.0 a	0.5 \pm 0.4 a
	(6)	(6)	(6)	(6)

Figure 3

Pourcentage (moyenne \pm 1 E.T.) des différentes classes de taille des particules du substrat provenant des sites sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine au lac Saint-Michel, 1997 – 1998. Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par un test de t ($p < 0.05$).

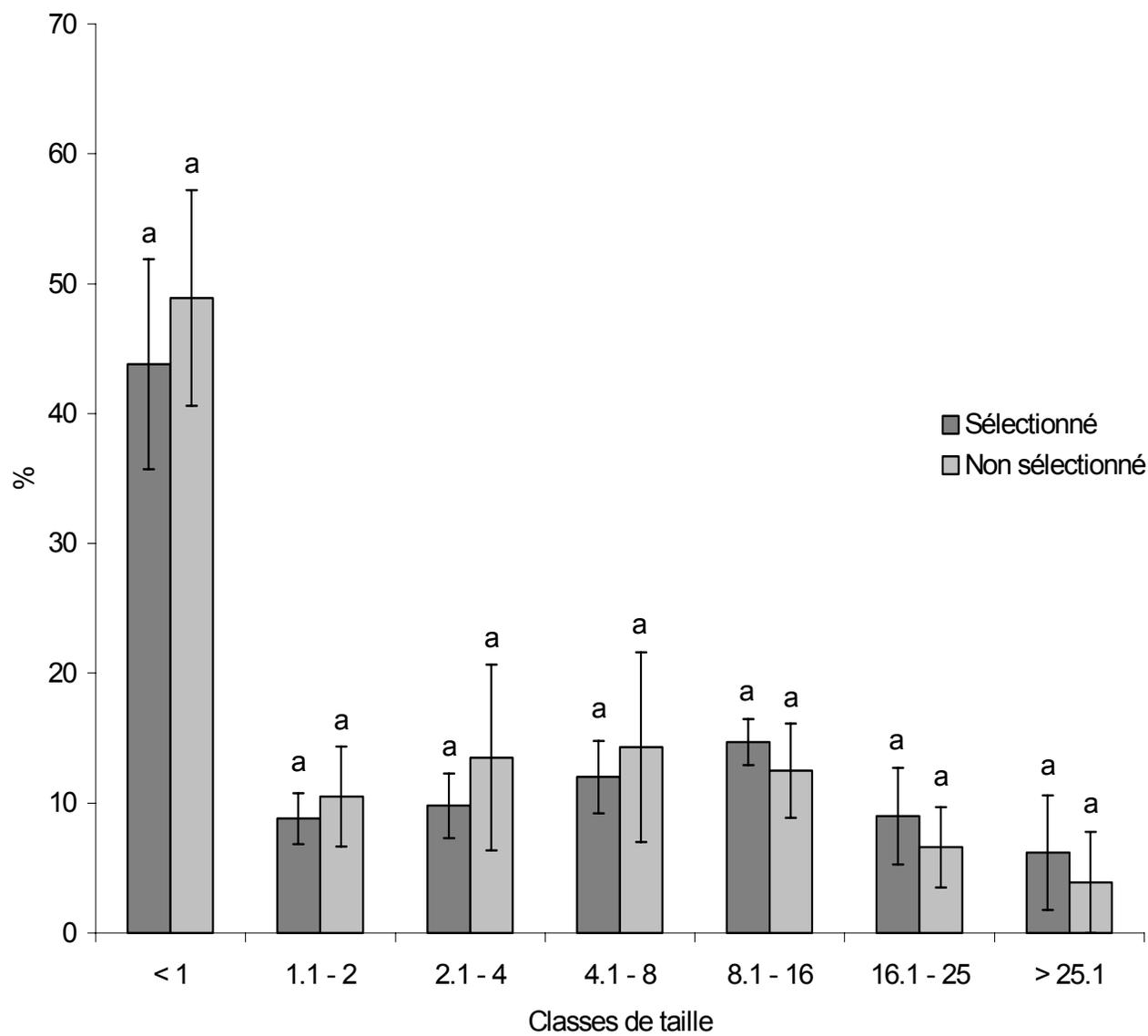


Tableau 4. Pourcentage de sédiments fins, diamètre géométrique moyen (d_g), coefficient de tri (S_o) et indice de Fredle (d_g / S_o) des sites sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine au lac Saint-Michel, 1998-1999 (moyenne \pm 1 E.T. et n entre parenthèses). Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par un test de t ($p < 0.05$) pour les sédiments fins et pour le diamètre géométrique moyen et par un test de Mann-Whitney pour le coefficient de tri et l'indice de Fredle ($p < 0.05$).

	% fins (<2.0 mm)	d_g (mm)	S_o	Indice de Fredle
Sélectionné	36.1 \pm 15.2 a (10)	5.2 \pm 2.6 a (10)	5.2 \pm 3.4 a (10)	1.4 \pm 1.1 a (10)
Non sélectionné	58.9 \pm 23.0 b (10)	2.9 \pm 3.4 b (10)	136.7 \pm 34.7 b (10)	0.7 \pm 1.3 b (10)

Figure 4

Pourcentage (moyenne \pm 1 E.T.) des différentes classes de taille des particules du substrat provenant des sites sélectionnés et non sélectionnés par l'omble de fontaine au lac Saint-Michel, 1997 – 1998. Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par un test de t ($p < 0.05$).

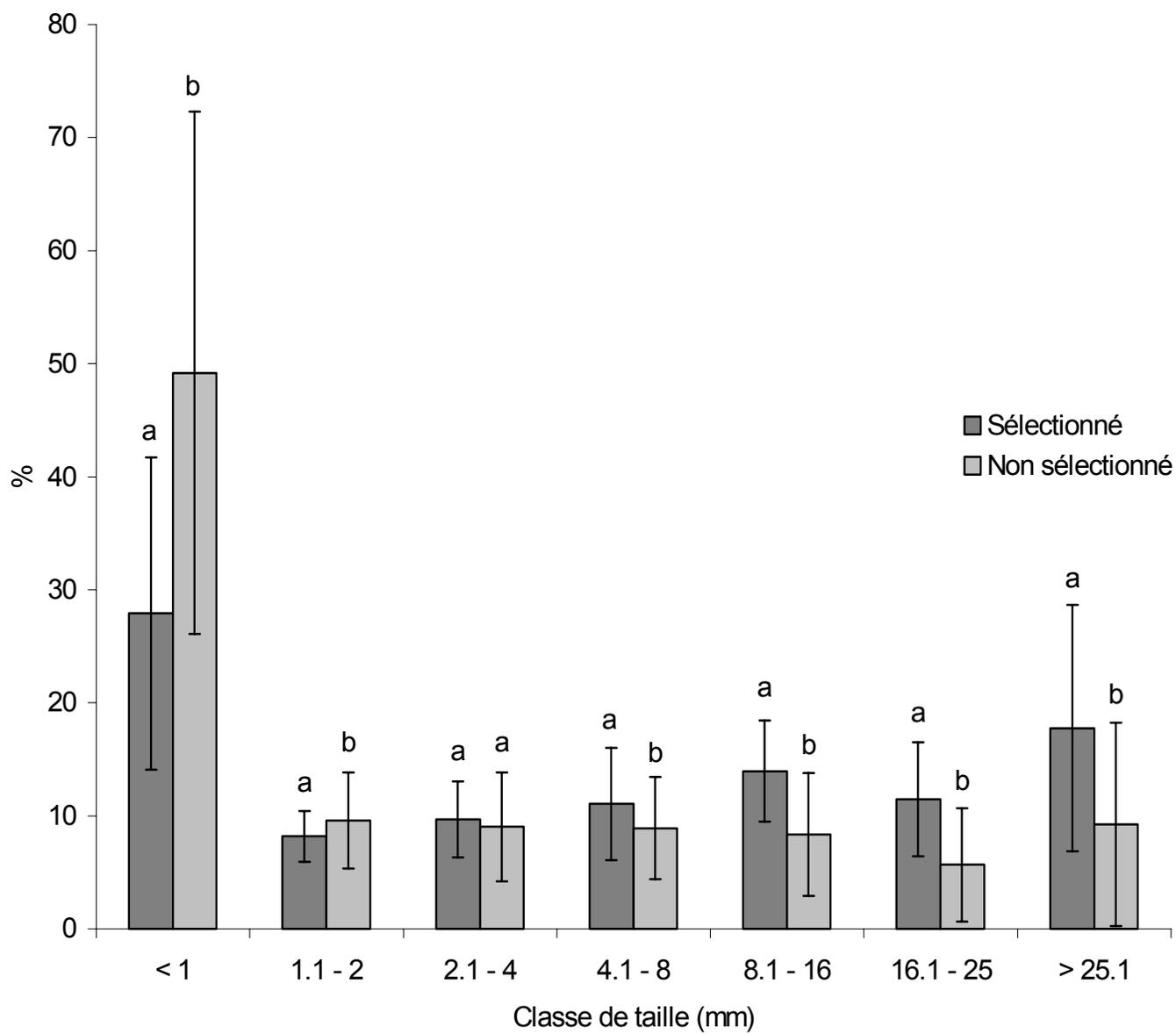


Tableau 5. Pourcentage moyen d'éclosion des œufs incubés dans les sites sélectionnés et non sélectionnés, et incubés dans différents substrats (gravier sélectionné, non sélectionné et Astro-turf) au lac Saint-Michel, 1998-1999 (moyenne \pm 1 E.T., n entre parenthèses). Les moyennes accompagnées de lettres identiques ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par une ANOVA (pour chacun des sites) suivie d'un test de comparaisons multiples HSD Tuckey ($p < 0.05$) et par un test de t pour le pourcentage moyen d'éclosion.

Site	Substrats			Pourcentage moyen d'éclosion (%)
	Astro-turf TM	Sélectionné	Non sélectionné	
Sélectionné	69.6 \pm 22.6a (10)	88.7 \pm 6.4b (10)	75.7 \pm 4.2a (7)	78.3 \pm 16.3 A (27)
Non sélectionné	50.67 \pm 22.5a (10)	73.3 \pm 15.7b (9)	64.2 \pm 7.3a (9)	62.3 \pm 18.6 B (28)

DISCUSSION

Notre étude est la première à isoler l'effet déterminant des résurgences sur la sélection des sites de fraye. En effet, en 1997 – 98, les géniteurs n'ont sélectionné que les sites ayant des résurgences et ce, même si l'ensemble des sites à l'étude (sélectionnés et non sélectionnés) présentaient une composition granulométrique similaire. Enfin, les caractéristiques chimiques, hydrologiques et granulométriques dans le substrat des sites sélectionnés semblent plus propices à la survie des œufs de l'omble de fontaine (Power 1980; Rubin 1998).

Déterminants de la sélection des sites de fraye

La présence de résurgence dans tous les sites sélectionnés indique bien qu'elles influencent les ombles de fontaine dans le choix des sites de fraye. Ce résultat vient confirmer des recherches réalisées antérieurement et qui suggéraient que l'eau du système aquifère joue un rôle dans la sélection des sites de fraye (Webster et Eiriksdottir 1976; Snucins et al. 1992 ; Curry et Noakes 1995 ; Curry et Devito 1996 ; Blanchfield et Ridgway 1997; Baxter et Hauer 2000). Même lorsque la composition du substrat n'était pas significativement différente entre les sites sélectionnés et non sélectionnés (1997-98), les géniteurs ont choisi les sites où les résurgences étaient significativement plus élevées (4.5 ± 3.7 versus $2.3 \pm 3.1 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1} \times 10^{-3}$). La vitesse d'écoulement de l'eau sortant du système aquifère semble donc être une variable importante lors de la sélection des sites de fraye. Blanchfield et Ridgway (1997) ont observé que les géniteurs ont réutilisé les sites qui avaient une décharge spécifique plus élevée que celle rencontrée dans les sites délaissés. Les variations du gradient physique de la résurgence seraient donc détectables par les géniteurs et utilisées pour la sélection des sites.

En plus de favoriser un gradient physique, les résurgences créent un gradient chimique qui serait détectable par les ombles de fontaine (Curry et Noakes 1995). Power (1980) mentionne que l'omble de fontaine est très sensible au changement de la concentration d'oxygène. Les individus pourraient être en mesure de détecter les zones où la concentration en oxygène est plus élevée et sélectionner ces sites pour la ponte. Curry et Noakes (1995) ont noté que même dans les régions où il n'y avait pas de résurgence, l'eau interstitielle des nids contenait plus d'oxygène que dans les secteurs adjacents, non sélectionnés. Dans notre étude, les concentrations en oxygène dissous dans le substrat étaient significativement plus élevées dans les sites sélectionnés comparativement aux sites non sélectionnés, mais toujours plus faibles que les concentrations dans l'eau de surface. Sowden et Power (1985) mentionnent que la concentration en oxygène dissous dans l'eau des résurgences est fixée dans le système aquifère avant que cette dernière ne vienne en contact avec l'eau du milieu lacustre. La présence de résurgences dans les sites sélectionnés pourrait expliquer les différences de concentration d'oxygène dans le substrat. Dans les études antérieures, la concentration en oxygène dissous dans les résurgences variait entre 3 et 10 mg·L⁻¹ et était inférieure à la concentration retrouvée dans l'eau de surface (Curry et Noakes 1995; Curry et al. 1995; Quinn 1995). Le gradient d'oxygène provoqué par la résurgence serait donc négatif. Dans notre étude, il n'y avait pas de différence significative entre la concentration en oxygène dissous de l'eau à la surface des sites sélectionnés et non sélectionnés. Les échantillons de surface étaient pris à 15 cm directement au dessus du substrat. Quinn (1995) mentionne que l'eau des résurgences et celle du lac se mélange à environ 12 cm dans le substrat. Il est donc probable que l'oxygène contenue dans l'eau des résurgences atteigne rapidement la concentration retrouvée dans l'eau de surface (par dilution). Dans ce contexte, il apparaît que les variations dans la

concentration d'oxygène dissous au dessus des sites sélectionnés et non sélectionnés n'étaient pas détectables par les géniteurs, éliminant ainsi cette variable comme critère de sélection des sites.

Pour les deux années d'études, la température de l'eau interstitielle des sites sélectionnés et non sélectionnés ainsi que l'eau de surface n'étaient pas significativement différentes. Ces résultats correspondent à ceux obtenus par Curry et al. (1995) et par Quinn (1995). Par contre, certains auteurs dont Snucins et al. (1992) ont observé que la température des résurgences étudiées était plus chaude que l'eau ambiante en hiver et plus froide que cette dernière en été. Il semble que la profondeur à laquelle est formée la résurgence dans le système aquifère influence la température et ces variations (Fraser 1985). Les résurgences formées en surface seraient plus susceptibles d'être influencées par les changements atmosphériques que celles provenant de la profondeur du système aquifère (Fraser 1985). L'importance du débit de la résurgence pourrait également influencer le gradient de température provoqué par cette dernière. Un faible débit sortant du système aquifère ne favoriserait pas les modifications de la température de l'eau adjacente. La perméabilité du substrat joue alors un rôle important au niveau du mélange entre l'eau de surface et l'eau des résurgences. Un gravier perméable à l'eau des résurgences le sera aussi pour l'eau du milieu lacustre. Dans notre étude, il semble que l'eau des résurgences provenait de l'écoulement près de la surface et qu'elle était soumise aux variations de températures extérieures tout comme l'eau du lac. En absence de gradients thermiques dans les zones de résurgences, le choix des sites ne semble pas influencé par la température de l'eau au lac Saint-Michel.

La conductivité plus élevée de l'eau interstitielle des sites sélectionnés confirme que la provenance de cette dernière diffère de l'eau de surface. L'eau provenant du système aquifère est en contact avec des caractéristiques géologiques différentes de celui du lac. Les charges ioniques

du substrat souterrain vont influencer la conductivité de l'eau qui y séjourne (Quinn 1995). Curry et Noakes (1995) ainsi que Blanchfeild et Ridgway (1997) ont observé des différences comparables entre la conductivité de l'eau des résurgences et celle du lac. La conductivité de l'eau du système aquifère était toujours plus élevée que l'eau du lac ambiant. Dans notre étude, la conductivité de l'eau interstitielle des sites non sélectionnés était significativement plus élevée que l'eau provenant des sites sélectionnés et que l'eau de surface. L'absence de résurgences combinée à un substrat composé à 50% de sédiments fins ($< 2.0\text{mm}$) pourraient favoriser une hausse de la conductivité. L'eau stagnante baignant dans un substrat minéral où le rapport surface volume est élevé favoriserait les échanges ioniques augmentant ainsi la conductivité de l'eau.

En 1998-99, l'absence de résurgence dans les sites non sélectionnés, adjacents aux sites sélectionnés (20 m), montre bien leur hétérogénéité en zones littorales. Ces zones semblent associées aux dépôts fluvio-glaciaires (Curry et Devito 1996; Baxter et Hauer 2000). Des lenticelles de matériel perméable favoriseraient l'écoulement souterrain créant ainsi une zone de résurgence en bordure des berges (Carline 1980; Ridgway et Blanchfeild 1998). Chapman (1988) mentionne que le diamètre géométrique moyen (d_g) est directement relié à la perméabilité du substrat. La composition granulométrique des sites sélectionnés reflète, par son diamètre géométrique (d_g) moyen une plus grande perméabilité que le substrat des sites non sélectionnés. Le coefficient de tri (S_o) laisse également supposer que le gravier des sites sélectionnés est plus homogène et donc plus perméable que celui des sites non sélectionnés. La présence de nombreux sites sélectionnés répartis de façon aléatoire le long des berges du lac à l'étude laisse croire que l'hétérogénéité dans la composition du substrat joue un rôle actif dans le positionnement des zones de résurgences (Curry et DeVito 1996; Baxter et Hauer 2000).

La composition granulométrique du substrat des sites sélectionnés correspond à celle décrite dans d'autres études réalisées sur l'omble de fontaine (Reiser 1976; Carline 1980; Snucins et al. 1992; Kondolf et Wolman 1993). Dans notre étude et celles citées ci-haut, ce serait l'effet du courant ascendant créé par les résurgences qui éliminerait les dépôts de sédiments fins, conférant ainsi une plus grande perméabilité au substrat. Ces résultats laissent supposer qu'en présence de zones de résurgences, la composition du substrat ne serait pas un facteur déterminant la sélection des sites de fraye en lac. Les études de Fraser (1982) et de Blanchfeild et Ridgway (1997) appuient cette hypothèse, en mentionnant que même en présence de substrat atypique (débris de bois) les géniteurs semblent sélectionner les secteurs où il y a présence de résurgences.

Déterminants de la survie des œufs

Lorsque les géniteurs sélectionnent un site pour la ponte, ils choisissent du même coup un environnement d'incubation pour leurs œufs. L'ANOVA à deux facteurs (sites x substrat) a montré que ces deux facteurs ont une influence significative sur le succès d'éclosion des œufs et que ces derniers sont indépendants l'un de l'autre. La concentration en oxygène plus élevée liée à une décharge spécifique positive présente dans tous les sites sélectionnés semblent favoriser un succès d'éclosion des œufs supérieur comparativement aux sites non sélectionnés. Les résurgences enregistrées dans tous les sites sélectionnés régleraient l'apport en oxygène dans le substrat et débarrasseraient les déchets métaboliques de l'environnement d'incubation (Coble 1961; Sowden et Power 1985; Chapman 1988; Curry et al. 1995). Curry et al. (1995) ont obtenu des résultats similaires au niveau de la décharge spécifique et de la concentration en oxygène.

Dans notre étude, il semble qu'en plus de la concentration en oxygène et de la décharge spécifique, la composition du substrat d'incubation aurait une influence significative sur le succès d'éclosion des œufs. Ce résultat va à l'encontre de l'étude de Sowden et Power (1985) qui mentionnent qu'en présence de résurgences, la composition du substrat n'affectait pas la concentration en oxygène et par le fait même, le succès d'éclosion des œufs de truites arc-en-ciel. Selon eux, c'est majoritairement la vitesse de l'eau sortant des résurgences qui serait reliée à la survie des œufs. Même en présence de résurgences (sites sélectionnés), le taux de survie des œufs le plus élevé a été observé dans les incubateurs contenant du substrat sélectionné, moins chargé en particules fines (< 2 mm), ayant un diamètre géométrique (D_g) plus élevé et une composition granulométrique plus homogène que dans le substrat non sélectionné. L'indice de Fredle laisse également supposer que le gravier sélectionné était plus favorable pour l'éclosion des œufs. La perméabilité et la grosseur des interstices, influencées par la composition du substrat, affectent directement la survie en contrôlant le mouvement de l'eau qui irrigue les œufs (Lotspeich et Everest 1981; Chapman 1988; Rubin 1998). C'est donc dire que même si la concentration en oxygène n'est pas influencée par la composition du substrat (Sowden et Power 1985), sa disponibilité pour les œufs semble être affectée par la perméabilité du substrat d'incubation. Les sédiments fins colmatent les interstices du gravier, ce qui diminue la perméabilité de ce dernier et réduit l'apport d'eau oxygénée aux œufs (Hausle et Coble 1976; Beschta et Jackson 1979; Fraser 1985; Young et al. 1990; Curry et al. 1995; Rubin et Gimsäter 1996). L'effet de la composition granulométrique sur la survie des œufs dans les sites non sélectionnés (absence de résurgence) semble être le même. C'est dans le substrat plus perméable, provenant des sites sélectionnés, que nous avons obtenu le plus haut taux de survie. Indépendamment du site (sélectionné ou non sélectionné), les œufs incubés dans le substrat artificiel Astro-turf[®] ont eu un succès d'éclosion inférieur à celui obtenu dans le gravier

sélectionné. La structure très perméable de ce substrat artificiel semble favoriser l'infiltration de sédiments fins dans les boîtes d'incubation. Carling (1984) mentionne que les sédiments fins sont trappés et se déposent plus rapidement et plus facilement dans un environnement très perméable comme du gravier à larges interstices. Le même effet a pu être observé avec l'utilisation des boîtes Whitlock Vibert (Reiser 1976). Harshbarger et Porter (1982) ont obtenu des taux d'éclosion de 16% dans des boîtes d'incubation comparativement à des taux de 31% dans du gravier naturel. Il semble que l'efficacité de ce substrat d'incubation soit reliée à la quantité de sédiments fins présente dans l'environnement d'incubation. Dans les deux milieux étudiés (sites sélectionnés et non sélectionnés), le patron d'éclosion dans les trois substrats utilisés a été le même, confirmant l'importance de la composition granulométrique sur l'éclosion des œufs.

Les taux de survie observés dans cette étude sont supérieurs à ceux obtenus dans la littérature existante pour des conditions d'incubation similaires (Hausle et Coble 1976; Reiser 1976; Harshbarger et Porter 1982; Bjornn et Reiser 1991). Comme la survie est calculée à partir des œufs morts restant dans l'incubateur, certains biais ont pu influencer à la hausse l'estimation du succès d'éclosion. La disparition d'œufs par prédation et par décomposition fongique (*Saprolegnia sp.*) sont des phénomènes connus (Hausle et Coble 1976; Reiser 1976; Harshbarger et Porter 1982). La surestimation de la survie jusqu'à l'éclosion peut être évaluée à $9.5 \pm 9.8\%$ (Rubin 1995). Nous n'avons pas estimé le taux de disparition des œufs dans notre étude. Nous avons assumé que la disparition d'œufs par différents processus était similaire entre les sites.

En absence de différences physico-chimiques à la surface des sites étudiés, il semble que la sélection des sites de fraye en lac soit majoritairement influencée par la présence de zones de

résurgences. Le succès d'éclosion serait à la fois favorisé par la décharge spécifique, par la composition granulométrique du substrat et par la concentration en oxygène. Dans un optique d'aménagement, il faut donc tenir compte, lors de la restauration d'un site de fraye, des variables attractives, qui influencent la sélection du site, mais aussi des variables agissant sur la survie des œufs, afin d'optimiser la productivité du site à aménager. Connaissant l'importance des zones de résurgences dans le processus de reproduction de l'omble de fontaine en lac, il s'avère important d'accorder aux zones de recharge terrestre associées aux résurgences une attention particulière lors de l'exploitation du bassin versant. Une détérioration de ce dernier pourrait avoir des conséquences néfastes sur les besoins hydrologiques des ombles de fontaine frayant en lac (Curry et Devito 1996).

REMERCIEMENTS

Cette étude a été rendue possible grâce aux fonds de recherche octroyés par le Centre de recherche Gesti-Faune inc. Nous tenons à remercier C. Baril, M. Baril, S. Labrie, S. Garceau Y. Branchaud et toute l'équipe du Laboratoire de recherche sur les communautés aquatiques pour leur aide précieuse sur le terrain. Nous remercions aussi P. East et M. Lapointe pour leur aide et leurs conseils tout au long de ce projet de recherche.

RÉFÉRENCES

- Baxter, C.V. et F.R. Hauer. 2000. Geomorphology, hyporeic exchange, and selection of spawning habitat by bull trout (*Salvelinus confluentus*). *Can. J. fish. Aquat. Sci.* 57 : 1470-1481.
- Beschta, R.L. et W.L. Jackson. 1979. The intrusion of fine sediment into a stable gravel bed. *J. Fish. Res. Board Can.* 36 : 204-210.
- Blanchfield, P.J. et M.S. Ridgway. 1997. Reproductive timing and use of redd site by lake-spawning brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54 : 747-756.
- Bjornn, T.C. et D.W. Reiser. 1991. Habitat requirement of salmonids in streams. In influences of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats. *Spec. Publ. Am. Fish. Soc.* 19 : 83-138.
- Carline, R.F. 1980. Features of successful spawning site development for brook trout in Wisconsin ponds. *Trans. Am. Fish. Soc.* 109 : 453-457.
- Carling, P.A. 1984. Deposit of fine and coarse sand in an open-work gravel bed. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41 : 263-270.
- Chapman, D.W. 1988. Critical review of variables used to define effects of fines in redds of large salmonids. *Trans. Am. Fish. Soc.* 117 : 1-21.
- Coble, D.W. 1961. Influence of water exchange and dissolved oxygen in redds on survival of steelhead trout embryos. *Trans. Am. Fish. Soc.* 90 : 469-474.
- Curry, R.A. et D.L.G. Noakes. 1995. Groundwater and the selection of spawning sites by brook trout, (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52 : 1733-1740.

- Curry, R.A., Noakes, D.L.G., et Morgan, G.E. 1995. Groundwater and the incubation and emergence of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52 : 1741-1749.
- Curry, R.A. et K.J. Devito. 1996. Hydrogeology of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) spawning and incubation habitats : implication for forestry and land use development. Can. J. For. Res. 26 : 767-772.
- Economic and Policy Analysis Directorate. 1997. 1995 Survey of recreational fishing in Canada. Economic and Commercial Analysis Report No.154: 127 p.
- Fraser, J.M. 1982. An atypical brook charr (*Salvelinus fontinalis*) spawning area. Env. Biol. Fish. 7: 385-388.
- Fraser, J.M. 1985. Shoal spawning of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in precambrian shield lake. Naturaliste. Can. (Que), 112 : 163-174.
- Gunn, J.M. 1986. Behaviour and ecology of salmonid fishes exposed to episodic pH depressions. Env. Biol. Fish. 17: 241-252.
- Harshbarger, T.J. et P.E. Porter. 1982. Embryo Survival and fry emergence from two methods of planting brown trout eggs. North. Am. J. Fish. Manage. 2 : 84-89
- Hausle, D.A. et D.W. Coble. 1976. Influence of sand in redds on survival and emergence of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Trans. Am. Fish. Soc. 105 : 57-63.
- Kondolf, G.M. et M.G. Wolman. 1993. The sizes of salmonid spawning gravels. Water Resour. Res. 29 : 2275-2285.
- Lachance, S., P. Bérubé et M. Lemieux. 2000. In situ survival and growth of three brook trout (*Salvelinus fontinalis*) strains subjected to acid conditions of anthropogenic origin at egg and fingerling stage. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57 : 1562-1573.

- Lee, D.R. et J.A. Cherry. 1978. A field exercise on groundwater flow using seepage meter and mini-piezometers. *J. Geol. Educ.* 27 : 6-10.
- Lotspeich, F.B., et Everest, F.H. 1981. A new method for reporting and interpreting textural composition of spawning gravel. U.S. Forest Service Research Note PNW-369.
- MacKenzie, C., et Moring, J.R. 1988. Estimating survival of Atlantic salmon during the intra gravel period. *North. Am. J. Fish. Manage.* 8 : 45-49.
- Piper, R.G., I.B. McElwain, L.E. Orme, J.P. McCraren, L.G. Fowler et J.R. Leonard. 1982. Fish hatchery management. U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington. 517 pp.
- Power, G. 1980. The brook charr (*Salvelinus fontinalis*). In *Charrs : Salmonid fishes of the genus Salvelinus*. Éditeur : E.K. Balon. The Hague : Dr W. Junk. by Publisher.
- Quinn, N.W.S. 1995. General features of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) spawning sites in lakes in Algonquin Provincial Park, Ontario. *Can. Field Nat.* 109 : 205-209.
- Reiser, D.W. 1976. Determination of physical and hydraulic preferences of brown and brook trout in the selection of spawning locations. M.S. thesis, Univ. of Wyoming, Wyoming.
- Ridgway, M.S. et P.J. Blanchfeild. 1998. Brook trout spawning areas in lakes. *Ecol. Fresh. Fish.* 7 : 140-145.
- Rubin, J.F. 1995. Estimating the success of the natural spawning of salmonids in stream. *J. Fish Biol.* 46 : 603-622.
- Rubin, J.F. et C. Glimsäter. 1996. Egg-to-fry survival of the sea trout of Gotland. *J. Fish Biol.* 48 : 585-606.
- Rubin, J.F. 1998. Survival and emergence pattern of sea trout fry in substrata of different compositions. *J. Fish Biol.* 53 : 84-92.

- Snucins, E.J., R.A. Curry et J.M. Gunn. 1992. Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) embryo habitat and timing of alevin emergence in a lake and a stream. *Can. J. Zool.* 70 : 423-427.
- Sokal, R.R. et F.J. Rohlf. 1983. *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research.* W.H. Freeman and Company, New York. Secon edition. 859 p.
- Sowden, T.K. et G. Power. 1985. Prediction of rainbow trout embryo survival in relation to groundwater seepage and particle size of spawning substrates. *Trans. Am. Fish. Soc.* 114 : 804-812.
- Webster, D.A. et G. Eiriksdottir. 1976. Upwelling as a factor influencing choice of spawning sites by brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Trans. Am. Soc.* 3 : 416-421.
- Young, M.K., W.A. Hubert et T.A. Wesche. 1990. Fines in redds of large salmonids. *Trans. Am. Fish. Soc.* 199 : 156-160.

RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE

- Beschta, R.L. et W.L. Jackson. 1979. The intrusion of fine sediment into a stable gravel bed. J. Fish. Res. Board Can. 36 : 204-210.
- Blanchfield, P.J. et M.S. Ridgway. 1997. Reproductive timing and use of reed site by lake-spawning brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54 : 747-756.
- Bjornn, T.C. et D.W. Reiser. 1991. Habitat requirements of salmonids in streams. In Influences of Forest and Rangeland Management on Salmonid Fishes and Their Habitats. Publ. Spec. Ams. Fish. Soc. 19 : 83-138.
- Carline, R.F. 1980. Features of successful spawning site development for brook trout in Wisconsin ponds. Trans. Am. Fish. Soc. 109 : 453-457.
- Carling, P.A. 1984. Deposit of fine and coarse sand in an open-work gravel bed. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41 : 263-270.
- Chapman, D.W. 1988. Critical review of variables used to define effects of fines in reeds of large salmonids. Trans. Am. Fish. Soc. 117 : 1-21.
- Coble, D.W. 1961. Influence of water exchange and dissolved oxygen in redds on survival of steelhead trout embryos. Trans. Am. Fish. Soc. 90 : 469-474.
- Curry, R.A., P.M. Powles, J.M. Gunn et V.A. Liimatainen. 1991. Emergence chronology of brook charr (*Salvelinus fontinalis*) alevins in an acidic stream. Environ. Biol. Fishes. 31 : 25-31.
- Curry, R.A., J. Gehrels, D.L.G. Noakes et R. Swainson. 1994. Effects of river flow fluctuation on groundwater discharge through brook trout (*Salvelinus fontinalis*) spawning and incubation habitats. Hydrobiologia. 277 : 121-134.

- Curry, R.A. et D.L.G. Noakes. 1995. Groundwater and the selection of spawning sites by brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52 : 1733-1740.
- Curry, R.A., D.L.G. Noakes et G.E Morgan. 1995. Groundwater and the incubation and emergence of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52 : 1741-1749.
- Curry, R.A. et K.J. Devito. 1996. Hydrogeology of brook trout (*Salvelinus fontinalis*), spawning and incubation habitats : implication for forestry and land use development. *Can. J. For. Res.* 26 : 767-772.
- Fraser, J.M. 1982. An atypical brook charr (*Salvelinus fontinalis*) spawning area. *Env. Biol. Fish.* 7: 385-388.
- Fraser, J.M. 1985. Shoal spawning of brook trout (*Salvelinus fontinalis*), in precambrian shield lake. *Naturaliste. Can.* 112 : 163-174.
- Guillemette, F., P. Magnan et M. Lemieux. 1997. Évaluation du succès d'incubation d'œufs d'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, sur trois types de frayères aménagées. Projet de fin d'études (1^{er} cycle). Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières, Qué.
- Gunn, J.M. 1986. Behaviour and ecology of salmonid fishes exposed to episodic pH depressions. *Env. Biol. Fishes.* 17: 241-252.
- Hausle, D.A. et D.W. Coble. 1976. Influence of sand in reeds on survival and emergence of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Trans. Am. Fish. Soc.* 105 : 57-63.
- Jhonson, D.W. et D.A. Webster. 1997. Avoidance of low pH in selection of spawning sites by brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *J. Fish. Res. Board Can.* 34 : 2215-2218.
- Kondolf, G.M. et M.G. Wolman. 1993. The sizes of salmonid spawning gravels. *Water Resour. Res.* 29 : 2275-2285.

- Lee, D.R. et J.A. Cherry. 1978. A field exercise on groundwater flow using seepage meter and mini-piezometers. *J. Geol. Educ.* 27 : 6-10.
- Lisle, T.E. et J. Lewis. 1992. Effects of sediment transport on survival of salmonid embryos in a natural stream : a simulation approach. *Can J. Fish. Aquat. Sci.* 49 : 2337-2344.
- Lotspeich, F.B. et F.H. Everest. 1981. A new method for reporting and interpreting textural composition of spawning gravel. U.S. Forest Service Research Note PNW-369.
- Matthess, G. 1982. The properties of groundwater. J. Wiley and Sons, Inc., Toronto, Ont.
- MacCrimmon, H.G. et B.L. Gots. 1986. Laboratory observations on emergent patterns of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, relative to sediment loading of test substrat. *Can. J. Zool.* 64 : 1331-1336.
- Marten, P.S. 1992. Effect of temperature variation on the incubation and development of brook trout. *Prog. Fish Cult.* 54 : 1-6.
- McNeil, W.J. 1966. Effects of the spawning bed environment on reproduction of pink and chum salmon. U.S. Fish and Wildlife service Fishery Bulletin 65 : 495-523.
- Montgomery, D.R., J.M. Buffington, N.P. Peterson, D. Schuett-Hames et T.P. Quinn. 1996. Stream-bed scour, egg burial depths, and the influence of salmonid spawning on bed surface mobility and embryo survival. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53 : 1061-1070.
- Piper, R.G., I.B. McElwain, L.E. Ormer, J.P. McCraren, L.G. Flower et J.R. Leonard. 1982. Fish hatchery management. U.S. Department of Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, D.C.
- Power, G. 1980. The brook charr (*Salvelinus fontinalis*). In Charrs : Salmonid fishes of the genus *Salvelinus*. Éditeur : E.K. Balon. The Hague : Dr W. Junk. bv Publisher.
- Quinn, N.W.S. 1995. General features of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) spawning sites in lakes in Algonquin Provincial Park, Ontario. *Can. Field Nat.* 109 : 205-209.

- Rubin, J.F. 1995. Estimating the success of the natural spawning of salmonids in stream. *J. Fish Biol.* 46 : 603-622.
- Rubin, J.F. et C. Glimsäter. 1996. Egg-to-fry survival of the sea trout of Gotland. *J. Fish Biol.* 48 : 585-606.
- Schofield, C.L. 1993. Habitat suitability for brook trout (*Salvelinus fontinalis*) reproduction in Adirondack lakes. *Water Resour. Res.* 29: 875-879.
- Silver, S.J., C.E. Warren et P. Doudoroff. 1963. Dissolved oxygen requirements of developing steelhead trout and chinook salmon embryos at different water velocities. *Trans. Am. Fish. Soc.* 92 : 327-343.
- Snucins, E.J., R.A. Curry et J.M. Gunn. 1992. Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) embryo habitat and timing of alevin emergence in a lake and a stream. *Can. J. Zool.* 70 : 423-427.
- Sowden, T.K. et G. Power. 1985. Prediction of rainbow trout embryo survival in relation to groundwater seepage and particle size of spawning substrates. *Trans. Am. Fish. Soc.* 114 : 804-812.
- Tappel, P.D. et T.C. Bjornn. 1983. A new method of relating size of spawning gravel to salmonid embryo survival. *North. Am. J. Fish. Manage.* 3 : 123-135.
- Webster, D.A. et G. Eiriksdottir. 1976. Upwelling as a factor influencing choice of spawning sites by brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Trans. Am. Soc.* 3 : 416-421.
- Witzel, L. D. et H.R. MacCrimmon. 1981. Role of gravel substrate on ova survival and alevin emergence of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Can. J. Zool.* 59 : 629-636.
- Witzel, L. D. et H.R. MacCrimmon. 1983. Embryo survival and alevin emergence of brook charr (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) relative to reed gravel composition. *Can. J. Zool.* 61 : 1783-1792.

Young, M.K., W.A. Hubert et T.A. Wesche. 1989. Substrate alteration by spawning brook trout in a southeastern Wyoming stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* 118 : 379-385.

Young, M.K., W.A. Hubert et T.A. Wesche. 1990. Fines in reeds of large salmonids. *Trans. Am. Fish. Soc.* 199 : 156-160.