



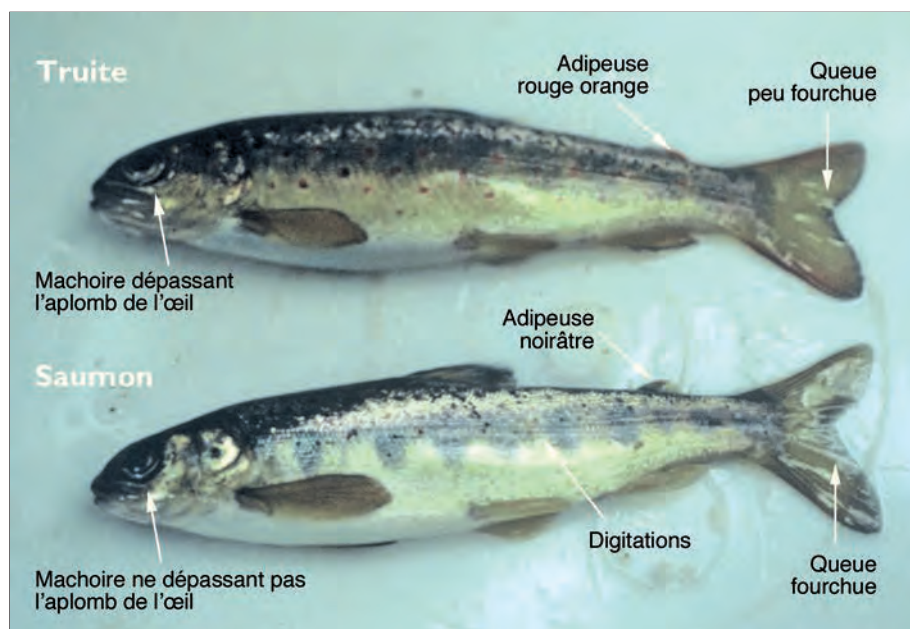
Le saumon atlantique et la truite commune dans le Massif armoricain : éléments d'écologie et de fonctionnement des populations

Jean-Luc BAGLINIÈRE & Dominique OMBREDANE

Le saumon atlantique (*Salmo salar*) et la truite commune (*Salmo trutta*) appartiennent à la famille des Salmonidés, à la sous-famille des Salmoninés et au genre *Salmo*. La distribution d'origine de ces poissons se situe exclusivement dans les eaux froides de l'hémisphère nord.

Ces deux espèces vivent en sympatrie¹ dans la plupart des cours d'eau du Massif armoricain. Elles ont une morphologie [1]

et une écologie très proches, pouvant générer d'éventuelles compétitions trophique et spatiale. À nos latitudes, le saumon est un migrateur anadrome, signifiant qu'il se reproduit en eau douce et grossit en mer. La truite possède une plus grande plasticité écologique se traduisant par la présence de deux formes écologiques (truite de rivière et truite de mer anadrome) sur les cours d'eau de Manche-Atlantique.



[1] Différences morphologiques entre un juvénile de l'année de truite et de saumon

1- Sympatrie : se dit de deux espèces qui coexistent dans un même milieu

Caractéristiques biologiques et écologiques (Baglinière *et al.*, 2001)

La phase juvénile

La forte variabilité spatio-temporelle des abondances des juvéniles résulte de différents facteurs dont l'effet peut être synergique : la réussite du frai, les conditions hydroclimatiques, le niveau de compétition intra et interspécifique (animaux territoriaux) et l'habitat physique. Ce dernier est un paramètre très structurant de la distribution et de l'abondance des juvéniles de salmonidés en rivière en raison de préférences d'habitat (vitesse de courant, profondeur d'eau, présence de caches en rive) liées à l'espèce et à l'âge. En effet, il existe une ségrégation spatiale entre le saumon 0+², essentiellement inféodé aux zones courantes peu profondes de la rivière principale, et la truite 0+, très abondante dans les affluents et les têtes de bassin. Chez la truite, l'Unité Fonctionnelle d'Habitat est définie par la séquence radier/profond, traduisant les habitats d'alimentation, et de repos/cache.

La croissance est forte en raison de bonnes conditions thermiques et trophiques. La température de l'eau apparaît comme le facteur le plus important de variabilité de la croissance des juvéniles dès la première saison. Cette bonne croissance entraîne :

- Une maturation sexuelle précoce. Elle commence dès le stade 0+ chez les saumons mâles pour se généraliser les années suivantes, entraînant une mortalité qui diminue la production en juvéniles migrants. Chez la forme « rivière » de la truite, la proportion d'individus matures dès la seconde année de vie est liée à la croissance lors de la première année.
- Une migration printanière vers les zones d'engraissement qui débute dès la deuxième année de vie pour les juvéniles des deux espèces. Les individus qui dévalent jusqu'en mer passent par un stade smolt³, tandis que ceux de la forme rivière migrant en rivière ne changent pas de morphotype.

Caractéristiques de l'écophase adulte

Le temps de séjour en mer est plus court chez la truite (4 à 14 mois) que chez le saumon (14 à 26 mois). Chez la truite de rivière, l'âge de première reproduction se situe entre 2 ans (mâle) et 3 ans (femelle). Les adultes des formes amphihalines⁴ à plus long séjour marin sont les premiers à remonter en eau douce tandis que ceux à plus court séjour marin remontent plus tard dans la saison. L'activité migratrice vers les zones de reproduction est fortement influencée par le débit et la température de l'eau quelles que soient l'espèce et la forme biologique.

La période de reproduction s'étale entre la fin de l'automne et la moitié de l'hiver pour les deux espèces et elle est plus courte chez le saumon. Il existe une certaine ségrégation spatiale (la truite dans les ruisseaux et le saumon dans le cours principal) en relation avec la taille des adultes. Le rapport des sexes est en faveur des mâles chez les plus jeunes adultes de saumon et de truite de rivière et en faveur des femelles chez la truite de mer quel que soit l'âge. En outre, la truite est itéropare⁵ alors que le saumon est considéré comme semelpare⁶.

Le fonctionnement des populations

L'étude du fonctionnement des populations nécessite d'identifier leurs mécanismes de régulation en réponse à l'impact de changements globaux et locaux et s'appuie donc sur de longues séries de données biologiques et environnementales : 41 ans pour le Scorff (Bretagne) et 30 ans sur l'Oir (affluent de la Sélune, Basse-Normandie) et sur la Bresle (Haute-Normandie).

Développement de modèles de dynamique de population

Les modèles développés chez le saumon montrent la très grande variabilité annuelle

2- Saumon 0+ ou truite 0+ : poisson de l'année n'ayant pas encore un an

3- Smolt : le stade smolt est le stade de préparation à la vie marine impliquant d'importants changements morphologiques (livrée argentée), physiologiques (augmentation de l'activité ATPasique) et comportementaux. On parle alors de smoltification.

4- Espèce amphihaline : espèce migratrice dont le cycle de vie alterne entre le milieu marin et l'eau douce. Pour les salmonidés amphihalins, deux âges sont estimés : un âge pour la phase juvénile en eau douce et un âge pour la vie en mer.

5- Itéropare : se dit d'une espèce se reproduisant plusieurs fois au cours de son cycle biologique

6- Semelpare : se dit d'une espèce se reproduisant une seule fois au cours de son cycle biologique

du recrutement en juvéniles en liaison avec celle du potentiel reproducteur (nombre d'œufs déposés) et du succès reproducteur (Rivot, 2003) en raison d'un taux de survie souvent très faible lors de la première année de croissance. L'utilisation de données de CMR (capture marquage recapture) et de données de captures à la ligne sur la Sée et la Sélune, deux cours d'eau ayant un estuaire commun dans la baie du Mont-Saint-Michel, a permis d'estimer les échanges au sein de ces deux cours d'eau et de démontrer un fonctionnement en métapopulation⁷.

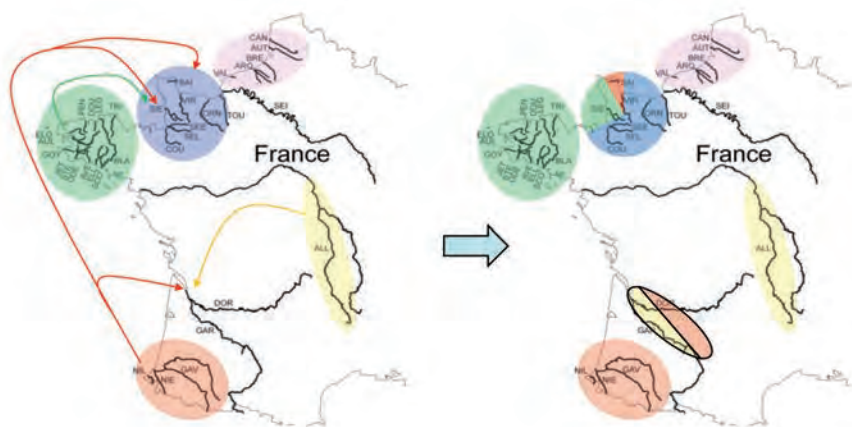
Les modèles mis au point chez la truite ne concernent que sa forme rivière. Leur application a surtout montré la capacité de l'espèce à se maintenir dans des limites compatibles avec les caractéristiques du milieu grâce à des mécanismes régulateurs : la mortalité lors des premiers mois de vie augmente avec la densité de juvéniles (densité-dépendance) et l'ajustement de la population d'adulte à la capacité d'accueil du milieu par des déplacements (Gouraud *et al.*, 2001).

Les taux de survie du saumon et de la truite de mer présents sur une même rivière diffèrent au cours de leur cycle de vie. Ainsi, le taux de survie de l'œuf au smolt (phase juvénile) est près de six fois supérieur chez la saumon (1,24 %) que chez la truite (0,21 %) alors que la survie

du smolt à l'adulte (phase marine) est plus de quatre fois supérieure chez la truite de mer (20,3 %) que chez la saumon (4,9 %) (Euzenat *et al.*, 2012).

Caractérisation génétique et stratégie d'histoire de vie

Chez la saumon, les populations françaises sont structurées en cinq groupes génétiquement homogènes et géographiquement distincts dont un groupe breton et bas-normand (Perrier *et al.*, 2011) [2]. Cette structuration signifie que la capacité de dispersion du saumon et la proximité des rivières conduit à des échanges d'individus et donc de gènes entre leurs populations, confirmant le fonctionnement en métapopulation. Par ailleurs, la comparaison des échantillons anciens (avant 1980) et récents (après 2000) suggère une réduction de la différenciation génétique entre les populations ainsi qu'une introgression variable résultant de repeuplements avec des souches non natives (souches n'appartenant pas au groupe génétique des rivières repeuplées) [2]. Le meilleur exemple concerne le sous-groupe bas-normand rassemblant les populations des quatre cours d'eau de la baie du Mont-Saint-Michel (Sienne, Sée, Sélune et Couesnon). Des



[2] Les cinq groupes génétiques des populations françaises de saumon et leur évolution dans le temps (Perrier *et al.*, 2011).

On observe au cours du temps une réduction de la différenciation génétique entre groupes qui est une des conséquences des repeuplements en saumon avec des souches non natives et qui peut se traduire localement dans les rivières repeuplées par un phénomène d'introgression génétique (Perrier *et al.*, 2011)

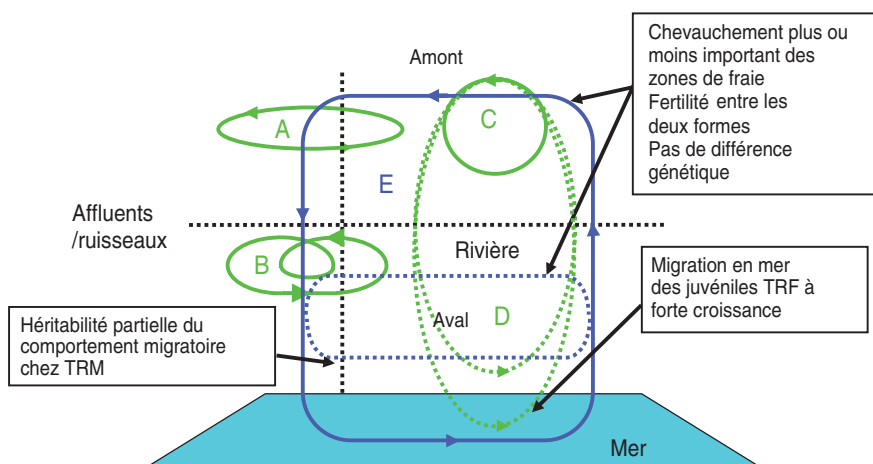
⁷ - Métapopulation : on parle d'un fonctionnement en métapopulation chez les poissons migrateurs amphihalins lorsque le taux de dispersion en mer entraîne des échanges entre populations colonisant des rivières proches.

repeuplements sur le Couesnon réalisés avec des saumons originaires du Finistère Nord et de l'Adour ont contribué à augmenter la proportion des individus de souche domestique sur les autres rivières, en raison de leur plus grande capacité à se disperser. Cependant, cet impact des souches domestiques sur les population sauvages reste variable et non proportionnel à l'effort de repeuplement en raison d'un taux de survie en mer des individus domestiques 10 à 25 fois inférieur à celle des poissons sauvages. Ces travaux débouchent sur deux constats :

- la nécessité d'opérer un changement d'échelle dans la gestion qui devrait passer du bassin versant à une unité biogéographique comprenant l'ensemble des rivières à saumons proches,
- l'insuffisance de la seule génétique pour analyser le taux de homing⁸ et donc la nécessité de la coupler à un autre outil tel la microchimie des otolithes.

Chez la truite, les études ont démontré l'absence de différence génétique entre les

truites de rivière et de mer (Charles *et al.*, 2005), impliquant des relations biologiques et fonctionnelles importantes entre les deux formes. Par ailleurs, le caractère « migrateur marin » n'est que partiellement héritable, signifiant qu'une forme biologique peut se développer à partir d'une autre. La probabilité qu'un individu devienne une truite de mer reste cependant supérieure s'il est issu de parents truites de mer. Enfin, l'utilisation des séries de données provenant d'opérations de marquage individuel (PIT tag⁹) faites sur des truitelles de l'année a montré qu'il n'existe pas, dans les cours d'eau côtiers, deux tactiques de vie chez la truite (rivière ou mer), mais un continuum de tactiques depuis la sédentarisation dans le ruisseau de naissance jusqu'à la migration en mer en passant par la migration à l'intérieur du cours d'eau [3]. Ces tactiques, qui s'expriment à la fois dans le temps (âge à la maturation, espérance de vie) et l'espace (distance de migration), sont sous le contrôle du taux de croissance au stade



[3] La complexité du cycle de vie et la multiplicité des tactiques d'histoire de vie de la truite commune sur un cours d'eau (TRF = truite de rivière, TRM = truite de mer)

A- Les juvéniles migrant vers la rivière principale proviennent essentiellement du frai des géniteurs migrants dans les affluents ;

B- Les géniteurs résidents sont issus du frai des géniteurs de la rivière et produisent la majorité des juvéniles migrants vers la rivière ;

C- Les juvéniles sont issus des géniteurs présents dans la partie amont du cours d'eau ;

D- Les juvéniles peuvent provenir des géniteurs de la partie aval de la rivière principale, remontant se reproduire dans la partie amont ;

E- Les juvéniles peuvent provenir soit directement de parents truite de mer soit d'un croisement de parents truite de rivière – truite de mer dépendant du taux de recouvrement des zones de reproduction entre les deux formes et du gabarit moyen des truites de mer (court ou long séjour marin).

8 - Homing : instinct de retour au lieu de naissance

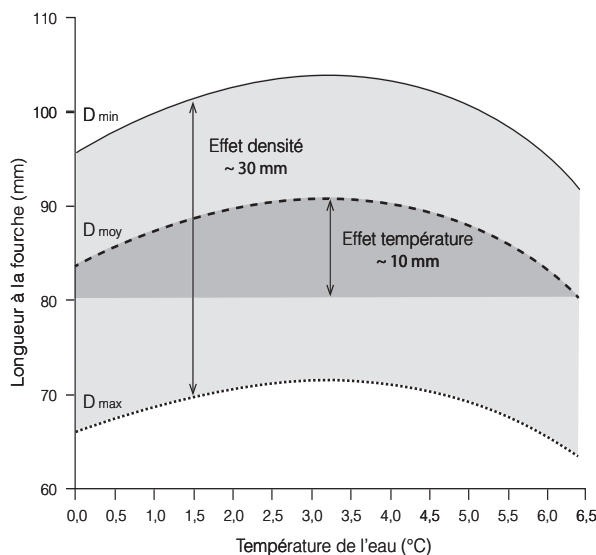
9 - PIT Tag ou Passive integrated transponder tag : marque individuelle cylindrique de petite taille insérée dans la cavité abdominale du poisson dès une longueur de 5 cm

juvénile (Cucherousset *et al.*, 2005). Enfin, des études récentes montrent que la faible présence de truite de mer sur les rivières de Bretagne Nord comparée à celle des rivières de Normandie, où les populations sont constituées d'une majorité d'individus à long séjour de mer (1+ an), pourrait être liée à une différence du paysage marin. Les habitats sableux de la Manche orientale constitueraient des zones plus favorables à la dispersion et à la croissance de la truite en mer que les habitats rocheux de la Manche occidentale (Quéméré *et al.*, données non publiées).

Impact des facteurs locaux et du changement climatique

Chez le saumon, on assiste depuis les années 1970 à une diminution de la composante des deux ans de mer, à une disparition de la composante des trois ans de mer, à une migration de retour plus tardive des adultes dans leur rivière ainsi qu'à une diminution de leur taille quel que soit l'âge de mer (Bal, 2011). Ces modifications sont liées à celles du milieu marin dont les conditions changent avec le réchauffement climatique. De même, on observe une baisse de l'âge d'eau douce et un renforcement du caractère semelpare de l'espèce. Les changements en eau douce (augmentation du taux de croissance) semblent plus reliés à l'eutrophisation¹⁰ du milieu (Rivot *et al.*, 2009) et à la variabilité de l'abondance des juvéniles qu'à l'augmentation de la température de l'eau [4]. Toutes ces modifications semblent conduire à un renouvellement plus rapide des populations, signe d'une adaptation mais également d'une plus grande sensibilité aux facteurs environnementaux. Actuellement, si la survie marine a fortement baissé, des tendances récentes montrent que le taux de survie des juvéniles en eau douce et des adultes après leur reproduction en rivière augmente.

Le développement sous graviers des œufs et alevins vésiculés est une phase très sensible du cycle biologique des salmonidés. La modification des paysages et de l'occupation des sols des bassins versants entraîne une présence excessive de sédiments dans les rivières conduisant au colmatage du substrat. Ce phénomène provoque des conditions d'hypoxie qui créent des conditions biogéochimiques propices à la production de nitrite et



[4] Effet de la densité et de la température de l'eau sur la taille du juvénile de saumon à la fin de sa première année de vie, en fonction du réchauffement du cours d'eau.

Le juvénile de saumon étant une espèce territoriale inféodée à des zones d'habitats très spécifiques, sa croissance est densité-dépendante, signifiant une relation inverse entre ces deux paramètres. Ainsi, un modèle de croissance de Von Bertalanffy a été développé pour quantifier les effets relatifs de la variabilité de température et de densité des juvéniles sur la taille atteinte par les jeunes saumons à la fin de la première année de vie. Cette croissance apparaît peu influencée par la variabilité de température du cours d'eau. À l'inverse, elle apparaît fortement dépendante des fluctuations de densité des juvéniles présents sur le cours d'eau (Bal, 2011). Par ailleurs, un modèle prévisionnel de la température de l'eau, intégrant la température de l'air et le débit, a été développé sur des petits cours d'eau et fleuves de la façade atlantique française. Il montre que le réchauffement du cours d'eau sera plus faible que celui de l'atmosphère dans les cinquante prochaines années (Bal, 2011). Ainsi, compte tenu d'un réchauffement plus faible dans les cours d'eau que dans l'air, la modification du régime thermique des petits fleuves par le changement climatique n'apparaît pas comme le facteur de pression dominant capable d'affecter la croissance et les traits d'histoire de vie des juvéniles dans les années à venir.

¹⁰ Eutrophisation : augmentation de la productivité des eaux en réponse à une augmentation des teneurs en nutriments

d'ammoniac, toxiques pour les poissons. Il a été montré que la mortalité des œufs lors de la phase sous graviers chez la truite pouvait être élevée et variaient fortement en fonction des conditions de milieu (crues et habitat) (Massa *et al.*, 2000). Ainsi, dans les conditions actuelles d'anthropisation croissante, cette phase du cycle devient le goulot d'étranglement du fonctionnement des populations de salmonidés alors qu'auparavant la plus forte mortalité était observée lors de la phase de prise des territoires des alevins. ■

Bibliographie

BAGLINIÈRE J.-L., GUYOMARD R., HÉLAND M., OMBREDANE D. & PRÉVOST É., 2001 – *Écologie des populations de Poissons des cours d'eau à Salmonidés*. In NEVEU A., RIOU C., BONHOMME R., CHASSIN P. & PAPY F. (éds), *L'eau dans l'espace rural. Vie et milieux aquatiques*. Collection Mieux Comprendre, INRA, Paris, pp. 31-49.

BAL G., 2011 – *Évolution des populations française de saumon atlantique (Salmo salar L.) et changement climatique*. Thèse de l'Université de Rennes I, 165 p.

CHARLES K., GUYOMARD R., HOYHEIM B., OMBREDANE D. & BAGLINIÈRE J.-L., 2005 – Lack of genetic differentiation between anadromous and non-anadromous sympatric trout in a Normandy population. *Aquatic Living Resources*, 18 : 65-69.

CUCHEROUSSET J., OMBREDANE D., CHARLES K., MARCHAND F. & BAGLINIÈRE J.-L., 2005 – A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 62 : 1600-1610.

EUZENAT G., FOURNEL F., FAGARD J.-L. & DELMOTTE S., 2012 – *Structure et fonctionnement des populations de salmonidés migrants sur la Bresle*. Communication orale, Séminaire biodiversité, Onema, Paris, novembre 2012.

GOURAUD V., BAGLINIÈRE J.-L., BARAN P., SABATON C., LIM P. & OMBREDANE D., 2001 – Factors regulating brown trout populations in two French rivers: application of a dynamic population model. *Regulated Rivers*, 17 : 557-569.

MASSA F., BAGLINIÈRE J.-L., PRUNET P. & GRIMALDI C., 2000 – Survie embryo-larvaire de la truite (*Salmo trutta*) et conditions chimiques dans la frayère. *Cybio*, 24 (suppl.) : 129-140.

PERRIER C., GUYOMARD R., BAGLINIÈRE J.-L. & EVANNO G., 2011 – Determinants of hierarchical genetic structure in Atlantic salmon populations: environmental factors versus anthropogenic influences. *Molecular Ecology*, 20 : 4231-4245.

RIVOT E., 2003 – *Investigations bayésiennes de la dynamique des populations de Saumon atlantique (Salmo salar)*. Thèse de l'École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, 226 p.

RIVOT E., PERRIER C., JOUANIN C., ROUSSEL J.-M., RIERA P., PORCHER J.-P. & BAGLINIÈRE J.-L., 2009 – Climate Change may have Affected Growth and Life History in Atlantic Salmon Juveniles over the Past 30 Years. *American Fisheries Society Symposium*, 69 : 855-857.

Jean-Luc BAGLINIÈRE & Dominique OMBREDANE

UMR 0985 Inra-Agrocampus Ouest Écologie et Santé des Écosystèmes ; 65, rue de Saint-Brieuc ; CS 84215 35042 Rennes cedex