

1. Assemblages¹ des communautés ichthyologiques

1.1. Règles d'assemblages des communautés

1.1.1. Historique

L'étude des communautés écologiques semble être en retard par rapport aux autres domaines touchant à l'écologie, alors que la compréhension des communautés est pourtant vitale pour une gestion intelligente de ces dernières, que ce soit dans des écosystèmes naturels ou artificiels (Pianka, 2001). Considérant les problèmes de surpopulations, de destruction des habitats et de modifications environnementales, une telle connaissance devient urgente.

Une des questions importantes est de savoir comment les assemblages se sont construits avec le temps. Depuis longtemps les chercheurs sont conscients qu'il existe de nombreux facteurs, le hasard compris, qui sont impliqués dans la composition et l'abondance relative des espèces au cours des successions secondaires des végétaux. En écologie animale, les chercheurs ont en quelque sorte réinventé la roue en créant le terme des assemblages des communautés attribué à Diamond (1975). Ce dernier tente de prédire les combinaisons de coexistences permises et interdites d'espèces d'oiseaux sur une île. Les règles gouvernant ces combinaisons se basent sur la taille de l'île, le niveau de production d'une ressource donnée et du nombre d'espèces ou de groupes fonctionnels pouvant l'exploiter. Il insiste sur l'importance de la biogéographie, des niches écologiques et de la compétition interspécifique, mais son étude reste empirique. Néanmoins, selon Booth et Larson (1999), les termes employés, inutilement complexes, coïncident quasiment avec ceux utilisés plus d'un demi siècle plus tôt par Clements (1916, 1936) et Gleason (1917, 1926) dans le domaine des communautés végétales.

Les règles d'assemblages seraient une simple extension de l'hypothèse de compression des niches de Mac Arthur et Wilson (1967) appliquées à l'utilisation optimale d'habitats. Les assemblages observés sont ceux qui ont une séparation minimale entre niches et une utilisation maximale des ressources (M'Closkey, 1978). Le recouvrement moyen entre niches diminue avec la richesse spécifique (Fox, 1981). Divers mécanismes sont proposés afin d'expliquer comment fonctionnent les règles émises par Diamond (1975).

¹ Nous avons choisi de conserver le terme "assemblage" directement traduit de l'anglais, afin de bien insister sur le fait que ce concept a une portée plus grande que le terme communément employé en français de "structure" des communautés.

La compétition interspécifique peut être soit exclue ou incluse dans les modèles proposés (Colwell et Winkler, 1984). Selon Simberloff *et al.* (1999), il faut tenir compte de l'importance relative de la compétition interspécifique et de la réponse des espèces individuelles à leur environnement physique. En effet, les espèces ont des possibilités de dispersion, des tolérances vis-à-vis des facteurs physiques et des histoires différentes, ce qui leur confère des capacités compétitives diverses. De plus, l'habitat actuel peut être considéré comme le reflet fantôme d'une compétition passée (Cornell, 1980), ce qui n'a alors plus rien à voir avec les règles d'assemblages appliquées à une situation présente.

1.1.2. Définitions

Weiher et Keddy (1999a) ont réalisé une revue de la littérature et des concepts concernant les règles d'assemblages. Ils identifient les paradigmes, définissent les termes, mettent en garde contre les obstacles et précisent les objectifs. Les règles d'assemblages sont définies comme des contraintes écologiques sur les structures des communautés observées en terme de présence ou d'abondance d'espèces. Ces observations se basant elles-mêmes sur la présence ou l'abondance d'une ou de plusieurs autres espèces ou autres groupes d'espèces (Keddy et Weiher, 1999). Il ne s'agit donc pas simplement de la réponse des espèces individuelles à leur environnement.

Les règles d'assemblages ne sont pas des synonymes de structures des communautés ou d'organisations des communautés qui font référence à tout profil non aléatoire observé de coexistence d'espèces. Ce sont là des études et des méthodes appliquées à plus d'un organisme, mais qui restent en dessous de l'échelle de l'étude des paysages. Les règles d'assemblages sont des mécanismes explicites et quantitatifs qui gouvernent la construction de ces motifs non aléatoires au cours du temps en considérant l'ensemble des contraintes contribuant à la formation et au maintien des communautés. Dans ce contexte, il faut trouver un compromis entre les approches empiriques et théoriques. Ces règles servent à prédire la composition des communautés écologiques à partir d'un groupe d'espèces, ce qui n'est pas à confondre non plus avec l'écologie évolutive. On veut répondre à la question de savoir comment les espèces se sont assemblées à partir des pools d'espèces mais pas comment les pools eux-mêmes se sont formés d'un point de vue génétique. Le pool n'est perçu que comme la source de matière première.

En terme d'étude sur les règles d'assemblages, il existe deux orientations principales se basant sur deux paradigmes, l'un dénommé insulaire et l'autre environnemental. Le premier tente d'émettre des règles d'assemblages en se basant sur des listes d'espèces, sur leur co-occurrence ou leur co-absence. L'autre ne se focalise pas sur la liste des espèces mais sur leurs caractéristiques. Les facteurs environnementaux jouent ainsi le rôle de filtres environnementaux sur ces caractéristiques.

Pourtant les chercheurs ne s'intéressent généralement pas directement aux caractéristiques elles-mêmes mais à l'abondance relative des espèces les possédant. Finalement Keddy et Weiher (1999) définissent les règles d'assemblages comme les mécanismes pour passer du pool d'espèces à la communauté. Les règles d'assemblages ne doivent pas être perçues comme un mécanisme mais comme une mécanique (Dark *et al.*, 1999). Ce sont des agents régulateurs et des processus qui définissent la suite plausible des états ou transitions d'un système à travers lesquels il peut évoluer. Les événements et processus historiques qui ont mené le système à son état actuel appartiennent à cette mécanique. Ainsi à partir des contraintes qui varient dans le temps et l'espace, du non-déterminisme des actions de la mécanique qui produit les trajectoires des assemblages et des événements environnementaux et stochastiques qui modifient les actions de la mécanique, on devrait arriver à un résultat qui permet de prédire la mécanique des états futurs du système. Les processus peuvent être soit entièrement déterministes allant vers une configuration de la communauté spécifique, soit probabilistes allant vers une fonction de densité d'états plausibles, soit chaotiques c.-à.-d. entièrement aléatoires et non prédictibles (Figure 1-1).

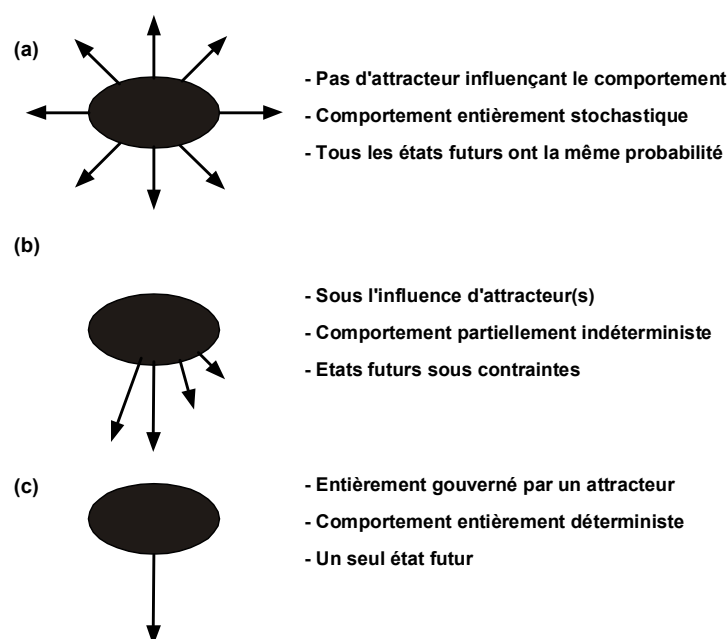


Figure 1-1: Représentation graphique des trois fonctions d'assemblages, allant d'un processus totalement stochastique (a) à un processus totalement déterministe (c) en passant par un système probabiliste (b), d'après Dark *et al.*, 1999.

Les systèmes écologiques sont non-équilibrés, non-linéaires et étendus dans l'espace et le temps, et dissipatifs. Les régularités spatiales et temporelles ne peuvent être prédites à partir des conditions initiales. On entre en phase de transition si l'un ou l'autre des paramètres rend le système instable. Le système passe alors par une phase d'auto-organisation.

1.1.3. Domaines d'application et méthodologies

Selon Kelt et Jones (1999), il existe également deux manières d'étudier les règles d'assemblages. La première s'intéresse aux interactions directes et indirectes au moyen d'études de terrain contrôlées, répliquées ou manipulatives. La seconde approche met l'accent sur des observations perspicaces qui permettent d'explorer les relations entre les structures d'organisation des communautés et de définir les processus mécanistiques qui les produisent. Les premiers s'intéressent plutôt à des communautés telles que les plantes terrestres, les poissons d'eau douce ou les amphibiens sur des échelles spatiales courtes dans l'étude des processus écologiques proximaux. Les seconds se sont principalement intéressés à des communautés de reptiles terrestres, d'oiseaux ou de mammifères sur des échelles géographiques et temporelles plus importantes.

Les domaines d'application sont vastes. Ils concernent aussi bien les végétaux que les animaux sur des échelles aussi bien locales que régionales, voire mondiales. Par contre, des règles émises à un niveau local pour un groupe d'espèces ne sont généralement pas applicables en d'autres lieux et à d'autres groupes, car les facteurs phylogénétiques, biogéographiques et écologiques locaux jouent un rôle important (Kelt et Jones, 1999). S'il existe des schémas généraux, ils n'apparaissent pas directement.

Booth et Larson (1999) voient l'utilité des règles d'assemblages comme outil de prédiction des changements des communautés et de leur développement dans le temps. Les systèmes comportant soit un nombre faible de composants (trajectoire d'une balle) ou un nombre très élevé de composants (loi des gaz) sont relativement faciles à prédire. Les systèmes intermédiaires par contre (communautés écologiques) sont plus difficilement prédictibles. Une augmentation arithmétique du nombre de composants s'accompagne d'une augmentation géométrique des interactions. A cause de cette complexité, de nombreux écologistes ne se sont focalisés que sur quelques espèces plutôt que sur l'entière des systèmes.

Certaines paires ou combinaisons d'espèces coexistent plus ou moins fréquemment que comme si cela était dû au hasard. Dans ce contexte, il existe principalement deux écoles, les premiers pensant que les règles d'assemblages sont uniquement applicables aux interactions biotiques (Wilson et Gitay, 1995) et les deuxièmes considérant toutes les contraintes aussi bien abiotiques que biotiques pouvant jouer sur le développement des communautés (Keddy, 1992).

Hraber et Milne (1997) concluent qu'aussi bien le taux d'invasion que les interactions interspécifiques régulent les assemblages d'espèces en communautés, mais n'excluent pas les autres facteurs environnementaux et biotiques.

1.1.4. Cas particulier: les règles d'assemblages des guildes

Selon sa définition classique une guilda désigne la fraction d'un peuplement qui réunit un ensemble d'espèce exploitant la même ressource de la même manière (Root, 1967). Les espèces peuvent être classées en fonction de guildes trophiques, reproductives, de tolérances... (Nobel et Cowx, 2002). Fox (1987) définit des règles d'assemblages pour les guildes ou groupes fonctionnels. Dans le cas des études sur les règles d'assemblages une guilda est déterminée par le type de nourriture ingérée et la façon dont cette nourriture est récoltée. La probabilité qu'une nouvelle espèce entrant dans une communauté locale appartienne à un groupe fonctionnel différent de ceux qui la composent est plus élevée que la probabilité qu'elle appartienne à un groupe fonctionnel déjà représenté, et ceci jusqu'à ce que le cycle de colonisation se répète. En d'autres termes la probabilité de trouver des paires d'espèces appartenant à une même guilda est plus faible que celle de trouver deux espèces coexistantes appartenant à des guildes différentes. L'approche par groupes fonctionnels réduit en effet le nombre de variables à envisager et devrait permettre de meilleures prédictions des processus environnementaux en les simplifiant (Diaz *et al.*, 1999).

Les sites répondant à cette règle sont qualifiés de favorables (état de haute probabilité) par opposition à des sites défavorables avec une faible probabilité de co-occurrence. Ces états sont comparés à un modèle nul composé d'assemblages imaginaires encore appelés "pseudo-communautés" afin de définir s'ils diffèrent significativement d'assemblages aléatoires. En effet, la question se pose de savoir si les motifs observés sont dus à la compétition interspécifique et déterministe ou aléatoire, donc stochastique (Connor et Simberloff, 1979).

Wilson (1999) insiste sur l'importance de prouver d'abord l'hypothèse des guildes elles-mêmes avant de se lancer dans des tests laborieux de règles d'assemblages les concernant. En travaillant en terme de guildes, on peut se baser sur les caractéristiques des communautés sans tenir compte des taxons qui les composent. On suppose que les espèces qui composent une guilda ont entre elles un niveau de compétition plus élevé que des espèces appartenant à des guildes différentes. Les convergences entre communautés peuvent être dues soit à un tri écologique soit à des divergences évolutives. L'aspect de la communauté finale étant le même, il est difficile de distinguer quel processus a joué ou si plusieurs processus ont joué de concert (Figure 1-2).

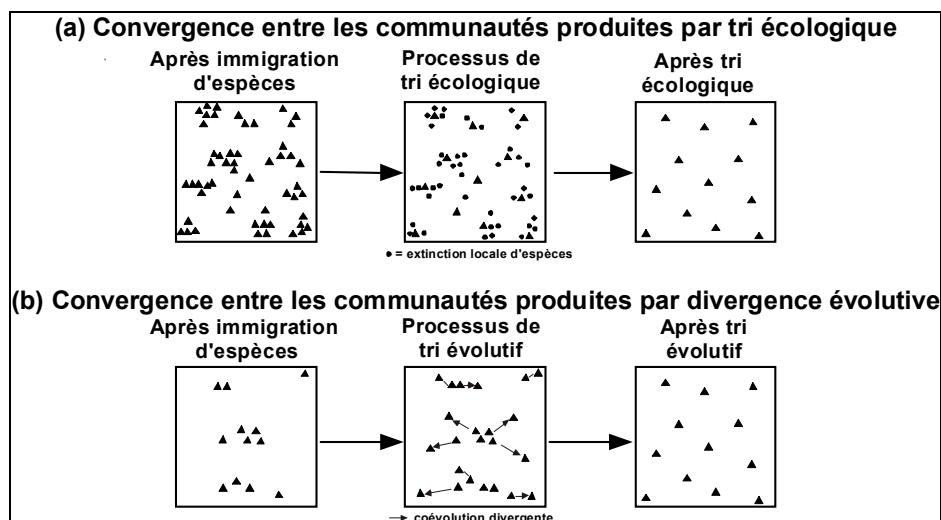


Figure 1-2: Processus écologique et évolutif menant à la convergence. Les carrés représentent des espaces fonctionnels. Les deux processus peuvent mener tous les deux à des distributions égales dans un espace fonctionnel (d'après Wilson, 1999).

1.1.5. Critiques

Les méthodes statistiques souvent utilisées dans ce domaine sont des tests de randomisation telles que les simulations de Monte-Carlo. Néanmoins, ces modes d'approches sont mis en doute par Wilson (1995a et b), car les résultats seraient significatifs même si les assemblages se sont constitués au hasard. De plus, les modèles nuls ne seraient pas réellement aléatoires. De même, Stone *et al.* (1996) n'ont pas pu conclure que la compétition interspécifique ou des règles d'assemblages déterministes régissent la composition locale des communautés. Les études de distribution spatiale seules n'apportent que peu de preuves de la compétition interspécifique. Certaines espèces sont simplement plus répandues que d'autres. En effet, les espèces à large spectre sont largement responsables du fait que le nombre de sites supposés favorables est souvent inférieur à ceux réellement observés. Les autres espèces n'ajoutant qu'un bruit de fond aux motifs observés. Ainsi les données d'absence/présence à elles seules ne suffisent pas à déterminer la compétition interspécifique pour deux raisons principalement, même si la compétition joue un rôle, d'autres hypothèses tout aussi plausibles peuvent toujours être facilement trouvées et les tests statistiques utilisés sont souvent eux-mêmes déjà affectés par la compétition.

Selon Wilson (1999) les vraies règles d'assemblages ne devraient se baser que sur les interactions entre espèces. Il qualifie de nuisance le fait d'y inclure les motifs façonnés par l'environnement tel que cela est proposé par Keddy (1992). Il qualifie les variations environnementales de bruit de fond dans ce contexte. De plus, toujours selon Wilson (1999), les échantillons ne sont pas indépendants les uns des autres à cause de l'auto-corrélation spatiale. Il pense néanmoins qu'il est encore trop tôt pour déclarer que les règles d'assemblages n'existent pas et qu'il est tout aussi important de prouver par des études adéquates qu'en général elles n'existent pas.

Pour Stone *et al.* (1996), si les règles d'assemblages existent, elles ne sont certainement ni simples, ni générales, mais complexes et locales. Les études seraient un échec quant au maintien d'un langage simple et à la prise de conscience de l'histoire scientifique de ce domaine (Booth et Larson, 1999). Une solution serait de revoir la façon dont cette problématique est étudiée, de ne pas se focaliser sur des systèmes grands et complexes, dont on ne connaît pas et ne connaîtra probablement jamais les composants, mais de commencer par rechercher des règles d'assemblages sur des systèmes plus simples n'ayant pas une trop longue histoire, comme justement par exemple les lacs de barrages. Néanmoins, selon Dark *et al.* (1999) les systèmes fréquemment perturbés que ce soit naturellement ou par l'homme ne parviennent pas à s'auto-organiser. Ils n'atteignent ni une certaine constance environnementale, ni une diversité suffisante en composants. Il y a des invasions multiples régulières et ils n'atteignent jamais un état stable. Ce sont des systèmes jeunes, ayant peu d'espèces et souvent des niches écologiques non-occupées, caractéristiques qui s'appliquent également bien aux lacs de barrage.

1.1.6. Conclusions

Malgré de nombreuses critiques, Weiher et Keddy (1999b) décident de partir du principe que des règles existent en certains endroits pour certains assemblages de taxa. Ils ont commencé à définir ces règles d'assemblages et à tester leur utilité en tant qu'outil de prédiction des communautés, comme nous l'avons vu plus haut. Les communautés sont considérées comme des systèmes énergétiques dissipatifs auto-organisateurs (Figure 1-3), les règles étant le travail à fournir pour amener un système non structuré vers un état ordonné.

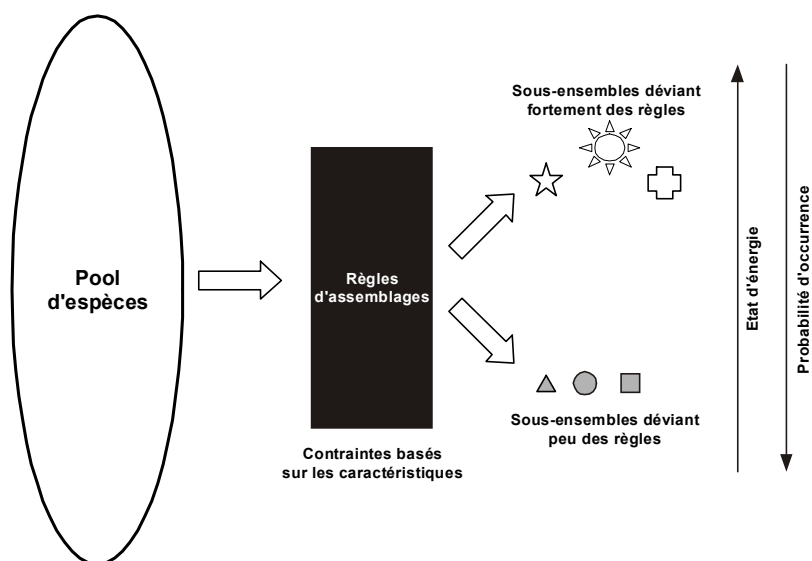


Figure 1-3: Modèle conceptuel d'assemblages des communautés à partir de pools de grande taille. Les assemblages qui ne suivent pas les règles ont une faible probabilité de persistance et ont un état d'énergie élevé. Les assemblages qui suivent les règles ont un état d'énergie faible (selon Weiher et Keddy, 1999b).

Keddy (1999) considère que l'époque de l'exploration est révolue et qu'il faut passer à la recherche des causes par la compréhension des facteurs environnementaux et de leurs effets. Il émet trois grands principes:

1. Toute communauté ou tout écosystème est produit par des facteurs environnementaux multiples qui agissent de concert. L'habitat est un patron qui guide et contraint l'évolution des espèces, la formation des communautés biologiques et les fonctions que ces communautés exercent. Les facteurs sont dépendants les uns des autres. Les caractéristiques des espèces, la composition des communautés et les processus des écosystèmes sont tous reliés à cet habitat-patron.
2. Il existe des relations quantitatives entre les facteurs environnementaux et les propriétés des communautés. Dans ce contexte, il est important de résumer l'état des connaissances sur les facteurs qui créent et contrôlent les communautés écologiques. Il faut révéler ces facteurs et en découvrir les conséquences pour les communautés et en déterminer leur importance relative.
3. Les facteurs multiples qui produisent les communautés ou les écosystèmes changent avec le temps. L'homme vient souvent perturber les facteurs et change ainsi la structure des communautés au cours du temps.

La recherche de règles d'assemblages est rendue difficile par le nombre élevé de composants. Il est possible d'isoler artificiellement les populations de leurs nombreuses connections. Ceci est possible pour des petits systèmes tels que les rongeurs des déserts ou les populations de poissons en rivières, mais cela devient vite trop complexe si le système a un nombre important d'espèces. Il y a souvent trop de composants pour les traiter de façon analytique, mais trop peu pour une analyse statistique. L'approche par groupes fonctionnels permet une simplification intéressante, car cela transforme les systèmes à grand nombre de composants en systèmes à faible nombre de composants. Il faut être conscient de l'histoire de la discipline et ne pas réinventer des concepts connus depuis longtemps sous d'autres noms.

Keddy (1999) après une revue bibliographique sur le sujet est bien forcé d'admettre que les règles d'assemblages ne sont que des théories à l'heure actuelle et n'ont pas encore trouvé de succès en pratique. Les chercheurs se heurtent surtout aux échelles temporelles (géologiques et historiques) et spatiales (régionales et locales) différentes. En général, plus l'échelle devient fine, plus les explications des processus deviennent difficiles et complexes.

1.2. Assemblages de poissons

1.2.1. Contexte général

En ce qui concerne les assemblages de poissons, il est important de considérer aussi bien les facteurs abiotiques que biotiques. Une fois l'influence de l'habitat étudiée, il est important de déterminer quelle est la part de la variance résiduelle imputable aux autres contraintes sur la composition en espèces. C'est à ce niveau qu'on pourra mettre en évidence les éventuels facteurs stochastiques (Keddy, 1999). De plus, selon Jobling (1995), de nombreux auteurs d'ouvrages généraux concernant les poissons font l'erreur de séparer radicalement les aspects anatomiques et morphologiques des considérations écologiques et environnementales.

Selon Vadas (1990), le comportement alimentaire omnivore est souvent important en eaux douces. Les poissons omnivores ne contrôlent pas toujours de façon efficace et ciblée leurs proies potentielles. La structure des communautés en eaux douces serait essentiellement déterminée par ce comportement. Les chaînes trophiques ne sont pas si simples qu'elles en ont l'air au premier abord, car les poissons omnivores se nourrissent sur plusieurs niveaux trophiques. L'approche sous forme de guildes trophiques ne serait donc pas la meilleure dans ce contexte, les poissons n'étant pas facilement séparables en groupes fonctionnels selon leur régime alimentaire. Afin de remédier à ce problème d'autres systèmes de classification des poissons en terme de guildes aussi bien trophiques, que reproductives ou encore basées sur les conditions d'habitats ou de tolérance à certains facteurs sont proposés (Kestemont *et al.*, 2000).

Les paramètres abiotiques ne semblent pas jouer un rôle important pris isolément, mais sont d'un intérêt pratique dans leurs interactions. Dehavay et Boelen (1992) proposent un index de potentiel ichtyologique aussi bien en milieu lotique que lentique en fonction des paramètres physico-chimiques de l'eau.

La disponibilité en nourriture joue également un rôle non négligeable et ce aux différents stades du cycle vital des poissons. Une période critique pour la survie des poissons est le passage de la nourriture endogène à exogène (Penaz, 1971; Cowx, 2002). Les larves risquent de mourir de faim si la nourriture adéquate n'est pas présente à la résorption de la vésicule vitelline. Les capacités de survie sont également conditionnées par la qualité des parents et de leurs produits sexuels, ainsi que par les conditions environnementales pendant le développement embryonnaire. La mortalité durant la période critique serait intimement liée à la température de l'eau, mais les interactions des facteurs écologiques externes et internes jouent également et il est impossible de déterminer un seul facteur décisif.

Les modèles traditionnels travaillant sur des populations agrégées se sont souvent montrés insuffisants quant à leur capacité à décrire la dynamique des interactions entre les espèces ichtyologiques. Par contre, les modèles basés sur les individus ne se focalisent souvent que sur une seule espèce, et qui plus est sur certains stades. Le modèle PISCATOR, présenté par Nes *et al.* (in press), est basé sur les individus mais tente de décrire des communautés de poissons comportant de multiples espèces. Ce modèle peut être utilisé sur des cycles polyannuels pour décrire des dynamiques chaotiques, phénomènes qui ne pouvaient généralement être prédits que pour des systèmes simples et abstraits.

1.2.2. Assemblages de poissons en milieu lotique

1.2.2.1. Généralités

Les communautés de poissons en rivières se prêtent bien selon Strange et Foin (1999) à l'étude des règles d'assemblages. Les facteurs abiotiques et les interactions biologiques, influençant les communautés de poissons en eaux courantes ont été beaucoup étudiés et sont bien définis. Les vecteurs de survie plutôt que les matrices des espèces peuvent être liés aux régimes de courant, aux interactions compétitives et à la prédation. En rivières, il est semble-il possible de comprendre les assemblages de poissons en quantifiant un petit nombre de facteurs dans des combinaisons réalistes. Les invasions naturelles ne peuvent se faire logiquement que par l'amont ou l'aval, ce qui les rend plus simples à suivre qu'en milieu terrestre. Ainsi, un nombre limité de variables permet d'expliquer les fluctuations en abondances relatives des poissons en rivières.

L'eutrophisation en rivières peut affecter les chaînes trophiques. Les mesures de gestion ont des efficacités différentes selon la complexité et les niveaux présents dans les chaînes trophiques. De plus, les variations en oxygène dissous sont fortement affectées par les populations croissantes d'algues (Yang et Sykes, 1998).

Les facteurs environnementaux importants en rivières sont, selon Keddy (1999), les inondations, l'érosion et les dépôts. L'habitat le long d'un cours d'eau change constamment avec le mouvement de l'eau. Les conditions de courant ont une importance critique et sont facilement quantifiables (Strange et Foin, 1999). Dans leur étude sur les communautés suprabenthiques en rivière, Azeiteiro et Marques (1999) ont mis en évidence la prépondérance des motifs spatiaux sur les motifs temporels.

Strange et Foin (1999) constatent une influence de la densité en poissons sur la compétition des individus 0+ uniquement. L'intensité de la prédation va également jouer sur le succès de recrutement des différentes espèces. L'ordre des invasions d'espèces, le type d'interactions biotiques et le vécu différent des poissons en réponse aux conditions de débits ont un rôle important dans la survie des poissons. La prédation des poissons sur le périphyton et les plantes vasculaires est plus commune en milieu lotique. L'effet prédateur en zone pélagique lotique se restreint souvent au niveau des piscivores.

Un modèle de distribution des poissons en rivière en fonction de leurs préférences en terme de facteurs environnementaux a été mis au point par Sekine *et al.* (1997). Les facteurs pris en compte sont, entre autres, la température de l'eau, la couverture végétale, la vitesse du courant, la turbidité et l'abondance en nourriture. Ce modèle permet d'estimer au cas par cas l'influence de la préférence pour ces facteurs et de donner un poids différent aux facteurs en fonction de leur influence respective. L'action composite des différents facteurs peut également être prise en compte. La végétation est importante en terme de zone de refuge. Les poissons de petites tailles préfèrent les endroits calmes surtout en période de crues, afin d'éviter d'être drainés hors de leur habitat.

Un autre modèle prédictif, mis au point par Mastrorillo *et al.* (1998), tente de prédire la richesse spécifique locale en poissons dans le bassin de la Garonne à partir de trois variables environnementales: la distance à la source, l'altitude et la surface du bassin versant. Près de 70 % de la variation de la richesse peut être expliquée par ces trois variables. La richesse spécifique change en fonction d'un gradient longitudinal amont-aval. La richesse spécifique augmente avec la taille de la rivière et se stabilise en régions aval. Ces résultats ne sont valables qu'à une échelle locale, car pour la Seine, par exemple, la richesse spécifique décline en aval (Oberdorff *et al.*, 1993).

Le déclin graduel observé dans le cours inférieur de la Seine est une cause de la perte en habitats lotiques naturels, causée par les perturbations anthropiques plutôt que par des motifs écologiques naturels.

1.2.2.2. Larves et juvéniles

En ce qui concerne le recouvrement entre microhabitats des alevins en milieu lotique, Copp (1996) dégage trois groupes en fonction de 8 variables environnementales. Le premier groupe est composé d'ablettes et de chevaines qui ont des types d'habitats similaires pendant les phases larvaire et juvénile. Le deuxième groupe est composé de gardons, vandoises et hotus qui ont des habitats différents pendant la phase larvaire, mais accusent un recouvrement notable lors de la phase juvénile. Le troisième groupe ne comporte que le goujon qui a un recouvrement marginal avec les autres espèces aussi bien lors de la phase larvaire que la phase juvénile. Garner (1996) étudie les préférences en habitats de trois écotypes (des larves jeunes, des larves plus âgées et des juvéniles). Toutes à l'exception des ablettes restent dans des eaux d'une profondeur inférieure à un mètre et ce jusqu'à 6 m des berges quand un couvert végétal est présent. Les recouvrements en habitat seraient plutôt dus à une complémentarité dans leur utilisation qu'à de réelles agrégations.

Strange et Foin (1999) ont mis en évidence pour les rivières Nord-Américaines une relation exponentielle négative entre le recrutement des poissons 0+ et le débit mensuel moyen en mai pour les pondeurs printaniers et en février pour les pondeurs hivernaux. Le recouvrement entre habitats des juvéniles 0+ augmente notablement pendant les périodes de débit réduit, quand la quantité de structures végétales et ligneuses immergées diminue (Copp, 1996). La plupart des espèces exploitent les eaux peu profondes, alors que les ablettes préfèrent les eaux plus profondes. Les gardons 0+ soumis à un courant plus fort ont une taille et une survie plus importantes que ceux restant dans les eaux plus calmes près des berges (Pavlov *et al.*, 1990).

La température vient en second lieu en terme d'influence sur le recrutement des 0+. Les poissons de 1 an et plus sont fortement influencés par la sécheresse et les débits faibles. Des événements exceptionnels tels que des tempêtes auront également des impacts sur le recrutement à cause des débits anormalement élevés. En milieu lotique, les assemblages de poissons 0+ seraient une réflexion directe des conditions environnementales pendant la période de fraie (Jurajda, 1999). Au stade larvaire les longueurs standards diffèrent pour un même stade de développement puis convergent au stade juvénile (Copp, 1990). En milieu lotique ouvert et plus froid, la croissance des 0+ est plus faible que dans les canaux plus chauds. La croissance n'est cependant pas seulement stimulée que par des températures élevées, mais aussi par une plus grande compétition pour la nourriture et par la prédation.

Les facteurs abiotiques ne jouent pas seuls. Si les périodes de sécheresse jouent un grand rôle en réduisant les zones de nurseries, l'introduction d'une espèce piscivore (*Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802)) dans une rivière espagnole semble également affecter la dynamique des populations, allant jusqu'à être la cause dominante de l'absence d'individus 0+, preuve de l'effet direct de la prédation (Bravo *et al.*, 2001). Le comportement de reproduction serait également un facteur prépondérant en saisons pluvieuses, en automne et en hiver dans cette région en terme de régulation de la dynamique des populations.

Persat et Copp (1989) dégagent trois groupes d'alevins par Analyse factorielle de Correspondances, le premier axe correspondant à des espèces plutôt limnophiles (tanche, rotengle, perche, perche soleil, chabot et brochet), le second axe compte pour l'occurrence d'une seule espèce qui préfère un biotope plutôt lentique (épinouche) et le troisième axe classe les espèces en fonction de leur degré croissant de rheophilie des brèmes aux salmonides.

1.2.2.3. Poissons de un an et plus

Les périodes de pluie et de sécheresse, résultant également en modification des régime de courant, provoquent des variations de la densité, de la biomasse et de la distribution en classes de taille des poissons en fonction du volume d'eau présent (Bravo *et al.*, 2001). En période de haut débit les populations peuvent être dispersées vers l'aval. Ces auteurs insistent sur le fait que ces constations ne sont certainement valables qu'à l'échelle régionale des fleuves et des rivières à caractères méditerranéens. Néanmoins, sur le Danube, Rakowitz et Zweimüller (2000) ont également mis en évidence une relation directe entre le niveau d'eau et la densité en poissons sur trois périodes d'échantillonnages différentes. Les densités étaient toujours plus élevées de jour que de nuit et la répartition en classes de taille accusait également une certaine variabilité en fonction du régime de courant.

L'augmentation et la baisse du niveau des eaux se superposent à l'influence des rythmes de migrations sur la distribution de fréquences de tailles des poissons migrants. Les poissons ayant une taille entre 10 et 15 cm ont tendance à migrer vers l'amont durant la baisse du niveau d'eau. Les poissons d'une taille supérieure à 40 cm ont une tendance à migrer également vers l'amont, mais en période d'augmentation du niveau d'eau. Néanmoins, si un abaissement significatif de la température se produit durant les périodes d'observation de la migration des poissons, les activités de nage sont considérablement réduites et ce indépendamment du niveau d'eau. De plus, que Rakowitz et Zweimüller (2000) aient repéré plus de poissons nageant vers l'aval que des poissons nageant vers l'amont, lors de leur étude par des méthodes hydroacoustiques, viendrait du fait que les poissons nageant vers l'amont se tiennent plus sur le fond et sont donc plus difficilement détectables que les poissons nageant vers l'aval et qui sont plus régulièrement distribués sur la colonne d'eau.

Parmi six guildes en terme de préférence d'habitat, les régimes de courants ressortent également comme la caractéristique principale agissant sur les assemblages de poissons sur 114 espèces de poissons dans 6 rivières au Minnesota (Aarland, 1993). La gestion du débit des rivières est mise en avant comme préoccupation principale à avoir pour la préservation de la diversité et de l'intégrité des communautés de poissons. Par contre, Lucas (2000) a trouvé une corrélation positive entre la tendance des cyprinidés (chevaines, vandoises et gardons) à migrer vers l'amont avec la longueur de l'éclairement, mais ni avec la température moyenne journalière, ni avec le débit moyen journalier. Les chevaines adultes migrent essentiellement la nuit, alors que les autres espèces migrent sur une grande variété de périodes. Les cyprinidés de repeuplement juvéniles migrent essentiellement la journée. Les barbeaux effectuent une migration vers l'aval lors de forts débits en été dans un comportement de "homing", mais les déplacements sont moins fréquents en automne ainsi que le "homing". Les mouvements des poissons sont une composante importante à prendre en compte dans l'étude des variations spatiales dans la distribution des poissons dans les rivières de plaines.

Les ordres de grandeurs et les distributions de la biomasse en poissons sont importants pour la détermination des flux d'énergie et de nutriments. Néanmoins, la modélisation est rendue incertaine à cause de la mobilité des poissons. L'abondance et la composition en espèces varient sur des échelles spatiales liées aux paramètres physiques et biotiques du milieu. L'abondance locale en poissons est susceptible de changer aussi bien sur des échelles spatio-temporelles longues que courtes. Ces changements peuvent être causés par des perturbations de l'écosystème ou par des réponses à des marqueurs environnementaux (Lucas *et al.*, 1998).

Les captures de gardons et de chevaines en rivières sont généralement moindres la nuit, ce qui est mis en relation avec la présence moindre de proies pendant la nuit également (Garner, 1996). Par contre, l'utilisation des habitats reste constante de jour comme de nuit avec une préférence pour les eaux un peu plus profondes la nuit. L'utilisation des habitats à *Nuphar lutea* (L.) par les gardons augmente légèrement la nuit. Les chevaines par contre évitent ces habitats au profit de zones à macrophytes émergées et à couverture algale, de jour comme de nuit. Sheldon et Meffe (1993) constatent que les poissons ingèrent des proies toujours plus grandes en fonction de leur taille et que cela s'accompagne en rivières par une augmentation de la prise alimentaire plus proche de la surface.

Les variables influençant la densité en poissons à l'échelle des microhabitats diffèrent selon les espèces (Reyjol *et al.*, 2001). La profondeur de l'eau est importante pour la truite (*Salmo trutta* L.) et la loche (*Barbatula barbatula* L.), alors que le vairon (*Phoxinus phoxinus* L.) est plus affecté par la vitesse de l'eau.

Les autres variables ne semblent, à cette échelle, n'avoir que des contributions mineures. A l'échelle des microhabitats les débits naturels et régulés ont un rôle important en terme de diversité en poissons.

1.2.3. Assemblages de poissons en milieu lentique

1.2.3.1. Généralités

Les nombreuses études réalisées sur les communautés de poissons en lac se basent sur les chaînes trophiques (Figure 1-4) et les inter-relations entre les différents compartiments de ces dernières (Carpenter et Kitchell, 1993).

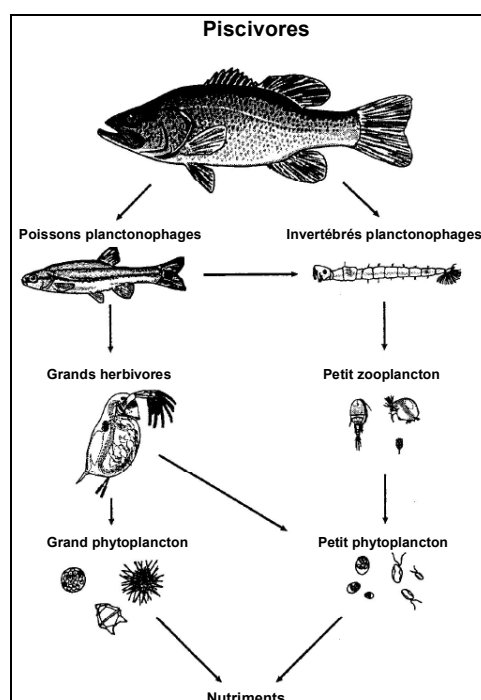


Figure 1-4: Illustrations des interactions majeures dans la cascade trophique d'un lac expérimental. Les relations avec les protozoaires et les bactéries non représentées sur ce type de schéma simplifié ne sont cependant pas à négliger (Carpenter et Kitchell, 1993).

Il est en règle générale également fait référence aux paramètres et à la productivité de leur environnement (Rieman et Myers, 1992). Les interactions trophiques et les effets top-down semblent souvent clairs en lacs naturels (Dettmers *et al.*, 1996). Les piscivores contrôlent les planctonophages qui consomment le zooplancton. Le zooplancton brouteur de grande taille (*Daphnia* spp.) est généralement abondant.

Dans les grands lacs, il y a de bonnes opportunités pour les assemblages de poissons pour autant qu'ils répondent à certaines caractéristiques. La coexistence entre espèces omnivores et plus spécialisées est tout à fait possible. Le recrutement des espèces communes est régulier. Le changement de niches ontogéniques est nécessaire à certaines espèces pour qu'elles puissent croître correctement (Holmgren et Appelberg, 2000). La répartition spatiale des espèces est le plus souvent liée à la disponibilité en nourriture, en lieux de pontes adéquats, ainsi qu'à la compétition intra et interspécifique et à la prédation (Sandlund *et al.*, 1985).

Les poissons ont en lac un effet majeur sur la structure des chaînes alimentaires et la qualité de l'eau (Jeppesen *et al.*, 2001). Par l'analyse des restes zooplanctoniques contenus dans les sédiments, les variations en abondance des poissons planctonophages et piscivores du lac Skanderbog au Danemark ont pu être extrapolées sur deux siècles. L'abondance en zooplanctonophages était élevée jusqu'à l'introduction du sandre en 1903/1904. D'autres réductions ont suivi suite à l'abaissement de la charge en phosphates en 1974 et à l'enlèvement de poissons de 1983 à 1985. Actuellement les stocks sont dominés par les gardons, les brèmes et les petites perches, alors que les sandres sont les principaux piscivores. Apparemment les communautés ont peu changé depuis 1927. La dominance précoce de poissons planctonophages et benthophages reflète l'eutrophisation également précoce de ce lac à cause de l'urbanisation de son bassin versant. Ce type d'étude reflète bien l'utilité de connaître l'histoire de l'évolution des communautés de poissons sur des échelles temporelles plus ou moins longues afin de mieux comprendre la structure actuelle de ces communautés.

Les changements des facteurs environnementaux produisent des impacts divers sur les assemblages de poissons en milieu lentique (Cowx, 2002). Les espèces de grande taille ont tendance à disparaître et les espèces plus petites et plus opportunistes deviennent plus abondantes. Parmi les facteurs influençant la répartition des poissons dans les lacs, on pourra citer l'eutrophisation. Le phosphore inorganique a une faible disponibilité et a un caractère limitant pour la production primaire. Tout apport extérieur aux systèmes entraîne une augmentation de la productivité primaire par enrichissement en nutriments. L'eutrophisation est un phénomène qui est observé dans des plans d'eau qui reçoivent d'importants apports en nutriments dus essentiellement aux écoulements provenant de l'agriculture et des eaux usées (Vezjak *et al.*, 1998). Ce phénomène se caractérise souvent par des blooms d'algues vertes ou bleues et par d'une réduction drastique de la concentration en oxygène dissous, qui rendent la vie difficile, voire impossible à de nombreuses espèces de poissons et de zooplancton. Au début cela peut avoir un effet positif en augmentant la productivité piscicole (Cowx, 2002).

Mais, à la longue cela peut mener à une perte de poissons à cause des concentrations létales en oxygène dissous dans l'hypolimnion. La figure 1-5 illustre les changements principaux se produisant lors du phénomène d'eutrophisation dans un lac des régions tempérées nord.

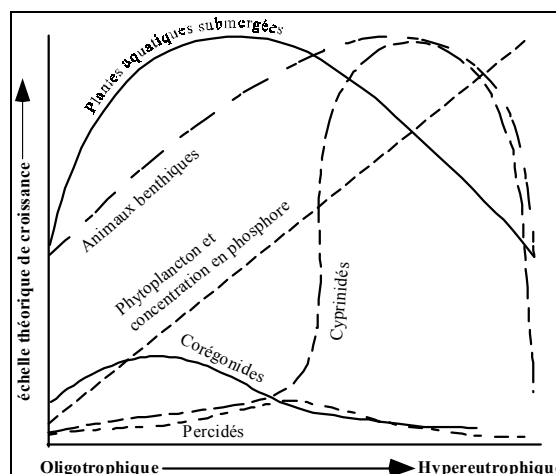


Figure 1-5: Changements généraux se produisant dans des lacs des régions tempérées Nord en cas d'eutrophisation. La récolte de poissons augmente généralement, mais les cyprinidés sont moins désirables d'un point de vue commercial que les salmonidés (d'après Hartmann, 1977).

En terme de pêches commerciales les perches et les corégones lavarets représentent 80 à 90 % des captures. Suite à l'eutrophisation du lac de Constance les captures de perches sont passées de 9 % sur la période de 1920 à 1940 à 35 % des captures sur la période de 1970 à 1990 (Gerster *et al.*, 1995). L'accroissement des stocks de perches est à mettre en relation avec l'augmentation des ressources en nourriture et l'élargissement de leurs habitats suite à la colonisation des berges par des macrophytes. Il n'y a pas d'interaction significatives entre l'augmentation des captures de perches et la diminution de la sous-espèce *C.l. wartmanni* Bloch, par contre il y a une interaction significative avec la sous-espèce *C.l. macrophthalmus* Nüsslin (Hartmann, 1975).

La superficie et le statut trophique ont une influence dominante sur les paramètres des assemblages de poissons en lac, mais les impacts des activités anthropiques sont difficiles à prédire (Schulz *et al.*, 1999). Mooij (1992) constate une augmentation de l'abondance relative en brèmes et en sandres en fonction de l'eutrophisation. Suite à l'eutrophisation croissante, on assiste aussi bien dans les lacs nord-américains qu'européens à une augmentation de l'abondance et de la diversité en poissons en zone littorale, accompagnée d'un appauvrissement en zone pélagique.

Les poissons omnivores peuvent affecter la production en carbone organique dissous par l'excrétion de zooplancton dans des lacs eutrophes peu profonds (Otsuki *et al.* 2000). Ils diminuent la densité en zooplancton de grande taille ($>100\ \mu\text{m}$) et la concentration en chlorophylle *a* augmente. La décroissance rapide en chlorophylle *a* qui s'en suit est rapidement suivie par une augmentation du carbone organique dissous total.

L'excrétion du zooplancton de petite taille ($<100\ \mu\text{m}$) favorise également la production en carbone organique dissous dans les lacs eutrophes. Sagahashi *et al.* (2001) ont montré par modélisation que l'enlèvement de 90 % des brèmes du lac Balaton en Hongrie pourrait temporairement abattre la croissance des algues par une régulation bottom-up, mais l'effet ne semble pas pouvoir perdurer dans ce bassin. La réduction des apports en phosphore semble la mesure la plus efficace pour la réduction de la croissance algale, alors que le dragage des sédiments du lac semble la mesure la plus appropriée pour à la fois accélérer la croissance des poissons et réduire la croissance des algues.

1.2.3.2. Larves et juvéniles

Mooij *et al.* (1994) proposent de prédire le taux de croissance des juvéniles dans les lacs à partir de la température de l'eau. Néanmoins, il faudrait aussi tenir compte des conditions alimentaires. La croissance des planctonophages 0+ est directement limitée par la température. Les conditions alimentaires deviennent limitantes si la biomasse en zooplancton est inférieure à $80\ \mu\text{g}$ poids sec/l. Pour les grémilles, poissons benthophages, la température et la croissance ne sont pas corrélées, mais la croissance est limitée par l'abondance en nourriture benthique. Les poissons ayant un comportement de pondeurs multiples sont peu sensibles à la température. Le sandre devient plus vite piscivore lors des années plus chaudes. C'est la différence entre la taille de la proie et du prédateur qui importe. Selon Eklöv (1997), la distribution spatio-temporelle des perches et des brochets est liée à la complexité de leur habitat et à l'abondance en proies. L'abondance en sandres 0+ peut être positivement corrélée à la température de l'eau en mai/juin, mais pas aux fluctuations du niveau de l'eau (Lappalainen *et al.*, 1995).

Kjellman *et al.* (2001) mettent en évidence une corrélation entre l'abondance et la taille des perches et des sandres 0+ et la température de l'air. Le recrutement a lieu plus tôt lors des années chaudes. En juillet ces auteurs ont trouvé une corrélation négative entre la température et l'abondance, ce qui indique que les poissons quittent plus tôt la zone littorale lors des années plus chaudes. Lors des étés plus froids les perches et les sandres 0+ étaient plus petits et moins abondants.

Des pH bas peuvent avoir des conséquences sur la mortalité et les éclosions chez de nombreux poissons, dont les brochets et les gardons (Popp *et al.*, 1996; Duis et Oberemm, 2000; Keinänen *et al.*, 2000). De même, chez les perches le développement des gonades et la ponte sont retardés en cas de pH bas (Rask *et al.*, 1990). Les cyprinidés sont de bons compétiteurs au stade juvénile en comparaison avec les perches dans des lacs à productivité élevée, mais ils sont sensibles à des valeurs basses de pH (Holmgren et Appelberg, 2000). Lors de compétitions sévères au stade juvénile, relativement peu de perches vont passer au stade benthophage, alors que les gardons et les autres cyprinidés vont atteindre plus rapidement une taille suffisante pour échapper à la prédation.

Une modélisation mise au point par McDermot et Rose (2000) montre que les larves sont influencées par la compétition, les poissons d'un an par la prédation et les juvéniles 0+ par ces deux composantes en même temps. La croissance des adultes dépend de la densité chez les planctonophages et positivement liée à la biomasse en poisson fourrage pour les piscivores. Différents modes de gestion ont été simulés (augmentation des piscivores, élimination des planctonophages, ...), mais aucun n'a fourni de résultats satisfaisants. Les repeuplements envisagés n'auraient eu que peu d'effet sur la consommation du zooplancton, n'auraient pas augmenté de façon significative la longueur moyenne des piscivores ou changé la composition des communautés de poissons.

1.2.3.3. Poissons d'un an et plus

Holmgren et Appelberg (2000) ont étudié les communautés ichthyologiques dans 161 lacs naturels suédois. Sur les 30 espèces trouvées, seuls les perches, les brochets et les gardons étaient présents dans plus de 75 % des lacs échantillonnés. Les autres espèces n'étaient jamais présentes dans plus de 40 % des lacs visités. Dix-neuf espèces ont été capturées dans au moins 5 lacs. Les sandres, saumons de fontaine, brèmes, truites et carassins montrent une biomasse relativement élevée quand ils sont présents. Au lac de Constance, Gerster *et al.* (1995) comptent 35 espèces. Néanmoins les perches et les corégones représentent à eux-seuls de 80 à 90 % des captures. Dans ce même lac Fisher et Eckmann (1997) comptent 33 espèces dont 19 (58 %) ne sont capturées qu'en zone littorale.

Dans des zones plus polluées l'abondance en ablettes et en grémilles est plus forte, alors que les corégones sont plus nombreux dans les sites intermédiaires ou de référence. Les berges rocailleuses sont dominées par les chabots, loches et vairons. Les densités sont moindres dans les sites pollués et maximales dans les sites intermédiaires. Les vairons semblent les plus sensibles à la pollution, vu leur absence dans les sites les plus atteints. Après amélioration de la qualité de l'eau, l'abondance en perches augmente, alors que celle des grémilles diminue et les populations de corégones montrent des signes de reprises (Karels et Niemi, 2002). Les populations décrites sont typiques d'un lac modérément pollué.

Holmgren et Appelberg (2000) ont répertorié 7 variables environnementales ayant un effet significatif sur l'occurrence des espèces ichthyologiques en lacs naturels, à savoir: la conductivité, la température, la surface, la latitude, l'altitude, la profondeur Secchi et la profondeur maximale. Il y a une séparation entre les poissons d'eau froide et les cyprinidés sur un gradient combiné géographique et de productivité.

Un pH bas peut également être un facteur de prédiction de l'occurrence des espèces ichthyologiques. Les poissons sont influencés différemment par les facteurs environnementaux selon leurs classes de taille. La biomasse des petits planctonophages est corrélée à une conductivité et à un pH élevés alors que leur contribution relative est uniquement reliée au pH indépendamment de la conductivité. La biomasse des planctonophages de taille moyenne (ablettes, corégones et éperlans) est plutôt corrélée à la superficie du lac. Ce sont des zooplanctonophages pélagiques obligés, contrairement aux omnivores à la fois benthiques et pélagiques comme les perches et les gardons.

Certains éléments peuvent aussi présenter un effet toxique sur les organismes aquatiques. C'est le cas de l'ammoniac (NH_3) sous sa forme non ionisée. Lorsque le pH de l'eau augmente le pourcentage de NH_3 non ionisé augmente également. La concentration est 10 fois supérieure lorsqu'on passe de pH 8 à 9 (Francisco *et al.*, 1999). Un pH de 10 représente le maximum de tolérance pour le gardon, alors que les carpes, les tanches et brochets ne survivent pas à une exposition prolongée à des pH de 10,5 à 11. En ce qui concerne les teneurs en ammoniac non ionisé, la valeur de référence généralement admise pour les poissons est de 0,02 mg/l. Cette valeur correspond au seuil pour les salmonidés, bien que la truite arc-en-ciel puisse survivre à des concentrations de l'ordre de 0,13mg/l. Des teneurs de 0,15 mg/l affectent sa croissance. Sur de longues périodes d'exposition la limite supérieure de tolérance des salmonidés est fixée de 0,016 à 0,021 mg/l. Les CL_{50} sont de 0,35 mg/l pour les perches et de 0,42 mg/l pour les gardons. Les tanches et les carpes survivent à des expositions de courte durée de 2 mg/l. Leur CL_{50} est respectivement de 1,15 à 1,96 mg/l.

Les changements en terme d'abondance relative, variabilité et stabilité des assemblages de poissons à long terme sont corrélés aux variations de températures moyennes annuelles (Casselman *et al.*, 1999). Fang *et al.*, (1999) considèrent que la température de l'eau et la disponibilité en oxygène dissous sont deux facteurs exerçant de fortes contraintes sur l'habitat des poissons. Les exigences en habitats sont différentes selon qu'on a affaire à des assemblages de poissons d'eaux froides, fraîches ou chaudes. Minns *et al.* (1999) proposent une classification des habitats littoraux des poissons en fonction des caractéristiques du milieu. Les variables retenues sont la profondeur, la nature du substrat et le couvert végétal. Il est également tenu compte des préférences thermiques (eaux froides, fraîches et chaudes) des poissons.

Bradbury *et al.* (1999) retiennent les mêmes paramètres concernant les besoins en terme d'habitats lacustres des poissons, ces besoins variant avec le cycle de vie de ces derniers. Les migrations horizontales des poissons dans un lac oligotrophe montrent une régularité journalière. L'abondance relative en zone pélagique augmente au crépuscule, culmine pendant la nuit et diminue à l'aube. Par contre, les variations sont beaucoup plus importantes pendant la journée. Les variations horizontales et verticales seraient toutes deux influencées par les cycles lunaires (Comeau et Boisclair, 1998). Pour Stefan *et al.* (1995) l'habitat a une importance capitale pour les assemblages de poissons dans différents plans d'eau. La température et l'oxygène dissous sont de bons indicateurs des habitats et sont considérés comme les paramètres de qualité d'eau affectant le plus significativement la survie et la croissance des poissons en lac.

Rieman et Myers (1992) ont montré que, dans un plan d'eau oligotrophe, la croissance d'*Oncorhynchus nerka* (Waldbaum, 1792) dépend de la densité en poissons mais aussi de la productivité de leur environnement. Ils ont démontré un ralentissement de la croissance avec l'augmentation de la densité en poissons, qui est clairement liée au nombre et à la taille du zooplancton qui subit une prédation sélective. Néanmoins, il faut une densité seuil en poissons (de 1000 à 5000 poissons/ha) pour que ces effets puissent être mis en évidence. De plus, il y a des différences selon les classes d'âges. Dettmers *et al.* (1996) ont à leur tour estimé qu'une densité supérieure à 40 individus par litre en daphnies est nécessaire pour contrôler efficacement le phytoplancton.

Les poissons prédateurs semblent avoir un effet plus marqué sur les chaînes trophiques en milieu benthique lentique que lotique (Vadas, 1990). En milieu pélagique, les effets des prédateurs se font sentir sur tous les niveaux trophiques autochtones. Souvent les piscivores potentiels (truites, perches et saumons de fontaine) sont plus nombreux que les piscivores stricts (brochets et sandres). Les interactions intra et interspécifiques jouent également sur la distribution et le comportement des poissons en lac, comme le montrent Eklöv et Persson (1995) dans leur étude sur les interactions entre les perches piscivores, les perches juvéniles et les gardons en lac ou encore Eklöv et Harmin (1989) étudiant les interactions entre les brochets, les perches et les rotengles. Ainsi le cannibalisme exercé par les adultes de perches et de brochets peut être responsable de la majorité des pertes en larves et juvéniles de leur propre espèce (Treasurer *et al.*, 1992).

Vijverberg *et al.* (1990) étudient les interactions entre les poissons des différentes guildes trophiques dans le lac Tjeukemeer aux Pays-Bas. Les piscivores sont représentés par le sandre, le planctonophage facultatif prédominant est la brème et le planctonophage obligé est l'éperlan.

Les ressources alimentaires principales sont le zooplancton représenté par *Daphnia hyalina* Leydig, 1860 et les copépodes cyclopoïdes, par contre les petits cladocères ne sont quasiment pas utilisés. Les sandres consomment jusqu'à 90 % de la production des poissons 0+, essentiellement des éperlans. Les 0+ sont la composante la plus instable de ce système. Les poissons consomment jusqu'à 40 % de la production zooplanctonique totale sur un an, dont 70 % de zooplancton de grande taille.

En juin les brèmes peuvent consommer jusqu'à 100 % de la production de *D. hyalina*. En juillet la pression de prédation des 0+ sur le zooplancton de grande taille devient maximale jusqu'à une élimination presque complète de ce dernier. Ses effectifs ne commencent à remonter qu'en août et septembre. Le zooplancton de petite taille est plutôt consommé par les grands macroinvertébrés. Lorsque le recrutement en 0+ est élevé, les brèmes passent plus rapidement à un régime benthique, ce qui implique un ralentissement de la croissance de brèmes de plus d'un an, car les invertébrés benthiques sont relativement rares dans ce type de milieu.

Dans la zone pélagique de lacs eutrophes le copépode cyclopoïde *Cyclops vicinus* Uljanin 1875 est souvent très commun, alors qu'*Acanthocyclops robustus* Sars, 1863 et *Diacyclops bicuspidatus* (Pesce & Galassi, 1985) sont plus rares (Maier, 1998). Les femelles de *A. robustus* et de *D. bicuspidatus* de plus grande taille sont fort sensibles à la prédation par les poissons, ce qui compromet leur succès en zone pélagique des lacs eutrophes où les poissons sont abondants. Les gardons et les ablettes ont un comportement différent et utilisent différemment les habitats, ce qui dépend de leur faculté à reconnaître et à capturer leurs proies et de la densité de celles-ci. Les capacités visuelles des ablettes sont supérieures à celles des gardons. Ainsi les gardons deviennent benthophages et détritivores alors que les ablettes restent zooplanctonophages. En ce qui concerne les perches, le nanisme n'est pas génétique, car en milieu fermé, un effet de groupe peut inhiber la croissance au-delà de 2 à 3 ans. De plus l'eutrophisation favorise indirectement la densité en perche (Hoestlandt, 1980).

1.2.4. Comparaison entre milieu lotique et lentique

En milieu naturel, la transition entre lacs et rivières est une zone importante avec une richesse spécifique élevée (Lim *et al.*, 1999). Ces auteurs mettent en évidence trois communautés distinctes: celle de lacs (comportant des perciformes et des siluriformes), celle des rivières (comportant des pleuronectiformes, des cypriniformes, des clupéiformes et des siluriformes) et celle de la zone de transition formée par le canal principal, un ancien lit de la rivière et une noue (cypriniformes, siluriformes et osteoglossiformes).

Les milieux lotiques et lentiques ont en fin de compte beaucoup de points communs en terme de structures des assemblages de poissons. Les facteurs tant abiotiques que biotiques ont une influence importante sur les communautés de poissons. Des facteurs comme la température, le pH, le couvert végétal, la profondeur, l'oxygène dissous sont importants dans les deux milieux. Les interactions interspécifiques aux différents niveaux des chaînes trophiques et la disponibilité en nourriture et en habitats adéquats sont indispensables au bon fonctionnement aussi bien des assemblages de poissons en lacs qu'en rivières.

Néanmoins, plusieurs différences peuvent être mises en évidence :

Les eaux lentiques seraient plus sensibles aux dommages causés par l'eutrophisation que les rivières (Cowx, 2002). L'eutrophisation peut prendre des allures plus catastrophiques, en particulier dans les lacs où les temps de séjour des masses d'eau sont beaucoup plus longs que dans les systèmes lotiques. En milieu lentique, la désoxygénation des couches profondes est également plus commune en cas d'eutrophisation.

Le recouvrement en habitats pour les 0+ est plus faible pour les cyprinidés en milieu lentique européen qu'un milieu lotique (Copp, 1996). L'hétérogénéité en habitats semble plus importante en rivière qu'en lac. Le facteur d'habitat ayant une influence sur les assemblages de poissons en rivières par rapport au milieu lacustre est manifestement le courant. Les conditions environnementales sont susceptibles de varier plus rapidement et sur des échelles spatiales plus courtes en rivières qu'en lac, ce qui se reflète logiquement sur la stabilité des assemblages de poissons. De plus, les assemblages de poissons en rivières semblent plus modulés par les allées et venues des poissons migrateurs que cela n'est le cas en lac. Au niveau des caractéristiques mêmes des poissons, on peut noter qu'il y a une différence significative entre le taux de croissance en milieu lotique et en milieu lentique (Wieser *et al.*, 1988). En milieu lotique d'eau tiède (Danube), la croissance est rapide directement après l'éclosion puis subit un ralentissement régulier. En milieu lentique d'eau froide la croissance est lente directement après l'éclosion puis subit une augmentation.

1.3. Lacs de barrage en tant qu'hybride environnemental entre les milieux lentiques et lotiques

1.3.1. Habitat barrage

Les lacs de barrage sont des retenues artificielles d'origine anthropique. On peut néanmoins signaler que les êtres humains n'ont pas le monopole de la construction de barrages. De nombreux petits barrages existent par exemple, en Amérique du Nord et au Canada, dus à l'activité des castors (Keast et Fox, 1990). Le tableau I-I reprend des données générales sur les barrages. La tradition de construire des barrages daterait de plus de 2000 ans.

Les barrages les plus anciens connus sont ceux d'Anuradhapura au Sri Lanka et celui d'Angkor Watt au Cambodge. La Chine est le pays contenant le plus de barrages dans le monde (19.000 grands barrages) suivi des Etats Unis (5.500 grands barrages). Des années 50 à 70, les barrages étaient construits à un rythme de 1000 par an. Dans les années 90, ce chiffre est tombé à 260 par an. Le plus grand barrage au monde est celui de Volta au Ghana Akasombo (8.500 km², soit 4 % du territoire national). Actuellement, une quantité d'eau équivalente à un tiers de celle présente dans l'atmosphère terrestre est stockée dans les réservoirs. Certains sont de taille si importante qu'ils sont visibles de l'espace.

Tableau I-I : Données générales sur les barrages au niveau mondial d'après International Rivers Network (<http://www.irn.org>)

Nombre total de barrages	800.000
Nombre de grands barrages (15 m de haut)	> 40.000
Nombre de barrages majeurs (150 m)	> 300
Surfaces inondées par les barrages	> 400.000 km ² (0,3 % des terres)
Nombre de barrages de plus de 50 ans	5.000

Les réservoirs sont construits afin de répondre à différents besoins de la population. Selon le dernier rapport de la commission mondiale des barrages (novembre 2000) environ 19 % de l'électricité générée dans le monde l'est par des barrages. Cinquante pour-cent des barrages servent à l'irrigation. Ainsi 271 millions d'hectares dans le monde sont irrigués par des barrages, soit 30 à 40 % des terres irriguées dans le monde. Un même barrage peut remplir plusieurs fonctions à la fois. Il pourra servir de réservoir d'eau, que ce soit pour l'eau potable, l'irrigation ou la régulation des débits des rivières. Le volume total d'eau douce prélevée à l'échelle mondiale est estimé à 3800 km³ par an. Cette valeur a doublé en 50 ans. La consommation d'eau est estimée à 50 l par personne et par jour, ce qui correspond de 4 à 14 fois plus qu'il y a 50 ans selon la région géographique considérée. Les besoins en eau des barrages au niveau mondial se répartissent de la façon suivante : 67 % pour l'agriculture, 19 % pour l'industrie, 9 % pour les municipalités et les zonings. De plus 5 % sont perdus par évaporation. La commission estime que les besoins à des fins d'irrigation subiront une augmentation de 15 à 20 % d'ici 2025.

La plupart des barrages ont également comme rôle la production d'énergie électrique. Différents modes de production d'électricité existent à ce niveau. L'aménagement hydroélectrique du Pouget et le barrage de Pareloup dans l'Aveyron (France) tirent profit d'une dénivellation existante. L'eau est emmagasinée pendant les saisons de moindre besoin en électricité, pour être utilisée pendant les périodes de plus forte demande, principalement en hiver (EDF Production Transport - Energie Midi-Pyrénées, 1994).

Dans les régions montagneuses, des aménagements de ce type à haute pression sont possibles. Mais les régions hautement industrialisées du bassin de la Ruhr, du pays liégeois, des bassins sarrois et lorrain ainsi que l'agglomération luxembourgeoise ne bénéficient pas des conditions topographiques et hydrologiques favorables à la réalisation de barrages classiques. Certaines centrales dans ces régions sont de ce fait munies d'un système de pompage à cycle journalier en circuit fermé. Ce type de barrage est de plus en plus répandu dans le monde. La centrale de pompage produit de l'énergie électrique aux heures de pointe en utilisant les réserves en eau préalablement accumulée dans un ou plusieurs (généralement deux) réservoirs supérieurs. Ceux-ci sont remplis par pompage durant les périodes de consommation réduite (nuits et week-end) à partir d'un réservoir inférieur. Les barrages de Coö sur l'Amblève et de Vianden sur l'Our sont de ce type (Ministère des Travaux Publics, 1985; Société Electrique de l'Our, 1989). D'autres barrages sont construits spécifiquement pour fournir une réserve suffisante à un type d'industrie dans sa région, comme par exemple, le barrage de la Gileppe supposé soutenir l'industrie lainière. D'autres encore servent à l'alimentation en eau d'agglomération et de zonings industriels. Finalement, on peut citer les barrages ayant comme principale fonction le soutien du débit de canaux ou de rivières canalisées, comme par exemple le complexe des barrages de l'Eau d'Heure qui soutient le débit de la Sambre.

A côté de ces buts premiers de la construction des barrages, d'autres activités se sont développées, telles que la pêche, la natation et les sports nautiques. De plus, les lacs de barrage sont des éléments paysagers et écologiques importants. Une flore et une faune inféodées au milieu aquatique ont pu s'y développer, ces lacs sont devenus des aires de repos et de reproduction pour de nombreuses espèces, telles que les oiseaux, les batraciens et les poissons. Une dégradation de la qualité de l'eau des barrages par eutrophisation n'a pas que des impacts sur l'écologie, mais également sur les aspects commerciaux. Le traitement et la filtration des eaux à usage domestique deviennent de plus en plus onéreux. L'eau peut avoir un goût ou une odeur désagréables et peut même être toxique. Tout cela sans compter la diminution des activités touristiques et halieutiques.

1.3.2. Assemblages de poissons en réservoir

1.3.2.1. Généralités

Les barrages sont des milieux artificiels, relativement récents, qui ont généralement fait l'objet de nombreux repeuplements et introductions de poissons. Dans ce genre de milieu cohabitent des poissons natifs et introduits. Ces assemblages d'espèces ichtyologiques n'existent pas depuis longtemps d'un point de vue évolutif.

Ces différentes populations n'ont pas eu une évolution à long terme commune, comme cela serait le cas pour un lac naturel. Selon Hubert et O'Shea (1992), on ne dispose que de peu d'informations, concernant la répartition et l'utilisation des ressources disponibles pour les poissons dans les réservoirs créés par l'homme. De nombreuses études avaient pour objet la détermination des critères de répartition en zone littorale (Gelwick et Matthews, 1990), essentiellement pour des poissons de petite taille et durant une période restreinte (Hubert et O'Shea, 1992). Par contre, peu d'études seraient réalisées à ce sujet sur les poissons de grande taille en zone pélagique. Les répartitions temporelle et spatiale en fonction des habitats et des ressources alimentaires dans les lacs naturels, où les populations ichthyologiques ont coévolué, sont supposées permettre la coexistence à long terme des espèces. Par extension, on peut donc supposer que les espèces susceptibles de survivre à long terme dans les lacs artificiels sont probablement celles qui ont des besoins en habitats et en nourriture différents (Hall et Werner, 1977; Mahon et Balon, 1977; Werner *et al.*, 1978; Stang et Hubert, 1984; Lyons, 1987).

Selon Glowacki et Penczak (2000), parmi les multiples causes de la diminution de la richesse spécifique des poissons en rivières, la construction des barrages prévaut sur les autres aménagements, tels que la régulation, la canalisation ou les écluses. Les communautés de poissons en lacs de barrages sont largement artificielles et reconstituées. Les effets de la construction des barrages sur les poissons non-migrateurs, année après année, sont difficiles à détecter. Les causes naturelles, souvent climatiques, viennent masquer ou mimer les effets anthropiques. Ces auteurs présupposent que les effets négatifs d'un barrage s'accumulent avec le temps. Sur les 11 ans de leur étude, le nombre d'espèces a diminué de deux à trois fois en aval du réservoir. Les espèces qui se sont le mieux adaptées dans le réservoir étudié par ces auteurs sont le gardon et la grémille. La richesse spécifique n'a pas chuté brusquement après la construction du barrage, mais a continué à diminuer progressivement suite à l'effet cumulatif des stress, bien que ceux-ci soient restés du même ordre au cours de l'étude.

Ainsi, Horeau *et al.* (1997), dans leur étude sur l'impact de la construction du barrage de Petit Saut en Guyane, n'ont pas constaté d'effets extrêmement dévastateurs durant les deux ans suivant la mise sous eau. Ils constatent les effets suivants: disparition de la faune d'eau courante (éphémères, trichoptères, diptères, odonates, crustacés décapodes), production biologique lacustre élevée dans l'épilimnion durant les premiers mois (80.000 ind./m² de zooplancton), augmentation de la diversité en zooplancton (cladocères détritivores, puis plancton phytoplanctonophage suivant le développement du phytoplancton), bonne utilisation des nouvelles ressources par les poissons, en aval la faune est remplacée par du zooplancton venant du lac, la faune benthique subit un enrichissement par de la matière organique du lac, mais la zone littorale est biologiquement absente.

Dans les lacs de barrage les interactions trophiques sont souvent moins claires (Rieman et Myers, 1992). Les piscivores sont souvent peu nombreux et ne contrôlent pas efficacement les planctonophages, leur fécondité est élevée, leur croissance rapide et leur vulnérabilité limitée. Ce qui explique les abondances souvent élevées de poissons tolérants comme les gardons ou les brèmes. Ces espèces ne sont en effet pas exclusivement zooplanctonophages, mais sont aussi phytophages et détritivores. Elles peuvent donc se maintenir à des densités relativement élevées même après le déclin estival de zooplancton. Certains poissons sont capables de s'adapter et de changer de compartiment trophique après la construction d'un barrage en passant d'un régime macroinvertivore à un régime zooplanctonophage (Horeau *et al.*, 1997).

La présence d'un barrage peut même aller jusqu'à la réduction de la diversité spécifique et génétique des poissons en barrant les rivières, comme cela a été démontré pour le poisson-chat africain, *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) (Volckaert *et al.*, 2000). Les effets de l'eutrophisation sont plus difficiles à évaluer, car le calcul du statut trophique des réservoirs par les indices classiques (Vollenweider, 1976; OCDE, 1982) ne semble pas valable. Ces méthodes ont, en effet, été mises au point pour des milieux lenticques naturels (Sivadier *et al.*, 1994).

1.3.2.2. Larves et juvéniles

Les études sur les stades larvaires ou juvéniles en barrage semblent peu nombreuses par rapport à celles réalisées sur les stades adultes. Elles ne concernent souvent qu'une, à la rigueur quelques espèces dans le cadre ponctuel d'études d'interactions, de régime alimentaire ou de préférence en habitat.

Parmi les facteurs influençant les stades jeunes, les variations du niveau des eaux pendant la période de fraie des espèces présentes peut avoir un impact considérable. Les frayères sont découvertes et ceci compromet les éclosions et par conséquent le recrutement (Francisco et Ray, 1994). Les zones de nurseries peuvent aussi disparaître de façon trop brusque, pour que les larves et juvéniles s'y adaptent. Les préférences des gardons pour les branches de genévriers et d'épicéa pour la ponte, par rapport aux perches qui préfèrent les branches de bouleaux et de conifères permettent de contrôler la densité et la structure des communautés de juvéniles en réservoirs (Zalewski et Frankiewicz, 2002).

Garvey *et al.* (1998) analysent les variations spatio-temporelles des juvéniles de plusieurs espèces ichthyologiques dans un petit réservoir très productif à la lumière de la compétition interspécifique pour le zooplancton et de la prédation tout en gardant à l'esprit que d'autres facteurs biotiques et abiotiques peuvent jouer, ces facteurs ne s'excluant pas mutuellement. Ces constatations peuvent servir à la prédiction des assemblages en réservoirs, bien que les interactions soient susceptibles de varier d'un système à l'autre.

Des événements se déroulant dans la zone limnétique en début de saison sont potentiellement capables d'influencer les interactions en zone littorale plus tard dans l'année. Ces interactions peuvent varier entre réservoirs et entre années d'étude. Garvey et Stein (1998) dans leur étude sur les interactions entre *Dorosoma cepedianum* (Lesueur, 1818), *Lepomis macrochirus* (Rafinesque, 1819) et *Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802) au stade larvaire montrent que la croissance de ces derniers est plus variable dans les réservoirs dominés par *D. cepedianum* que dans ceux dominés par *L. macrochirus*. Dans ces mêmes milieux Dettmers et Stein (1996) constatent que les larves de *D. cepedianum* ne commencent à influencer la production de zooplancton dans des réservoirs à haute productivité seulement après qu'un pic de biomasse en zooplancton ait eu lieu, même quand la densité en larves est importante. Par contre, la consommation par les juvéniles réduit considérablement le zooplancton. Des densités très faibles en larves ont des effets variables sur le zooplancton quand la productivité de ce dernier est faible.

1.3.2.3. Poissons d'un an et plus

Le nombre d'espèces présentes en milieu lacustre est selon Keast et Fox (1990) directement lié à la surface du plan d'eau, ceci en partant du principe que l'hétérogénéité en habitat augmente avec la surface. Cette constatation ne semble pas tenir pour les lacs de barrage, dont l'hétérogénéité reste faible indépendamment de la taille. L'augmentation artificielle de la complexité de l'habitat par la construction d'une île a fait passer le nombre d'espèces communes de Granit Reservoir dans l'Idaho de 6 à 11 en diminuant localement la profondeur et en augmentant les sites de pontes des poissons résidents (Chippis *et al.*, 1997).

Gaudreau et Boisclair (1998) ont étudié les hétérogénéités spatiales et temporelles à court terme de l'abondance en poissons en zone littorale de quatre lacs en fonction de l'abondance en prédateurs dans la zone pélagique. Leurs résultats tendent à confirmer que l'hétérogénéité augmente en fonction de la présence de piscivores en zone pélagique. De plus, lors des migrations de la zone littorale vers la zone pélagique, les poissons semblent utiliser des sites spécifiques et prédictibles lors de leur quête en nourriture. La préférence en habitat change de la zone littorale le jour vers la zone pélagique la nuit à cause des migrations vers la surface du zooplancton en zone pélagique la nuit.

Ainsi la structure de la chaîne alimentaire en zone pélagique est affectée par la migration des poissons venant temporairement de la zone littorale. De façon générale, la construction d'un barrage est plus favorable aux espèces de poissons non-natives que natives. Les caractéristiques abiotiques en réservoirs ont une influence négative sur la survie des larves de barbeaux et de chevaines. Seules les espèces les plus opportunistes peuvent survivre dans ces systèmes récents.

Les caractéristiques thermales ont également leur rôle à jouer en réservoirs (Barwick *et al.*, 1995). La température en association avec la pluviométrie et l'altitude représente un facteur composite puissant influençant la disponibilité en habitats dans les réservoirs (Godinho *et al.*, 1998). Les réservoirs portugais situés plus au sud, sont plus chauds, secs et à une faible altitude, alors que les réservoirs de la région centre-nord sont plus froids, humides et plus élevés. Comme les précipitations, l'altitude et la température sont fortement corrélées. Il n'est pas possible d'isoler l'influence de chacune de ces variables séparément sur la composition des assemblages. Une première séparation permet de distinguer les assemblages d'eaux froides de ceux d'eaux chaudes. Une division supplémentaire est de considérer les assemblages simples (peu d'espèces) des assemblages complexes (beaucoup d'espèces).

La centrale hydroélectrique du barrage de Kaevee en Caroline du Sud a provoqué un réchauffement progressif des eaux du barrage ayant pour conséquence l'abaissement progressif de la profondeur de la thermocline, ce qui a provoqué une chute non négligeable de la biomasse en poissons non utilisés en pêches sportives. Ces populations ne sont, en effet, pas entretenues par des rempoissonnements (Coutant, 1974; Woynarovich, 1991).

Les interactions interspécifiques entre les cyprins natifs et les piscivores exotiques ont également mené à l'absence quasi complète des premiers dans certains réservoirs. Ces cyprins ont en effet évolué sans prédateur piscivore naturel, ce qui les rend particulièrement naïfs face à des prédateurs introduits. Par contre, dans certains réservoirs suite à des conditions différentes d'habitats, ces deux groupes peuvent coexister. La vulnérabilité est à mettre en relation avec des systèmes peu profonds et un faible volume d'eau. Les poissons sont plus concentrés et ont du mal à s'éviter. Les zones végétalisées ont un rôle important dans le recrutement et le maintien des populations de poissons en lac de barrage (Bettoli *et al.*, 1993). Après l'enlèvement de la végétation aquatique dans le réservoir de Conroe (Texas) ces auteurs constatent une diminution générale de la biomasse de la plupart des poissons.

Après la construction d'un barrage plus de 90 % des espèces étaient non-natives (Martinez, 1994). Les espèces en déclin sont celles qui ont besoin d'un habitat lotique obligatoire à un moment ou à un autre de leur cycle de vie. Les espèces non-natives s'adaptent généralement mieux aux conditions en réservoir (Ruiz *et al.*, 1998). Ainsi, lors de la construction du réservoir de Zahara-El Gastor sur la rivière Gualate en Espagne, la population native composée de *Barbus sclateri* Günther, 1868 (59 %), *Leuciscus pyrenaicus* Günther, 1868 (14%) et de *Chondrostoma polylepis willkommii* Steindachner, 1864 (27%) est passée à 97 % de *Micropterus salmoides* (Lacepède 1802) non-natif.

Des trois espèces natives, le hotu ibérique se maintient le mieux dans le réservoir. En effet, ce dernier est à 75 % détritivore, alors que le barbeau est à 80 % benthophage et le chevaine microinvertivore à 95 %. Le hotu trouve de la nourriture en zone littorale et ne subit ni prédation ni compétition. De plus, le hotu a su adapter son comportement reproducteur à la zone littorale et ses larves et alevins y trouvent nourriture et refuge. En 1996, il représentait 90 % des captures dans le réservoir. Ainsi, seules les espèces les plus opportunistes peuvent s'adapter au nouveau système.

De même, lors de la construction du barrage de Taylor Draw sur la White River au Colorado (Martinez *et al.*, 1994), les espèces natives sont passées de 88 % à 90 % d'espèces non-natives dans le réservoir et 80 % en aval de ce dernier. De façon générale, les espèces en déclin sont celles qui ont un besoin obligatoire en habitat lotique à un moment ou un autre de leur cycle vital. Des espèces non-natives, quand elles sont introduites dans ces milieux, trouvent souvent des habitats favorables à leur recrutement dans, en amont et/ou en aval, des réservoirs au détriment des espèces natives. Les espèces piscivores, telles que le brochet ou la perche à grande bouche (*Micropterus salmoides* Lacepède, 1802) peuvent s'y développer correctement après introduction, alors que les poissons chats n'y trouvent souvent pas un habitat adéquat à leur reproduction.

Des espèces comme *M. salmoides* ne voient pas leur biomasse diminuer mais la densité des individus 1+ est moindre, par contre la biomasse des prédateurs, comme le poisson chat, augmente (Bettoli *et al.*, 1993). La densité de *Lepomis megalotis* (Rafinesque, 1820) et de *Dorosoma pretenense* (Günther, 1867) a augmenté mais leur taille moyenne a diminué. Trois espèces de cyprinodontidés ont presque entièrement disparu. Sur sept ans, il y a eu un changement radical des communautés de poissons en zone littorale aussi bien en terme d'espèces dominantes qu'en terme de nombre d'espèces présentes. Les proportions proies/prédateurs restent similaires pour les classes de taille supérieure à 250 mm, mais augmentent d'un ordre de grandeur pour les petits prédateurs.

La variabilité interannuelle de la densité et de la structure des peuplements zooplanctoniques est expliquée par le contrôle exercé par les poissons zooplanctonophages peuplant la retenue de Pareloup (Francisco et Ray, 1994). Les variations de prédation sont plus ou moins intenses selon le recrutement des espèces piscicoles zooplanctonophages, gardons et perches dans ce cas. De façon similaire à ce qui est observé en lacs naturels, les poissons zooplanctonophages exercent une prédation sélective sur les cladocères de grande taille dont la biomasse est plus faible dans le réservoir de Kis-Balaton en Hongrie (Korponai *et al.*, 1997) aux endroits où la densité en poissons zooplanctonophages est la plus élevée.

Ces mêmes auteurs ont constaté que la taille moyenne des femelles de *Daphnia hyalina* ainsi que celle de leurs œufs est plus importante dans les zones où les poissons sont moins nombreux, ces zones correspondant à leur tour à celles où les blooms de cyanobactéries filamenteuses sont les plus importants.

L'abondance et la distribution en poissons dans le réservoir de Solina en Pologne (Swiezowski *et al.*, 2000), ont été reliées à des paramètres biologiques et hydrologiques. L'augmentation de l'abondance en poissons est à mettre en relation avec les niveaux croissants d'eutrophisation exprimés en terme de profondeur Secchi et de concentration en chlorophylle *a*. Par contre une corrélation négative a été mise en évidence entre l'abondance en poissons et en zooplancton. Les changements dans les populations zooplanctoniques sont dus au grazing par les poissons. La distribution verticale des poissons et du zooplancton est affectée par la thermocline. Les concentrations maximales sont observées dans les zones de surface bien illuminées où la température et les concentrations en oxygène sont les plus élevées. Dans ce réservoir les populations de poissons ne semblent pas encore trop menacées et la biomanipulation n'est pas indispensable. Les faibles profondeurs de Secchi observées seraient davantage dues à des processus physiques (niveau d'eau bas, mélange par le vent) plutôt qu'à des processus biologiques.

Godinho *et al.* (1998) ont étudié la structure des peuplements piscicoles en réservoirs afin d'établir l'existence des assemblages et d'identifier les facteurs qui y sont intimement liés. Leurs résultats obtenus par analyse canonique de correspondances révèlent quatre grands groupes. Les groupes peuvent être séparés par corrélations décroissantes selon la température de l'air, les précipitations annuelles, la surface maximale du plan d'eau, l'état trophique, la profondeur moyenne et la situation du plan d'eau dans le bassin hydrographique.

Le premier groupe se distingue par la présence permanente de *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802) en absence de *Salmo trutta* L., 1758 et/ou *Oncorhynchus mykiss* Waldbaum, 1792, de *Chondrostoma* sp. et de *Barbus* sp..

Le deuxième groupe inclut toujours *M. salmoides*, *Chondrostoma* sp. et *Barbus* sp. alors que *Lepomis gibbosus* L., 1758 est fréquent et *S. trutta* et/ou *O. mykiss* sont rares.

Le troisième groupe est caractérisé également par *Chondrostoma* sp. et *Barbus* sp. mais *S. trutta* et/ou *O. mykiss* sont fréquents et *M. salmoides* est rare.

Finalement le quatrième groupe ne comprend que des *S. trutta* et/ou *O. mykiss* et *Leuciscus* sp.

1.3.3. Comparaisons entre réservoirs, rivières et lacs naturels

Les lacs de barrage se composent d'habitats artificiels, qui sont en plus sujets à des fluctuations de profondeur, ainsi que d'autres régulations induites par l'homme. Classiquement, les eaux courantes sont qualifiées de milieux lotiques et les eaux dormantes de milieux lenticques. Selon Gelwick et Matthews (1990), les lacs de barrage sont des hybrides environnementaux entre des systèmes lotiques et lenticques. Un écosystème fluvial, auparavant influencé par des événements biotiques et abiotiques à l'échelle de l'évolution, est soudain sujet à une inondation par des barrages artificiels et à une régulation humaine qui va jusqu'à l'introduction d'espèces non natives. Du point de vue du temps de résidence des masses d'eaux et du courant, on a plutôt affaire à un milieu lenticque, mais en ce qui concerne la zone littorale et les fluctuations artificielles du niveau d'eau, on s'approche plus des caractéristiques d'un milieu lotique.

La position du réservoir sur le cours de la rivière influence le nombre d'espèces natives initialement présentes dans le réservoir. En rivières, le nombre d'espèces augmente en fonction de la distance à la source à cause de l'accroissement de l'hétérogénéité en habitats. Les réservoirs sur les cours supérieurs des rivières en région montagneuse, ne peuvent être que facilement atteints par les cyprinidés, les mouvements vers l'amont étant rendus difficiles suite à la forte déclivité du cours d'eau. De plus, certains réservoirs ont une connectivité réduite. De plus, certains cours d'eau dans les régions les plus sèches sont naturellement intermittents (Godinho *et al.*, 1998).

Des études en milieu lacustre naturel ont montré que peu de variables explicatives (composante piscivore, profondeur, température et facteurs zoogéographiques) suffisent généralement pour caractériser les structures des assemblages sur les échelles spatiales intermédiaires à grandes. Bien que les lacs de barrage soient artificiels, des motifs analogues à ce qui se rencontre en lacs naturels tempérés ont pu être dégagés. De façon similaire à ce qui est observé en lacs naturels, les poissons zooplanctonophages exercent une prédation sélective sur le zooplancton de grande taille. Néanmoins, les tendances observées sont souvent fortement influencées par les activités humaines et n'ont probablement qu'une faible persistance. Les assemblages peuvent déjà changer entre deux périodes d'échantillonnages rapprochées.

Selon Keast et Fox (1990), il existe une corrélation positive entre la surface d'un lac et le nombre d'espèces présentes. Ceci n'est pas dû à la taille plus grande du plan d'eau mais à la plus grande diversité en habitats. Cette constatation est correcte pour les lacs naturels mais ne tient plus en ce qui concerne les réservoirs, qui souffrent d'une pénurie en habitats peu importe leur taille. Les réservoirs ont moins de types d'habitats différents que les rivières ou les lacs naturels (Ruiz, 1998). Toutes les espèces présentes en rivières ne peuvent survivre dans ce nouvel habitat lenticque.

De façon générale, la construction d'un barrage est plus favorable aux espèces de poissons non-natives que natives (Martinez, 1994; Ruiz, 1998). En dépit de l'influence humaine et de l'instabilité probable de certains de ces assemblages, les relations mettent en évidence un certain parallélisme avec les assemblages observés en milieu lacustre naturel (Godinho *et al.*, 1998). Les espèces exotiques (black-bass, la carpe et la perche-soleil) s'auto-entretiennent dans les réservoirs portugais, alors qu'ils sont moins fréquents en rivière, ce qui souligne l'importance des réservoirs pour leur implantation au Portugal. Les assemblages dépendent probablement des introductions réalisées. Les taxons les plus fréquents en barrages (barbeaux, hotus et chevaines) sont également les plus communs dans les rivières portugaises, exception faite des *Rutilus* sp., relativement fréquents et abondants dans beaucoup de tronçons de rivières, mais assez rares en lacs de barrage. Ces poissons ont besoin de milieux lotiques pour la ponte et en tant que nurseries, ce qui est critique pour leur persistance en réservoir. Bien que la plupart des espèces natives du Portugal se retrouvent dans les réservoirs, l'abondance relative de ces dernières est souvent bien plus faible en barrages qu'en rivières, ce qui révèle clairement l'effet disruptif que les réservoirs ont sur les poissons natifs.

Dans le lac de Pareloup (1260 ha, Tableau I-II) avec une biomasse de 68 kg/ha (Richeux *et al.*, 1994), les brèmes et les gardons représentent plus de 89 % des effectifs et plus de 80 % de la biomasse totale (Brèmes, 36 % et Gardons, 44%). Ceci serait un signe du vieillissement de l'écosystème. Quant aux carpes représentant plus de 2 % de la biomasse, leur taille dépasse toujours les 60 cm. Ceci est un signe de la stérilité de l'espèce dans ce lac, probablement à cause de la température moyenne trop basse. Il n'y a pas de renouvellement et on assiste à un vieillissement de la population. Après la vidange, les poissons restés dans le lac sont estimés à : gardons (48 %), truites (22 %), perches (12 %), chevesnes (10%) en tout et pour tout une tonne (0,79 kg/ha). Lors de la vidange du lac de Pont de Salars (182 ha, Tableau I-II) (Francisco *et al.*, 1994), la masse de poissons récoltés était de 35 tonnes (192 kg/ha). Dans ce réservoir, le gardon est également dominant mais la brème est absente des captures.

Tableau I-II : Estimation des populations ichthyologiques dans les réservoirs de Pareloup et de Pont de Salars après vidange. (d'après Richeux *et al.*, 1994 et Francisco *et al.*, 1994).

Espèces	Pareloup (1260 ha), après vidange en 1993, adultes (Richeux <i>et al.</i> , 1994)				Pont de Salars (182 ha), après vidange en 1995, (Francisco <i>et al.</i> , 1994)
	Effectif (n)	Effectif (%)	Poids (kg)	Poids (%)	Biomasse (%)
<i>Alburnus alburnus</i> (L.)	304	0,04	16,4	0,02	<0,1
<i>Abramis brama</i> (L.)	35193	4,45	32199	36,23	
<i>Esox lucius</i> L.	6353	0,80	4913,7	5,53	3
<i>Cyprinus carpio</i> L.	233	0,03	1918	2,16	6,4
<i>Leuciscus cephalus</i> (L.)	223	0,03	84	0,09	1
<i>Rutilus rutilus</i> (L.)	671007	84,77	39890,5	44,89	67,5
<i>Gobio gobio</i> (L.)	258	0,03	4,6	0,01	<0,1
<i>Gymnocephalus cernua</i> (L.)	6003	0,76	39,4	0,04	
<i>Nemzcheilus barbatulus</i> (L.)	13	0,002	0,06	0,0001	
<i>Perca fluviatilis</i> L.	68219	8,62	4637,5	5,22	3
<i>Stizostedion lucioperca</i> (L.)	1790	0,23	4623	5,20	12
<i>Tinca tinca</i> (L.)	80	0,01	78	0,09	7
<i>Salmo trutta fario</i> L.	1519	0,19	428,6	0,48	<0,1
<i>Phoxinus phoxinus</i> (L.)	67	0,01	0,6	0,00	
<i>Leuciscus leuciscus</i> (L.)	272	0,03	37,8	0,04	
Total	791534	100	88871,16	100	35 tonnes

Dans le réservoir de Bautzen en Allemagne, Mehner *et al.* (1997) signalent les espèces suivantes : perches (76,9 %), sandres (15,9 %), grémilles (6,2 %), gardons et brèmes (<1 %). Lors de pêches aux filets maillants dans le réservoir de Brno (Tchécoslovaquie), Wohlgemuth (1979) capture 8 espèces, parmi lesquelles l'ablette (70,6 %) et le gardon (24,3 %) sont les plus abondantes. Les autres espèces sont l'aspe, le rotengle, la brème commune, la brème bordelière, la perche et le sandre.

Holmgren et Appelberg (2000) ont étudié les communautés ichthyologiques dans 161 lacs naturels suédois. Sur les 30 espèces trouvées, seuls les perches, les brochets et les gardons étaient présents dans plus de 75 % des lacs échantillonnés. Les autres espèces n'étaient jamais présentes dans plus de 40 % des lacs visités. Dix-neuf espèces ont été capturées dans au moins 5 lacs. Les sandres, saumons de fontaine, brèmes, truites et carassins montrent une biomasse relativement élevée quand ils sont présents. Dans le lac de Constance 35 espèces ont été répertoriées (Gerster *et al.*, 1995). Les corégones lavarets et les perches représentent de 80 à 90 % des poissons présents. Les autres espèces relativement abondantes sont les truites, les brochets, anguilles, gardons et brèmes. Suite à l'eutrophisation du lac les captures de perches sont passées de 8 % dans les années 1920 à 1940 à 35 % de 1970 à 1990. Ceci est dû à l'augmentation des ressources en nourriture et en habitat. L'augmentation des effectifs de perches serait aussi due à la croissance et à l'expansion des macrophytes submergés en zone littorale de ce lac.

Dans trois lacs eutrophes à hypereutrophes de la région berlinoise (Tableau I-III), Barthelmes *et al* (1995) constatent un taux de croissance élevé des poissons et une augmentation de leur biomasse, alors que ces auteurs s'attendaient plutôt à un déclin dans ces conditions extrêmes de pollution. Le zooplancton de grande taille et le zoobenthos ont également une biomasse élevée. Ceci est dû au fait que les lacs ne sont pas stratifiés.

Tableau I-III : Effectifs (%) des espèces ichthyologiques dans trois lacs berlinois hypereutrophes (d'après Barthelmes *et al.*, 1995)

Espèces	Großer Müglersee (770 ha)	Langer See (153 ha)	Tegeler See (91 ha)
	Effectif (%)	Effectif (%)	Effectif (%)
<i>Abramis brama</i> (L.)	46,8	81,1	24,1
<i>Anguilla anguilla</i> (L.)	17,7	0,8	0,6
<i>Aspius aspius</i> (L.)		0,5	
<i>Blicca bjoerkna</i> (L.)	1,8	7,8	1,1
<i>Gymnocephalus cernua</i> (L.)	0,3	0,2	0,1
<i>Leuciscus idus</i> (L.)		<0,1	0,1
<i>Perca fluviatilis</i> L.	<0,1	<0,1	48,5
<i>Rutilus rutilus</i> (L.)	31,1	8,5	23,1
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.)			<0,1
<i>Stizostedion lucioperca</i> (L.)	2,3	1,1	2,4

De façon générale, on constate une richesse spécifique plus importante dans les lacs naturels qu'en réservoir artificiel. Dans les réservoirs de Pareloup et de Pont de Salars les chercheurs ont répertorié respectivement 15 et 10 espèces différentes, alors que le lac de Constance en compte 65. Une ou deux espèces sont souvent nettement dominantes par rapport aux autres dans les lacs de réservoir, alors qu'en lac naturel sain les effectifs sont plus en équilibre. Néanmoins, il ne faut pas généraliser ces constatations, les lacs naturels pouvant selon différents facteurs tels que leur taille, leur statut trophique, l'effet de pollution etc. arborer une richesse spécifique fort variable.

Les associations correspondent généralement à la taille du corps et aux groupes trophiques. La fluctuation du niveau d'eau altère fortement la formation d'assemblages durables et d'associations d'espèces bien structurées. Les effets de cette composition ainsi que les interactions possibles sont difficiles à évaluer dans un environnement aussi dynamique. Les règles gouvernant les assemblages de poissons en réservoir, si elles existent, sont certainement moins stables qu'un milieu lacustre naturel. Des études sur la répartition spatio-temporelle des poissons dans les réservoirs doivent tenir compte des espèces non-natives. Il faut se poser la question de savoir si les résultats trouvés pour les lacs naturels peuvent être appliqués aux réservoirs. Les interactions trophiques et les effets top-down semblent souvent plus clairs en lacs naturels qu'en lacs de barrage (Dettmers *et al.*, 1996).

L'utilisation des habitats littoraux intra et interspécifiques par des classes de tailles et d'âges serait plutôt comparable à celle rencontrée dans les communautés ichthyologiques des systèmes fluviaux. Il y a une large ségrégation par habitats pour les grands prédateurs. De plus, il y a peu d'évidence d'association proie-prédateur. Selon Gelwick et Matthews, (1990), afin de gérer les ressources ichthyologiques, de nombreux biologistes des pêches ont étudié les communautés écologiques comme un système entier, plutôt que de considérer des modèles plus simples (comme justement la relation proie-prédateur). Il y a probablement de nombreuses interactions entre la multitude d'espèces présentes dans les réservoirs. De plus, les zones littorales de la plupart des réservoirs sont des habitats très productifs et servent de nurseries pour beaucoup d'espèces.

1.4. Mesures de conservation de la faune ichthyologique

Le bon fonctionnement des pêches en lacs et réservoirs n'est pas seulement menacé par l'exploitation directe de poissons, mais surtout par la dégradation de leur habitat (Cowx, 2000). De nombreux taxa des poissons sont menacés. La vulnérabilité de la faune ichthyologique suisse avec 52 % de ses taxa menacés, est comparable à celle de ses pays voisins, 43 % en France, 64 % en Autriche et 70 % en Autriche.

Les mesures de conservation ne devraient pas cibler les espèces individuellement, mais les communautés de poissons dans leur ensemble (Kirchhofer, 1997). Les populations de poissons sont en pleine décroissance et les services générés aux écosystèmes par ces populations sont également menacés, avec des conséquences sur la biodiversité, le fonctionnement des écosystèmes et en fin de compte le bien être des êtres humains. Les mesures de gestion ne doivent pas perdre de vue que les poissons font partie intégrante des écosystèmes et que des substitutions pour les populations en déclin en terme de repeuplement et de création de réserves ne remplacent que très rarement la perte de tous les services (Holmlund et Hammer, 1999). Le repeuplement en guise de compensation pour les ressources piscicoles en déclin crée souvent des systèmes artificiels dépendant d'introductions continues de poissons d'élevage. Les pratiques de repeuplement qui semblent couronnées de succès à court terme peuvent avoir des conséquences dramatiques à long terme, comme la déplétion d'espèces ayant une grande valeur commerciale, des changements dans l'équilibre en nutriments ou un déclin de la biodiversité.

La question des effets anthropiques, tels que la navigation sur les rivières, se pose également en terme de conservation de la biodiversité en poissons (Wolter, 2001). Dans les 19 cours d'eau navigables étudiés en Allemagne par cet auteur, les perches et les gardons étaient dominants en terme d'abondance. Les espèces rares sur liste rouge représentaient en moyenne 7,83 % en terme d'abondance relative.

Les structures artificielles au niveau des berges étaient négativement corrélées au nombre d'espèces, à leur diversité et au nombre d'espèces "intolérantes". Les restaurations réalisées ont résulté en une augmentation de la diversité. Même si les voies navigables sont fortement modifiées, des actions de conservation restent vivement recommandées. La qualité pauvre des eaux de la rivière Don (Angleterre) a considérablement endommagé les stocks de poissons. Le repeuplement en poissons et les programmes d'amélioration ont été largement inefficaces, la pollution ad hoc étant toujours importante ainsi que la dégradation des habitats. Ces problèmes devraient être réglés avant de se lancer dans des améliorations des stocks de poissons à grande échelle (Amisah et Cowx, 2000).

Des 64 espèces répertoriées dans les systèmes lotiques Adriatique de la Croatie, 50 sont natives, les autres étant introduites ou transloquées (Mrakovic *et al.*, 1995). Des 40 espèces endémiques à la région méditerranéenne, seules 11 sont présentes en Croatie. La régulation des rivières, la production d'énergie hydroélectrique et la pollution industrielle allant de pair avec une distribution restreinte sont les causes principales du statut menacé de ces espèces.

En France la plupart des zones protégées comportant des plans d'eau n'ont pas été créées dans le but de protéger spécifiquement les poissons (Keith, 2000). Toutes les espèces de poissons menacées ne se retrouvent pas dans ces zones protégées. Si de telles espèces sont présentes, la gestion n'est que rarement adaptée à cette dernière et en général pas à la protection des autres espèces de poissons présentes. De plus, la plupart du temps seule une petite partie du bassin versant ou un petit tronçon de rivière est protégé, ce qui n'est pas suffisant au maintien d'espèces mobiles comme les poissons. La gestion nécessite une coordination aussi bien au niveau écologique que biologique, passant par une amélioration de la qualité de l'eau et de l'habitat en se basant sur la fonctionnalité des sites pour les espèces et leur cycle de vie.

On constate une prise de conscience croissante de l'importance de la régulation et de l'amélioration de la qualité des eaux des réservoirs (Lindquist *et al.*, 1996). Si certains projets ne visent qu'une rentabilité économique maximale (Liang *et al.*, 1996), la plupart font référence à la protection de l'écosystème (Dettmers *et al.*, 1996; Hughes *et al.*, 1996; Laevesley *et al.*, 1996; World Commission on Dams, 2000). Il existe de nombreuses techniques de gestions des plans d'eau, dont les principales sont selon Cowx (2002) : le repeuplement en milieu naturel peut améliorer le recrutement, mais crée un biais dans les structures d'assemblages naturelles. Le repeuplement peut aussi servir à maintenir des espèces productives. Des nouvelles espèces peuvent être introduites pour exploiter des parties de la chaîne trophique ou des habitats qui sont sous-exploités. L'élimination des espèces non désirables est également une pratique courante.

Toutes ces mesures mènent à la construction de faunes biaisées et sélectionnées. Certaines mesures visent plus spécifiquement à protéger les poissons alors que d'autres visent l'environnement dans sa globalité. Des perturbations anthropiques, comme par exemple l'enlèvement massif de poissons par vidange d'un réservoir, influencent grandement la structure et la dynamique des populations, en particulier les relations inter- et intraspécifiques, telles que la compétition, la prédation ou le parasitisme (Angélibert *et al.*, 1999). Cet événement constitue une rupture du continuum évolutif de l'écosystème qui suit habituellement trois phases : une explosion trophique avec un développement intense du phyto-, du zooplancton et du benthos, suivie d'une dépression trophique puis d'une phase de stabilisation. Lors de la vidange du Pont de Salars (Francisco *et al.*, 1999), les poissons sortent par phases successives en fonction de leur résistance croissante. La première vague contient des sandres et des perches, la deuxième des perches et des brochets et la troisième des tanches, carpes et gardons.

Les structures de taille et d'âge des populations ont montré que les gardons avaient une croissance plus rapide après la vidange du réservoir de Pareloup en France en 1993 (Angélibert *et al.*, 1999). Les longueurs rétro-calculées après la vidange étaient élevées par rapport aux autres résultats disponibles dans la littérature, alors que les valeurs obtenues avant la vidange en sont proches. On sait que la croissance dépend de la température. Or dans cette étude les températures ne différaient pas significativement avant et après la vidange.

La meilleure croissance observée durant les deux années après la vidange peut être due à la biomasse de poissons observée plus faible durant cette période. Les densités en zooplancton trouvées les années suivant la vidange étaient toujours plus élevées qu'avant la vidange. De plus, une augmentation significative de la teneur en lipides et en protéines fut observée dans le zooplancton après la vidange. Cette plus grande qualité et quantité de zooplancton doit avoir contribué à améliorer la croissance des gardons après la vidange, notamment pendant les deux premières années de leur vie, quand le zooplancton constitue leur nourriture principale. Ces résultats montrent un bon parallélisme avec le fait que la densité en gardons augmente généralement avec le niveau d'eutrophisation du milieu. Avant la vidange, le niveau d'eutrophisation était élevé et la densité en gardons également. Une vidange correspond donc à un rajeunissement du système aquatique. Grâce à un usage opportuniste des habitats et à son comportement reproducteur, le gardon peut facilement s'adapter aux changements environnementaux et ainsi optimiser sa croissance. De plus, la disparition de la végétation aquatique suite à la vidange est défavorable aux perches. Ainsi, la compétition sur le zooplancton avec les perches 0+ et 1+ était réduite et permet d'augmenter le taux de croissance des gardons pendant leurs premières années. Avant la vidange les populations de poissons semblaient saturées, ce qui n'était plus le cas après la vidange.

Selon White *et al.* (1996), de nombreux barrages ne sont plus performants car leur bassin est rempli de sédiment. La façon de gérer les barrages aura un impact sur les communautés de poissons (Pehlivanov, 1998). Lorsque l'eau d'un réservoir est vidée par le bas, les crustacés d'une taille supérieure à 1 mm sont exportés sélectivement. Les ablettes peuvent pallier ce changement dans la taille, l'abondance et les espèces zooplanctoniques en se rabattant sur le phytoplancton et les insectes aériens. Par contre, il y a eu une mortalité accrue des larves de sandres dans ce genre de réservoirs. Par contre lorsque l'eau d'un réservoir est vidée par le haut, la composition en zooplancton reste proche de celle d'un lac naturel. On ne constate que peu de changements au niveau des populations de zooplanctonophages (juvéniles de cyprinidés et percidés). Les espèces zooplanctoniques exploitées en surface sont plutôt de petite taille (rotifères, petits cladocères, juvéniles de copépodes). Leur succession naturelle ne semble pas fort perturbée.

Une gestion est plus efficace si on joue directement sur les sources de perturbation des assemblages plutôt que sur les assemblages de poissons eux-mêmes (Koonce *et al.*, 1996). En matière de gestion des pêches en lacs naturels ou artificiels en France, les mesures principalement prises sont le repoissonnement (Arguillier *et al.*, 2002). L'analyse des relations entre les efforts de repoissonnement et les communautés de poissons effectivement présentes a souvent montré l'efficacité faible de ces politiques de gestion, exception faite des lacs de montagne. En effet, ces lacs sont d'un fonctionnement écologique plus simple et bien documenté. Il y a souvent une seule espèce dominante. Pour plus d'efficacité la gestion des lacs et des réservoirs doit prendre en compte non seulement la demande des pêcheurs, mais aussi la préservation de l'environnement. La gestion des lacs et réservoirs pour la pêche devrait se faire en tenant compte de la structure des communautés (Cowx, 2002). La taille, la profondeur, la localisation, la géomorphologie et les caractéristiques physico-chimiques des lacs et réservoirs et la façon dont ils sont gérés vont jusqu'à dicter la structure des assemblages de poissons. En terme de gestion des pêches en lacs et réservoirs, il faut tenir compte de cinq aspects différents relatifs à la pêche, à l'environnement, au bassin versant, à l'activité humaine et aux conflits intersectoriels. Une distinction doit être apportée en terme de pêche commerciale ou récréationnelle. Des conflits peuvent apparaître à ce niveau en terme de maintien de la diversité spécifique. Des expériences de biomanipulation onéreuses ne semblent pas pertinentes pour contrôler l'eutrophisation et la charge en nutriments reste élevée.

Lors de la restauration d'un site dégradé, la question se pose de savoir si on la réalise espèce par espèce ou fonction par fonction (Lockwood et Pimm, 1999). Il est difficile voire impossible de reproduire l'histoire d'une communauté. Souvent le but atteint n'est qu'éphémère et le système retourne à son état défavorable. Souvent la fonction et la structure d'une communauté sont mises de côté et on ne se focalise que sur la composition en espèces à restaurer. Il ne faut pas perdre de vue quelles étaient les conditions physiques originales et quelle était la nature de la dynamique des assemblages. On ne se pose souvent pas la question de savoir si la restauration est persistante lorsqu'on stoppe la gestion. En général, il peut être possible de restaurer les fonctions d'un système mais la plupart du temps pas la structure en espèces originale.

1.5. Introduction d'espèces

Dans le cas d'introduction d'espèces non indigènes, celles-ci sont rejetées si la compétition interspécifique est trop forte ou si l'espèce n'est vraiment pas adaptée à son nouvel environnement. (Lockwood *et al.*, 1999). Il faut donc toujours bien examiner l'aire de répartition naturelle de l'espèce avant tout essai d'introduction. Une tendance logique serait de croire que plus la taille de l'aire de répartition est grande, plus le succès de la colonisation est probable.

En effet, les espèces à large spectre sont sensées avoir une plus grande flexibilité écologique et physiologique et ainsi de meilleures capacités de dispersion. Néanmoins, Lockwood *et al.* (1999) ne vérifie pas cette hypothèse lors de leur étude sur le succès de la colonisation dépendant plus des espèces déjà présentes et des facteurs abiotiques du milieu récepteur que de la taille de l'aire de répartition naturelle du candidat à l'introduction. Strange et Foin (1999) constatent que le succès d'introduction de poissons dépend plus des conditions physiques du milieu au moment de l'introduction que de la composition de la communauté résidante de poissons. Les relations proies-prédateurs ne représentent donc pas la seule influence, mais il faut tenir compte de l'ordre d'invasion et du débit de la rivière à ce moment. Les résistances environnementales et biotiques à l'invasion jouent donc apparemment de concert en ce qui concerne les communautés ichthyologiques.

Des espèces introduites utilisent souvent les habitats perturbés par l'homme et cet habitat va même souvent jusqu'à les entretenir au détriment d'espèces indigènes. Selon Lomolino (1999), une espèce devient commune d'un système si son temps de persistance dépasse l'intervalle de temps entre deux immigrations. De plus le temps de persistance d'une espèce devrait augmenter en fonction de la taille de l'espace récepteur et le temps nécessaire à l'immigration augmente avec l'isolement et l'éloignement de cet espace.

Ainsi l'introduction du brochet dans un lac eutrophe dont il était absent au Danemark (Berg *et al.*, 1997) a eu pour effet de diminuer la fraie des gardons, rotengles et grémilles de 64 à 97 % lors de la première année. Après deux ans les grémilles avaient complètement disparu, mais l'abondance des perches ne sont pas significativement affectées. Le taux de croissance des brochets est élevé et celui des perches augmente. La structure des populations de ce lac a complètement changé suite à l'introduction du brochet. Il y a une relation linéaire négative entre l'abondance de brochets et de planctonophages en zone littorale mais pas en zone pélagique. Il y a une augmentation de la transparence de l'eau, ce qui augmente l'efficacité de prédation des perches. De plus, pour éviter les brochets en zone littorale, les planctonophages 0+ se dirigent vers la zone pélagique où ils subissent la prédation par les perches.

L'introduction d'un poisson peut aller jusqu'à l'élimination d'espèces autochtones, comme cela a été le cas lors de l'introduction de la truite dans des lacs alpins au Canada. Elle a provoqué l'élimination du copépode calanoïde (*Hesperodiaptomus arcticus* Streletskaia, 1986) et d'autres crustacés de grandes tailles telles que les gammarus ou les daphnies. L'élimination de poisson n'a pas permis un retour du système dans son état précédent. Après la réintroduction du copépode calanoïde son développement a démarré de façon exponentielle. Mais la stabilité de cette chaîne trophique n'est pas garantie, celle-ci n'étant pas simple à cause du comportement omnivore de *H. arcticus* (McNaught *et al.*, 1999). Suite aux longues histoires d'introduction beaucoup de milieu sont dominés par des poissons non-indigènes, comme cela est le cas dans le lac de Banyoles en Espagne (Garcia-Berthou et Moreno-Amich, 2002), ce qui va de pair avec la perte ou le déclin d'espèces natives.

Le repeuplement et les introductions ne semblent pas être une bonne solution face à la surexploitation, car les plans d'eau sont rarement capables de soutenir un accroissement de la biomasse ou de la production en poissons. Ces pratiques ont également un effet délétère sur les autres composants du système, incluant la perte en diversité et la réduction des stocks de poissons sauvages (Cowx, 2002). Néanmoins, en cas de niches écologiques vacantes certaines introductions de poissons peuvent se révéler fructueuses sous certains aspects. Comme, par exemple, l'introduction de 1958 à 1960 de *Limnothrissa miodon* (Boulenger, 1906) semble avoir comblé avec succès la niche zooplanctonophage pélagique du Lac Kivu. L'espèce s'est adaptée au milieu et la population s'auto entretient. Ces poissons ont permis le développement d'une importante activité de pêche, néanmoins l'exploitation à long terme est mise en doute par Dumont (1986). En effet, les espèces zooplanctoniques de grande taille ont quasiment disparu au profit de petits ciliés et protozoaires. Ces introductions sont donc positives en terme de pêche pour les populations locales, mais ont perturbé l'écosystème naturel.

Dans les lacs pyrénéens l'omble chevalier *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814) a été introduit de 1900 à 1924. Une population permanente se trouve dans l'Est des Pyrénées, mais semble en régression. Les stocks sont maintenus par des poissons d'élevage (Keith et Allardi, 1998).

1.6. Régime alimentaire

En terme de prise alimentaire il existe chez les poissons un équilibre entre le temps passé à se nourrir et à chercher refuge vis-à-vis de la prédation. Il y a ainsi également un équilibre entre la croissance et le risque de prédation. Dans ce cas la compétition interspécifique se manifeste par des durées différentes de périodes de prise alimentaire (Walters et Juanes, 1993).

De plus, les poissons doivent pouvoir distinguer leurs proies à travers les reflets lumineux venant de la surface. Il est communément admis (Moss, 1988, Richeux *et al.*, 1994b) que les individus de taille inférieure à 1 mm (rotifères, petits cladocères comme *Bosmina*, les nauplies et les copépodites précoces des copépodes) ne sont pas clairement distingués par les poissons. Les cladocères de plus grande taille (*Daphnia*) sont potentiellement les plus vulnérables. En effet, leur déplacement est relativement lent et ils ne possèdent pas de mécanisme sensoriel leur permettant de sentir les déplacements d'eau créés par l'approche d'un poisson. Par contre, les copépodes ont des soies sensibles sur leurs antennes et d'un mouvement rapide de leur abdomen, peuvent facilement échapper à une attaque. Le zooplancton de petite taille semble plus sensible à la prédation par les invertébrés (zooplancton carnivore *Cyclops*, *Leptodora*, *Polyphemus*, mysicidés ou des larves d'insecte, *Chaoborus*) qu'à celle par les poissons (Dobson et Wagner, 1996; Irvine, 1997; Svensson, 1997). Les poissons exercent également un effet de prédation sur ces invertébrés prédateurs du zooplancton de petite taille, qui est ainsi doublement avantage par la présence de poissons. Le zooplancton a développé au cours de l'évolution des mécanismes pour échapper à ses prédateurs. Les cladocères produisent des individus plus petits et plus translucides en été, quand la prédation par les poissons est à son apogée. Certaines espèces passent par un stade de cyclomorphose. En réponse à une prédation aussi bien par les poissons que par les invertébrés, les individus zooplanctoniques produisent des protubérances telles des épines ou des casques. Mais ces protubérances semblent plus efficaces contre les invertébrés. En effet, les poissons aspirent les proies entières et ne semblent attacher que peu d'importance à leur forme.

Les invertébrés par contre mordillent leurs proies zooplanctoniques qui doivent alors avoir une forme plus malléable. Le comportement migratoire du zooplancton semble également être un moyen d'échapper à leurs prédateurs. Le zooplancton effectue des migrations verticales. Il reste plus en profondeur à l'abri de la lumière en journée et remonte en surface dans les eaux plus chaudes la nuit pour se nourrir.

De nombreuses explications relatives à ce phénomène existent. Certaines évoquent des raisons d'économie d'énergie, de recherches de nourriture, le zooplancton suivant directement sa nourriture phytoplanctonique qui migre en fonction de son optimum photosynthétique. D'autres explications relient les mouvements du zooplancton plus directement au risque de prédation par les poissons en surface pendant la journée. Les daphnies sont par exemple vulnérables en été uniquement pendant une heure ou deux au crépuscule, raison pour laquelle les poissons quittent les bords des lacs à ce moment pour aller se nourrir en zone pélagique (Werner *et al.*, 1977 in Moss 1988). Ainsi, la coexistence de zooplancton de grande taille et de poissons est tout à fait possible.

Les correspondances en espèces ichthyologiques présentes et leur impact sur la taille du zooplancton en lac sont bien illustrées par l'étude de Jepperson *et al.* (2001) sur une période couvrant environ 40 ans (Figure 1-6).

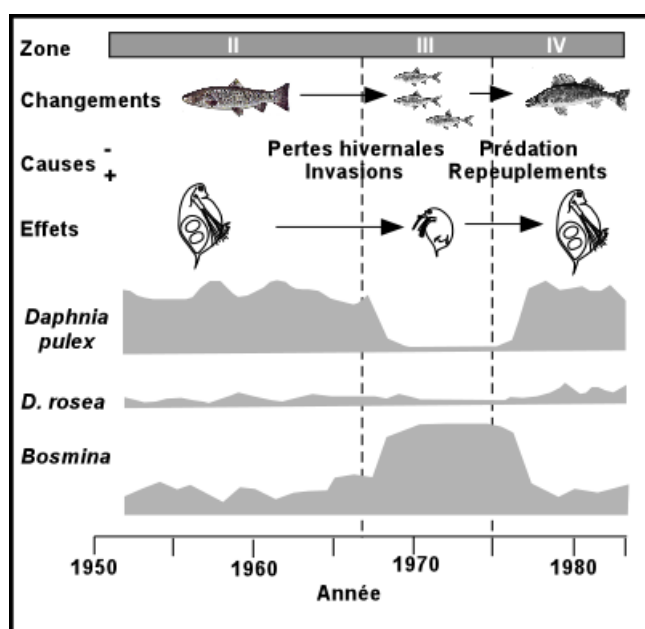


Figure 1-6: Utilisation de cladocères fossiles afin de reconstituer les changements de la faune lacustre du Lac Paul (Wisconsin, USA), modifié d'après Jepperson *et al.* (2001).

Nous nous proposons à ce niveau de comparer le régime alimentaire des perches et des gardons qui sont deux des espèces principalement présentes dans les lacs et réservoirs européens.

Les perches et les gardons exercent une prédation sélective sur le zooplancton au printemps et au début de l'été, alors que le gardon continuera à exploiter le zooplancton pendant toute la période estivale. En ce qui concerne la retenue de Pareloup, les gardons exercent une prédation sélective sur les cladocères alors que les perches préfèrent les copépodes (Francisco et Ray, 1994). La prédominance de l'un ou de l'autre groupe zooplanctonique dépendra donc du taux de recrutement des perches et des gardons. La pression de prédation des poissons a pour effet une diminution de la taille moyenne du zooplancton, d'où une alternance dans la prédominance de *Daphnia* ou de *Bosmina* (Tableau I-IV) en zone pélagique (Francisco et Ray, 1994). En 1984 et 1987 la dominance des espèces planctoniques de petite taille (65 %) témoigne d'une forte pression de prédation par les poissons.

En 1986, il y a en revanche prédominance de *Daphnia longispina* O. F. Müller avec 92 % de la biomasse. Cette année-là, le recrutement des espèces prédatrices semble avoir été faible. En 1993, la contribution des deux espèces de cladocères est à peu près identique.

Tableau I-IV : Biomasses moyennes (B: $\mu\text{g P.S./l}$) des composantes zooplanctoniques et contribution relative (%) des différents groupes de crustacés en période estivale dans la retenue de Pareloup (Aveyron, France), d'après Francisco et Ray, 1994).

Taxon	1983		1984		1986		1987	
	B	%	B	%	B	%	B	%
<i>Daphnia longispina</i> O. F. Müller, 1785	15,5	21	9,6	16	21,5	47	16,5	31
<i>Bosmina longirostris</i> O. F. Müller, 1785	12,0	17	18,1	31	1,8	4	24,3	46
Cladocères	27,5	38	27,8	47	23,3	51	40,8	77
<i>Diaptomus cyaneus cyaneus</i> (Gurney, 1909)	42,3	58	11,6	20	7,9	17	4,8	9
Cyclopoïdes	2,4	4	19,4	33	14,9	32	7,1	14
Copépodes	44,7	62	30,9	53	22,8	49	11,9	23
Total crustacés	72,2		58,7		46,1		52,8	
Total zooplancton	75,0		60,9		46,5		65,4	
Rotifères	2,8		2,2		0,4		12,7	

Deux études, menées en parallèle sur le réservoir de Pareloup, se sont intéressées aux régimes alimentaires des gardons (Tableau I-V) et des perches (Tableau I-VI). La première concerne les alevins (Dubois *et al.*, 1994) et la seconde les adultes (Richeux *et al.*, 1994b). Ces auteurs ont ainsi pu mettre en évidence les préférences alimentaires de ces deux espèces typiques des lacs de barrage en région tempérée.

En ce qui concerne les alevins, les expériences ont été réalisées dans des enceintes. Quant aux adultes, ils ont été capturés aux filets maillants.

Tableau I-V: Régime alimentaire des gardons dans le réservoir de Pareloup (d'après Dubois *et al.*, 1994 et Richeux *et al.*, 1994b)

Pareloup (1260 ha)	Gardons	
	taille (mm)	Proies
Alevins (Dubois <i>et al.</i> , 1994)	10 à 15 mm (mi-juin)	Rotifères, Protistes
	15 à 30 mm (juillet)	larves d'insectes Diptères (Chironomidae) zooplancton (aliment secondaire) présence d'Annelides
	30 à 40 mm (août)	larves d'insectes Diptères (Chironomidae) < Hétéroptères phytoplancton, MES, débris organiques (<13 %)
	> 40 mm (automne)	Chydoridae ou Bosminidae Daphniidae (aliment secondaire)
Adultes (Richeux <i>et al.</i> , 1994)	100 à 154 mm	zooplancton 7,9 % (janvier) à 46,3 % (mai) détritus 92,1 % (janvier) à 50,3 % (mai) Bosminidae > Daphniidae Diptères (Chironomidae) max 10 % (mars)
	155 à 209 mm	idem, détritus plus importants en mars
	210 à 264 mm	détritus sur toute la période 84,2 % (mai) à 99,2% (mars) macroinvertébrés 7,5 % (juillet)

Les jeunes gardons sont très sélectifs vis-à-vis des cladocères jusque fin août. A partir de septembre, les gardons n'ont plus de préférence exclusive pour les cladocères, mais sélectionnent aussi de façon positive les copépodes. De fin août à début octobre, les alevins de gardons sélectionnent préférentiellement les cladocères par rapport aux copépodes, alors que les rotifères sont ignorés. Les préférences vont vers *Daphnia longispina* (Müller, 1776), alors que les Bosminidae sont rejetés. Les nauplii des copépodes sont totalement ignorés par les gardons jusque début octobre, pour devenir leur proie préférée à partir de fin octobre. Les alevins de gardons sont donc des prédateurs visuels. En ce qui concerne les adultes, les gardons sont détritivores et zooplanctonophages jusqu'à une taille de 209 mm. Au delà de cette taille, ils sont plutôt détritivores. En hiver les gardons, toutes tailles confondues, sont plutôt détritivores et ne commencent à se nourrir du zooplancton et des macroinvertébrés qu'à partir du mois de mars (cladocères et Chironomidae). Les diatomées sont bien représentées en nombre mais leur contribution pondérale est faible. Le gardon est plutôt opportuniste dans son comportement alimentaire. Les gardons adultes ingèrent leur nourriture de façon aléatoire et les proies sont capturées au hasard. Ce sont des filtreurs par déplacement. Leurs dépenses énergétiques sont faibles dans leur comportement alimentaire.

Tableau I-V: Régime alimentaire des perches dans le réservoir de Pareloup (d'après Dubois *et al.*, 1994 et Richeux *et al.*, 1994b)

Pareloup (1260 ha)		Perches
	taille (mm)	Proies
Alevins (Dubois <i>et al.</i> , 1994)	< 20 mm (juin)	Cladocères 72 % (Daphniidae 49 % et Sididae 20%) Cyclopidae 10,2% (aliment secondaire) larve de Cyprinidae (8,6 %) Chironomidae (7,7 %)
	25 à 35 mm (juillet)	zooplancton 54 % (1985); 50,1 % (1986), (cyclopidae 30 %, Chydoridae, Daphniidae) macroinvertébrés 40,6% (1985); 49,8 % (1986) (Chironomidae)
	35 à 55 mm (août)	zooplancton (Sididae et Cyclopidae) macroinvertébrés (Chironomidae et Baetidae)
	>55 mm (automne)	zooplancton (copépodes Cyclopidae et Diaptomidae) macroinvertébrés (septembre 85), Cladocères (octobre 86)
Adultes (Richeux <i>et al.</i> , 1994)	100 à 149 mm	détritus 68,1 % (janvier) à 3,6 % (juillet) Calanidae (Diaptomus) max. en mai macroinvertébrés 0,5 % (mars) à 56,2 (juillet) Poisson (juillet)
	150 à 199 mm	détritus 100 % (janvier) à 4,6 % (juillet) macroinvertébrés Chironomidae (mars à juillet) Poisson (mai)
	200 à 249 mm	poissons (65% en janvier) macroinvertébrés (mai) détritus (>1/3 constant)
	>249 mm	100% poissons à partir de juillet (max alevins gardons)

Les alevins de perches sont plus sélectifs vis-à-vis des proies de grande taille jusque fin août. A partir de septembre, seuls les cladocères sont sélectionnés. Au mois de juillet, les jeunes perches préfèrent les copépodes, en donnant la priorité à *Diaptomus* plutôt qu'à *Cyclops*. De fin août à début octobre, les jeunes perches sélectionnent les cladocères, à savoir *D. longispina* et les Sididae. Les rotifères, les nauplii et les Bosminidae sont rejetés. Les alevins de perches sont également des prédateurs visuels. En hiver les perches adultes se nourrissent principalement de détritus et d'un peu de zooplancton (copépodes). Au printemps et en été la nourriture principale est composée de macroinvertébrés (chironomidae) et ostéichthyens (alevins de gardons). Les perches adultes sont sélectives dans leur recherche de nourriture. Ce sont des chasseurs à l'affût facultatifs. Les dépenses énergétiques sont élevées lors du comportement de prise alimentaire.

Si on compare les perches et les gardons, on constate que les perches sont des prédateurs visuels aussi bien au stade alevin qu'au stade adulte. Les gardons par contre sont des chasseurs visuels au stade alevin et deviennent des filtreurs par déplacement à l'âge adulte. Les gardons négligent les copépodes en tant que proies, car ceux-ci ont des mécanismes d'évitement des poissons. Les perches par contre négligent les Bosminidae à cause de leurs mécanismes de perception des proies différents de ceux de gardons. Les bosmines sont trop transparentes et petites pour être perçues par les perches par rapport aux Daphniidae. Une compétition n'existe apparemment qu'au niveau des cladocères, ce qui serait à l'origine du passage des perches vers un régime composé de macroinvertébrés. Les deux espèces n'ont pas de période de jeûne hivernal, même si les quantités de nourriture ingérées sont moindres en hiver. Les milieux productifs sont plus favorables aux gardons.

A Pareloup, on constate un déclin des perches car le milieu est profitable aux brèmes et aux gardons qui sont dix fois plus nombreux que celles-ci. La croissance des gardons dans les rivières Stour et Frome en Angleterre semble plus rapide que dans la plupart des milieux aquatiques européens (Mann, 1973). Ceci serait lié à leur régime alimentaire composé de larves d'insectes, de mollusques et d'une part non négligeable d'algues.

1.7. Conclusions

En conclusion de cette revue bibliographique, nous pouvons donc émettre les hypothèses suivantes en terme d'assemblages de poissons en milieux aquatiques continentaux.

Que ce soit en rivières, en lacs naturels ou en réservoirs, les facteurs abiotiques et biotiques ont conjointement un rôle majeur à jouer. Les variables environnementales, telles que la température, le pH, le couvert végétal etc. ont des impacts analogues sur les assemblages présents. Les interactions inter et intraspécifiques sont également des éléments non négligeables dans les trois milieux. La disponibilité en nourriture et notamment en proies zooplanctoniques sont également de mise dans les trois systèmes.

En règle générale, les régimes de débit, l'hétérogénéité en habitats plus importante et un recouvrement en habitats plus important sont caractéristiques des milieux lotiques. Les assemblages sont fort variables dans l'espace et le temps à cause du comportement migratoire de nombreuses espèces ichthyologiques de ce milieu. En lacs naturels, ce sont plutôt des facteurs tels que le séjour plus long des masses d'eau qui vont moduler les assemblages de poissons. Les phénomènes comme l'eutrophisation auront des conséquences plus graves en milieu stagnant pour la faune aquatique. Les assemblages sont, en général, plus stables et le recouvrement en habitat est moindre, la complexité et l'hétérogénéité de ceux-ci variant avec la taille du plan d'eau.

En réservoirs, milieu artificiel, l'hétérogénéité en habitats est moindre et ce indépendamment de la taille du plan d'eau. L'eutrophisation a des effets tout aussi désastreux en réservoirs qu'en lac. Les assemblages en zone littorale sont rendus instables à cause des fluctuations anarchiques du niveau des eaux. La zone littorale a donc plus un caractère lotique mais non régi par des effets saisonniers. En zone pélagique les assemblages abhorrent des caractéristiques analogues à celles rencontrées en lacs naturels, mais les associations entre espèces sont souvent temporaires, fort variables dans le temps et l'espace, donc fortement instables. La richesse spécifique est souvent plus faible en réservoirs qu'en lacs naturels ou en rivières et les communautés sont souvent dominées par une, voire tout au plus deux ou trois espèces opportunistes et tolérantes. De plus, dans de nombreux réservoirs les espèces non-natives sont favorisées par rapport aux espèces natives.

Notre revue de la littérature a révélé que si beaucoup d'études sont réalisées à ce sujet, elles ne concernent souvent qu'une ou plusieurs espèces et mettent l'accent sur l'une ou l'autre composante mais n'englobe généralement pas une vue d'ensemble du système et de l'assemblage des espèces présentes face à leur habitat. De plus, les assemblages des stades jeunes en réservoirs ne semblent avoir fait l'objet que de peu d'études.

Nous nous proposons par la suite de faire un état des lieux des connaissances actuelles des peuplements ichtyologiques dans leur entièreté dans les réservoirs wallons et grand-ducaux. Nos investigations portent plus spécifiquement sur les réservoirs de Nisramont et d'Esch-sur-Sûre, dans le but de caractériser les assemblages de poissons dans ces deux milieux et d'en évaluer leur stabilité sur une base intersaisonnière et interannuelle. A cet effet, nous avons déterminé la diversité spécifique, l'abondance et la biomasse relative des poissons. Les facteurs environnementaux déterminants une fois dégagés sont mis en relation avec la distribution des poissons. Nous pourrons ainsi finalement proposer une caractérisation de l'évolution de la structure des communautés ichtyologiques en fonction des gradients spatio-temporels. Ceci nous permettra d'évaluer dans quelle mesure les deux barrages étudiés par nos soins ont des caractéristiques d'hybride environnemental entre milieux lentique et lotique.

Les résultats obtenus sont présentés en deux parties, la première traitant des poissons d'un an et plus aussi bien en zone littorale qu'en zone pélagique. La seconde partie est consacrée spécifiquement à la répartition spatio-temporelle des stades larvaires et juvéniles en zone littorale en fonction des conditions d'habitat. Nous nous sommes efforcés au cours de ce travail de ne pas nous focaliser uniquement sur les espèces dominantes, comme c'est le cas dans beaucoup d'étude de ce genre, mais d'arriver à une vue globale des assemblages de poissons et de leurs caractéristiques dans ces deux réservoirs.