



**HAL**  
open science

# Stratégies d'occupation spatiale en milieu lacustre : réponses de l'ichtyofaune dans un réservoir échauffé, non stratifié

Samuel Dembski

► **To cite this version:**

Samuel Dembski. Stratégies d'occupation spatiale en milieu lacustre : réponses de l'ichtyofaune dans un réservoir échauffé, non stratifié. Ecologie, Environnement. Université de Metz, 2005. Français. NNT: . tel-00145435

**HAL Id: tel-00145435**

**<https://theses.hal.science/tel-00145435>**

Submitted on 10 May 2007

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



# **UNIVERSITE DE METZ**

U.F.R. Sciences Fondamentales & Appliquées

ECOLE DOCTORALE

Ressources, Procédés, Produits, Environnement

## **THESE**

présentée par

**Samuel DEMBSKI**

Pour obtenir le titre de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE METZ**

Mention : Sciences de la Vie

Spécialité : Hydrobiologie

## **STRATEGIES D'OCCUPATION SPATIALE EN MILIEU LACUSTRE :**

réponses de l'ichtyofaune dans un réservoir échauffé, non stratifié.

soutenue le 28 Novembre 2005 devant la commission d'examen constituée de :

|   |                    |
|---|--------------------|
| J. BRUN BELLUT, Professeur, Université de Nancy I               | Président du jury  |
| J.C. PHILIPPART, Chercheur qualifié FNRS, Université de Liège   | Rapporteur         |
| D. PONT, Directeur de Recherche, CEMAGREF Aix-en-Provence       | Rapporteur         |
| J.C. PIHAN, Professeur, Université de Metz                      | Directeur de thèse |
| G. MASSON, Maître de conférences, Université de Metz            | Examineur          |
| C. DELATTRE, Ingénieur EDF, LNHE Recherche & Développement      | Invitée            |
| N. CADIC, Délégué Régional, Conseil Supérieur de la Pêche (DR3) | Invité             |

**Laboratoire Biodiversité & Fonctionnement des Ecosystèmes, UFR Sci.F.A.,  
Campus Bridoux, Rue du Général Delestraint, 57070 Metz-Borny**



**Résumé :** Ce travail est réalisé dans un réservoir artificiel, adjacent à une centrale électronucléaire, pour lequel les températures hivernales sont douces (8,2 à 12,4°C) et augmentent rapidement au printemps (Avril : 14,7°C) soit respectivement 5°C et 3°C au-delà des températures de la rivière qui l'alimente (la Moselle). L'absence de stratification (ni thermocline, ni oxycline) et de marnage offre une opportunité unique d'observer la distribution des poissons peu soumis aux contraintes abiotiques. Dans un premier temps, la distribution spatio-temporelle des communautés ichthyiques est suivie en domaine littoral et pélagique. Les jeunes poissons de l'année sont essentiellement discriminés selon leur date d'éclosion et constituent alors deux groupes distincts d'espèces ; les premiers alevins sont issus des pontes printanières tandis que ceux du second groupe descendent d'espèces à reproduction plus tardive. Les migrations et le partage des niches écologiques sont appréciés au cours de l'ontogenèse et par exemple, à la fin du printemps et en été, les plus petites brèmes bordelières (LT < 20 mm) sont confinées dans les habitats de forte complexité structurale tandis que les alevins de perches soleils occupent l'ensemble des habitats disponibles. En grandissant, les brèmes bordelières gagnent progressivement des habitats plus ouverts avant de rejoindre le domaine pélagique. La distribution verticale des poissons y est étudiée à l'aide d'une série chronologique de captures aux filets maillants verticaux. Les patrons de répartition saisonniers et spécifiques sont mis en évidence. Au cours de l'automne, de nombreuses espèces sont capturées plus en profondeur tandis que la perche soleil est la seule dont les captures en domaine littoral sont abondantes. Le succès d'introduction de la perche soleil doit être le fruit à la fois de son éclosion tardive et d'une stratégie de sélection de l'habitat opportuniste qui lui permet d'occuper un espace laissé vacant. Dans un second temps, les incidences sur les traits d'histoire de vie de poissons exposés à des eaux échauffées sont étudiées avec un intérêt particulier pour la population de perche soleil. Une croissance rapide des jeunes de l'année, une maturité précoce et une faible longévité sont constatées, et se démarquent des travaux existants. La faible longévité semble être la conséquence d'une maturité précoce des adultes qui subissent une forte mortalité suite à leur première reproduction. Ces résultats doivent contribuer à la mise en place d'outils prédictifs des réponses écologiques dans le contexte de changement climatique.

Spatial occupation strategies in lacustris systems:  
ichthyofauna reactions in a overheated and unstratified reservoir.

**Abstract :** The study was conducted in an artificial reservoir, adjacent to a nuclear power plant, in which water temperatures are cool in the winter (8.2 – 12.4°C) and rise early in the spring (April : 14.7°C) nearly 5°C and 3°C over the temperature of its tributary (Moselle river), respectively. The absence of stratification (neither thermocline nor oxycline exist) and the constant water level provided a unique opportunity to observed fish distribution with low abiotic constraints. In one hand, temporal and spatial distributions of the fish community were studied in both littoral and pelagic area. The time survey separated two major groups of young of the year (YOY) according to their time of appearance; the first represented the progeny of early-spring spawning species whereas the second resulted from later-spawning species. Ontogenetic niche shifts of coexisting species were appreciated and for example during late spring and summer, the smallest white bream YOY (LT < 20 mm) were restricted to complex habitats whereas those of pumpkinseed occupied all available habitats. Growing white bream progressively migrated to open water before reaching pelagic areas. There, the vertical distribution of fish was studied using gill net time series. Seasonal and species-specific distribution patterns were highlighted. During the autumn, many species were sampled in deeper water whereas pumpkinseed was the only one sampled in abundance in the littoral zone. Pumpkinseed introduction success might be explained by both its late hatching and its opportunistic strategy in habitat selection enabling it to exploit space left vacant. In the other hand, life history reactions of fish exposed to heated waters were studied particularly in the pumpkinseed population. Fast growth among young of the year, precocious maturity and short life-span were observed, in contrast to related studies. The short life span appeared to be the price paid for early maturity in breeding fish, which suffered high mortality rates just after their first reproduction. These findings should prove helpful in predicting ecological responses to climatic change.

**Mots-clés :** communautés de poissons, répartition spatio-temporelle, habitats littoraux, zone pélagique, traits d'histoire de vie, réchauffement, réservoir.

**Keywords :** fish communities, spatio-temporal distribution, littoral habitats, pelagic area, life history traits, warming, reservoir.



## Remerciements

---

*Monsieur le Professeur Jean-Claude Pihan est celui sans qui rien de tout cela n'aurait été possible. Je lui dois de m'avoir proposé cette thèse, puis de m'avoir guidé et soutenu, faisant preuve d'une bienveillance rare. Tous vos conseils me seront utiles dans une carrière future. Merci.*

*A mon co-encadrant, Monsieur Gérard Masson, Maître de conférence, j'exprime ma plus profonde gratitude. Sa patience, sa disponibilité et son esprit critique ont grandement contribué à l'orientation de ce travail. Nos débats sont loin d'être clos et nous réservent, je l'espère, encore bien des surprises.*

*Que Monsieur Pont et Monsieur Philippart trouvent ici ma reconnaissance pour avoir bien voulu examiner ce travail en tant que rapporteurs. Merci d'avoir manifesté votre intérêt pour cette étude.*

*Merci à Madame Delattre, Monsieur Brun Bellut et Monsieur Cadic d'avoir accepté de faire partie de mon jury et de poser sur ce travail un regard critique.*

*J'exprime mes plus vifs remerciements à l'ensemble du personnel du Laboratoire Biodiversité & Fonctionnement des Ecosystèmes. Leur dévouement pour les étudiants rend notre travail bien plus agréable et efficace. Alors de tout cœur merci à Mireille Ollivier, Nathalie Kleinen, Catherine Drui, Nathalie Nauer, Etienne Morhain, Philippe Rousselle & Jean-François Poinsaint.*

*Merci à Monsieur Lionel Légrize, Maître de conférence, pour le soutien qu'il a su me témoigner.*

*Un merci tout particulier à Monsieur Philippe Wagner, technicien terrain, dont le professionnalisme a permis la réalisation d'un échantillonnage de qualité, préalable indispensable à tout travail scientifique. Ses qualités de rugbyman se sont avérées essentielles dans la capture des carpes et ses qualités humaines ont fait de lui un véritable ami.*

*A vous tous, besogneux étudiants, qui m'avaient accompagnés de multiples façons, je vous dis « chapeau bas ». Merci entre autres à tous les moussaillons du PLEA qui ont assuré les pêches : Simon, FX, Jean-Marc, Guillaume, Vincent, Alan, Olivier, Manu, Chafik, Ingrid, Karine et Mickaël ; et à tous ceux dont la bonne humeur rendait le quotidien plus agréable : Virginie, Sandrine, Arnaud, Stéphanie, Hedwige...*

*Je remercie tout le personnel du CEMAGREF de Montpellier Unité Hydrobiologie – Ecosystèmes lacustres pour son accueil chaleureux. Un grand merci à Aymeric Guibert pour s'être rendu disponible afin de m'initier aux bases de données. Pour ces conseils avisés, je suis reconnaissant à Pascal Irz et lui souhaite toute la réussite qu'il mérite et bon vent...*

*Je tiens également à remercier l'ensemble du personnel de la délégation régionale Alsace-Lorraine-Champagne-Ardenne du Conseil Supérieur de la Pêche pour sa gentillesse et tout particulièrement David Monnier pour son aide et sa disponibilité, puisse notre collaboration s'avérer fructueuse encore longtemps... Les campagnes de pêche électrique sont réalisées en collaboration avec le Conseil Supérieur de la Pêche (DR3).*

*Je remercie Jean-Claude Bivert, garde pêche de l'APPM « La Fraternelle » pour avoir su faire vivre la nécessaire relation entre conseillers scientifiques et usagers de l'eau.*

*Je remercie le personnel de la centrale EDF de Cattenom qui m'a toujours permis d'effectuer mon travail dans les meilleures conditions.*

*Ces travaux sont réalisés dans le cadre d'une convention avec le Centre Nucléaire de Production d'Electricité d'EDF Cattenom.*

*Le commencement de toutes les sciences, c'est l'étonnement de ce que les choses sont ce qu'elles sont.  
« Aristote »*



# Sommaire

---

|  |            |
|--|------------|
| <b>Avant-propos</b>  | <b>1</b>   |
| <b>PROBLEMATIQUE GENERALE ET OBJECTIFS</b>   | <b>2</b>   |
| <b>CHAPITRE I. CONTEXTE DE L'ETUDE ET APPROCHE METHODOLOGIQUE</b>                    | <b>10</b>  |
| I. Caractérisation du modèle étudié : le Mirgenbach                                  | 10         |
| I.1. Présentation du site et de son fonctionnement hydraulique                       | 10         |
| I.2. Caractérisation des stations et des habitats pélagiques                         | 16         |
| I.3. Caractérisation des stations et des habitats littoraux                          | 21         |
| II. Présentation et validation des protocoles de capture                             | 26         |
| II.1. Méthodes d'échantillonnage   | 26         |
| II.1.1. Les engins passifs   | 26         |
| II.1.2. Les engins actifs  | 27         |
| II.2. Acquisition et exploitation des données  | 30         |
| II.3. Sélectivité et critères de choix des engins                                    | 33         |
| III. Contexte historique et évolution du peuplement ichtyique                        | 41         |
| <b>CHAPITRE II. OCCUPATION DE L'ESPACE</b>   | <b>44</b>  |
| I. Répartition des jeunes de l'année (groupe 0)                                      | 44         |
| I.1. Répartition littorale   | 44         |
| I.1.1. Distribution temporelle   | 44         |
| I.1.2. Distribution spatiale   | 57         |
| I.1.2.1. A l'échelle des populations   | 58         |
| I.1.2.2. A l'échelle du peuplement   | 71         |
| I.2. Répartition pélagique   | 73         |
| I.2.1. Distribution temporelle   | 73         |
| I.2.2. Distribution spatiale   | 76         |
| II. Répartition des poissons d'un an et plus (groupe 1+)                             | 85         |
| II.1. Répartition littorale  | 85         |
| II.2. Répartition pélagique  | 91         |
| II.2.1. Distribution temporelle  | 91         |
| II.2.2. Distribution spatiale  | 92         |
| III. Synthèse des patrons d'occupation   | 107        |
| IV. Exemple de partage de l'espace et occupation d'un espace vacant                  | 115        |
| <b>CHAPITRE III. REPONSES A L'ECHAUFFEMENT</b>                                       | <b>127</b> |
| I. Incidence de l'échauffement sur les traits d'histoire de vie de la perche soleil  | 128        |
| II. Incidences de l'échauffement sur les traits d'histoire de vie des autres espèces | 144        |
| <b>DISCUSSION GENERALE</b>   | <b>156</b> |
| <b>CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES</b>   | <b>162</b> |
| <b>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</b>   | <b>166</b> |



# Liste des illustrations

---

## Liste des tableaux :

|  |           |
|--|-----------|
| Tableau I : Principaux traits de vie des espèces recensées dans le réservoir du Mirgenbach de 1991 à 2003  | 7         |
| Tableau II : Evolution mensuelle de la composition spécifique du zooplancton en 2005   | 20        |
| Tableau III : Composition spécifique de la macrofaune benthique du réservoir du Mirgenbach   | 24        |
| Tableau IV : Surface moyenne prospectée à la senne selon le type de complexité structurale d'habitat auquel appartient chacune des stations  | 28        |
| Tableau V : Fréquence de capture des différentes espèces dans les échantillons réalisés à l'aide de divers engins  | 35        |
| Tableau VI : Longueur totale minimale et maximale des différents espèces capturées dans chaque engin   | 35        |
| Tableau VII : Effectifs capturés par espèce selon les protocoles définis pour chaque engin sur les stations de rive ou du large lors d'une même campagne de juillet 2002                                       | 39        |
| Tableau VIII : Calendrier et effort de pêche dans le réservoir du Mirgenbach   | 40        |
| Tableau IX : Détails des empoisonnements réalisés dans le réservoir du Mirgenbach  | 43        |
| Tableau X : Evolution temporelle de la composition des captures de jeunes de l'année à la senne en domaine littoral en 2003  | 45        |
| Tableau XI : ANOVA de l'occurrence et de la densité des espèces majoritaires et de la densité totale pour les facteurs date et complexité structurale d'habitat pour les campagnes printanières de 2003        | en annexe |
| Tableau XII : ANOVA de l'occurrence et de la densité des espèces majoritaires et de la densité totale pour les facteurs date et complexité structurale d'habitat pour les campagnes estivales de 2003          | en annexe |
| Tableau XIII : Corrélations de Pearson des espèces majoritaires capturées sur l'ensemble des échantillons réalisés en 2003   | en annexe |
| Tableau XIV : Corrélations de Pearson des espèces majoritaires capturées sur l'ensemble des échantillons réalisés lors des campagnes printanières et estivales en 2003   | en annexe |
| Tableau XV : Corrélations de Pearson des espèces majoritaires capturées sur l'ensemble des échantillons réalisés sur l'ensemble des campagnes dans les habitats de type « ++ », « + », « - » et « -- » en 2003 | en annexe |
| Tableau XVI : Composition spécifique des captures par unité d'effort de jeunes poissons de l'année en domaine pélagique lors des campagnes estivale et automnale aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 | 75        |
| Tableau XVII : Effectif et taille moyenne des sandres de l'année capturés à l'OAR de janvier 1991 à septembre 2002   | 75        |
| Tableau XVIII : ANOVA de la biomasse totale et des espèces majoritaires pour les facteurs saison et station de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003                             | en annexe |
| Tableau XIX : ANOVA de la profondeur de capture et de la taille des sandres entre les différentes stations à partir des campagnes estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003                      | en annexe |

Tableau XX : ANOVA de la profondeur de capture et de la taille des perches entre les différentes stations à partir des campagnes estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXI : ANOVA de la profondeur de capture et de la taille des gardons entre les différentes stations à partir des campagnes estivales et automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXII : ANOVA de la profondeur de capture et de la taille des brèmes bordelière entre les différentes stations à partir des campagnes automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXIII : ANOVA de la profondeur de capture et de la taille des brèmes communes entre les différentes stations à partir des campagnes automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXIV : ANOVA de la profondeur de capture en station 1 entre les différentes espèces à partir des campagnes estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXV : ANOVA de la profondeur de capture en station 4 entre les différentes espèces à partir des campagnes estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXVI : ANOVA de la profondeur de capture en station 2 entre les différentes espèces à partir des campagnes estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXVII : ANOVA de la profondeur de capture en station 3 entre les différentes espèces à partir des campagnes estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXVIII : ANOVA de la profondeur de capture en station 1 entre les différentes espèces à partir des campagnes automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXIX : ANOVA de la profondeur de capture en station 4 entre les différentes espèces à partir des campagnes automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXX : ANOVA de la profondeur de capture en station 2 entre les différentes espèces à partir des campagnes automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXXI : ANOVA de la profondeur de capture en station 3 entre les différentes espèces à partir des campagnes automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXXII : Evolution temporelle de la composition des captures de poissons d'un an et plus à la senne en domaine littoral en 2003

86

Tableau XXXIII : ANOVA de la richesse taxonomique et de la densité du peuplement de poissons d'un an et plus capturés en domaine littoral pour les facteurs date et complexité structurale d'habitat sur la base de l'ensemble des échantillons réalisés en 2003

en annexe

Tableau XXXIV : Comparaison des distributions de taille entre les divers type d'habitats pour les espèces capturées en effectifs suffisants dans au moins deux types différents

en annexe

Tableau XXXV : ANOVA de la biomasse totale et des espèces majoritaires pour les facteurs année, saison et doamine de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXXVI : ANOVA de la biomasse totale et des espèces majoritaires pour les facteurs saison et station de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXXVII : ANOVA de la profondeur de capture des ablettes pour les facteurs saison et station de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

Tableau XXXVIII : ANOVA de la profondeur de capture des brèmes bordelière pour les facteurs saison et station de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003

en annexe

|  |           |
|--|-----------|
| Tableau XXXIX : ANOVA de la profondeur de capture des brèmes communes pour les facteurs saison et station de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003     | en annexe |
| Tableau XL : ANOVA de la profondeur de capture des gardons pour les facteurs saison et station de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003                | en annexe |
| Tableau XLI : ANOVA de la profondeur de capture des perches pour le facteur station des pêches estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003                               | en annexe |
| Tableau XLII : ANOVA de la profondeur de capture des sandres pour les facteurs saison et station de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003              | en annexe |
| Tableau XLIII : ANOVA de la profondeur de capture en station 1 des espèces majoritairement présentes dans l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003        | en annexe |
| Tableau XLIV : ANOVA de la profondeur de capture en station 2, 3 et 4 des espèces majoritairement présentes dans l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 | en annexe |
| Tableau XLV : ANOVA de la profondeur de capture en station 2, 3 et 4 des espèces majoritairement présentes dans l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003  | en annexe |
| Tableau XLVI : Principaux traits de vie de différentes espèces, relevés dans le réservoir du Mirgenbach  | 144       |
| Tableau XLVII : Evolution de la longévité chez plusieurs espèces récoltées lors des campagnes de février 1991 à novembre 2002  | 154       |

## Liste des figures :

|   |    |
|---|----|
| Figure 1 : Bilan d'énergie et dynamique interne d'une retenue   | 2  |
| Figure 2 : Variations saisonnières de position bathymétrique des peuplements ichtyiques dans un lac européen  | 5  |
| Figure 3 : Processus de sélection de l'habitat  | 6  |
| Figure 4 : Localisation géographique et relation avec la rivière du réservoir du Mirgenbach au niveau du Centre Nucléaire de Production d'Electricité de Cattenom                     | 11 |
| Figure 5 : Circuits d'eau brute du CNPE de Cattenom   | 12 |
| Figure 6 : Evolution chronologique de la température mensuelle moyenne de la colonne d'eau à la station I   | 13 |
| Figure 7 : Températures moyennes journalières relevées en surface à la station I en 2003  | 13 |
| Figure 8 : Evolution chronologique du rapport N/P moyen, minimum et maximum annuels en station I d'après les prélèvements mensuels  | 15 |
| Figure 9 : Evolution de la concentration en cuivre dans l'eau brute et dans les sédiments   | 15 |
| Figure 10 : Evolution chronologique de la moyenne, du minimum et du maximum annuels en chlorophylle totale en station I d'après les prélèvements mensuels                             | 15 |
| Figure 11 : Prolifération d' <i>Hydrodictyon sp.</i> de 1989 à 1991   | 15 |
| Figure 12 : Site d'étude et localisation des stations d'échantillonnage   | 16 |
| Figure 13 : Profil vertical des températures de l'année 2003 en stations II et I  | 17 |
| Figure 14 : Delta des températures moyennes journalières en 2003 entre les stations I-III, I-IV et III-IV   | 18 |
| Figure 15 : Profil vertical des concentrations en oxygène dissous de l'année 2003 en stations II et I   | 19 |
| Figure 16 : Evolution temporelle et répartition verticale de l'albuz en stations I  | 19 |
| Figure 17 : ACP réalisée à partir des variables de « structure de l'habitat » des 12 stations   | 22 |
| Figure 18 : Delta des températures moyennes journalières en 2003 entre les stations V-VI  | 23 |
| Figure 19 : Sélectivité des engins de pêche pour la brème bordelière, le gardon, le rotengle, la perche soleil, la perche et le sandre  | 36 |
| Figure 20 : Distribution des longueurs totales des espèces majoritaires capturées à l'aide des filets maillants verticaux toutes mailles et stations confondues de 1991 à 2003        | 38 |
| Figure 21 : Evolution de la biomasse annuelle des poissons collectés dans les filets maillants verticaux  | 41 |
| Figure 22 : Contribution annuelle relative des différentes espèces au peuplement et biomasses totales correspondantes issues des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 | 42 |
| Figure 23 : Contribution annuelle relative des jeunes de l'année de différentes espèces et effectifs correspondants issus des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003    | 43 |
| Figure 24 : Evolution temporelle des contributions relatives des jeunes de l'année de différentes espèces et densité totale au cours des campagnes de senne en 2003                   | 45 |

|  |    |
|--|----|
| Figure 25 : AFC discriminante inter-date pour l'ensemble des campagnes réalisées suivant le même effort de pêche en 2003   | 47 |
| Figure 26 : Distribution des effectifs par classe de taille de sandres collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003   | 48 |
| Figure 27 : Distribution des effectifs par classe de taille de perches collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003   | 49 |
| Figure 28 : Distribution des effectifs par classe de taille de gardons collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003   | 50 |
| Figure 29 : Distribution des effectifs par classe de taille de grémilles collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003   | 51 |
| Figure 30 : Distribution des effectifs par classe de taille de brèmes communes collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003   | 52 |
| Figure 31 : Distribution des effectifs par classe de taille de rotengles collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003   | 53 |
| Figure 32 : Distribution des effectifs par classe de taille de carpes communes collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003   | 54 |
| Figure 33 : Distribution des effectifs par classe de taille de brèmes bordelière collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003   | 55 |
| Figure 34 : Distribution des effectifs par classe de taille de perches soleil collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003  | 56 |
| Figure 35 : Distribution des effectifs par classe de taille de loches de rivière collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003   | 57 |
| Figure 36 : Densité moyenne du sandre dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 ; détail des densités et des $L_T$ moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons lors des campagnes d'avril, de mai, de juin, de juillet et d'août               | 59 |
| Figure 37 : Densité moyenne de la perche dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 ; détail des densités et des $L_T$ moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons lors des campagnes d'avril, de mai, de juin, de juillet, d'août et d'octobre | 60 |
| Figure 38 : Densité moyenne du gardon dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 ; détail des densités et des $L_T$ moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons lors des campagnes d'avril, de mai, de juin                                     | 61 |
| Figure 39 : Densité moyenne de la grémille dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 ; détail des densités et des $L_T$ moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons lors des campagnes d'avril, de mai, de juin                                | 61 |
| Figure 40 : Densité moyenne de la brème commune dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 ; détail des densités et des $L_T$ moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons lors des campagnes d'avril, de mai, de juin, de juillet et d'août     | 62 |
| Figure 41 : Densité moyenne du rotengle dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 ; détail des densités et des $L_T$ moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons lors des campagnes de juin, de juillet, et d'août                             | 64 |

|  |    |
|--|----|
| Figure 42 : Densité moyenne de la brème bordelière dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 ; détail des densités et des $L_T$ moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons lors des campagnes de juin, de juillet, d'août, et d'octobre | 64 |
| Figure 43 : Densité moyenne de la perche soleil dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 ; détail des densités et des $L_T$ moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons lors des campagnes de juin, de juillet, d'août, et d'octobre    | 65 |
| Figure 44 : Densité moyenne de la carpe commune et de la loche de rivière dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003  | 65 |
| Figure 45 : Distribution des tailles de sandre dans les différents types d'habitat lors des campagnes d'avril et de mai  | 67 |
| Figure 46 : Distribution des tailles de brème commune dans les différents types d'habitat lors de la campagne de juin  | 68 |
| Figure 47 : Distribution des tailles de rotengle dans les différents types d'habitat lors de la campagne de juillet  | 68 |
| Figure 48 : Distribution des tailles de brème bordelière dans les différents types d'habitat lors des campagnes de juillet et d'août   | 68 |
| Figure 49 : Distribution des tailles de perche soleil dans les différents types d'habitat lors des campagnes de juin, de juillet, d'août et d'octobre  | 69 |
| Figure 50 : Classification hiérarchique des espèces majoritaires réalisée à partir des données de densité de l'ensemble des échantillons réalisés toutes campagnes confondues  | 70 |
| Figure 51 : Classification hiérarchique des espèces majoritaires réalisée à partir des données de densité des échantillons réalisés lors des campagnes printanières (avril & mai) et estivales-automnales (juin, juillet, août & octobre)  | 71 |
| Figure 52 : Classification hiérarchique des espèces majoritaires réalisée à partir des données de densité des échantillons réalisés des les habitats de complexité structurale de type « ++ », « + », « - » et « -- » toutes campagnes confondues  | 72 |
| Figure 53 : AFC discriminante inter-date pour l'ensemble des campagnes réalisées suivant le même effort de pêche de 1991 à 2003  | 74 |
| Figure 54 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de sandre capturée lors des campagnes estivales et automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003   | 77 |
| Figure 55 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de perche capturée lors des campagnes estivales t automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003  | 78 |
| Figure 56 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de gardon capturée lors des campagnes estivales et automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003   | 79 |
| Figure 57 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse automnale de brème bordelière et de brème commune capturées aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003   | 80 |
| Figure 58 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse automnale d'ablette et de rotengle capturées aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003  | 81 |
| Figure 59 : Classification hiérarchique des espèces majoritaires réalisée à partir des données de biomasse des échantillons réalisés lors des campagnes estivales et automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 et après regroupement des données saisonnières               | 83 |

|  |     |
|--|-----|
| Figure 60 : Répartition verticale et stationnelle des effectifs de sandre et de gardon selon des degrés de recrutement contrastés  | 84  |
| Figure 61 : Evolution temporelle des contributions relatives des poissons d'un an et plus de différentes espèces et effectif total collecté au cours des campagnes de senne en 2003    | 86  |
| Figure 62 : Evolution des effectifs de perches soleils capturée lors des campagnes de 2003   | 87  |
| Figure 63 : Evolution des effectifs des espèces (perche soleil exceptée) capturées lors des campagnes de 2003  | 87  |
| Figure 64 : Distribution des tailles des différentes espèces capturées en domaine littoral en 2003   | 88  |
| Figure 65 : Distribution des tailles de perche soleil capturée dans les différents types d'habitats : « ++ », « + », « - » et « -- »   | 89  |
| Figure 66 : Classification hiérarchique des espèces capturées en rive à partir des données de densité de l'ensemble des échantillons collectés en 2003                                 | 90  |
| Figure 67 : AFC discriminante inter-année pour l'ensemble des campagnes réalisées aux filets maillants verticaux suivant le même effort de pêche de 1991 à 2003                        | 91  |
| Figure 68 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse d'ablette capturée lors des campagnes estivales et automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003           | 93  |
| Figure 69 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de brème bordelière capturée lors des campagnes estivales et automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 | 95  |
| Figure 70 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de brème commune capturée lors des campagnes estivales et automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003    | 96  |
| Figure 71 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de gardon capturée lors des campagnes estivales et automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003           | 97  |
| Figure 72 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de perche capturée lors des campagnes estivales et automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003           | 98  |
| Figure 73 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de rotengle capturée lors des campagnes estivales et automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003         | 98  |
| Figure 74 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de sandre capturée lors des campagnes estivales et automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003           | 99  |
| Figure 75 : Classification hiérarchique des espèces majoritaires réalisée à partir des données de biomasse de l'ensemble des échantillons réalisés toutes campagnes confondues         | 100 |
| Figure 75 : Classification hiérarchique des espèces majoritaires réalisée à partir des données de biomasse de l'ensemble des échantillons réalisés toutes campagnes confondues         | 101 |
| Figure 76 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des ablettes capturées sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 2 et 3                | 103 |
| Figure 77 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des rotengles capturés sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 1                     | 103 |
| Figure 78 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des sandres capturés sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 1                       | 104 |

|  |     |
|--|-----|
| Figure 79 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des brèmes bordelière capturés sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 1   | 104 |
| Figure 80 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des brèmes communes capturés sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 1   | 105 |
| Figure 81 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des gardons capturés sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 1   | 105 |
| Figure 82 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des perches capturés sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 1   | 106 |
| Figure 83 : Classification hiérarchique des groupes d'âges des espèces majoritaires réalisée à partir des données de biomasse de l'ensemble des échantillons réalisés en période estivale et automnale toutes campagnes confondues | 106 |
| Figure 84 : Distribution temporelle et spatiale des loches de rivière adultes et juvéniles   | 114 |
| Figure 85 : Suivi de l'évolution de la longueur totale des brochets depuis les mesures de réintroduction   | 146 |
| Figure 86 : Rapport gonado-somatique en fonction de la longueur totale des sandres femelles pour différentes périodes de l'année   | 147 |
| Figure 87 : Rapport gonado-somatique en fonction de la longueur totale des perches femelles pour différentes périodes de l'année   | 148 |
| Figure 88 : Rapport gonado-somatique en fonction de la longueur totale des gardons femelles pour différentes périodes de l'année   | 149 |
| Figure 89 : Rapport gonado-somatique en fonction de la longueur totale des brèmes communes femelles pour différentes périodes de l'année   | 151 |
| Figure 90 : Rapport gonado-somatique en fonction de la longueur totale des brèmes bordelières femelles pour différentes périodes de l'année  | 152 |
| Figure 91 : Effectifs par classe d'âge et par sexe des poissons capturés de 1991 à 2003  | 153 |
| Figure 92 : Evolution chronologique des longueurs totales maximales capturées au cours des campagnes de 1991 à 2003 pour la brème bordelière, la brème commune et le sandre  | 155 |
| Figure 93 : Evolution chronologique des longueurs totales maximales capturées au cours des campagnes de 1991 à 2003 pour le gardon   | 155 |
| Figure 94 : Intégration des variables permettant la définition des stratégies d'occupation sur la base de l'image d'un peuplement  | 159 |
| Figure 95 : Séparation bathymétrique entre aire de repos, aire d'alimentation et aire de ponte chez le mérour brun méditerranéen <i>Epinephelus marginatus</i> des îles Médès (Catalogne)  | 162 |

## **Avant-propos**

Les interactions entre les organismes et leur environnement biotique et abiotique influencent la structure des peuplements. Le poisson, placé au sommet des réseaux trophiques, intervient sur les flux d'énergie et la structure globale de l'édifice trophique. En raison de son intérêt et de son exploitation halieutiques, il fait généralement l'objet d'études à caractères démographiques (recrutement) visant la gestion des stocks.

La distribution spatiale et l'abondance des organismes sont d'une importance fondamentale pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes. Or, dans le cas des poissons en milieu lacustre, peu de travaux s'attachent à l'étude conjointe des zones rivulaires et pélagiques dont le rôle est pourtant complémentaire dans le déroulement du cycle biologique. Cette lacune tient d'une part à la difficulté d'échantillonnage simultané de poissons à différents stades biologiques, vivant dans des biotopes différents et d'autre part à l'hétérogénéité des habitats à l'approche des rives.

Disposant d'indicateurs d'abondance ou de variations d'abondance à l'échelle des habitats et du système dans sa globalité, il est possible d'analyser les phases critiques au cours de l'ontogénèse. L'étude de la structuration du peuplement de poissons en milieu lacustre doit permettre d'apprécier le fonctionnement écologique du système. La combinaison des analyses populationnelles, trophiques et abiotiques doit conduire à l'élaboration d'indices caractérisant le fonctionnement systémique.

Créé en 1985 pour les besoins du Centre Nucléaire de Production d'Electricité de Cattenom (Moselle, France), le réservoir du Mirgenbach constitue en priorité une réserve de sécurité pour l'alimentation des circuits de sauvegarde mais joue également le rôle de tampon thermique. Compte tenu de sa vocation, le réservoir dispose de conditions abiotiques originales (échauffement des eaux, absence de stratification et de marnage) qui en font un site expérimental privilégié où de nombreux travaux ont été menés.

Après avoir présenté la problématique générale et les objectifs de ce travail, un premier chapitre est consacré à la caractérisation du site d'étude, à la présentation et la validation des protocoles de capture, au rappel du contexte historique et de l'évolution depuis la mise en eau du peuplement ichtyique de la retenue. Le second chapitre traite de la répartition à différentes échelles des stades de développement des diverses espèces. Une synthèse des patrons de répartition permet de regrouper l'ensemble des résultats acquis précédemment et un exemple illustre le partage de l'espace. La réponse à l'échauffement de plusieurs espèces de poisson fait l'objet d'un troisième chapitre. La discussion générale permet de mettre en exergue les principaux résultats obtenus ; des perspectives de recherches ultérieures sont proposées.



---

**PROBLEMATIQUE GENERALE**  
**&**  
**OBJECTIFS**

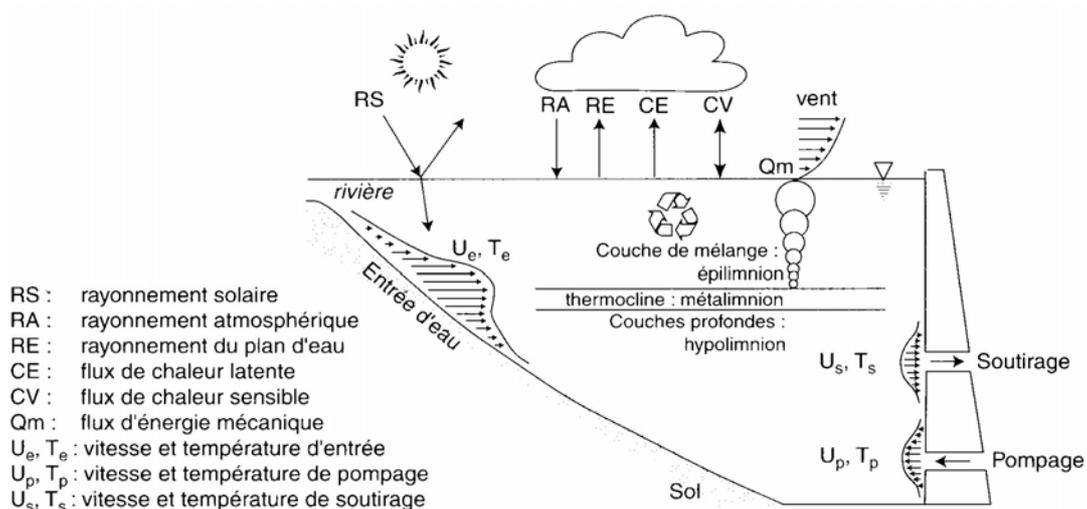
---



Les retenues créées par les aménagements hydroélectriques gérés par EDF représentent de l'ordre de 7 milliards de m<sup>3</sup>, soit trois quart des plans d'eau français, et l'on en dénombre actuellement environ 250 de plus de 10 ha et 110 de plus de 100 ha dont 8 de plus de 1000 ha (Poirel *et al.*, 2001). La création de retenues d'eau artificielles répond à des besoins multiples : production d'énergie hydraulique, puis hydroélectrique, approvisionnement en eau potable, industrielle ou d'irrigation, aide à la navigation et régularisation des débits (soutien des étiages et écrêtement de crues), lutte contre les incendies, pisciculture, activités de loisirs.

Pour les organismes aquatiques, le marnage est le critère qui différencie le plus lacs et retenues artificielles. En règle générale, dans la zone de marnage, la végétation est dégradée, voire totalement absente. L'ichtyofaune peut être affectée directement, essentiellement au travers des aspects liés à la reproduction, mais également de façon indirecte par l'intermédiaire de la chaîne trophique dont l'ensemble des maillons peuvent être touchés.

Dans les régions tempérées, une retenue est isotherme en hiver à une valeur voisine de 4°C. Au printemps, les couches de surface se réchauffent sous l'effet du rayonnement solaire et le vent fournit l'énergie nécessaire au mélange de cette eau chaude de surface jusqu'à une certaine profondeur. Il y a alors création de thermoclines transitoires dont l'accumulation donne naissance, vers la fin du printemps, à une thermocline saisonnière, stable en profondeur. En été, le réservoir est schématiquement (Figure 1) séparé en une couche de surface (épilimnion), une zone de fort gradient thermique (thermocline saisonnière ou métalimnion) qui se comporte comme une barrière de densité et les couches profondes (hypolimnion). A l'automne, le refroidissement des couches superficielles engendre des mouvements convectifs qui érodent progressivement la thermocline jusqu'à obtenir le mélange hivernal. Toutefois, la gestion hydraulique de la retenue influence à la fois la stratification et la qualité de la masse d'eau.



**Figure 1 : Bilan d'énergie et dynamique interne d'une retenue (d'après Poirel *et al.*, 2001).**

Depuis peu, les réservoirs font l'objet d'un intérêt croissant en Europe, notamment en raison de la demande formulée dans la Directive Cadre Européenne sur l'Eau (Union Européenne, 2000). Les réservoirs sont des milieux artificiels relativement récents, où cohabitent des poissons natifs ayant pu s'adapter à la transition d'un milieu lotique vers un milieu lentique, et des espèces introduites. Ces assemblages d'espèces n'existent pas depuis longtemps d'un point de vue évolutif. Selon Hubert & O'shea (1992), on ne dispose que de peu d'informations concernant la répartition et l'utilisation des ressources disponibles pour les poissons dans ces réservoirs. Les études en réservoirs sont peu nombreuses (Whittier & Hugues, 1998) et 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 (Dubois *et al.*, 1994 ; Richeux *et al.*, 1994 ; Quist *et al.*, 2002 ; Perterka *et al.*, 2003 ; Welianje & Amarasinghe, 2003). En outre, les études à l'échelle du peuplement, essentiellement américaines, concernent dans bien des cas des espèces absentes des eaux européennes (Martinelli & Shively, 1997 ; Piet & Guruge, 1997 ; Encina & Rodriguez-Ruiz, 2002 ; Gido *et al.*, 2002 ; Sammons & Bettoli, 2002). En complément, des études expérimentales sont menées afin d'apprécier le rôle et la sélection de l'habitat ou les relations inter-spécifiques (Diehl, 1993 ; Eklöv & VanKooten, 2001 ; Persson *et al.*, 2004) mais utilisent pour ce faire des modèles simplifiés difficilement transposables à l'échelle d'un écosystème pleinement fonctionnel. Récemment, l'essor de l'hydroacoustique (Guillard & Marchal, 2001 ; Cadic, 2002) a permis, par exemple, de mettre en évidence les rythmes d'activité des poissons (Imbrock *et al.*, 1996) et de suivre l'abondance et la répartition du zooplancton en parallèle à celles du poisson (Masson *et al.*, 2001). Toutefois, des « zones d'ombre » subsistent telles que les couches de surface et de fond ainsi que les zones littorales végétalisées ; elles peuvent conduire à des estimations erronées d'une ichthyofaune qui est évaluée dans son ensemble (biomasse globale ou stock), indifféremment des espèces, ce qui restreint l'hydroacoustique à une méthode d'étude complémentaire (Boisclair, 2001). Enfin, le suivi par radio-télémetrie, encore peu employé, s'avère être un outil précieux pour suivre les déplacements des adultes (Jepsen *et al.*, 1999 ; Jacobsen *et al.*, 2002) bien qu'il renseigne uniquement sur la position de quelques individus isolés.

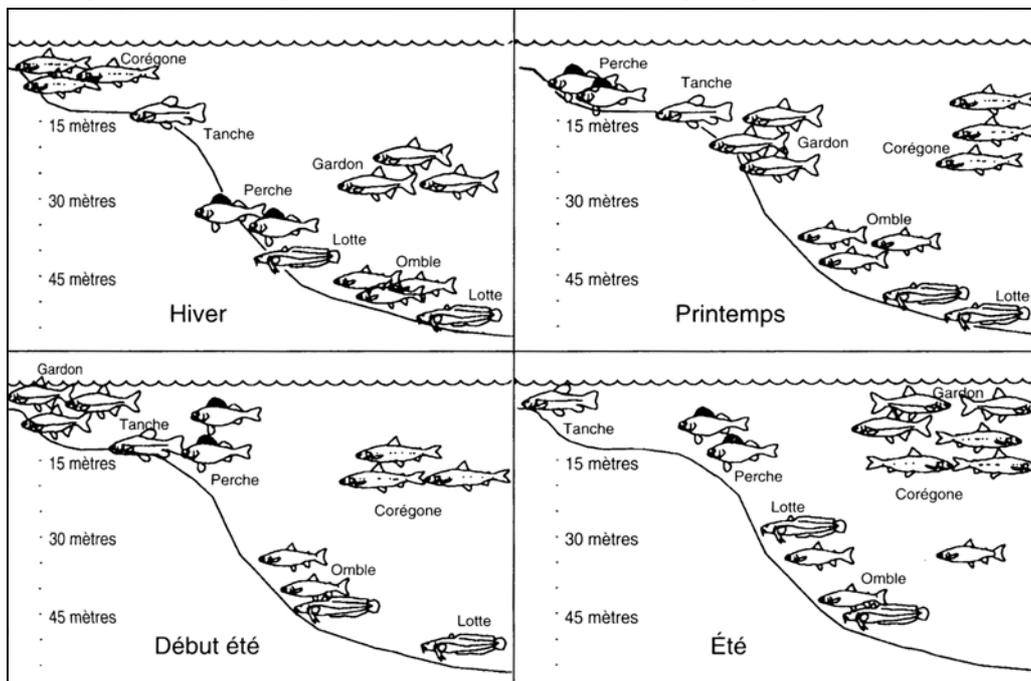
Peu de travaux ichtyologiques s'attachent à l'étude conjointe des zones rivulaires et pélagiques dont le rôle est pourtant complémentaire dans le déroulement du cycle biologique du poisson. Ces lacunes proviennent essentiellement de la difficulté d'échantillonnage simultané de poissons aux stades ontogénétiques différents, que ce soit pour la récolte d'une même espèce, à différents stades de développement répartis dans des habitats multiples, ou la capture de différents stades appartenant à plusieurs espèces occupant le même espace. Aussi le choix d'un engin, d'un lieu et d'une période d'échantillonnage pèse sur la probabilité de récolter un stade particulier d'une espèce donnée. Au cours de son développement, un poisson colonise des milieux différents dans l'espace et dans le temps, et le changement de niches ontogéniques est alors nécessaire à certaines espèces pour qu'elles puissent croître

correctement (Holmgren & Appelberg, 2000). Le cycle biologique d'une espèce peut donc être décomposé en un certain nombre d'écophases successives caractérisées par une certaine stratégie d'occupation de l'espace (Urho, 1996) ; sa répartition et donc son accessibilité dépendent de facteurs ontogénétiques et écoéthologiques. Ainsi, la distribution spatio-temporelle des jeunes de l'année (groupe 0) doit être étudiée séparément de celle des poissons d'un an ou plus âgés (groupe 1+) puisque les besoins et les comportements relatifs à l'occupation des habitats lacustres évoluent au cours de l'ontogenèse (Weaver *et al.*, 1997 ; Pratt & Fox, 2001).

Les hétérogénéités spatio-temporelles sont d'une importance fonctionnelle essentielle pour la structuration des écosystèmes (Frontier, 1991). Les relations qu'entretiennent les différentes populations entre elles et avec leur environnement, expliquent la structure des communautés. Le poisson, placé au sommet des réseaux trophiques aquatiques, retentit sur les flux d'énergie et la structure globale de l'édifice trophique ainsi que sur la qualité de l'eau (Gliwicz, 2002 ; Lammens *et al.*, 2002 ; Lathrop *et al.*, 2002 ; Matyas *et al.*, 2003 ; Meador & Goldstein, 2003 ; Tatrai *et al.*, 2003). L'étude comportementale d'une espèce face à des modifications des paramètres biotiques (Utne *et al.*, 1997) ou abiotiques (Godinho *et al.*, 1998) permet d'appréhender la notion d'autoécologie qui gouverne les relations des espèces entre elles et avec les composantes du milieu. Le fonctionnement écologique du système peut dès lors être abordé par l'analyse des mécanismes d'interaction entre les objets du système. Ainsi la combinaison des données et des connaissances acquises sur le fonctionnement d'un système doit permettre la prédiction de la structure des communautés qui le composent (Garvey *et al.*, 1998). Cependant, cet outil de gestion doit prendre en compte le caractère imprévisible des événements dont il dépend aux échelles de temps considérées (Karjalainen *et al.*, 2000).

Holmgren & Appelberg (2000) ont répertorié 7 variables environnementales ayant un effet significatif sur l'occurrence des espèces de poisson en lacs naturels, à savoir : la conductivité, la température, la surface, la latitude, l'altitude, la transparence et la profondeur maximale. Les différentes espèces de poisson se séparent selon un gradient combiné géographique et de productivité. Si ces informations permettent de définir les aires biogéographiques occupées ou potentielles de diverses espèces, certaines variables renseignent également sur les aspects d'occupation spatiale lorsque leur variabilité est estimée à l'échelle de la masse d'eau. En règle générale, les paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau, notamment la température et l'oxygène dissous, définissent la tranche d'eau colonisable par le poisson (Dembinsky, 1971 ; Stefan *et al.*, 1995 ; Fang *et al.*, 2004a ; Fang *et al.*, 2004b ; Fang *et al.*, 2004c). Lors d'une stratification de la masse d'eau, le potentiel pour le poisson à franchir la chimiocline dépend de ses exigences physiologiques qui sont variables selon les espèces (Coutant, 1977 ; Eaton *et al.*, 1995 ; Beitinger *et al.*, 2000). Souvent, les espèces sont

confinées entre la surface et la zone de stratification, notamment en période estivale (Brosse *et al.*, 1999). Il est alors possible, à partir des paramètres physico-chimiques (effets combinés de la température et de l'oxygène dissous par exemple), de mettre en place un index de potentiel ichtyologique d'une masse d'eau (Dehavay & Boelen, 1992). Les populations ichtyiques présentent également des variations saisonnières d'occupation bathymétrique dans les plans d'eau en fonction des profils thermiques (Figure 2). Ainsi, le gardon (*Rutilus rutilus*) par exemple, se situe à proximité du fond (entre -30 et -50 m) en période hivernale, migre vers la couche épilimnique qui se réchauffe au printemps puis vers les zones peu profondes du domaine littoral afin de se reproduire au début de l'été puis il rejoint le domaine pélagique en saison estivale où il fréquente des profondeurs d'environ 20 m avant de descendre plus en profondeur pour un nouvel hiver. Bien souvent la distribution verticale des poissons est attribuée à l'existence de préférences thermiques différents suivant les espèces et l'âge qui conduisent les individus à se positionner dans des zones précises au cours de l'année. La stratification impose une organisation des communautés ichtyiques, dépendante à la fois des besoins endogènes, de la disponibilité de la ressource et du partage de celle-ci.

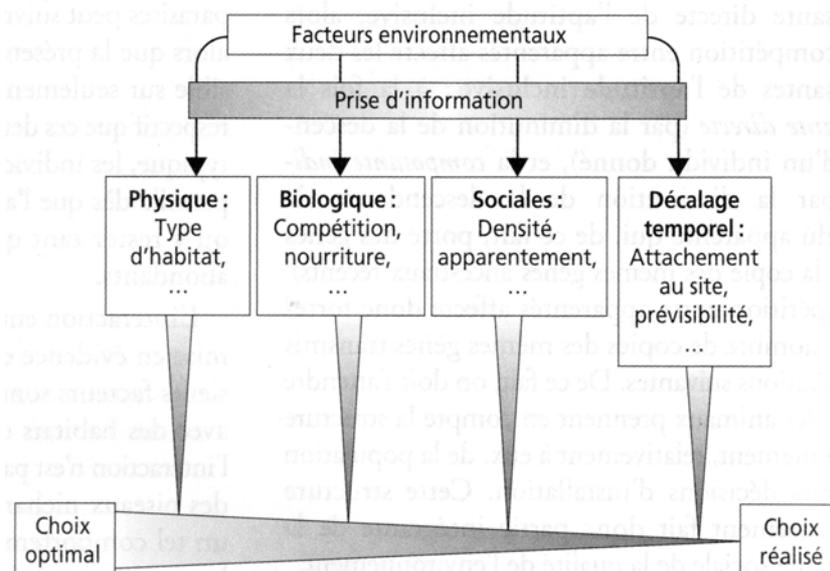


**Figure 2 : Variations saisonnières de position bathymétrique des peuplements ichtyiques dans un lac européen (d'après Pourriot & Meybeck, 1995).**

En ce qui concerne la retenue du Mirgenbach, objet de l'étude, les principales caractéristiques physico-chimiques (température, oxygène dissous, ...) de la colonne d'eau sont homogènes de la surface au fond dans les stations pélagiques, ce qui constitue un modèle d'étude de la distribution verticale en l'absence de contraintes liées à la stratification de la masse d'eau. L'organisation spatiale des communautés suivrait-elle des patrons de répartition répétés ? A quelles échelles (temps, stade de développement) s'effectuent les réorganisations successives ?

L'habitat est une notion essentiellement dynamique, une référence spatiale et temporelle : la position qu'occupe à un instant donné un individu parvenu à un certain stade de développement, cherchant à optimiser le nécessaire compromis entre différentes contraintes biologiques et écologiques, dans un milieu lui-même variable (Lévêque, 1995). 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 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. L'analyse des divers patrons de répartition permet-elle de confirmer les suppositions selon lesquelles les espèces susceptibles de survivre à long terme dans les réservoirs sont probablement celles qui ont des besoins en habitats et en nourriture différents (Hall & Werner, 1977 ; Mahon & Balon, 1977 ; Werner, 1978 ; Stang & Hubert, 1984 ; Lyons, 1987) ? Plus encore, est-il possible de distinguer les habitats d'hivernage, de reproduction et d'alimentation et de décrire les déplacements (ou migrations) des poissons entre ces trois pôles ?

Le processus de sélection de l'habitat est contraint par les spécificités de l'environnement, les capacités cognitives et sensorielles d'une espèce, ses caractéristiques anatomiques et physiologiques ainsi que sa variabilité inter-individuelle et les stratégies biodémographiques exprimées. Ainsi, à partir du « choix optimal » auquel l'individu est susceptible de postuler compte tenu de ses dispositions particulières (Tableau I), il est possible d'appréhender le choix qu'il est effectivement en mesure de réaliser, compte tenu des contraintes variées qui agissent tout au long du processus de sélection (Figure 3).



**Figure 3 : Processus de sélection de l'habitat (d'après Danchin *et al.*, 2005).**

**Tableau I : Principaux traits de vie des espèces recensées dans le réservoir du Mirgenbach de 1991 à 2003.**

| Famille       | Nom scientifique                   | Nom vernaculaire | Code | L <sub>Tmax</sub> (mm) <sup>(1)(2)</sup> | Longévité <sup>(1)(2)</sup> | Substrat de ponte <sup>(3)</sup> | Période de ponte   | T°C de ponte | Profondeur de ponte (m) | Durée d'incubation (jours) | L <sub>T</sub> (mm) à l'éclosion | Age à maturité mâle / femelle | Sensibilité au marnage <sup>(4)</sup> | Reproduction dans la retenue du Mirgenbach |
|---------------|------------------------------------|------------------|------|--|-----------------------------|----------------------------------|--------------------|--------------|-------------------------|----------------------------|----------------------------------|-------------------------------|---------------------------------------|--|
| Cyprinidae    | <i>Abramis brama</i>               | Brème commune    | BRE  | 820 / 500                                | 17 / 26                     | Phyto-lithophile                 | mai à juin*        | 13 à 20°C    | 0,5 à 1,5               | 3 à 12                     | 6,3                              |                               | +                                     | oui  |
|               | <i>Alburnus alburnus</i>           | Ablette          | ABL  | 250 / 200                                | - / 6 à 7                   | Phyto-lithophile                 | mai à juin*        | 15 à 28°C    | < 0,5                   | 6 à 8                      | 4,5 à 5,5                        | 1 à 4                         | ++                                    | oui  |
|               | <i>Blicca bjoerkna</i>             | Brème bordelière | BRB  | 360 / 350                                | -                           | Phytophile                       | fin mai à juillet* | 16 à 25°C    | 0,5 à 1,5               |                            |                                  | 2 à 4                         | + à ++                                | oui  |
|               | <i>Cyprinus carpio</i>             | Carpe commune    | CCO  | 1200 / 800                               | 20 / 20                     | Phytophile                       | mai à juillet      | > 18°C       | 0,5 à 1,5               | 3 à 8                      | 5 à 6                            | 2 / 3                         | +                                     | oui  |
|               | <i>Gobio gobio</i>                 | Goujon           | GOU  | 200 / 200                                | 8 / 4 à 5                   | Psammophile                      | avril à juillet    | > 15°C       |                         |                            |                                  | 2                             |                                       | oui  |
|               | <i>Leuciscus cephalus</i>          | Chevaine         | CHE  | 600 / 650                                | 22 / 13                     | Lithophile                       | mi-avril à mi-juin | > 15°C       |                         | 3                          |                                  | 2 / 3                         |                                       | oui  |
|               | <i>Rutilus rutilus</i>             | Gardon           | GAR  | 460 / 350                                | 14 / 10 à 13                | Phyto-lithophile                 | avril à juin*      | > 15°C       | 0,5 à 1,5               | 4 à 10                     |                                  | 2 à 3 / 3 à 4                 | +                                     | oui  |
|               | <i>Scardinius erythrophthalmus</i> | Rotengle         | ROT  | 510 / 300                                | 19 / 10                     | Phytophile                       | avril à juin*      |              | 0,5 à 1,5               | 3 à 10                     | 4,5 à 5                          | 2 à 3                         | + à ++                                | oui  |
|               | <i>Tinca tinca</i>                 | Tanche           | TAN  | 840 / 700                                | -                           | Phytophile                       | mai à octobre      | > 18°C       | 0,5 à 1,5               | 3 à 6                      | 4 à 5                            | 3                             | +                                     | oui  |
| Percidae      | <i>Gymnocephalus cernuus</i>       | Grémille         | GRE  | 250 / 200                                | - / 6                       | Phyto-lithophile                 | mars à août        | 12 à 18°C    |                         |                            |                                  | 1 à 3                         |                                       | oui  |
|               | <i>Perca fluviatilis</i>           | Perche           | PER  | 510 / 500                                | 22 / 5 à 7                  | Phyto-lithophile                 | mi-avril à mi-mai  | 7 à 11°C     | 0,5 à 8                 | 10 à 25                    | 4 à 6                            | 2 / 3 à 4                     | 0 à +                                 | oui  |
|               | <i>Sander lucioperca</i>           | Sandre           | SAN  | 1300 / 1000                              | 16 / -                      | Polyphile                        | avril à août       | 10 à 14°C    | 0,5 à 8                 | 8 à 10                     | 3,5 à 5,5                        | 3 à 4                         | 0 à +                                 | oui  |
| Centrarchidae | <i>Lepomis gibbosus</i>            | Perche soleil    | PES  | 300 / 180                                | - / 8 à 10                  | Phytophile                       | mai à août*        | 15 à 30°C    |                         | 2 à 3                      | 2,4 à 2,9                        | 3 / 4                         | 0 à +                                 | oui  |
| Cobitidae     | <i>Cobitis taenia</i>              | Loche de rivière | LOR  | 135 / 120                                | 8 / -                       | Phytophile                       | avril à juin       |              |                         | 8                          |                                  |                               | + à ++                                | oui  |
| Esocidae      | <i>Esox lucius</i>                 | Brochet          | BRO  | 1500 / 1300                              | 30 / 10 à 12                | Phytophile                       | février à avril    | 7 à 15°C     | < 0,5 à 1,5             | 10 à 30                    |                                  |                               | +++                                   | non  |
| Anguillidae   | <i>Anguilla anguilla</i>           | Anguille         | ANG  | 1450 / 1420                              | 20 / -                      |                                  |                    |              |                         |                            |                                  |                               |                                       | non  |

\*: ponte fractionnée

<sup>(1)</sup>: FishBase

<sup>(2)</sup>: Keith & Allardi, 2001

<sup>(3)</sup>: Balon, 1975

<sup>(4)</sup>: 0: pas de sensibilité; +: moyennement sensible; ++: sensible; +++: très sensible (Poirel *et al.*, 2001)

Minns & Bakelaar (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. Les besoins en terme d'habitat lacustre des poissons varient au cours de l'ontogenèse essentiellement lors des premiers stades de développement (Persson *et al.*, 2000 ; Svanback & Eklov, 2002). De plus, le phénomène de « littoralisation » (Rossier, 1995) justifie l'attention particulière portée à l'étude des communautés de poisson dans les habitats littoraux. Les variations du niveau des eaux peuvent avoir un impact considérable pour les poissons à travers les aspects suivants : la dégradation, voire l'absence de la végétation aquatique implique une inadaptation des supports de ponte (pour les espèces phytophiles) et une absence de protection pour les juvéniles, le succès reproducteur peut également être affecté par le blocage de l'accès aux frayères et un risque d'assèchement du frai, enfin la ressource trophique est également affectée, notamment par une réduction qualitative et quantitative des macroinvertébrés benthiques. Dès lors, le marnage, selon son importance et sa périodicité, est susceptible d'influencer le recrutement (Francisco & Ray, 1994).

Dans le réservoir du Mirgenbach, l'absence de marnage constitue une opportunité expérimentale pour suivre l'occupation des habitats littoraux par les différentes espèces ou stades d'une même espèce. L'évolution temporelle du peuplement ichtyique peut notamment être abordée par l'observation de la date d'émergence des larves. En effet, cela détermine le degré de compétition des larves pour l'acquisition à la ressource (Garvey & Stein, 1998 ; Durham & Wilde, 2005), puisque ces jeunes stades possèdent généralement le même régime alimentaire (planctonophage). En outre, la description des habitats préférentiels colonisés par chaque espèce au cours de l'ontogenèse doit permettre de définir le partage de l'espace et révéler l'existence de niches ontogéniques vacantes.

Dès la parution des premiers volumes de l'*Histoire Naturelle* en 1749, Buffon (1708-1788), s'opposant à une classification des espèces sur la base de critères essentiellement morpho-anatomiques, recommande d'y adjoindre diverses variables écologiques et comportementales telles que leur organisation sociale, leur mode d'utilisation de l'habitat, ou encore la façon dont elles exploitent les ressources alimentaires. Aujourd'hui, une guilda désigne la fraction d'un peuplement qui réunit un ensemble d'espèces exploitant de la même manière la même ressource (Root, 1976). Les espèces peuvent être regroupées selon des caractéristiques trophiques, reproductives ou de tolérance (Balon, 1975 ; Noble & Cowx, 2002). L'approche par groupes fonctionnels réduit le nombre de variables à envisager et doit permettre de meilleures prédictions des processus environnementaux en les simplifiant. Cependant, le comportement alimentaire évolue au cours de l'ontogenèse et l'omnivorie est fréquente en eaux douces (Vadas, 1990), ce qui rend problématique la constitution de groupes

fonctionnels basés sur le régime alimentaire des poissons. Afin de remédier à ce problème, d'autres systèmes de classification des poissons sont proposés : guildes reproductives, guildes basées sur les conditions d'habitat ou de tolérance à certains facteurs (Kestemont *et al.*, 2000). Peut-on alors imaginer la constitution de guildes basées sur la stratégie d'occupation spatiale qui intégreraient les caractères liés à la reproduction, les préférences d'habitat (en terme de structure physique et de paramètres abiotiques) et le régime alimentaire ?

La variabilité des traits de vie distinguant différentes populations est le fruit de conditions environnementales de nature et d'amplitude variées. Le régime thermique est un paramètre fondamental dans le cycle biologique des poissons, pouvant agir directement via les processus physiologiques ou de manière indirecte en affectant d'autres compartiments de l'édifice trophique (Le Cren, 1958). Par exemple, la régulation hormonale de la maturation ainsi que le déclenchement de la ponte, étapes déterminantes de la fonction reproductrice, sont sous contrôle de la température. La plasticité phénotypique, qui se manifeste par des modifications des caractères physiques et comportementaux, explique l'évolution en parallèle des organismes face aux changements des conditions du milieu. Le réchauffement global pourrait favoriser ou limiter le développement des populations endémiques ou exotiques selon leur aire d'origine (Southward *et al.*, 1995 ; Soto, 2001 ; Mohseni *et al.*, 2003).

Le réservoir du Mirgenbach constitue un modèle expérimental pour l'étude des réactions et adaptations de la biocénose à l'échelle de plusieurs générations dans un contexte de réchauffement thermique (van der Kraak & Pankhurst, 1996). Au travers notamment des aspects liés au cycle de reproduction et de la croissance, il est possible de déterminer l'impact des changements des traits biologiques sur la répartition spatio-temporelle des espèces. Au-delà des réorganisations biogéographiques, le réchauffement global peut-il contribuer à la création d'espaces vacants susceptibles de jouer un rôle dans le processus d'invasion biologique ?

CHAPITRE I

---

**CONTEXTE DE L'ETUDE**  
**&**  
**APPROCHE METHODOLOGIQUE**

---



## I. Caractérisation du modèle étudié : le Mirgenbach

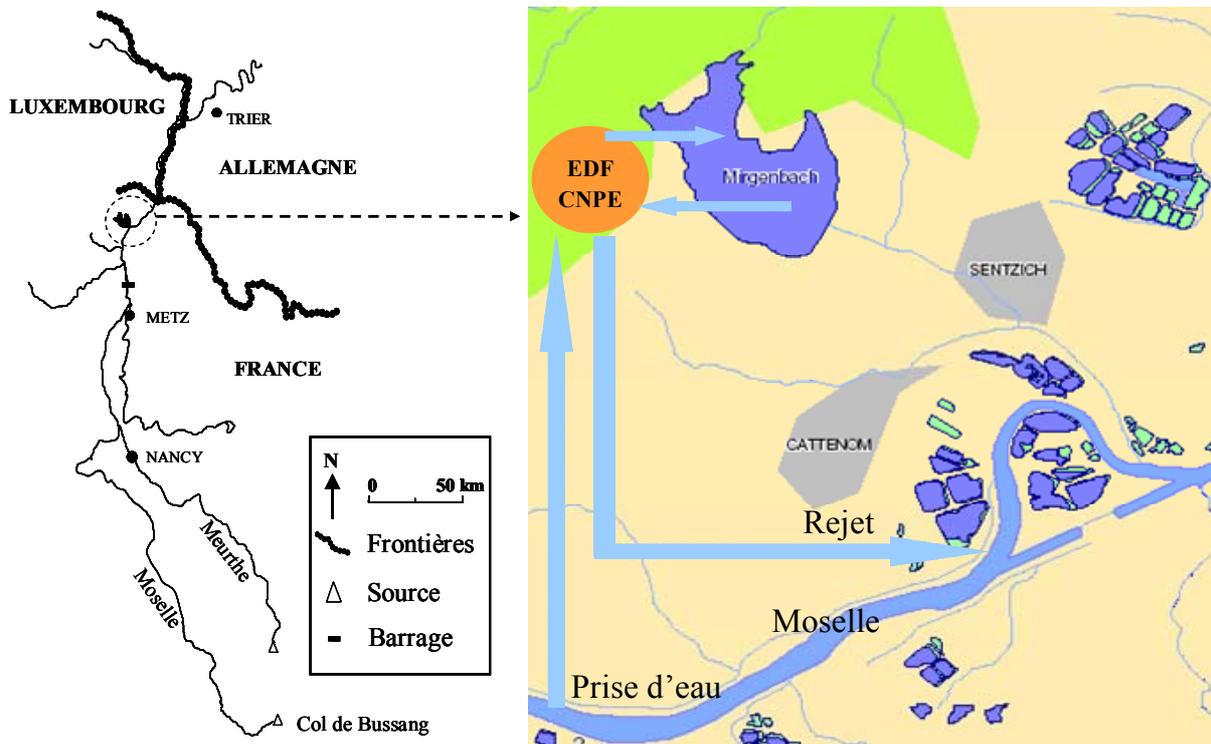
Le site bénéficie d'une valorisation scientifique puisque des études portant sur les différents compartiments abiotiques et biotiques de l'espace lacustre et les relations avec la rivière sont menées depuis la création du plan d'eau (Pihan, 1986-2004). Un suivi régulier (mensuel à bimensuel) des principaux paramètres physico-chimiques et trophiques de l'eau du réservoir complète ces études. Ce système constitue un site expérimental privilégié où se sont développées les thématiques suivantes :

- évolution de la biodiversité avec le vieillissement de l'écosystème « retenue artificielle » (Vein *et al.*, 1990) ;
- autoécologie de la perche (*Perca fluviatilis*) (Flesch, 1994) et potentiel aquacole de la retenue : élevage de la carpe (*Cyprinus carpio*) en cage flottante (Dubost, 1996) ;
- écologie des crustacés planctoniques et régime alimentaire de poissons *Cyprinidae* (Marzou, 1996) ;
- évolution temporelle et répartition spatiale de l'ichtyofaune (Flesch, 1994 ; Marzou, 1996) ;
- mise en évidence des capacités bioindicatrices des mousses aquatiques (indice bryophytique) et mise au point de biomarqueurs cellulaires chez *Dresseina polymorpha* (Mersch, 1993 ; Ledy, 2002) ;
- expression écotoxicologique de l'accroissement des concentrations en cuivre et zinc dans l'eau et les sédiments, avec étude de la spéciation ; transfert des métaux dans la chaîne trophique, bioaccumulation et bioamplification (Vinot, 2004) ;
- utilisation des acides gras comme traceurs des transferts dans la chaîne trophique (Maazouzi, thèse en cours) ;
- biomanipulation de réseaux trophiques en enclos littoraux (Valente, thèse en cours).

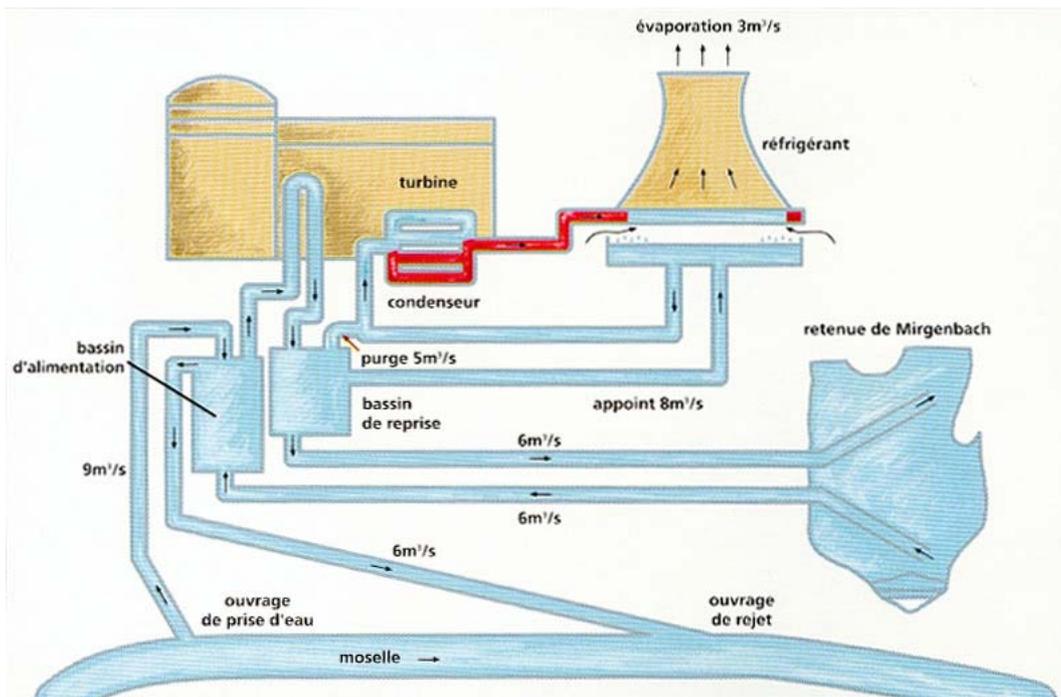
### I.1. Présentation du site et de son fonctionnement hydraulique

Le site électronucléaire de Cattenom est localisé dans le département de la Moselle sur le territoire de la commune de Cattenom à 8 km au Nord-Est de Thionville et à proximité du Luxembourg et de l'Allemagne. Ce site est situé sur des marnes à Amalthées domériennes (Lias supérieur), argilites grises plus ou moins calcaires (5 à 20 % de  $\text{CaCO}_3$ ) constituant un sol imperméable, résistant au tassement mais qui s'érode facilement. Avant la mise en eau du réservoir, le secteur forestier Nord a fait l'objet d'un déboisement. En 1985, dans le cadre de l'aménagement qui a accompagné l'implantation de la centrale, le réservoir artificiel est créé par un barrage sur le ruisseau du Mirgenbach (débit de l'ordre de  $0,083 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ ), affluent senestre au premier degré de la rivière Moselle (Figure 4). Du fait de l'insuffisance de l'écoulement du bassin versant, la mise en eau de la retenue a été effectuée par pompage des eaux de la rivière Moselle d'avril à octobre 1985 ; le couplage de la première tranche a eu lieu en octobre 1986, de la deuxième en août 1987, des troisième et quatrième respectivement en février 1990 et mai 1991. L'emprise totale du site de la centrale et du plan d'eau représente

415 hectares, le réservoir occupant à lui seul 95 hectares pour un volume de  $7,3 \times 10^6 \text{ m}^3$  (côte NGF : 179,5 m), une profondeur moyenne de 7,68 mètres avec un maximum de 20 mètres et un temps de séjour moyen de 15 jours avec un débit d'injection des eaux de purge des aéroréfrigérants de  $5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ . La création d'une retenue non vidangeable répond à un objectif bien précis. Le réservoir du Mirgenbach constitue en priorité une réserve pour l'alimentation des circuits de sauvegarde mais joue également le rôle de tampon thermique en complétant le refroidissement des eaux échauffées avant leur rejet en Moselle. Les circuits de refroidissement des diverses installations de la centrale comportent, pour chaque tranche, un bassin d'alimentation et un bassin de restitution constituant l'ouvrage d'alimentation et de reprise (OAR ; Figure 5). Les eaux échauffées du bassin de restitution sont dirigées vers le réservoir du Mirgenbach où elles continuent un échange de calories avec l'atmosphère. Le bassin d'alimentation est approvisionné par pompage des eaux en provenance directe de la Moselle et, par gravité à partir de l'ouvrage dit de point haut, par les eaux de la retenue du Mirgenbach prélevées en zone pélagique par 10 m de fond.

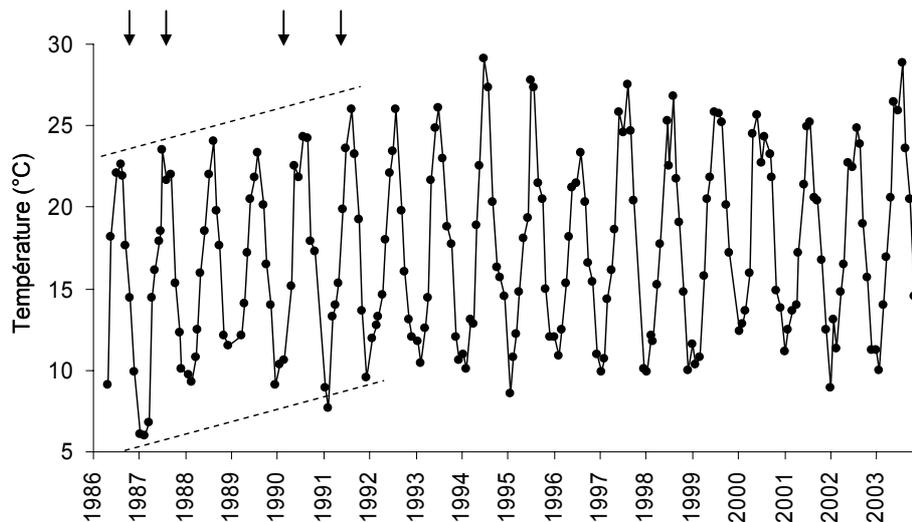


**Figure 4 : Localisation géographique et relation avec la rivière du réservoir du Mirgenbach au niveau du Centre Nucléaire de Production d'Electricité (CNPE) de Cattenom.**

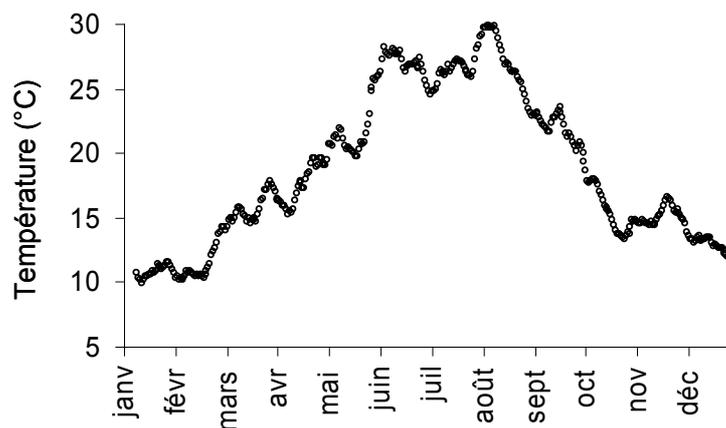


**Figure 5 : Circuits d'eau brute du CNPE de Cattenom.**

Le climat local se caractérise par une pluviosité annuelle moyenne de 600 à 700 mm et une température moyenne annuelle de 9,5°C. De par sa vocation, la retenue présente des caractéristiques physico-chimiques et hydrobiologiques originales (Vein *et al.*, 1990). L'évolution chronologique de la température mensuelle indique une élévation progressive des températures avec la mise en route successive des quatre tranches avant que la tendance générale ne se stabilise (Figure 6). En hiver, la température excède 8°C et le réchauffement de la masse d'eau est très précoce en dépit du climat régional, la température dépassant souvent les 10°C dès le début du mois de mars (Figure 7). Un régime de température caractérisé par un automne prolongé, un hiver doux et un printemps précoce est caractéristique d'une retenue échauffée (comme au droit d'une centrale thermique par exemple ; Luksiene *et al.*, 2000). Cependant, la température n'excède jamais 30°C. La qualité physicochimique de la retenue est tributaire de celle des eaux de la rivière Moselle à la prise d'eau, dont une caractéristique principale est une conductivité et une dureté élevées depuis la confluence de la Meurthe recevant des effluents très minéralisés provenant de l'activité des salines (rejet de NaCl) et des soudières (rejet de CaCl<sub>2</sub>) et de la Seille recevant un apport de salinité naturelle à partir des dépôts du Trias. En France, la Moselle se caractérise, au niveau national, par une conductivité (1680  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) et une dureté élevées (titre hydrotimétrique de 56,6 degrés français). Le fonctionnement de la centrale a plusieurs conséquences sur cette qualité avec un échauffement des eaux, une augmentation de la concentration en sels dissous au niveau des aéroréfrigérants (facteur x 1,7) et la libération de métaux lourds (cuivre et zinc) par corrosion des échangeurs de chaleur constitués de laiton.



**Figure 6 : Evolution chronologique de la température mensuelle moyenne de la colonne d'eau à la station I. Les flèches indiquent les mises en route successives des 4 tranches.**



**Figure 7 : Températures moyennes journalières relevées en surface à la station I en 2003 ; les moyennes sont calculées à partir des mesures réalisées à l'aide d'un enregistreur de température avec un pas de temps d'une heure.**

Par ailleurs le transit du débit de purge des aéroréfrigérants ( $5\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ ) et l'existence de vents collinaires créent un brassage complet de la retenue, favorable à une oxygénation du fond et à la non constitution d'une thermocline ou chimocline. A ces latitudes, les plans d'eau sont généralement dimictiques tandis que le réservoir est polymictique, holomictique. Cependant, d'après les simulations faites par Gilbert & Salençon (1988), la stratification thermique théorique peut s'installer dans le réservoir du Mirgenbach. Ce phénomène intervient en l'absence d'apport et de soutirage.

Il y a également absence de marnage (hors période de contrôle du barrage) ainsi qu'une relative homogénéité verticale et stationnelle de la masse d'eau. Cette stabilité du niveau d'eau permet l'installation d'une végétation macrophytique pérenne. Le temps de séjour d'environ 15 jours permet un échange thermique air/eau sur 95 ha favorable à la poursuite du refroidissement. Le débit restitué en Moselle à l'ouvrage de rejet ( $5\text{m}^3.\text{s}^{-1}$ ) et en provenance

de la retenue dilue les rejets radioactifs liquides conformément au cahier des charges et doit correspondre à une qualité définie dans l'arrêté d'exploitation. L'écosystème receveur, la rivière Moselle, doit maintenir une qualité définie après mélange des eaux. L'étude d'impact (Pihan, 1986) avant installation avait principalement attiré l'attention sur les risques prévisibles de déséquilibre dans la retenue à savoir : eutrophisation critique pouvant atteindre l'hypereutrophisation (concentration des nitrates et phosphates) avec stratification, désoxygénation et fleurs d'eau. La retenue a évolué d'une situation originelle oligomésotrophe lors du remplissage vers un état nettement eutrophe ( $\text{NO}_3^- \text{-N} = 3,04 \text{ mg.L}^{-1}$ ,  $\text{PO}_4^{3-} \text{-P} = 0,20 \text{ mg.L}^{-1}$ ). Toutefois, depuis 1991 le rapport N/P moyen annuel n'est globalement qu'en très légère augmentation, traduisant une relative stabilité trophique du système (Figure 8).

Les effets de l'eutrophisation sont difficiles à évaluer, car le calcul du statut trophique des réservoirs par les indices classiques ne semble pas fiable ; ces méthodes ayant été mises au point pour des milieux lenticques naturels (Sivadier *et al.*, 1994). Si la stratification peut s'installer seulement en cas d'arrêt des débits de purge vers la retenue, l'eutrophisation s'est manifestée mais avec une régulation exercée par l'apport de cuivre dont la concentration dans l'eau et les sédiments a progressé avec les années (Figure 9 ; Mersch *et al.*, 1993 ; Vinot, 2004). Le cuivre exerce en effet un pouvoir algicide variable selon les familles d'algues présentes et même selon le genre ou l'espèce puisque son écotoxicité varie dans une large gamme de concentration. Ainsi selon Winner & Owen (1991), il y a une diminution de la richesse spécifique du phytoplancton entre 20 et 40  $\mu\text{gCu.L}^{-1}$ . Ceci pourrait expliquer la diminution de la concentration moyenne annuelle en chlorophylle totale constatée depuis 1998 (Figure 10). Toutefois, il serait nécessaire au préalable de mesurer quel pourrait être l'impact des poissons planctonophages sur leur ressource. Les autres niveaux trophiques de l'écosystème (zooplancton, invertébrés benthiques ou de pleine eau, poissons) répondent à l'action directe du cuivre en fonction de leur sensibilité vis-à-vis de ce micropolluant (Vinot & Pihan, 2005), de l'échauffement des eaux et indirectement du fait de la sélection des espèces phytoplanctoniques limitant le choix alimentaire pouvant conduire à terme à un effondrement de l'édifice trophique (Sherwood *et al.*, 2002). Le cuivre limite la croissance de certains organismes (par exemple la chlorophycée : *Hydrodictyon sp.*, figure 11 ; et certaines cyanobactéries mais dans ce dernier cas le brassage permanent des eaux semble être le facteur limitant prépondérant) ; il représente un oligo-élément essentiel à d'autres organismes (hémocyanine des crustacés et mollusques). Les espèces autochtones régressent inégalement en fonction de leur sensibilité par contre il y a prolifération d'espèces exotiques souvent invasives (*Dreissena polymorpha*, *Atyaephyra desmarestii*, *Orconectes limosus*, *Dikerogammarus villosus*, *Lepomis gibbosus*) ce qui peut conduire à un moindre déclin voir à une augmentation de la richesse spécifique (McKinney, 2002). Il est important, en terme de santé publique, de remarquer que les poissons bioaccumulent le cuivre dans les viscères mais très peu dans le muscle qui est la partie consommée par l'homme.

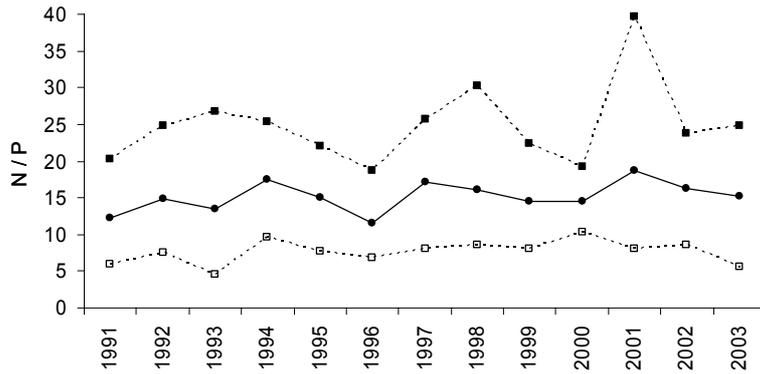


Figure 8 : Evolution chronologique du rapport N/P moyen ●, minimum □ et maximum ■ annuels en station I d'après les prélèvements mensuels.

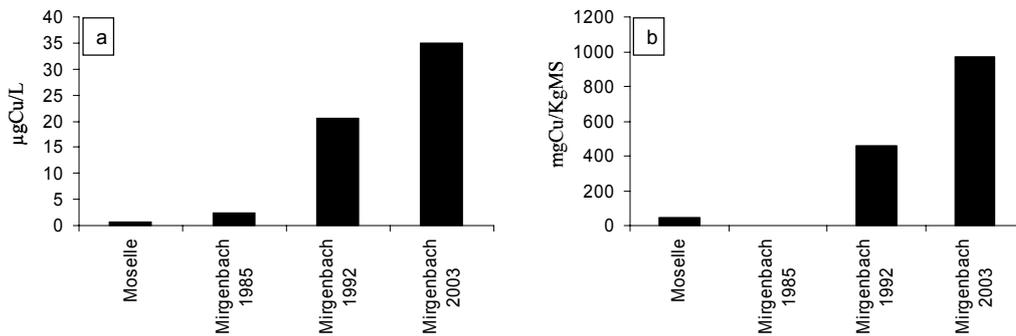


Figure 9 : Evolution de la concentration en cuivre dans l'eau brute ( $\mu\text{gCu/L}$  ; a) et dans les sédiments ( $\text{mgCu/Kg}$  de Matière sèche ; b).

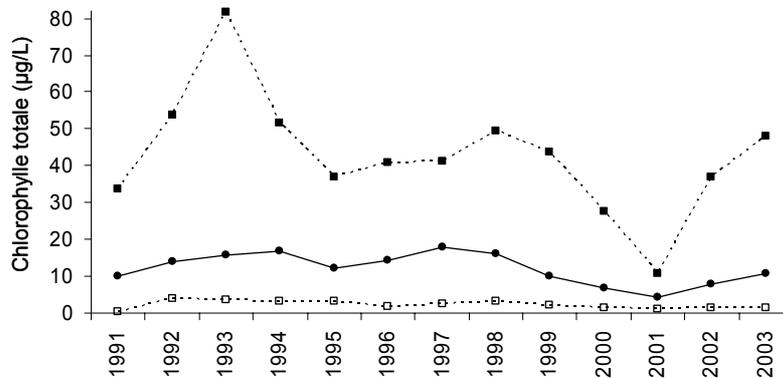


Figure 10 : Evolution chronologique de la moyenne ●, du minimum □ et du maximum ■ annuels en chlorophylle totale (chlorophylle a + phéopigments) en station I d'après les prélèvements mensuels.

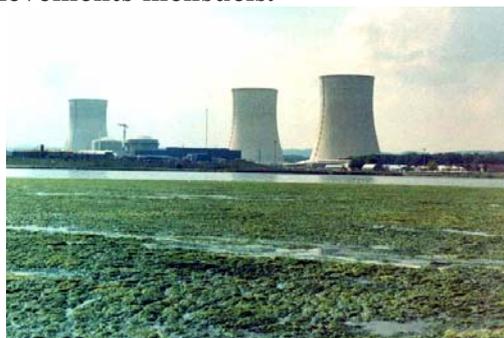


Figure 11 : Prolifération d'*Hydrodictyon sp.* de 1989 à 1991.

Ce constat d'état de santé environnementale de l'écosystème « réservoir du Mirgenbach » pose le problème des usages du plan d'eau, de la hiérarchisation de ces usages et des risques pour l'homme (Dembski *et al.*, *In press*). Seule la mise en place d'un réseau de l'état de santé environnementale de cet écosystème a permis d'adapter les usages associés à l'activité industrielle et d'en garantir la bonne pratique en tenant compte notamment des risques sanitaires. La compréhension des mécanismes d'évolution des risques écologiques, dont les effets se manifestent à différents niveaux de l'édifice trophique selon la nature de la contamination (échauffement des eaux, rejet de cuivre et de zinc, présence de pathogènes, ...), doit permettre l'élaboration de projet de réduction des impacts ou de restauration à l'échelle de l'écosystème.

## I.2. Caractérisation des stations et des habitats pélagiques

Les stations situées en zone pélagique sont réparties dans deux domaines distincts (Figure 12). Les stations 1 et 4 sont localisées en domaine peu profond (5 m de profondeur) tandis que les stations 2 et 3 appartiennent au domaine profond (12 m et 15 m de profondeur respectivement). Leur substrat est constitué par les dépôts sédimentaires où la macrofaune benthique est rare (Chironomidés, Oligochètes). Les stations pélagiques de la retenue du Mirgenbach ont la particularité de présenter une homogénéité verticale et horizontale des principaux paramètres physico-chimiques de la colonne d'eau quelle que soit la saison, il n'y a pas de stratification.

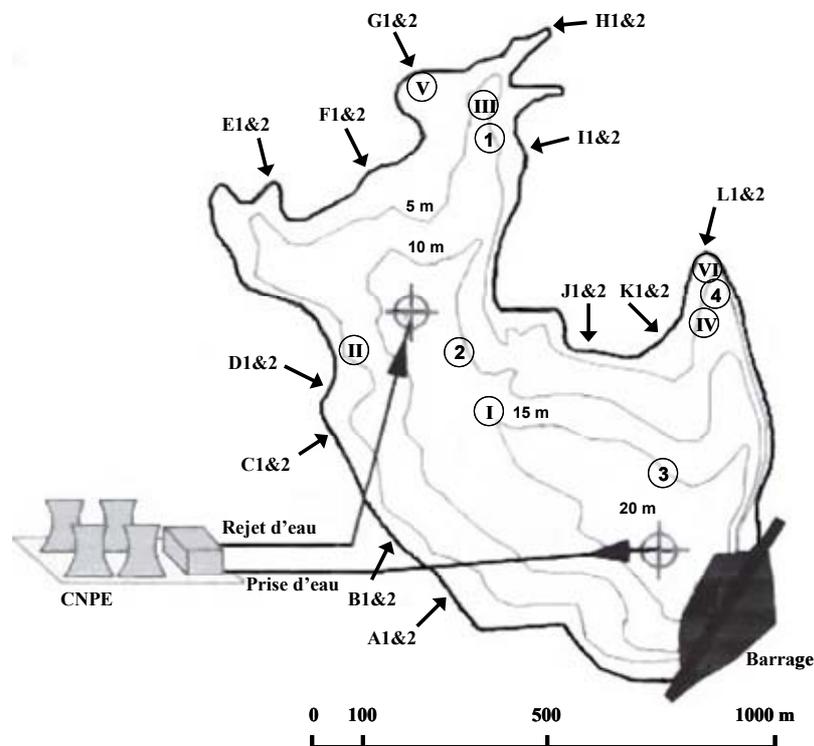


Figure 12 : Site d'étude et localisation des stations d'échantillonnage (les chiffres romains représentent les stations de mesure physico-chimiques, les chiffres arabes correspondent aux stations de pêche pélagiques et les lettres les stations de pêche littorales).

En 2003 par exemple (Figure 13), les relevés mensuels indiquent que l'écart annuel moyen de la température de surface entre la zone profonde (station I) et la zone peu profonde (station II) est de 0,42°C. Cet écart est plus élevé entre les eaux de fond de ces deux domaines puisqu'il est de 0,81°C. Ceci s'explique par la différence des écarts de température entre la surface et le fond dans les deux zones considérées. En effet, en zone peu profonde l'écart n'est que de 0,41°C, celui-ci est plus important en zone profonde atteignant alors 0,83°C en moyenne au cours de l'année. Les écarts les plus importants sont constatés en domaine profond où, en période estivale, on mesure jusqu'à 2,4°C de différence entre la température de surface et celle du fond. De plus, des enregistreurs de température sont placés en stations I, III et IV sous la surface et effectuent des relevés à raison d'une mesure toutes les heures. L'analyse des résultats indique que tout au long de l'année le delta thermique inter-station des moyennes journalières n'excède pas  $\pm 1^\circ\text{C}$  (Figure 14). Les écarts de température au sein de la masse d'eau sont donc très faibles, comparés à ceux observés dans d'autres plans d'eau naturels ou artificiels (Degiorgi, 1994 ; Mergen, 2002). Par exemple, dans la retenue de Vieux-pré (Vosges), la température de surface est de 22°C en juillet 2002 alors qu'à 15 mètres de fond elle chute à 6,3°C (Wagner, comm. pers.).

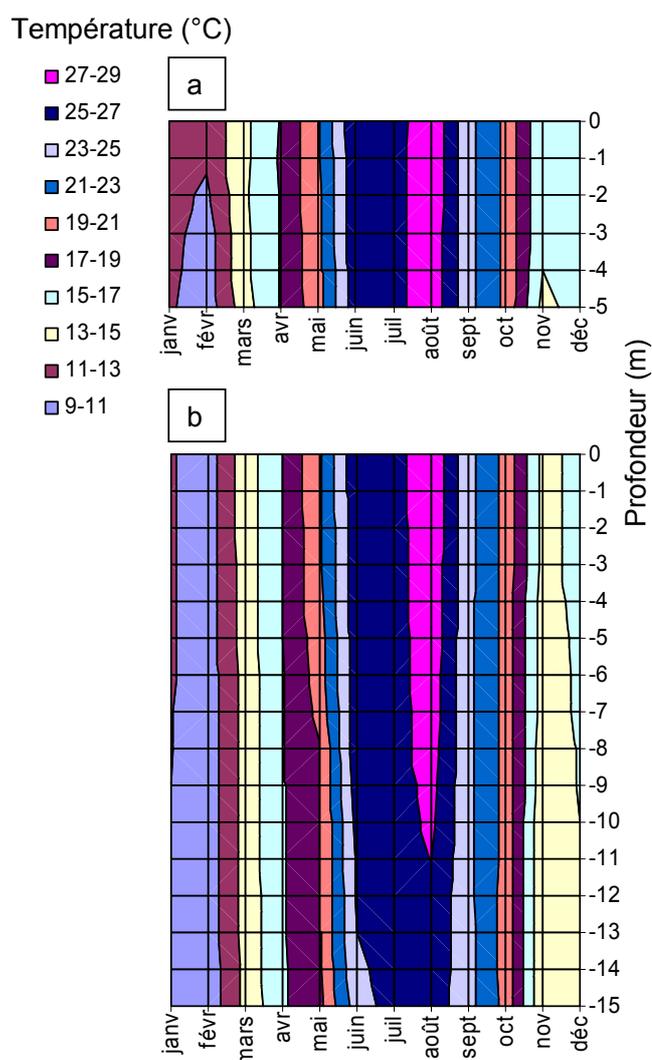
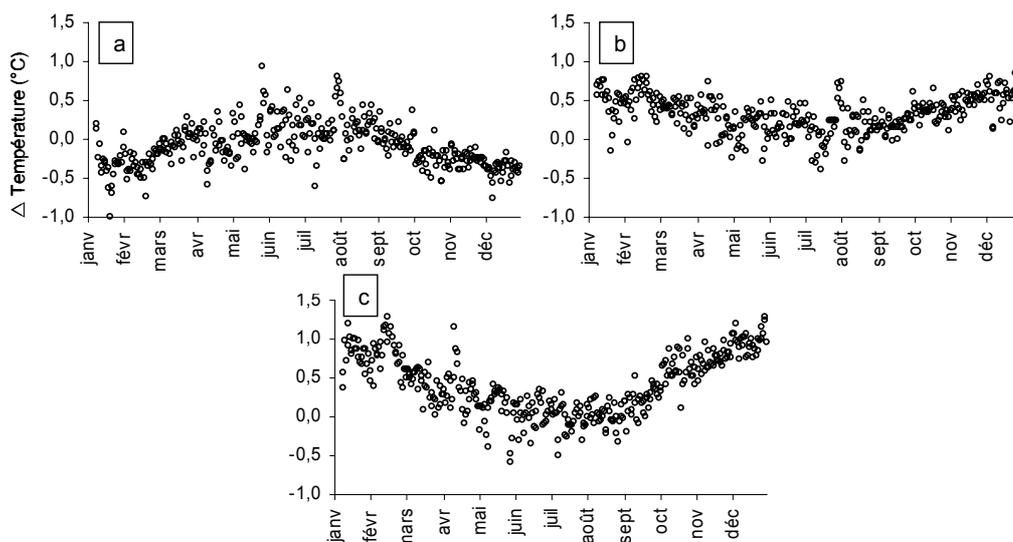


Figure 13 : Profil vertical des températures de l'année 2003 en stations II (a) et I (b).



**Figure 14 : Delta des températures moyennes journalières en 2003 entre les stations I-III (a), I-IV (b) et III-IV (c).**

Les écarts de concentration en oxygène dissous suivent les mêmes tendances (Figure 15). L'amplitude verticale croît des zones profondes aux zones peu profondes (respectivement  $1,03 \text{ mg.L}^{-1}$  et  $1,48 \text{ mg.L}^{-1}$ ). Ceci s'explique par de moindres concentrations en oxygène dissous au-delà de 10 m de profondeur en période estivale ; ces valeurs n'étant toutefois jamais inférieures à  $5,1 \text{ mg.L}^{-1}$ . Or chez les poissons les plus exigeants que sont les Salmonidés, le seuil minimal de tolérance est de  $5 \text{ mg.L}^{-1}$  (Bruslé & Quignard, 2005).

Le pH est tout au long de l'année, quels que soit la profondeur et le domaine, compris entre 8,0 et 8,7 alors que les valeurs critiques, varient spécifiquement de 4-5 pour les minima à 9-11 pour les maxima ( $4,0$  et  $9,2$  pour *Perca fluviatilis* par exemple ; Bruslé & Quignard, 2005).

Seul l'éclairement conserve une variabilité verticale, atténuée cependant en raison d'une forte turbidité du milieu (secchi moyen =  $0,95 \pm 0,17 \text{ m}$  en 2003 par exemple ou  $< 1 \text{ m}$  en général) qui réduit considérablement la profondeur de la zone euphotique (zone éclairée par au moins 1 % de l'énergie de surface ; soit  $2,7 * \text{secchi}$  selon Pourriot & Meybeck, 1995) qui est alors de  $2,58 \pm 0,45 \text{ m}$  en moyenne en 2003. Cette faible épaisseur de la zone euphotique explique l'absence d'hydrophytes lorsque la profondeur excède 2 m (pers. obs.). Il existe des périodes d'eaux claires en juin.

L'albazod est recueilli par filtration au Clark-Bumpus (vide de maille :  $33 \mu\text{m}$ ). Cette méthode permet d'approcher la quantité de ressource alimentaire planctonique en zone pélagique (Figure 16). Depuis la forte chute des valeurs d'albazod après 1991, celles-ci demeurent extrêmement faibles (souvent moins de  $10 \text{ g/m}^3$  en poids sec à une profondeur donnée) mais sont du même ordre quelle que soit la profondeur. L'évolution mensuelle des densités spécifiques du zooplancton de janvier à septembre 2005 (Tableau II) indique que la

production zooplanctonique est maximale d'avril à septembre et est généralement supérieure en station I qu'en station II.

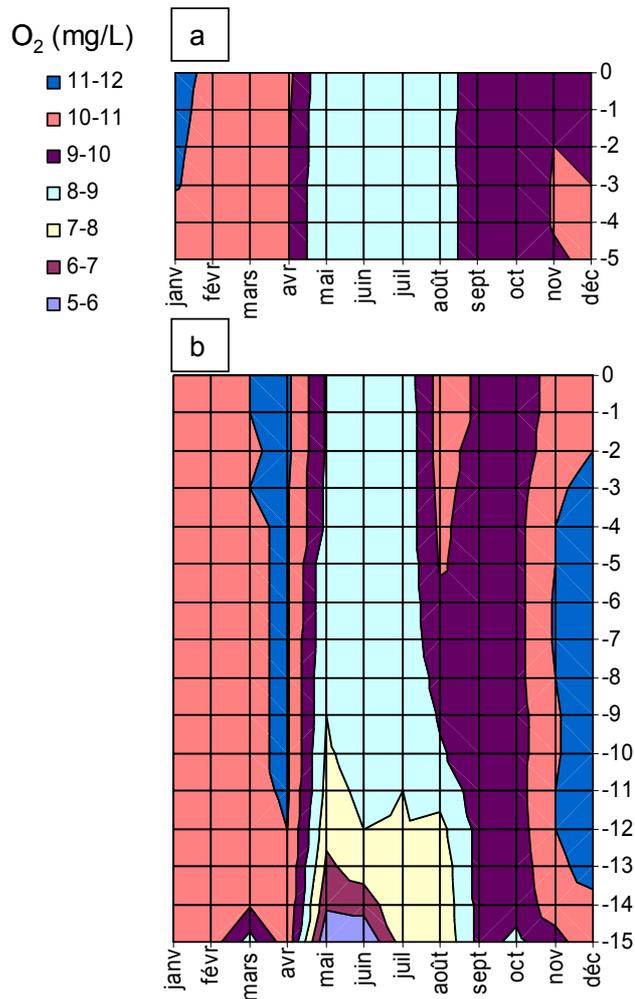


Figure 15 : Profil vertical des concentrations en oxygène dissous de l'année 2003 en stations II (a) et I (b).

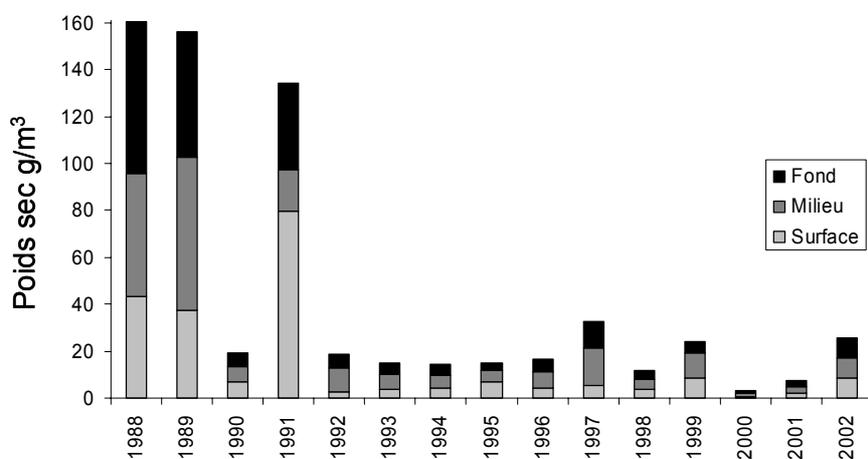


Figure 16 : Evolution temporelle et répartition verticale de l'albazod (poids sec g/m<sup>3</sup>) en stations I.

**Tableau II : Evolution mensuelle de la composition spécifique (nombre d'individus pour 100 litres) du zooplancton en 2005 (Source : F.P. environnement).**

|                        | Station de prélèvement                      | Janvier |     | Février |     | Mars |     | Avril |      | Mai   |      | Juin |      | Juillet |     | Août  |      | Septembre |      | Octobre |      |    |
|------------------------|---|---------|-----|---------|-----|------|-----|-------|------|-------|------|------|------|---------|-----|-------|------|-----------|------|---------|------|----|
|                        |   | I       | II  | I       | II  | I    | II  | I     | II   | I     | II   | I    | II   | I       | II  | I     | II   | I         | II   | I       | II   |    |
| <b>COPEPODES</b>       | <i>Acantocyclops robustus (adulte)</i>      | 120     | 2   | 23      | 27  | 0    | 2   | 19    | 11   | 124   | 42   | 4    | 8    | 10      | 1   | 3     | 2    | 0         | 0    | 32      | 16   |    |
|                        | <i>Acantocyclops robustus (copépodites)</i> | 296     | 7   | 26      | 56  | 0    | 6   | 15    | 3    | 113   | 7    | 722  | 568  | 115     | 2   | 0     | 13   | 30        | 14   | 166     | 105  |    |
|                        | <i>Thermocyclops crassus (adulte)</i>       | 0       | 0   | 0       | 0   | 0    | 0   | 0     | 3    | 136   | 206  | 0    | 0    | 0       | 0   | 0     | 0    | 0         | 0    | 0       | 0    |    |
|                        | <i>Thermocyclops crassus (copépodites)</i>  | 0       | 0   | 0       | 0   | 0    | 0   | 0     | 2    | 123   | 40   | 0    | 0    | 0       | 0   | 16    | 0    | 0         | 0    | 8       | 0    |    |
|                        | <i>Eurytemora velox (adulte)</i>            | 0       | 9   | 24      | 15  | 72   | 86  | 329   | 552  | 226   | 121  | 23   | 23   | 10      | 6   | 3     | 2    | 32        | 42   | 62      | 16   |    |
|                        | <i>Eurytemora velox (copépodites)</i>       | 0       | 43  | 17      | 24  | 70   | 105 | 210   | 269  | 250   | 23   | 483  | 392  | 52      | 28  | 19    | 20   | 116       | 125  | 59      | 29   |    |
| <b>Calanoïdes</b>      | <i>Eudiaptomus gracilis (adulte)</i>        | 13      | 2   | 45      | 27  | 5    | 12  | 30    | 11   | 624   | 79   | 0    | 0    | 0       | 0   | 6     | 0    | 19        | 5    | 0       | 0    |    |
|                        | <i>Eudiaptomus gracilis (copépodites)</i>   | 25      | 9   | 60      | 73  | 8    | 13  | 0     | 5    | 694   | 15   | 0    | 0    | 0       | 1   | 7     | 0    | 24        | 12   | 3       | 0    |    |
|                        | <i>Nauplii</i>                              | 392     | 192 | 235     | 260 | 321  | 627 | 1940  | 1627 | 6200  | 1813 | 902  | 232  | 32      | 26  | 1207  | 619  | 2855      | 741  | 148     | 314  |    |
| <b>CLADOCERES</b>      | <i>Diaphanosoma brachyurum</i>              | 12      | 7   | 25      | 4   | 16   | 10  | 338   | 21   | 4590  | 590  | 161  | 26   | 340     | 29  | 337   | 78   | 415       | 258  | 529     | 879  |    |
|                        | <i>Daphnia longispina</i>                   | 0       | 0   | 0       | 0   | 0    | 0   | 0     | 0    | 45    | 0    | 4    | 4    | 1       | 0   | 0     | 0    | 0         | 0    | 0       | 0    |    |
| <b>OSTRACODES</b>      |   | 0       | 0   | 0       | 0   | 3    | 0   | 0     | 0    | 0     | 0    | 2    | 6    | 54      | 28  | 0     | 0    | 0         | 0    | 0       | 0    |    |
| <b>Total crustacés</b> |   | 859     | 271 | 455     | 487 | 494  | 861 | 2879  | 2504 | 13125 | 2936 | 2301 | 1259 | 614     | 120 | 1598  | 733  | 3490      | 1196 | 1007    | 1359 |    |
| <b>ROTIFERES</b>       | <i>Keratella quadrata</i>                   | 0       | 0   | 0       | 0   | 0    | 0   | 244   | 17   | 23    | 0    | 0    | 0    | 0       | 0   | 0     | 0    | 0         | 0    | 0       | 0    |    |
|                        | <i>Keratella cochlearis</i>                 | 20      | 0   | 0       | 0   | 0    | 0   | 0     | 0    | 0     | 0    | 1    | 0    | 0       | 0   | 37    | 0    | 0         | 0    | 0       | 0    |    |
|                        | <i>Asplanchna</i>                           | 59      | 0   | 0       | 0   | 0    | 0   | 0     | 0    | 0     | 0    | 0    | 0    | 36      | 0   | 0     | 0    | 0         | 0    | 0       | 0    |    |
|                        | <i>Brachionus calyciflorus</i>              | 0       | 22  | 0       | 0   | 0    | 0   | 0     | 0    | 0     | 0    | 0    | 0    | 0       | 0   | 0     | 0    | 0         | 0    | 0       | 0    |    |
|                        | <i>Polyarthra dolichoptera</i>              | 0       | 0   | 0       | 0   | 0    | 0   | 0     | 0    | 0     | 0    | 0    | 0    | 0       | 0   | 0     | 0    | 14341     | 208  | 31076   | 7256 | 20 |
|                        | <i>Hexarthra</i>                            | 0       | 0   | 0       | 0   | 0    | 0   | 0     | 0    | 0     | 0    | 0    | 0    | 0       | 0   | 0     | 951  | 155       | 449  | 540     | 0    |    |
|                        | <i>Lecane lecaene</i>                       | 0       | 0   | 0       | 0   | 0    | 0   | 0     | 0    | 0     | 0    | 0    | 0    | 0       | 0   | 0     | 0    | 0         | 0    | 20      | 0    |    |
| <b>Total rotifères</b> |   | 79      | 22  | 0       | 0   | 0    | 0   | 244   | 17   | 23    | 0    | 1    | 0    | 36      | 0   | 15329 | 363  | 31525     | 7796 | 20      | 16   |    |
| <b>Total</b>           |   | 938     | 294 | 455     | 487 | 494  | 861 | 3123  | 2521 | 13148 | 2936 | 2302 | 1259 | 650     | 120 | 16927 | 1095 | 35015     | 8992 | 1027    | 1375 |    |

En outre, on remarque une nette prépondérance du zooplancton de petite taille (Dominance des Cladocères de petite taille *Diaphanosoma brachyurum*, de Copépodes *Nauplii* et de Rotifères).

Ainsi, le domaine pélagique présente une relative homogénéité de la masse d'eau, l'habitat étant alors essentiellement caractérisé par la profondeur de la station. De plus, il n'y a aucune condition de stress.

### **I.3. Caractérisation des stations et des habitats littoraux**

Les stations dites « littorales » sont situées dans le secteur compris entre la berge et une profondeur maximale de 1,2 m (Figure 12). Ce secteur abrite une grande diversité d'habitats que l'absence de marnage autorise à pleinement remplir leurs fonctions. La « structure de l'habitat » est définie par les composantes physiques de l'espace qui supportent les communautés végétales et animales (Warfe & Barmuta, 2004). Au cours d'une campagne de repérage, la zone littorale est décrite au niveau des sites d'échantillonnage potentiels à l'aide d'indicateurs de la qualité des habitats tels que la morphologie de la rive et la pente, la composition et l'hétérogénéité du substrat, la diversité et le recouvrement des macrophytes. L'analyse en composante principale sur la base des variables de « structure de l'habitat » révèle quatre types de complexité structurale d'habitat auxquels appartiennent les différentes stations prospectées (Figure 17). Les stations sont classées selon un niveau décroissant de complexité structurale : type « ++ », type « + », type « - » et type « -- ».

Les habitats de faible complexité structurale « -- » se caractérisent par un substrat homogène de nature minérale (blocs, graviers ou affleurement de marne) qui ne permet que très difficilement l'établissement d'hélophytes ou d'hydrophytes. Ces habitats ont généralement les pentes les plus fortes (de  $7,9 \pm 1,9$  %) et sont fortement exposés aux vents dominants. Ceux-ci s'apparentent ainsi à la colonne d'eau en domaine pélagique où le poisson se déplace dans un espace sans obstacles. Une activité anthropique est souvent à l'origine de la création de ce type d'habitats, dont les stations sont toutes situées au Sud-est ou au Sud-ouest du réservoir.

A un niveau intermédiaire de complexité structurale, on distingue deux types d'habitats : « - » et « + ». Le type « - » est caractérisé par un substrat homogène constitué par l'affleurement direct du socle marneux avec une présence exceptionnelle de blocs ou de racines. Ces stations sont localisées au Sud-est ou au Sud-ouest du plan d'eau. Si la pente demeure forte (de  $6,3 \pm 2,2$  %) et les hydrophytes le plus souvent absents, l'exposition aux vents est plus modérée et la végétation rivulaire est bien développée avec la présence d'hélophytes (*Typha latifolia*, *Phragmites communis*) ou d'arbustes. Le type « + » regroupe des stations dont le substrat est constitué de sable « coquillier » et de fines, avec également la présence de bois morts, de racines et de souches. On observe alors des îlots d'hydrophytes peu diversifiés et représentés

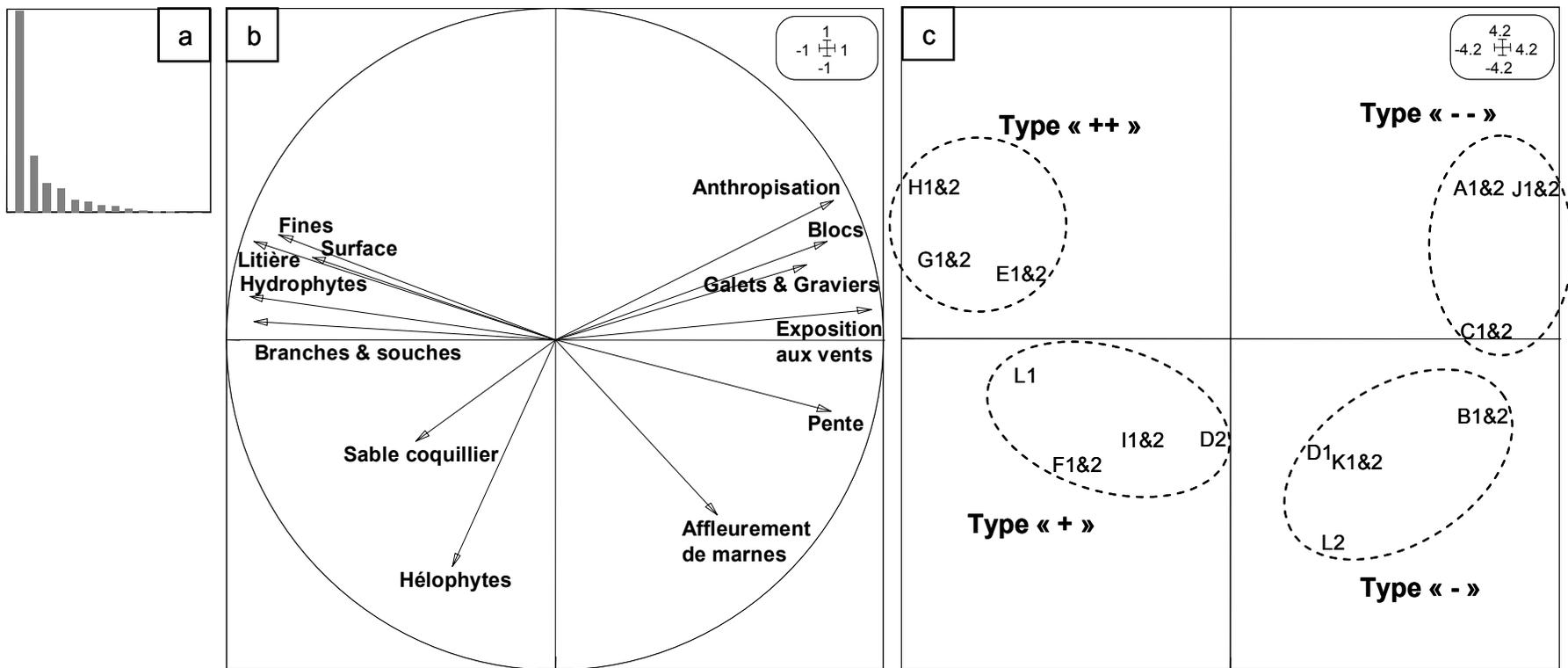
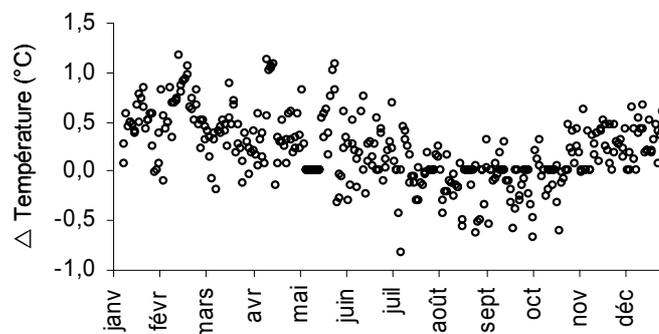


Figure 17 : ACP réalisée à partir des variables de « structure de l'habitat » des 12 stations. Valeurs propres (a) ; Cercle de corrélation sur le plan factoriel F1 x F2 (b) ; Carte factorielle des stations et regroupement par type d'habitat sur le plan factoriel F1 x F2 (c).

par les espèces les plus communes du plan d'eau : *Myriophyllum sp.* et *Potamogeton pectinatus*. Les héliophytes sont toujours présents en rive mais occupent une zone de moindre épaisseur que pour le type précédent et sont uniquement représentés par *Typha latifolia*. Les stations de ce type ont une pente nettement plus faible (de  $5,0 \pm 1,0$  %), une exposition aux vents modérée et sont localisées tout autour de plan d'eau dans des secteurs où les berges sont arborées.

Cette localisation en zone arborée est également une caractéristique des stations ayant des habitats de forte complexité structurale « ++ ». Regroupées dans le secteur Nord du réservoir, ce sont des cornées abritées des vents et où la pente est faible (de  $2,3 \pm 0,8$  %). Le substrat, enrichi en matière organique, est constitué d'un assemblage hétérogène de litière et de fines, propre au développement des hydrophytes. Ceux-ci forment alors des ceintures de végétation continues et diversifiées avec des taxons tels que : *Myriophyllum sp.*, *Potamogeton pectinatus*, *Potamogeton nodosus*, *Najas marina* et la présence parfois massive de l'algue *Rhizoclonium sp.* *Typha latifolia* occupe systématiquement le secteur situé contre la berge et l'on constate la présence de nombreuses souches, racines et bois morts, constituant autant d'obstacles supplémentaires dans la colonne d'eau de ces stations.

Des enregistreurs de température sont placés sous la surface, à proximité des berges de deux stations éloignées : V et VI. Les relevés sont effectués en 2003 à raison d'une mesure toutes les heures. Les données indiquent que, tout au long de l'année, le delta inter-station des moyennes journalières n'excède pas  $\pm 1^\circ\text{C}$  (Figure 18). Il existe une relative homogénéité thermique des stations littorales.



**Figure 18 : Delta des températures moyennes journalières en 2003 entre les stations V-VI.**

Les communautés de macroinvertébrés benthiques associées aux habitats littoraux sont présentées dans le tableau III.

Les stations d'échantillonnage sont réparties sur l'ensemble du périmètre du plan d'eau afin d'intégrer la variabilité de complexité structurale des habitats. Seul le secteur de la digue n'est pas échantillonné en raison d'une pente trop abrupte. Cette répartition doit également permettre d'assurer un écartement suffisant entre deux zones de pêche successives afin de

limiter la perturbation occasionnée lors d'un prélèvement sur le prélèvement suivant. La planche 1 présente le détail d'une station littorale.

**Tableau III : Composition spécifique de la macrofaune benthique du réservoir du Mirgenbach. Fréquence (%) de capture d'un taxon et effectifs cumulés de l'ensemble des échantillons collectés (mensuel de mars à novembre dans les stations A, G et K).**

|                     |                 |                               | Fréquence | Effectif  |           |           | Total |
|---------------------|-----------------|-------------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-------|
|                     |                 |                               |           | Station A | Station G | Station K |       |
| <b>Cnidaires</b>    |                 |                               |           |           |           |           |       |
|                     | Clavidae        | <i>Cordylophora sp.</i>       | 16,7      | 49        | 0         | 2         | 51    |
|                     | Hydridae        | <i>Hydra</i>                  | 37,5      | 1343      | 54        | 291       | 1688  |
| <b>Turbellariés</b> |                 |                               |           |           |           |           |       |
|                     | Planariidae     | <i>Polycelis nigra</i>        | 8,3       | 0         | 5         | 3         | 8     |
|                     | Dugesidae       | <i>Dugesia lugubris</i>       | 20,9      | 4         | 19        | 1         | 24    |
| <b>Annélides</b>    |                 |                               |           |           |           |           |       |
| Oligochètes         | Lumbricidae     | <i>Eiseniella tetraedra</i>   | 12,5      | 7         | 0         | 3         | 10    |
|                     |                 | <i>Chaetogaster</i>           | 25,0      | 22        | 5         | 13        | 40    |
|                     |                 | <i>Pristina</i>               | 16,7      | 0         | 0         | 1         | 1     |
|                     | Naididae        | <i>Amphichaeta</i>            | 45,9      | 3         | 217       | 146       | 366   |
|                     |                 | <i>Nais</i>                   | 33,4      | 38        | 18        | 98        | 154   |
|                     |                 | <i>Stylaria</i>               | 4,2       | 0         | 2         | 0         | 2     |
|                     |                 | <i>Autres</i>                 | -         | 18        | 3         | 1         | 22    |
|                     | Lumbriculidae   |                               | 66,7      | 37        | 137       | 496       | 670   |
|                     | Tubificidae sp. | <i>Branchiura sowerbyi</i>    | 16,7      | 7         | 1         | 18        | 14    |
|                     |                 | <i>Autres</i>                 | 25,0      | 7         | 7         | 0         | 26    |
| Achètes             | Piscicolidae    | <i>Piscicola geometra</i>     | 8,3       | 1         | 1         | 0         | 2     |
| <b>Mollusques</b>   |                 |                               |           |           |           |           |       |
| Gastéropodes        | Valvatidae      | <i>Valvata</i>                | 20,9      | 2         | 8         | 3         | 13    |
|                     | Lymnaeidae      | <i>Radix</i>                  | 16,7      | 10        | 0         | 1         | 11    |
|                     | Bithyniidae     | <i>Bithynia tentaculata</i>   | 58,4      | 10        | 42        | 43        | 95    |
|                     | Physidae        | <i>Physa acuta</i>            | 62,5      | 80        | 36        | 24        | 140   |
| Lamellibranchies    | Dreissenidae    | <i>Dreissena polymorpha</i>   | 45,9      | 20        | 2         | 20        | 42    |
|                     | Sphaeriidae     | <i>Pisidium</i>               | 4,2       | 0         | 0         | 1         | 1     |
| <b>Insectes</b>     |                 |                               |           |           |           |           |       |
| Ephéméroptères      | Caenidae        | <i>Caenis luctuosa</i>        | 66,7      | 22        | 72        | 105       | 199   |
|                     | Baetidae        | <i>Centroptilum lucteolum</i> | 12,5      | 1         | 1         | 1         | 3     |
| Odonates            | Zygoptères      | <i>Ischnura</i>               | 20,9      | 7         | 25        | 3         | 35    |
|                     |                 | <i>Coenagrion</i>             | 41,7      | 1         | 35        | 8         | 44    |
|                     |                 | <i>Platycnemis</i>            | 4,2       | 0         | 0         | 6         | 6     |
|                     | Anisoptères     | <i>Orthetrum cancellatum</i>  | 16,7      | 1         | 4         | 1         | 6     |
|                     |                 | <i>Somatochlora</i>           | 4,2       | 0         | 2         | 0         | 2     |
|                     |                 | <i>Tanytarsini</i>            | 33,8      | 13        | 82        | 93        | 188   |
| Diptères            | Chironomidae    | <i>Chironomini (thummi)</i>   | 16,7      | 3         | 18        | 0         | 21    |
|                     |                 | <i>Chironomini (plumosus)</i> | 16,7      | 1         | 2         | 5         | 8     |
|                     |                 | <i>Chironomini (autres)</i>   | 45,9      | 66        | 14        | 347       | 427   |
|                     | Tanypodinae     |                               | 25,1      | 14        | 10        | 7         | 31    |
|                     | Orthocladiinae  |                               | 70,9      | 851       | 639       | 293       | 1783  |
|                     | Tipulidae       |                               | 4,2       | 1         | 0         | 0         | 1     |
|                     | Stratiomyidae   |                               | 4,2       | 0         | 1         | 0         | 1     |
| Hétéroptères        | Corixidae       | <i>Corixa</i>                 | 4,2       | 0         | 1         | 0         | 1     |
|                     |                 | <i>Micronecta</i>             | 75,1      | 84        | 542       | 449       | 1075  |
| Coléoptères         | Dytiscidae      |                               | 8,3       | 0         | 1         | 1         | 2     |
|                     | Hydrophilidae   | <i>Hydrobius</i>              | 16,7      | 1         | 5         | 1         | 7     |
| Trichoptères        | Beraeidae       |                               | 4,2       | 0         | 0         | 3         | 3     |
|                     | Ecnomidae       | <i>Ecnomus</i>                | 41,7      | 38        | 16        | 2         | 56    |
|                     | Mollanidae      | <i>Molannodes</i>             | 4,2       | 0         | 0         | 1         | 1     |
| <b>Crustacés</b>    |                 |                               |           |           |           |           |       |
|                     | Corophiidae     | <i>Corophium curvispinum</i>  | 20,9      | 7         | 0         | 3         | 10    |
|                     | Gammaridae      | <i>Dikergammarus villosus</i> | 100,0     | 2097      | 907       | 3339      | 6343  |
|                     | Atyidae         | <i>Atyaephyra desmarestii</i> | 87,6      | 145       | 142       | 106       | 393   |
|                     | Cambaridae      | <i>Orconectes limosus</i>     | 8,3       | 0         | 0         | 2         | 2     |
|                     |                 |                               |           |           |           |           | 14028 |

**Planche 1 : Détail d'une station littorale (station D) lors de la visite décennale du barrage le 11 novembre 2001.**



**Panorama de la station D (en face) vu depuis la station C (à gauche)**



**Vue longeant les hélophytes permettant de découvrir un substrat caractéristique de type affleurement de marnes**

**Détail de *Typha latifolia* où l'on distingue la hauteur de végétation habituellement immergée**



## **II. Présentation et validation des protocoles de capture**

Le mode d'action du dispositif de prélèvement influe sur l'image obtenue qui reflète une « interaction entre l'objet étudié et le type d'échantillonnage » (Frontier, 1983). Les changements anatomiques et d'occupation de l'espace d'un poisson pendant son développement supposent l'emploi successif d'engins adéquats pour chaque stade. La prospection des habitats littoraux et pélagiques doit permettre la capture de poissons à différents stades de leur ontogenèse. Cependant, l'analyse de la sélectivité de diverses méthodes d'échantillonnage est un préalable nécessaire à la description du peuplement ichthyique du plan d'eau. Le choix de protocoles de captures est l'aboutissement de travaux menés avec des engins divers.

### **II.1. Méthodes d'échantillonnage**

#### **II.1.1. Les engins passifs**

Ces engins ont l'avantage de pouvoir être disposés dans les habitats à prospecter sans pour autant les altérer. Toutefois, comme c'est le poisson qui en se déplaçant rencontre l'engin, l'efficacité de capture dépend fortement du rythme d'activité (circadien, saisonnier), variable selon les espèces et les stades. La possibilité de faire varier le temps de pose permet de limiter cette contrainte.

##### ***Le filet maillant vertical***

L'utilisation des filets maillants verticaux (FMV) constitue une méthode d'étude des peuplements ichthyiques des grands plans d'eau particulièrement bien adaptée à ce type de milieu (Degiorgi, 1994 ; Flesch, 1994 ; Appelberg *et al.*, 1995). Ce sont des engins de capture statiques, constitués d'une nappe de filet en nylon monofilament, enroulée sur un tube en PVC servant de flotteur (Planche 2.1). Chaque filet, lesté, repose sur le fond. Posé, il demeure vertical dans l'eau et permet ainsi d'échantillonner le poisson dans l'ensemble de la colonne d'eau quelle que soit sa hauteur. Dans chaque station une batterie de filets est posée 24 heures mais il est possible d'effectuer un relevé intermédiaire si l'on souhaite observer les variations nyctémérales des captures (c'est le cas de juillet 1992 à mars 1993). L'ensemble est systématiquement, depuis 1991, composé de filets maillants, à enroulement, de mailles de 10, 20, 30, 40, 50 et 60 mm ; la maille de 15 mm est quant à elle employée depuis 1997. Les filets ont une largeur de 2,5 m, leur profondeur correspond à celle de la station prospectée (5, 12 ou 15m). Ils sont métrés latéralement afin de déterminer la profondeur de capture des poissons.

Les quatre stations déterminées en domaine pélagique (1, 2, 3 et 4) font systématiquement depuis 1991 l'objet de prospection à deux époques de l'année : une campagne estivale et une campagne automnale. Des campagnes supplémentaires en d'autres saisons sont occasionnellement réalisées. Les poissons capturés dans les filets sont souvent morts ou blessés et sont par conséquent conservés. Ainsi, le risque d'épuisement provoqué par un

premier échantillonnage limite les possibilités de le répéter (nombre de station, réplification, fréquence des campagnes).

Faciles d'utilisation, les filets maillants verticaux permettent, par le développement d'un échantillonnage stratifié basé sur la notion de « pôles d'attractions » de nature topographique (définis par : la hauteur d'eau, les vecteurs hydrologiques, la structure plus que la nature du substrat minéral et végétal), l'obtention d'une image globale du peuplement d'un plan d'eau (Degiorgi & Grandmottet, 1993). Cette méthode de pêche permet également d'acquérir des données quantitatives (par l'intermédiaire des captures par unité d'effort) quant à l'évolution des espèces au sein de la communauté (Holmgren, 1999).

### ***Le verveux à aile***

Cet engin est employé par les pêcheurs professionnels dans les eaux calmes et peu profondes (lacs, bras morts des rivières, marais, étangs salés ; Planche 2.2). Le verveux est composé d'une nasse conique (maille 2 mm) ouverte à sa base et d'une aile (maille 2 mm). La nasse comprend un filet extérieur soutenu par des cerceaux de diamètre décroissant (depuis l'ouverture jusqu'à l'extrémité) ainsi que des anchons (ou filets tronconiques intérieurs fixés aux cerceaux et ouverts aux deux extrémités). La base des anchons est orientée vers l'ouverture de la nasse. Leur sommet trois fois plus étroit invite le poisson à s'engager plus profondément dans l'engin. Ces anchons délimitent plusieurs compartiments successifs dans lesquels le poisson reste piégé. L'aile est formée par une nappe verticale de filet d'un mètre de hauteur munie de flotteurs en surface et lestée au fond. Une extrémité de cette aile est fixée à l'ouverture de la nasse (en position médiane), l'autre reste libre. Cette extrémité libre est fixée à la berge. Le verveux est tendu perpendiculairement à la rive, la nasse étant immergée dans le prolongement de l'aile qui retient les poissons longeant la rive et sert de déflecteur. Le poisson longe ce filet et finit par s'engager dans la nasse. Il franchit les anchons successifs sans possibilité de retour, délaissant le centre par où il est entré pour rechercher une issue le long du filet. Le verveux perd en efficacité au-delà d'une profondeur dépassant la hauteur de l'aile. La longueur d'aile déployée dépend alors de la topographie. Ainsi, l'ouverture de la nasse est proche de la rive lorsque la pente est forte, elle peut être éloignée quand la pente est douce.

Les stations A, D, G et L font l'objet de prospections bimensuelles du printemps à l'automne en 2001, 2002 et 2003 avec un temps de pose de 2 heures ; dans le même temps des pêches occasionnelles de 24 heures sont réalisées. La pose diurne de 2 heures cible la capture efficace d'espèces et de stades à l'activité diurne ; c'est le cas de la perche soleil (Fox, 1994). L'utilisation du verveux pour la capture nécessaire de perches soleil en vue de l'étude de ces traits d'histoire de vie (Chapitre III.1) est alors justifiée.

### **II.1.2. Les engins actifs**

Le fait que ces engins soient manœuvrés par le pêcheur peut dans certains cas provoquer l'altération physique de l'environnement (végétation arrachée, substrat remis en suspension), perturbant ainsi les conditions d'échantillonnage ultérieures. Plus encore, la présence

d'obstacles peut rendre difficile, voire impossible, l'utilisation de tels engins. La capture du poisson intervient peu de temps après la mise à l'eau de l'engin, ce qui permet souvent la manipulation du poisson avant sa remise à l'eau.

### ***Le chalut***

Les pêcheurs professionnels, tractent cet engin en ligne droite à l'aide d'un bateau en zone pélagique. Notre dispositif s'apparente à un chalut à perche mais, plus modeste quant à ses dimensions (Planche 2.3), il est tracté manuellement sur les rives du plan d'eau. Le filet (maille 2 mm) de forme conique est fermé par une poche et fixé sur un cadre (1 m de large pour 0,8 m de haut). Le chalut glisse sur le fond grâce à deux patins; ainsi tout obstacle entravant son passage (blocs, souches, hélrophytes) rend la zone impraticable avec cet engin. La hauteur d'eau de la zone de pêche ne doit pas excéder la hauteur du cadre afin de ne pas privilégier la capture des espèces et/ou stades benthiques au détriment de ceux évoluant plus en surface dans la colonne d'eau. La traction s'effectue à distance afin de ne pas perturber l'aire balayée et en ligne droite sur une longueur de 10 m. Il est alors possible de déterminer la surface et le volume d'eau filtré par échantillon. Le chalut permet de récolter des stades proches de la rive et d'estimer des densités (nombre de poissons par mètre cube d'eau filtrée). Les campagnes de pêche au chalut sont réalisées conjointement aux poses de verveux dans les mêmes stations.

### ***La senne de plage***

La senne est composée de trois sections, deux ailes situées aux extrémités et une poche centrale dont la profondeur mesure de 1,5 à 2 fois la hauteur du filet (Planche 2.4). Les dimensions de l'engin utilisé sont de 22 x 1,4 m avec une poche de 3 m. La partie supérieure de la senne est montée sur une ralingue en polypropylène, munie de flotteurs, tandis que la partie inférieure est montée d'une tresse lestée double. La maille est de 2 mm et la profondeur maximale à laquelle l'engin est employé est de 1,2 m. Le filet est tendu parallèlement à la rive, puis les ailes sont halées jusqu'à terre perpendiculairement à la rive. L'échantillonnage est effectué pendant la photophase (entre 9 heures et 17 heures) afin de minimiser l'effet du cycle journalier (Lewin *et al.*, 2004). Dans chacune des stations, une surface moyenne de  $250 \pm 53$  m<sup>2</sup> est couverte à chaque trait (Tableau V). A cette occasion, une personne reste en permanence au niveau de la poche afin de libérer la senne lorsqu'un obstacle est rencontré.

**Tableau IV : Surface (m<sup>2</sup>) moyenne prospectée à la senne selon le type de complexité structurale d'habitat (HSC) auquel appartient chacune des stations.**

| HSC      |          |          |          |
|----------|----------|----------|----------|
| ++       | +        | -        | --       |
| 320 ± 66 | 257 ± 50 | 213 ± 17 | 220 ± 20 |

Du 26 mars au 30 septembre 2003, un échantillonnage bimensuel est réalisé dans le cadre d'un suivi de l'évolution temporelle des communautés ichthyiques. Deux prélèvements sont réalisés dans chacun des quatre types d'habitat suivant un plan d'échantillonnage identique (A, D, G, L ; Figure 12). Mensuellement, deux stations supplémentaires pour chaque type d'habitat sont prospectées afin d'apprécier les variations spatiales d'occupation de l'espace (B, C, E, F, H, I, J, K ; Figure 12). Les prélèvements effectués dans ces stations supplémentaires sont également répliqués.

Les poissons ainsi capturés sont identifiés à l'espèce, dénombrés et mesurés individuellement avant d'être remis à l'eau sur place. Seuls les jeunes stades non identifiables sans un examen approfondi sont conservés. Compte tenu de la variabilité inter-stationnelle des surfaces échantillonnées, les données sont ramenées en densité (nombre d'individus collectés par hectare prospecté).

### ***La pêche électrique***

Le matériel de pêche électrique est constitué d'un boîtier autotransformateur « Héron », conçu pour pêcher dans des eaux ayant une conductivité comprise entre 15 et 2000  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ . Des tensions continues comprises entre 140 et 180 volts sont générées.

A plusieurs occasions, les stations A, D, G et L sont prospectées selon la méthode de l'échantillonnage ponctuel d'abondance (EPA). La pêche électrique ponctuelle, par l'utilisation d'une unité de base réduite, impose un fractionnement de l'effort d'échantillonnage dont les transects sont définis (Rousseau *et al.*, 1985). L'opération est réalisée à partir d'une embarcation, où le porteur de l'anode situé à l'avant du bateau immerge brusquement celle-ci et la maintient sur le point d'échantillonnage. Le courant, établi entre une cathode fixe et une anode mobile ( $\Phi = 30$  cm), attire le poisson qui manifeste alors des réactions allant de la nage inhibée à l'électronarcose. Les échantillons sont effectués en eaux peu profondes, correspondant aux stations littorales, du fait de la limite du rayon d'action de l'appareil équivalent à un mètre. Pour chaque point de pêche, les poissons capturés à l'aide d'une épuisette (maille 2mm) sont déterminés à l'espèce, dénombrés et mesurés individuellement avant d'être remis à l'eau sur place. En cas d'impossibilité de navigation par manque de profondeur, les échantillons sont effectués à pied selon le même protocole. Des 27 EPA réalisés par station seuls ceux ( $n = 9$ ) effectués à proximité immédiate de la berge sont réellement efficaces ; les échantillons réalisés plus au large (0,5 et 1 m de profondeur), quasi systématiquement vides, ne sont pas pris en compte.

En juillet 2002, l'échantillonnage est réalisé dans quatre enclos établis en zone littorale, en eaux peu profondes (hauteur d'eau  $< 0,9$  m). Les enclos sont mis en place à l'aide d'une nappe de filet (maille 2 mm) tendue depuis la berge de manière à isoler un certain volume d'eau, du reste du réservoir. La pêche, réalisée à pied, consiste en l'immersion continue de l'anode et la prospection, suivant un parcours défini, du volume délimité par l'enclos. Le même parcours est empreinté pour chacun des trois passages successifs. Après chaque passage, les poissons capturés sont déterminés à l'espèce, dénombrés et mesurés individuellement avant d'être remis à l'eau à l'extérieur de l'enclos. Cette méthode de pêche

par épuisement permet alors d'évaluer le cheptel piscicole présent dans un secteur déterminé (Gerdeaux, 1987). Cette campagne permet la capture particulièrement efficace de la perche soleil (0,52 selon la méthode de Carle & Strub) puisque 533 spécimens sont collectés (effectif estimé selon la méthode de Carle & Strub à 146 individus par 100 m<sup>2</sup>) et sont utilisés pour une étude approfondie (Chapitre III.1).

La pêche par électronarcose, technique peu sélective vis-à-vis des espèces et des caractéristiques des individus, permet de prospecter tous les types d'habitats situés en rive. Elle est cependant défavorisée par une profondeur trop importante (supérieure à 1 m), des eaux trop chaudes, fortement minéralisées, turbides, et par la petite taille des poissons ou leur moindre pouvoir de nage (comme par exemple pour les *Cyprinidae*).

### ***L'échantillonnage à l'OAR***

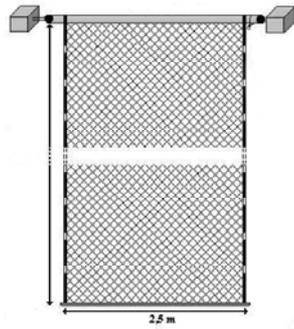
Avant de gagner les circuits de refroidissement, les eaux subissent un dégrillage et une filtration sur tambours filtrants rotatifs. Les grilles, constituées de barreaux distants de 40 mm, sont situées au niveau de la prise d'eau et au niveau de l'OAR. Les tambours rotatifs, munis d'un tamis à vide de maille de 4 mm, sont placés en amont des pompes d'alimentation. La benne du dégrilleur, c'est-à-dire le système de nettoyage des grilles, a un fonctionnement automatique à raison de trois séquences par 24 heures. Pour prévenir le risque de colmatage de la grille, la benne peut fonctionner sans discontinuer lorsque l'eau est chargée en matières en suspension. A chaque opération, la benne est immergée jusqu'au fond, puis remonte verticalement à la surface les déchets collectés sur la grille et piège le poisson présent dans la colonne d'eau correspondante (plus de 10 m) tel un carrelet (Planche 2.5). Les déchets et les organismes prélevés par cette benne sont recueillis dans la goulotte principale et aboutissent dans une benne de stockage des déchets, placée dans une fosse en contrebas. Les poissons capturés par la benne du dégrilleur sont donc condamnés. Cette fosse reçoit également les eaux de rinçage du tambour filtrant. L'intégralité des échantillons est collectée à l'aide d'épuisettes. L'incidence de la prise d'eau, sur les populations de poissons, est étudiée grâce à des échantillonnages ponctuels. A chaque campagne, la benne du dégrilleur est actionnée à trois reprises, dans chacun des quatre bassins d'alimentation de l'OAR. Il y a donc normalement douze échantillons par campagne.

## **II.2. Acquisition et exploitation des données**

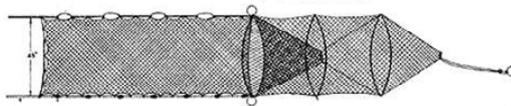
Chaque poisson ayant fait l'objet d'une capture lors d'une campagne de pêche se doit d'être rigoureusement répertorié. Pour ce faire, chaque échantillon est classé en fonction d'une date de campagne, de l'engin de capture utilisé et de la station où s'est effectué le prélèvement. Seuls les poissons capturés au filets maillants sont marqués individuellement à l'aide d'une plaque numérotée introduite au niveau d'une ouïe.

**Planche 2 : Illustration des engins de pêche utilisés dans le réservoir du Mirgenbach.**

**2.1 Présentation du filet maillant vertical et détail d'une pose**



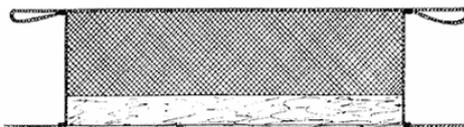
**2.2 Présentation du verveux et détail d'une pose**



**2.3 Présentation du chalut et détail d'une pêche**



**2.4 Présentation de la senne et détail d'une pêche**



**2.5 Comparaison de la benne du dégrilleur de l'OAR (à gauche) et d'un carrelet (à droite)**



Concernant les alevins, l'identification des *Cyprinidae* est effectuée d'après les critères répertoriés par Pinder (2001) et si besoin est confirmée par l'analyse des dents pharyngiennes (Spillmann, 1961). En ce qui concerne les alevins de *Percidae*, leur identification est permise grâce aux critères définis par Urho (1996b). Lorsque les alevins sont suffisamment développés pour qu'ils puissent être identifiés par les caractères morphologiques habituels, l'identification des espèces est alors effectuée sur le terrain, de même que la biométrie, afin que le poisson puisse être remis à l'eau et limiter ainsi l'impact des prélèvements.

Pour tous les individus récoltés (alevins exceptés), on procède au relevé des caractéristiques biométriques telles que : les longueurs totale ( $L_T$ ) et standard ( $\pm 1$  mm), la hauteur ( $\pm 1$  mm) et la masse ( $\pm 0,1$  g). Dans le cas des alevins on relève uniquement la longueur totale ( $\pm 0.5$  mm).

Un prélèvement d'écaillés, dans la zone située juste en arrière de la première nageoire dorsale, est réalisé afin de procéder à la détermination de l'âge par la méthode de scalimétrie (Regier, 1962 ; Bagliniere & Le Louarn, 1987). L'âge d'un poisson est incrémenté d'un an dès lors que l'on distingue un arrêt de croissance correspondant à l'arrêt hivernal. Comme dans le réservoir du Mirgenbach, la température n'est jamais inférieure à 8°C en période hivernale, cela peut compliquer la lecture de l'âge si la croissance du poisson n'est pas suffisamment ralentie.

Afin d'appréhender le cycle de maturation de certaines espèces, des lots de poissons on fait l'objet d'analyses complémentaires. Ainsi, après avoir déterminé le sexe du poisson, ses gonades sont prélevées et pesées (Mg ;  $\pm 0,1$  g). Puis on détermine la masse éviscérée (Me ;  $\pm 0,1$  g) de l'individu. A l'aide de ces mesures il est possible de calculer l'indice gonadosomatique ( $I_G$ ) qui s'exprime sous la forme suivante :

$$I_G = (Mg/Me)*100 \text{ (Wootton, 1991).}$$

Ceci renseigne sur l'état de maturation d'un poisson à un instant donné et peut être utilisé comme indice d'allocation reproductive. Parce que, chez le mâle, l'énergie allouée au développement des gonades ne représente qu'une faible part de l'effort de reproduction (Gross, 1979 ; Vollestad & L'Abée-Lund, 1990), les traits biologiques relatifs à la reproduction sont essentiellement étudiés chez les femelles. Toutefois, le cas particulier de certains mâles sera évoqué pour la perche soleil.

A partir des résultats précédents, il est possible de déterminer l'âge moyen et la taille moyenne à maturité ainsi que l'âge minimum et la taille minimale à première maturité. Le calcul de l'âge moyen à maturité s'exprime ainsi (avec  $x$  = l'âge en année et  $w$  la longévité) :

$$\alpha = \sum_{x=0}^w (x) [ f(x) - f(x-1) ]$$

La même formule est adaptée pour estimer la taille moyenne à maturité.

Les résultats de capture subissent une transformation logarithmique du type  $\log(x+1)$  afin de remplir les conditions de normalité et d'homogénéité des variances avant toute analyse. L'analyse factorielle des correspondances est utilisée pour distinguer les facteurs structurant le peuplement ichthyique et peut être suivie d'une analyse discriminante afin d'étudier l'effet d'un facteur isolément. La répartition des poissons en rive et au large est étudiée à l'aide d'analyses de variance (ANOVA). Une analyse de covariance (ANCOVA) est utilisée pour l'étude du cycle de maturation sexuelle afin de tenir compte du facteur covariant qu'est la taille du poisson. La comparaison des distributions de taille est, quant à elle, réalisée à l'aide du test des Médianes. Enfin, les associations d'espèces sont repérées par l'analyse des corrélations de Pearson et les différents groupes sont alors dégagés par une analyse discriminante en cluster utilisant la distance euclidienne et la méthode de Ward.

### **II.3. Sélectivité et critères de choix des engins**

La sélectivité d'un filet est sa capacité à capturer, parmi les poissons qui heurtent l'engin, plus spécifiquement certaines espèces et/ou classes de tailles. C'est un paramètre dépendant à la fois des caractéristiques de l'engin, notamment son épaisseur, sa couleur et son élasticité (Hamley, 1975) mais aussi du poisson par ses caractéristiques morphologiques (taille, forme globale, éléments « accrocheurs » comme par exemple les épines dorsales...) ainsi que son comportement face à l'engin (détection ou non, fuite).

L'étude de la sélectivité d'engins de capture différents nécessite l'usage de données provenant de prospections réalisées durant la même période et dans les mêmes stations. En effet, le confinement d'une espèce dans une station ne pourra être mis en évidence que par l'usage d'engins appropriés aux stades de développement de l'espèce évoluant dans certains habitats de cette station. De même, la colonisation du milieu par de nouvelles espèces ou la disparition de certaines autres mais aussi les variations saisonnières et circadiennes du rythme d'activité des poissons, impliquent l'utilisation simultanée (au cours de la même « fenêtre d'observation temporelle ») des engins dont on souhaite comparer l'efficacité. Ainsi, les engins de prospection des habitats littoraux sont utilisés depuis 2001 du printemps à l'automne en période diurne dans les stations A, D, G et L tandis que seules les données issues de campagnes couvrant la même période sont retenues pour les pêches aux filets maillants verticaux effectuées dans les quatre stations pélagiques situées plus au large. Les données obtenues par prélèvement à l'OAR ne sont pas considérées lors de cette analyse. Cependant des informations acquises lors de pêches complémentaires peuvent aider à préciser les résultats obtenus.

La sélectivité des différents engins est évaluée en analysant tout d'abord quelles sont les espèces capturées et avec quelle efficacité, correspondant à la fréquence d'occurrence d'une espèce dans les échantillons collectés à l'aide d'un engin. La collecte, dans un engin, d'une espèce en un exemplaire unique est considérée comme accidentelle et n'est en conséquence

pas prise en compte. Parmi l'ensemble des espèces recensées, le chalut permet la capture de 12 d'entre elles dont 6 (Brème bordelière, gardon, perche, perche soleil, rotengle, sandre) sont récoltées dans au moins 10 % des échantillons réalisés (Tableau V). Seuls l'anguille, le brochet, le chevaine et la grémille ne sont pas capturés au chalut.

La pose du verveux pendant 2 heures permet la capture d'un nombre limité d'espèces (soit 5 au total) dont seuls la brème bordelière, la perche soleil et le rotengle sont fréquemment rencontrés (occurrence > 10 %). Cependant, une prolongation de la durée de pose de l'engin, à 24 heures, permet alors la capture efficace d'anguilles, très peu capturées avec les autres méthodes de pêche. En effet, la durée de pose d'un engin passif comme le verveux doit comprendre la période d'activité de l'espèce ciblée, qui dans le cas de l'anguille est nocturne (Baras *et al.*, 1998). La pêche électrique permet de capturer 11 espèces dont la plupart sont fréquentes dans les échantillons ; c'est particulièrement le cas du rotengle, de la brème bordelière et surtout de la perche soleil dont la capture par échantillonnage ponctuel d'abondance en rive est systématique. La prospection de stations supplémentaires permet également la capture d'anguille, de brochet et de goujon. La senne permet de capturer le plus grand nombre d'espèce, soit 13, dont la majorité avec une efficacité satisfaisante (> 10 %). Il est toutefois important de signaler que la prospection de stations supplémentaires permet la capture de l'intégralité des espèces recensées exception faite de l'anguille. Enfin les filets maillants verticaux situés en domaine pélagique permettent essentiellement la capture des espèces abondantes dans les engins utilisés en rive (c'est-à-dire : les brèmes, le gardon, la perche, le rotengle et le sandre). Cependant la perche soleil, très fréquente dans les captures en rive (y compris lors de poses supplémentaires de filets maillants à 1 m), est absente des filets maillants verticaux posés en domaine pélagique quelle qu'en soit la profondeur (5 m, 12 m et 15 m). Cet engin est le seul à permettre la capture efficace d'ablette. Sur l'ensemble de la chronique de pêche aux filets maillants verticaux, seuls l'anguille, le goujon et la loche de rivière ne sont jamais capturés. La spécificité anatomique de l'anguille et de la loche de rivière (serpentine) rend ces espèces non maillables dans les filets.

Dans un second temps, il convient d'étudier la sélectivité intra-spécifique des différents engins. L'étendue de la sélection est déterminée par l'écart de taille du poisson entre les  $L_{25}$  et  $L_{75}$  (MacLennan, 1992). Les longueurs totales minimales et maximales des diverses espèces capturées à l'aide des différents engins sont données à titre indicatif (Tableau VI). Seules les espèces capturées dans une majorité d'engins sont utilisées pour l'analyse ; il s'agit de la brème bordelière, du gardon, de la perche, du rotengle et du sandre (Figure 19). Ainsi, le chalut capture sélectivement les individus les plus petits quelle que soit l'espèce considérée, la taille maximale collectée n'excédant jamais 90 mm. En raison de la maille choisie (2 mm), l'échappement est limité. Cependant, l'évitement augmente au fur et à mesure que la taille du poisson, et par conséquent sa motricité, s'accroît car le chalut, d'ouverture étroite, est tracté manuellement et évolue à vitesse réduite constante.

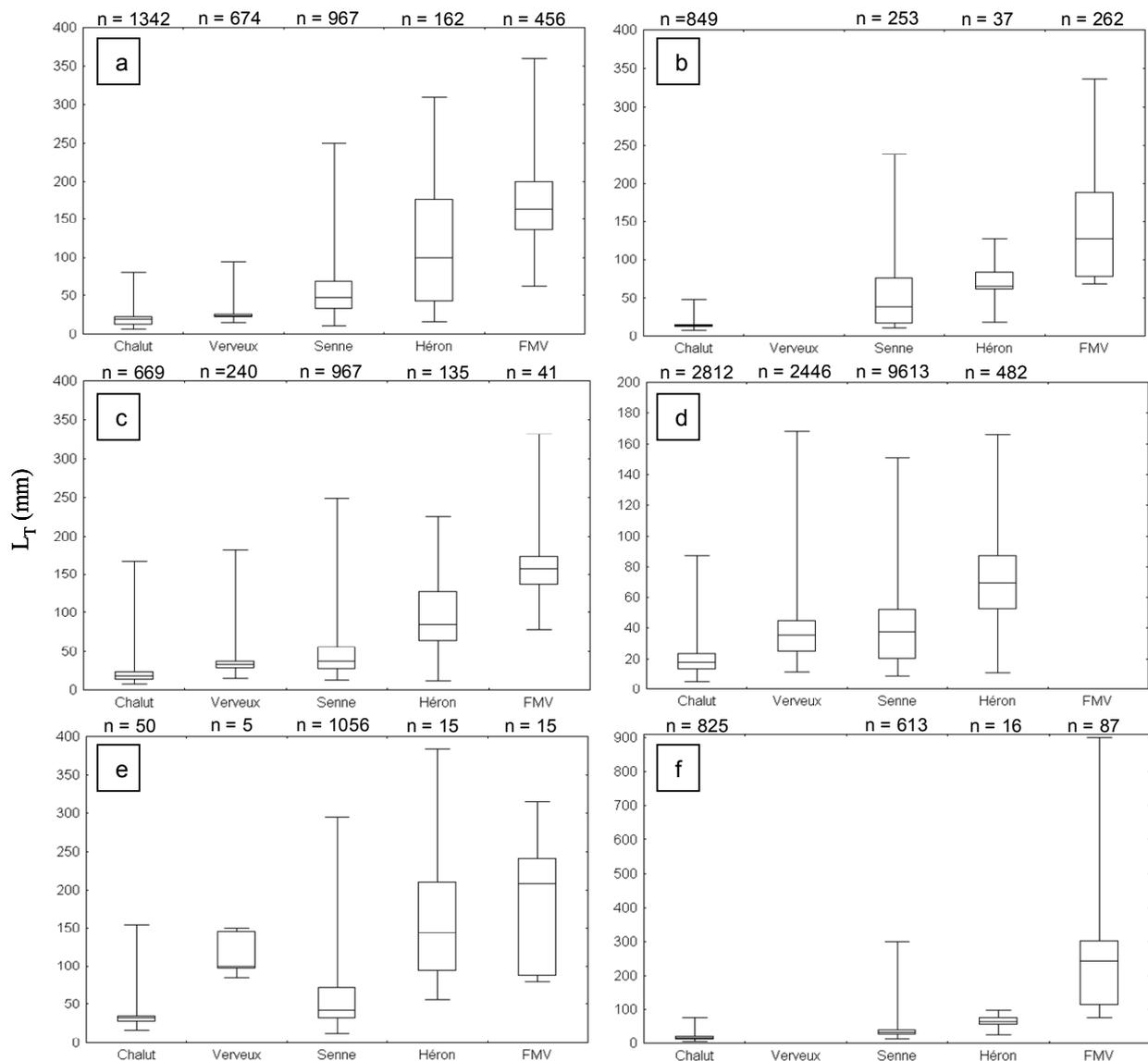
**Tableau V : Fréquence de capture (%) des différentes espèces dans les échantillons réalisés à l'aide de divers engins. Les caractères gras indiquent une fréquence  $\geq 10\%$ .**

|                  | Chalut    | Verveux   | Senne     | Héron      | FMV       |
|------------------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|
| Ablette          | 1         |           |           |            | <b>12</b> |
| Anguille         |           | *         |           |            |           |
| Brème bordelière | <b>34</b> | <b>13</b> | <b>46</b> | <b>81</b>  | <b>59</b> |
| Brème commune    | 7         |           | <b>26</b> | 6          | <b>53</b> |
| Brochet          |           |           | 4         |            |           |
| Carpe commune    | 7         |           | <b>12</b> | <b>10</b>  | 2         |
| Chevesne         |           |           |           | <b>23</b>  |           |
| Gardon           | <b>25</b> |           | <b>18</b> | <b>45</b>  | <b>42</b> |
| Goujon           | 1         |           | 1         |            |           |
| Grémille         |           |           | 8         |            |           |
| Loche de rivière | 5         |           | <b>15</b> | <b>13</b>  |           |
| Perche           | <b>10</b> | 3         | <b>55</b> | <b>29</b>  | 6         |
| Perche soleil    | <b>47</b> | <b>69</b> | <b>84</b> | <b>100</b> |           |
| Rotengle         | <b>31</b> | <b>13</b> | <b>39</b> | <b>68</b>  | <b>12</b> |
| Sandre           | <b>23</b> |           | <b>27</b> | <b>26</b>  | <b>34</b> |
| Tanche           | 3         | 1         | 1         | <b>13</b>  |           |

\* : capture uniquement réalisée lors de pose nocturne

**Tableau VI : Longueur totale (mm) minimale et maximale des différents espèces capturées dans chaque engin. Les caractères gras indiquent les tailles minimale et maximale d'une espèce tout engins confondus.**

|                  | Chalut          | Verveux          | Senne           | Héron         | FMV             |
|------------------|-----------------|------------------|-----------------|---------------|-----------------|
| Ablette          | <b>14-52</b>    |                  |                 |               | <b>89-195</b>   |
| Anguille         |                 | <b>(600-900)</b> |                 |               |                 |
| Brème bordelière | <b>7,5-80,5</b> | 16-94            | 12-250          | 17-309        | <b>63-359</b>   |
| Brème commune    | <b>11-75</b>    |                  | <b>10,5-490</b> | 277-364       | 62-442          |
| Brochet          |                 |                  | <b>158-585</b>  |               |                 |
| Carpe commune    | <b>7-27</b>     |                  | 9,5-690         | 18,5-473      | <b>535-700</b>  |
| Chevesne         |                 |                  |                 | <b>70-295</b> |                 |
| Gardon           | <b>8-48,5</b>   |                  | 12-238          | 19-127        | <b>68,5-336</b> |
| Goujon           | <b>25-65</b>    |                  | <b>75-104</b>   |               |                 |
| Grémille         |                 |                  | <b>13,5-98</b>  |               |                 |
| Loche de rivière | 43-82           |                  | <b>29-95</b>    | 60-82         |                 |
| Perche           | 17-155          | 85-150           | <b>13-295</b>   | <b>56-384</b> | 79-314          |
| Perche soleil    | <b>5-87</b>     | <b>11,5-168</b>  | 9-151           | 11-166        |                 |
| Rotengle         | <b>7,5-167</b>  | 16-182           | 14-249          | 12,5-225      | <b>79-331</b>   |
| Sandre           | <b>5-75,5</b>   |                  | 12-300          | 27-98         | <b>76-900</b>   |
| Tanche           | 21-37,5         | 19,5-26          | <b>18,5-28</b>  | <b>46-420</b> |                 |



**Figure 19 : Sélectivité des engins de pêche pour la brème bordelière (a), le gardon (b), le rotengle (c), la perche soleil (d), la perche (e) et le sandre (f). — : longueur totale médiane ; □ : premier (25%) et troisième (75%) quartiles ; ⊥ & ⊤ : longueurs totales minimale et maximale.**

A l'opposé, les filets maillants verticaux ne permettent pas d'accéder à des poissons de tailles minimales inférieures à 52 mm en raison de la sélectivité de la plus petite maille carrée qui mesure 10 mm. Les filets maillants capturent en majorité des poissons plus grands que ceux pris dans les autres engins, et sont souvent les seuls à accéder aux tailles maximales notamment dans les cas du sandre. Comme le chalut, le verveux capture en majorité des petits poissons, excepté pour la perche dont les effectifs capturés sont cependant très faibles. La senne permet de capturer un éventail de taille plus large que les engins précédents, depuis les plus petits poissons jusque parmi les plus grands rencontrés quelle que soit l'espèce considérée.

Enfin, la pêche électrique capture également des poissons de tailles variées, souvent plus grands que ceux pris à la senne, sans toutefois permettre d'accéder aux tailles minimales ceci en raison du diamètre de l'anode peu adaptée à la capture d'alevins (Garner, 1995 ; Garner, 1997). Afin d'augmenter la sélectivité de l'anode vis-à-vis des alevins, il est préconisé d'utiliser une anode de diamètre moindre ( $\Phi = 10$  cm ; Copp & Penaz, 1988) mais ceci se fera au dépend de la capture de grands spécimens.

Concernant les filets maillants, compte tenu de la sélectivité des mailles, il apparaît nécessaire de vérifier qu'il n'y ait pas de trou dans les classes de tailles des poissons collectés. Ainsi, sur la base de l'ensemble des campagnes réalisées depuis 1991, on constate qu'il n'y a pas de discontinuité dans les tailles des poissons depuis le plus petit spécimen capturé jusqu'au plus grand, quelle que soit l'espèce considérée (Figure 20).

Ainsi, la senne permet de capturer efficacement une grande variété d'espèces contrairement au verveux. De plus, contrairement au chalut, la senne permet la capture d'un large spectre de taille, comprenant les alevins aux longueurs totales minimales quelle que soit l'espèce. Enfin, au cours d'une même campagne (Tableau VII), les effectifs collectés à la senne sont nettement plus conséquents que ceux pris par pêche électrique, quelle que soit l'espèce, donnant alors une meilleure image de chaque population en domaine littoral. L'observation visuelle sub-aquatique donne des résultats comparables (Pratt & Fox, 2001 ; Brind'Amour & Boisclair, 2004), mais nécessite des conditions d'applications particulières, notamment en terme de visibilité, rendant cette méthode inexploitable dans le réservoir du Mirgenbach compte tenu de la forte turbidité ambiante. En domaine pélagique, les filets maillants verticaux capturent sélectivement des poissons de grandes tailles peu présents dans la senne ; ces deux engins utilisés de façon complémentaire donnent alors une image quasi complète (anguille exceptée) du peuplement ichtyique. La combinaison des engins de pêche doit permettre d'apprécier au mieux le peuplement de poisson d'une masse d'eau même si la confrontation de l'effort unitaire de chacun des engins reste délicate et, par conséquence, les indices d'abondance difficiles à comparer. Aussi, senne et filet maillant vertical sont les deux méthodes retenues pour l'analyse de l'occupation de l'espace lacustre afin de révéler l'image du peuplement ichtyique respectivement en domaine littoral et pélagique.

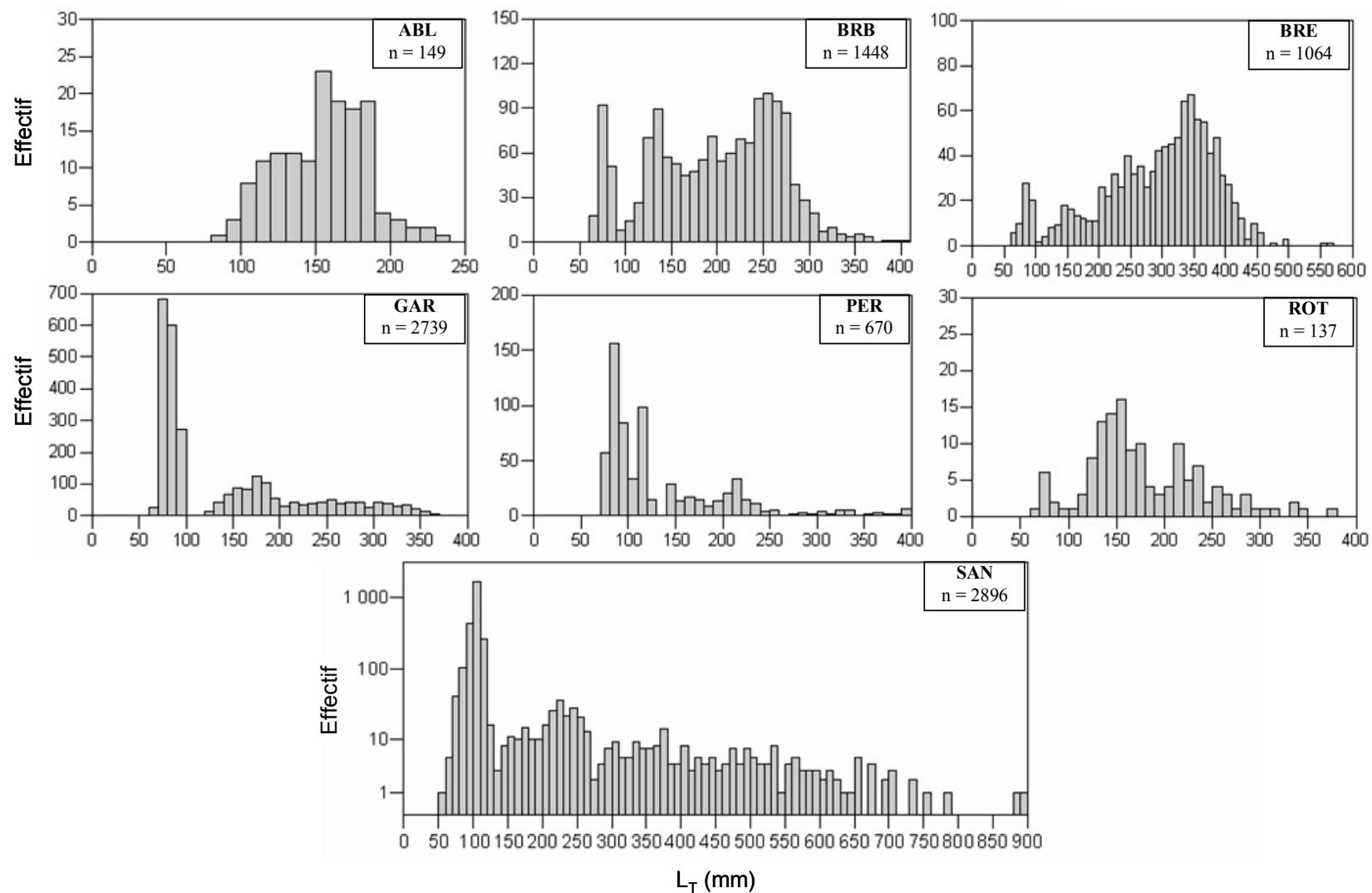


Figure 20 : Distribution des longueurs totales des espèces majoritaires capturées à l'aide des filets maillants verticaux toutes mailles et stations confondues de 1991 à 2003.

**Tableau VII : Effectifs capturés par espèce selon les protocoles définis pour chaque engin sur les stations A, D, G & L (en rive) ou 1, 2, 3 et 4 (au large) lors d'une même campagne de juillet 2002.**

|                  | Chalut | Verveux | Senne | Héron | FMV |
|------------------|--------|---------|-------|-------|-----|
| Ablette          |        |         |       | 1     | 25  |
| Anguille         |        |         |       |       |     |
| Brème bordelière | 576    | 42      | 267   | 2     | 162 |
| Brème commune    |        |         |       |       | 31  |
| Brochet          |        |         | 2     | 1     |     |
| Carpe commune    | 4      |         | 6     |       | 1   |
| Chevesne         |        |         |       |       |     |
| Gardon           |        |         | 15    | 1     | 139 |
| Goujon           |        |         |       |       |     |
| Grémille         |        |         | 2     |       |     |
| Loche de rivière | 6      |         | 2     |       |     |
| Perche           |        | 2       | 72    | 6     | 11  |
| Perche soleil    | 1371   | 447     | 6403  | 31    |     |
| Rotengle         | 134    | 6       | 381   | 9     | 29  |
| Sandre           |        |         | 29    |       | 32  |
| Tanche           | 2      |         | 2     | 1     |     |
| Total            | 2093   | 497     | 7181  | 52    | 430 |

Le calendrier des campagnes d'échantillonnage est présenté dans le tableau VIII. L'analyse portant sur les traits d'histoire de vie utilise des données provenant de l'ensemble des échantillons collectés dans le réservoir.

**Tableau VIII : Calendrier et effort de pêche dans le réservoir du Mirgenbach.**

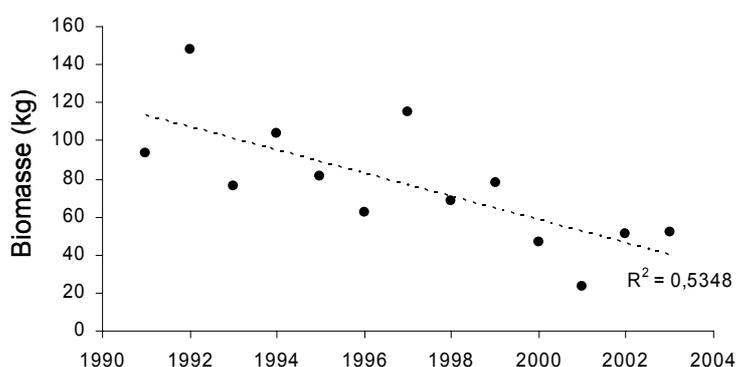
| Campagne          | Station        | Effort de pêche par station        |          |                    |          |            |
|-------------------|----------------|------------------------------------|----------|--------------------|----------|------------|
|                   |                | Filet Maillant Vertical            | Chalut   | Verveux            | Senne    | Héron      |
| 14 février 1991   | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 13 juin 1991      | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 16 octobre 1991   | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 02 juillet 1992   | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 17 septembre 1992 | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 24 novembre 1992  | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 19 février 1993   | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 02 juillet 1993   | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 03 novembre 1993  | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 05 juillet 1994   | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 14 octobre 1994   | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 23 juin 1995      | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 19 décembre 1995  | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 03 juillet 1996   | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 21 octobre 1996   | 1-2-3-4        | 6 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 11 juillet 1997   | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 25 novembre 1997  | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 09 juillet 1998   | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 24 novembre 1998  | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 07 juillet 1999   | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 13 octobre 1999   | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 11 juillet 2000   | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 04 octobre 2000   | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 04 avril 2001     | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 19 avril 2001     | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 16 mai 2001       | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 28 mai 2001       | A-D-G-L        |                                    | 4 traits |                    |          |            |
| 08 juin 2001      | A-D-G-L        |                                    |          |                    |          | 27 EPA     |
| 11 juin 2001      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 25 juin 2001      | A-D-G-L        |                                    |          |                    |          | 27 EPA     |
| 28 juin 2001      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | *                  |          |            |
| 09 juillet 2001   | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 09 juillet 2001   | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose * |          | 27 EPA     |
| 25 juillet 2001   | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | *                  |          |            |
| 12 septembre 2001 | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 02 octobre 2001   | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 26 novembre 2001  | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 26 novembre 2001  | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose * |          |            |
| 14 mars 2002      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 27 mars 2002      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 02 avril 2002     | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 17 avril 2002     | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 25 avril 2002     | A-D-G-L        |                                    |          |                    |          | 27 EPA     |
| 02 mai 2002       | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 15 mai 2002       | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 21 mai 2002       | A-D-G-L        |                                    |          |                    |          | 27 EPA     |
| 03 juin 2002      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 19 juin 2002      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 01 juillet 2002   | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 01 juillet 2002   | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose * | 2 traits | 27 EPA     |
| 01 juillet 2002   | Enclos (n = 4) |                                    |          |                    |          | Epuisement |
| 16 juillet 2002   | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 06 août 2002      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 27 août 2002      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 04 septembre 2002 | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 17 septembre 2002 | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   | 2 traits |            |
| 10 octobre 2002   | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   | 2 traits |            |
| 10 octobre 2002   | A-D-G-L        |                                    |          |                    |          | 27 EPA     |
| 21 octobre 2002   | A-D-G-L        |                                    |          |                    | 2 traits |            |
| 04 novembre 2002  | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 04 novembre 2002  | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   | 2 traits |            |
| 20 mars 2003      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 26 mars 2003      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   | 2 traits |            |
| 07 avril 2003     | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   | 2 traits |            |
| 22 avril 2003     | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 22 avril 2003     | A à L (n = 12) |                                    |          |                    | 2 traits |            |
| 06 mai 2003       | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   | 2 traits |            |
| 19 mai 2003       | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 19 mai 2003       | A à L (n = 12) |                                    |          |                    | 2 traits |            |
| 04 juin 2003      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   | 2 traits |            |
| 16 juin 2003      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   |          |            |
| 16 juin 2003      | A à L (n = 12) |                                    |          |                    | 2 traits |            |
| 01 juillet 2003   | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   | 2 traits |            |
| 07 juillet 2003   | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 07 juillet 2003   | A-D-G-L        |                                    |          |                    | 2 traits |            |
| 21 juillet 2003   | A à L (n = 12) |                                    |          |                    | 2 traits |            |
| 05 août 2003      | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   | 2 traits |            |
| 18 août 2003      | A à L (n = 12) |                                    |          |                    | 2 traits |            |
| 02 septembre 2003 | A-D-G-L        |                                    | 4 traits | 2 heures de pose   | 2 traits |            |
| 15 septembre 2003 | A-D-G-L        |                                    |          |                    | 2 traits |            |
| 30 septembre 2003 | A-D-G-L        |                                    |          | 2 heures de pose   | 2 traits |            |
| 20 octobre 2003   | 1-2-3-4        | 7 mailles (10 à 60 mm) x 24 heures |          |                    |          |            |
| 20 octobre 2003   | A à L (n = 12) |                                    |          |                    | 2 traits |            |
| 28 octobre 2003   | A-D-G-L        |                                    |          | *                  |          | 27 EPA     |

\*: indique les poses supplémentaires de 24 heures au verveux

### III. Contexte historique et évolution du peuplement ichthyique

Depuis les premières campagnes d'échantillonnage en 1991, 16 espèces ont été recensées dans le réservoir du Mirgenbach (Tableau I). L'ichthyofaune est semblable à celle de la rivière Moselle située à proximité, les espèces lotiques en moins. De plus, des espèces présentes dans la rivière, comme par exemple le silure (*Silurus glanis* L.), n'ont jamais fait l'objet de capture dans le plan d'eau. Un inventaire préliminaire réalisé après la mise en eau de la retenue, révèle la présence de barbeau (*Barbus barbus* L.) et de vandoise (*Leuciscus leuciscus* L.), espèces lotiques, disparu avant les premiers échantillonnages aux filets verticaux (Flesch *et al.*, 1994). En règle générale, la mise en eau est suivie d'une période de forte productivité à tous les échelons de la chaîne trophique. Cette période qui dure environ 2 à 3 ans est caractérisée, sur le plan piscicole, par une extension rapide des populations les plus adaptées à la vie lacustre. Ce phénomène, explicable par l'enrichissement des eaux en sels minéraux dissous issus de la végétation et des sols submergés, est suivi d'une période de décroissance de la productivité de durée variable suivant les retenues (6 à 30 ans) avant que ne s'instaure une sorte d'état d'équilibre. Alors, seules se développent les espèces de poissons adaptées à la vie lacustre dans les conditions spécifiques de la retenue considérée.

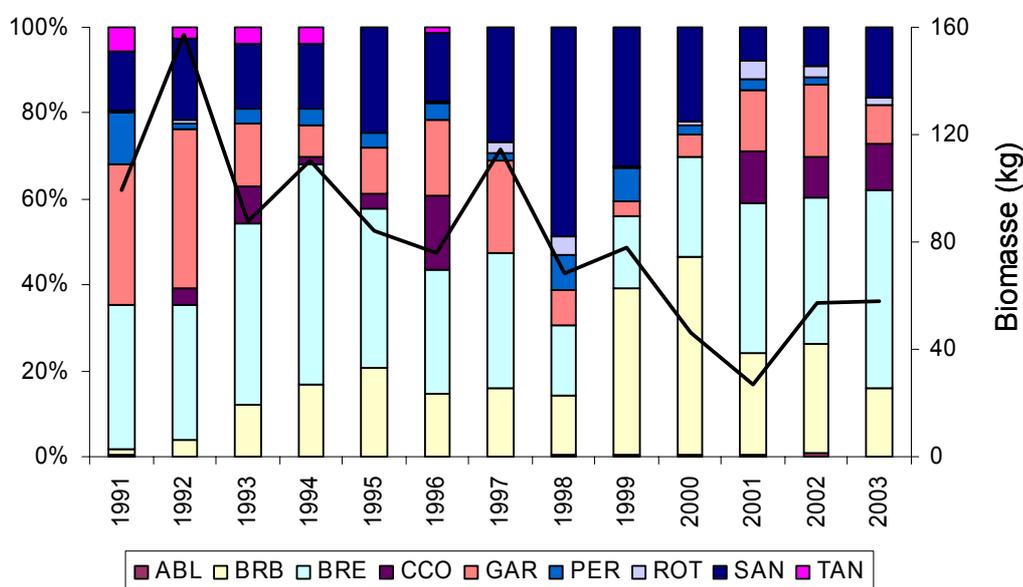
Des pêches réalisées aux filets maillants verticaux, selon un protocole standard (seuls les résultats acquis à l'aide de la maille de 15 mm sont retirés afin de permettre les comparaisons inter-annuelles), permettent d'établir une chronique de suivi des populations de poissons. De 1991 à 2003, on constate une décroissance de la masse cumulée des poissons capturés chaque année (biomasse) malgré un effort de pêche constant (Figure 21).



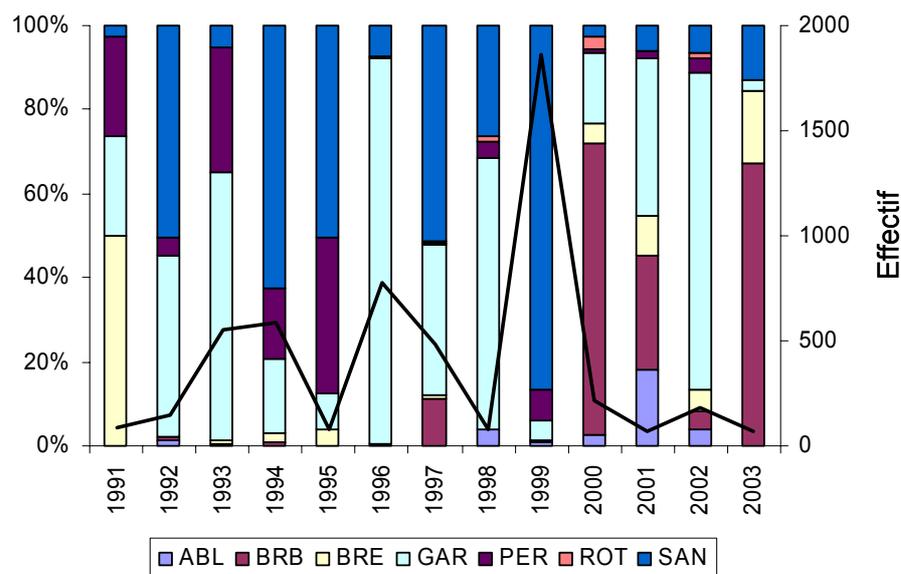
**Figure 21 : Evolution de la biomasse annuelle (masse cumulée des poissons collectés lors des deux campagnes annuelles) des poissons collectés dans les filets maillants verticaux ; seules les espèces efficacement pêchées sont retenues.**

Suite à l'eutrophisation croissante, on assiste, dans bien des cas, à une augmentation de l'abondance et de la diversité en poissons en zone littorale, accompagnée d'un appauvrissement du peuplement en domaine pélagique (Werner *et al.*, 1977). Toutefois, le défaut de capture de certaines espèces, en raison de la sélectivité de l'engin utilisé, entraîne une sous-estimation de la biomasse globale et impose la plus grande prudence quant à

l'interprétation des résultats de dynamique du peuplement. Dans la retenue du Mirgenbach, l'absence de carpe dans les filets pélagiques, excepté en de rares occasions, est particulièrement remarquable puisque des pêches halieutiques complémentaires à la ligne réalisées d'octobre 2000 à novembre 2001 révèlent la forte présence de cette espèce. La pose de 8 lignes pendant 24 heures (en octobre 2000, avril 2001, juillet 2001 et novembre 2001) permet la capture de 9 à 10 poissons pesant en moyenne  $6,5 \pm 1,75$  kg. Bien que les 109 carpes capturées aient fait l'objet d'un marquage individuel (marque de type spaghetti), aucune recapture de poisson marqué n'a été rapportée. Les contributions relatives au peuplement de la brème bordelière, de la brème commune, du gardon et du sandre sont les plus importantes et seule celle de la brème bordelière tend à augmenter (Figure 22). Olin *et al.* (2002) constate une augmentation de l'abondance relative en brèmes et en sandres en fonction de l'eutrophisation, avec l'eutrophisation qui augmente la part du zooplancton de petite taille plus efficacement exploité par les brèmes que par le gardon (Lammens *et al.*, 1992 ; Michelsen *et al.*, 1994). Depuis 1991, gardons et sandres présentent à plusieurs occasions des pics de pré-recrutement (Figure 23). On observe, cycliquement, des années de fort pré-recrutement (= 1609 sandres en 1999) suivies de classes creuses ; le recrutement étant, alternativement soit en faveur du gardon soit en faveur du sandre. Cependant, depuis 2000, le recrutement est constamment faible ( $\leq 215$  poissons toutes espèces confondues) et souvent dominé par la brème bordelière. La décroissance du stock des adultes, mise en évidence précédemment, peut-être à l'origine d'une diminution de la fécondité des populations, expliquant alors ces mauvais recrutements.



**Figure 22 : Contribution annuelle relative des différentes espèces au peuplement et biomasses totales (trait continu) correspondantes issues des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**



**Figure 23 : Contribution annuelle relative des jeunes de l'année de différentes espèces et effectifs correspondants (trait continu) issus des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**

Le réservoir a fait l'objet d'empoissonnements, notamment les premières années après la mise en eau (Tableau IX). Le brochet ne se reproduit pas dans le plan d'eau ; aussi après plusieurs années d'absence, tant dans les captures expérimentales qu'halieutiques, des mesures de réintroduction, par empoissonnement, ont été mises en place en 2002.

**Tableau IX : Détails des empoissonnements réalisés dans le réservoir du Mirgenbach.**

| Date       | Espèce  | Effectif | Poids individuel (g) | Poids total (kg) | Stade                    |
|------------|---------|----------|----------------------|------------------|--------------------------|
| 04/05/1988 | Brochet | 25000    |                      |                  | 11mm (vésicule résorbée) |
| 04/05/1988 | Sandre  | 30000    |                      |                  | 4mm (vésicule résorbée)  |
| 22/03/1989 | Tanche  |          | 800                  | 500              |                          |
| 22/03/1989 | Tanche  |          | 71                   | 500              | 2 étés                   |
| 22/03/1989 | Brochet |          | 500 à 1000           | 200              |                          |
| 22/03/1989 | Carpe   |          | 900 à 1000           | 360              | 2 étés                   |
| 21/05/2002 | Brochet | 1000     |                      |                  | Fingerlings (52 à 71mm)  |
| 07/05/2003 | Brochet | 2000     |                      |                  | Fingerlings              |

La pratique de la pêche à la ligne à une influence variable sur les populations de poissons. En effet, les carnassiers (brochet, perche et sandre) sont généralement prélevés lorsqu'ils dépassent la taille minimale autorisée tandis que la carpe fait l'objet d'une pratique de pêche dite « no kill ».

## CHAPITRE II

---

### **OCCUPATION DE L'ESPACE**

---



Que ce soit en zone littorale ou en zone pélagique, la distribution spatio-temporelle des jeunes de l'année (groupe 0) sera étudiée séparément de celle des poissons d'un an ou plus âgés (groupe 1+) en raison de l'évolution des besoins et des comportements relatifs à l'occupation des habitats lacustres au cours de l'ontogenèse (Weaver *et al.*, 1997 ; Pratt & Fox, 2001). Toutefois, une partie synthétique permettra de définir et de comparer les patrons de répartition des diverses espèces. Seule la phase larvaire, n'ayant pas fait l'objet de capture, est évoquée uniquement à partir des données de la littérature.

## **I. Répartition des jeunes de l'année (groupe 0)**

### **I.1. Répartition littorale**

#### **I.1.1. Distribution temporelle**

Afin d'étudier l'évolution temporelle de la fréquentation des rives par les jeunes poissons de l'année des diverses espèces présentes dans la retenue, une série de 16 campagnes d'échantillonnages allant du 26 mars au 20 octobre 2003 avec un pas de temps d'environ 15 jours est analysée (Figure 24 ; Tableau X). Ainsi pour l'ensemble de la saison de pêche, un total de 12248 poissons représentant 11 espèces est capturé. Aucun alevin n'est capturé lors de la campagne du 26 mars ; les captures débutent le 7 avril. A cette date, le sandre, la perche et le gardon sont capturés en densités relativement faibles (inférieures à 300 ind/ha pour l'espèce la mieux représentée). A la campagne suivante, la densité globale augmente considérablement pour atteindre un pic printanier (7064 ind/ha au 22 avril), notamment du à la forte présence de perche (4707 ind/ha soit 66,6 % des captures) et de sandre (1357 ind/ha soit 19,2 % des captures), toujours accompagnés du gardon ainsi que de la brème commune et de la grémille nouvellement arrivées.

Au cours des campagnes du mois de mai, les densités des espèces déclinent exceptées celles de brème commune qui progressent, faisant ainsi d'elle une des espèces majoritaires avec la perche et le sandre. Deux nouvelles espèces apparaissent dans les captures : la carpe et le rotengle. Le 4 juin, la densité globale des captures est à un niveau très faible (1236 poissons par hectare) cependant que la diversité spécifique est forte puisque 6 espèces sont capturées. Brèmes communes, perches, rotengles et gardons sont majoritaires tandis que le sandre et la grémille ont disparu des captures et que la brème bordelière et la perche soleil y font leur apparition. A partir du 16 juin, la densité globale va considérablement augmenter, notamment du fait des très fortes densités de perche soleil en zone littorale (de 3331 à 9439 ind/ha selon la station), pour atteindre un pic estival (10016 poissons par hectare) le 5 août. La perche soleil représente alors systématiquement plus de 75 % des captures bien que certaines espèces comme la brème bordelière et le rotengle soient parfois présentes en densités relativement fortes (plus de 400 ind/ha). Début juillet ont lieu les premières captures de tanche et de loche de rivière dont les densités restent cependant très faibles ainsi que la disparition du gardon.

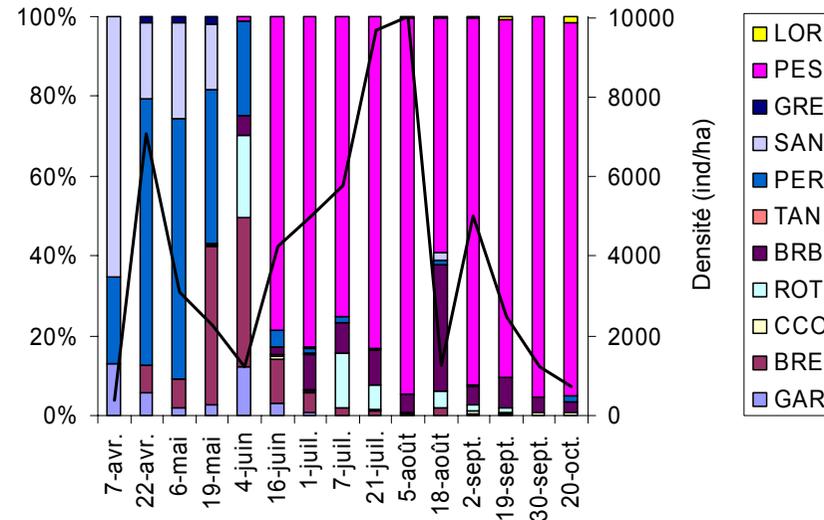


Figure 24 : Evolution temporelle des contributions relatives des jeunes de l'année de différentes espèces et densité totale (trait continu) au cours des campagnes de senne en 2003.

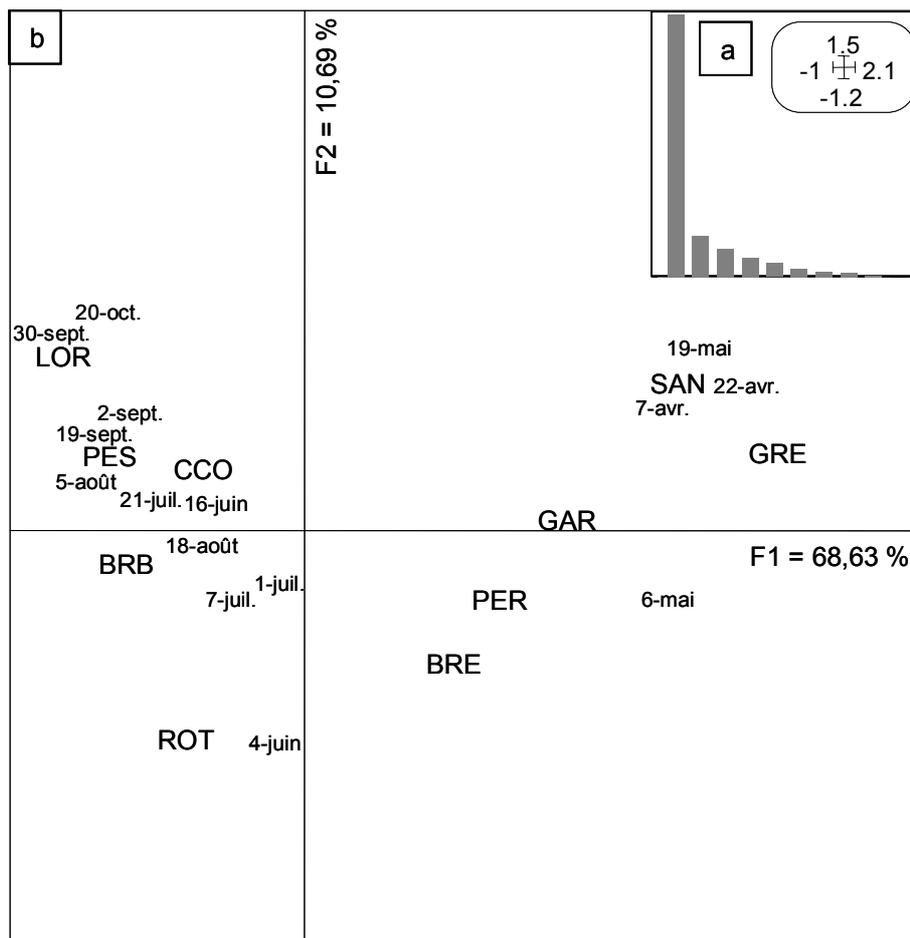
Tableau X : Evolution temporelle de la composition des captures de jeunes de l'année (densité : ind/ha) à la senne en domaine littoral en 2003.

|                      |                  | 7-avr. | 22-avr. | 6-mai | 19-mai | 4-juin | 16-juin | 1-juil. | 7-juil. | 21-juil. | 5-août | 18-août | 2-sept. | 19-sept. | 30-sept. | 20-oct. |
|----------------------|------------------|--------|---------|-------|--------|--------|---------|---------|---------|----------|--------|---------|---------|----------|----------|---------|
| <i>Percidae</i>      | Perche           | 82     | 4707    | 2007  | 863    | 291    | 179     | 63      | 82      | 44       | 5      | 15      | -       | -        | -        | 10      |
|                      | Sandre           | 247    | 1357    | 747   | 368    | -      | 5       | 19      | -       | 19       | -      | 24      | 15      | -        | -        | -       |
|                      | Grémille         | -      | 107     | 44    | 39     | -      | -       | -       | -       | -        | -      | -       | -       | -        | -        | -       |
| <i>Cyprinidae</i>    | Gardon           | 48     | 393     | 63    | 58     | 150    | 126     | 39      | -       | -        | -      | -       | 19      | 10       | -        | -       |
|                      | Brème commune    | -      | 499     | 223   | 892    | 465    | 475     | 238     | 107     | 116      | 15     | 24      | 5       | 5        | -        | -       |
|                      | Rotengle         | -      | -       | -     | 10     | 252    | 19      | 29      | 785     | 587      | 63     | 53      | 78      | 34       | -        | -       |
|                      | Carpe commune    | -      | -       | -     | 10     | -      | 34      | 19      | -       | 48       | 5      | -       | 34      | -        | 10       | 5       |
|                      | Brème bordelière | -      | -       | -     | -      | 63     | 73      | 441     | 456     | 824      | 446    | 407     | 228     | 184      | 44       | 19      |
|                      | Tanche           | -      | -       | -     | -      | -      | -       | 5       | -       | -        | -      | -       | -       | -        | -        | -       |
| <i>Centrarchidae</i> | Perche soleil    | -      | -       | -     | -      | 15     | 3331    | 4106    | 4334    | 8038     | 9439   | 751     | 4635    | 2240     | 1154     | 664     |
| <i>Cobitidae</i>     | Loche de rivière | -      | -       | -     | -      | -      | -       | -       | 5       | 5        | 44     | 5       | 15      | 15       | -        | 10      |
|                      | Total            | 378    | 7064    | 3083  | 2240   | 1236   | 4242    | 4960    | 5769    | 9682     | 10016  | 1280    | 5027    | 2487     | 1207     | 708     |

Le 18 août une très forte chute de la densité globale est constatée, d'autant plus marquée qu'elle fait suite au pic estival de densité. Ce fort déclin est exclusivement dû à une chute des densités de perche soleil (751 ind/ha). Début septembre un rétablissement des densités de perche soleil permet à la densité globale d'augmenter à nouveau avant de décroître progressivement au cours des campagnes suivantes du fait de la raréfaction de l'ensemble des espèces. Cette dernière période est marquée par l'accentuation de la domination du peuplement par la perche soleil qui représente alors plus de 90 % des captures. Le 20 octobre, la densité globale est pour la première fois depuis début avril inférieure à 1000 individus par hectare et la perche soleil est alors la seule espèce présente de façon significative dans les captures en domaine littoral.

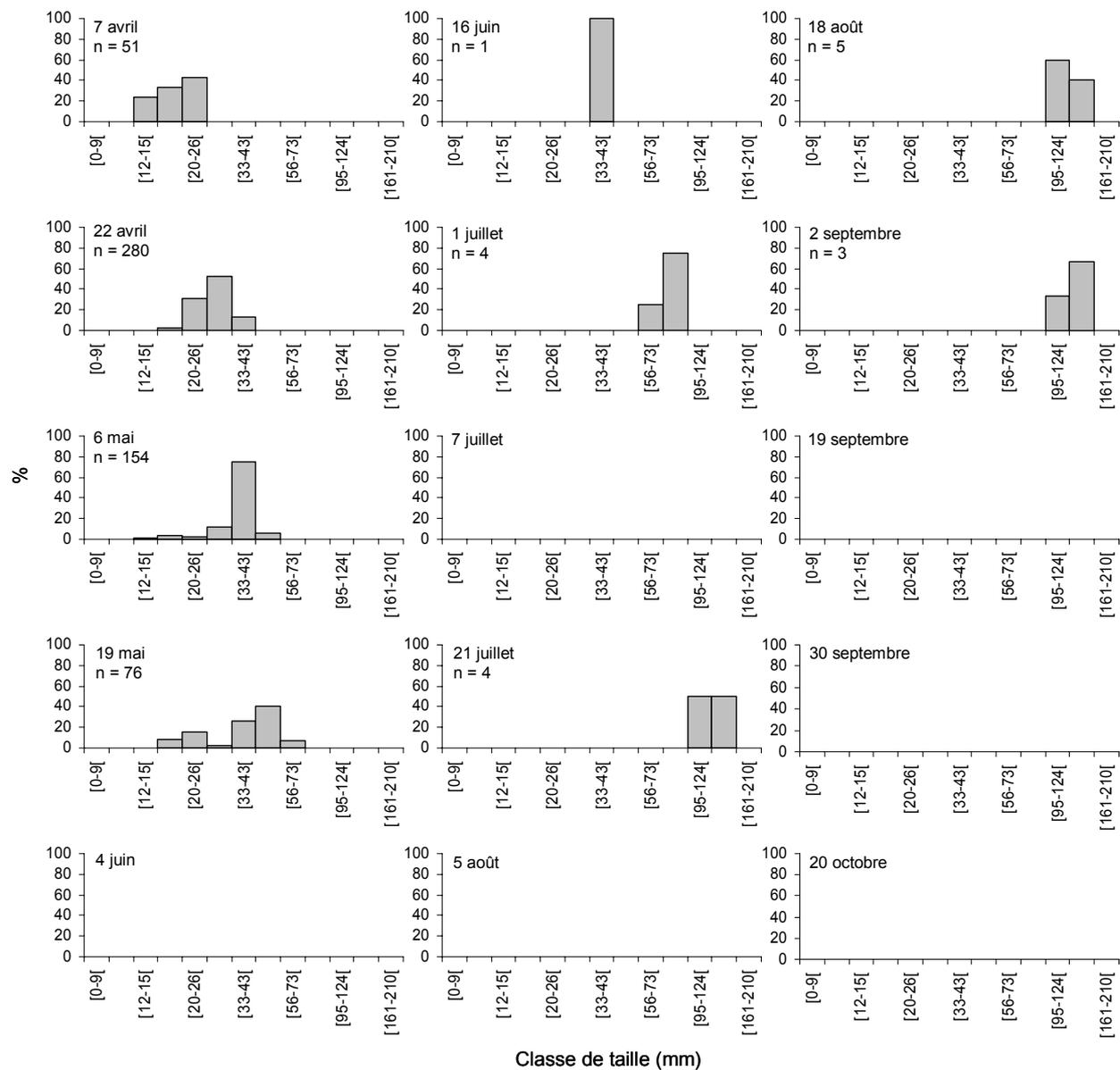
L'analyse discriminante (Figure 25) indique que la comparaison inter-date explique 44,53 % de la variabilité. L'axe F1 est le plus structurant (68,63 % ; les deux premiers facteurs expliquent 79,05 % de la variabilité totale) et permet de discriminer deux groupes de campagnes d'échantillonnage en fonction de leur composition spécifique. Le premier groupe, constitué de quatre campagnes allant du 7 avril au 19 mai, est caractérisé par la présence de grémille, de sandre, de gardon, de perche et de brème commune. Le second groupe, composé de campagnes allant du 4 juin au 20 octobre, se distingue par la présence de rotengle, de carpe, de brème bordelière, de perche soleil et de loche de rivière. L'analyse d'une chronique saisonnière des captures de poissons de l'année permet ainsi de distinguer deux groupes d'espèces qui diffèrent par leur date de capture en zone littorale. Cette différence s'explique par l'existence de périodes de reproduction propres à chaque espèce, définies par l'évolution temporelle des facteurs abiotiques, qui induisent un décalage dans les dates d'émergence des larves de ces mêmes espèces. On distingue alors les jeunes poissons de l'année issus de pontes printanières précoces (premier groupe), de ceux issus de pontes plus tardives pouvant s'étaler sur la période estivale et dont les alevins sont, pour certaines espèces comme la perche soleil, présents en rive jusqu'à l'automne (second groupe). L'axe F2, peu structurant (10,69 %), permet cependant d'opposer les captures à caractère monospécifique (campagnes de début et de fin de saison de pêche) à celles plus diversifiées (début juin) qui se caractérisent par la présence simultanée de représentants des deux groupes.

L'analyse de la distribution des tailles doit permettre de préciser l'occupation dans le temps de l'espace rivulaire par les stades de développement successifs d'une même espèce. Ainsi on doit pouvoir déterminer quelles sont les dates auxquelles les différentes espèces disparaissent des captures en rive et si tous les individus d'une même espèce disparaissent de ces captures à la même taille. Les espèces sont évoquées en fonction de leur ordre d'apparition dans les captures. Les classes de tailles définies pour la représentation graphique suivent une progression géométrique d'ordre 1,3 afin de regrouper des stades de développement comparables.

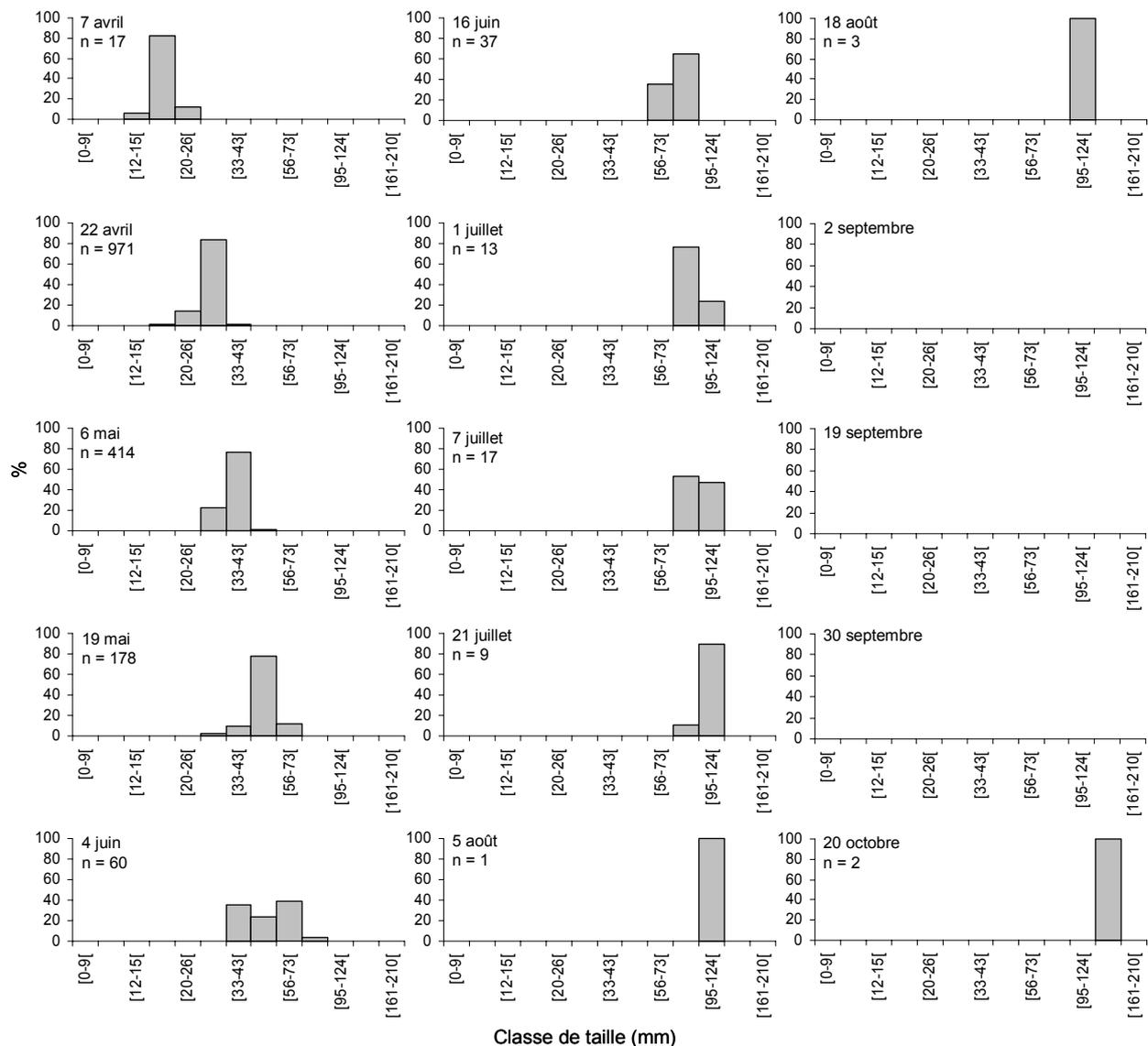


**Figure 25 : AFC discriminante inter-date pour l'ensemble des campagnes réalisées suivant le même effort de pêche (2 traits de senne par type de station) en 2003. Valeurs propres (a) ; Carte factorielle des campagnes et positionnement des espèces capturées sur le plan factoriel F1 x F2 (b).**

Début avril, le **sandre** (Figure 26) mesure entre 12 et 24 mm de longueur totale. Au cours des campagnes suivantes d'avril et de mai, bien que la taille moyenne des jeunes sandres de l'année soit en augmentation permanente, on remarque la mise en place progressive d'une distribution bimodale. Le 19 mai, les deux groupes de tailles diffèrent significativement ( $p < 0,01$  :  $L_{T\text{moy}}$  groupe a = 20,8 mm (n = 18),  $L_{T\text{moy}}$  groupe b = 46,5 mm (n = 56)). Début juin, les jeunes sandres de l'année disparaissent des captures et ne seront par la suite qu'occasionnellement collectés (moins de 20 spécimens capturés de juin à octobre). Cette régression concerne les individus quelle que soit leur taille ( $L_{T\text{min}} = 17$  mm,  $L_{T\text{max}} = 64$  mm). Dans le cas de la **perche** (Figure 27), les jeunes de l'année sont comme pour le sandre présents en rive début avril à des longueurs totales comprises entre 13 et 21 mm. D'avril à début mai la taille moyenne de la population est semblable à celle du sandre et ce n'est qu'au 19 mai qu'elle en diffère approchant celle du groupe des sandres de grandes tailles ( $L_T$  perche = 49,6 mm (n = 178)). Ceci s'explique notamment par l'absence, chez la perche, d'un groupe ayant un retard de développement à cette date. Une structure bimodale apparaît début juin ( $p < 0,01$  :  $L_{T\text{moy}}$  groupe a = 42,6 mm (n = 33),  $L_{T\text{moy}}$  groupe b = 63,7 mm (n = 27)). Par la suite,



**Figure 26 : Distribution des effectifs (%) par classe de taille (mm) de sandres collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003.**

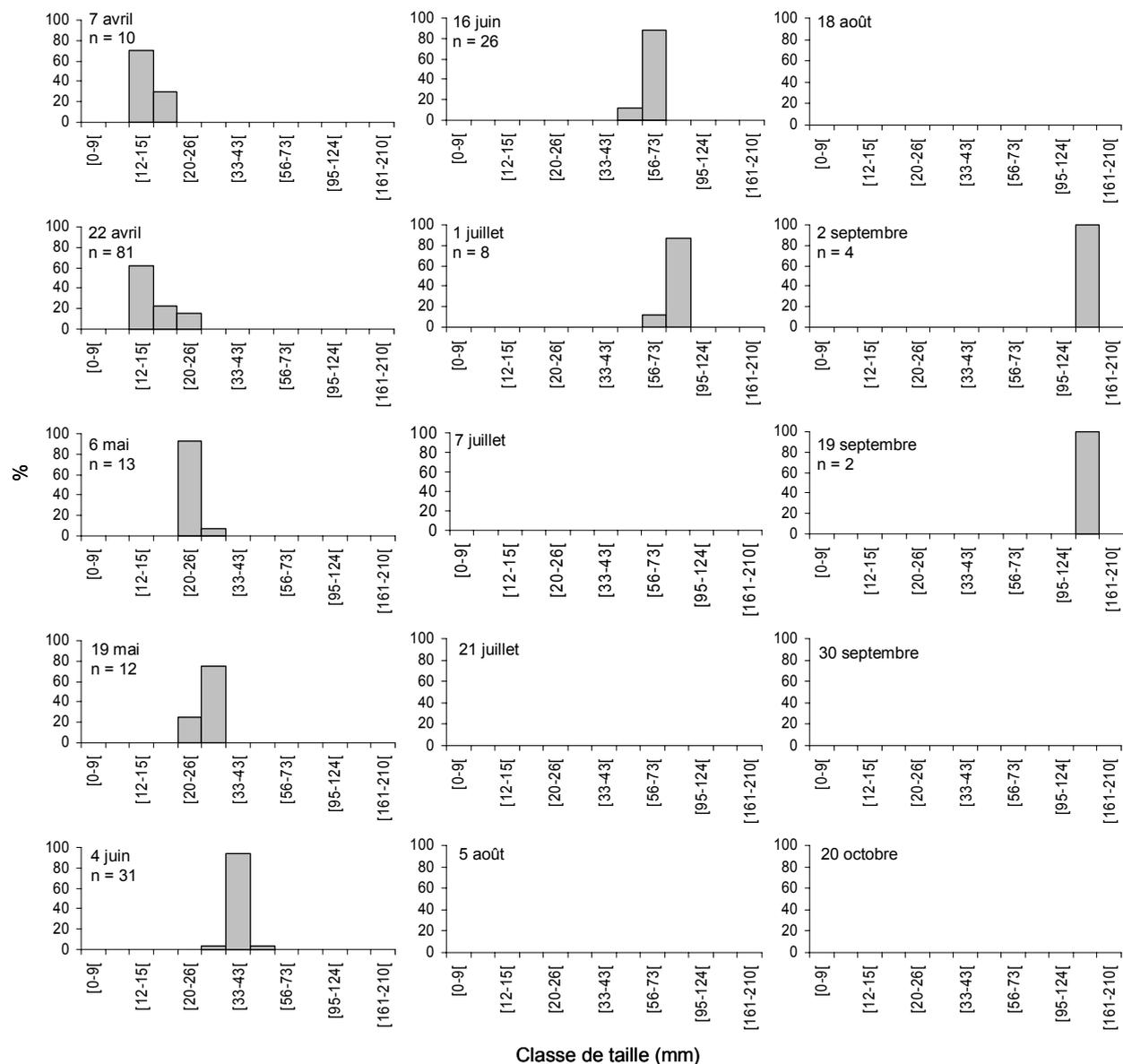


**Figure 27 : Distribution des effectifs (%) par classe de taille (mm) de perches collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003.**

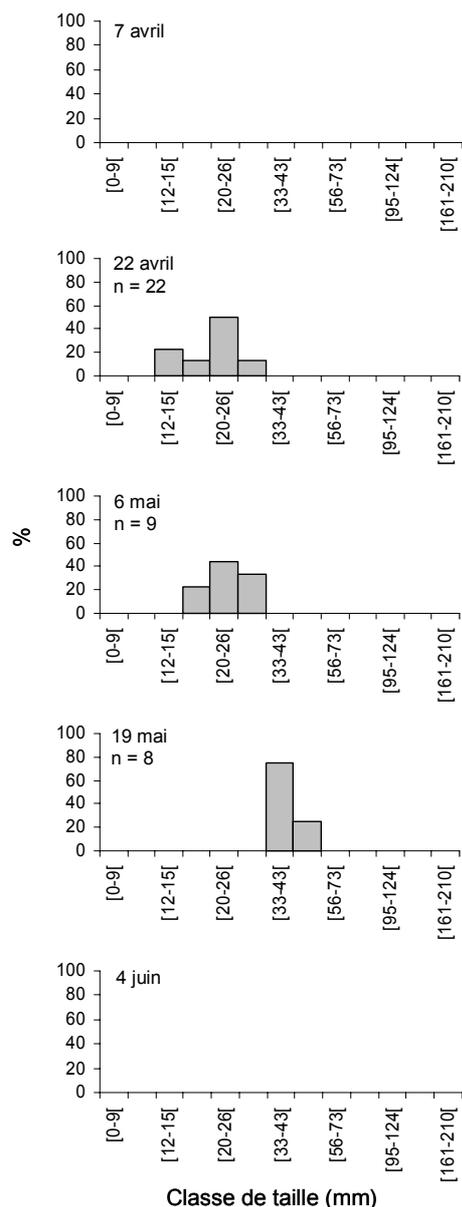
seuls les poissons issus du deuxième groupe (b) sont récoltés. Les perches sont encore capturées au cours des campagnes suivantes de juin et ce n'est que courant juillet que les captures déclinent pour n'être par la suite qu'occasionnelles. La faible hétérogénéité des tailles laisse supposer que les perches sont alors toutes au même stade de développement.

Le **gardon** (Figure 28) est également présent dans les captures début avril ( $L_{Tmin} = 13$  mm,  $L_{Tmax} = 16$  mm) et demeure en rive jusqu'au 1 juillet, date à partir de laquelle il est totalement absent des captures jusqu'en septembre où de rares individus sont à nouveau échantillonnés. Contrairement au sandre, le gardon présente une dispersion de taille réduite, si bien que les individus qui quittent les rives début juillet ont des tailles sensiblement équivalentes (Intervalle de classe < 15 mm).

Les **grémilles** (Figure 29) apparaissent à partir du 22 avril ( $L_{Tmin} = 13$  mm,  $L_{Tmax} = 31$  mm) et disparaissent définitivement après le 19 mai quelle que soit sa taille ( $L_{Tmin} = 34$  mm,  $L_{Tmax} = 51$  mm).



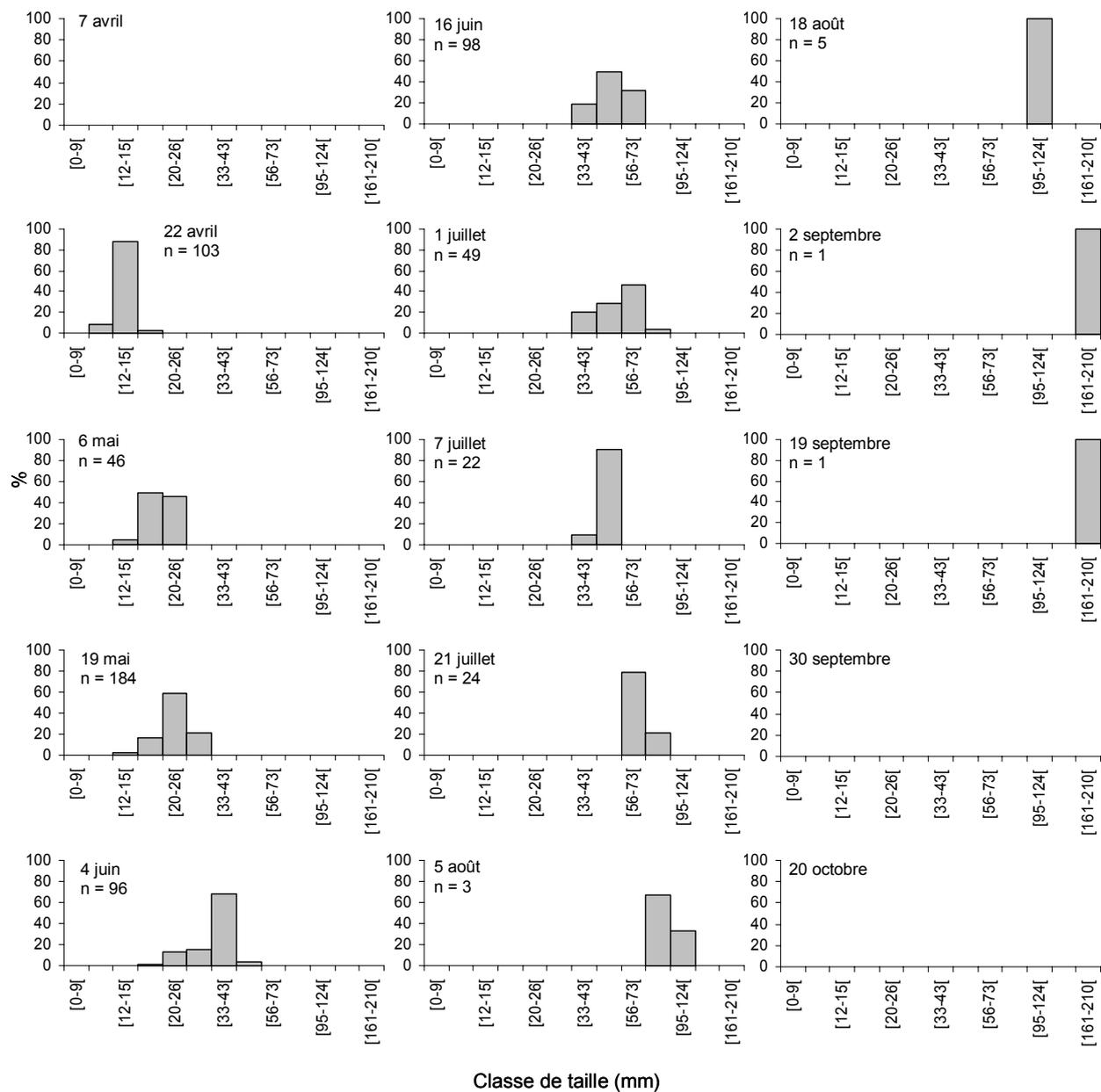
**Figure 28 : Distribution des effectifs (%) par classe de taille (mm) de gardons collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003.**



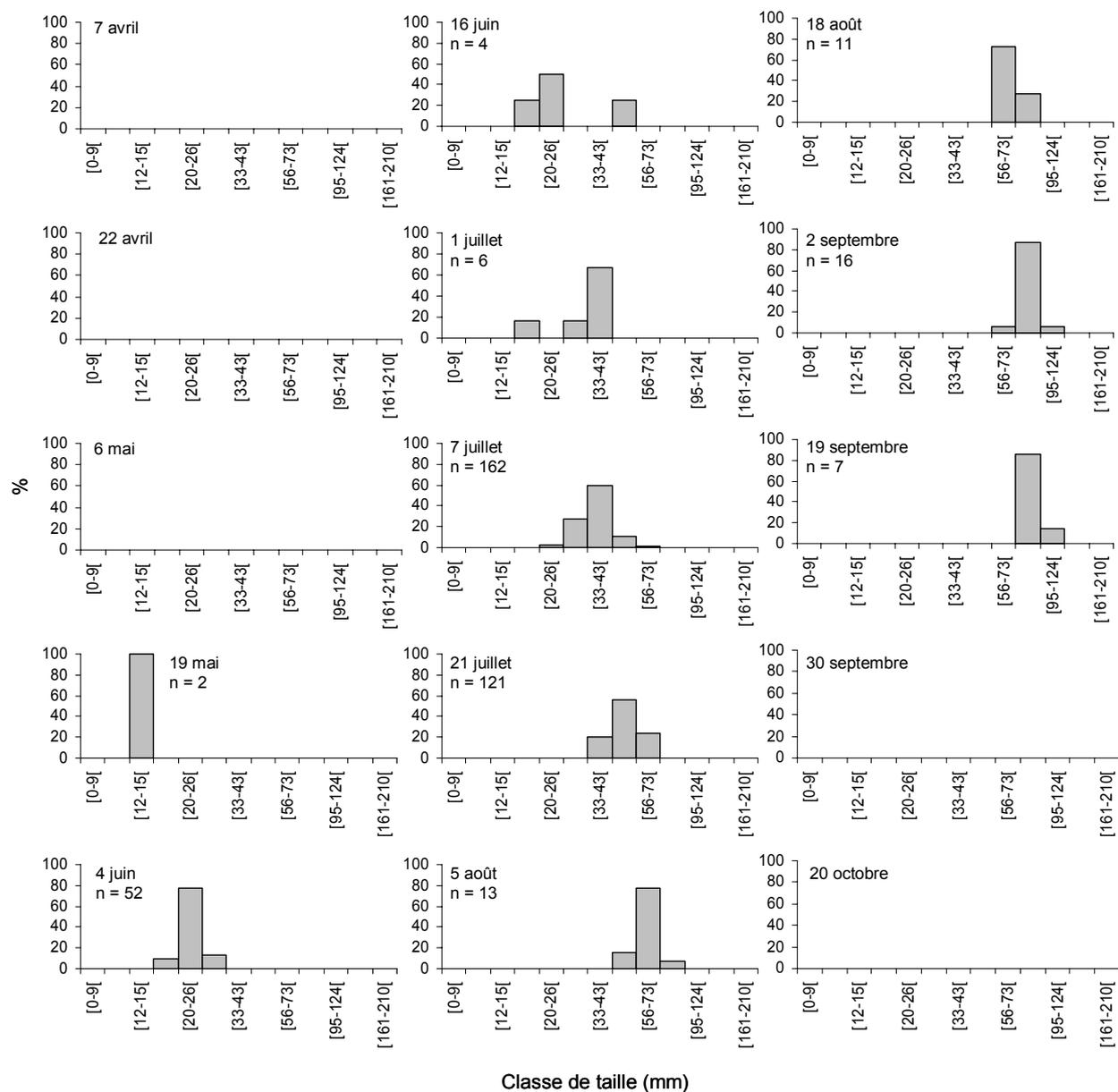
**Figure 29 : Distribution des effectifs (%) par classe de taille (mm) de grémilles collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003.**

La **brème commune** (Figure 30) est capturée pour la première fois le 22 avril avec des tailles comprises entre 10 et 18 mm. Cet intervalle de taille réduit va s'accroître au cours des mois suivants, si bien qu'au 1 juillet les alevins mesurent de 38 à 74 mm ( $L_{Tmoy} = 56$  mm). A la campagne suivante, seuls les petits poissons subsistent faisant ainsi chuter la longueur totale moyenne ( $L_{Tmoy} = 49,1$  mm). Ceux-ci vont encore être capturés le 21 juillet mais ces alevins disparaissent lorsqu'ils dépassent une certaine taille limite ( $L_{Tmax} = 81$  mm).

Le **rotengle** (Figure 31) apparaît pour la première fois dans les captures du 19 mai, cependant sa présence en rive n'est significative qu'à partir du 4 juin ( $L_{Tmin} = 18$  mm,  $L_{Tmax} = 28$  mm). Les captures déclinent lors des deux campagnes suivantes pour être à nouveau abondante le 7 juillet ( $n = 162$ ). L'intervalle de taille a nettement augmenté, les poissons mesurant de 24 à 61 mm. Les rotengles de l'année, présents tout l'été, disparaissent ensuite.



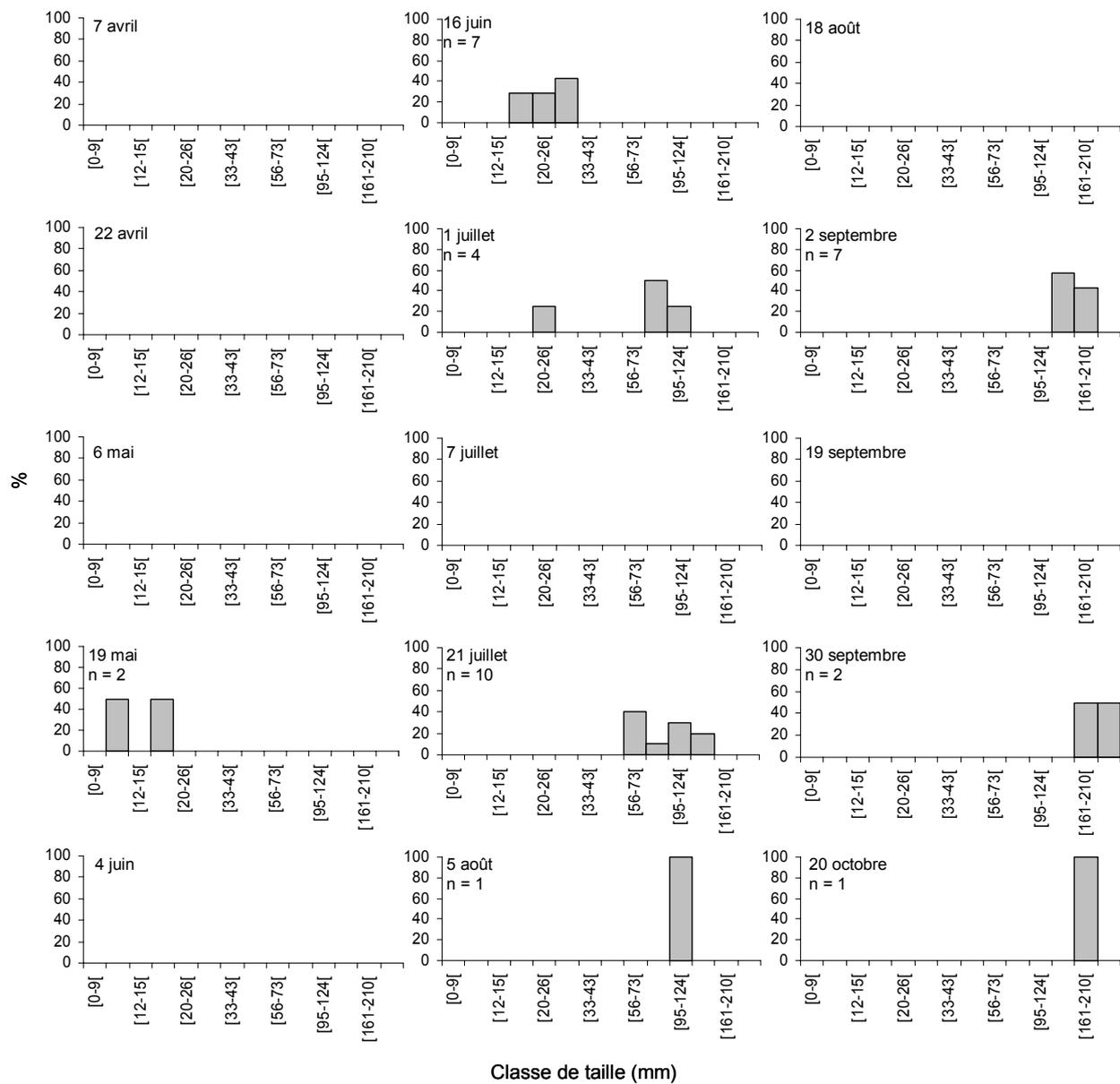
**Figure 30 : Distribution des effectifs (%) par classe de taille (mm) de brèmes communes collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003.**



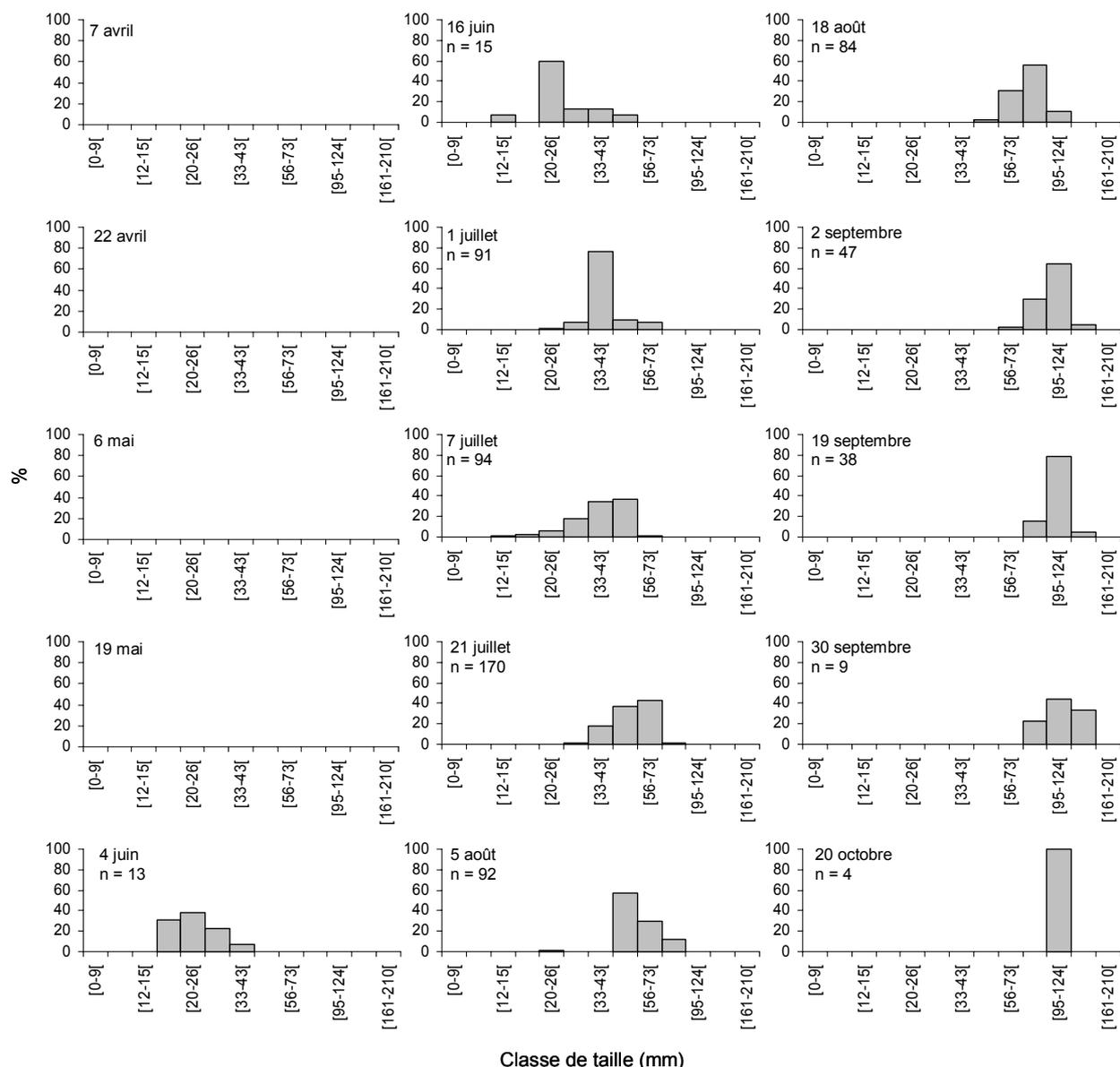
**Figure 31 : Distribution des effectifs (%) par classe de taille (mm) de rotengles collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003.**

Concernant la **carpe** (Figure 32), le caractère aléatoire des captures qui ont cours jusqu'à l'automne ainsi que la faiblesse des effectifs collectés (pas plus de 10 individus capturés par campagne) ne permettent pas de définir à quels stades les jeunes carpes de l'année occupent ou n'occupent plus la zone littorale. La première date de capture d'alevins intervient le 19 mai.

Les premières **brèmes bordelières** (Figure 33) capturées le 4 juin, ont des longueurs totales comprises entre 17 et 36 mm. A partir de cette date, les captures d'alevins sont systématiques et en effectifs conséquents jusqu'à la campagne du 19 septembre après laquelle leur présence dans les échantillons n'est plus que sporadique. Avant leur disparition des captures, les brèmes bordelières de l'année mesurent en moyenne 107,8 mm.

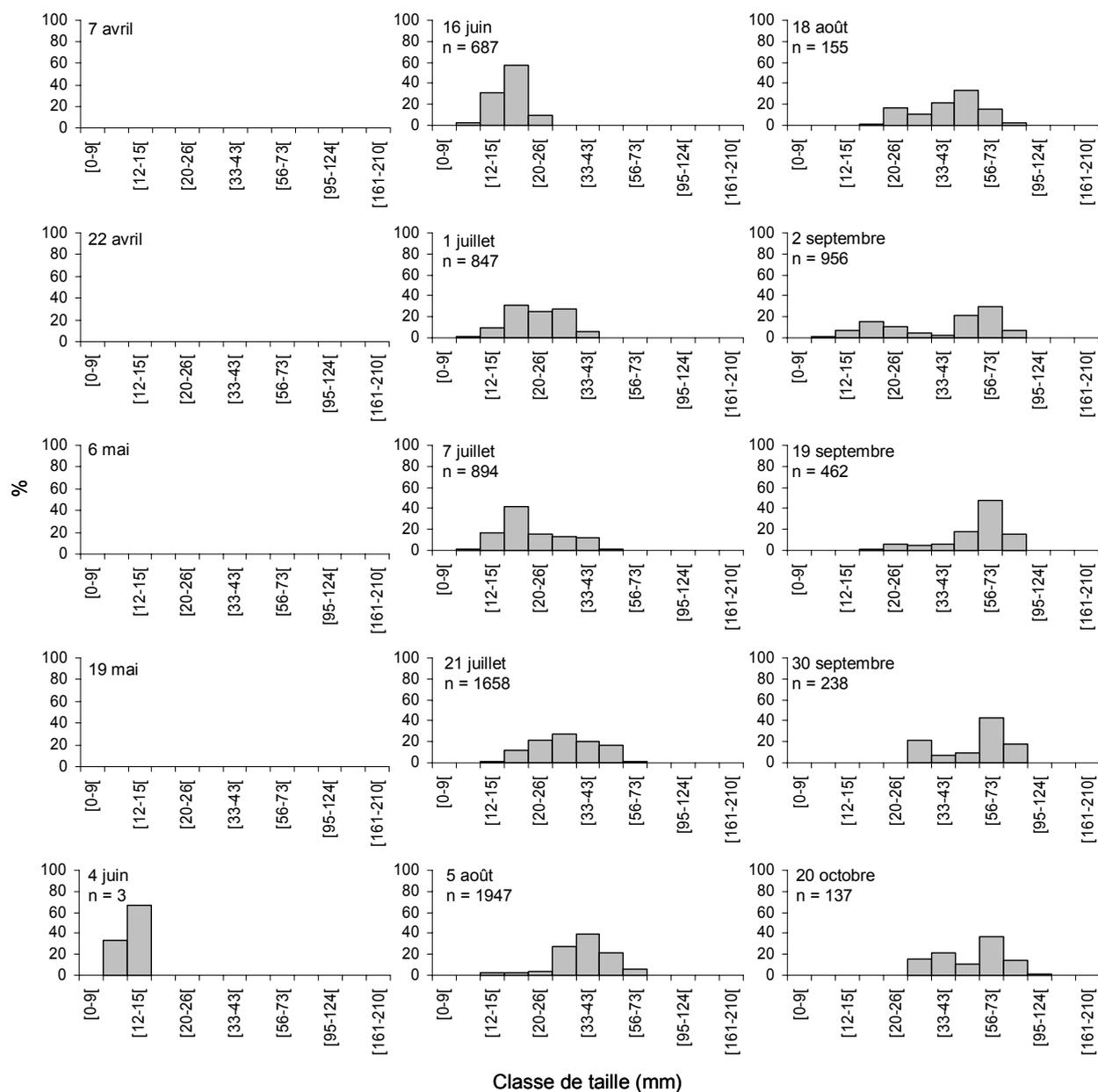


**Figure 32 : Distribution des effectifs (%) par classe de taille (mm) de carpes communes collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003.**



**Figure 33 : Distribution des effectifs (%) par classe de taille (mm) de brèmes bordelière collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003.**

Bien que l'apparition dans les captures en rive des alevins de **perche soleil** (Figure 34) se fasse le 4 juin (n = 3), son occupation du domaine littoral n'est significative qu'à partir du 16 juin (n = 687). Les poissons mesurent alors entre 9 et 26 mm. La dispersion des tailles augmente sensiblement au cours du temps du fait de la croissance individuelle et de l'apport régulier d'alevins de petites tailles. Ces derniers contribuent à l'établissement d'une distribution bimodale des tailles au 2 septembre ( $p < 0,01$  :  $L_T$  groupe a = 20 mm (n = 382),  $L_T$  groupe b = 60,8 mm (n = 571)). Les longueurs totales sont alors très contrastées : de 9 mm à 97 mm. Au cours des campagnes suivantes on remarque un déclin régulier des effectifs mais lors de la campagne du 20 octobre la perche soleil reste l'espèce la plus abondante dans les échantillons (n = 137).

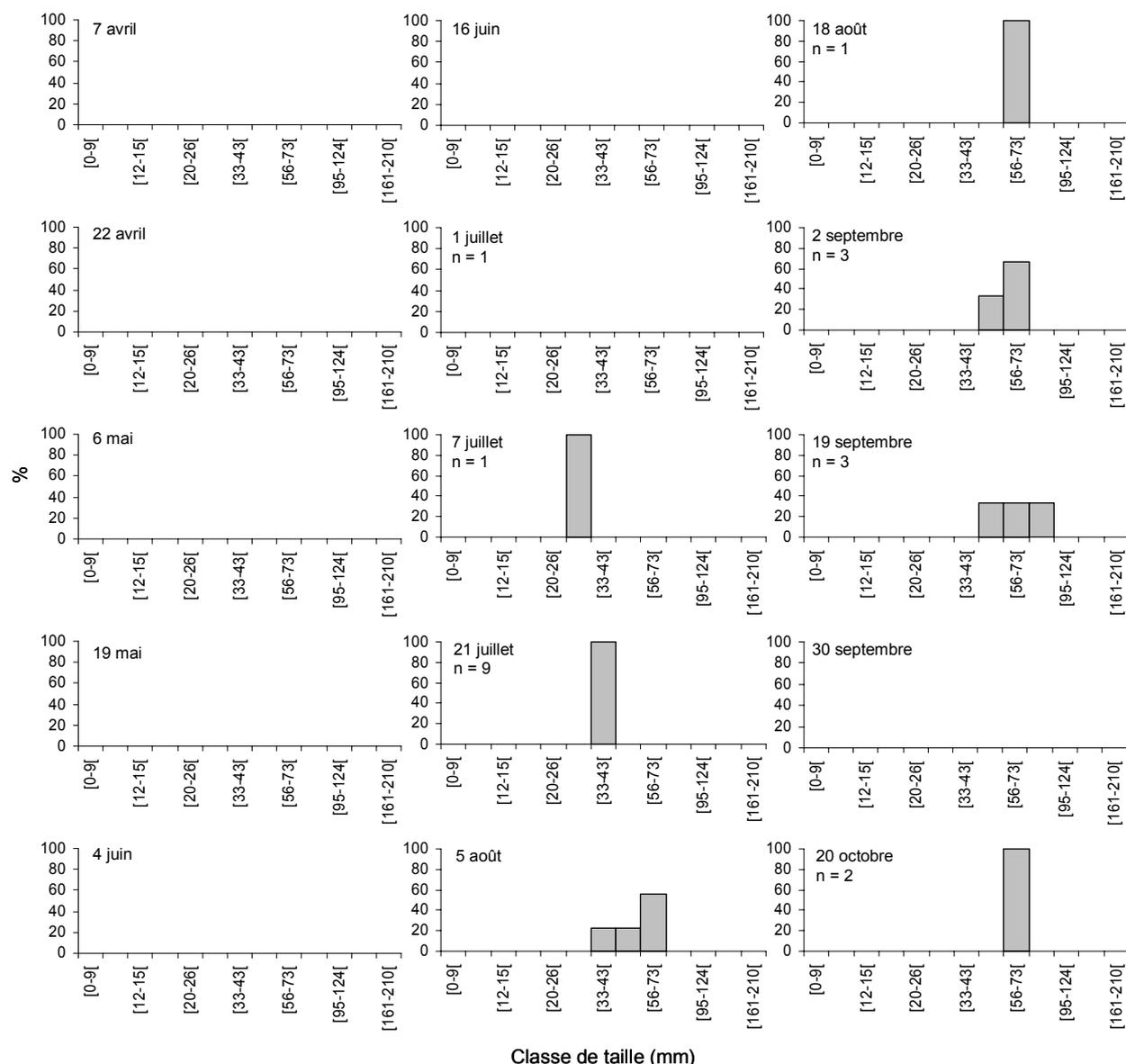


**Figure 34 : Distribution des effectifs (%) par classe de taille (mm) de perches soleil collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003.**

La seule **tanche** capturée en rive au jeune stade mesure 18 mm le 1 juillet, ce qui atteste de la reproduction de cette espèce dans le réservoir.

Enfin la **loche de rivière** (Figure 35) est chronologiquement la dernière espèce collectée. Elle n'apparaît qu'à partir du 7 juillet ( $L_T = 29$  mm). Bien que peu abondantes, les captures sont néanmoins régulières jusqu'au 20 octobre.

Ainsi, l'identification, pour chaque espèce, des dates de premières et dernières captures significatives d'alevins doit être complétée de données précisant leurs tailles afin de mieux définir quels stades de développement sont concernés par les captures en domaine littoral.



**Figure 35 : Distribution des effectifs (%) par classe de taille (mm) de loches de rivière collectés à la senne au cours des campagnes successives de 2003.**

### I.1.2. Distribution spatiale

Afin de préciser l'occupation temporelle de l'espace lacustre, il convient d'analyser la répartition spatiale des diverses espèces au niveau de la mosaïque d'habitats qui composent la zone littorale.

Une analyse discriminante intra-date est réalisée afin de mieux appréhender la contribution des stations dans la variabilité. Il s'agit alors de mettre en évidence si la présence de telle ou telle espèce peut être reliée à la prospection d'une station ou d'un type particulier d'habitat ? L'analyse ne permet pas de déterminer l'affinité d'une espèce pour une station ou un groupe de stations ; le pourcentage de variance expliqué est faible (12,05 %) et le test de permutation non significatif indique que l'effet de l'échantillonnage est prépondérant.

### I.1.2.1. A l'échelle des populations

Une analyse de variance (ANOVA) est réalisée pour chacune des périodes déterminées précédemment, avec pour facteur fixe la date d'échantillonnage et la classe de complexité structurale des habitats et comme variables dépendantes des données concernant les captures (densité globale) et les espèces majoritaires (occurrence et densité). Chaque analyse est complétée par des tests *post hoc* de Tukey afin de déterminer quels sont les types d'habitats qui diffèrent les uns des autres.

L'analyse de variance réalisée sur les données récoltées du 22 avril au 19 mai (Tableau XI.a<sup>1</sup>) indique que le facteur d'interaction est significatif pour l'occurrence et la densité de brème commune et la densité de perche. La densité totale de poissons pêchés diffère entre les différents habitats ( $p < 0,05$ ) étant plus faible dans les stations présentant des habitats peu complexes (Type « -- ») par opposition à des zones où la complexité structurale des habitats est sensiblement plus importante (Type « + » et « ++ »).

Concernant le **sandre** tout d'abord, il n'y a pas de différence d'occurrence entre les habitats puisque les alevins occupent en permanence la quasi-totalité des stations prospectées ; lors de la campagne du 22 avril le sandre est même représenté dans chaque échantillon (Figure 36). Cependant cette colonisation ne se fait pas avec la même intensité sur l'ensemble des habitats ( $p < 0,01$ ), la densité étant d'autant plus forte que la structure de l'habitat est complexe (Tableau XI.b<sup>1</sup>).

La **perche** est présente dans l'ensemble des habitats prospectés mais systématiquement à une fréquence et une densité moindre dans les habitats de faible complexité (Figure 37).

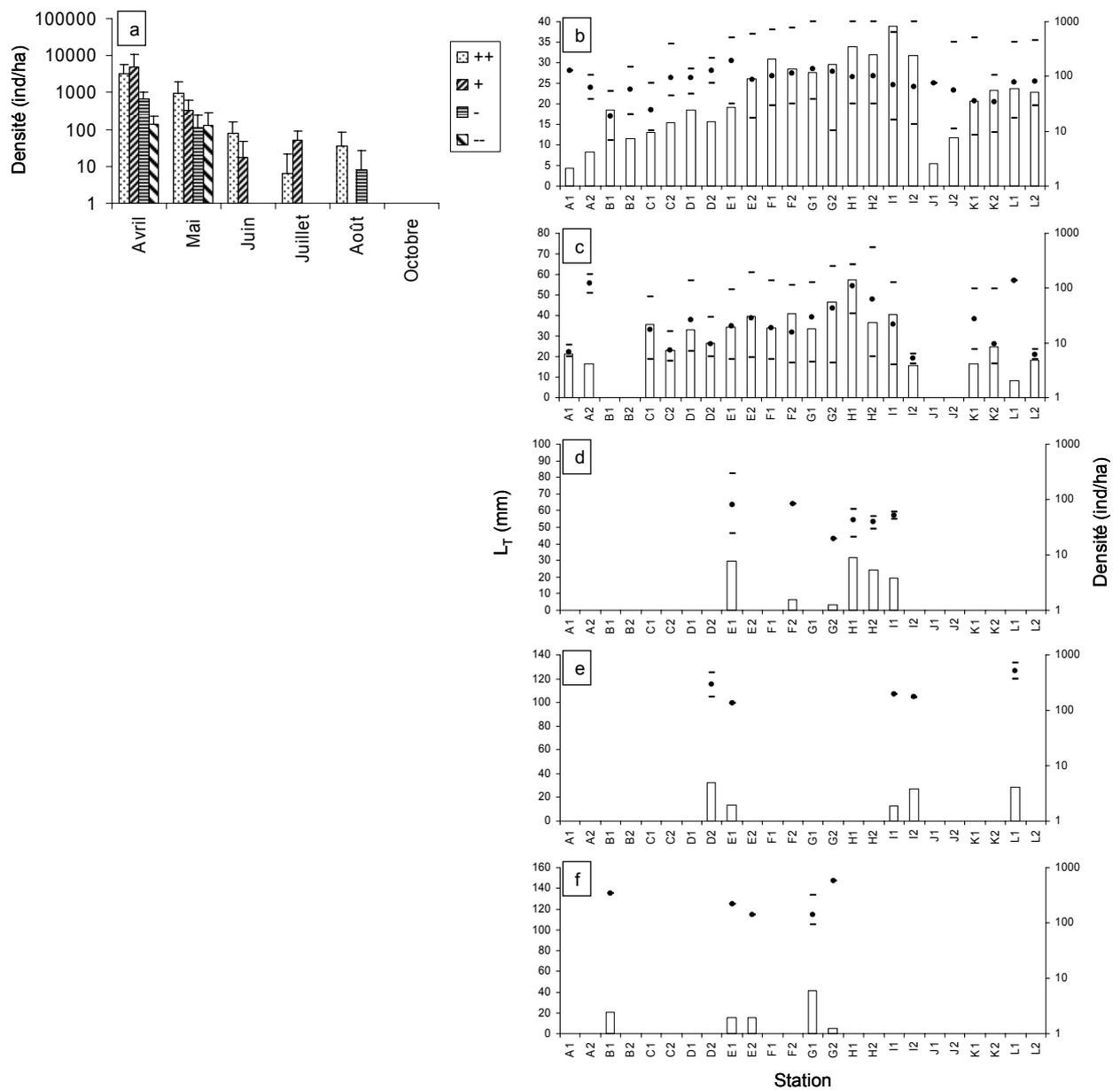
Le gardon ne présente pas de différence significative dans sa répartition entre les habitats que ce soit en terme d'occurrence ou de densité (Figure 38). Cependant toutes les stations ne sont pas colonisées, particulièrement celles situées au sud-ouest du plan d'eau (A, B et C).

La **grémille** montre une occurrence et une densité plus faibles dans les stations présentant des habitats peu complexes (« -- ») par opposition à des zones où la complexité structurale des habitats est sensiblement plus importante (« + » et « ++ » ; Figure 39).

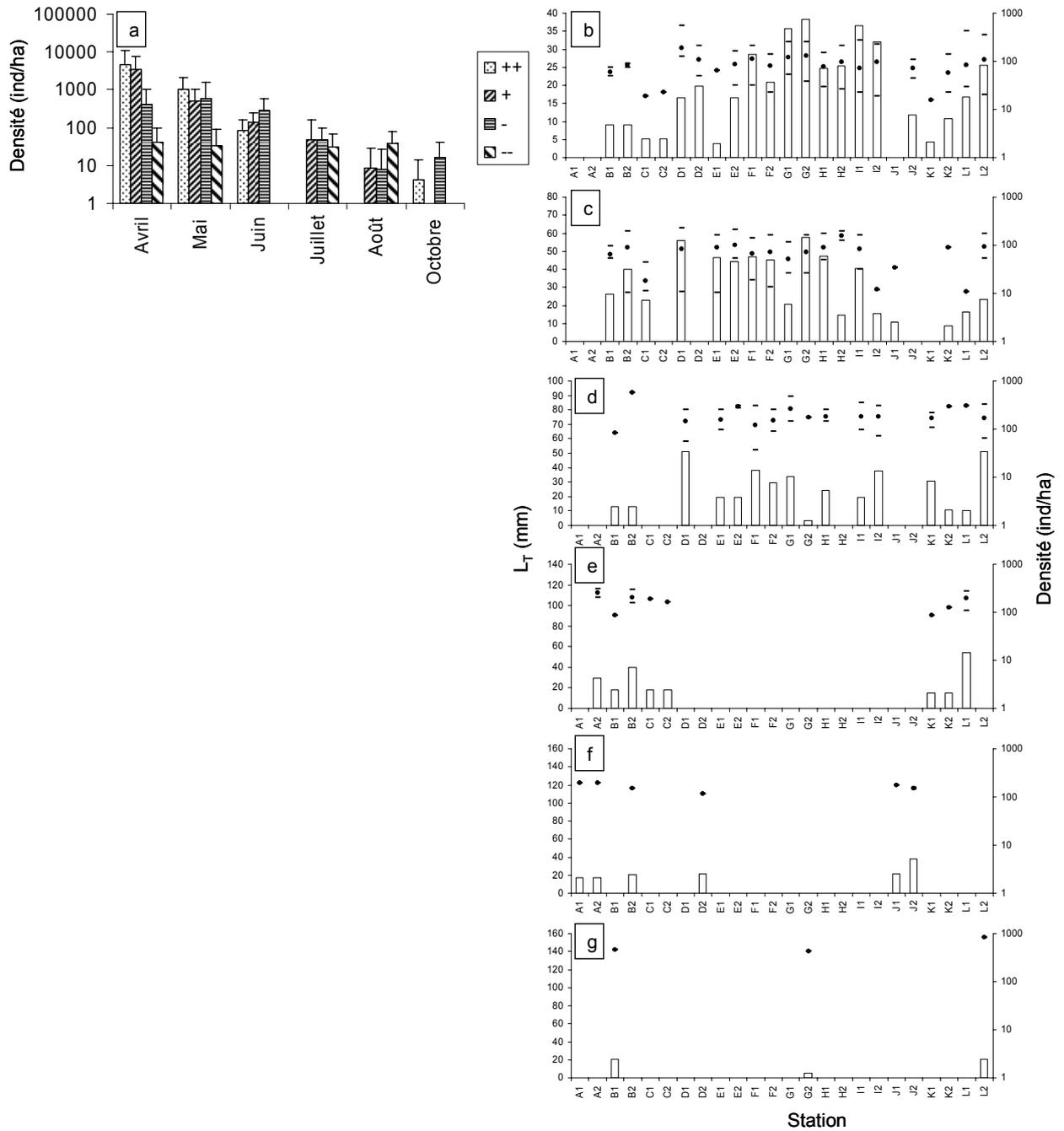
Concernant la **brème commune**, le facteur d'interaction significatif ( $p \leq 0,01$  en occurrence et en densité) indique un changement dans l'occupation des habitats au cours du temps. Ainsi après avoir été majoritairement capturées dans les stations de type intermédiaire situées dans la cornée sud-est du réservoir, les brèmes communes sont massivement collectées dans les stations situées au nord où les habitats sont de complexité structurale plus forte (Figure 40).

---

<sup>1</sup>. Voir en annexe.



**Figure 36 :** Densité moyenne du sandre dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 (a) ; détail des densités et des  $L_T$  moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons (12 stations x 2 relevés) lors des campagnes d'avril (b), de mai (c), de juin (d), de juillet (e) et d'août (f).



**Figure 37 : Densité moyenne de la perche dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 (a) ; détail des densités et des LT moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons (12 stations x 2 relevés) lors des campagnes d'avril (b), de mai (c), de juin (d), de juillet (e), d'août (f) et d'octobre (g).**

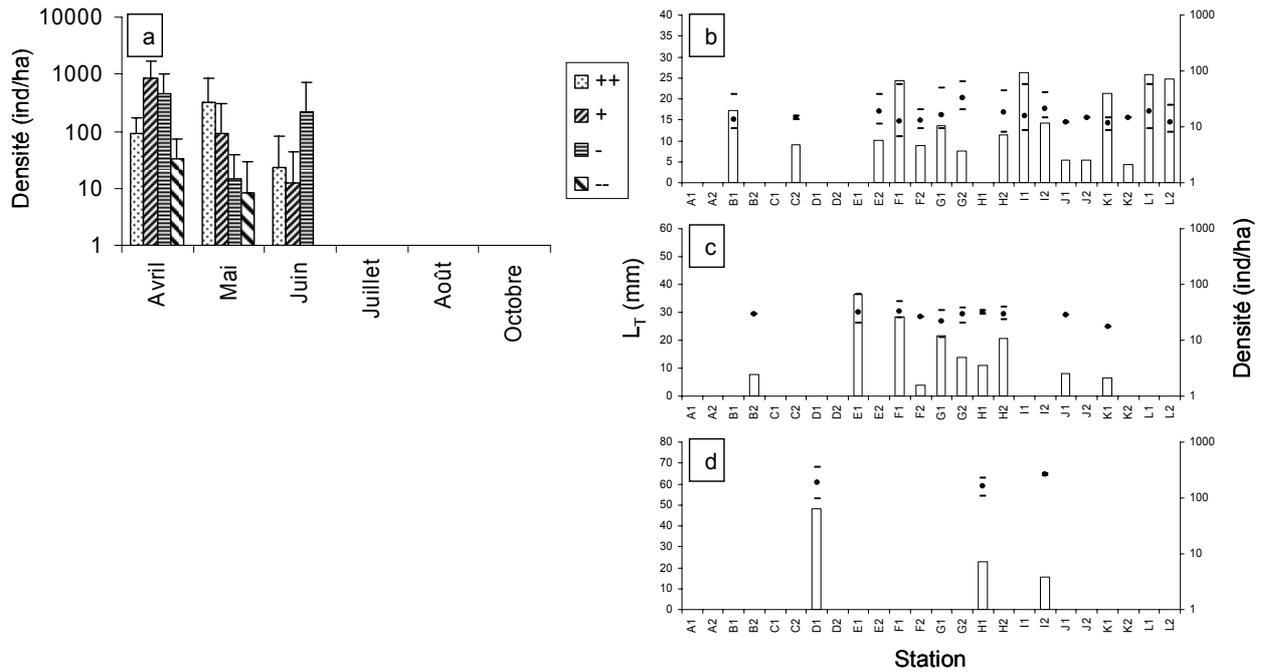


Figure 38 : Densité moyenne du gardon dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 (a) ; détail des densités et des LT moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons (12 stations x 2 relevés) lors des campagnes d'avril (b), de mai (c), de juin (d).

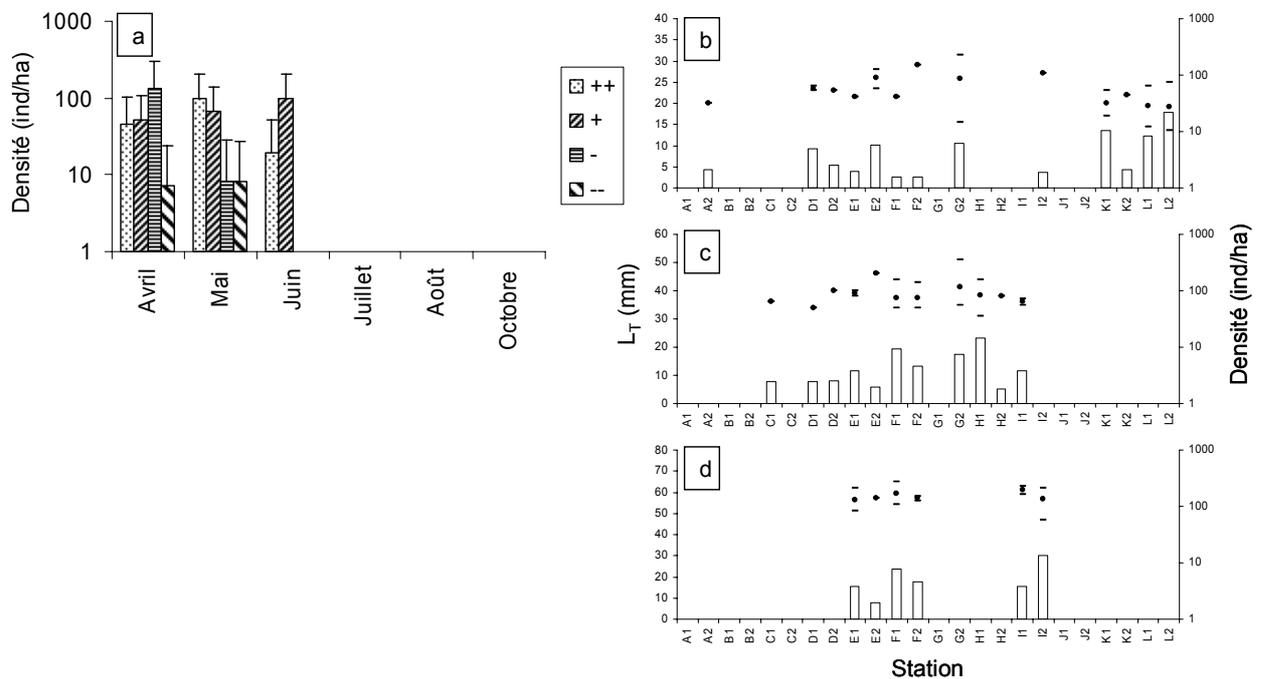
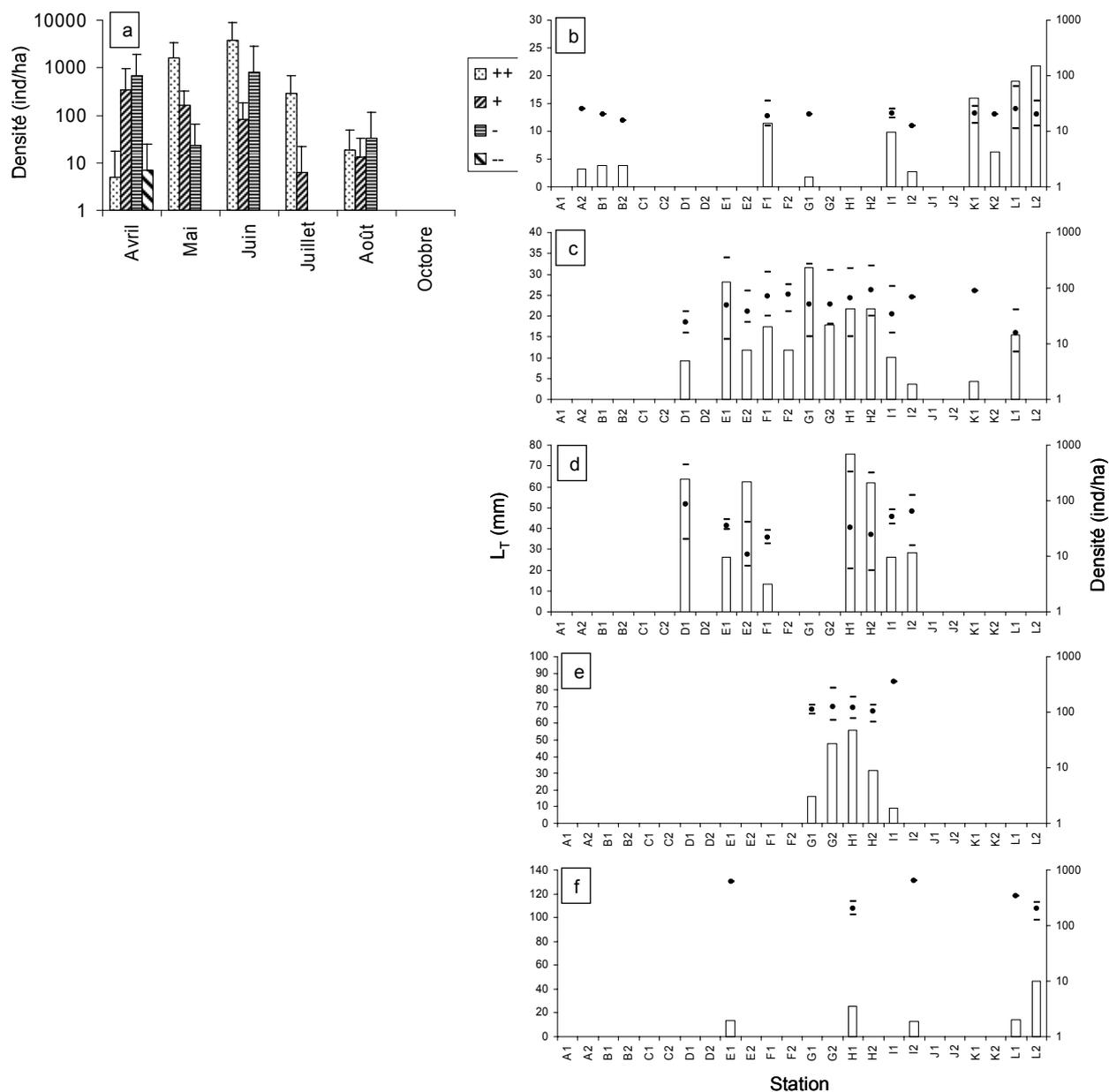


Figure 39 : Densité moyenne de la grémille dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 (a) ; détail des densités et des LT moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons (12 stations x 2 relevés) lors des campagnes d'avril (b), de mai (c), de juin (d).



**Figure 40 : Densité moyenne de la brème commune dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 (a) ; détail des densités et des  $L_T$  moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons (12 stations x 2 relevés) lors des campagnes d'avril (b), de mai (c), de juin (d), de juillet (e) et d'août (f).**

L'analyse de variance réalisée sur les données récoltées du 16 juin au 18 août (Tableau XII<sup>1</sup>) indique que la densité totale de poissons pêchés diffère entre les différents habitats ( $p < 0,05$ ) étant d'autant plus importante que la structure des habitats se complexifie. Des espèces évoluant lors de la période précédente, seules la perche et la brème commune sont encore présentes en effectifs remarquables.

<sup>1</sup>. Voir en annexe.

Ainsi pour la **perche**, l'interaction significative ( $p \leq 0,01$  en occurrence et en densité) indique un changement dans l'occupation des habitats au cours du temps. Dans un premier temps, les perches conservent le même schéma d'occupation de l'espace que lors de la période précédente (Figure 37), mais par la suite celles-ci ne sont capturées qu'aux stations présentant des habitats peu complexes (« - » et « -- ») toutes situées au sud est et au sud ouest du réservoir.

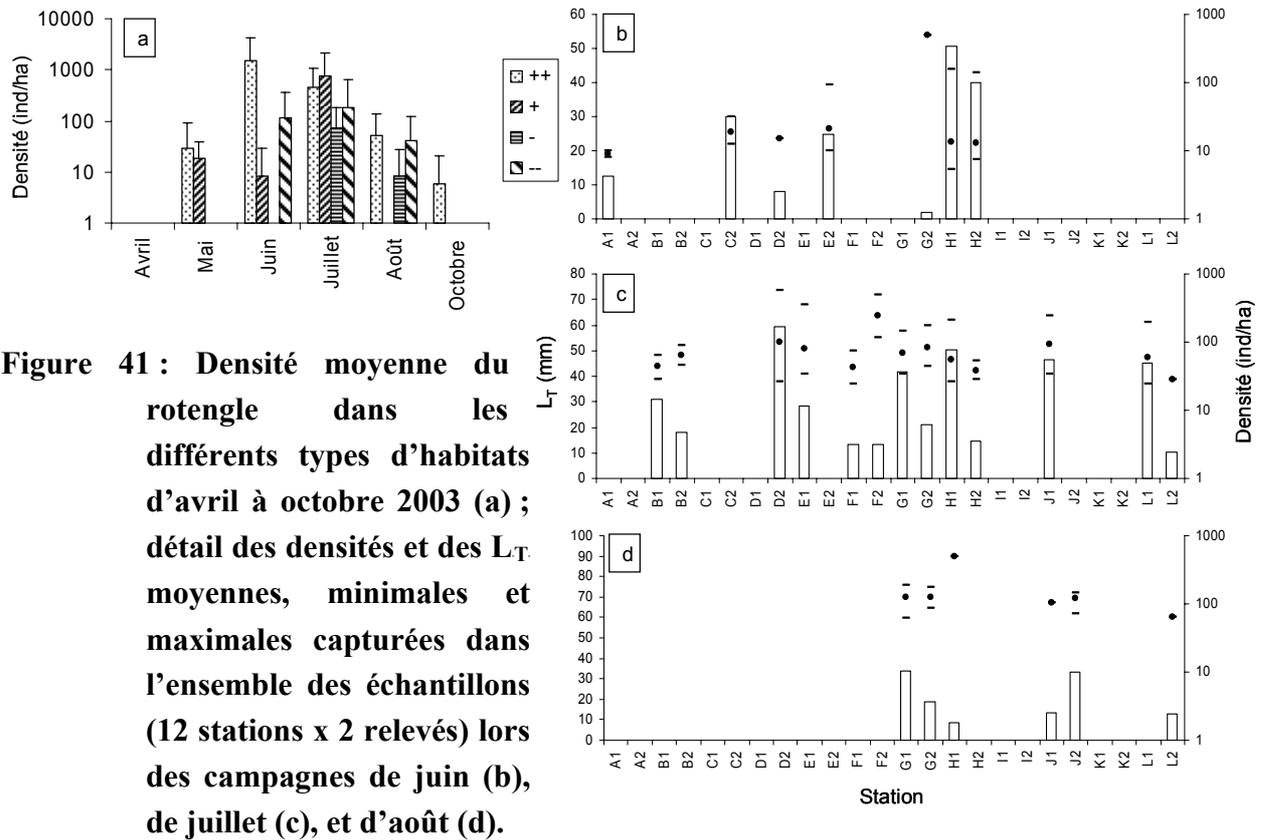
La **brème commune** quant à elle conserve sa distribution préférentielle acquise en fin de période précédente, étant presque exclusivement rencontrée dans les habitats complexes (« + » et « ++ ») situés en rive nord (Figure 40) avant de quitter les rives.

Bien que capturé dans tous les habitats, le rotengle montre une affinité particulière pour ceux de forte complexité structurale puisqu'à la fois son occurrence et sa densité y sont plus élevées (Figure 41). On remarque cependant que les captures sont en premier lieu réalisées quasi-exclusivement dans une seule station (H : cornée située en rive nord) tandis qu'à la campagne suivante les effectifs sont mieux répartis.

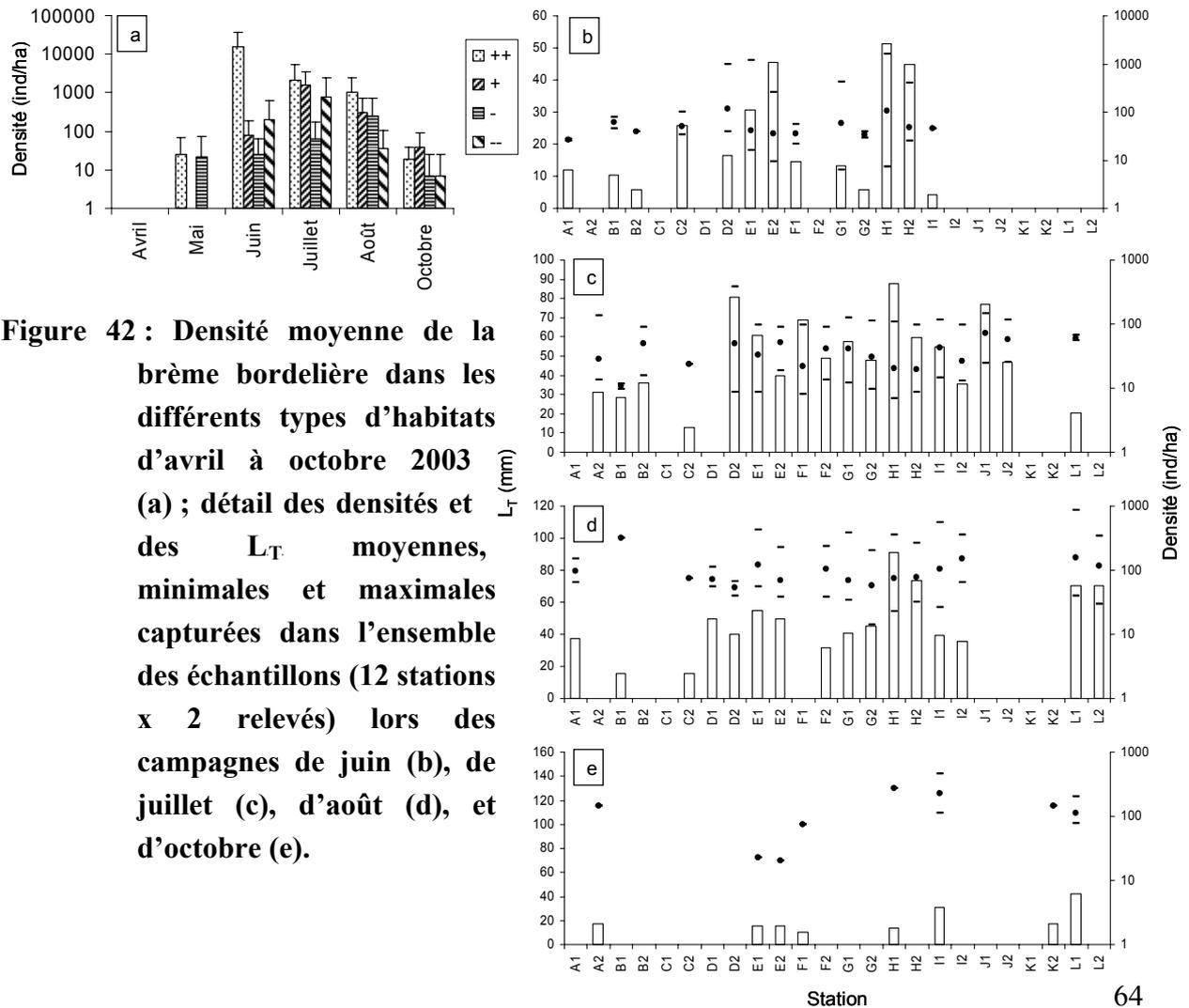
La **brème bordelière** présente également une distribution différentielle entre les habitats ( $p < 0,01$ ) puisque plus les habitats sont complexes, plus sa fréquence et son abondance sont élevées (Figure 42). Comme pour le rotengle, les brèmes bordelières aux très jeunes stades sont majoritairement capturées dans un nombre limité de stations (E et H) avant de se disperser.

La **perche soleil** colonise dès son arrivée sur les rives l'ensemble des habitats disponibles, étant même capturée systématiquement sur l'ensemble des stations prospectées (Figure 43). On observe toutefois une densité légèrement plus faible dans les habitats peu complexes (« -- ») par opposition à des zones où la complexité structurale des habitats est sensiblement plus importante (« + » et « ++ ») Cette occupation des rives est constante pour toute la durée d'observation.

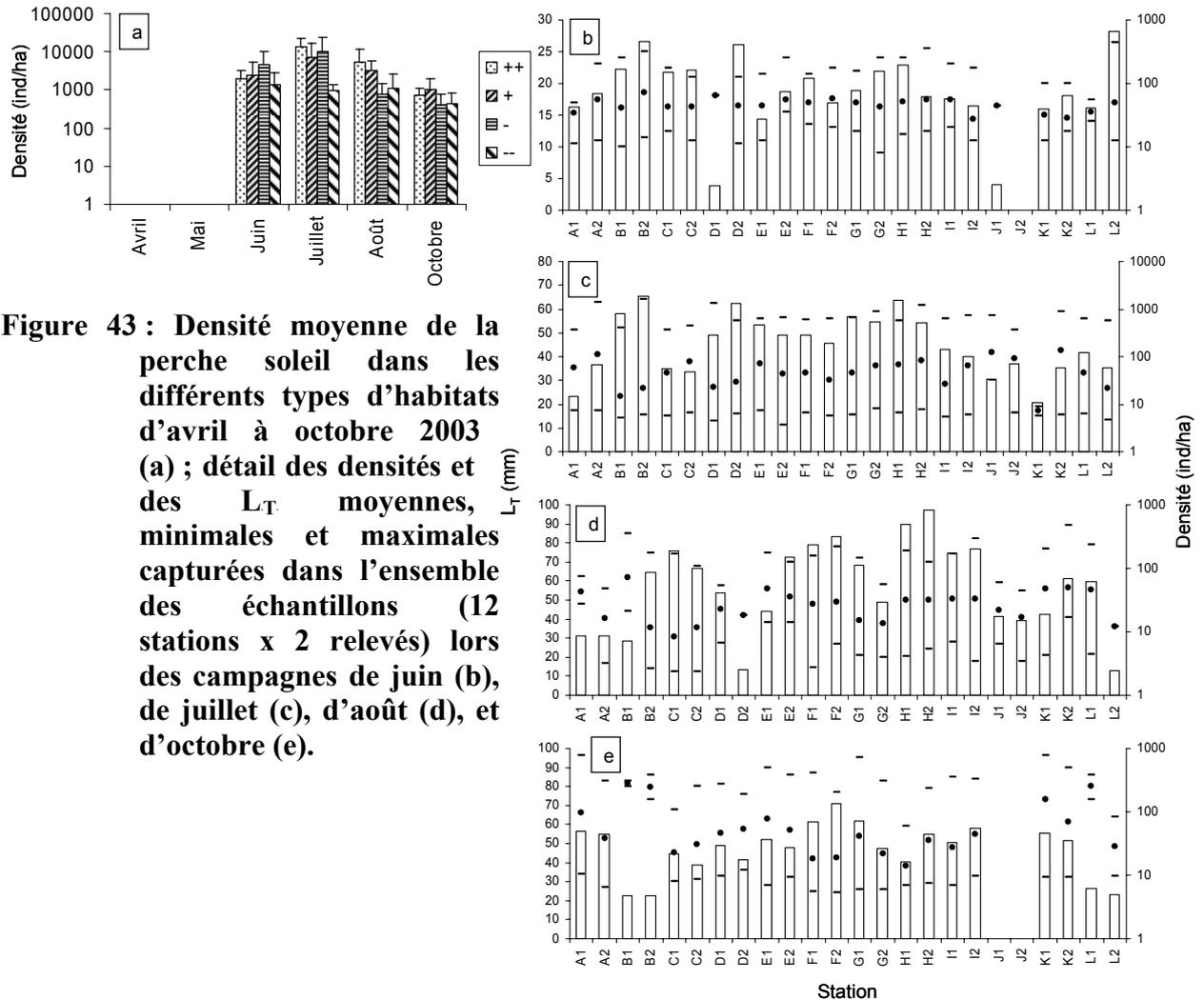
Enfin bien que présentant un facteur d'interaction significatif du fait de la faiblesse des captures à certaines dates, les alevins de **carpe** et de **loche de rivière** sont totalement absents des habitats de trop faible complexité (« - » et « -- ») et sont significativement majoritaires ( $p < 0,05$  et  $p < 0,01$  en occurrence et en densité respectivement pour la carpe et la loche) dans les habitats les plus complexes (Figure 44).



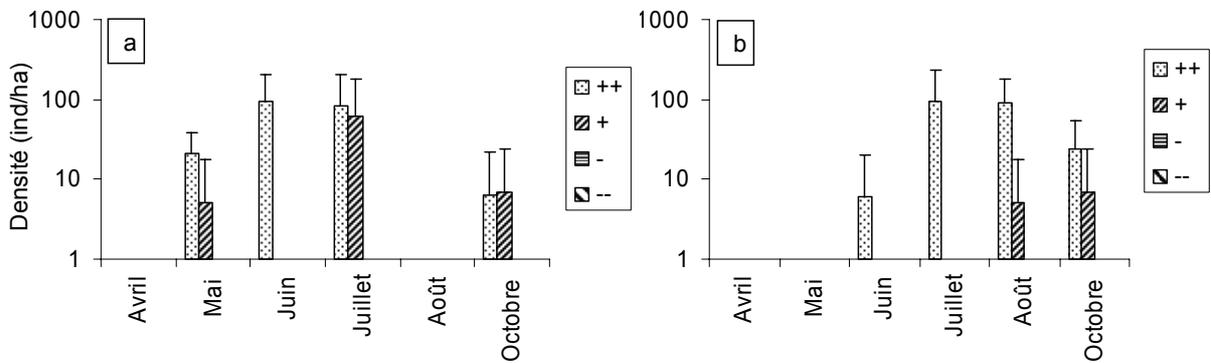
**Figure 41 : Densité moyenne du rotengle dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 (a) ; détail des densités et des  $L_T$  moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons (12 stations x 2 relevés) lors des campagnes de juin (b), de juillet (c), et d'août (d).**



**Figure 42 : Densité moyenne de la brème bordelière dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 (a) ; détail des densités et des  $L_T$  moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons (12 stations x 2 relevés) lors des campagnes de juin (b), de juillet (c), d'août (d), et d'octobre (e).**



**Figure 43 : Densité moyenne de la perche soleil dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003 (a) ; détail des densités et des  $L_T$  moyennes, minimales et maximales capturées dans l'ensemble des échantillons (12 stations x 2 relevés) lors des campagnes de juin (b), de juillet (c), d'août (d), et d'octobre (e).**



**Figure 44 : Densité moyenne de la carpe commune (a) et de la loche de rivière (b) dans les différents types d'habitats d'avril à octobre 2003.**

L'analyse, pour une espèce donnée, de la distribution inter-habitat des individus en fonction de leur taille révèle l'existence d'affinités plus ou moins marquées de certaines classes de tailles pour un type donné d'habitat. Ces affinités peuvent changer au cours du temps, comme la majorité des individus d'une population peut très bien délaisser un habitat au profit d'un autre entre deux campagnes. Les différences entre structures démographiques ne sont considérées comme significatives qu'à partir du seuil de 1 %. Seuls ces cas sont représentés graphiquement.

Ainsi, au 22 avril, la structure en taille des jeunes sandres est significativement différente ( $p < 0,01$ ) entre chacun des habitats où celui-ci est présent en effectifs suffisants. En effet, les faibles effectifs capturés dans les stations ayant des habitats peu complexes (« -- ») indiquent que ces stations sont peu colonisées par le sandre. Concernant les autres habitats on remarque alors qu'il y a d'autant plus de jeunes sandres de grande taille que la complexité structurale de l'habitat est forte (Figure 45.a). Lors de la campagne suivante du 19 mai, les sandres sont majoritairement concentrés dans les habitats de complexité structurale élevée (« + » et « ++ ») ; les plus grands d'entre eux étant à nouveau préférentiellement capturés dans les stations ayant les habitats les plus complexes (Figure 45.b).

Pour la perche, le gardon et la grémille, il n'y a pas, quelle que soit la campagne, de différences inter-habitats significatives pour les distributions de longueur.

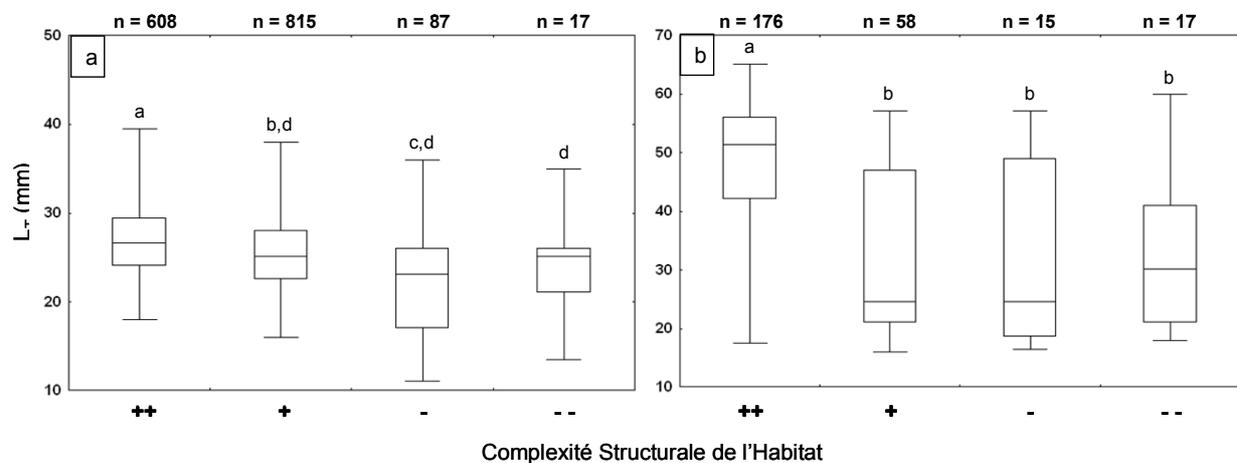
Concernant la brème commune, il n'y a pas de distribution différentielle des tailles entre les habitats avant la campagne du 16 juin. A cette date, les distributions sont significativement différentes entre les habitats ( $p < 0,05$ ), les grands spécimens colonisant préférentiellement les habitats de moindre complexité (Figure 46).

Les premières captures significatives de jeunes rotengles au 16 juin, indiquent que ceux-ci sont concentrés dans les habitats fortement complexes, cependant que les rares individus capturés en dehors de ces stations (notamment dans les habitats peu complexes) sont parmi les plus grands échantillonnés à cette date. Puis lors de la campagne suivante (au 21 juillet) on observe une occupation d'un plus grand nombre d'habitats, cette colonisation ne se faisant pas par tous les stades puisque seuls les plus grands rotengles sont capturés dans des habitats de moindre complexité (« + » ; Figure 47). Les faibles effectifs récoltés dans les stations ayant des habitats monotones (« - » et « -- ») indiquent toujours que ces stations sont peu colonisées.

Les alevins de brèmes bordelières sont d'abord (au 16 juin), comme pour le rotengle, concentrés dans l'habitat le plus complexe avant de se répartir plus équitablement entre les habitats lors des campagnes suivantes. En juillet et en août, cette répartition s'illustre par une diminution de la longueur moyenne de la population au fur et à mesure que la complexité

structurale de l'habitat diminue (excepté dans un cas : « + »/« - » en août) notamment en raison d'une disparition progressive des poissons de petites tailles (Figure 48).

Enfin les jeunes perches soleil de l'année sont capturées en effectifs conséquents, du 16 juin au 20 octobre dans l'ensemble des habitats différenciés, ce qui permet une analyse inter-habitats exhaustive de la distribution des tailles. En juin, la distribution des tailles au sein de l'habitat « - » diffère de celle en « + » et « -- » en ceci qu'on y capture plus d'individus légèrement plus grands (Figure 49.a). Cependant un mois plus tard, les distributions de taille sont nettement plus marquées puisqu'elles diffèrent entre chaque habitat (Figure 49.b). En comparaison avec les autres types d'habitats, le moins complexe d'entre eux se distingue par une prépondérance d'alevins de grandes tailles. Cet habitat excepté, la présence de perches soleil parmi les plus grandes est d'autant plus forte que la complexité structurale de l'habitat augmente. En août, les observations faites précédemment pour le type « -- » changent de façon radicalement opposée puisqu'à présent dans ce type d'habitat évolue une majorité de poissons parmi les plus petits rencontrés (Figure 49.c). De plus, la distribution des tailles au sein des autres habitats est désormais identique. En octobre, le phénomène évolue à nouveau (Figure 49.d). L'habitat de type « + » se caractérise désormais par une majorité de petites perches soleils en comparaison avec les autres types dont les différences sont peu marquées puisque seuls « ++ » et « - » divergent du fait d'une prépondérance des spécimens de grande taille évoluant dans l'habitat de moindre complexité.



**Figure 45 : Distribution des tailles de sandre dans les différents types d'habitat lors des campagnes d'avril (a) et de mai (b). — : longueur totale médiane ; □ : premier (25%) et troisième (75%) quartiles ; ⊥ & ⊤ : intervalle de confiance à 1 %. Les distributions ne présentant pas de différences significatives ( $P > 0,05$  ; Test des Médianes) sont indiquées avec la même lettre.**

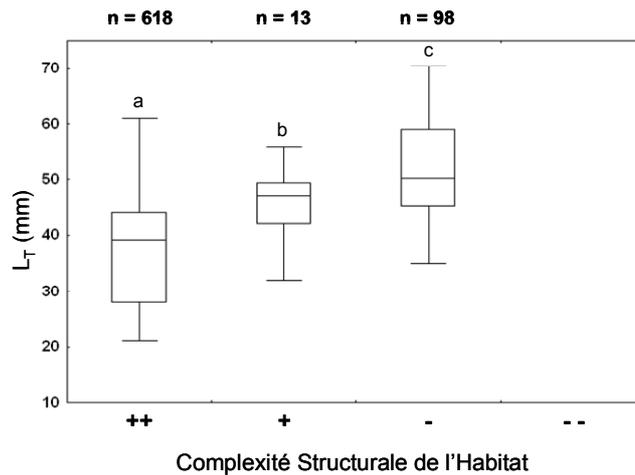


Figure 46 : Distribution des tailles de brème commune dans les différents types d'habitat lors de la campagne de juin. — : longueur totale médiane ; □ : premier (25%) et troisième (75%) quartiles ; ⊥ & ⊥ : intervalle de confiance à 1 %. Les distributions ne présentant pas de différences significatives ( $P > 0,05$  ; Test des Médianes) sont indiquées avec la même lettre.

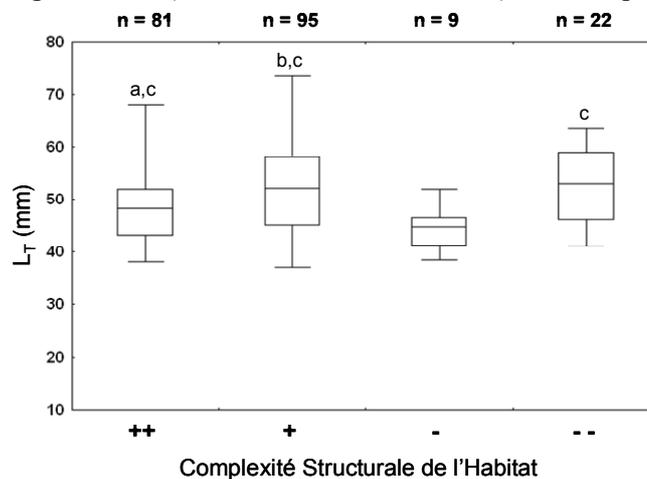


Figure 47 : Distribution des tailles de rotengle dans les différents types d'habitat lors de la campagne de juillet. — : longueur totale médiane ; □ : premier (25%) et troisième (75%) quartiles ; ⊥ & ⊥ : intervalle de confiance à 1 %. Les distributions ne présentant pas de différences significatives ( $P > 0,05$  ; Test des Médianes) sont indiquées avec la même lettre.

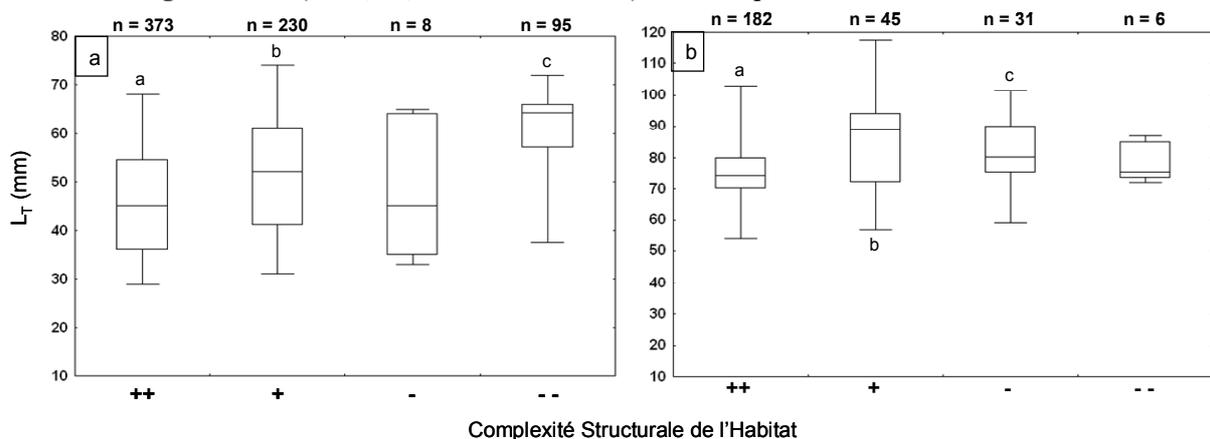
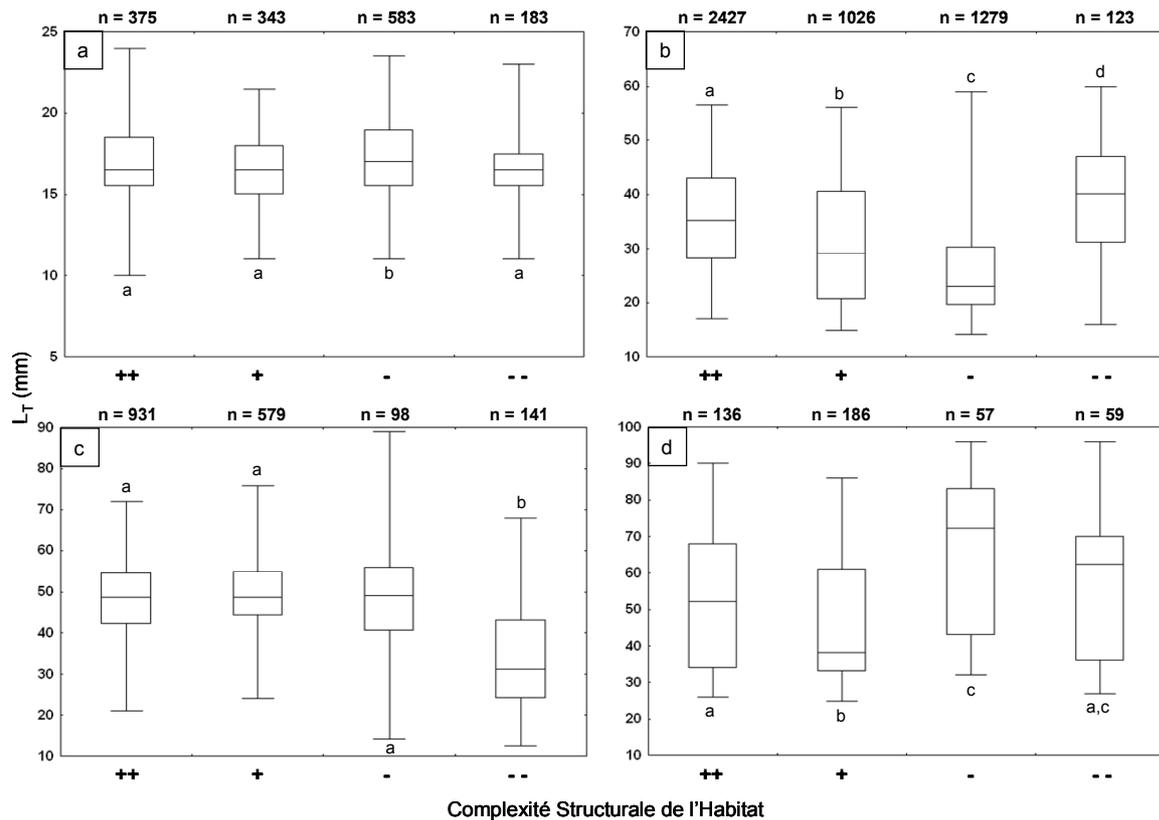


Figure 48 : Distribution des tailles de brème bordelière dans les différents types d'habitat lors des campagnes de juillet (a) et d'août (b). — : longueur totale médiane ; □ : premier (25%) et troisième (75%) quartiles ; ⊥ & ⊥ : intervalle de confiance à 1 %. Les distributions ne présentant pas de différences significatives ( $P > 0,05$  ; Test des Médianes) sont indiquées avec la même lettre.



**Figure 49 : Distribution des tailles de perche soleil dans les différents types d'habitat lors des campagnes de juin (a), de juillet (b), d'août (c) et d'octobre (d). — : longueur totale médiane ; □ : premier (25%) et troisième (75%) quartiles ; ⊥ & ⊤ : intervalle de confiance à 1 %. Les distributions ne présentant pas de différences significatives ( $P > 0,05$  ; Test des Médianes) sont indiquées avec la même lettre.**

### I.1.2.2. A l'échelle du peuplement

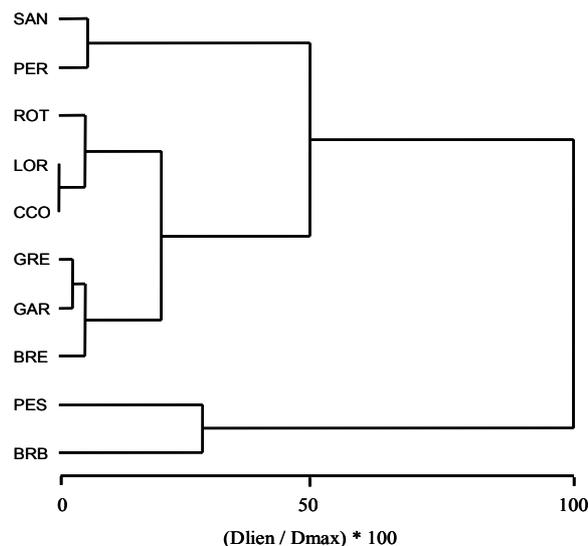
Les corrélations de Pearson, établies sur la base des résultats de capture à chaque échantillon au cours de la saison de pêche, mettent en évidence les associations d'espèces qui peuvent exister à l'échelle de la chronique complète ainsi que la stabilité de ces associations soit au cours des périodes définies précédemment, soit au sein des différents types d'habitats répertoriés. Afin de circonscrire au mieux les associations, les corrélations sont jugées significatives au seuil de 1 %. L'analyse hiérarchique en cluster permet alors d'établir des dendrogrammes illustrant les regroupements ainsi obtenus.

Ainsi l'analyse faite sur la base de l'ensemble des échantillons collectés en 2003 (Tableau XIII<sup>1</sup>) révèle deux grands groupes d'espèces qui sont corrélées positivement entre elles. Le premier est constitué du sandre, de la perche, du gardon, de la grémille et de la brème commune tandis que le second regroupe la brème bordelière, la perche soleil, le rotengle, la carpe et la loche de rivière. Ces deux groupes se différencient sur la base des périodes

<sup>1</sup>. Voir en annexe.

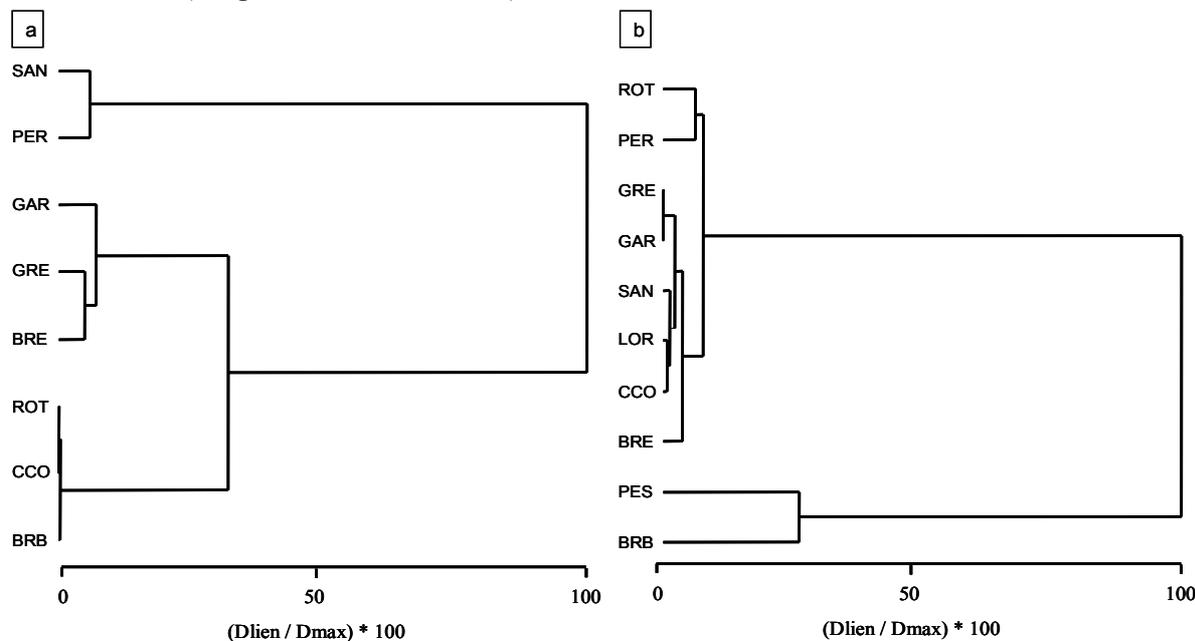
d'occupation du domaine littoral par les jeunes de l'année des différentes espèces. En effet les alevins du premier groupe sont abondants au début du printemps et délaissent progressivement les rives avant l'arrivée des jeunes du deuxième groupe en fin de printemps ou au cours de l'été. Cette partition est confortée par les corrélations négatives existant entre de nombreux membres de chaque groupe (sandre, perche, gardon et grémille pour le premier et brème bordelière et perche soleil et loche de rivière pour le second). Seule la brème commune n'est pas strictement inféodée à un groupe puisque bien que corrélée avec l'ensemble des espèces du premier groupe, elle l'est également avec certaines du deuxième telle que la brème bordelière, la carpe et le rotengle.

L'analyse hiérarchique, tout en confirmant les relations précédemment établies, permet de préciser d'avantage les associations d'espèces en déterminant alors quatre groupes remarquables (Figure 50). Ainsi le groupe sandre et perche se distingue à présent d'un autre groupe constitué du gardon, de la grémille et de la brème commune. En effet bien que présentes au cours de la même période ces espèces se distinguent par leur capacité à coloniser une plus ou moins grande variété d'habitats, le sandre et la perche étant les deux seules espèces réparties sur la majorité des stations au printemps. On remarque ensuite que la brème commune, le gardon et la grémille se détachent nettement du groupe constitué par le rotengle, la carpe et la loche de rivière puisque ces derniers sont fortement inféodés à un type d'habitat précis. Enfin le groupe constitué de la brème bordelière et de la perche soleil se distingue des trois autres sans doute par la persistance de ces deux espèces dans les captures de rive en fin d'été voir même en automne. L'ablette, le brochet, le chevaine et la tanche forment un lot d'espèces capturées à de très rares occasions (de 2,5 à moins de 1 % des échantillons) et qui plus est en faible effectif (souvent un seul spécimen collecté) ce qui ne permet pas de les inclure à l'analyse.



**Figure 50 : Classification hiérarchique (distance euclidienne, méthode de Ward) des espèces majoritaires réalisée à partir des données de densité, après transformation  $\log(x+1)$ , de l'ensemble des échantillons réalisés toutes campagnes confondues (6 campagnes x 12 stations x 2 relevés).**

Si l'on s'intéresse à présent à la stabilité de ces associations entre la période de début de printemps (Figure 51.a) et celle qui suit (Figure 51.b), on s'aperçoit que le tandem sandre-perche n'est pas maintenu (corrélation non significative ; Tableau XIV.<sup>1</sup>) puisque la perche s'associe à présent avec le rotengle malgré l'absence de corrélation significative tandis que le sandre rejoint un groupe d'espèces dont la présence est occasionnelle (Gardon et grémille) ou très localisée (Carpe et loche de rivière).

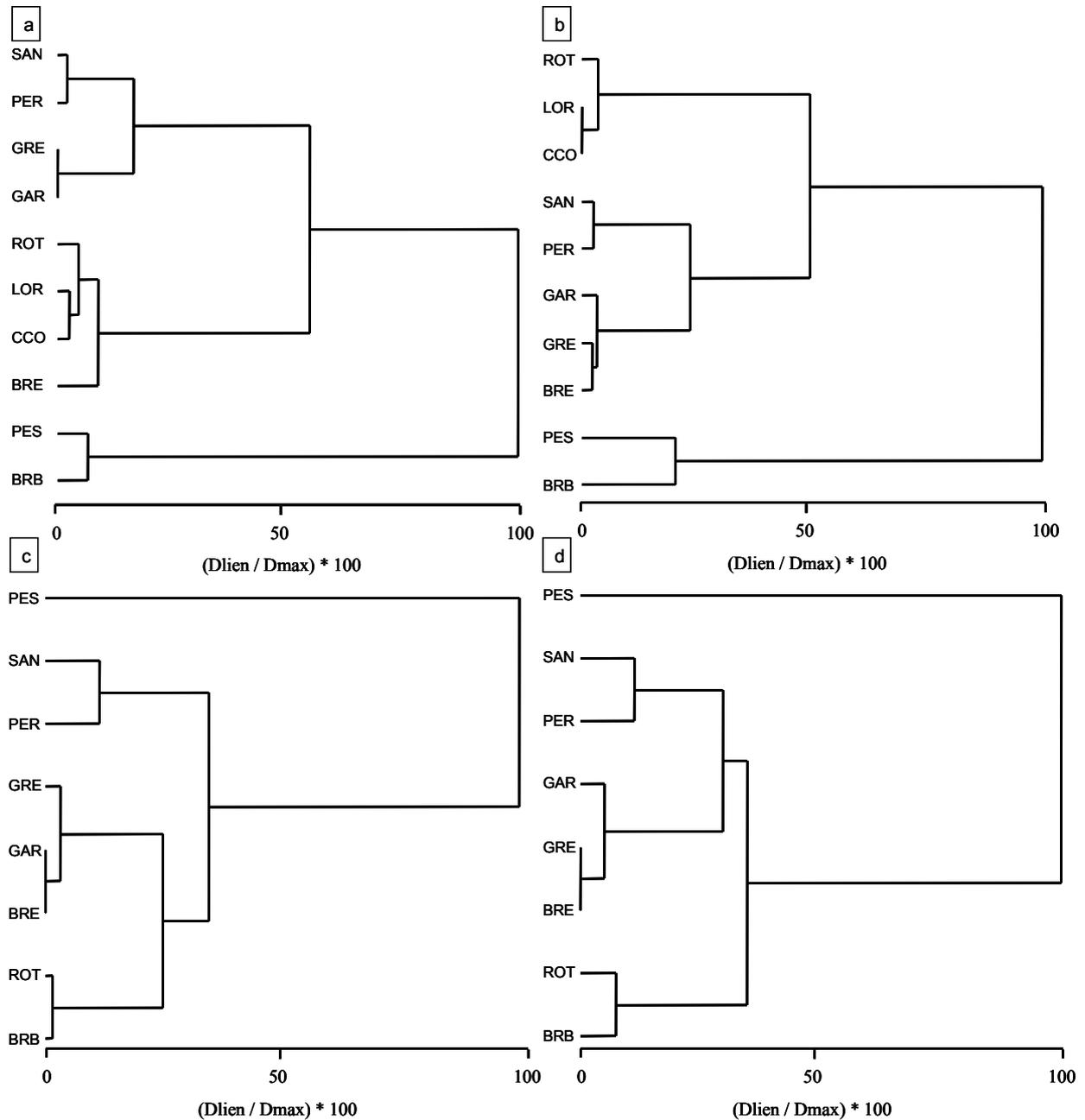


**Figure 51 : Classification hiérarchique (distance euclidienne, méthode de Ward) des espèces majoritaires réalisée à partir des données de densité, après transformation  $\log(x+1)$ , des échantillons réalisés lors des campagnes printanières (avril & mai ; a) et estivales-automnales (juin, juillet, août & octobre ; b).**

L'évolution des associations d'espèces à travers la mosaïque d'habitats qui composent les rives du plan d'eau indique, en premier lieu, que le couple sandre-perche est formé quel que soit le type d'habitat prospecté (Figure 52.a, b, c & d). Les corrélations établies entre ces deux espèces sont systématiquement significatives (Tableau XV.<sup>1</sup>) excepté dans l'habitat de moindre complexité où les densités de ces deux *Percidae* sont faibles. De la même façon, l'association gardon-grémille est constante dans les divers habitats. La carpe et la loche de rivière sont également associées dans les habitats de forte complexité structurale (Type « ++ » et « + ») et sont absentes des autres types. L'association de la brème bordelière et de la perche soleil bien que forte dans les habitats complexes (Type « ++ » et « + » ; Figure 52.a & b), cesse dans les habitats de moindre complexité laissant la perche soleil seule à part en raison de sa forte capacité à coloniser ce type d'habitat contrairement aux autres espèces (Figure 52.c & d ; Tableau XV.<sup>1</sup>). La brème bordelière quant à elle s'associe dès lors avec le rotengle qui était auparavant associé au couple carpe-loche disparu depuis. Enfin la brème commune,

<sup>1</sup>. Voir en annexe.

après avoir évolué avec la carpe, la loche de rivière et le rotengle dans les habitats de forte complexité structurale (Type « ++ » ; Figure 52.a), s'associe durablement avec le gardon et la grémille dans les habitats de moindre complexité (Figure 52.b, c, & d).



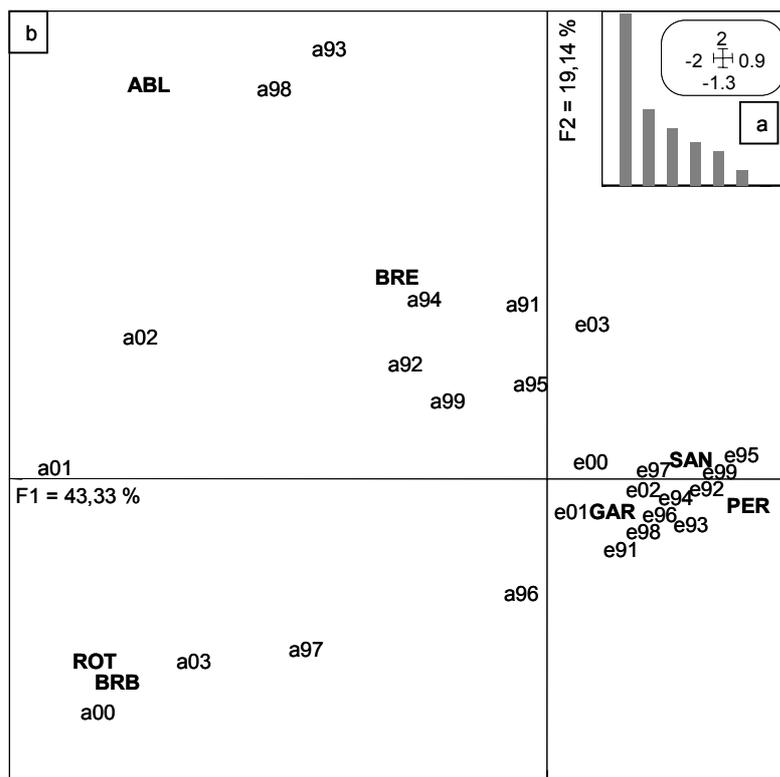
**Figure 52 : Classification hiérarchique (distance euclidienne, méthode de Ward) des espèces majoritaires réalisée à partir des données de densité, après transformation  $\log(x+1)$ , des échantillons réalisés des les habitats de complexité structurale de type « ++ » (a), « + » (b), « - » (c) et « -- » (d) toutes campagnes confondues.**

## I.2. Répartition pélagique

### I.2.1. Distribution temporelle

L'analyse discriminante (Figure 53) indique que la comparaison inter-campagne explique 61,90 % de la variabilité. L'axe F1 est le plus structurant (43,33 % d'inertie ; les deux premiers facteurs expliquent 62,47 % de la variabilité totale) et permet de discriminer deux groupes de campagnes d'échantillonnage en fonction de leur composition spécifique. Le premier groupe distingue l'ensemble des campagnes estivales quelle que soit l'année considérée et se caractérise par la présence de perche, de sandre et de gardon. En effet la majorité des perches et des sandres (94,7 % et 98,8 % respectivement) sont capturés en été tandis qu'à l'automne ces poissons de l'année sont rares voire totalement absents des captures (souvent moins de 2 poissons collectés au cours d'une campagne ; Tableau XVI). Le gardon est principalement capturé en période estivale (88,9 %) mais des captures régulières sont faites en automne. Le second groupe est, quant à lui, constitué exclusivement de campagnes automnales qui se caractérisent par la présence d'ablette, de brème commune, de brème bordelière ou de rotengle. Les captures de jeunes ablettes se font exclusivement en automne (Tableau XVI). Bien que rare ( $n = 11$ ) le rotengle est quasi-systématiquement capturé en automne ( $n = 10$ ). Enfin les brèmes bordelières et communes sont majoritairement capturées lors des campagnes automnales (97,6 % et 84 % respectivement). Les captures estivales de jeunes brèmes communes sont particulièrement remarquables puisque régulières depuis l'été 2000 indépendamment de l'ajout de la maille de 15 mm. Ainsi, quelle que soit l'année considérée, la composition spécifique varie entre les captures d'été et celles d'automne. De plus l'absence d'un effet station, puisque celui-ci ne représente que 4,24 % de la variabilité totale avec un test de permutation non significatif, tend à confirmer que la variabilité saisonnière est le facteur prépondérant, expliquant la composition spécifique en jeunes de l'année dans les filets maillants verticaux.

Il est alors possible de comparer cette variabilité saisonnière de composition spécifique à celle observée dans les captures réalisées en domaine littoral afin de savoir, notamment, si les périodes et les tailles pour les différentes espèces qui disparaissent des captures en rive correspondent avec les résultats des captures en domaine pélagique. Ainsi sur la base des résultats présentés précédemment, le sandre est absent des captures en rive début juin avant d'être capturé au large au cours des campagnes estivales. La longueur totale moyenne de ces jeunes sandres de l'année est alors de  $105,4 \text{ mm} \pm 4,9 \text{ mm}$  en 1999 par exemple. Il est également possible de suivre l'arrivée des jeunes sandres au large par l'analyse des captures réalisées à l'OAR. En effet, on constate que la prise d'eau capture régulièrement, au cours de la chronique, des jeunes sandres à partir de fin mai voir début juin (Tableau XVII), ce qui correspond aux observations précédentes. Les jeunes perches disparaissent progressivement des rives début juillet, les individus demeurant en rive ayant des tailles significativement inférieures à celles observées pour ceux capturés au large lors des campagnes estivales



**Figure 53 : AFC discriminante inter-date pour l'ensemble des campagnes réalisées suivant le même effort de pêche (6 mailles x 4 stations x 2 saisons) de 1991 à 2003. Valeurs propres (a) ; Carte factorielle des campagnes et positionnement des espèces capturées sur le plan factoriel F1 x F2 (b).**

( $p < 0,01$  ;  $L_{Tmoy}$  en rive =  $93,5 \text{ mm} \pm 8,5 \text{ mm}$  ( $n = 30$  ; à la senne en 2003),  $L_{Tmoy}$  au large =  $113,3 \text{ mm} \pm 5,9 \text{ mm}$  ( $n = 134$  ; aux filets maillants en 1999)). Dans le même temps, le gardon disparaît des rives mais à des tailles comparables à celles observées pour les individus capturés au large début juillet ( $L_{Tmoy}$  en rive =  $77 \text{ mm} \pm 5 \text{ mm}$ ,  $L_{Tmoy}$  au large =  $78,4 \text{ mm} \pm 6,6 \text{ mm}$ ). Brèmes et rotengles sont peu capturés au large lorsqu'ils sont bien représentés en rive en période estivale et inversement en automne. La brème bordelière qui disparaît plus tardivement des captures en zone littorale avec une taille moyenne de  $107,8 \text{ mm} \pm 11,5 \text{ mm}$  au 19 Septembre 2003, est capturée au large avec une taille moyenne de  $117,6 \text{ mm} \pm 9,9 \text{ mm}$  au 28 Octobre 2003. La susceptibilité des plus grandes brèmes communes à quitter les rives précocement explique les captures régulières, depuis 2000 de ces poissons lors des campagnes estivales en domaine pélagique. Les captures de jeunes ablettes en automne sont remarquables puisqu'elles attestent de la reproduction régulière de cette espèce alors qu'elle n'est quasiment pas collectée lors des pêches en zone littorale ( $n = 5$  pour l'ensemble des 164 relevés). Certaines espèces comme la grémille et la perche soleil ne sont capturées qu'en un seul exemplaire sur l'ensemble des campagnes réalisées en domaine pélagique et ne sont de ce fait pas prises en compte dans l'analyse. Ainsi les observations faites lors de l'échantillonnage des zones littorales sont confortées par les résultats acquis en domaine pélagique et témoignent bien d'une migration de la rive vers le large des alevins au stade considéré ; migration qui diffère dans le temps pour les différentes espèces.

**Tableau XVI : Composition spécifique des captures par unité d'effort (CPUE : 6 mailles x 4 stations x 24 heures) de jeunes poissons de l'année en domaine pélagique lors des campagnes estivale et automnale aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**

| Campagne     | CPUE |     |     |     |     |     |      |
|--------------|------|-----|-----|-----|-----|-----|------|
|              | ABL  | BRB | BRE | GAR | PER | ROT | SAN  |
| 1991         |      |     |     | 1   |     |     |      |
| 1992         |      |     |     | 59  | 5   |     | 72   |
| 1993         |      |     |     | 355 | 164 |     | 28   |
| 1994         |      |     |     | 101 | 97  |     | 363  |
| 1995         |      |     |     |     | 30  |     | 40   |
| 1996         |      |     |     | 708 |     |     | 54   |
| été 1997     |      |     | 4   | 148 |     |     | 250  |
| 1998         |      |     |     | 44  | 3   | 1   | 17   |
| 1999         |      |     |     | 26  | 10  |     | 1581 |
| 2000         |      |     | 5   | 16  |     |     | 2    |
| 2001         |      | 7   | 2   | 20  | 1   |     | 3    |
| 2002         |      |     | 2   | 103 | 6   |     | 9    |
| 2003         |      |     | 3   |     |     |     | 9    |
| 1991         |      |     | 42  | 19  | 20  |     | 2    |
| 1992         | 2    | 1   |     | 3   | 1   |     |      |
| 1993         | 2    |     | 4   |     |     |     | 1    |
| 1994         |      | 5   | 13  | 4   | 1   |     | 5    |
| 1995         |      |     | 3   | 7   |     |     | 1    |
| 1996         |      | 2   |     | 8   | 1   |     | 1    |
| automne 1997 |      | 27  | 1   | 16  |     | 2   |      |
| 1998         | 1    |     |     |     |     |     |      |
| 1999         | 12   | 4   | 2   | 41  | 1   |     | 8    |
| 2000         | 4    | 148 | 3   | 7   |     | 6   | 2    |
| 2001         | 11   | 4   | 4   |     |     |     | 1    |
| 2002         | 7    | 3   | 3   | 2   |     | 2   |      |
| 2003         |      | 13  | 2   | 1   |     |     |      |

**Tableau XVII : Effectif et taille moyenne (mm) des sandres de l'année capturés à l'OAR de janvier 1991 à septembre 2002.**

| Campagne   | Effectif | L <sub>Tmoy</sub> (mm) | Campagne   | Effectif | L <sub>Tmoy</sub> (mm) | Campagne   | Effectif | L <sub>Tmoy</sub> (mm) |
|------------|----------|------------------------|------------|----------|------------------------|------------|----------|------------------------|
| 28/01/1991 | 4        | 75                     | 07/06/1995 | 5        | 59                     | 11/05/2000 | 3        | 54                     |
| 01/07/1991 | 3        | 51                     | 20/06/1995 | 4        | 59                     | 17/05/2000 | 24       | 40                     |
| 19/08/1991 | 8        | 99                     | 27/07/1995 | 29       | 86                     | 30/05/2000 | 56       | 59                     |
| 30/08/1991 | 13       | 103                    | 21/06/1996 | 96       | 65                     | 14/06/2000 | 7        | 74                     |
| 06/09/1991 | 10       | 99                     | 04/07/1996 | 71       | 74                     | 12/07/2000 | 2        | 79                     |
| 11/06/1992 | 3        | 61                     | 17/07/1996 | 221      | 81                     | 28/09/2000 | 1        | 155                    |
| 16/06/1992 | 2        | 67                     | 27/07/1996 | 14       | 84                     | 18/04/2001 | 44       | 21                     |
| 18/06/1992 | 2        | 43                     | 29/07/1996 | 110      | 89                     | 24/04/2001 | 42       | 23                     |
| 20/06/1992 | 29       | 71                     | 21/08/1996 | 41       | 101                    | 10/05/2001 | 14       | 34                     |
| 24/06/1992 | 4        | 71                     | 14/10/1996 | 14       | 118                    | 17/05/2001 | 6        | 40                     |
| 26/06/1992 | 21       | 73                     | 05/06/1997 | 38       | 58                     | 31/05/2001 | 50       | 57                     |
| 30/06/1992 | 4        | 66                     | 13/06/1997 | 105      | 68                     | 07/06/2001 | 179      | 65                     |
| 02/07/1992 | 8        | 71                     | 18/07/1997 | 32       | 95                     | 21/06/2001 | 44       | 72                     |
| 08/07/1992 | 14       | 73                     | 31/07/1997 | 1        | 112                    | 05/07/2001 | 39       | 84                     |
| 15/07/1992 | 8        | 79                     | 13/08/1997 | 3        | 91                     | 19/07/2001 | 30       | 91                     |
| 21/07/1992 | 11       | 89                     | 27/05/1998 | 407      | 43                     | 21/09/2001 | 2        | 117                    |
| 04/08/1992 | 2        | 105                    | 17/06/1998 | 138      | 52                     | 18/04/2002 | 8        | 38                     |
| 18/08/1992 | 27       | 82                     | 26/06/1998 | 91       | 62                     | 30/04/2002 | 6        | 21                     |
| 27/08/1992 | 1        | 95                     | 08/07/1998 | 43       | 70                     | 16/05/2002 | 9        | 40                     |
| 02/09/1992 | 23       | 85                     | 20/08/1998 | 47       | 86                     | 04/06/2002 | 70       | 58                     |
| 10/09/1992 | 2        | 76                     | 17/09/1998 | 7        | 128                    | 20/06/2002 | 38       | 70                     |
| 14/09/1992 | 1        | 88                     | 22/09/1998 | 2        | 147                    | 02/07/2002 | 18       | 82                     |
| 15/09/1992 | 45       | 88                     | 28/09/1998 | 4        | 97                     | 18/07/2002 | 1        | 72                     |
| 22/05/1993 | 33       | 73                     | 05/10/1998 | 2        | 102                    | 29/08/2002 | 1        | 133                    |
| 11/06/1993 | 1        | 71                     | 20/05/1999 | 158      | 43                     | 19/09/2002 | 1        | 155                    |
| 30/07/1993 | 14       | 87                     | 26/05/1999 | 190      | 47                     |            |          |                        |
| 31/08/1993 | 5        | 102                    | 08/06/1999 | 71       | 58                     |            |          |                        |
| 19/10/1993 | 1        | 200                    | 06/07/1999 | 23       | 85                     |            |          |                        |
| 29/12/1993 | 1        | 109                    | 25/10/1999 | 2        | 160                    |            |          |                        |
| 14/06/1994 | 46       | 75                     |            |          |                        |            |          |                        |
| 17/10/1994 | 1        | 150                    |            |          |                        |            |          |                        |

### I.2.2. Distribution spatiale

L'analyse de variance (Tableau XVIII<sup>1</sup>) révèle, qu'excepté pour l'ablette, le facteur d'interaction « saison-station » n'est en aucun cas significatif. Le cas de l'ablette implique que, d'une saison à l'autre, sa distribution évolue différemment selon la station ; en effet, absente quelle que soit la station en période estivale, elle demeure absente des stations de faible profondeur (1 et 4) en automne tandis qu'elle est présente dans les stations de grande profondeur (2 et 3). Concernant les autres espèces, la biomasse capturée ne diffère pas entre les quatre stations, exception faite pour le sandre ( $p < 0,05$ ) pour lequel la biomasse capturée est plus faible en station 4 qu'en station 3 (Tableau XVIII<sup>1</sup>) quoi qu'égal par ailleurs. Les résultats obtenus pour le facteur saison confirment que la perche et le sandre représentent une biomasse significativement ( $p < 0,01$ ) plus importante en été qu'en automne quelle que soit la station tandis que l'inverse est observé pour les brèmes et le rotengle. Seul le gardon ne présente pas de différence significative quant à la biomasse capturée aux différentes saisons ( $p = 0,566$ ). En effet malgré des captures par unité d'effort (en terme d'effectifs) plus importantes en période estivale, la biomasse collectée est stable d'une saison à l'autre en raison de l'augmentation de la masse individuelle des jeunes gardons de l'année au cours du temps qui compense alors la perte d'effectif.

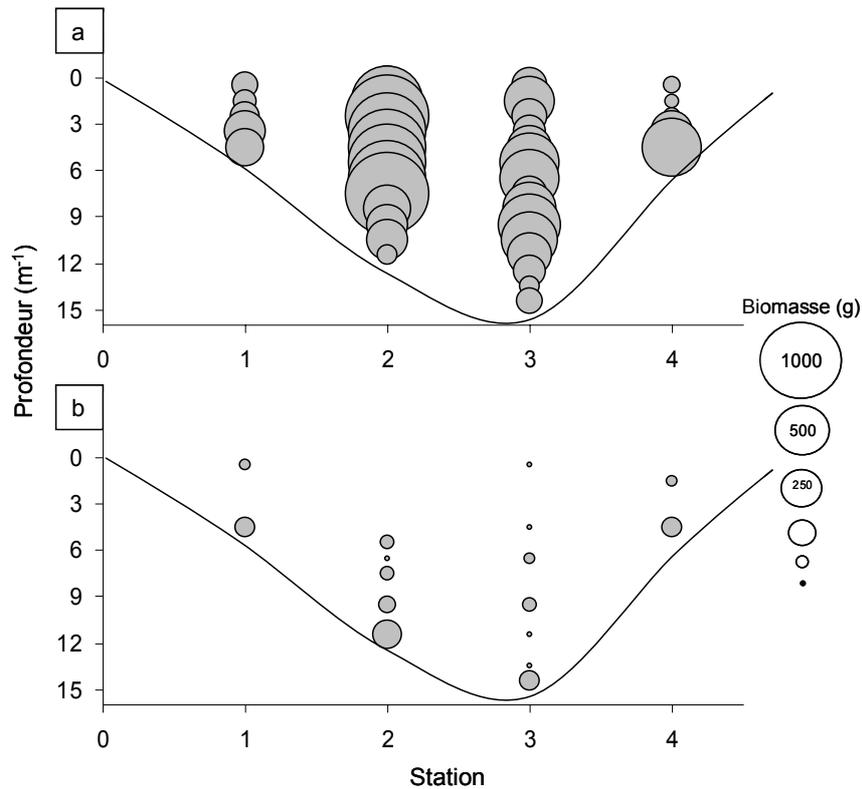
Les captures de jeunes de l'année, quelle que soit l'espèce considérée, ne sont abondantes qu'en de rares occasions (ex : fort recrutement du gardon en juillet 1996 et du sandre en juillet 1999) ce qui ne permet pas de tester, pour une station et une saison données, la variabilité inter-campagne. De plus, la forte variation saisonnière dans l'occupation du domaine pélagique par les diverses espèces (gardon excepté) implique de ne retenir pour une espèce que les saisons où les captures sont abondantes. Ainsi, la comparaison entre les différentes stations, de la profondeur moyenne de capture d'une espèce se fait sur la base de l'ensemble des individus collectés dans une même station au cours des campagnes d'une saison donnée. Compte tenu de la précision de mesure de la profondeur de capture (au mètre près), les différences inférieures à un mètre sont considérées comme étant négligeables.

En été la profondeur adoptée par le **sandre** diffère entre les stations ( $p < 0,01$  ; Tableau XIX<sup>1</sup>). Ainsi, ces poissons sont présents à des profondeurs moyennes ( $P_m$ ) identiques dans les stations peu profondes ( $P_{m1} = 3$  m,  $P_{m4} = 3,7$  m), puis situés d'autant plus en profondeur que la station est profonde ( $P_{m2} = 5,1$  m,  $P_{m3} = 7,5$  m). La biomasse est alors concentrée au fond dans les stations peu profondes (1 et 4) tandis qu'elle est distribuée de façon homogène de la surface au fond dans les stations profondes (2 et 3) ; ces dernières regroupant par ailleurs une grande majorité de la biomasse en jeunes sandres de l'année (Figure 54.a). La présence de sandre en profondeur dès les plus jeunes stades est notamment mise en évidence par les observations réalisées à l'OAR puisque les captures ne sont possibles que si les poissons sont proches de la prise d'eau située au fond à proximité de la station 3. Enfin, même si les sandres

---

<sup>1</sup>. Voir en annexe.

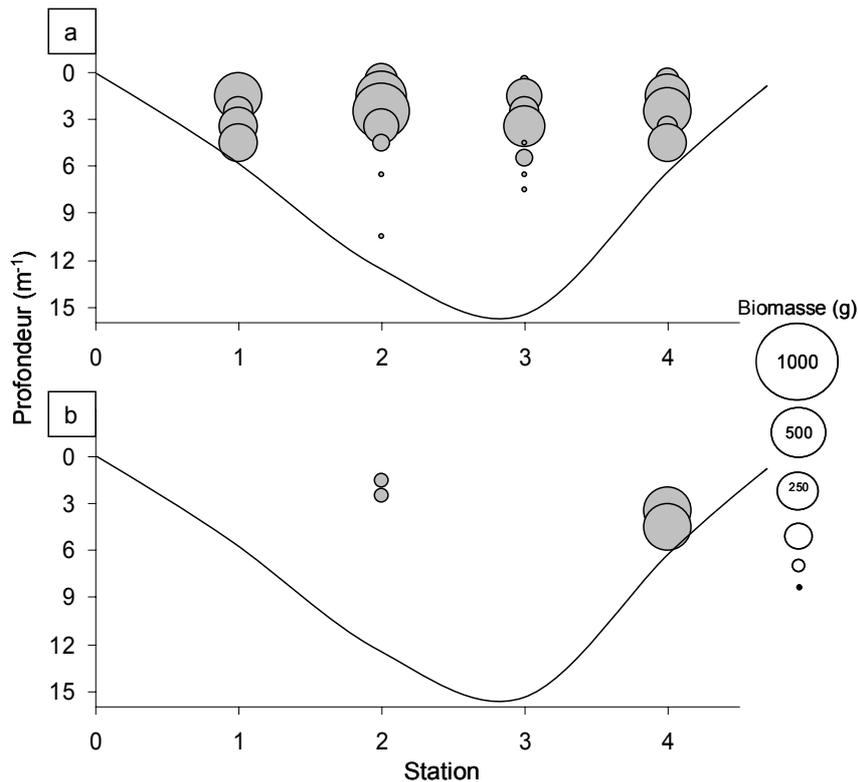
sont peu abondants en automne on remarque toutefois leur affinité pour les strates profondes quelle que soit la station (Figure 54.b).



**Figure 54 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de sandre capturée lors des campagnes estivales (a) et automnales (b) aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003. Les trois dernières valeurs de biomasse non renseignées dans la figure correspondent à : 150, 50 et 10 g de haut en bas. La courbe enveloppe schématise la bathymétrie aux différentes stations.**

En été la profondeur adoptée par la **perche** diffère entre les stations ( $p < 0,01$  ; Tableau XX<sup>1</sup>). Bien que parfois significatives, les différences de profondeur moyenne demeurent négligeables ( $P_m = 2,3$  m,  $2,5$  m,  $3,1$  m et  $3,1$  m pour 2, 4, 1 et 3 respectivement). La biomasse de perche est répartie de façon identique quelle que soit la station entre la surface et 4 à 5 mètres de fond (Figure 55.a). A quelques rares exceptions près, aucune jeune perche de l'année ne fréquente des fonds supérieurs à 6 m. En automne la quasi-totalité de la biomasse de perche est concentrée en station 4 (Figure 55.b) et une comparaison avec la profondeur moyenne estivale indique clairement ( $p < 0,01$ ) qu'en automne les jeunes perches de l'année se rassemblent plus en profondeur dans cette station ( $P_{m4} = 2,5$  m et 4 m en été et en automne respectivement).

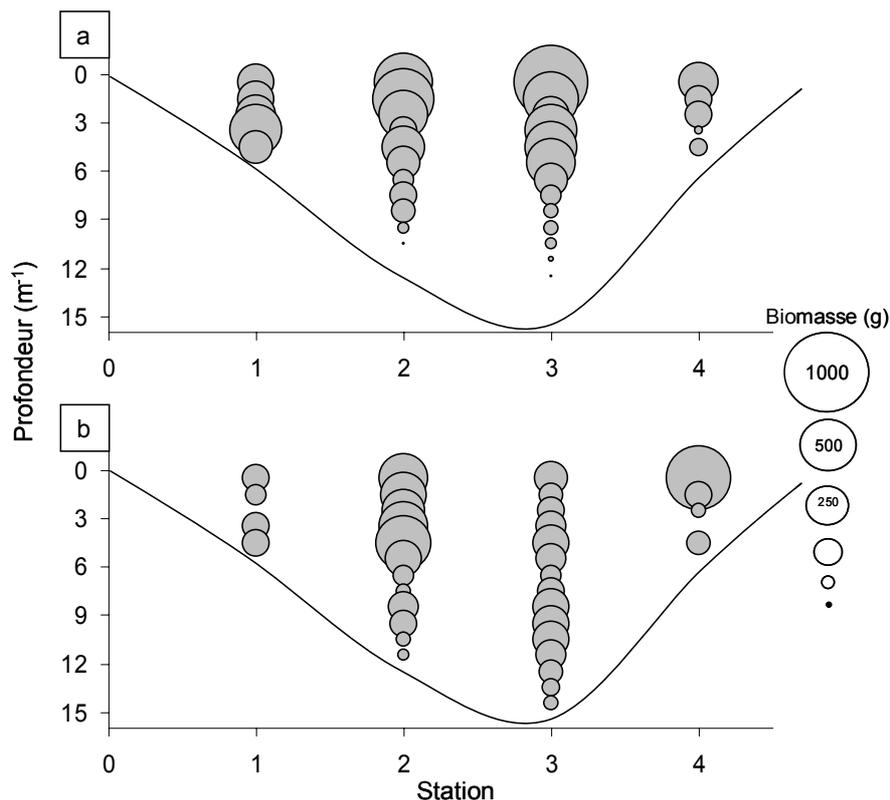
<sup>1</sup>. Voir en annexe.



**Figure 55 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de perche capturée lors des campagnes estivales (a) et automnales (b) aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**

Eté comme automne, la profondeur adoptée par le **gardon** diffère entre les stations ( $p < 0,01$  ; Tableau XXI<sup>1</sup>). En été les jeunes gardons sont significativement plus proches de la surface en station 4 ( $P_m = 1,7$  m) que dans l'ensemble des autres stations pour lesquelles, bien que significatives, les différences demeurent négligeables ( $P_m = 2,6$  m, 3 m et 3,2 m pour 1, 2 et 3 respectivement). Les gardons semblent alors se répartir entre la surface et une profondeur d'environ 7 m quelle que soit la station, délaissant ainsi tout l'espace situé au-delà de cette profondeur dans les stations profondes (2 et 3 ; Figure 56.a). En automne, les jeunes gardons sont présents à des profondeurs identiques dans les stations peu profondes ( $P_{m4} = 1,2$  m,  $P_{m1} = 2,6$  m), puis situés d'autant plus en profondeur que la station est profonde ( $P_{m2} = 4$  m,  $P_{m3} = 6,9$  m). Contrairement aux observations faites lors des campagnes estivales, la répartition de la biomasse de gardon en zone profonde est homogène de la surface au fond en automne et l'on remarque également une concentration en surface dans la station 4 (Figure 56.b). La présence du gardon à chaque saison permet de comparer, pour chacune des stations, si sa position verticale dans la colonne d'eau est identique en été et en automne. Ainsi aucune différence n'est constatée en zone peu profonde tandis que la profondeur moyenne diffère d'une saison à l'autre en zone profonde en ce sens que les poissons sont situés plus en profondeur en période automnale (Tableau XXI<sup>1</sup>).

<sup>1</sup>. Voir en annexe.

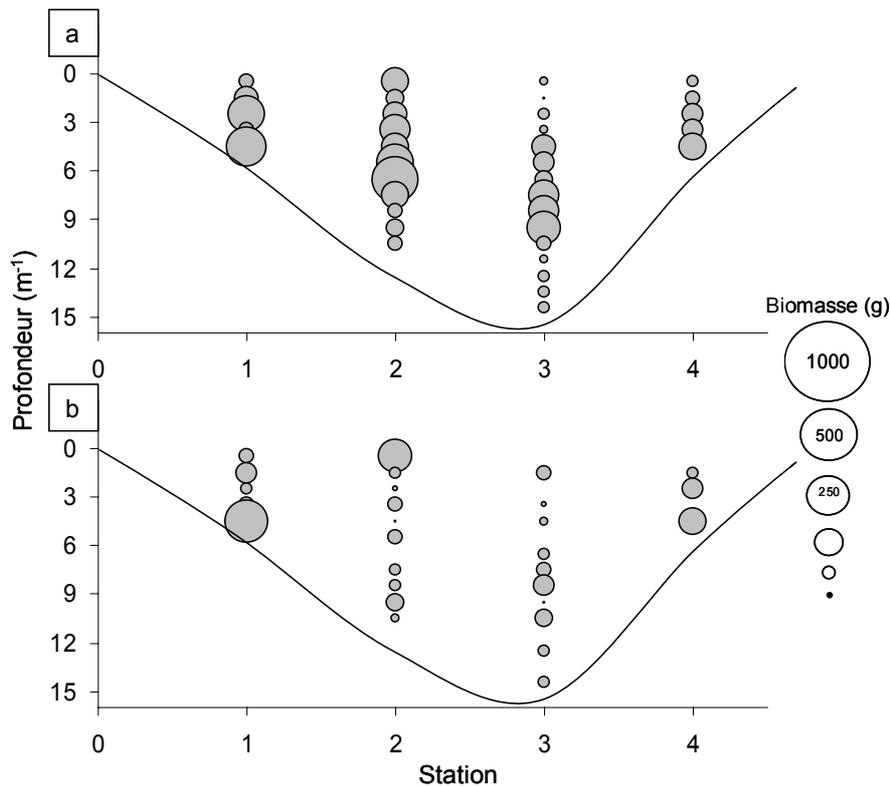


**Figure 56 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de gardon capturée lors des campagnes estivales (a) et automnales (b) aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**

En automne, la profondeur adoptée par la **brème bordelière** diffère entre les stations ( $p < 0,05$  ; Tableau XXII<sup>1</sup>). Ainsi, les poissons sont présents à des profondeurs identiques dans les stations peu profondes ( $Pm1 = 2,6$  m,  $Pm4 = 3,0$  m), puis situés d'autant plus en profondeur que la station est profonde ( $Pm2 = 4,3$  m,  $Pm3 = 7,2$  m). Enfin une corrélation positive ( $p < 0,01$ ) entre la taille et la profondeur de capture est mise en évidence pour les stations 1, 2 et 3. La biomasse en brème bordelière semble plutôt concentrée en profondeur dans les stations peu profondes tandis qu'elle se répartit dans la colonne d'eau des stations plus profondes et paraît également plus importante dans les deux stations situées plus au nord (1 et 2 ; Figure 57.a).

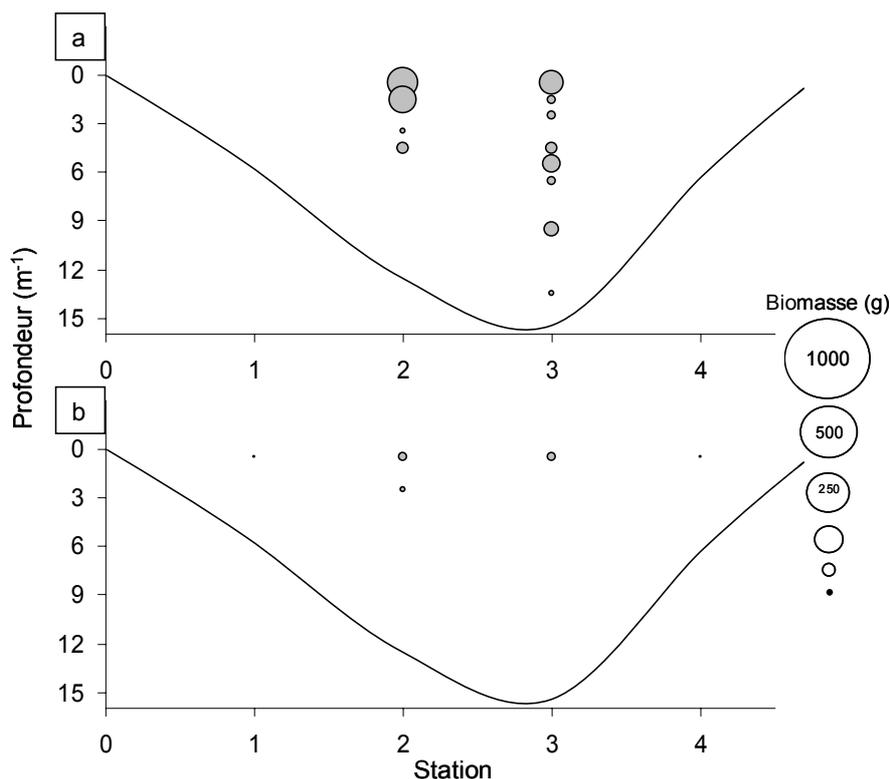
Tout comme pour la brème bordelière, la profondeur adoptée par la **brème commune** diffère entre les stations ( $p < 0,01$  ; Tableau XXIII<sup>1</sup>). Compte tenu de la faiblesse des effectifs récoltés en station 4, les résultats de comparaison obtenus pour cette station ne sont pas pris en considération. Les jeunes brèmes communes fréquentent alors des profondeurs moindres dans les stations 2 et 1 qu'en 3 ( $Pm = 3,2$  m,  $3,2$  m,  $7,7$  m respectivement). Il n'y a pas de corrélation entre la taille et la profondeur quelle que soit la station considérée. La distribution de la biomasse collectée présente les mêmes tendances que celles observées pour la brème bordelière, quoique plus marquées, cette biomasse étant particulièrement concentrée dans les stations situées le plus au nord, notamment au fond de la station 1 (Figure 57.b).

<sup>1</sup>. Voir en annexe.



**Figure 57 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse automnale de brème bordelière (a) et de brème commune (b) capturées aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**

En automne, l'**ablette** est de taille moyenne comparable dans les deux seules stations (2 et 3) qu'elle prospecte tandis que sa profondeur moyenne varie ( $p < 0,01$ ) puisqu'elle est située légèrement plus en profondeur en station 3 ( $P_m = 4,3$  m) qu'en station 2 ( $P_m = 1,3$  m). On constate toutefois que la biomasse d'ablette est largement concentrée en surface (Figure 58.a). La faiblesse des captures de **rotengle** ne permet pas d'effectuer les analyses nécessaires, cependant les rares individus capturés sont présents à proximité de la surface (Figure 58.b).



**Figure 58 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse automnale d'ablette (a) et de rotengle (b) capturées aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**

Il est à présent possible de comparer si pour une saison et une station données, la répartition verticale des différentes espèces en présence est identique.

Ainsi, en été dans la station 1, sandres et perches, situés à une profondeur comparable, sont tout deux significativement ( $p < 0,01$  ; Tableau XXIV<sup>1</sup>) capturés plus en profondeur que les gardons ( $P_m = 2,6$  m, 3 m et 3,1 m pour le gardon, le sandre et la perche respectivement) bien que ces différences puissent être considérées comme étant négligeables. Dans l'autre station située en milieu peu profond (station 4 ; Tableau XXV<sup>1</sup>) ces mêmes espèces s'organisent comme précédemment dans la colonne d'eau, les gardons ( $P_m = 1,7$  m) étant significativement plus en surface que les perches ( $P_m = 2,5$  m) et les sandres ( $P_m = 3,7$  m) ; ces derniers étant significativement plus au fond que les perches. Seule la différence entre gardon et perche peut-être considérée comme négligeable compte tenu des critères méthodologiques définis. En domaine pélagique profond (station 2 et 3 ; Tableau XXVI<sup>1</sup> & XXVII<sup>1</sup>), ces trois espèces se répartissent selon le même schéma quelle que soit la station, les sandres étant plus en profondeur ( $p < 0,01$  ;  $P_{m2} = 5,1$  m et  $P_{m3} = 7,5$  m) que les gardons et les perches qui fréquentent des profondeurs identiques ( $P_m \approx 3$  m).

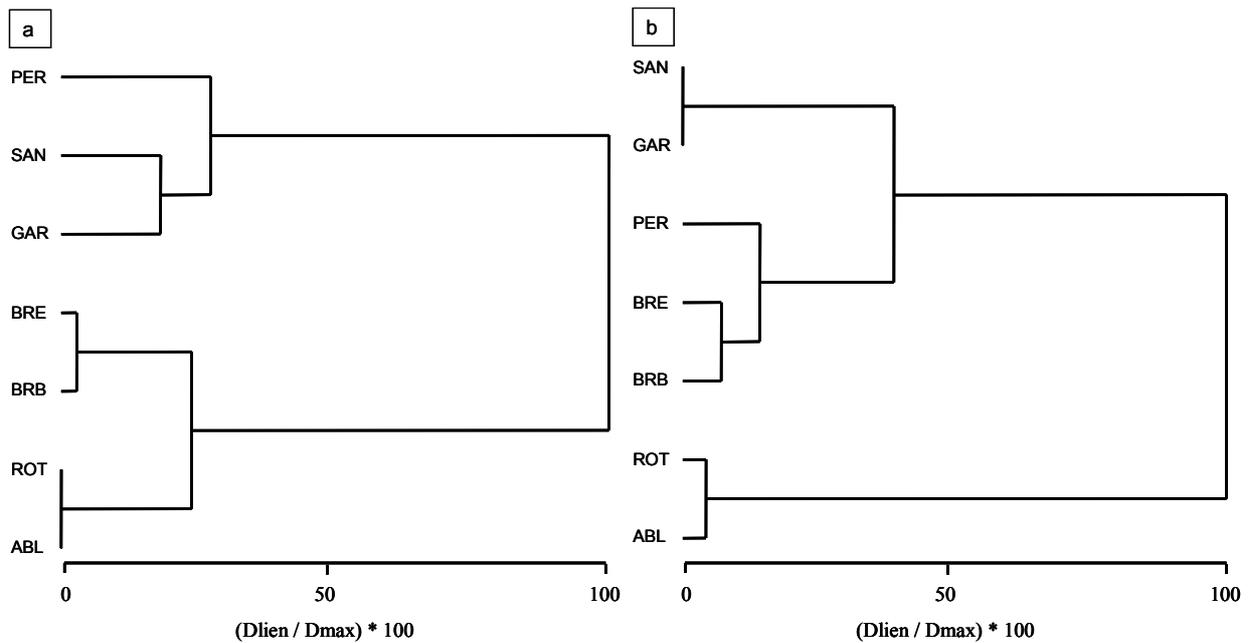
<sup>1</sup>. Voir en annexe.

L'automne se caractérise par l'arrivée de nouvelles espèces (brèmes et ablette) dans le peuplement du domaine pélagique et il est alors intéressant d'observer comment s'organise la répartition verticale. En station 1, il n'y a pas de différences de profondeur moyenne significatives ( $p = 0,092$  ; Tableau XXVIII<sup>1</sup>) pour les diverses espèces, contrairement à ce qui est observé en station 4 ( $p < 0,01$  ; Tableau XXIX<sup>1</sup>) où chaque espèce occupe une position spécifique dans la colonne d'eau, les jeunes gardons sont en surface ( $P_m = 1,2$  m), les perches sont au fond ( $P_m = 4$  m) tandis que les brèmes bordelières occupent une position intermédiaire ( $P_m = 2,9$  m). En milieu plus profond (Tableau XXX<sup>1</sup> & XXXI<sup>1</sup>), les ablettes sont systématiquement plus en surface que les autres espèces. De même les sandres ont tendance à évoluer plus en profondeur que le reste du peuplement cependant la faiblesse des effectifs collectés ne permet pas toujours d'observer des différences significatives. Enfin brèmes et gardons sont présents à des profondeurs comparables. On constate que plus la station est profonde, plus les espèces sont situées en profondeur.

L'analyse hiérarchique en cluster permet d'établir des associations d'espèces sur la base des résultats de capture tenant compte à la fois de la position du poisson dans le plan d'eau (station et profondeur) et de la saison d'échantillonnage. On constate alors que les espèces sont placées dans deux groupes en fonction de la période d'arrivée des jeunes de l'année dans les captures en domaine pélagique (Figure 59.a). Le facteur saison est donc le plus structurant dans l'organisation des communautés de jeunes poissons de l'année. Si l'on supprime ce facteur on constate que les groupes se réorganisent (Figure 59.b). L'ablette et le rotengle se distinguent nettement des autres espèces en raison de leur concentration en surface. Les brèmes, fréquentant les mêmes espaces, sont associées et forment avec la perche un groupe distinct du couple « gardon-sandre ». Ce qui différencie ces deux groupes est sans nul doute la capacité des jeunes gardons et sandres à prospecter l'ensemble de l'espace lacustre au cours de leur première année (dès l'été pour les sandres et à partir de l'automne pour les gardons).

---

<sup>1</sup>. Voir en annexe.



**Figure 59 : Classification hiérarchique (distance euclidienne, méthode de Ward) des espèces majoritaires réalisée à partir des données de biomasse, après transformation  $\log(x+1)$ , des échantillons réalisés lors des campagnes estivales et automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a) et après regroupement des données saisonnières (b).**

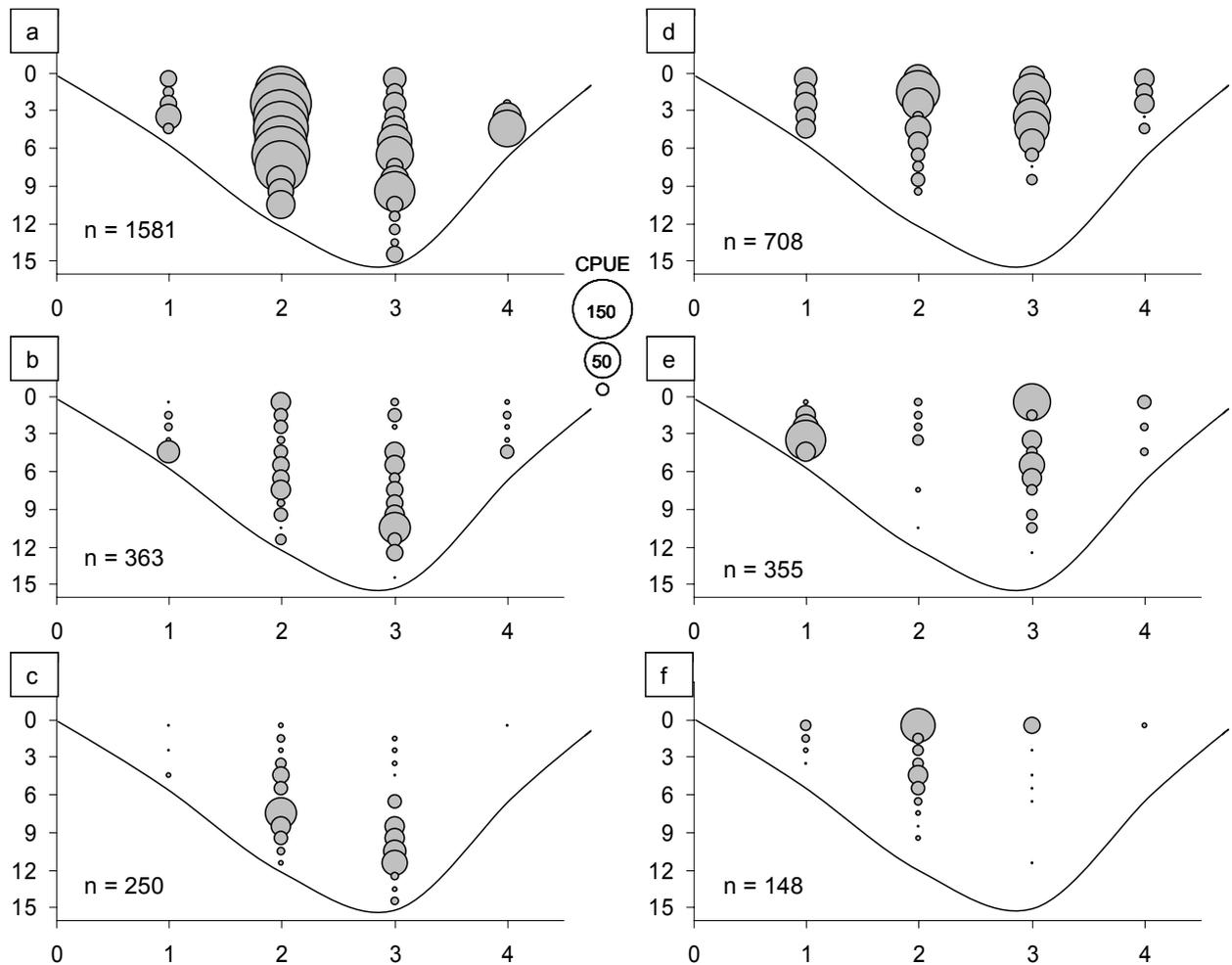
En été, la présence régulière de jeunes sandres et gardons de l'année issus de plus ou moins forts recrutements permet d'apprécier les variations d'occupation de l'espace lacustre en fonction de la biomasse capturée au cours d'une campagne.

Ainsi pour le sandre, en cas de fort recrutement ( $n = 1581$ ), les jeunes de l'année occupent l'intégralité de la colonne d'eau dans l'ensemble des stations prospectées (Figure 60.a) ; la biomasse est alors plus forte en domaine pélagique profond. Plus le recrutement est faible, moins les sandres occupent les stations peu profondes et plus les poissons sont présents dans les stations les plus au large, gardant toutefois une capacité à occuper toute la colonne d'eau (Figure 60.b & c).

Dans le cas des jeunes gardons, un fort recrutement ( $n = 708$ ) se traduit par une occupation de l'ensemble des stations et une distribution verticale relativement homogène, excepté pour les fonds des stations profondes qui sont totalement délaissés (Figure 60.d). Comme pour le sandre, la biomasse est plus forte en domaine pélagique profond. Lorsque le recrutement est plus faible, on assiste à un regroupement des poissons en certains points qui progressivement se restreignent plutôt en surface des stations pélagiques les plus profondes (Figure 60.e & f).

Ainsi quelle que soit l'espèce considérée, une augmentation de la densité de poisson se traduit par un accroissement de la dispersion tant verticale que stationnelle.

Les variations nycthémerales de la distribution des jeunes de l'année en domaine pélagique ne peuvent pas être correctement appréciées du fait de la faiblesse des effectifs capturés lors des campagnes destinées à cette étude (de juillet 1992 à avril 1993). Toutefois on remarque que les effectifs capturés sont plus importants la nuit ( $n = 98$ ) que le jour ( $n = 64$ ) et que pour le gardon, qui est l'espèce la plus abondante dans les captures, la quasi-totalité des jeunes sont capturés de nuit (89 %).



**Figure 60 : Répartition verticale et stationnelle des effectifs de sandre (a, b & c) et de gardon (d, e & f) selon des degrés de recrutement contrastés : fort (a & d), intermédiaire (b & e) et faible (c & f). Campagnes estivales de 1999 (a), 1994 (b), 1997 (c & f), 1996 (d) et 1993 (e).**

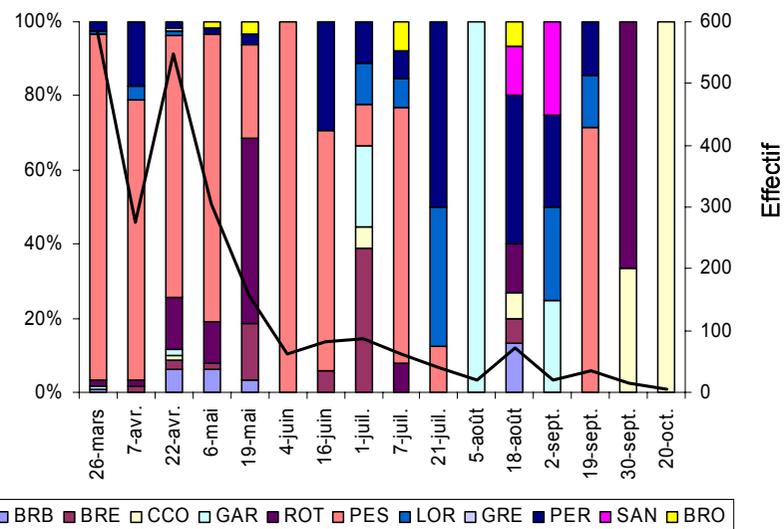
## II. Répartition des poissons d'un an et plus (groupe 1+)

### II.1. Répartition littorale

Du 26 mars au 20 octobre 2003, les campagnes d'échantillonnage ( $n = 16$ ) ont permis la capture à la senne de onze espèces ( $n = 983$ , soit une densité de 174 ind/ha) de poissons ayant vécu plus d'un hiver (Figure 61 ; Tableau XXXII) avec des campagnes tantôt monospécifiques, tantôt plurispécifiques (9 espèces capturées au maximum au cours d'une même campagne). Du 26 mars au 19 mai, les campagnes ont systématiquement une richesse spécifique élevée ( $\geq 5$  espèces) tandis qu'après cette période les captures sont plus aléatoires avec de rares campagnes plurispécifiques (début juillet et mi-août) et bien souvent des captures pauci-spécifiques ( $\leq 3$  espèces) voir même monospécifique. Quelle que soit la campagne, on capture toujours au moins un poisson du groupe 1+ en zone rivulaire. Des onze espèces capturées, la perche soleil est la plus abondante puisqu'elle représente plus de 60 % des captures totales.

Cependant, au cours de la saison de pêche, les captures évoluent de façon marquée (Figure 62). En effet, du début du printemps jusqu'à début mai la perche soleil est fortement représentée ( $> 200$  ind/ha), après quoi ses captures sont plus faibles ( $\leq 63$  ind/ha). Après la campagne du 21 juillet, à une exception près, la perche soleil est absente des captures. Sur l'ensemble des campagnes d'échantillonnage la perche soleil est présente à onze occasions, ce qui en fait une des espèces les plus fréquemment rencontrée en domaine littoral.

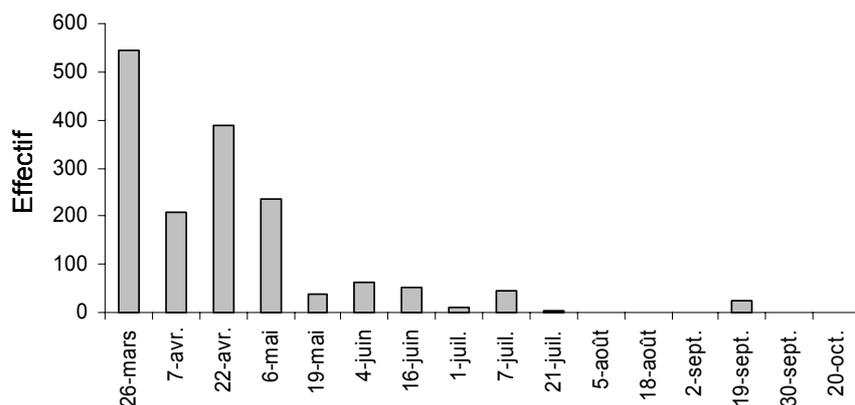
Concernant le reste du peuplement, la majorité des poissons (soit 60 %) est capturée au printemps avant le mois de juin (Figure 63). La perche est alors la seule espèce dont les captures sont fréquentes du printemps à l'automne sans toutefois jamais excéder quatre poissons par échantillon. Brèmes et rotengles font l'objet de captures plus régulières lors des deux premiers mois de printemps et sont à certaines occasions présents en densités remarquables dues à la capture d'un grand nombre de poisson dans un même échantillon (parfois plus de 10 poissons). La présence du gardon et de la loche de rivière est ponctuelle mais tandis que les gardons sont presque tous capturés dans un unique prélèvement (34 poissons capturés dans un échantillon du 16 juin sur les 54 poissons pris au cours de l'année 2003), les loches font l'objet de captures plus isolées. Enfin certaines espèces apparaissent peu souvent dans les captures ( $\leq 5$  occurrences), toujours en effectifs réduits (de 1 à 3 poissons par échantillon) et ne représentent chacun qu'une faible part du peuplement des rives ( $\leq 1$  %) ; c'est le cas de la carpe, du brochet, du sandre et de la grémille. Enfin, une seule tanche est échantillonnée au cours de la saison de pêche.



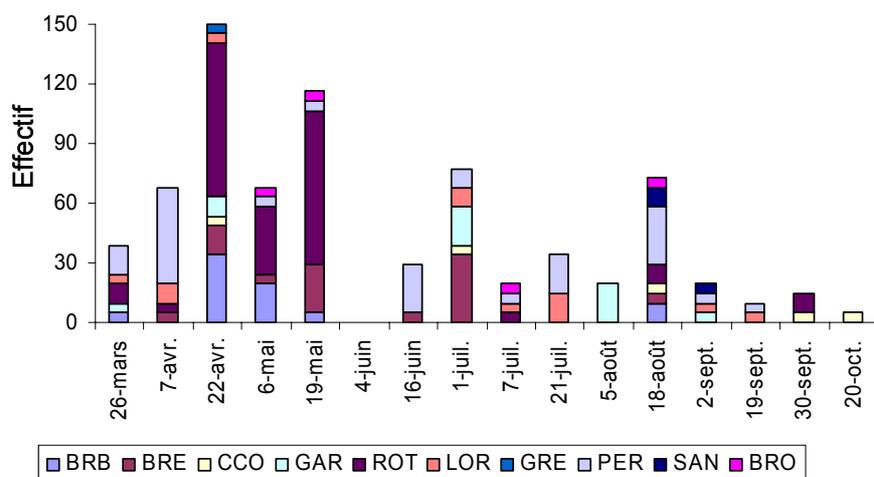
**Figure 61 : Evolution temporelle des contributions relatives des poissons d'un an et plus de différentes espèces et effectif total (trait continu) collecté au cours des campagnes de senne en 2003.**

**Tableau XXXII : Evolution temporelle de la composition des captures de poissons d'un an et plus (densité : ind/ha) à la senne en domaine littoral en 2003.**

|                  | 26-mars    | 7-avr.     | 22-avr.    | 6-mai      | 19-mai     | 4-juin    | 16-juin   | 1-juil.   | 7-juil.   | 21-juil.  | 5-août    | 18-août   | 2-sept.   | 19-sept.  | 30-sept.  | 20-oct.  |
|------------------|------------|------------|------------|------------|------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|
| Brème bordelière | 5          |            | 34         | 19         | 5          |           |           |           |           |           |           |           | 10        |           |           |          |
| Brème commune    |            | 5          | 15         | 5          | 24         |           | 5         | 34        |           |           |           |           | 5         |           |           |          |
| Carpe commune    |            |            | 5          |            |            |           |           | 5         |           |           |           |           | 5         |           | 5         | 5        |
| Gardon           | 5          |            | 10         |            |            |           |           | 19        |           |           | 19        |           | 5         |           |           |          |
| Rotengle         | 10         | 5          | 78         | 34         | 78         |           |           | 5         |           |           |           | 10        |           |           | 10        |          |
| Loche de rivière | 5          | 10         | 5          |            |            |           |           | 10        | 5         | 15        |           |           |           | 5         | 5         |          |
| Grémille         |            |            | 5          |            |            |           |           |           |           |           |           |           |           |           |           |          |
| Perche           | 15         | 48         | 10         | 5          | 5          |           | 24        | 10        | 5         | 19        |           | 29        | 5         | 5         |           |          |
| Sandre           |            |            |            |            |            |           |           |           |           |           |           | 10        | 5         |           |           |          |
| Brochet          |            |            |            | 5          | 5          |           |           |           | 5         |           |           | 5         |           |           |           |          |
| Perche soleil    | 543        | 208        | 388        | 238        | 39         | 63        | 53        | 10        | 44        | 5         |           |           |           |           | 24        |          |
| <b>Total</b>     | <b>582</b> | <b>276</b> | <b>548</b> | <b>305</b> | <b>155</b> | <b>63</b> | <b>82</b> | <b>87</b> | <b>63</b> | <b>39</b> | <b>19</b> | <b>73</b> | <b>19</b> | <b>34</b> | <b>15</b> | <b>5</b> |



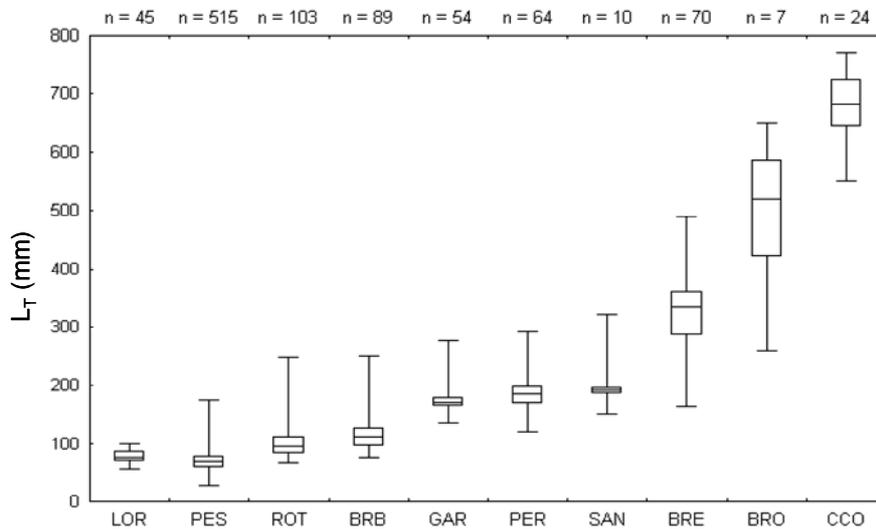
**Figure 62 : Evolution des effectifs de perche soleil capturée lors des campagnes de 2003.**



**Figure 63 : Evolution des effectifs des espèces (perche soleil exceptée) capturées lors des campagnes de 2003.**

La loche de rivière et la perche soleil sont présentes à des tailles moyennes comparables différentes des autres espèces rencontrées. Ainsi, si les loches de rivière et les perches soleils sont de taille plutôt modeste, leur longueur totale excédant rarement 90 mm, l'étendue des gammes de taille de chacune des espèces diffère nettement (Figure 64). En effet, pour la loche de rivière l'intervalle de taille est réduit ( $L_{Tmin} = 57$  mm,  $L_{Tmax} = 99$ mm) tandis que pour la perche soleil on rencontre aussi bien de petits poissons ayant tout juste passé l'hiver ( $L_{Tmin} = 28$  mm) que des spécimens correspondant aux tailles maximales rencontrées pour cette espèce dans le réservoir ( $L_{Tmax} = 175$  mm). On distingue ensuite un groupe composé du rotengle et de la brème bordelière dont la dispersion des tailles est semblable mais différent de l'ensemble des autres espèces. Ainsi les rotengles sont capturés à partir de 66 mm et jusqu'à 249 mm tandis que les brèmes bordelières le sont de 76 mm à 251 mm. Toutefois la majorité des poissons capturés pour ces deux espèces mesurent de 84 mm à 133 mm. Ces poissons sont de tailles inférieures à la majorité des gardons, perches et sandres qui composent le groupe suivant. Ces derniers présentent également des tailles maximales supérieures ( $L_{Tmax} = 276$  mm, 291 mm et 321 mm respectivement pour le gardon, la perche et le sandre). Enfin brème commune, brochet et carpe présentent des longueurs totales différentes entre eux et nettement

supérieures à celles des autres espèces. Les brèmes communes sont majoritairement de grande taille (de 288 mm à 361 mm) tout comme le sont les brochets (n = 7 ; 446 mm à 575 mm) et les carpes (n = 24) dont on remarque qu'aucun spécimen de moins de 550 mm n'est capturé en domaine littoral.

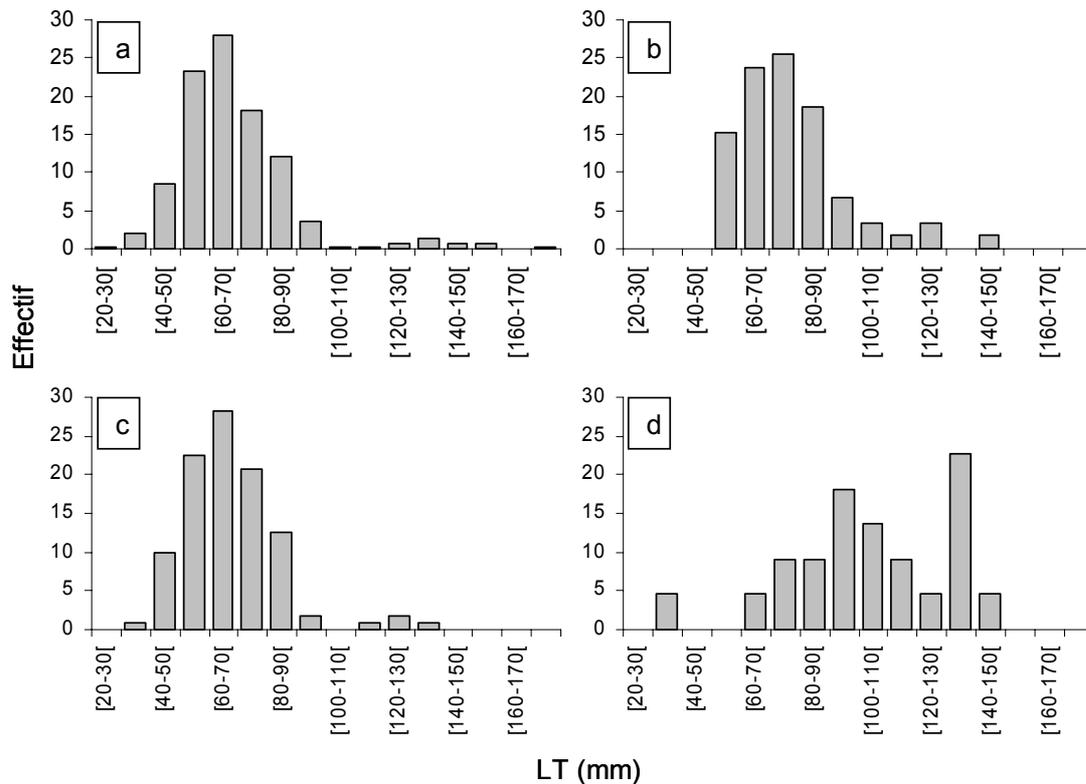


**Figure 64 : Distribution des tailles des différentes espèces capturées en domaine littoral en 2003. — : longueur totale médiane ; □ : premier (25%) et troisième (75%) quartiles ; ⊥ & ⊥ : longueur totale minimale et maximale.**

L'analyse de variance par mesures répétées réalisée sur la base des résultats de richesse taxonomique et de densité globale du peuplement indique l'absence d'effet pour le facteur d'interaction tandis qu'un effet habitat est mis en évidence ( $p \leq 0,01$  ; Tableau XXXIII<sup>1</sup>). Ainsi les habitats de forte complexité structurale (« ++ ») ont une richesse taxonomique plus élevée et sont plus densément peuplés que les habitats de faible complexité (« -- »). Cette colonisation préférentielle des habitats de plus forte complexité s'observe notamment pour la loche de rivière confinée dans ces habitats, mais également pour la brème bordelière et la carpe commune. De plus certaines espèces rares sont plus favorablement (cas du brochet et du sandre) voir uniquement (grémille et tanche) capturées dans ce type de station. La perche soleil est également mieux représentée dans les stations de type « ++ », mais fréquente aussi les autres types d'habitats semblant toutefois délaisser ceux de moindre complexité. Le rotengle est préférentiellement concentré dans les habitats complexes en avril puis fréquente des habitats plus ouverts lors de la campagne suivante de mai. La brème commune est capturée en densité plus forte dans les habitats de type « - » et le gardon y est quasi-exclusivement rencontré. Enfin la perche est la seule espèce à être d'autant plus fréquente que les habitats sont ouverts. Quelle que soit l'espèce considérée, la distribution des tailles en fonction du type d'habitat colonisé est la même, exception faite pour la perche soleil (Tableau XXXIV<sup>1</sup>). En effet pour cette dernière des différences significatives sont observées et l'on

<sup>1</sup>. Voir en annexe.

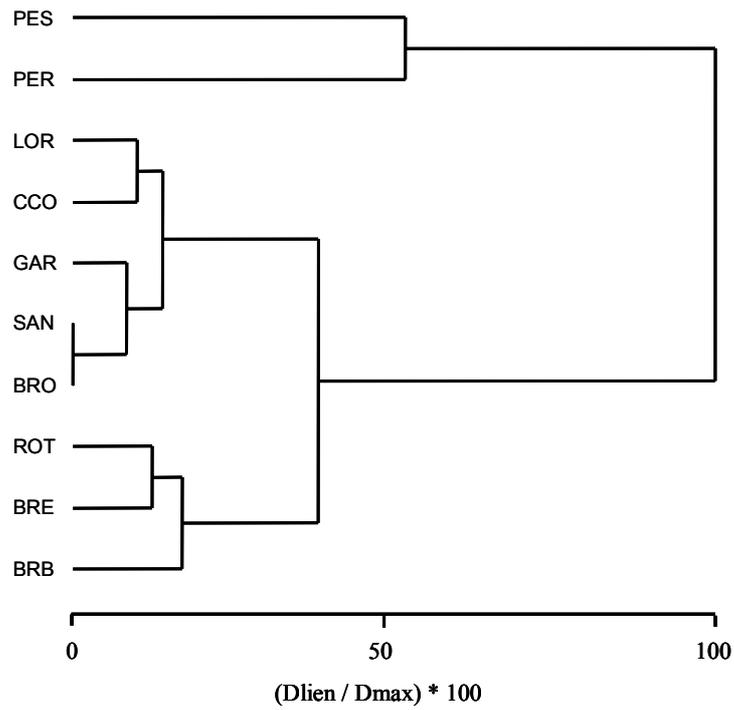
remarque particulièrement que les poissons de petite taille sont très faiblement représentés dans les habitats les plus ouverts (Figure 65).



**Figure 65 : Distribution des tailles de perche soleil capturée dans les différents types d'habitats : « ++ » (a), « + » (b), « - » (c) et « -- » (d).**

L'analyse hiérarchique en cluster permet de distinguer plusieurs groupes d'espèces (Figure 66). En premier lieu on remarque que perches et perches soleils se détachent nettement du reste du peuplement. Contrairement aux autres, ces deux espèces sont régulièrement capturées d'avril à août et occupent une grande variété d'habitats bien que leur préférence soit diamétralement opposée. Ce dernier point explique la forte distance observée sur le graphique entre ces deux espèces. Puis les brèmes et le rotengle se distinguent par leur densité en domaine littoral pendant les deux premiers mois de printemps. Enfin un dernier groupe est composé par des espèces aux captures plus occasionnelles et confinées dans un habitat spécifique, auxquelles s'ajoutent les espèces rares.

Certains poissons matures, essentiellement des mâles spermiant, sont capturés en domaine littoral. Des perches matures sont capturées au début du printemps. Le 19 mai des mâles spermiant de brème bordelière et commune, de carpe et de rotengle sont présents en rive. Enfin des perches soleils sexuellement matures sont capturées du 19 mai au 21 juillet (le cas de cette espèce est traité ultérieurement : voir chapitre III). Les brèmes communes capturées au 19 juin ont une longueur totale comprise entre 167 mm et 402 mm ; la taille minimale à maturité détectée est alors de 277 mm, taille à partir de laquelle les brèmes communes capturées lors de cette campagne sont toutes sexuellement matures.



**Figure 66 : Classification hiérarchique (distance euclidienne, méthode de Ward) des espèces capturées en rive à partir des données de densité, après transformation  $\log(x+1)$ , de l'ensemble des échantillons collectés en 2003.**

## II.2. Répartition pélagique

### II.2.1. Distribution temporelle

L'analyse factorielle des correspondances indique qu'il n'y a pas de distinction marquée entre les années, les saisons ou les stations sur la base de la composition spécifique en poissons de plus d'un hiver (Figure 67). En effet les espèces prépondérantes (Brèmes, gardon et sandre) sont toutes au centre du plan factoriel ce qui révèle une homogénéité de composition pour les échantillons collectés. L'analyse discriminante inter-année permet tout de même de préciser l'évolution chronologique du peuplement ichthyique qui sur l'axe F1 (51,72 % d'inertie ; les deux premiers facteurs expliquent 73,24 % de la variabilité totale) distingue les espèces présentes lors des premières campagnes de pêche (de 1991 à 1996) et qui ont décliné (cas de la perche) voir disparu (cas de la tanche) depuis, des espèces émergentes (sandre et brème bordelière notamment) dont la biomasse est prépondérante dans le peuplement actuel. La tanche n'étant capturée au maximum qu'à un exemplaire par unité d'effort, celle-ci ne fera pas l'objet d'analyse ultérieure. Cependant, son cas reste intéressant puisque malgré sa disparition dans les captures aux filets maillants verticaux depuis 1996, elle est toujours signalée par les pêches en rive et sa reproduction est même constatée. La carpe commune n'étant capturée au maximum qu'à un exemplaire par unité d'effort, celle-ci ne fera pas l'objet d'analyse ultérieure. Toutefois, son cas reste intéressant puisque malgré une faible représentation dans les captures réalisées aux filets maillants verticaux (due à un problème de sélectivité), les résultats de pêche halieutique attestent de la forte biomasse qu'elle représente.

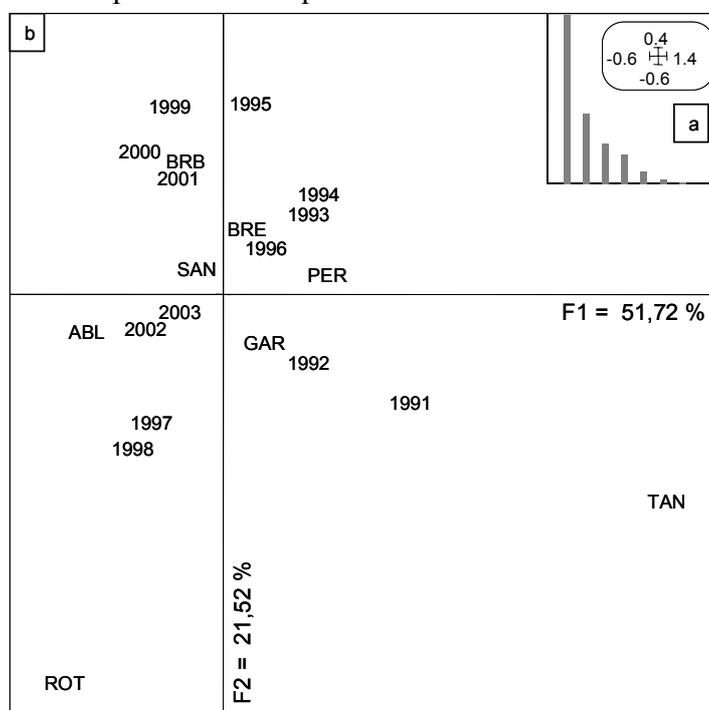


Figure 67 : AFC discriminante inter-année pour l'ensemble des campagnes réalisées aux filets maillants verticaux suivant le même effort de pêche (6 mailles x 4 stations x 2 saisons) de 1991 à 2003. Valeurs propres (a) ; Carte factorielle des années et positionnement des espèces sur le plan factoriel F1 x F2 (b).

## II.2.2. Distribution spatiale

Aussi bien pour le peuplement global que pour chaque espèce, le facteur « année » ne crée pas d'interaction significative, excepté dans deux cas particuliers (Tableau XXXV<sup>1</sup>). Premièrement, la tanche disparaît des captures après 1996 donc l'effet « date » discrimine une période de présence d'une période d'absence. A une exception près les tanches sont toutes capturées lors des campagnes estivales et plus des deux tiers sont prises en zones peu profondes ; tous ces poissons sont de grande taille ( $L_{Tmoy} = 405 \pm 43$  mm). Compte tenu de son histoire particulière et de la faiblesse des effectifs capturés ( $n = 18$ ) la tanche ne fera pas l'objet d'analyses plus approfondies. Deuxièmement, concernant le gardon, l'interaction « année\*domaine » significative est uniquement due à son absence du domaine peu profond en 1999 puisque si l'on supprime cette année de l'analyse on n'observe plus de différence pour ce facteur. Comme nous souhaitons nous intéresser non pas à la dynamique des populations mais à leur répartition, les années seront considérées comme étant des réplicats.

Ainsi l'analyse de variance inter-saison et inter-station de la biomasse capturée est réalisée (Tableau XXXVI<sup>1</sup>). L'absence d'interaction significative entre le facteur « saison » et le facteur « station » indique que pour l'ensemble des stations considérées, la tendance évolutive de la biomasse est identique d'une saison à l'autre. Ceci permet d'étudier séparément les effets de chacun des facteurs. Entre les captures estivales et automnales, la biomasse de la majorité des espèces (ablette, brèmes, gardon, rotengle et sandre) est sensiblement équivalente. Seule la perche présente une biomasse variable entre les saisons à la faveur de l'été ( $p < 0,01$ ). La distribution stationnelle révèle que la biomasse de gardon, de rotengle et de sandre est répartie de façon équitable entre les quatre stations. A l'inverse, des différences significatives ( $p < 0,01$ ) existent dans la répartition de l'ablette, des brèmes et de la perche. En effet, pour l'ablette les stations appartenant au même domaine (peu profond : 1 et 4 ; profond : 2 et 3) ne présentent pas de différence entre elles tandis qu'elles diffèrent des stations de l'autre domaine. Lorsqu'elle est capturée au cours d'une campagne de pêche, l'ablette est essentiellement concentrée dans les stations les plus profondes où sa biomasse est comparable tandis qu'elle est rare dans les stations peu profondes. La biomasse de brème bordelière est significativement ( $p < 0,05$ ) plus faible en station 4 que dans l'ensemble des autres stations où aucune différence n'est détectée. Concernant la brème commune, la biomasse récoltée en station 4 est plus faible qu'en domaine pélagique profond tandis qu'elle est plus forte en station 2 qu'en domaine pélagique peu profond. Les stations appartenant au même domaine ont une biomasse équivalente. Enfin la biomasse de perche en station 4 est significativement ( $p < 0,01$ ) plus importante qu'en station 3 et semble également plus importante que partout ailleurs même si les différences ne sont pas significatives.

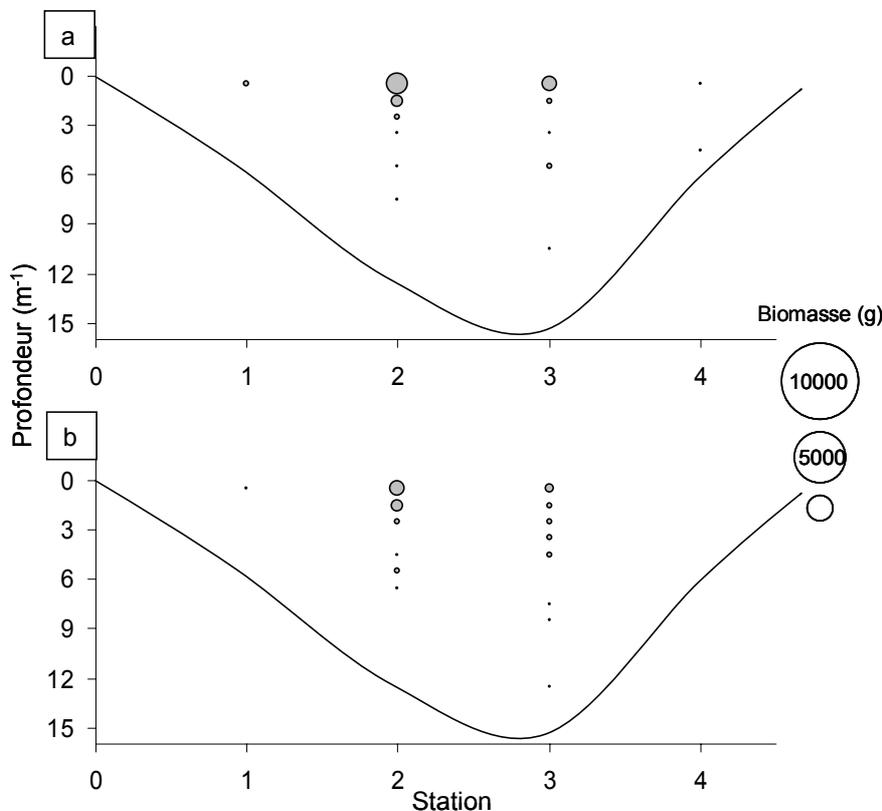
Afin d'apprécier au mieux la distribution verticale des diverses espèces, aussi bien à l'échelle des stations que des saisons, il est nécessaire dans un premier temps d'estimer la variabilité

---

<sup>1</sup>. Voir en annexe.

inter-annuelle de la profondeur moyenne pour chacune des espèces. Ceci est réalisé à l'aide d'une ANOVA au seuil de significativité de 5 % et de test *post hoc* de Tuckey au seuil de significativité de 1 %. Les facteurs d'interaction « année\*saison » ou « année\*station » indiquent alors si la répartition verticale saisonnière ou stationnelle des poissons suit chaque année le même schéma d'organisation. Si cette variabilité est jugée négligeable, il est alors possible de regrouper l'ensemble des données obtenues pour une espèce afin de définir et comparer sa profondeur moyenne de capture entre les stations et entre les saisons. Toutefois, compte tenu de l'irrégularité et de la faiblesse des effectifs d'ablette, de perche et de rotengle capturés, il est impossible de tester la variabilité inter-annuelle pour ces espèces et la profondeur moyenne de capture pour une station et une saison donnée est alors estimée directement sur la base de l'ensemble des données disponibles.

Ainsi pour l'**ablette**, le facteur d'interaction n'étant pas significatif, il est possible d'étudier chaque effet indépendamment (Tableau XXXVII<sup>1</sup>). En domaine pélagique profond où la quasi-totalité des ablettes évoluent, il n'y a pas de différence de répartition verticale entre les stations (Figure 68) ; les poissons sont proches de la surface (Pm2 = 1,7 m et Pm3 = 2,6 m). Les ablettes du groupe 1+ conservent la même répartition horizontale et verticale acquise par les jeunes de l'année en domaine pélagique. Par contre, l'analyse met en évidence un effet saison ( $p < 0,05$ ) puisque les poissons sont significativement plus en profondeur en automne (Pm = 2,6 m) qu'en été (Pm = 1,5 m).



<sup>1</sup>. Voir en annexe.

**Figure 68 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse d'ablette capturée lors des campagnes estivales (a) et automnales (b) aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003. La dernière valeur de biomasse non renseignée dans la figure correspond à : 1000 g.**

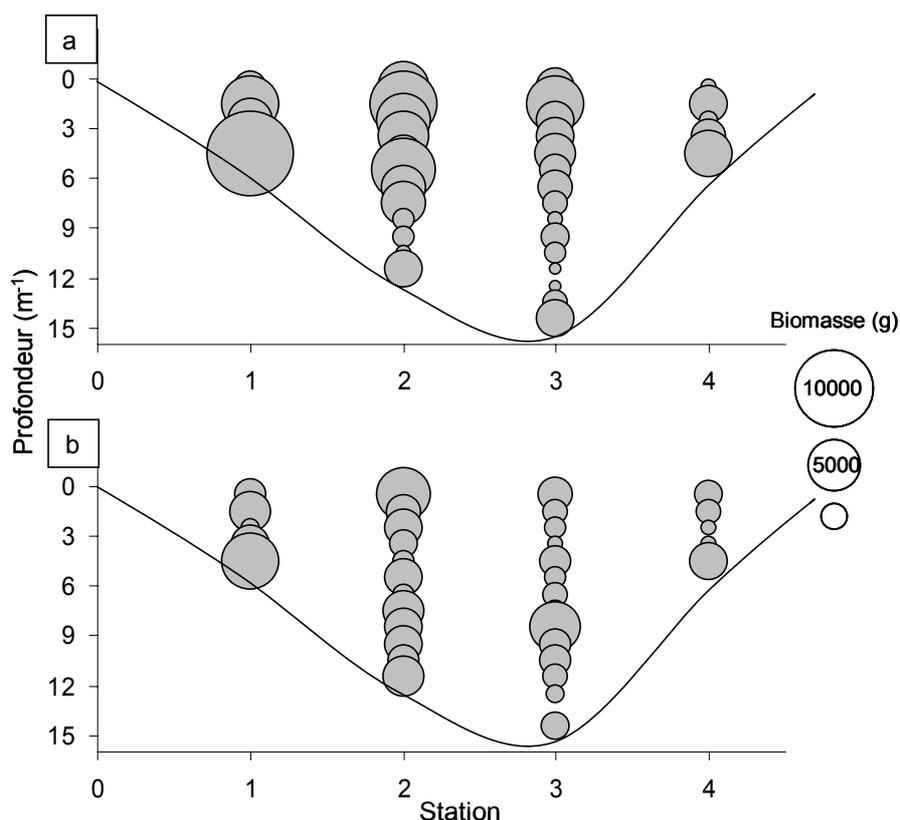
Pour la **brème bordelière**, une interaction « année\*saison » non significative indique que l'effet saison observé est vérifié pour une majorité de campagnes (Tableau XXXVIII<sup>1</sup>). C'est le cas en domaine peu profond (station 1 et 4) où les poissons sont plus en profondeur en été ( $Pm1 = 3,2$  m et  $Pm4 = 3,3$  m) qu'en automne ( $Pm1 = 2,9$  m et  $Pm4 = 2,9$ ) et également en station 2 où la situation inverse est constatée ( $Pm = 4,6$  m et  $5,9$  m respectivement pour l'été et l'automne ; Figure 69). Le facteur d'interaction est significatif en station 3, indiquant une répartition verticale aléatoire des poissons, combien même la tendance générale est à une distribution plus en profondeur à l'automne ( $Pm = 4,8$  m et  $7,3$  m pour l'été et l'automne respectivement) tout comme en station 2.

En automne, l'interaction « année\*station » non significative indique que l'effet station est vérifié pour une majorité de campagnes. Ainsi, les brèmes bordelières fréquentent régulièrement les mêmes profondeurs moyennes en domaine peu profond ( $Pm = 2,9$  m) tandis qu'elles sont significativement plus en profondeur quand les fonds augmentent ( $Pm = 5,9$  m et  $7,3$  m respectivement en station 2 et 3). Ceci ne peut être affirmé en été puisque l'interaction est significative. Toutefois les constatations faites à partir des résultats globaux indiquent que les poissons vivent à des profondeurs comparables dans les stations appartenant au même domaine et ont tendance à se positionner légèrement plus en profondeur dans les stations profondes ( $Pm2 = 4,6$  m et  $Pm3 = 4,8$  m) que dans les stations peu profondes ( $Pm1 = 3,2$  m et  $Pm4 = 3,3$  m). Les brèmes bordelières du groupe 1+ conservent une répartition verticale identique à celle observée pour les jeunes de l'année, exception faite de la station 2 où les spécimens plus âgés sont légèrement plus en profondeur ( $p < 0,01$  ;  $Pm = 4,3$  m et  $5,9$  m respectivement pour les jeunes de l'année et les poissons du groupe 1+).

L'interaction « saison\*station » significative confirme qu'en fonction de la station, les variations saisonnières de répartition verticale diffèrent. Tandis qu'en zone peu profonde, les poissons sont plus en profondeur en été la situation inverse est constatée en zone profonde.

---

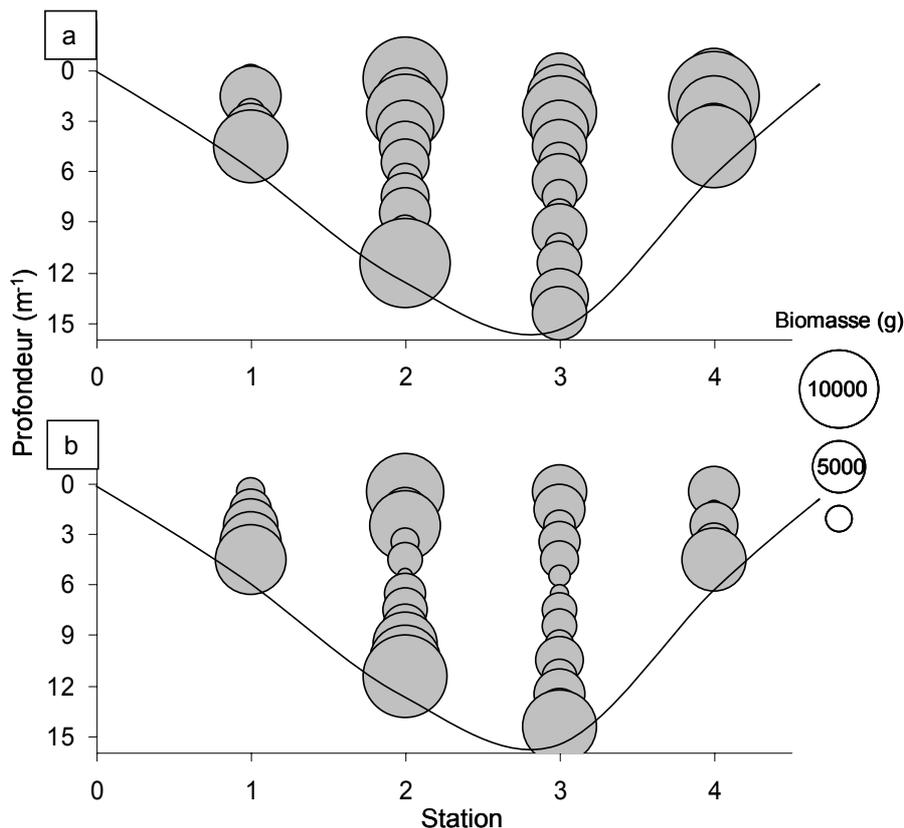
<sup>1</sup>. Voir en annexe.



**Figure 69 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de brème bordelière capturée lors des campagnes estivales (a) et automnales (b) aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**

Pour la **brème commune** (Tableau XXXIX<sup>1</sup>), le facteur d'interaction « année\* saison » est significatif pour toutes les stations, exceptée la station 1 où la répartition verticale des poissons est similaire été ( $P_m = 3,1$  m) comme automne ( $P_m = 3,1$  m). Le facteur d'interaction « année-station » est quant à lui significatif pour chacune des deux saisons. Malgré la variabilité inter-annuelle, la tendance générale indique qu'en station 4 la répartition verticale des poissons est similaire à celle de la station 1, été ( $P_m = 2,6$  m) comme automne ( $P_m = 3$  m). En domaine pélagique profond, les poissons sont plus en profondeur en automne ( $P_m = 6,5$  m et  $8,9$  pour 2 et 3 respectivement) qu'en été ( $P_m = 5,1$  m et  $5,5$  pour 2 et 3 respectivement) quelle que soit la station. Comme pour la brème bordelière, les poissons sont en moyenne capturés plus en profondeur dans cette zone qu'en domaine peu profond et seulement en automne les poissons sont d'autant plus en profondeur que la station est profonde (Figure 70). De la même façon, les poissons du groupe 1+ conservent une répartition verticale identique à celle observée pour les jeunes de l'année, excepté en station 2 où les spécimens plus âgés sont légèrement plus en profondeur ( $p < 0,01$  ;  $P_m = 3,2$  m et  $6,5$  m pour les jeunes de l'année et les poissons du groupe 1+ respectivement).

<sup>1</sup>. Voir en annexe.

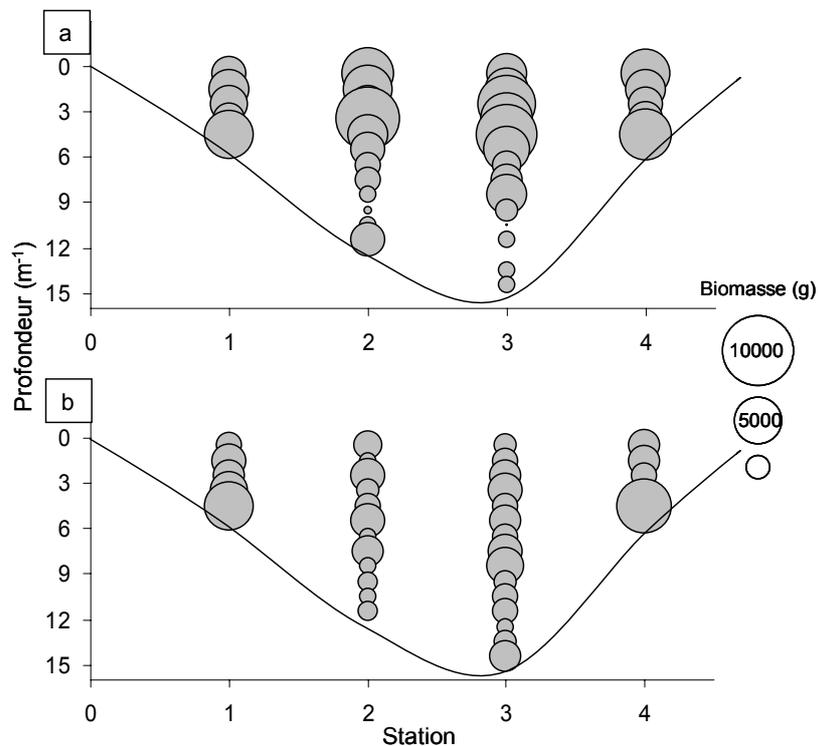


**Figure 70 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de brème commune capturée lors des campagnes estivales (a) et automnales (b) aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**

Pour le **gardon**, le facteur d'interaction « année-saison » est significatif pour toutes les stations, exceptée la station 4 où les poissons se répartissent plus en profondeur en automne ( $P_m = 3,1$  m) qu'en été ( $P_m = 2,3$  m). Malgré la variabilité inter-annuelle, la tendance générale indique que, tout comme en station 4, la profondeur moyenne de capture du gardon dans chacune des autres stations est plus importante en automne qu'en été (Tableau XL<sup>1</sup> ; Figure 71). Le facteur d'interaction « année-station » est quant à lui significatif en été uniquement. Ainsi en automne, les poissons sont significativement plus en profondeur dans les stations du domaine pélagique profond ( $P_{m2} = 5,3$  m et  $P_{m3} = 6,7$  m) que dans le domaine peu profond ( $P_{m1} = 3,2$  m et  $P_{m4} = 3,1$  m) ; il n'y a pas de différence entre les stations appartenant au même domaine. Une tendance identique est observée au cours de l'été, les écarts entre les stations étant plus faibles. Ainsi, les gardons du groupe 1+ conservent une répartition verticale identique à celle observée précédemment chez les jeunes de l'année, excepté en station 4 où les jeunes poissons sont nettement plus en surface quelle que soit la saison ( $p < 0,01$  ; en automne par exemple,  $P_m = 1,2$  m et  $3,1$  m respectivement pour les jeunes de l'année et les poissons du groupe 1+). L'absence d'interaction « saison-station » significative confirme que quelle que soit la station, les variations saisonnières de répartition

<sup>1</sup>. Voir en annexe.

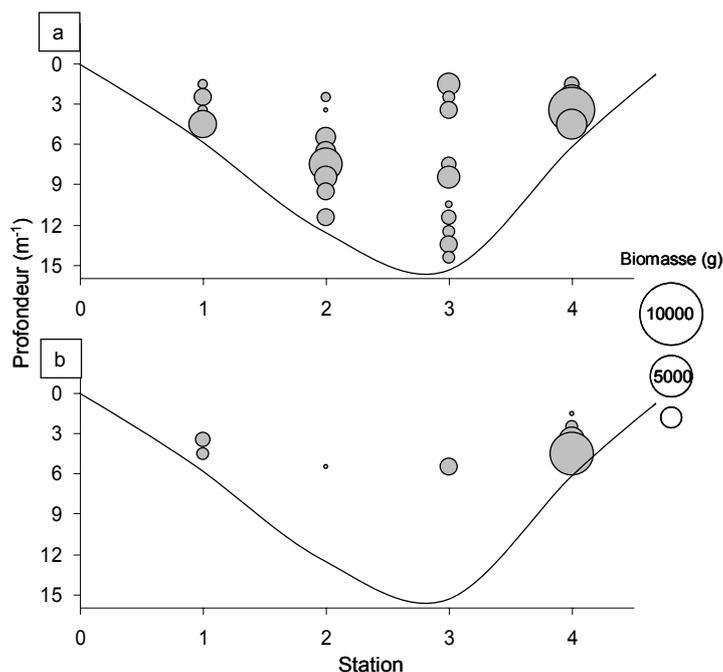
verticale sont identiques ; les poissons étant systématiquement plus en profondeur en automne qu'en été.



**Figure 71 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de gardon capturée lors des campagnes estivales (a) et automnales (b) aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**

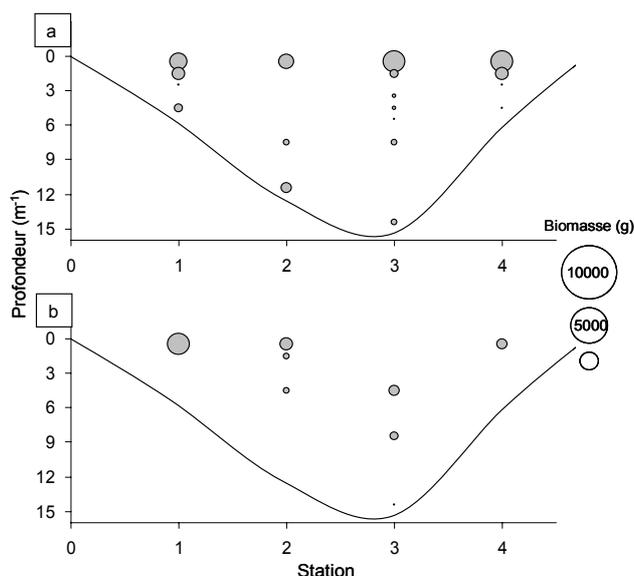
La **perche** disparaît des captures automnales en station 1, 2 et 3 pour se concentrer en station 4 où aucune variation saisonnière de répartition verticale n'est constatée ( $P_m = 3,3$  m et  $3,9$  m en été et en automne respectivement ; Tableau XLI<sup>1</sup> ; Figure 72). L'analyse des captures estivales indique que la perche est capturée à des profondeurs comparables en domaine peu profond ( $P_{m1} = 3,2$  m et  $P_{m4} = 3,3$  m) mais elle est pêchée significativement d'autant plus en profondeur que la bathymétrie augmente ( $P_{m2} = 7,4$  m et  $P_{m3} = 10,7$  m ; Figure 72). On constate alors, qu'en été, les perches du groupe 1+ sont significativement plus en profondeur que les jeunes de l'année, notamment dans les stations du domaine profond ( $p < 0,01$ ). En automne, toutes les perches se concentrent au fond de la station 4. Enfin on remarque tout particulièrement qu'aucune perche n'est capturée dans le premier mètre sous la surface et ce quelle que soit la station et la saison.

<sup>1</sup>. Voir en annexe.



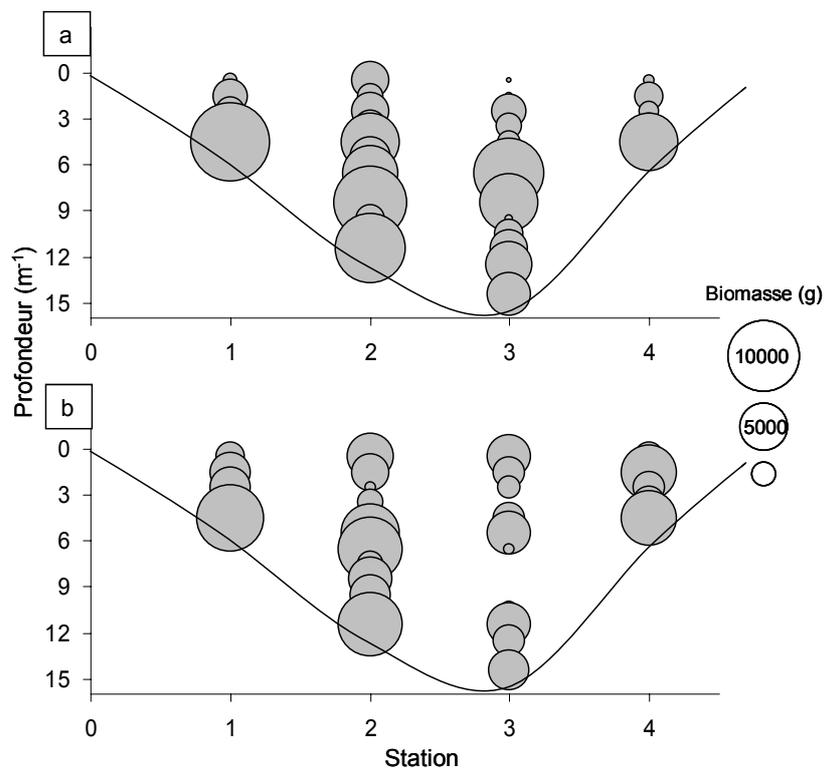
**Figure 72 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de perche capturée lors des campagnes estivales (a) et automnales (b) aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**

En été la répartition verticale du **rotengle** est identique dans l'ensemble des stations ( $0,9\text{ m} < P_m < 1,8\text{ m}$ ). C'est également le cas en automne, les poissons étant situés à une profondeur comparable à celle relevée en été, excepté en station 3 où les poissons sont plus en profondeur. Cependant la biomasse automnale très faible de rotengle en domaine pélagique témoigne surtout de la faible fréquentation de cette zone à cette période de l'année (Figure 73). Bien que rares, les jeunes de l'année présentaient déjà une répartition similaire à celle de leurs congénères plus âgés.



**Figure 73 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de rotengle capturée lors des campagnes estivales (a) et automnales (b) aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**

Enfin pour le **sandre**, les facteurs d'interaction ne sont jamais significatifs et l'étude des effets séparés révèle alors l'absence d'effet « saison » ; les poissons étant à des profondeurs comparables été comme automne quelle que soit la station (Tableau XLII<sup>1</sup>). Par contre l'analyse révèle l'existence d'un effet « station » qui se caractérise par une répartition verticale similaire en domaine peu profond et des poissons parfois plus en profondeur dans les stations les plus profondes (Figure 74). Eté comme automne, les sandres montrent une affinité plus grande pour le fond notamment en domaine pélagique peu profond. Les sandres du groupe 1+ conservent ainsi une répartition verticale identique à celle acquise par les jeunes de l'année.



**Figure 74 : Répartition verticale et stationnelle de la biomasse de sandre capturée lors des campagnes estivales (a) et automnales (b) aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003.**

À présent il est possible de comparer la répartition verticale des différentes espèces. En station 1, le fait que le facteur d'interaction « année\*espèce » ne soit significatif ni en été ni en automne indique que les espèces adoptent systématiquement le même schéma d'organisation verticale les unes par rapport aux autres. En été, ablettes et rotengles occupent une profondeur moyenne comparable ( $P_m = 0,5$  et  $0,9$  m pour l'ablette et le rotengle respectivement), significativement plus en surface que l'ensemble des autres espèces (Tableau XLIII<sup>1</sup>). Ces dernières fréquentent les mêmes profondeurs, exceptés les gardons ( $P_m = 2,4$  m) et les

<sup>1</sup>. Voir en annexe.

sandres ( $P_m = 3,8$  m) dont la répartition verticale diffère significativement ( $p < 0,01$ ) ; le sandre étant plus en profondeur que le gardon. En automne, l'ablette et la perche sont absentes des captures en station 1 et seul le rotengle demeure significativement plus en surface ( $P_m = 0,5$  m) que brèmes, gardons et sandres qui partagent le même espace ( $2,9$  m  $< P_m < 3,8$  m). En station 4, les espèces s'organisent de la même façon en automne quelle que soit l'année mais en été quelques différences sont observées. D'une manière générale en été, le rotengle est, significativement, plus en surface ( $P_m = 0,9$  m) que la majorité des autres espèces y compris le gardon même si aucune différence significative n'est observée entre ces deux espèces (Tableau XLIV<sup>1</sup>). Brèmes, gardons, perches et sandres fréquentent des profondeurs comparables ( $2,3$  m  $< P_m < 4$  m), sauf le sandre ( $P_m = 4$  m) pêché plus en profondeur que le gardon ( $P_m = 2,3$  m). En automne seul le rotengle ( $P_m = 0,5$  m) est situé plus en surface que l'ensemble des autres espèces qui se répartissent verticalement de façon comparable ( $2,9$  m  $< P_m < 3,9$  m).

Bien qu'il existe des variations inter-annuelles de positionnement des espèces en station 2, la tendance générale indique qu'un effet « espèce » s'observe été comme automne (Tableau XLIV<sup>1</sup>). Ainsi, quelle que soit la saison, ablettes et rotengles sont situés plus en surface ( $1,4$  m  $< P_m < 1,8$  m en été,  $1,3$  m  $< P_m < 2$  m en automne) que gardons, brèmes et sandres qui partagent un même espace plus profond ( $4,1$  m  $< P_m < 5,1$  m,  $5,3$  m  $< P_m < 6,5$  m en automne). La perche ( $P_m = 7,3$  m), capturée uniquement l'été, est significativement plus en profondeur que l'ensemble des espèces présentes.

En station 3 (Tableau XLIV<sup>1</sup>), la tendance générale estivale montre que l'ablette et le rotengle sont les plus proches de la surface ( $P_m = 1,7$  m et  $1,9$  m respectivement) suivis par un groupe composé des brèmes et du gardon ayant une répartition verticale comparable ( $4,7$  m  $< P_m < 5,5$  m). Les sandres sont significativement plus en profondeur ( $P_m = 7,8$  m) et les perches sont en majorité encore plus profondément installées ( $P_m = 10,6$  m).

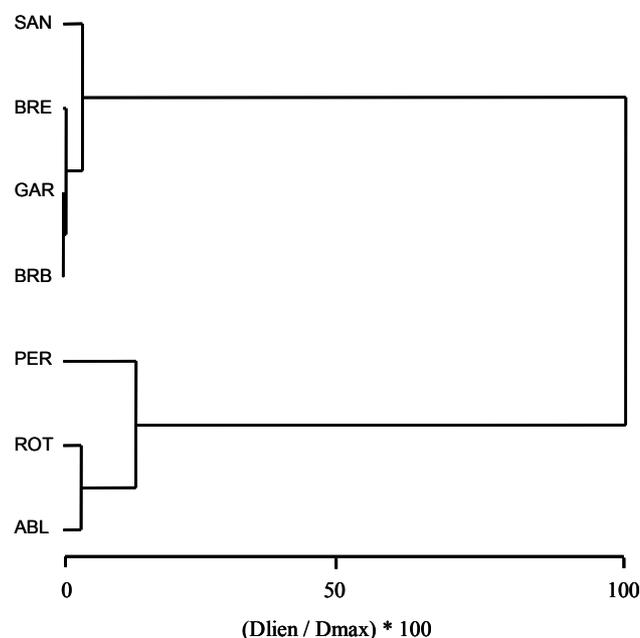
L'analyse des résultats acquis de juillet 1992 à avril 1993 permet d'évaluer les variations d'activité nyctémérale. Les facteurs d'interaction avec la campagne ne sont jamais significatifs ce qui signifie que les tendances observées sont les mêmes pour chaque campagne. La perche est capturée presque exclusivement en journée quel que soit le domaine alors que les brèmes sont plus abondantes de nuit que de jour. Le sandre est le seul à présenter une interaction significative entre le domaine et le nyctémère, ce qui signifie que son abondance n'évolue pas de la même façon entre le jour et la nuit dans les différents domaines : en zone profonde la fréquentation est la même de jour comme de nuit tandis qu'en zone peu profonde les poissons sont plus abondants la nuit. Enfin le gardon, est présent de jour comme de nuit en effectifs comparables et ce quel que soit le domaine. En période estivale, les effectifs de gardon sont suffisants de jour comme de nuit quelle que soit la station

---

<sup>1</sup>. Voir en annexe.

afin de comparer la répartition verticale dans les diverses situations (Tableau XLV.<sup>1</sup>). Ainsi, en station 1, 3 et 4 il n'y a pas de différence entre la profondeur moyenne des gardons le jour et la nuit bien que les poissons vivent légèrement plus en surface la nuit. Cette dernière observation est également réalisée en station 2 mais cette fois de façon significative ( $p < 0,01$ ).

L'analyse hiérarchique en cluster (Figure 75) sur la base des résultats de capture tenant compte à la fois de la position du poisson dans le plan d'eau (station et profondeur) et de la saison d'échantillonnage, permet de distinguer un groupe d'espèces à distribution spatio-temporelle marquée (ablette, rotengle et perche) d'un groupe dont la distribution est plus dispersée (brèmes, gardon et sandre). En effet l'ablette est concentrée en surface dans les stations pélagiques profondes (Figure 68). Le rotengle est également concentré en surface mais présent dans l'ensemble des stations (Figure 73). La perche est présente quelle que soit la station en été mais plutôt en profondeur bien que pouvant coloniser l'ensemble de la colonne d'eau excepté le premier mètre sous la surface ; en automne les poissons se concentrent au fond de la station 4 (Figure 72). La biomasse globale d'ablette, de rotengle et de perche est également plus importante en été qu'en automne. Les brèmes, le gardon et le sandre sont également présents avec une biomasse plus importante en été. Mais, quelle que soit la saison, ces poissons se répartissent de la surface au fond dans l'ensemble des stations même si, par exemple l'été, le gardon est peu présent au fond des stations les plus au large et le sandre privilégie le fond en domaine peu profond (Figure 74).

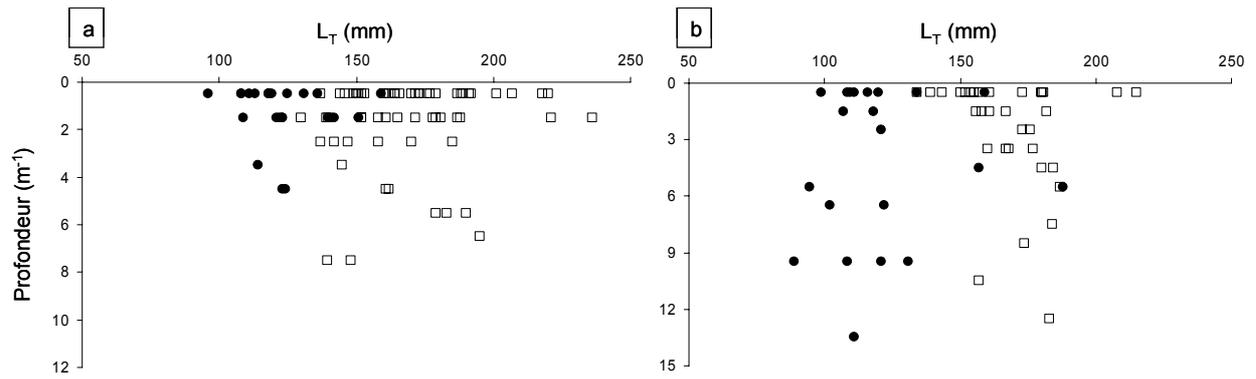


**Figure 75 : Classification hiérarchique (distance euclidienne, méthode de Ward) des espèces majoritaires réalisée à partir des données de biomasse, après transformation  $\log(x+1)$ , de l'ensemble des échantillons réalisés toutes campagnes confondues.**

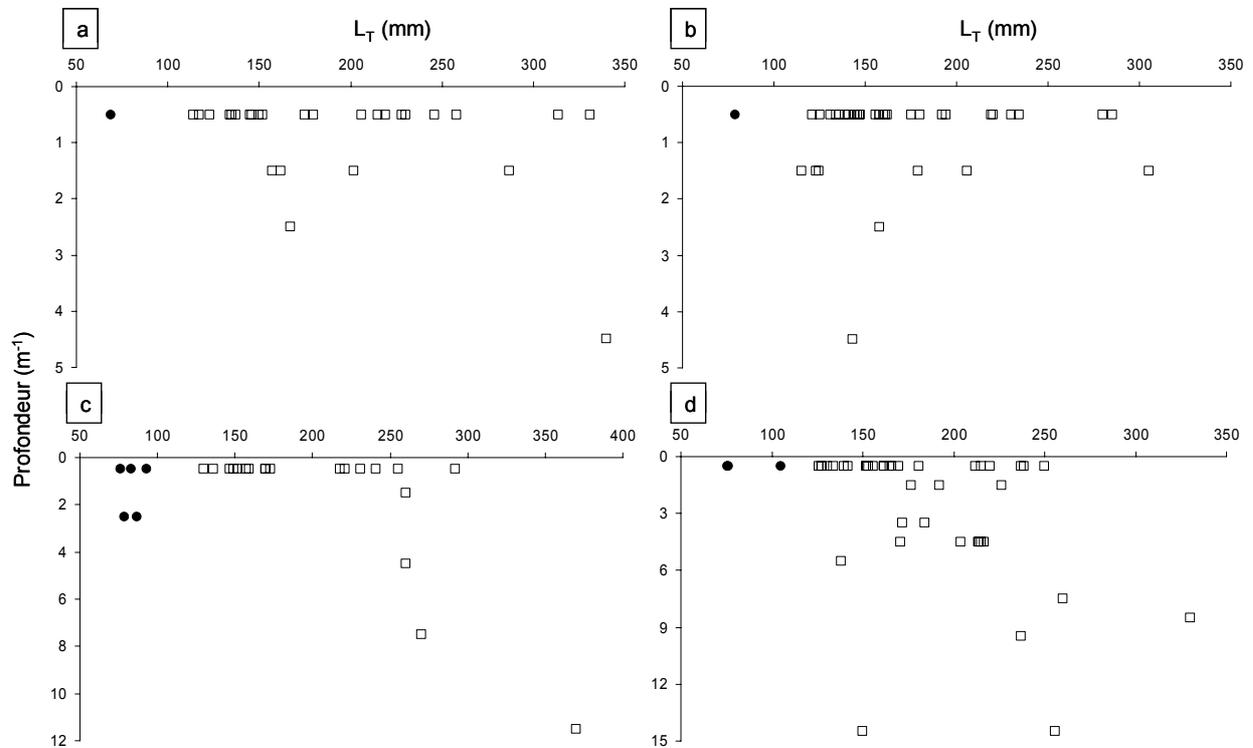
<sup>1</sup>. Voir en annexe.

Le regroupement des données d'occupation de l'espace lacustre en domaine pélagique de l'ensemble des cohortes (groupe 0 et groupe 1+) permet de tester l'hypothèse d'une relation entre la répartition verticale d'une espèce et la longueur totale des poissons. Dans l'ensemble des stations prospectées, ablettes et rotengles sont concentrés en surface quelle que soit leur taille (Figure 76 & 77). De même, les sandres se répartissent verticalement indépendamment de leur taille et occupent, dès les tailles minimales ( $L_{Tmin} = 59$  mm), l'ensemble de la colonne d'eau quelle que soit la profondeur de la station (Figure 78). Dans les stations peu profondes, il n'y a pas de relation entre la profondeur de capture et la taille des poissons, quelle que soit l'espèce considérée. Brèmes et gardons sont distribuées de la surface au fond indépendamment de leur taille (Figure 79, 80 & 81). Seule la perche présente une distribution remarquable puisque seuls des jeunes de l'année d'une taille maximale de 120 mm sont présents dans le premier mètre sous la surface (Figure 82). Cette observation est également vérifiée en domaine pélagique profond, où les jeunes perches de l'année sont concentrées dans les cinq premiers mètres tandis que les poissons plus âgés sont généralement capturés au-delà de cette zone (Figure 82.c & d). Pourtant, en station 3, par exemple, seuls 17 mm séparent les perches de l'année de longueur totale maximale des plus petits poissons du groupe 1+, ce qui laisse supposer que la répartition verticale en profondeur dépend plus de l'âge que de la taille chez la perche. Enfin, brèmes et gardons ne colonisent les trois derniers mètres des stations pélagiques profondes qu'à partir d'une longueur totale minimale de 120 mm environ.

L'analyse hiérarchique en cluster utilisant les données combinées des jeunes de l'année et des poissons du groupe 1+ permet de mettre en évidence les associations d'espèces à un stade de développement donné ayant une stratégie comparable d'occupation de l'espace lacustre. Les données tiennent compte de la position du poisson dans le plan d'eau (station et profondeur) et chaque saison d'échantillonnage est observée successivement afin de suivre l'évolution des associations d'espèces. En période estivale (Figure 83.a), les ablettes et les rotengles du groupe 1+ ainsi que les jeunes perches de l'année forment un groupe bien distinct du reste du peuplement. Ce groupe se différencie sur la base de la répartition verticale des espèces qui le composent puisque ces poissons sont tous concentrés en surface ; entre 0 et 3 m pour l'ablette et le rotengle et entre 0 et 5 m pour les jeunes perches. L'autre groupe est constitué de poissons occupant l'ensemble de l'espace lacustre ; équitablement pour les brèmes, gardons et sandres du groupe 1+ tandis que les perches du groupe 1+ ainsi que les jeunes gardons et sandres occupent plus favorablement certaines stations. En automne (Figure 83.b), les brèmes, gardons et sandres du groupe 1+ conservent une répartition homogène dans l'ensemble de l'espace lacustre et constituent ainsi un groupe distinct. Un second groupe est constitué des jeunes brèmes et gardons de l'année, capables d'occuper l'ensemble de l'espace lacustre mais plus abondantes dans certaines stations. Enfin, on remarque des associations d'espèces confinées dans un secteur précis de l'espace lacustre ; les perches, quelle que soit leur stade de développement, se regroupent en station 4 tandis que les ablettes et les rotengles sont toujours concentrés en surface.



**Figure 76 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des ablettes capturées sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 2 (a ; n = 87) et 3 (b ; n = 56). ● : jeunes de l'année ; □ : poissons d'un an et plus.**



**Figure 77 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des rotengles capturés sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 1 (a ; n = 28), 2 (b ; n = 39), 3 (c ; n = 25) et 4 (d ; n = 45). ● : jeunes de l'année ; □ : poissons d'un an et plus.**

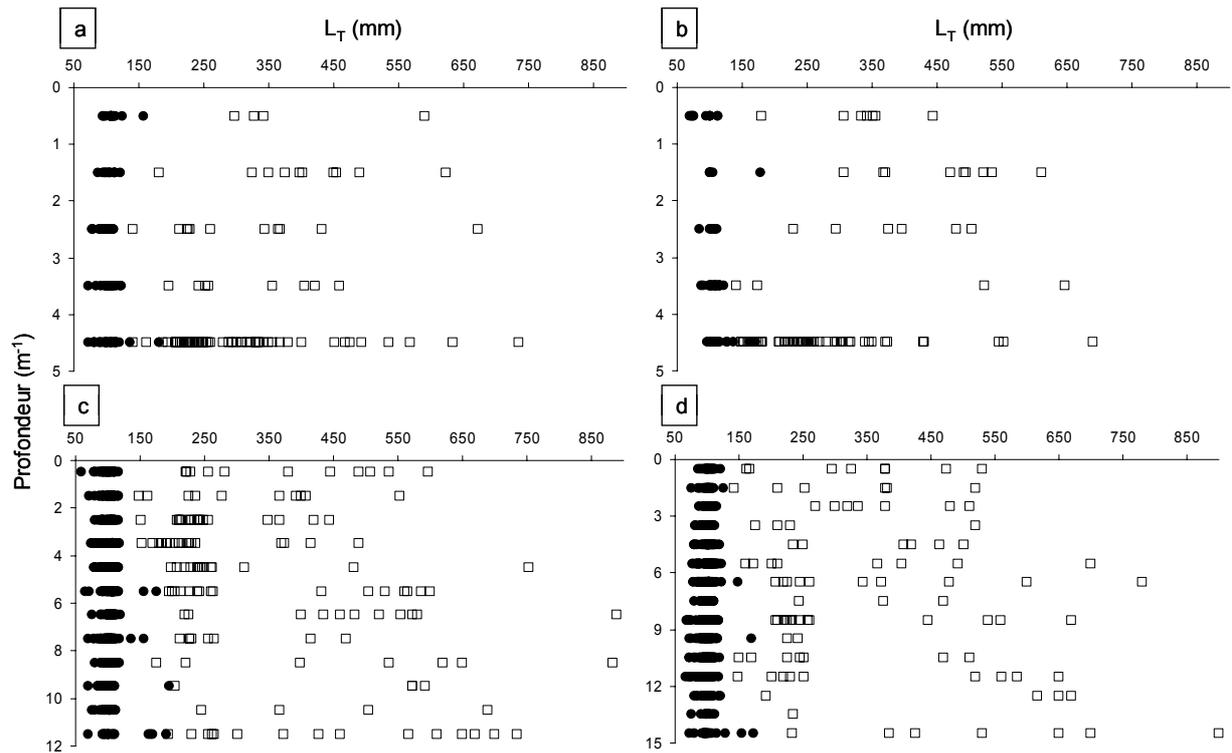


Figure 78 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des sandeans capturés sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 1 (a ; n = 243), 2 (b ; n = 228), 3 (c ; n = 1494) et 4 (d ; n = 924). ● : jeunes de l'année ; □ : poissons d'un an et plus.

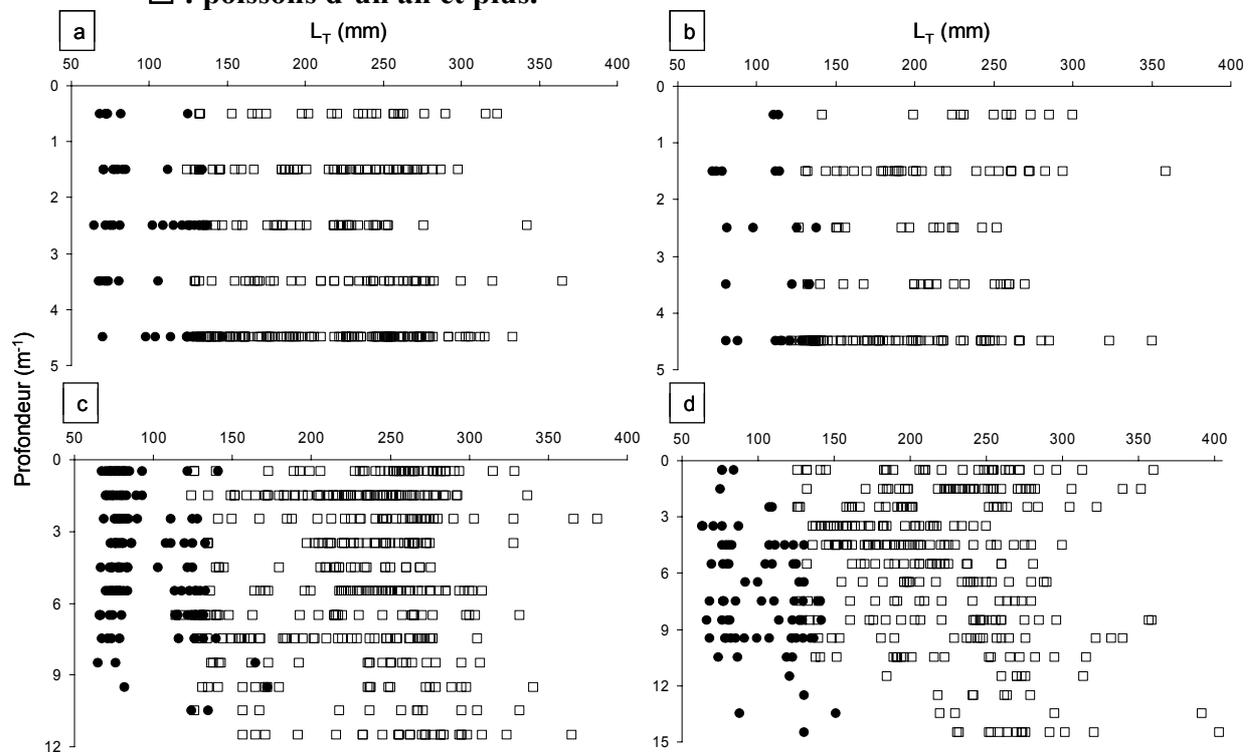
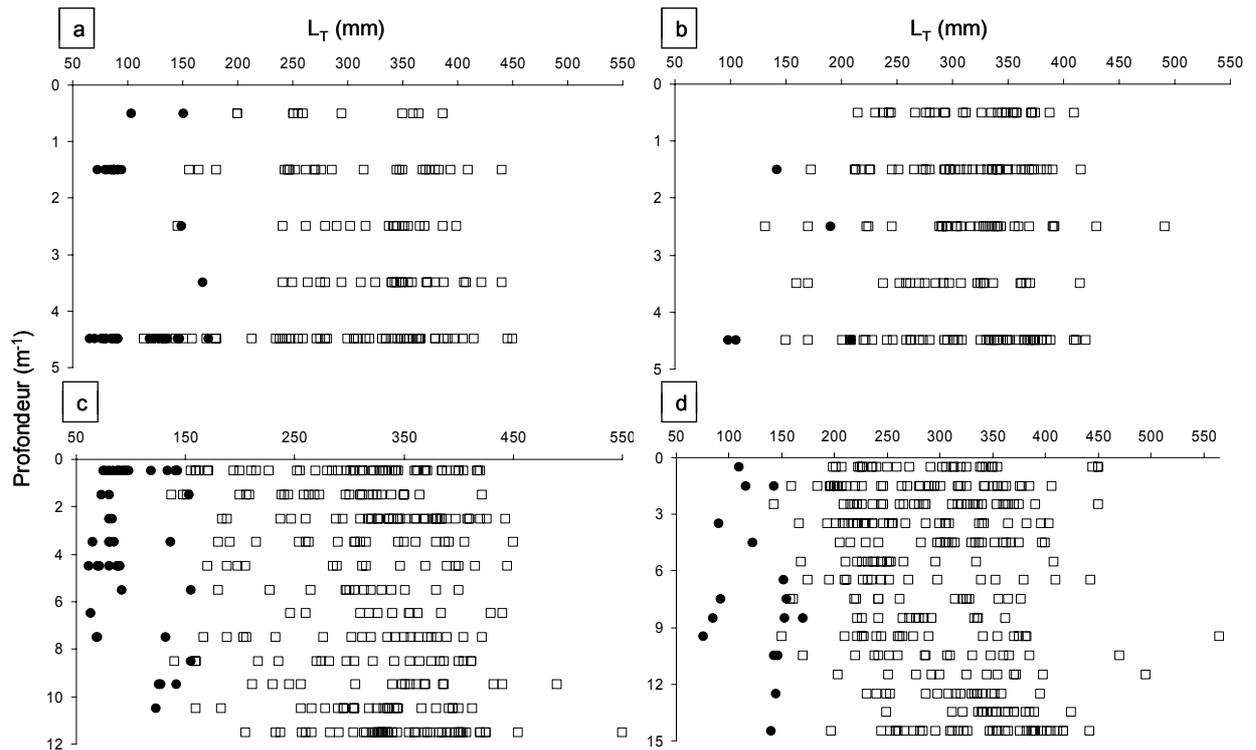
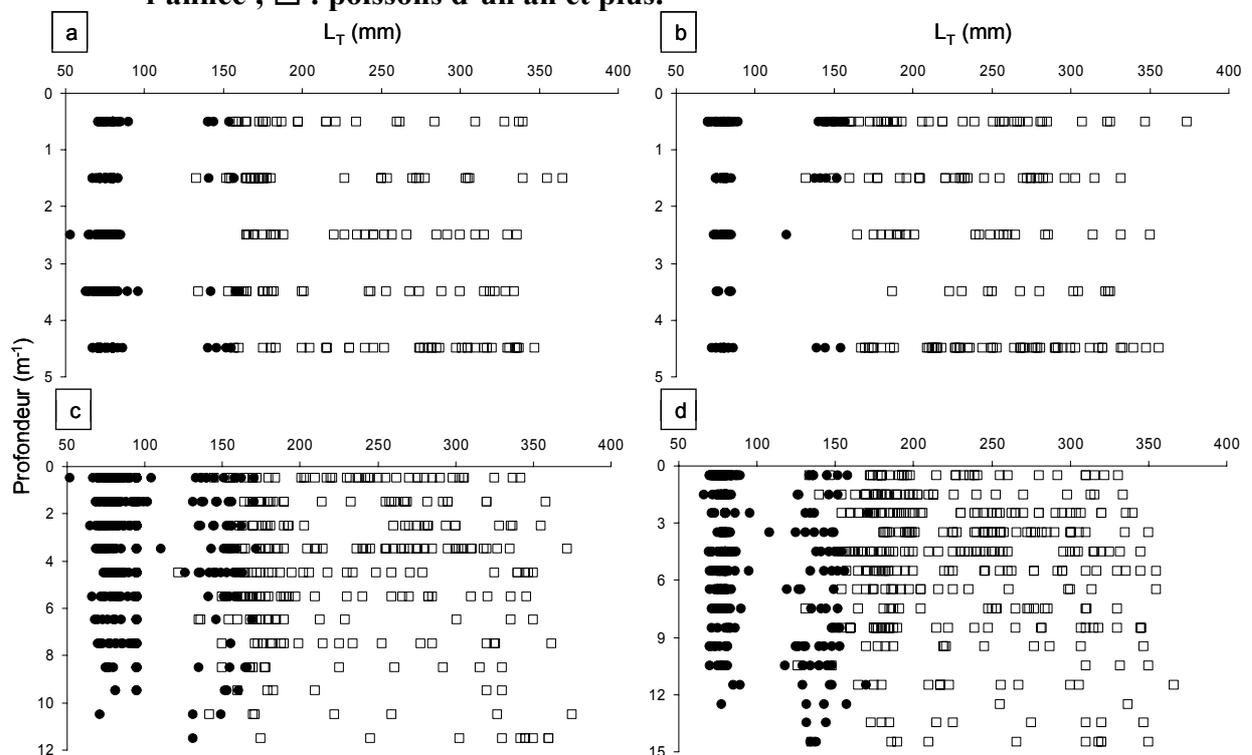


Figure 79 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des brèmes bordelière capturés sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 1 (a ; n = 335), 2 (b ; n = 157), 3 (c ; n = 544) et 4 (d ; n = 408). ● : jeunes de l'année ; □ : poissons d'un an et plus.



**Figure 80 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des brèmes communes capturés sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 1 (a ; n= 171), 2 (b ; n = 176), 3 (c ; n = 367) et 4 (d ; n = 350). ● : jeunes de l'année ; □ : poissons d'un an et plus.**



**Figure 81 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des gardons capturés sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 1 (a ; n= 480), 2 (b ; n = 307), 3 (c ; n = 861) et 4 (d ; n = 1086). ● : jeunes de l'année ; □ : poissons d'un an et plus.**

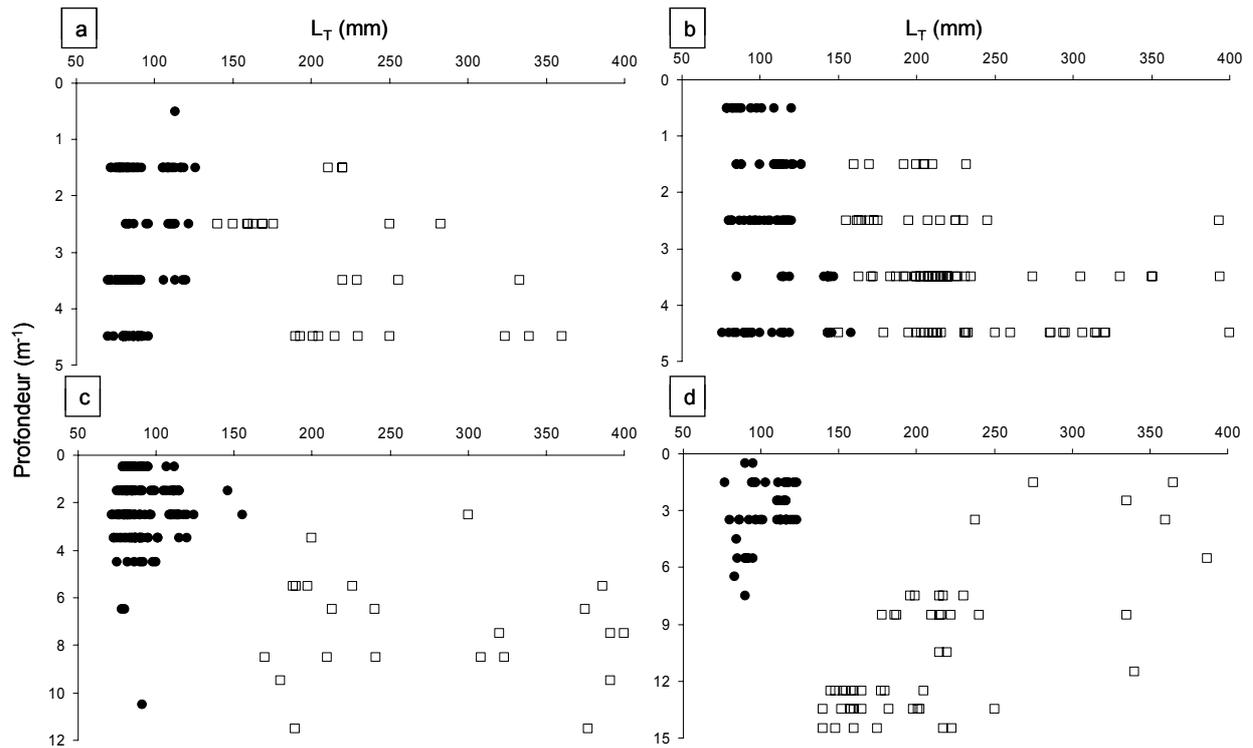


Figure 82 : Répartition verticale en fonction de la longueur totale des perches capturés sur l'ensemble des campagnes de filets maillants verticaux en station 1 (a ; n = 157), 2 (b ; n = 209), 3 (c ; n = 189) et 4 (d ; n = 107). ● : jeunes de l'année ; □ : poissons d'un an et plus.

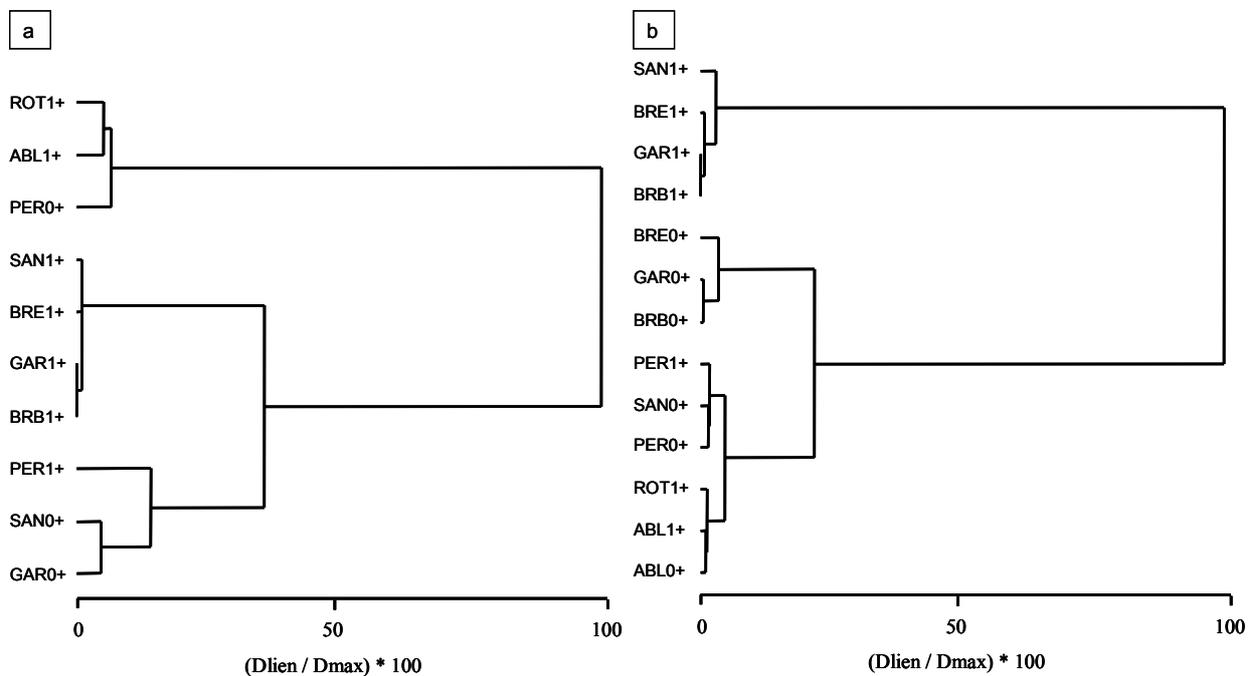


Figure 83 : Classification hiérarchique (distance euclidienne, méthode de Ward) des groupes d'âges (jeune de l'année & groupe 1+) des espèces majoritaires réalisée à partir des données de biomasse, après transformation  $\log(x+1)$ , de l'ensemble des échantillons réalisés en période estivale (a) et automnale (b) toutes campagnes confondues.

### III. Synthèse des patrons d'occupation

#### *Percidae*

Il n'y a pas de capture d'alevins au 26 mars et les premières captures ont lieu au 07 avril. Sandres et perches apparaissent alors à des longueurs totales minimales de 12 et 13 mm respectivement. Les tailles à l'éclosion de ces deux espèces vont de 4 mm à 6 mm et l'on sait que les larves de *Percidae* migrent habituellement vers le domaine pélagique dans un premier temps avant de revenir en domaine littoral (Cech *et al.*, 2005). On peut donc supposer que sandres et perches capturés en rive début avril sont des poissons revenant des zones du large d'autant que certains atteignent déjà à cette date des tailles maximales supérieures à 20 mm. Il en est de même pour la grémille ( $L_{Tmin} = 13,5$  mm) troisième *Percidae* présent dans la retenue et capturé lors de la campagne du 22 avril. Malgré une sélectivité de la maille de la senne (2 mm) qui retient les poissons à partir d'une certaine taille minimale, les plus petits poissons capturés, toutes espèces confondues, font 9 mm, alors que la taille minimale des *Percidae* capturés en rive est plus importante. Ceci tend à confirmer que les *Percidae* sont bien absents des rives avant de revenir dans les habitats littoraux à une taille minimale de 12 mm. Ces résultats sont en accord avec les observations faites dans d'autres milieux (Wang & Eckmann, 1994 ; Matena 1995 ; Urho, 1996). Sandres et grémilles sont également les premières espèces à quitter la rive définitivement le 19 mai et leur colonisation des zones du large peut être vérifiée par les pêches aux filets maillants verticaux réalisées en juillet dans ces zones.

Si la présence des jeunes sandres de l'année est bien confirmée en domaine pélagique celle de la grémille ne l'est pas puisque qu'aucune grémille n'est capturée dans les filets quelle que soit la profondeur. Ainsi, après la disparition des jeunes grémilles des habitats littoraux, l'absence de capture ultérieures de jeunes ou d'adultes, quel que soit le domaine prospecté, ne permet pas d'apprécier l'occupation de l'espace lacustre par cette espèce. Toutefois, cette absence n'est pas due à un défaut de capturabilité puisque d'autres travaux indiquent la prise de grémilles aux filets maillants (Adams & Maitland, 1998) et que les pièces anatomiques particulières de cette espèce (rayons épineux operculaires) tendent plutôt à augmenter sa vulnérabilité aux filets. De plus, la perche qui possède une morphologie comparable à celle de la grémille, est efficacement capturée par les filets maillants. En effet, les jeunes perches de l'année sont également capturées au large en période estivale alors qu'au même moment leur abondance en rive diminue, même si la migration est moins marquée puisque certains spécimens continuent à fréquenter les rives. Ces derniers ont alors des tailles inférieures à celles des poissons capturés au large et l'on peut donc supposer qu'une taille minimale doit être atteinte avant que le poisson quitte les habitats littoraux.

Les perches qui restent en rive en été migrent vers des habitats plus ouverts que ceux occupés à des tailles moindres. La migration vers des habitats littoraux plus ouverts pour la perche à partir d'une certaine taille ou directement vers le domaine pélagique pour le sandre et la perche peut être motivée par un changement de régime alimentaire (Persson & Greenberg, 1990 ; Urho, 1996a) et devrait indiquer que les jeunes ont atteint une taille les mettant à l'abri

des prédateurs, plus efficaces en milieu ouvert (Savino & Stein, 1989). Ceci est loin d'être le cas puisque nombre d'entre eux sont retrouvés dans les contenus digestifs des ichthyophages adultes tels que des perches et des sandres (pers. obs.). En effet, le déplacement d'un habitat vers un autre est souvent motivé, chez les jeunes stades, par la recherche d'un compromis entre l'accessibilité à la ressource trophique et un refuge face à la prédation (Kneitel & Chase, 2004). Ainsi, la densité de poisson supérieure dans les habitats les plus complexes, dans un premier temps, indique que ce compromis est en faveur de la protection qu'offrent les habitats de forte complexité structurale. Pourtant, à partir d'un certain stade, les poissons doivent favoriser l'accès à la ressource trophique au dépend de leur sécurité (Schindler, 1999). On ne retrouve pas, en domaine pélagique, la distribution bimodale observée en rive pour le sandre ou la perche ce qui laisse supposer que la mortalité affecte les poissons ayant un retard de développement dès le début de l'été contrairement à ce qui peut être observé dans d'autres travaux où cette distribution bimodale se maintient jusqu'à la fin de la première saison de croissance (Frankiewicz *et al.*, 1996). A leur arrivée en domaine pélagique, sandres et perches se répartissent différemment. Si les sandres occupent toute la colonne d'eau de la surface au fond, avec une légère préférence pour les stations profondes, les jeunes perches, équitablement réparties sur l'ensemble des stations, ne sont presque jamais capturées au-delà de 5 m. En l'absence de contrainte thermique ou liée à l'oxygénation, on suppose que la répartition est contrainte par la luminosité. De nombreux travaux mentionnent un phototropisme positif chez les larves de perche qui fréquentent généralement les quatre premiers mètres sous la surface (Wang & Eckmann, 1994 ; Cech *et al.*, 2005). Nos observations indiquent que les jeunes perches de l'année conservent cette répartition. Mergen (2002) observe des jeunes perches de taille comparable jusqu'à -20 m mais qu'en est-il de la transparence dans les sites étudiés ? La forte turbidité du réservoir (zone euphotique < 3 m) pourrait imposer une profondeur limite aux jeunes perches dont l'efficacité de capture dépend de l'intensité lumineuse (selon Bergman, 1988 le taux de capture est plus élevé à 10 lx qu'à 1 lx) tandis que le sandre, adapté aux conditions de faible luminosité (*tapetum lucidum*), est capable de coloniser des zones plus profondes. En automne, les jeunes perches se concentrent, de façon remarquable, au fond de la station 4 indiquant l'existence de conditions favorables dans cette station pour les perches qui s'apprêtent à passer l'hiver. Ce phénomène de concentration automnale en station 4 se maintient chez les perches du groupe 1+ (Flesch *et al.*, 1995) alors qu'en été ces poissons, à présent capables de coloniser les profondeurs maximales, évitent systématiquement le premier mètre sous la surface. Cette répulsion ainsi que la prospection de zones profondes semblent indiquer une modification de la vision chez la perche au cours de son développement susceptible d'induire une modification des préférences alimentaires (Wahl *et al.*, 1993), mais il est primordial de distinguer les aires de repos des aires de nourrissage. Les perches du groupe 1+, présentes en domaine littoral, fréquentent essentiellement des habitats ouverts ; affinité déjà mise en évidence chez les jeunes perches au cours de l'ontogenèse. Ces habitats sont prospectés puisqu'ils favorisent la chasse à vue et

active de la perche par opposition à la chasse à l'affût du brochet qui nécessite des habitats de forte complexité structurale (Eklöv & Hamrin, 1989 ; Mattila, 1992).

Chez les jeunes sandres, un phénomène densité dépendant conditionne l'occupation de l'espace lacustre puisqu'en cas de fort recrutement, les poissons se dispersent depuis les stations pélagiques profondes vers les zones peu profondes habituellement délaissées. Après avoir passé le premier hiver, le sandre est réparti, comme aux jeunes stades, sur l'ensemble de la colonne d'eau, été comme automne, avec toujours une répartition plus en profondeur dans les stations peu profondes en période estivale. Comme les sandres du groupe 1+ sont rarement capturés en rive, on pourrait supposer que cette zone est exclue de leur territoire de chasse. Si ceci est avéré de jour, des pêches nocturnes seraient nécessaires afin de confirmer ou d'infirmer cette hypothèse. L'absence de sandres matures en domaine littoral indique soit que les aires de reproduction sont situées au-delà des limites d'échantillonnage, soit que la reproduction a lieu en dehors de la période d'observation. En effet, si l'aire de reproduction avait été contenue dans la zone d'échantillonnage, les mâles adultes, par leur comportement de garde du nid (Lappalainen *et al.*, 2003), auraient été particulièrement vulnérables à l'engin de pêche. Si dans les premiers stades du développement les alevins de sandre et de perche adoptent des stratégies de répartition comparables, ces stratégies divergent au cours de l'ontogenèse avec des sandres qui migrent plus précocement vers le domaine pélagique et occupent l'ensemble de l'espace lacustre tandis que les perches, dont l'activité est diurne, sont confinées dans un espace donné en fonction de leur stade de développement ou de la saison.

### *Cyprinidae*

De même que pour les *Percidae*, la migration du gardon depuis la rive vers le large est mise en évidence par les captures estivales régulières des jeunes de l'année dans les filets maillants alors que les pêches à la senne indiquent que les alevins quittent les habitats littoraux au début de l'été. Cette migration se fait lorsque les gardons ont atteint une taille suffisante afin d'échapper à la prédation des jeunes perches et sandres de l'année présents en domaine pélagique ( $L_T = 80,8 \pm 7,5$  mm,  $94,1 \pm 14,6$  mm,  $102,6 \pm 7,9$  mm respectivement pour le gardon, la perche et le sandre). Arrivés en domaine pélagique, les jeunes gardons vont se répartir jusqu'à une profondeur de 7 m. Contrairement à la perche qui utilise la vision pour détecter ses proies, le gardon est un filtreur de zooplancton (Richeux *et al.*, 1994) ce qui lui permet d'exploiter la ressource présente dans les couches d'eau plus sombres situées en profondeur. Dès l'automne, la répartition verticale des gardons de l'année change puisqu'ils occupent à présent toute la colonne d'eau de façon homogène comme le fait le sandre. La répartition spatiale des jeunes gardons est également densité dépendante puisque les poissons évoluent en banc à faible densité et se répartissent horizontalement et verticalement lorsque le recrutement s'intensifie. Les gardons ayant passé le premier hiver conservent les patrons de répartition estivaux et automnaux mis en évidence chez les jeunes de l'année. Ainsi, le gardon, présente à la fois un patron de répartition similaire à celui des jeunes perches en été tandis qu'en automne cette répartition s'apparente plus à celle du sandre. Cependant la

motivation (i.e. régime alimentaire) n'est pas la même. Les gardons du groupe 1+ fréquentent peu les rives en journée comme en attestent les captures réalisées à la senne, mais la seule capture remarquable semble indiquer que les poissons se déplacent encore en bancs au stade observé ( $L_{T_{moy}} = 171 \pm 11$  mm,  $n = 34$ ). Aucun spécimen mature n'est collecté, suggérant que la reproduction a lieu en dehors de la période d'observation.

Du 22 avril au 19 mai, les deux brèmes (commune et bordelière) et les rotengles du groupe 1+, dont les plus grands spécimens capturés en domaine littoral sont matures, sont vraisemblablement présents sur les aires de reproduction. Sachant que les temps d'incubation sont relativement courts (Tableau I), ceci est confirmé par l'émergence des alevins de brème commune au cours de cette même période et de ceux de rotengle et de brème bordelière dès les campagnes suivantes. Les alevins des espèces citées émergent massivement dans les mêmes habitats que ceux fréquentés par les adultes puisque chez ces *Cyprinidae*, les larves sont inféodées (puisqu'fixées à la végétation) aux aires de ponte lors des premiers stades du développement (Balon, 1975). Ainsi, la brème commune, espèce phyto-lithophile, utilise indifféremment comme substrat de ponte tous matériaux submergés tels que les macrophytes, les blocs, les souches et les racines. Dans le réservoir du Mirgenbach, on observe la reproduction de cette espèce dans des stations présentant les substrats de ponte adéquats mais uniquement sur des fonds peu riches en matière organique (peu de litière ou de fond vaseux). Les stations ayant ces caractéristiques correspondent aux habitats de complexité structurale intermédiaire. Les alevins, d'abord présents dans ces habitats, migrent rapidement vers des habitats de complexité structurale plus élevée quelle que soit leur taille. Cette migration peut être motivée par la recherche d'un refuge face à la prédation. La pression de prédation est plus forte en milieu ouvert, d'autant plus que les jeunes sandres de l'année, abondants à cette période et fréquentant ces zones, sont potentiellement ichthyophages. En effet, de nombreux travaux rapportent une ichthyophagie précoce chez le sandre ( $L_{T_{moy}} = 30$  mm,  $L_{T_{min}} = 20$  mm), capable d'ingérer des proies atteignant 50 % de sa longueur totale (vanDensen, 1985). Or au 22 avril, les brèmes communes mesurent en moyenne  $13,3 \pm 1,3$  mm tandis que les sandres présents dans les mêmes habitats atteignent  $25,1 \pm 5$  mm en moyenne pour un maximum de 40 mm, ce qui indique que nombreux sont les sandres en mesure de chasser les alevins de brème commune.

Phytophiles, la brème bordelière et le rotengle se reproduisent dans des habitats complexes offrant des substrats de ponte adéquats (végétation submergée vivante ou morte) où leurs alevins émergent en abondance. A cette date, sandres et grémilles ont quitté les rives, la perche commence à migrer vers des habitats plus ouverts mais les brèmes communes se réfugient dans les habitats où évoluent les jeunes brèmes bordelières et les jeunes rotengles. Dans un premier temps, ce partage d'un même espace est possible en raison de la taille moyenne supérieure des brèmes communes ( $L_{T_{moy}} = 37,5$  mm, 24,1 mm, 22,8 mm pour la brème commune, la brème bordelière et le rotengle respectivement), dont la capacité à exploiter une ressource trophique différente contribue à réduire la compétition interspécifique. Des études de régime alimentaire seraient nécessaires afin de valider cette hypothèse. Dans un

second temps, les alevins de brème bordelière mais aussi ceux de rotengle se dispersent dans les divers habitats avec une proportion de spécimens de grandes tailles d'autant plus forte que l'habitat est ouvert. La nécessité d'atteindre une taille minimale avant dispersion ( $L_{T_{moy}} = 60,9$  mm et  $52,7$  mm respectivement pour la brème bordelière et le rotengle) doit être mise en relation avec la présence de perches ( $L_{T_{moy}} = 104,8$  mm pour les jeunes de l'année et  $L_{T_{moy}} = 183,3$  mm pour les poissons du groupe 1+), toutes potentiellement ichthyophages dans ces milieux ouverts. Contrairement aux espèces à émergence plus précoce, la prospection de nouveaux habitats s'effectue non pas par migration vers le large mais par dispersion en domaine littoral dans un premier temps.

A la différence des *Percidae* et du gardon, les alevins des brèmes et du rotengle quittent les rives plus tard dans la saison et c'est pourquoi ils ne sont présents dans les captures en domaine pélagique qu'à partir de la campagne automnale. Si la brème bordelière et le rotengle ne disparaissent des rives qu'à partir de septembre, la brème commune en est déjà absente dès début août. Arrivées en domaine pélagique, les jeunes brèmes ont une répartition spatiale similaire, occupant toute la colonne d'eau quelle que soit la station, excepté les fonds des stations profondes, et semblant délaissier la station 4 pour les stations situées plus au nord. La concentration automnale des perches en station 4 peut-être à l'origine de cette répulsion. En domaine pélagique, le modèle de répartition spatiale des brèmes, commun au deux espèces, est conservé après le passage du premier hiver à la seule différence que les poissons occupent à présent les fonds des stations profondes. Cette capacité à occuper l'ensemble de l'espace lacustre est alors similaire à celle observée chez le gardon et le sandre. Ainsi, après des différences marquées dans leur répartition spatio-temporelle en domaine littoral, notamment en raison d'une reproduction à la fois décalée dans le temps mais aussi n'ayant pas cours dans les mêmes habitats, brèmes communes et brèmes bordelières adoptent le même patron de répartition dès leur arrivée en domaine pélagique. Le rotengle, avec lequel la brème bordelière partage l'espace littoral, adopte en domaine pélagique une répartition spécifique, significativement différente de celles observées chez les espèces précédemment citées. Les rares rotengles de l'année pris dans les filets, montrent une répartition spatiale qu'ils maintiennent aux stades de développement suivants ; été comme automne, ils sont présents à proximité de la surface dans chacune des stations. Bien qu'une forte affinité pour la couche d'eau superficielle du domaine pélagique doit être en relation étroite avec son régime alimentaire, cette répartition en domaine pélagique contraste avec les observations faites dans d'autres milieux où l'espèce est confinée dans les habitats littoraux (Garcia-Berthou & Moreno-Amich, 2000b).

Cette répartition en surface n'est pas exclusive au rotengle puisque l'ablette adopte une répartition verticale comparable. Des plus jeunes stades capturés au large jusqu'aux spécimens les plus âgés, l'ablette occupe massivement les premiers mètres sous la surface, en été comme en automne. L'ouverture buccale située vers le haut chez cette espèce témoigne de son adaptation à ces zones de surface et son régime alimentaire insectivore est alors en adéquation avec sa position dans la colonne d'eau. Mais, à la différence du rotengle, l'ablette

n'est présente que dans les stations de grande profondeur (> 5 m). Cette différence suppose, que pour l'ablette, la couche de surface en station pélagique profonde diffère de celle des stations peu profondes soit en terme de potentialité trophique, soit en raison de la promiscuité imposée lorsque la profondeur de la station diminue qui rendrait plus vulnérable à la prédation les poissons présents. L'absence de capture d'ablette au stade alevin dans les habitats littoraux laisse supposer que ceux-ci migrent immédiatement après l'éclosion vers les zones du large. Aucune ablette adulte n'est capturée en rive, pas même en période de reproduction.

Des carpes adultes sont capturées dans leurs habitats de reproduction (espèce phytophile) en domaine littoral peu avant l'émergence des premiers alevins. Ces derniers sont alors capturés régulièrement jusqu'à l'automne ( $L_{Tmax} = 257$  mm). Bien que les pêches aux filets ne permettent pas la capture efficace de carpe, les pêches halieutiques révèlent que les carpes dépassant 540 mm sont nombreuses en domaine pélagique où elles évoluent favorablement. Mais qu'en est-il des poissons de taille intermédiaire qui ne font l'objet d'aucune capture ?

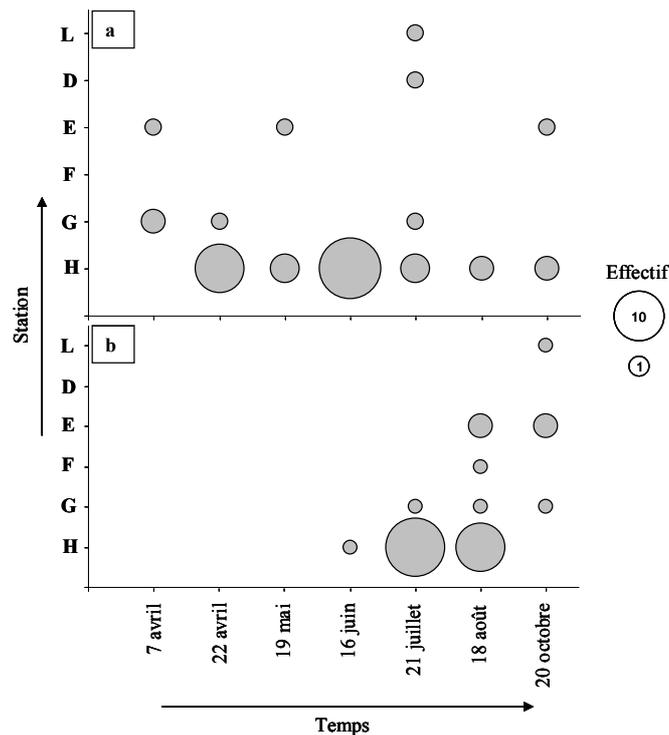
La plupart des espèces qui composent le peuplement ichtyique du plan d'eau ont en commun trois grandes phases dans leur schéma d'organisation spatiale : après une phase de croissance en domaine littoral (immédiatement ou peu de temps après l'éclosion), les alevins migrent vers le domaine pélagique où ils atteignent l'âge adulte avant de retourner vers les rives en période de reproduction. Seules la perche soleil et la loche de rivière adoptent d'autres stratégies. Comme le font les *Percidae*, immédiatement après l'éclosion, les larves de perche soleil migrent en domaine pélagique pour un court séjour avant de revenir en domaine littoral (Vila-Gispert & Moreno-Amich, 1998). Bien que la taille minimale des perches soleil capturées en rive soit alors de 9 mm, ces prises sont rares et les effectifs ne deviennent conséquents qu'à partir de 15,5 mm, ce qui est conforme aux observations de Vila-Gispert & Moreno-Amich (1998) qui annoncent le retour des perches soleil en domaine littoral à partir de 14 mm. Les alevins occupent alors l'ensemble des stations échantillonnées. Cette répartition, également mise en évidence chez le sandre et la perche, suppose donc que la migration « rive-large » au stade larvaire favorise la dispersion des poissons à leur retour en domaine littoral.

Chez les *Cyprinidae*, qui n'effectuent pas cette migration, les premiers alevins capturés sont regroupés dans les habitats correspondants aux aires de ponte. Depuis l'arrivée dans les habitats littoraux des premières perches soleils début juin, la densité de cette espèce ne cesse d'augmenter, atteignant un maximum de 9439 poissons capturés par hectare prospecté début août. L'arrivée de nouveaux alevins dans les captures, sur une période prolongée, est la conséquence d'une maturation asynchrone des perches soleil (Chapitre III.1). Ce phénomène est à l'origine de la distribution bimodale des tailles des jeunes de l'année début septembre ; le groupe ayant les spécimens les plus grands ( $L_{Tmoy} = 58,2 \pm 7,5$  mm) est probablement issu des premières pontes de fin de printemps tandis que le second, constitué de petits poissons ( $L_{Tmoy} = 23,9 \pm 6,1$  mm) provient de pontes tardives vraisemblablement réalisées fin août. Une reproduction asynchrone associée à une dispersion spatiale des larves permet d'atténuer

la compétition intraspécifique, forte lorsque la fécondité est importante comme c'est le cas pour cette espèce. Début juin, les jeunes perches soleil colonisent les habitats littoraux conjointement aux rotengles et brèmes bordelières ; toutes ces espèces sont alors planctonophages. Aussi, la dispersion des perches soleil limite également la compétition interspécifique. Toutefois, la densité élevée de poissons dans les habitats les plus complexes après l'arrivée des perches soleils (21566 ind/ha au 16 juin) peut conduire à un épuisement de la ressource trophique, expliquant la prospection de nouveaux habitats par les *Cyprinidae* lors des campagnes suivantes.

Au cours de l'été, l'accumulation progressive de jeunes perches soleils sur les rives pourrait induire une forte compétition intraspécifique. Mais l'étalement des tailles, en raison de la reproduction asynchrone, peut contribuer à réduire cette compétition si le régime alimentaire change au cours de l'ontogenèse. Plusieurs travaux témoignent de ces changements (Keast, 1978 ; Osenberg *et al.*, 1992 ; Garcia-Berthou & Moreno-Amich, 2000a). Toutefois, la diminution brutale des densités de perche soleil au mois d'août laisse supposer une forte mortalité estivale des poissons issus des premières pontes. L'absence de sélection pérenne des tailles au sein des différents habitats et la survie des poissons issus des pontes tardives indiquent que la compétition n'est pas « taille-dépendante » chez la perche soleil. Le 20 octobre, les perches soleil sont toujours présentes dans les habitats littoraux, quoiqu'à présent en densité bien moindre laissant supposer une forte mortalité automnale. Ceci est d'autant plus probable qu'aucune migration vers le large n'est constatée, les jeunes perches soleil de l'année n'étant jamais capturées dans les filets pélagiques. Cette absence dans les stations situées au large se manifeste également chez les spécimens plus âgés, qui font par ailleurs l'objet de nombreuses captures en domaine littoral. Régulières de mars à juillet, ces captures cessent cependant à partir des campagnes d'août, sans que l'on sache quel espace occupent alors ces poissons.

La loche de rivière permet d'observer un phénomène contraignant la répartition spatiale de l'espèce. Présentes en rives à tous les stades de son développement, les loches de rivière sont confinées dans les habitats de complexité structurale élevée. Mais en période de reproduction, cette espèce adopte un comportement particulier. Les adultes se concentrent progressivement dans la seule station H jusqu'au 21 juillet, date à partir de laquelle les premiers alevins sont capturés dans cette même station (Figure 84). Puis les alevins de taille minimale sont systématiquement capturés dans cette station avant de se disperser dans des stations de type comparable de plus en plus éloignées. Les loches de rivière du groupe 1+ se dispersent également après la reproduction. Ce phénomène de concentration des adultes dans une aire de reproduction commune s'apparente au « homing », comportement de retour des adultes reproducteur vers leur frayère d'origine, largement documenté chez plusieurs espèces migratrices (par exemple chez le saumon atlantique ; Courtenay *et al.*, 1997 ; Utrilla & Lobon-Cervia, 1999) mais également connu chez des non-migrateurs (par exemple chez le brochet ; Frost & Kipling, 1967). Afin de confirmer l'existence d'un tel comportement chez la loche de rivière, il conviendrait de surveiller si chaque année les poissons reviennent dans la



**Figure 84 : Distribution temporelle et spatiale des loches de rivière adultes (a) et juvéniles (b).**

même station pour se reproduire. Il conviendrait tout autant de vérifier si, comme ce fut le cas lors de notre étude, la station H est l'unique aire de reproduction pour cette espèce afin de mieux percevoir ses exigences écologiques (présence d'un ruisseau, ...). Si pour la loche de rivière (pour laquelle aucune référence ne traite des aspects de répartition en plan d'eau) cette distribution semble s'accorder avec ses exigences écologiques, en revanche pour la perche soleil ce confinement en rive est unique. En effet, aussi bien dans son aire d'origine que dans d'autres plan d'eau où elle a fait l'objet d'introduction, des perches soleil essentiellement de grande taille sont signalées jusqu'à des profondeurs de 10-15 m (Werner *et al.*, 1977 ; Keast, 1978 ; Garcia-Berthou & Moreno-Amich, 2000a). Or des spécimens de grande taille ( $L_{Tmax} = 175$  mm), susceptible d'échapper à la prédation (Copp *et al.*, 2002, signalent d'ailleurs que c'est le cas dès 70 mm), sont présents dans le réservoir du Mirgenbach et les conditions abiotiques de la masse d'eau sont homogènes et non contraignantes donc l'absence de perche soleil en dehors des zones littorales indiquent que la ressource exploitée par cette espèce n'est pas disponible ailleurs (macroinvertébrés absents plus en profondeur) et témoigne de la fidélité de cette espèce pour un habitat restreint déjà mise en évidence par Coleman & Wilson (1996) qui signale une « home range » d'environ 11 m<sup>2</sup> pour des poissons mesurant 50 à 75 mm.

Les patrons d'occupation spatiale des différentes espèces viennent d'être décrit successivement. L'étalement de la reproduction des espèces explique la chronologie des arrivées de jeunes. La perche soleil, espèce introduite à caractère proliférant dans le réservoir profite-elle de conditions favorables ? Cette hypothèse est traitée dans l'article suivant.

## IV. Exemple de partage de l'espace et occupation d'un espace vacant

### Habitat use by YOY in the littoral zone of an artificially heated reservoir

(Soumise: *International Review of Hydrobiology*)

S. Dembski<sup>1\*</sup>, G. Masson<sup>1</sup>, P. Wagner<sup>1</sup>, J.C. Pihan<sup>1</sup>.

Laboratoire Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes, Université de Metz.

Abstract: Both temporal and spatial distributions of young of the year (YOY) fish community were studied in the littoral zone of a French reservoir. The time survey indicated that littoral occupation highly depend on YOY time of appearance. During late spring and summer, the smallest white bream YOY ( $L_T < 20$  mm) were restricted to complex habitats whereas those of pumpkinseed occupied all available habitats. Growing white bream progressively migrated to open water areas. At that time, pumpkinseed was the only species sampled in abundance in the littoral zone and was still collected in all habitats. Pumpkinseed introduction success might be explained by both its late hatching and its opportunistic strategy in habitat selection enabling it to exploit physical spaces left vacant.

*key words*: littoral area, habitat use, YOY distribution, reservoir fishes, *Lepomis gibbosus*.

<sup>1</sup>Authors' address: Laboratoire Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes, UFR Sci.F.A. , Université de Metz, rue du Général Delestraint, 57070 Metz, France.

\* Corresponding author: email: [dembski@univ-metz.fr](mailto:dembski@univ-metz.fr)

## INTRODUCTION

The spatial dynamics of populations and communities is an important ecological topic (Lévêque, 1995). Having this information would help integrate the role of biotic and abiotic factors across varying spatial scales by determining more precisely how individual fish use space to minimize biotic and abiotic stress (Jackson *et al.*, 2001; Vasek *et al.*, 2004). Most freshwater fish use shallow areas often for either spawning or development during larval and/or juvenile stages (Copp, 1992). As fish population dynamics are often driven by early life history success (May, 1974), timing of appearance, habitat and resource partitioning in the littoral zone are regarded as key factors in the coexistence of species (Werner *et al.*, 1977; Ross, 1986; Garvey & Stein, 1998). Because many physiological and ecological features of juvenile fishes change substantially in the first year of life, the preferred habitats of juvenile fishes often change as they progress through early growth stages (Werner & Gilliam, 1984; Gozlan *et al.*, 1998). The resulting patchy distribution of organisms has important consequences for community structure and dynamics. Spatial heterogeneity can mediate competitive or predatory interactions and enable otherwise incompatible species to coexist or modify intraspecific behaviour (Gilinsky, 1984; Holt, 1984). Understanding spatial and temporal variation in young of the year (YOY) fish distributions may provide insights about the factors influencing recruitment dynamics (e.g. location and suitability of spawning habitat, Donald, 1997) the effects of anthropogenic disturbance (e.g. elevated thermal regimes, Wilkonska, 1994), and species interactions during early life history (Quist *et al.*, 2004).

The importance of studying the distribution of YOY fishes in littoral zones of lake ecosystems is now of major interest in the context of recently invaded communities (Gido *et al.*, 2002). It appears fundamental to evaluate whether or not overlapping between species' ecological niches exists or if introduced species can occupy physical spaces left vacant. Compared to the ecological data available concerning North American lakes (Keast, 1978; Olden & Jackson, 2001; Pierce *et al.*, 2001), fish habitat use in the littoral areas of European lakes is poorly documented (Fischer & Eckmann, 1997; Laffaille *et al.*, 2001).

The aim of this study was to provide some insight into the structuring of recently invaded communities by examining how coexisting young of the year of both native and introduced species were distributed along temporal and spatial resource dimensions in the littoral zone of an overheated reservoir. We focused on the distribution of one particular species, pumpkinseed (*Lepomis gibbosus* L), as compared to others to explain how its habitat use and water heating permit its apparent success (Dembski *et al.*, 2006).

## MATERIALS AND METHODS

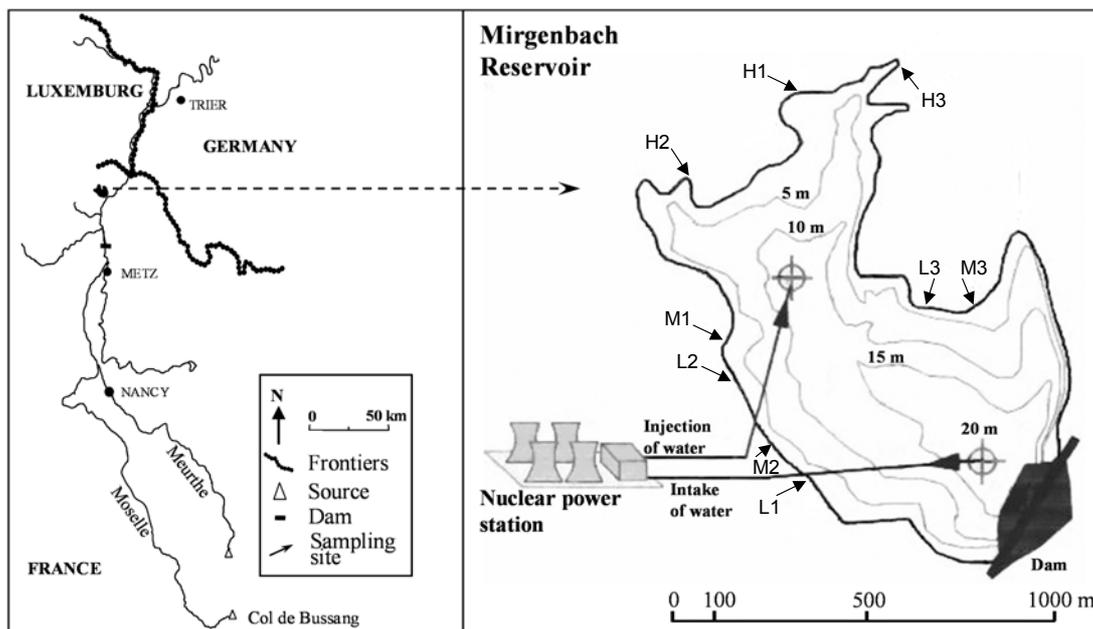
### STUDY SITE

The Mirgenbach Reservoir (Figure 1) fulfils a water-cooled safety function and acts as a thermal buffer for the nuclear power plant in Cattenom (Moselle Department, north-eastern France). This lake is 182 m a. s. l., has a surface area of 95 ha, a capacity of  $7.3 \times 10^6 \text{ m}^3$  and a maximum depth of 20 m. The bank slope is mostly regular and gradual along the shore and

becomes abrupt near the dam. In 1985, the reservoir was filled with water pumped from the River Moselle, a major tributary of the Rhine. Since then, the water pumped from the river ( $8 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ ) is heated, the salts concentrated by evaporation ( $3 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ ) in the cooling towers, and then the water let out through the reservoir ( $5 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ ) with a transit time of twelve days before being discharged in the Moselle River. The reservoir has been the object of hydro-biological studies since 1986 (Vein *et al.*, 1990; Flesch *et al.*, 1995).

The reservoir presents unique physicochemical and hydrobiological characteristics. Soon after being filled, it evolved from its original, oligo-mesotrophic state to a clearly eutrophic state. Constant, thorough mixing is caused by the outflow of the water from the cooling towers, which explains the absence of stratification (neither thermocline nor oxycline exist). The water level is constant except when the dam is inspected (1 or 2 days a year).

Temperature regimes with prolonged autumns, warm winters and early springs are characteristic of cooling water areas (e.g. at thermal power plants, Luksiene *et al.*, 2000). During the winter, water temperatures exceed  $8^\circ\text{C}$ ; the warming-up of the water mass is seasonally early in spite of the regional climate (local lakes are dimictic), the temperature often exceeding  $12^\circ\text{C}$  by the beginning of March. Nevertheless, summer temperatures never exceed  $30^\circ\text{C}$ . Temperature surveys indicate homogeneous values throughout the reservoir littoral area (with mean daily difference of more or less one degree during the sampling period).



**Figure 1. Location of study and sampling sites.**

#### SAMPLING PROCEDURE

From 26 March to 30 September 2003, sampling was conducted twice a month for the temporal survey at three sites (H1, M1, and L1) selected in the Mirgenbach Reservoir (Figure 1). The sites were chosen on the basis of information collected during a pre-sampling survey. During this pre-sampling phase, the littoral zone at any potential sampling site was described using indicators of habitat quality such as morphology of the shoreline and depth gradient,

composition and heterogeneity of the substratum, macrophyte diversity and cover. Sites were classified according to decreasing level of structural complexity as follows: high (H), medium (M) and low (L) (Table 1). “Habitat structure” refers to the physical structures which support plant and animal communities (Warfe & Barmuta, 2004). Open waters are habitats with low structural complexity, therefore fish can move freely in a water mass with few obstacles like in pelagic areas. At the medium level of structural complexity appeared discontinuous macrophyte beds which were little diversified, containing the most commonly found taxa of the reservoir: *Typha latifolia*, *Myriophyllum sp.* and *Potamogeton pectinatus*. When favoured by a more organic substratum, the vegetation cover increased in highly complex habitats, with additional taxa such as *Potamogeton nodosus*, *Najas marina* and the algae *Rhizoclonium sp.*. There, the macrophyte stands occupy the water column. During late spring and early summer (i.e. once in June and once in July) two additional sites (H2, H3, M2, M3, L2, L3) were sampled within each level to focus on spatial occupation patterns.

Seining was performed twice at each site, on two consecutive days (for example: H1a and H1b) always according to the same sampling design. Sampling was performed during the day time (between 09:00 and 17:00) in an attempt to minimize the effect of the diel cycle (Lewin *et al.*, 2004). A 22 x 1.4 m beach seine (mesh-size = 2 mm) with weighted bottom lines and floats along the top was used. At each sampling site, one haul covering a mean  $\pm$  S.D. surface area of  $244 \pm 55$  m<sup>2</sup> was carried out. The seine was spread in a semicircle extending out from the shoreline and pulled towards the shore (or the reed stands) at both ends simultaneously. It was consistently held so that it extended over all habitats as far as the 1.2 m depth contour. During seining, a snorkeller stood by to free the seine from obstacles if necessary.

Although the fish survey can usually be completed in the field, difficult species identifications, such as small percids and cyprinids, required laboratory inquiries (Mooij, 1989; Urho, 1996b; Pinder, 2001). When large enough (total length roughly upper than 30 mm), captured fish were processed quickly and attempts were made to release them alive. Fishes were identified, counted and measured for total length (TL) to the nearest mm. When large age-0 catches were encountered, subsamples of roughly 100 specimens of each species were measured and the remaining unmeasured specimens were counted.

**Table I. Characteristics of each level of habitat structural complexity in the littoral zone less than 1.20 m deep.**

| Level      | High   | Medium  | Low (open water)  |
|------------|--|---|---|
| Site       | H1, H2, H3   | M1, M2, M3  | L1, L2, L3  |
| Morphology | mean slope 3.8%<br>low wind exposition                               | mean slope 5.3%<br>medium wind exposition               | mean slope 5.9%<br>high wind exposition                   |
| Substratum | heterogeneous with<br>leaf litter, silt, stumps,<br>boughs and roots | heterogeneous with<br>marl outcrop, gravel<br>and silt  | homogeneous with<br>bedrock or pebbles<br>or marl outcrop |
| Vegetation | continuous<br>macrophyte beds<br>with numerous species               | discontinuous<br>macrophyte beds<br>with single species | no macrophyte beds  |

## DATA PROCESSING

Non-metric multidimensional scaling (NMDS) was used to test the link between YOY communities (Field *et al.*, 1982). The among-survey similarity matrix was computed for the YOY counts with Bray-Curtis similarity measures. After computing the similarity matrix NMDS was used to plot the ordination. Variations in both occurrence and density of two species (i.e. white bream and pumpkinseed) sampled during the summer were tested with an analysis of variance (ANOVA). After significant differences were detected with ANOVA, a Tukey's post hoc test was used to show variations among habitat structural complexity levels, with differences considered significant at  $\alpha \leq 0.05$ . Density data was adjusted as  $\log_{10}(x+1)$  before analysis in order to achieve normality and homogeneity of variances. An analysis of the differences in size distribution of YOY across various habitat structural complexities was performed using a Median Test. Data analyses were performed with SPSS statistical package.

## RESULTS

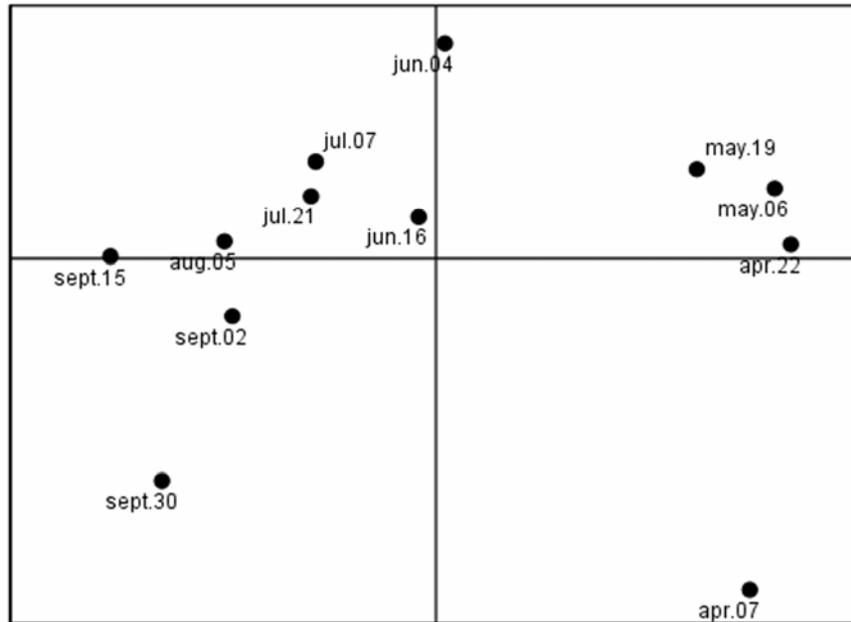
### TEMPORAL SPECIFIC COMPOSITION

A total of 9,410 YOY fishes belonging to 10 species were captured in the littoral zone of the Mirgenbach reservoir from late March to late September (Table 2). No YOY fishes were captured before early April and only one species (pumpkinseed) was sampled in autumn.

NMDS analysis highly differentiated two groups of sampling dates based on their YOY fishes (Figure 2): one early-spring and one late-spring or summer community in which the YOY were present according to their time of appearance. This assumption was also supported by the Table 2 where the early spring community was composed of five species: pikeperch (*Sander lucioperca* L.), perch (*Perca fluviatilis* L.), ruffe (*Gymnocephalus cernuus* L.), roach (*Rutilus rutilus* L.), and bream (*Abramis brama* L.). The late spring and summer community, was composed of five species: common carp (*Cyprinus carpio* L.), spined loach (*Cobitis taenia* L.), rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.), white bream (*Blicca bjoerkna* L.), and pumpkinseed (*Lepomis gibbosus* L.). Pikeperch and perch hatched in early April (Table 2) and dominated until mid-May. After that, they were rarely captured in the littoral zone. Then, some cyprinids, of which bream had previously been the most abundant, became dominant until just before the first hatching of pumpkinseed in mid-June. From that time on, pumpkinseed remained the most abundant species until the end of the sampling season, showing very high abundance in mid-summer. The only species that were also well represented in the captures during the summer were white bream and, to a lesser extent, rudd. Common carp and spined loach were also collected during that time but in lower numbers (< 1 % of the total catch).

**Table II. Composition of Mirgenbach reservoir YOY fish fauna collected between March and September 2003. Results are given as percentages of the densities (ind.ha-1 between brackets) estimated on one sampling date and the mean sizes of fishes are indicated in *italic*. Boldface highlights data over 4 %. Non-native species are indicated by an asterisk.**

|               |  | 7-Apr                               | 22-Apr                             | 6-May                                | 19-May                               | 4-Jun                               | 16-Jun                               | 7-Jul                                | 21-Jul                               | 5-Aug                             | 2-Sep                                | 15-Sep                               | 30-Sep                               |
|---------------|--|-------------------------------------|------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|-------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|
| Percidae      | Perch<br><i>Perca fluviatilis</i>          | <b>19.6</b><br>(62)<br><i>18.8</i>  | <b>78.7</b><br>(5747)<br><i>28</i> | <b>65.8</b><br>(2558)<br><i>37.5</i> | <b>38.8</b><br>(1071)<br><i>49.8</i> | 3.5<br>(43)<br><i>55.7</i>          | 3.9<br>(136)<br><i>74.7</i>          | 1.3<br>(81)<br><i>96.7</i>           | 0.1<br>(12)<br><i>112</i>            | < 0.1<br>(6)<br><i>114</i>        |                                      |                                      |                                      |
|               | Pikeperch*<br><i>Sander lucioperca</i>     | <b>80.4</b><br>(254)<br><i>18.9</i> | <b>19.5</b><br>(1424)<br><i>28</i> | <b>24.5</b><br>(954)<br><i>36.9</i>  | <b>16.4</b><br>(452)<br><i>40.6</i>  |                                     | 0.2<br>(6)<br><i>43</i>              |                                      | 0.1<br>(12)<br><i>115</i>            |                                   | 0.4<br>(19)<br><i>133</i>            |                                      |                                      |
|               | Ruffe<br><i>Gymnocephalus cernuus</i>      |                                     | 0.8<br>(56)<br><i>24.4</i>         | 0.5<br>(19)<br><i>27.5</i>           | 1.8<br>(50)<br><i>40.3</i>           |                                     |                                      |                                      |                                      |                                   |                                      |                                      |                                      |
|               | Roach<br><i>Rutilus rutilus</i>            |                                     | 0.8<br>(62)<br><i>17.4</i>         | 2.1<br>(81)<br><i>21.9</i>           | 2.7<br>(74)<br><i>27.5</i>           | <b>15.5</b><br>(192)<br><i>39.5</i> | <b>4.6</b><br>(161)<br><i>60.7</i>   |                                      |                                      |                                   |                                      |                                      |                                      |
| Cyprinidae    | Bream<br><i>Abramis brama</i>              |                                     | 0.2<br>(12)<br><i>13.5</i>         | <b>7.2</b><br>(279)<br><i>19.2</i>   | <b>39.7</b><br>(1096)<br><i>22.7</i> | <b>48</b><br>(595)<br><i>35.1</i>   | <b>17.3</b><br>(607)<br><i>51.5</i>  | 2.0<br>(118)<br><i>49.4</i>          | 1.3<br>(149)<br><i>69.7</i>          | 0.2<br>(19)<br><i>90.7</i>        | 0.1<br>(6)<br><i>175</i>             |                                      |                                      |
|               | Common carp<br><i>Cyprinus carpio</i>      |                                     |                                    |                                      | 0.4<br>(12)<br><i>13</i>             |                                     | 1.2<br>(43)<br><i>23.3</i>           |                                      | 0.5<br>(62)<br><i>95.4</i>           | < 0.1<br>(6)<br><i>105</i>        | 0.8<br>(43)<br><i>160.4</i>          |                                      | 0.8<br>(12)<br><i>241</i>            |
|               | Rudd<br><i>Scardinius erythrophthalmus</i> |                                     |                                    |                                      | 0.2<br>(6)<br><i>15</i>              | <b>25</b><br>(310)<br><i>22.6</i>   | 0.7<br>(25)<br><i>28.9</i>           | <b>7.3</b><br>(440)<br><i>40.2</i>   | <b>5.1</b><br>(595)<br><i>52.2</i>   | 0.6<br>(74)<br><i>62.8</i>        | 1.9<br>(99)<br><i>84.3</i>           | 1.6<br>(43)<br><i>84.1</i>           |                                      |
|               | White bream<br><i>Blicca bjoerkna</i>      |                                     |                                    |                                      |                                      | <b>6.5</b><br>(81)<br><i>23.5</i>   | 2.7<br>(93)<br><i>26.5</i>           | <b>8.8</b><br>(533)<br><i>39.1</i>   | <b>8.9</b><br>(1040)<br><i>54.7</i>  | <b>4.6</b><br>(564)<br><i>59</i>  | <b>5.0</b><br>(260)<br><i>99.9</i>   | 2.8<br>(74)<br><i>99.6</i>           | 3.6<br>(56)<br><i>112.7</i>          |
| Centrarchidae | Pumpkinseed*<br><i>Lepomis gibbosus</i>    |                                     |                                    |                                      |                                      | 1.5<br>(109)<br><i>12.7</i>         | <b>69.4</b><br>(2434)<br><i>16.5</i> | <b>80.5</b><br>(4849)<br><i>22.3</i> | <b>83.9</b><br>(9754)<br><i>32.3</i> | <b>94</b><br>(11407)<br><i>37</i> | <b>91.5</b><br>(4799)<br><i>47.2</i> | <b>94.9</b><br>(2558)<br><i>56.3</i> | <b>95.6</b><br>(1468)<br><i>56.2</i> |
| Cobitidae     | Spined loach<br><i>Cobitis taenia</i>      |                                     |                                    |                                      |                                      |                                     |                                      | 0.1<br>(6)<br><i>29</i>              | < 0.1<br>(6)<br><i>42</i>            | 0.5<br>(56)<br><i>54.7</i>        | 0.4<br>(19)<br><i>58.3</i>           | 0.7<br>(19)<br><i>62.7</i>           |                                      |



**Figure 2. NMDS plot based on Bray-Curtis similarities among surveys. In 2003, YOY early spring community (right side) was separated from the late spring or summer community (left side).**

#### SPATIAL DISTRIBUTION PATTERNS OF TWO LATE-SPAWNING SPECIES

Once in mid-June and once in early July, we focused on the among-site distribution of the two main species captured: white bream ( $n = 3231$ ) and pumpkinseed ( $n = 5370$ ).

In June, newly-hatched white bream were distributed irregularly across the three levels of structural complexity (Table 3). Both their occurrence and their density differed and were higher at sites with high habitat complexity (sites H) than at those with lower levels of complexity (sites M and L) where YOY were rare ( $p < 0.05$ , ANOVA Tukey post hoc). In addition, YOY below a minimum size of 20 mm were captured in highly complex habitat sites whereas these small-sized fish were absent from other types of sites (Figure 3). Considering the different size classes, a high abundance of YOY was only found in complex habitats where their capture occurrence was also higher (Figure 4).

In July, hatching had ceased as white bream smallest length was found to be above 30 mm. Occurrence was not significantly different among the various habitats types, though this species was only constantly captured at sites with complex habitats (Figure 3). According to their size, YOY were not equally distributed across the different levels of habitat structural complexity (Median Test:  $p < 0.01$  whatever the levels compared). As in June, fish in the smallest size-class were exclusively distributed in complex habitats where they were more abundant until they reached 60 mm total length. Growing white bream, especially larger-sized ones, showed higher abundance in more open areas (i.e. sites M and L; Figure 4). Large-sized YOY white bream were captured on a few occasions, often in large schools. Later in the summer, YOY white bream were very scarce in the littoral zone ( $< 5\%$  of the total catch).

**Table III. ANOVA for occurrence and density data of both white bream and pumpkinseed. Results are given for the total catch (a) and for June and July samples separately (b). Occurrence was taken into account only for samples with more than one fish of the species under consideration. Significant levels ( $P < 0.05$ ) are indicated by an asterisk. When significant, Tukey post hoc tests (c) were performed on habitat structural complexity (HSC) for each variable to distinguish differences between the habitats.**

| a           |            | date     | HSC      | date x HSC |
|-------------|------------|----------|----------|------------|
|             |            | <i>P</i> | <i>P</i> | <i>P</i>   |
| White bream | occurrence | 0,449    | < 0.05*  | 0,562      |
|             | density    | 0,503    | < 0.01*  | 0,509      |
| Pumpkinseed | occurrence | 0,325    | 0,380    | 0,380      |
|             | density    | < 0.05*  | < 0.05*  | 0,817      |

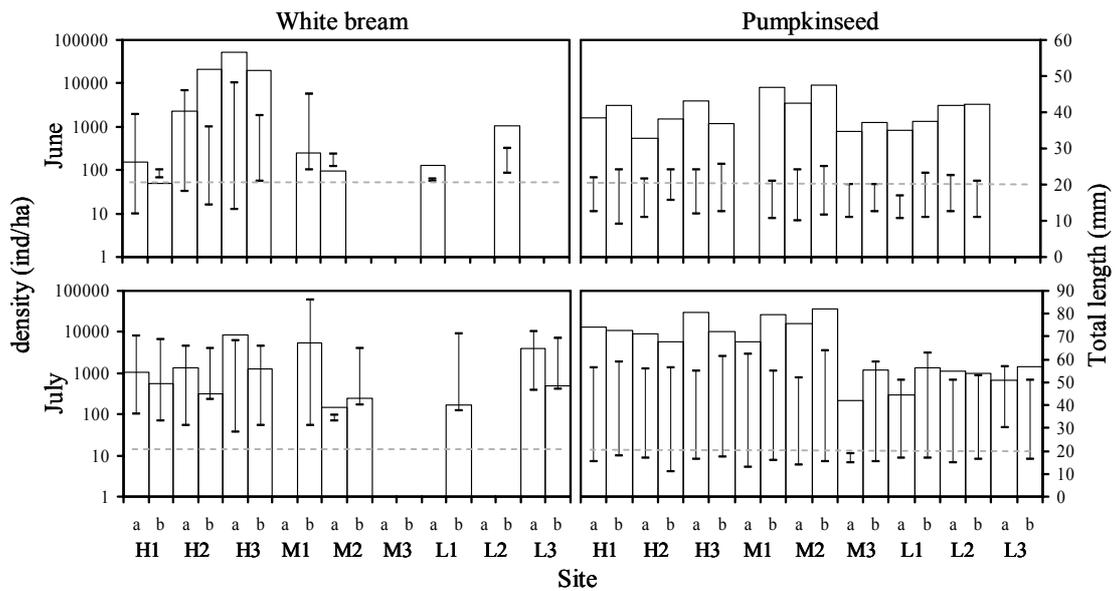
| b           |            | HSC June | HSC July |
|-------------|------------|----------|----------|
|             |            | <i>P</i> | <i>P</i> |
| White bream | occurrence | < 0.05*  | 0,162    |
|             | density    | < 0.01*  | 0,085    |
| Pumpkinseed | occurrence | 0,391    | 1,000    |
|             | density    | 0,389    | < 0.01*  |

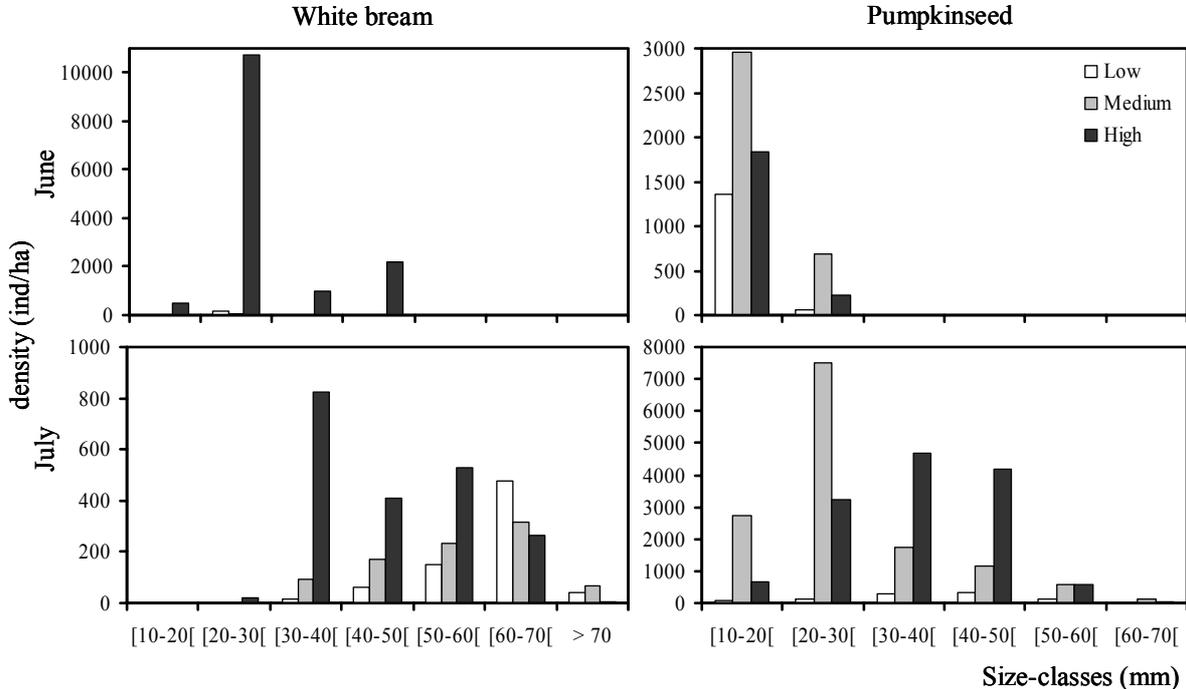
| c           |            | H / L    | H / M    | M / L    |
|-------------|------------|----------|----------|----------|
|             |            | <i>P</i> | <i>P</i> | <i>P</i> |
| White bream | occurrence | < 0,05*  | < 0,05*  | 1,000    |
|             | density    | < 0,01*  | < 0,01*  | 0,986    |
| Pumpkinseed | occurrence | 0,448    | 1,000    | 0,448    |
|             | density    | < 0,05*  | 0,833    | 0,057    |

Contrary to what was observed with white bream, pumpkinseed juveniles were present, both in June and July, at all the habitats sampled except during the June session at site L3 on both occasions and once at site M1 (Figure 3). There was no difference in occurrence among habitat structural complexities (Table 3). Small-sized YOY (TL < 20 mm) were captured at every site at which the species was collected during both the June and July samplings regardless of the level of habitat structural complexity (Figure 3). In June, pumpkinseeds were small and had a small size range with a shortest length of 9 mm and a longest length not exceeding 25 mm. When considering all sites where they were captured, mean minimum total length was 11.5 mm (n = 15). There were no differences between the young of the year densities found at each type of habitat (Table 3.b).

One month later, pumpkinseeds mean minimum total length was 15.8 mm (n = 18). The size range had greatly increased as small YOY (TL<sub>min</sub> = 11 mm) were still captured and larger-sized individuals reached up to 64 mm total length. Contrary to white bream, all size classes were represented at each level of habitat structural complexity (Figure 4). Pumpkinseeds were irregularly distributed across the various habitat types (Median Test:  $p < 0.01$  whatever the levels compared). Small-sized YOY (TL < 30 mm) were mainly collected at sites providing medium habitat complexity whereas numerous large-sized pumpkinseeds inhabited those with high structural complexity. In July, pumpkinseed densities differed and were lower at sites providing low habitat complexity than at those with high habitat complexity ( $p < 0.01$ , ANOVA Tukey post hoc). In early autumn, YOY pumpkinseeds were still dominant in the littoral zone (> 90 % of the total catch) whereas their abundance had decreased sharply.



**Figure 3. Densities (left scale) and both minimum (lower dash) and maximum (upper dash) total length (right-hand scale) at each sampling site. For each individual species, capture was considered only when more than one fish was collected in a sample (a and b refers to the two consecutive samples at each site). Horizontal broken lines indicate the size (right-hand scale) below which fish were considered newly-hatched.**



**Figure 4. Size-class distribution within each habitat structural complexity level.**

## DISCUSSION

### RELATIVE TIMING OF APPEARANCE

YOY fishes appeared at various times, with an early spring community distinct from a late spring or summer one. Differences in reproductive cycle among species might be partially responsible for differences in appearance of larvae. Considering that gonad growth, spawning time and reproductive behaviour all depend on temperature and its related variables (e.g. day length), the warmed water of the reservoir contributed to the appearance of young of several species earlier in the season than generally stated (Keith & Allardi, 2001). For example, YOY perch were captured as early as April 7th in the Mirgenbach reservoir, whereas they did not appear before May 20th at nearby sites (less than 100 km away, at the same altitude, Mergen, 2002). Our observations may be explained by the early hatching of spring-spawning species whereas later-spawning ones did not exhibit such a time-lag, thus contributing to an increased segregation among temporal resources between the two communities. Most early-spring hatchers (e.g. perch, pikeperch and roach) had left the littoral zone before the appearance of the late-spring or summer community and had shifted to pelagic areas where they were indeed sampled (unpubl. data.). Such an ontogenetic shift is known to be driven mainly by changes in physiological requirements and diet with increasing size (Werner & Gilliam, 1984; Wahl *et al.*, 1993). Because biotic interactions in fish communities depend on ontogenetic niche shifts (Beier, 2001), by causing size-class differences among species, hatching timing influences their overlap in space and time and thus the extent of their competitive interactions (Garvey & Stein, 1998). Both the migration to pelagic areas and the size-class differences between early-spring and later-hatching YOY helped to reduce the potential competition for habitats and other resources.

### SPATIAL DISTRIBUTION DYNAMICS IN WHITE BREAM AND PUMPKINSEED

In the June and July samples, a species-specific distribution pattern between habitats was highlighted with some examples taken from YOY white bream and pumpkinseed. The first catch of white bream occurred just a short time before those of pumpkinseed. Small-sized white bream were restricted to complex habitats soon after hatching. They remained mostly in those habitats later in the summer, whereas large-sized individuals were observed mostly in more open water areas (i.e. M and L sites). These punctual observations of large white bream, probably due to schooling behaviour (Pitcher, 1983), suggested that they prospected new littoral habitats as they increased in size. Complex habitats characterized by well-developed macrophyte beds provided parental requirements for reproduction (phytophils, Balon, 1975) but also refuge from predation for small-sized white bream. Growing YOY progressively increased in mobility and probably traded safer habitats for the resources available in open waters. Avoiding predators by remaining in refuges with low food availability for white bream is unlikely to be an adaptive strategy because YOY must achieve a threshold size by late fall if they are to escape over-winter mortality (Schindler, 1999). As spring-hatching YOY do in late spring, white bream shift to pelagic areas during the autumn (unpubl. data.).

Frequently, if spawning and development occur in shallow water, the larvae of some freshwater species, such as the Percidae and Centrarchidae, migrate to the limnetic zone where they feed for a short time before moving back to the shoreline (Cech *et al.*, 2005). In Lake Banyoles, 14 mm total length correspond to the smallest size at which pumpkinseed come back to the littoral zone (Vila-Gispert & Moreno-Amich, 1998). In the Mirgenbach reservoir, pumpkinseeds were first captured at smallest sizes (mean TL<sub>min</sub> = 11.5 mm). Small-sized fish were captured at all sites but one, suggesting that they dispersed. Moreover, in June, YOY pumpkinseed whose size did not exceed 25 mm total length used all kinds of habitat available in the reservoir littoral area with no size-dependent distribution among habitats. The distribution pattern changed in July with small-sized pumpkinseed (LT < 30 mm) in high densities at sites providing medium habitat structural complexity whereas numerous larger fish occurred in highly complex habitats. Pumpkinseed densities were consistently lower at sites providing low habitat structural complexity than at those with high habitat complexity. In such open water areas, the low densities could result from the lower capture efficiency of beach seining and/or higher predation pressure (Savino & Stein, 1989; Rossier *et al.*, 1996; Eklöv, 1997). The trade-off between resource availability and predation risk is considered one of the key factors in determining the habitat use patterns of fish (Mac Rae & Jackson, 2001). Both the occupation of all available habitats in June and the concentration in moderately complex habitats (sites M) by the smallest-sized juvenile pumpkinseeds in July, suggests that they probably did not trade-in safer habitats for higher prey availability, contrary to what was observed for small white bream. In this way, observations of pumpkinseeds did not fulfil the theoretical “top-down” view of fish structure which asserts that predators can structure the space occupation of their prey (Northcote, 1988). However, the distinct distribution pattern between different pumpkinseed size classes could result from cannibalism with larger (earlier-born) fish preying on smaller (later-born) conspecifics (Copp *et al.*, 2002) or small YOY avoiding habitats colonized by larger conspecifics. The specific reason why large pumpkinseed opted for sites providing high habitat structural complexity requires further investigation (e.g. especially since they nearly reached a size protecting them from predation when standard length exceeded 70 mm) to better understand the relationship between habitat migration and ontogenetic diet shift in particular. A study of feeding behaviour in various habitat structural complexities is currently being performed using in situ enclosures. Protracted reproduction provided newly hatched young throughout the summer. This constant arrival of newly-hatched fish without pelagic migration at a larger stage explained why abundance increased from one month to the next. Moreover, variations in the timing of reproduction among individuals may provide stability in the face of unpredictable conditions, ensuring that at least some of the young succeed to survive and grow (Garvey *et al.*, 2002).

## A SUCCESS STORY

Because of the importance of littoral species to overall fish communities, changes in the composition of the littoral community can have significant implications for lake ecosystems, and may affect the energy flow and food web interactions of the entire system (Pierce *et al.*, 2001). When sampled in abundance, native fish were mainly early-spring hatching YOY most of which migrated towards the pelagic area, thus following their ontogenetic diet shift before the arrival of YOY pumpkinseeds in the littoral area. Small-sized pumpkinseeds were distributed across all available habitats, whereas co-occurring species like white bream were restricted to complex habitats when smaller before shifting to open waters and pelagic areas as they grew. In contrast, larger YOY pumpkinseeds occupied those forsaken areas. Finally, this introduced fish was the only one to remain in the littoral zone when older, although other authors report some pelagic individuals (Gillespie & Fox, 2003). Despite a shortened growth period, both life-history traits (e.g. precocious maturity, newly-hatched fish throughout the summer ; Dembski *et al.*, 2006) and spatio-temporal distribution of pumpkinseeds which allowed for the exploitation of physical spaces left vacant, contributed to its population success. This is of particular interest because the shallow, littoral zone which is usually the most biologically productive portion of a reservoir may not reach its full potential if suitable fish species are not present (Fernando & Holcik, 1991) and the fish fauna of western Europe is particularly depleted after massive extinction during the last glacial period (Irz *et al.*, 2004b). These findings illustrate that reservoirs provide a favourable environment for the establishment of non-native species and that summer-spawning species seem to be better adapted to cooling water environments (Luksiene *et al.*, 2000).

## ACKNOWLEDGEMENTS

This research was supported by the Nuclear Power Production Center of Cattenom (EDF). The authors thank A. CARTIER for correcting the English version and Eric PATTEE and two anonymous referees for providing helpful comments on an earlier version of this manuscript.



## CHAPITRE III

---

### REPONSES A L'ECHAUFFEMENT

---



Si de nombreux travaux traitant du « global change » font état des conséquences d'une augmentation estivale des températures, rares sont ceux qui s'intéressent à ce qu'implique un échauffement hivernal, bien que cette situation risque d'affecter de nombreuses régions tempérées (Coutant, 1990). Le régime thermique est un paramètre fondamental dans le cycle biologique des poissons, pouvant agir soit directement via les processus physiologiques soit de manière indirecte en affectant d'autres compartiments de l'édifice trophique. La régulation hormonale de la maturation ainsi que le déclenchement de la ponte, étapes déterminantes de la fonction reproductrice, sont sous contrôle de la température. Ainsi, la date de reproduction est souvent fonction de la latitude considérée pour une espèce donnée (Gillet, 2001). Le réchauffement global pourrait modifier la distribution biogéographique des espèces suivant leurs exigences physiologiques, par le biais de migrations, mais qu'advient-il de la biocénose d'une retenue, confinée dans un système plus ou moins clos ?

Dans le réservoir du Mirgenbach, le régime de température est caractérisé par un automne prolongé, un hiver doux et un printemps précoce. Aussi, ce système constitue un modèle expérimental pour l'étude des réactions et adaptations de la biocénose à l'échelle de plusieurs générations dans un contexte de réchauffement thermique. Au travers, notamment, des aspects liés au cycle de reproduction et de la croissance, il est possible de déterminer l'impact des changements des traits biologiques sur la dynamique, la répartition et les interactions spécifiques. Dans quelle mesure le réchauffement global peut-il contribuer à la création d'espaces vacants susceptibles de jouer un rôle dans le processus d'invasion biologique ?

La perche soleil fréquente de façon permanente un espace restreint (i.e. habitats littoraux) où s'accomplissent des étapes vitales dans le cycle biologique de l'ensemble de l'ichtyofaune. La possibilité de capturer efficacement les stades de développement successifs de cette espèce ainsi que sa prolifération dans le réservoir nous ont amené, dans un premier temps, à nous intéresser aux incidences de l'échauffement des eaux sur ses traits de vie. Puis nous avons étendu nos investigations à d'autres espèces afin de vérifier si les réponses sont similaires.

Les premiers résultats de l'étude histologique en cours illustrent la précocité de la maturation sexuelle chez des perches soleils des deux sexes âgées d'un an ; ils sont présentés dans les Planches 3.1 et 3.2 faisant suite à la publication.

## **I. Incidence de l'échauffement sur les traits d'histoire de vie de la perche soleil (*Lepomis gibbosus*)**

**Consequences of elevated temperatures on life-history traits of an introduced fish, pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*)** *Journal of Fish Biology* (2006) **69**, 331-346.

S. Dembski<sup>1\*</sup>, G. Masson<sup>1</sup>, D. Monnier<sup>2</sup>, P. Wagner<sup>1</sup>, J. C. Pihan<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>Laboratoire Biodiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes, UFR Sci.F.A. , Université de Metz, Rue du Général Delestraint, 57070 Metz, France.

<sup>2</sup>Conseil Supérieur de la Pêche, Délégation régionale Champagne Ardennes – Lorraine – Alsace, 23 rue des Garennes, 57155 Marly, France.

Headline: life-history adaptation in warmed environment

\*Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +33 (0)387378421; fax: +33 (0)387378423; email: [dembski@univ-metz.fr](mailto:dembski@univ-metz.fr)

Life history reactions of a pumpkinseed *Lepomis gibbosus* population in north-eastern France exposed to heated waters were studied. The study was conducted from 2001 to 2003 in an artificial reservoir, adjacent to a nuclear power plant, in which water temperatures are cool in the winter (8.2 – 12.4°C) and rise early in the spring (April : 14.7°C) nearly 5°C and 3°C over the temperature of its tributary, respectively. Fast growth among young of the year, precocious maturity and short life-span were observed, in contrast to related studies. The short life span appeared to be the price paid for early maturity in breeding fish, which suffered high mortality rates just after their first reproduction.

Key words: global warming; sexual maturation; reproductive strategy; longevity; *Lepomis gibbosus*.

## INTRODUCTION

Life-history variations in organisms of the same species can be produced by either genetic differences or by environmentally-induced differences among individuals with a given genotype. In fishes, inter-population variability in life-history traits has been attributed to environmental factors such as thermal regime, length of growing season, productivity and food availability, inter and intra-species interactions and degrees of environmental fluctuation (Alm, 1959; Deacon & Keast, 1987; Reznick *et al.*, 1990; Fox & Keast, 1991; Tomasini *et al.*, 1996).

Temperature, considered as an ecological resource, is one of the most important factors affecting fishes' physiological processes or behaviour. Gonad growth, spawning time and reproductive behaviour all depend on temperature and its related variables (e.g. day length). A widely-reported hypothesis concerning the effect of temperature on ectotherms is that of von Bertalanffy (1960), who suggested that growth becomes constrained at high temperatures because the anabolic rate is fundamentally unable to keep up with that of catabolism. Recent studies indicate that, an increase in environmental temperature, while increasing growth rates and differentiation, affects the latter more than the former, and thus body size at a given stage of development is reduced (van der Have & de Jong, 1996). As a consequence, most ectotherms mature early, at small body size, in heated waters (Packa-Tchissambou *et al.*, 1981; Atkinson, 1994). Fish species differ in their preference for optimal temperatures at which physiological function is optimized and growth and activity scope is maximised (Jobling, 1996). In addition, the introduction of a species to a new environment may induce changes in its life-history traits, due to subsequent increases in energy cost (e.g. expended for physiological regulation, survival, escaping new predators, foraging, etc.; Rosecchi *et al.*, 2001).

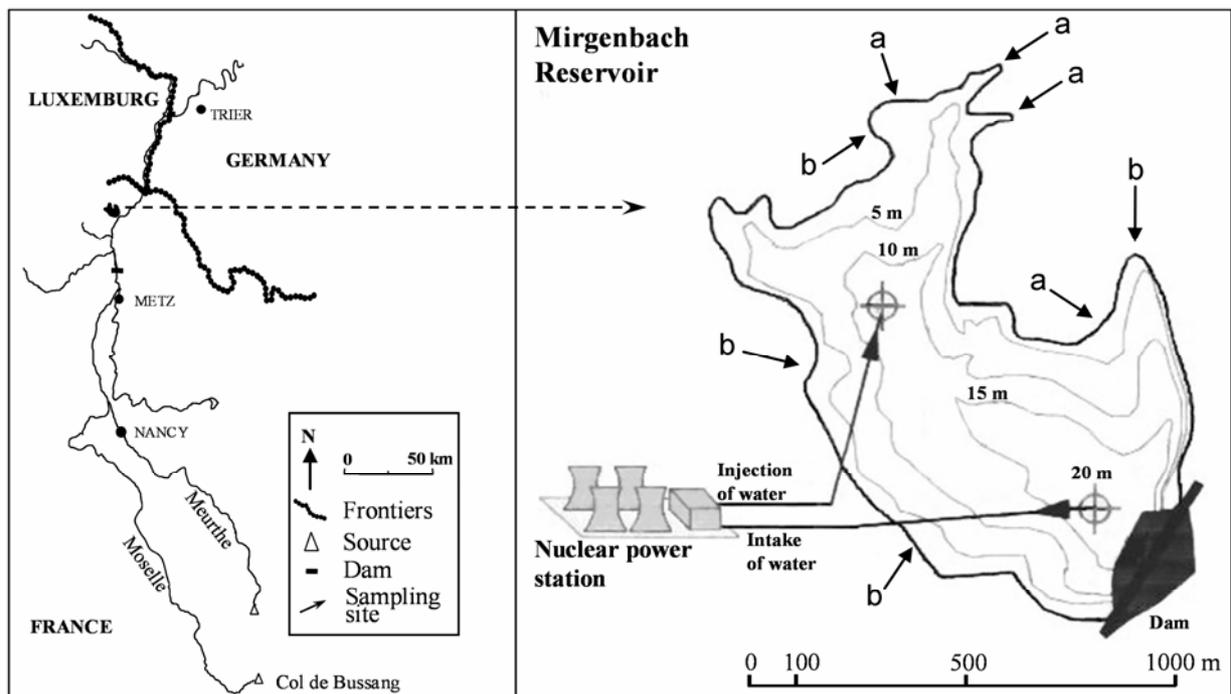
Known consequences of global warming are generally described as shifts in community structure towards thermophilic and southern taxa (Pörtner *et al.*, 2001; Soto, 2001; Daufresne *et al.*, 2004; Fang *et al.*, 2004; Jansen & Hesslein, 2004 2001) that imply migration and thus a modification in a given species' bio-geographic distribution. But, in water bodies where migration is not feasible (i.e. isolated lakes and reservoirs), there is a need to understand the reaction of both native and introduced species to warmer conditions. Few studies have considered the long-term ecological consequences of multigenerational exposure to elevated thermal regimes (van der Kraak & Pankhurst, 1996). In addition, most studies of the effects of global warming on fish have focused on summer temperatures, whereas temperature increases at higher, mid-latitudes are projected to be greatest during the winter months (Coutant, 1990). The aim of this study was to analyse the life-history responses of the pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus* L., particularly those linked to reproductive cycle and growth, when exposed to heated lacustrine water conditions (e.g. mean annual temperature 3.7°C warmer in the reservoir during nuclear power station functioning). Despite widespread distribution on this continent, few life-history data are available about northern European populations of this

introduced species (Copp *et al.*, 2004). Pumpkinseed sunfish, noted since 1991 in the Mirgenbach Reservoir (Flesch *et al.*, 1994), were chosen for this study because of their abundance in the reservoir and their occupation of a littoral zone, which could be easily sampled. The higher winter temperatures in the Mirgenbach Reservoir, compared to the local pattern, provided a rare opportunity to evaluate thermal effects on fish performance.

## MATERIALS AND METHODS

### STUDY AREA

The Mirgenbach Reservoir (Fig. 1) fulfils a safety function and acts as a thermic buffer area for the nuclear power plant in Cattenom (Moselle, north-eastern France). This lake has a surface area of 95 ha, a capacity of  $7.3 \times 10^6 \text{ m}^3$  and a maximum depth of 20 m. In 1985, the reservoir was created in the watershed of the Mirgenbach river, a small tributary of the Moselle river. It was filled with water pumped from the Moselle River, a major tributary of the Rhine River. Since then, the water pumped from the river ( $8 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) has been heated, the salts concentrated by evaporation ( $3 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) in the cooling towers, and then the water let out through the reservoir ( $5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) with a transit time of twelve days before discharge into the Moselle River.



**Fig. 1. Location of study site and sampling stations.**

The reservoir presents unique physicochemical and hydrobiological characteristics (Vein *et al.*, 1990). Soon after being filled, the reservoir evolved from its original, oligo-mesotrophic state to a clearly eutrophic state. Constant, thorough mixing resulted from the injection of water from the cooling towers, which explains the absence of stratification (neither thermocline nor oxycline exist). The water level is constant except when the dam is checked.

The major impact on the Mirgenbach’s water temperature occurs during the winter (Table I). Temperature regimes with prolonged autumns, warm winters and early springs are characteristic of cooling water areas (e.g. at thermal power plants; Luksiene & Sandström, 1994). Currently, water temperature throughout the year exceeds 8°C; the warming up of the water mass is seasonally early in spite of the regional climate, with temperatures often surpassing 14°C by the beginning of April. Although the reservoir is always warmer than the Moselle River, it has similar patterns of water temperature fluctuation. Compared to other systems (Table II), the reservoir has summer temperatures closer to those of French Mediterranean water bodies, whereas the Moselle River is closer in value to lakes in the northern part of the Pumpkinseeds’ native range.

**Table I. Mean, minimum and maximum monthly temperatures (°C) in the Mirgenbach reservoir before (1986-1987) and during (1992-2003) the functioning of the nuclear power station and compared to the Moselle River (1992-2003). Reservoir data integrated the whole water column.**

|                           | Jan  | Feb  | Mar  | Apr  | May  | Jun  | Jul  | Aug  | Sept | Oct  | Nov  | Dec  |      |
|---------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Mirgenbach<br>(1986-1987) | min  |      |      | 9.0  | 15.8 | 18.1 | 22.1 | 20.6 | 17.4 | 14.4 | 9.9  |      |      |
|                           | mean | 6.1  | 6.1  | 6.7  | 10.7 | 15.9 | 18.4 | 22.1 | 21.0 | 19.4 | 14.8 | 11.0 | 10.1 |
|                           | max  |      |      |      | 12.4 | 16.0 | 18.8 | 22.2 | 21.4 | 21.3 | 15.2 | 12.1 |      |
| Mirgenbach<br>(1992-2003) | min  | 8.2  | 9.8  | 10.7 | 12.9 | 16.3 | 19.2 | 21.5 | 22.9 | 18.8 | 15.7 | 12.1 | 9.0  |
|                           | mean | 10.7 | 11.2 | 12.4 | 14.7 | 18.6 | 22.2 | 23.9 | 25.3 | 21.8 | 18.8 | 14.9 | 11.9 |
|                           | max  | 12.4 | 13.0 | 13.8 | 16.8 | 23.5 | 25.7 | 26.9 | 27.8 | 24.8 | 21.7 | 17.2 | 15.2 |
| Moselle<br>(1992-2003)    | min  | 2.1  | 2.4  | 6.8  | 8.1  | 13.0 | 16.7 | 17.3 | 20.8 | 14.6 | 10.7 | 7.7  | 4.3  |
|                           | mean | 5.6  | 5.7  | 8.5  | 11.6 | 16.8 | 21.2 | 22.3 | 23.4 | 18.7 | 15.4 | 9.6  | 6.9  |
|                           | max  | 8.4  | 8.4  | 10.2 | 14.7 | 20.8 | 26.0 | 25.1 | 27.4 | 22.1 | 18.0 | 12.3 | 9.7  |

## BIOLOGICAL MATERIAL AND SAMPLING

Pumpkinseed sunfish are native to North America but have colonised almost the entire French hydrographic network since their introduction in 1880 (Carrel *et al.*, 2001). They are classified as a “species likely to cause biological imbalances” (Pascal *et al.*, 2003). The fish assemblage in the Mirgenbach (littoral area) is composed of 16 freshwater species, of which *Lepomis gibbosus* L. is the most abundant.

Although Garcia-Berthou & Moreno-Amich (2000a) report pumpkinseed that inhabited deep zones (10-15 m), these fish were predominantly littoral. In the Mirgenbach Reservoir, from 2001 to 2003, vertical gillnets (2.5m in width) were set up for 24-hour periods, twice a year (July; October) at various depths (i.e. 1 m, 3 m, 5 m, > 10 m). At each station (two stations for each depth), gill-nets of two squared mesh size were installed (10 mm and 20 mm in length).

While pumpkinseeds were caught at the stations at 1 m in depth during each attempt, none were caught at deeper depths (unpubl. data.).

**Table II. Comparison of main life-history characteristics of pumpkinseed populations inhabiting the original area (Ontario Lakes : Fox, 1994) and various water bodies where they were introduced (Rhône River : Fox & Crivelli, 2001 ; Cottesmore Pond : Copp *et al.*, 2002).**

|   | Ontario Lakes<br>Canada<br>(44°18'N) | Cottesmore Pond<br>England<br>(51°09'N) | Rhône River Delta<br>France<br>(43°30'N) | Canals<br>Mirgenbach Reservoir<br>Moselle, France<br>(49°25'N) |
|---|--------------------------------------|---|--|--|
| Summer 1994 mean temperature<br>(study period summer) | 22.9                                 | 20.7                                    | 28.1                                     | 27.3 (26.3)  |
| Longevity (in years)                                  | 9                                    | 5                                       | 3 to 7                                   | 3  |
| Female mean age at<br>maturity (in years)             | 3.4                                  | 3.9                                     | 1.8                                      | 1.0  |
| Female mean I <sub>G</sub> (%)                        | 5.6                                  | 6.1                                     | 6.3                                      | 7.8  |
| Female mean L <sub>T</sub> at<br>maturity (mm)        | 100                                  | 78.5*                                   | 70.7                                     | 76.6   |
| Mean L <sub>T</sub> at age 1 (mm)                     | 46*                                  | 33.8*                                   | 39.4*                                    | 58.6   |
| Maximum L <sub>T</sub> (mm)                           | 210                                  | 124*                                    | 150                                      | 168  |

\* data computed according to the authors

In summer 2002, inshore enclosures were fished to determine adult pumpkinseed sunfish traits (e.g. length and age at maturity) during the reproductive period. Additional sampling occurred to describe the seasonal variations in individual growth and gonadal development. The pumpkinseed born in 2002 were fished until autumn 2003 to study seasonal growth patterns. Data collected from spring 2001 to autumn 2003 were used to characterize ovary or testis development. The number of degree-days (DD), calculated beginning on 1 January, was used to define four successive periods: late March to late April (“early spring”: from 1000 to 1550 DD), mid-May to mid-June (“late spring”: from 1800 to 2750 DD), mid-July to mid-August (“summer”: 3050 to 3700 DD), September to November (“autumn”: over 4200 DD). Year to year degree-day differences did not exceed 10 % during each period defined.

The sites were located at depths equal to or less than one meter. They were chosen using indicators of habitat quality such as shoreline morphology and depth gradient, composition and heterogeneity of the substratum, macrophyte diversity and cover. Sampling sites provided various habitats ranging from the poorest to the richest ones. Poor habitats had homogeneous substratum with bedrock, pebbles or marl outcrop and no macrophyte beds whereas complex (or rich) habitats provided heterogeneous substratum with leaf litter, silt, branches and roots

and continuous or discontinuous macrophyte beds (e.g. *Typha latifolia*, *Myriophyllum sp.* and *Potamogeton pectinatus*).

Inshore enclosures located at sites providing complex habitats were repeatedly electro-fished to depletion. Parts of the original design of the reservoir was isolated ( $527 \pm 169 \text{ m}^2$ ), at four stations (1 m in depth, stations a, fig.1) with nets. Additional fish sampling were done every two or three weeks according to a standard protocol, using a trawl, beach seine, fyke-nets or electro-fishing. All the nets had the same squared mesh size (2 mm in length) and were used at the same stations (stations b, fig. 1) where the principal littoral zone habitats were sampled to ensure that there was no size, age, or maturity bias due to differential habitat selection.

## DATA ANALYSIS

The pumpkinseed sunfish collected were preserved in 4% formalin for further analysis. Specimens were later measured (total length  $L_T$ , nearest mm) and weighed (nearest 0.1 g). Gonads were inspected to determine sex and maturity status, and those of maturing and mature individuals were removed and weighed. After gonad removal, specimens were eviscerated and reweighed. Temporal patterns in both male and female gonad development were described using the gonadosomatic index ( $I_G$ , gonad weight as percent of eviscerated body weight ; Wootton, 1991). Deacon & Keast (1987) and Fox (1994) indicate 3 % or 3.5 % of total body weight for females collected in the early spring prior to the start of reproduction as a criterion to assess maturity. In our study, females whose  $I_G$  exceeded 4 % of eviscerated body weight were considered newly-maturing or breeding individuals.

$I_G$  is often incorrectly assumed to be independent of length and isometric growth between the two variables involved (Garcia-Berthou & Moreno-Amich, 1993). To properly appreciate the seasonal variation in gonadal weight, a multivariate analysis of covariance (ANCOVA) was applied to the  $\log_{10}$ -transformed eviscerated and gonadal weights, whose relationship with the reproductive cycle were considered dependent variables. The  $\log_{10}$ -transformed total length was used as the covariate. The factors taken into consideration were season (sample date), cohort (equivalent to age of the individual) and sex (male or female). For cases with significant factor effects, variation was described by using the predicted means for each cell, adjusted for the effect of the covariate. The data were divided into three sets : young males and females of the year (i.e. cohort 0+), one-year-old males (i.e. cohort 1+) and one-year-old females (i.e. cohort 1+). Older adults, being rare, were excluded from the analysis.

Age at capture was determined by reading scales with a microfilm reader, with annuli identified using the criteria outlined in Regier (1962) and Bagliniere & Le Louarn (1987).

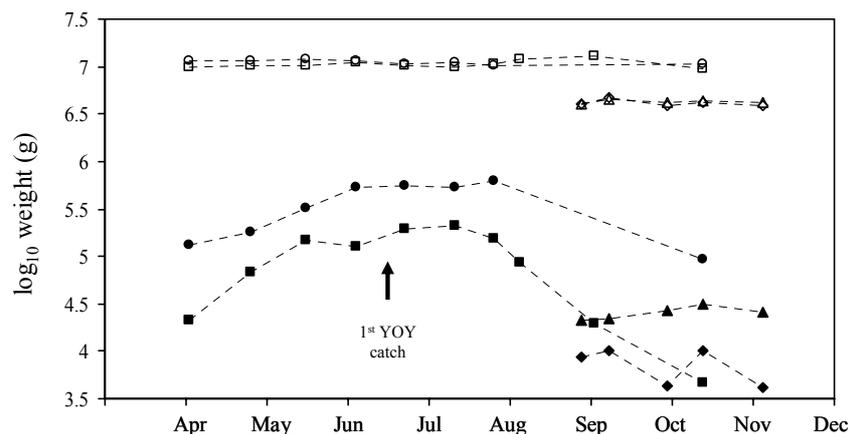
Mean age and length at maturity of females were computed using the formula given by Fox & Crivelli (2001), according to the data collected after enclosure electro-fishing in July 2002. Data given in standard length were converted to total length, using conversion factors from Carlander (1977) :  $L_S = L_T / 1.25$ .

## RESULTS

### ANNUAL REPRODUCTIVE CYCLE

#### Females

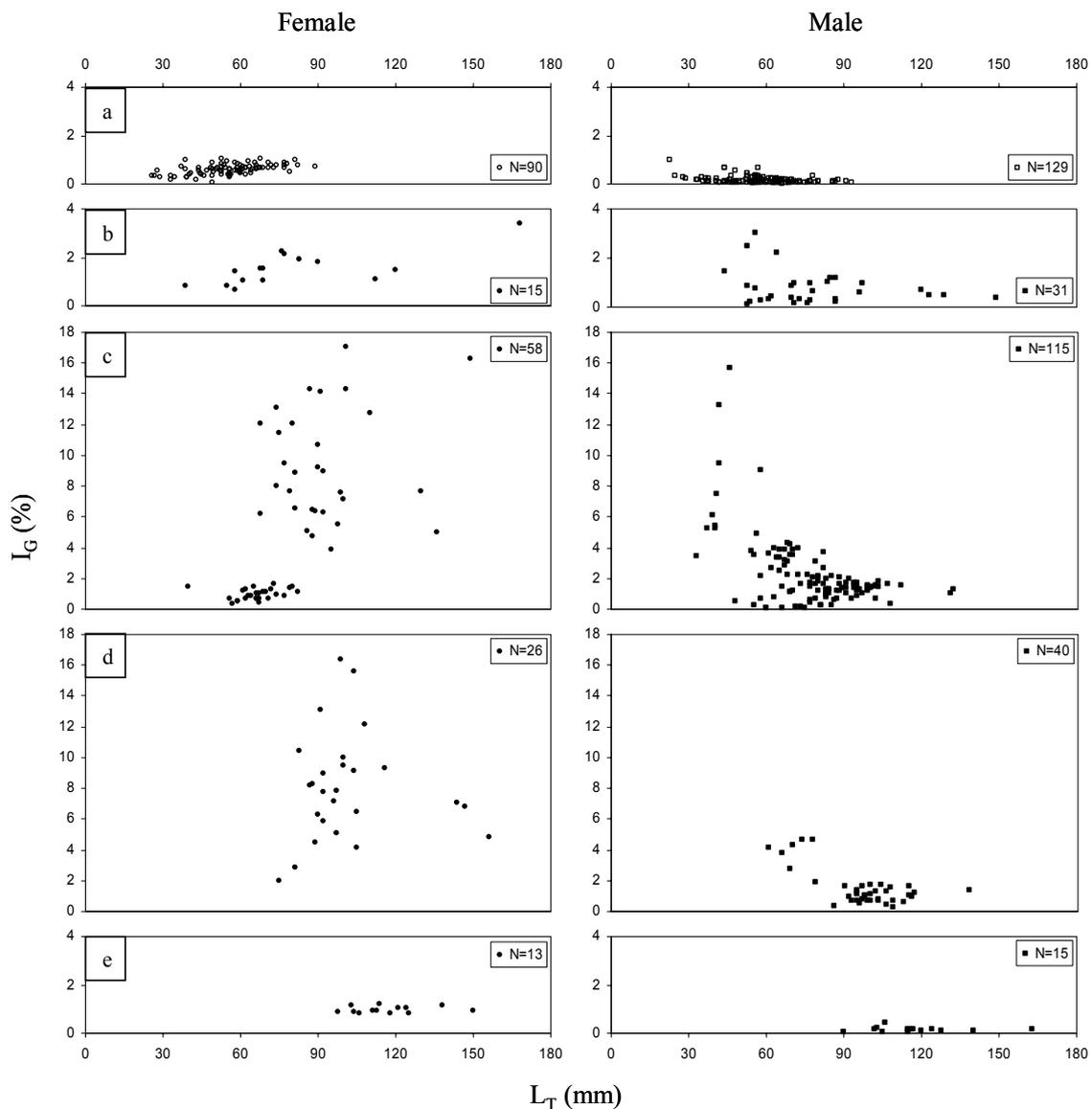
Adjusted gonad weights from covariance analysis of adult females (Fig. 2) indicated the different phases of the reproductive cycle. In early spring, there was strong, rapid growth in gonadal weight that indicated the maturation phase. The spawning period began shortly before the first capture of young of the year (YOY) in mid-June ( $L_T < 10$  mm), and continued through summer as indicated by consistently high mean gonadal weights (Fig. 2). Maintaining high gonadal weight while spawning was possible because ovarian growth from a presumably previtellogenic condition to a presumably preovulatory condition occurred in summer. In late spring we distinguished two groups, with significant differences in fish lengths (U Mann-Whitney, d.f. = 56 and  $n = 58$ ,  $P < 0.05$ ), in which changes in gonad size could be related to individual size (Fig. 3.c.). One group, essentially large individuals (mean length = 92.3 mm), had high  $I_G$  values (between 3.86 % and 17.06 %). No females were mature under a minimum size of  $L_{Tmin} = 68$  mm. The other group consisted of individuals in which  $I_G$  was less than two, that is, not yet having entered the maturational phase (Fig. 3.c). These were among the smallest fish (mean length = 66.5 mm). During the summer, fish had grown to maturity since individuals larger than 82 mm had a  $I_G$  exceeding four (Fig. 3.d). The two smallest females did not reach this threshold value and their minimum size was 75 mm. After that, adult females were absent from captured populations until autumn. Nevertheless, the capture of small YOY ( $L_T < 20$  mm) in September indicated that females continued to spawn through August. Maximum  $I_G$  values reached up to 18 % of female somatic weight and were observed from mid-May to the end of July. In autumn, YOY  $I_G$  values approached the low adults ones ( $< 1.2$  ; Fig. 3.a & e).



**Fig. 2. Predicted seasonal means for pumpkinseed sunfish (adjusted for sample covariate effect) of  $\log_{10}$ -transformed weights (g) for adult males (■: gonadal weight ; □: eviscerated weight) and females (●: gonadal weight ; ○: eviscerated weight) and YOY males (◆: gonadal weight ; ◇: eviscerated weight) and females (▲: gonadal weight ; △: eviscerated weight).**

### Males

There was a quick maturation before the spawning period that continued until gonadal weights decreased back down to the lowest level (Fig. 2). In contrast to observations among the females ( $L_{Tmin} = 68$  mm), there were small males ( $L_{Tmin} = 33$  mm) among the breeding adults. Small age-one fish did not delay maturity until later in the season, and exhibited gonadal growth (Fig. 3.b); development was even exceptional ( $I_G$  from 2 to 16 %) for the smallest males ( $L_T < 50$  mm ; Fig. 3.c). Like the females, male mean gonadal weight indicated maturity from mid-May to the end of July (Fig. 2), but during the summer individual males were neither below 60 mm in  $L_T$  nor with  $I_G$  values greater than 4.5% (Fig. 3.d). In August, male gonadal weights decreased until the lowest values for  $I_G$  were encountered in autumn ( $< 0.45$  ; Fig. 3.e). YOY  $I_G$  did not exceed one (Fig. 3.a).



**Fig. 3. Individual change in  $I_G$  (Gonadosomatic Index) for YOY pumpkinseed sunfish (○: female and □: male) during autumn (a) and for older pumpkinseeds (●: female and ■: male) during four periods (b : early spring ; c : late spring ; d : summer ; e : autumn).**

## BREEDING POPULATION

The samples taken from the enclosure in July 2002 (Table III) showed that, except for YOY, all individuals were mature whatever their sex, age or size ( $L_{Tmin} = 43$  mm;  $L_{Tmax} = 135$  mm). There was no significant difference (U Mann-Whitney,  $n = 246$ ,  $P = 0.427$ ) in the median size of either sex. Only nonovulated and spent females showed significant differences in median length (U Mann-Whitney,  $n = 93$ ,  $P < 0.05$ ), because larger females spawned earlier than smaller ones. Adult fish longer than 110 mm in length represented less than 5 % of the breeding population, whereas adults older than one year were less than 1 %. The sex ratio ( $S_r = 1.4$ ) indicated that during the breeding period, males were more numerous than females in the reproductive area. Interestingly, the biggest young of the year had already attained nearly the same size as the smallest one-year-old males ( $L_T = 45$  and 43 mm for the largest YOY and the smallest male adult, respectively).

**Table III. Nesting site inter-population variability of pumpkinseed sunfish in parameters taken from exhaustive electro-fishing within enclosures during the breeding season (July 2002). Data with the same letter are not significantly different ( $P > 0.05$ ) according to U Test.**

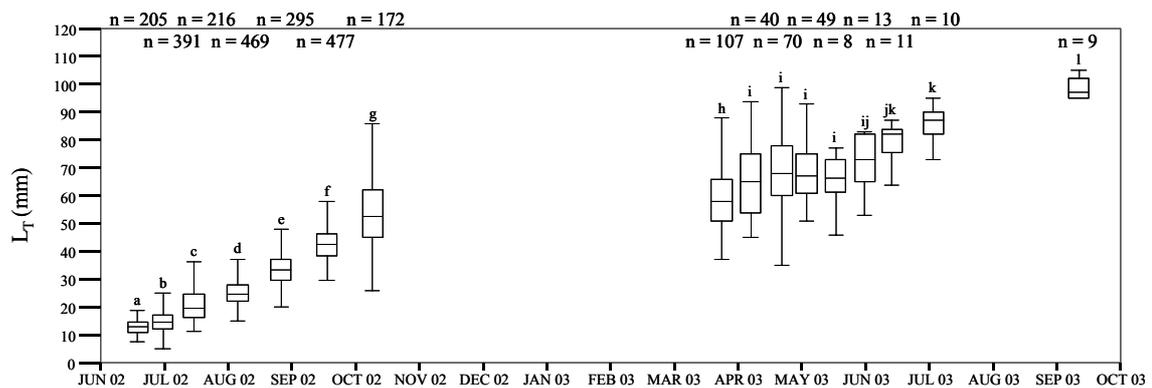
|                     | YOY               | female adult      |                     | male adult        |                   |                   |
|---------------------|-------------------|-------------------|---------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| sample size         | 287               | 103               |                     | 143               |                   |                   |
| length interval     | 10.5 - 45         | 71 - 112          |                     | 43 - 135          |                   |                   |
| mean $L_{T(mm)}$    | 21.2 <sup>a</sup> | 94.9 <sup>b</sup> |                     | 93.5 <sup>b</sup> |                   |                   |
| % at maturity       | 0                 | 100               |                     | 100               |                   |                   |
| maturity state      |                   | nonovulated       | ovulated            | spent             | spermiated        | spent             |
| % in maturity stage |                   | 59.2              | 9.7                 | 31.1              | 88.1              | 11.9              |
| length interval     |                   | 71 - 110          | 80 - 105            | 90 - 112          | 43 - 135          | 75 - 114          |
| mean $L_{T(mm)}$    |                   | 92.9 <sup>c</sup> | 93.7 <sup>c,d</sup> | 99.1 <sup>d</sup> | 92.9 <sup>e</sup> | 97.9 <sup>e</sup> |
| sex ratio           |                   |                   |                     | 1.4               |                   |                   |

## AGE GROUP AND COHORT STUDY

Maximal longevity was three years (Table II). Two age groups were strongly represented among the captured fish: Group 1 fish with one winter of life were the majority until June, before the arrival of YOY which remained preponderant from then until winter. In late autumn, only YOY were fished.

The size distribution from age 0 to age 1 throughout consecutive stages of life (Fig. 4) showed a highly significant change (Median Test,  $d.f. = 1$ ,  $P < 0.001$ ), except during the maturation phase which occurred between early April and mid-June 2003 (Median Test,  $d.f. = 1$ ,  $P > 0.100$ ). Pumpkinseed sunfish growth was extremely rapid for YOY, especially after the end of

breeding in August 2002, whereas it slowed during both the winter and subsequent maturation phase. In autumn, YOY had a high variance for size and this remained the case after the winter as minimum size was 37 mm and larger fish reached 88 mm in  $L_T$ . After reproduction in summer 2003, the one-year-old population showed an increase in median size. By then, the one-year-old pumpkinseed sunfish captured had a low variance for size and their  $L_{Tmin}$  was 95 mm.



**Fig. 4. Evolution in size distribution of pumpkinseeds from the 2002 cohort. — : median total length ; □: first (25%) and third (75%) quartiles ;  $\top$  &  $\perp$  : confidence interval of 95 %. Data points with the same letter are not significantly different ( $P > 0.05$ ) according to Median Test.**

## DISCUSSION

This study describes modifications in life-history traits of a species that had colonized a water mass with prolonged autumns, warm winters and early spring conditions, and provides insight into the impact of these adaptations on the dynamics of the population studied. Our results will be compared with previous research (Table II).

### LINKS BETWEEN TEMPERATURE AND REPRODUCTIVE STRATEGY

Precocious maturity has been the subject of numerous observations (Crivelli & Mestre, 1988; Luksiene & Sandström, 1994; Sandström *et al.*, 1995; Fox & Crivelli, 2001), though never involving an entire one-year-old cohort. An increase in temperature affects differentiation more than growth rates and thus body size at a given stage of development is reduced (van der Have & de Jong, 1996). This is in keeping with our findings in which the average size of females at maturity was lower than that for this species in its native range (Table II). Early maturity can also be explained as a normal reaction to increased food consumption at higher temperatures, leading to faster juvenile growth (Zapata & Granadolencio, 1993; Berrigan & Charnov, 1994). In the Mirgenbach Reservoir, YOY pumpkinseed attained higher average

size at age one than in their original environment, in other cold water environments or in warmer waters (Table II), and the average was well above the European mean ( $L_S = 46.9$  and  $40$  mm in the Mirgenbach and in Europe, respectively ; Copp *et al.*, 2004). This acceleration in individual growth probably resulted from an increase in food intake and the available resources under these thermal conditions and to a lengthening of the growth period due to water mass warming. Nevertheless, recent research indicates that the same life history outcomes for warmer thermal regimes are occurring independent of an increase in growth rate (Dhillon & Fox, 2004). In our study, this was illustrated by the maturation of smaller as well as bigger-sized one-year-old fish. Once a minimum physiological size for reproduction is attained, reproduction at the earliest opportunity would be favoured by natural selection, unless some intrinsic cost of rapid growth exists (Partridge & Sibly, 1991; Arendt & Wilson, 1997). In contrast to bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* (Rafinesque), that can mature during the first summer of life at 3-4 months of age (Belk, 1998), YOY pumpkinseed sunfish were immature, although some reached or exceeded the total length of small breeding males during the summer (Table III). So, a physiological minimum size for reproduction did not seem to be the major determinant, but rather pumpkinseeds had to encounter winter conditions (e.g. cooler temperatures, shorter photoperiods) before reaching maturity or living long enough (e.g. over 5000 degree-days since hatching) if maturity was age-related.

The maturity of Mirgenbach's pumpkinseed sunfish was precocious, since all the individuals surviving their first winter matured during the following season (i.e. late spring or summer). During the summer, some females ( $I_G = 2$  and  $2.8$  %; Fig. 3.d) had not yet reached the threshold value for maturity ( $I_G = 4$  %) but we hypothesised they would undergo vitellogenesis later in the season. During the summer, no females had  $I_G$  lower than two (Fig. 3.d). We suspected that females with low  $I_G$  in late spring ( $< 2$  %; Fig. 3.c) had grown before reaching maturity. Pumpkinseed absence at three meters in depth or deeper tended to strengthen this idea. All the individuals did not share the same life-history, since both maturation and spawning were asynchronous. According to Ridgway *et al.* (1991), the annual schedule of gonadal recrudescence and reproductive activity of centrarchids may be directly affected by size-dependent differences in metabolism and energy stores. The presence in late spring of two groups yielded the protracted breeding season (Fig. 3.c). As Danylchuk & Fox (1994) and Vila-Gispert & Moreno-Amich (2000) had previously reported, small previtellogenic females that would undergo vitellogenesis by late summer, reproduced later in the season than their larger conspecifics (Table III). YOY that were born later would probably experience a shorter favourable-growth period than earlier born conspecifics. Except when some counter gradient variation existed (Arendt & Wilson, 1999), they would attain smaller autumnal size, tending to produce smaller parents the following year. We hypothesised that the late spawners would have daughters that were also small, late-spawning parents, but sons that could spawn early even if small. Even given the evolutionary advantage of a longer growth period by producing offspring as early as possible (Danylchuk & Fox, 1996), variation in the timing of reproduction among individuals may provide insurance in the face of

unpredictable conditions, ensuring that at least some of the young produced have optimal conditions for growth and survival (Koslowski, 1992; Garvey *et al.*, 2002). Among the males, individuals were mature at the beginning of the breeding season, regardless of their size. They exhibited strong differences in their reproductive gonadal allocation according to their size, since the small males ( $L_T < 50$  mm) had higher  $I_G$  than their larger conspecifics (Fig. 3.c). The small-sized adults captured ( $L_T \leq 60$  mm) were almost exclusively male. Consequently, the minimum physiological size for reproduction was sex-dependant. Small males that mature precociously and develop unusually large gonads are known as “cuckolders” and reproduce by sneaking fertilisation when females are being courted by parental males (Neff *et al.*, 2003). According to Gross (1982), the fastest growing juvenile males become the “cuckolders”. In the Mirgenbach Reservoir, YOY exhibited strong growth patterns and most of the breeders were one year old. The fastest growing juvenile males became the parental males whereas the slowest growing juveniles became the “cuckolders”. As reported by field observations during electro-fishing in summer 2002, small males were spawning, although this may result in reduced fitness for their offspring and compromise of their own over-winter survival (Danylchuk & Fox, 1996). Much of the somatic growth occurs after reproduction (Fox & Keast, 1990), so late breeding fish, already exhausted by the energy expenditure in reproduction, experienced a shortened growth period that they had to share with fast-growing YOY.

#### COSTS AND BENEFITS OF PUMPKINSEED SUNFISH LIFE HISTORY STRATEGIES

The survival cost is higher in populations which reproduce early and at a small size (Belk, 1998; Bertschy & Fox, 1999) because fishes allocate energy to reproductive tissues at the expense of somatic tissues (e.g. gudgeon *Gobio gobio* L.; Rosecchi *et al.*, 2001). Although rapid growth may evolve to allow organisms to reach a size which discourages predators, early maturation could in fact counteract this, due to a slower increase in size during the maturation phase. In addition, pumpkinseed sunfish would be at greater risk from predators because they engage in risky reproductive behaviour; males build and defend nests in relatively open areas, or frequent nesting areas if they act as “cuckolders”, and females visit nests to spawn (Belk, 1998). High YOY growth levels, together with low individual growth in fish which had invested energy for reproduction, led to the fast-growing progeny catching-up in size to their small, adult parents by the summer (Mid-July).

No individual fish exceeded three years of age, and two- or three-year-old individuals were very rare. There was high mortality of small-sized fish after first-time reproduction, since only individuals longer than 95 mm were captured in the autumn. The mortality rate would not, therefore, affect all the parents equally according to size, reproduction date and reproductive allocation. A change in relative mortality rates for different age or size classes can change the optimal age and size at maturity (Michod, 1979). Selective pressure from a low adult-to-juvenile ratio is strong enough to favour the evolution of increased reproductive efforts in

pumpkinseed sunfish, even when it results in the decline of an already low adult survival rate (Bertschy & Fox, 1999). Pumpkinseeds subjected to non-native conditions (i.e. elevated temperatures) adapted by reproducing earlier and investing more heavily in reproduction, presumably because the major effect of these conditions was higher adult mortality. Delaying maturity and allocating available energy to growth leads to increased female fecundity and male reproductive success, thus decreasing mortality from gape-limited predators and enhancing offspring survival potential through improved parental care by larger individuals (Belk, 1998). But this delay is also associated with an elevated risk of mortality prior to first reproduction because of the prolonged juvenile period (Bell, 1980; Stearns, 1992). In the Mirgenbach Reservoir, pumpkinseed sunfish had not shifted their first maturation to the following season; regardless of sex or size, fish surviving past their first winter opted for maturation. Although some females delayed maturity until later in the season, none of them delayed it until the following year. Thus, the low survival rate of pumpkinseed sunfish, especially the smaller ones, beyond their second summer was accompanied by early reproduction, ensuring at least one reproductive attempt. Some species can sacrifice reproduction in favour of growth and reduced risk of mortality, whereas, some fish invest all their energy in reproduction at the expense of survival (Mann *et al.*, 1984). Temperature could thus act as a warning sign of future risks of mortality and alter the optimal time to mature (Atkinson, 1995).

The pumpkinseed population was divided into two strong age classes: the young ones, whose recruits replenished the adult stock, and the one-year fish which assured the main reproductive effort. The limited number of cohorts weakened the population since its renewal was potentially compromised by the absence or failure of reproduction during just one season. Nevertheless, both the characteristics of the environment and the auto-ecology of the species explained its persistence. The reservoir did not exhibit any physicochemical conditions likely to prevent a given stage of the reproductive cycle, or the survival of YOY since no fluctuation in water level or summer anoxia occurred and winter temperatures were cool. In addition, the species opted for a strategy in which all recruits participated in the reproductive effort.

## GLOBAL WARMING IMPLICATIONS

In the Mirgenbach Reservoir, pumpkinseed sunfish have occupied an environment which is warmer than its original habitat area. This illustrates both the “opportunistic” life-history strategy of the species, which tolerates a wide range of environmental conditions (Vila-Gispert *et al.*, 2002), and the fact that reservoirs generally provide a favourable environment for the establishment of non-native species (Irz *et al.*, 2004a). The modification in reproductive dynamics, symbolized by a very short generation time due to the renewal of adult stock from one year to the next, might have favoured a quick adaptation of the organisms to their environment. A better understanding of the mechanisms underlying the developmental and evolutionary relationships between temperature and body size may aid in

predicting ecological responses to climatic change (Atkinson & Sibly, 1997). A preliminary analysis of the bio-ecological characteristics of all the Mirgenbach ichthyofauna species revealed a strong convergence with the results obtained for pumpkinseed sunfish (unpubl. data.). Strong growth in YOY coupled with precocious maturity, and thus shorter life span, seemed to be adaptive reactions. This leads us to conclude that, within a global warming context, age structure of fish populations would change.

## **ACKNOWLEDGEMENTS**

This research was supported by the Cattenom nuclear power plant (EDF). The authors would like to thank the CSP DR3 staff for their help with fish sampling. We are also grateful to A. Cartier for correcting the English version, and to Simon Devin and to two anonymous referees for providing helpful comments on an earlier version of this manuscript.

**Planche 3.1: Spermatogenèse de *Lepomis gibbosus* (échelle en angle inférieur droit).**

a)b)c) : Mâles capturé en mai 2004. Age : 1 an.  $L_T = 38,5$  mm.  $M = 0,85$  g.  $I_G = 12,94$ .

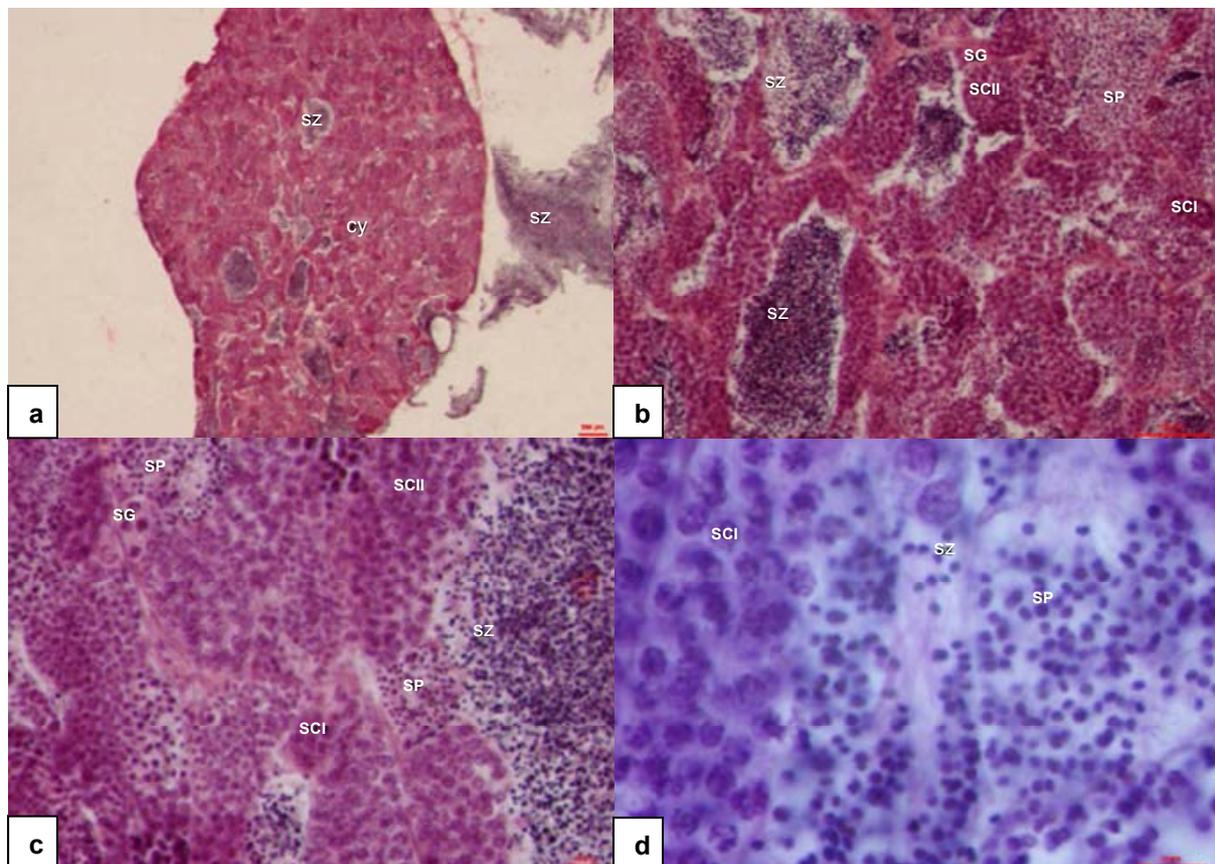
a) Coupe transversale du testicule. Cystes (**cy**) à différents stades de la spermatogenèse dans les tubules séminifères. Présence de spermatozoïde (**sz**).

b) Détail des stades de la spermatogenèse dans les tubules séminifères. **SG** : spermatogonies en croissance. **SCI** : spermatocytes I. **SCII** : spermatocytes II. **SP** : spermatides. **sz** : spermatozoïdes.

c) Stades de la spermatogenèse à fort grossissement. **SG** : spermatogonies en multiplication (mitoses). **SCI** : spermatocytes I. **SCII** : spermatocytes II. **SP** : spermatides. **sz** : spermatozoïdes.

d) : Mâles capturé en mai 2004. Age : 1 an.  $L_T = 37$  mm.  $M = 0,73$  g.  $I_G = 12,33$ .

Différents stades de la spermatogenèse à très fort grossissement. **SCI** : spermatocytes I avec noyau en prophase de méiose. **SP** : spermatides. **sz** : spermatozoïdes avec flagelle.



**Planche 3.2: Ovogenèse de *Lepomis gibbosus* (échelle en angle inférieur droit).**

a)b)c) : Femelle capturée en mai 2004. Age : 1 an.  $L_T = 65$  mm.  $M = 5,88$  g.  $I_G = 1,05$ .

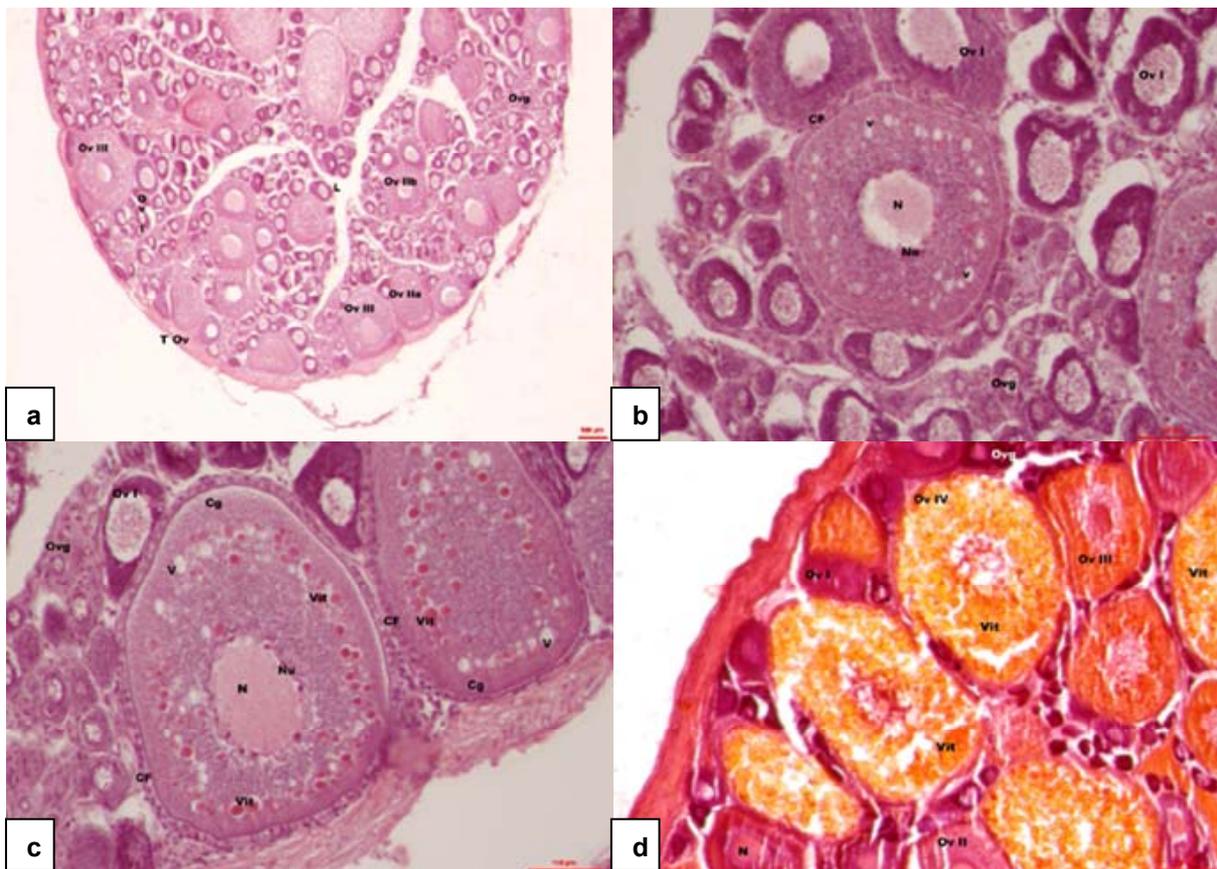
a) Coupe transversale d'ovaire montrant la tunique ovarienne (**Tov**), plusieurs lobules ovariens, la lumière de l'ovaire (**L**) et différents stades de l'ovogenèse dans les lobules : ovogonies (**Ovg**), ovocytes au stade I (**OvI**), stade IIa (**OvIIa**), stade IIb (**OvIIb**), stade III (**OvIII**).

b) Détail d'un follicule au stade IIa. Noyau (**N**) avec nombreux nucléoles (**Nu**). Cytoplasme ovocytaire avec vacuoles (**v**). Cellules folliculeuses (**CF**). Egalement visibles : ovogonies (**Ovg**) et ovocytes stade I (**OvI**).

c) Détail d'un follicule au stade III. Noyau (**N**) avec nombreux nucléoles (**Nu**). Plaquettes vitellines (**Vit**) dans les vacuoles. Cytoplasme périphérique granuleux (**Cg**). Cellules folliculeuses (**CF**). Egalement visibles : ovogonies (**Ovg**) et ovocytes stade I (**OvI**).

d) : Femelle capturée en mai 2004. Age : 1 an.  $L_T = 91,5$  mm.  $M = 19,04$  g.  $I_G = 12,44$ .

Ovocyte à vitellus abondant (**Vit**). Stade IV. Noyau disparu et cellules folliculeuses en régression.



## II. Incidences de l'échauffement sur les traits d'histoire de vie des autres espèces

Dans le Mirgenbach (49°25'N), les espèces à reproduction printanière (Sandre, perche, grémille, gardon et brème commune) se reproduisent plus précocement dans la saison que ce qui est généralement rapporté (Tableau XLVI). Ceci s'explique sans doute par le régime thermique particulier du réservoir dont l'échauffement précoce de la masse d'eau atteint très vite les températures favorables à la ponte des différentes espèces (Tableau XLVI). L'exemple de la perche permet d'illustrer ce décalage de la période de reproduction. En effet, après 10 à 20 jours d'incubation à 15°C, les larves de perche mesurent 5 à 6 mm à l'éclosion et migrent alors vers la zone limnétique où elles séjournent pendant environ un mois avant de rejoindre les habitats littoraux. Dans le Mirgenbach, les premières captures de perche ont lieu début avril ( $L_{T_{moy}} = 17,9$  mm) et l'on peut donc supposer que, compte tenu de leur histoire, ces poissons sont issus d'une reproduction ayant eu lieu fin février. Cette période coïncide avec un réchauffement rapide de la masse d'eau puisque la moyenne journalière passe de 10,5°C au 19 février à 12°C au 23 février. Les observations réalisées par Mergen (2002) dans un lac de barrage situé 60 km plus au nord (Esch-sur-Sûre, Luxembourg), indiquent la présence de larve à l'éclosion le 20 mai ce qui permet de supposer que la reproduction s'effectue début mai (la température de l'eau est alors d'environ 14°C). Les perches dans le Mirgenbach ont donc une reproduction nettement plus précoce que dans des systèmes voisins non échauffés. Antérieurement, Flesch (1994) signalait une reproduction des perches du Mirgenbach mi-mars à une température de 12°C entre 1990 et 1991. En 2003, cette température seuil de 12°C est atteinte dès fin février ce qui explique le décalage de la date de reproduction entre ces deux périodes.

**Tableau XLVI : Principaux traits de vie de différentes espèces, relevés dans le réservoir du Mirgenbach (voir aussi tableau I).**

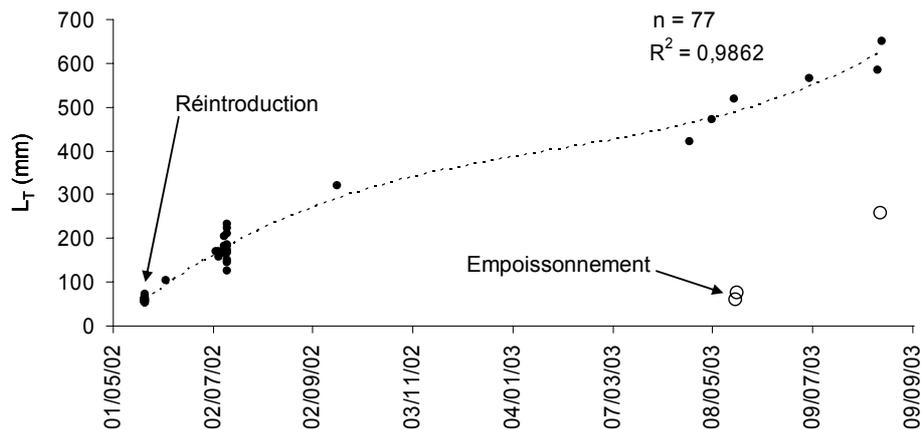
| Code | $L_{T_{max}}$ | Longévité | Ltmin<br>à maturité | 1 <sup>ère</sup> capture<br>d'alevins | T°C <sub>moy</sub><br>(en rive) |
|------|---------------|-----------|---------------------|---------------------------------------|---------------------------------|
| BRE  | 582           | 6         | 297                 | 22 avril                              | 18,3                            |
| ABL  | 243           | 5         | -                   | -                                     | -                               |
| BRB  | 403           | 5         | 158                 | 04 juin                               | 26,3                            |
| CCO  | 870           | -         | -                   | 19 mai                                | 19,5                            |
| GOU  | 104           | -         | -                   | -                                     | -                               |
| CHE  | 492           | -         | -                   | -                                     | -                               |
| GAR  | 385           | 6         | 185                 | 07 avril                              | 15,0                            |
| ROT  | 377           | 5         | -                   | 19 mai                                | 19,5                            |
| TAN  | 467           | -         | -                   | 01 juillet                            | 25,4                            |
| GRE  | 146           | -         | -                   | 22 avril                              | 18,3                            |
| PER  | 422           | 5         | 143                 | 07 avril                              | 15,0                            |
| SAN  | 900           | 8         | 291                 | 07 avril                              | 15,0                            |
| PES  | 175           | 3         | 68                  | 04 juin                               | 26,3                            |
| LOR  | 99            | -         | -                   | 07 juillet                            | 24,4                            |
| BRO  | 927           | -         | -                   | -                                     | -                               |
| ANG  | 1025          | -         | -                   | -                                     | -                               |

Pour la brème commune, si les jeunes de l'année sont régulièrement capturés en domaine pélagique lors de la campagne automnale depuis 1991, ceux-ci apparaissent depuis peu (pour la première fois en 1997 et systématiquement depuis 2000) dans les captures estivales. Or ces captures estivales de jeunes brèmes communes sont réalisées avec la maille de 10 mm dont l'unité d'effort est constante depuis 1991. Cette modification du régime des captures peut alors s'expliquer par une avancée de la date de reproduction de cette espèce dont les alevins migreraient en domaine pélagique plus tôt dans la saison que les années précédentes et seraient alors vulnérables aux filets maillants dès le début de l'été. Toutefois, on observe aucune modification notable du régime thermique au cours de cette période (comme par exemple un réchauffement printanier plus précoce) susceptible d'expliquer ce décalage de la reproduction. On suppose alors que les jeunes brèmes communes ont soit bénéficié d'une croissance plus forte leur permettant de quitter les rives plus tôt dans la saison, soit quitté les rives en raison d'une exclusion causée par l'arrivée d'une espèce compétitrice (la brème bordelière est en plein essor et la perche soleil prolifère depuis 2000), soit bénéficié d'un espace vacant au large en raison d'un déclin du prérecrutement des perches, gardons et sandres de l'année.

Les alevins atteignent dès l'âge d'un an des tailles nettement supérieures à celles rencontrées dans d'autres milieux. Les observations réalisées par Mergen (2002) dans un lac de barrage situé 60 km plus au nord (Esch-sur-Sûre, Luxembourg), indiquent la présence en rive de perches de longueur totale moyenne approchant les 60 mm à la mi-août, tandis qu'à cette même date les perches du Mirgenbach mesurent en moyenne 117,4 mm, atteignant les 60 mm début juin. Cependant, la croissance ne semble pas être plus rapide dans le Mirgenbach puisque l'écart de taille s'explique par un décalage dans l'apparition des larves entre ces deux milieux, celles du Mirgenbach profitant de deux mois de croissance supplémentaires.

La mesure de réintroduction du brochet dans le réservoir permet d'apprécier la croissance des poissons jusqu'à leur deuxième été. A leur introduction, le 21 mai 2002, les brochets mesurent en moyenne  $58,4 \pm 4,4$  mm ( $n = 50$ ) et atteignent, en août 2003, une longueur totale maximale de 650 mm (Figure 85). Craig (1996) rapporte des données de croissance provenant de 73 populations européennes pour lesquelles on constate que dans 95 % des cas la longueur totale n'excède pas 200 mm à l'âge d'un an, la valeur extrême étant de 340 mm. La croissance du brochet dans le réservoir du Mirgenbach est donc nettement supérieure aux observations rapportées.

Une augmentation de la température ambiante affecte plus fortement la différenciation cellulaire que la croissance cellulaire, ce qui contribue à une réduction de la taille corporelle pour un stade de développement donné (van der Have & de Jong, 1996). Ce mécanisme explique la maturation précoce des poissons présents dans un milieu échauffé ainsi que cela a été décrit précédemment pour la perche soleil.



**Figure 85 : Suivi de l'évolution de la longueur totale (mm) des brochets depuis les mesures de réintroduction.**

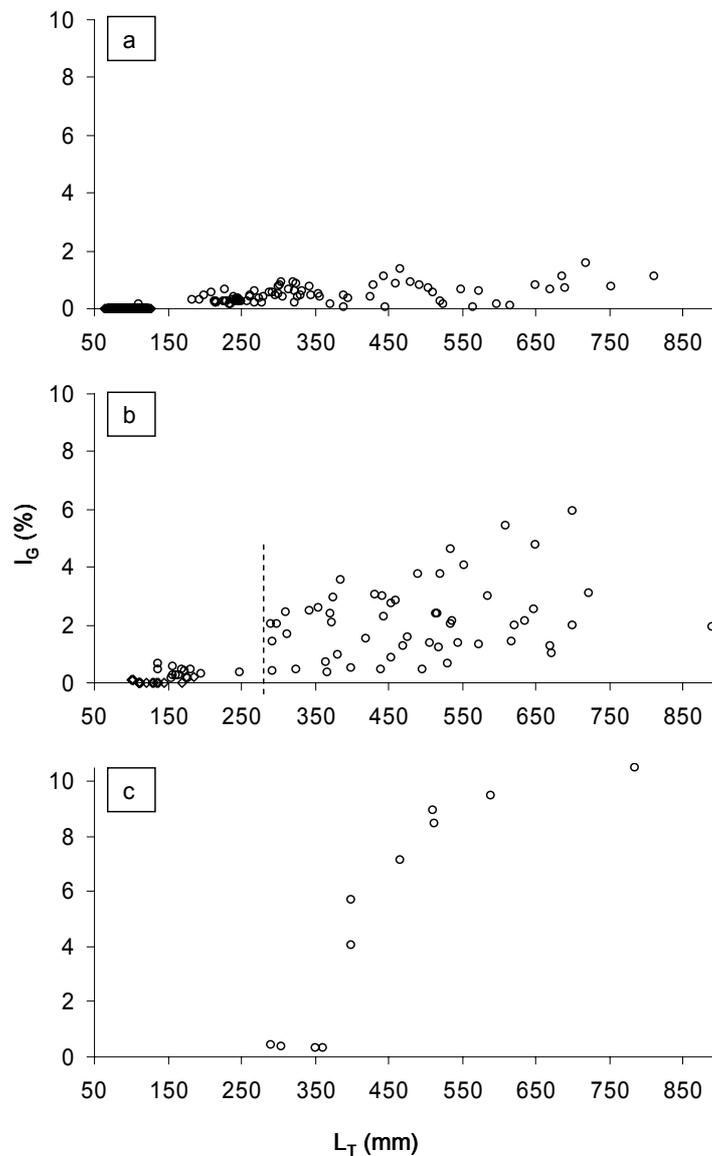
Les caractères ayant trait à la reproduction font à présent l'objet d'une analyse chez le sandre, la perche, le gardon et les brèmes puisque ces espèces sont présentes en effectifs suffisants en toutes saisons. Après avoir identifié la période de repos sexuel, indiquant une valeur seuil de l'indice gonado-somatique, le cycle de maturation est décrit et la taille minimale à maturité est déterminée graphiquement. La plupart de ces espèces ayant une reproduction printanière, nous analyserons successivement la période estivale, automnale, et enfin hivernale.

Concernant le sandre (Figure 86), on constate qu'en été les femelles sont au repos sexuel quelle que soit leur taille ( $I_G < 1,5 \%$ ). En automne, seule une partie de la population entre en maturation ; la taille minimale à maturité est alors de 291 mm. Ainsi, les jeunes de l'année, dont la taille est inférieure à 200 mm, n'entrent pas en maturation et par conséquent ne se reproduiront pas au printemps suivant mais plus certainement après leur deuxième hiver. L' $I_G$  maximal des femelles est de l'ordre de 10 %.

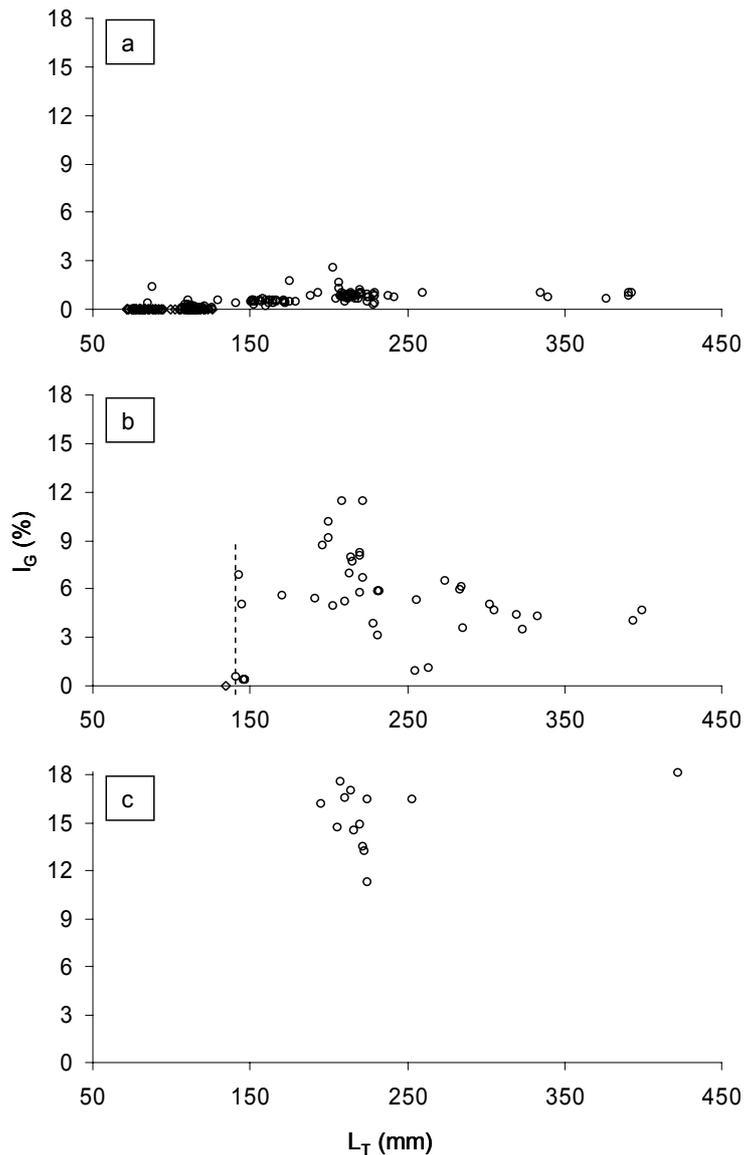
Les perches sont également au repos sexuel en période estivale ( $I_G < 3 \%$  ; Figure 87). En automne, ces poissons mûrent mais, contrairement au sandre, il n'y a pas de longueur seuil minimale puisque certaines jeunes femelles de l'année ( $L_{Tmin} = 143$  mm) ont un  $I_G$  supérieur à 5 % comme leurs congénères plus âgés. En hiver, les femelles présentent des  $I_G$  plus élevés que ceux des sandres, compris entre 11 et 18 %. Selon Flesch (1994), les femelles capturées entre 1990 et 1991 dans le réservoir ne sont matures qu'à partir de leur deuxième année pour une longueur totale minimale de 150 mm. Cette taille étant atteinte dès la fin de la première année, à présent, on constate donc une diminution de l'âge à maturité à un an.

Comme les espèces précédentes, le gardon est au repos sexuel en été ( $I_G < 3 \%$  ; Figure 88). Au cours de l'automne, une partie des femelles entre en maturation ; la taille minimale à partir de laquelle les individus mûrent est égale à 185 mm. Les jeunes de l'année dont la taille est inférieure à 170 mm n'entrent donc pas en maturation ( $I_G < 4 \%$ ) et ne participeront pas à la

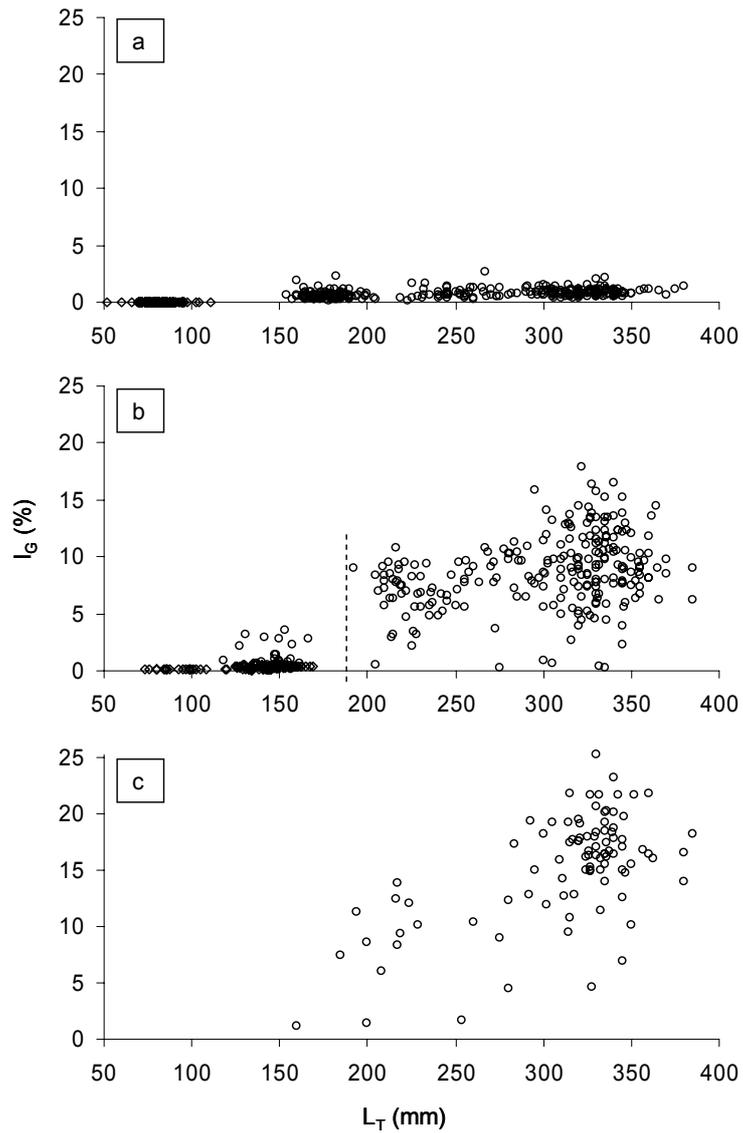
reproduction au printemps suivant mais vraisemblablement plutôt après avoir passé leur deuxième hiver. En hiver, l' $I_G$  atteint jusqu'à 25 %.



**Figure 86 : Rapport gonado-somatique ( $I_G$ ) en fonction de la longueur totale des sandres femelles pour différentes périodes de l'année : été (juin-juillet ; a), automne (octobre-novembre ; b) et hiver (février ; c). La ligne pointillée indique la taille à partir de laquelle les poissons semblent entrer en maturation.**



**Figure 87 : Rapport gonado-somatique ( $I_G$ ) en fonction de la longueur totale des perches femelles pour différentes périodes de l'année : été (juin-juillet ; a), automne (octobre-novembre ; b) et hiver (février ; c). La ligne pointillée indique la taille à partir de laquelle les poissons semblent entrer en maturation.**

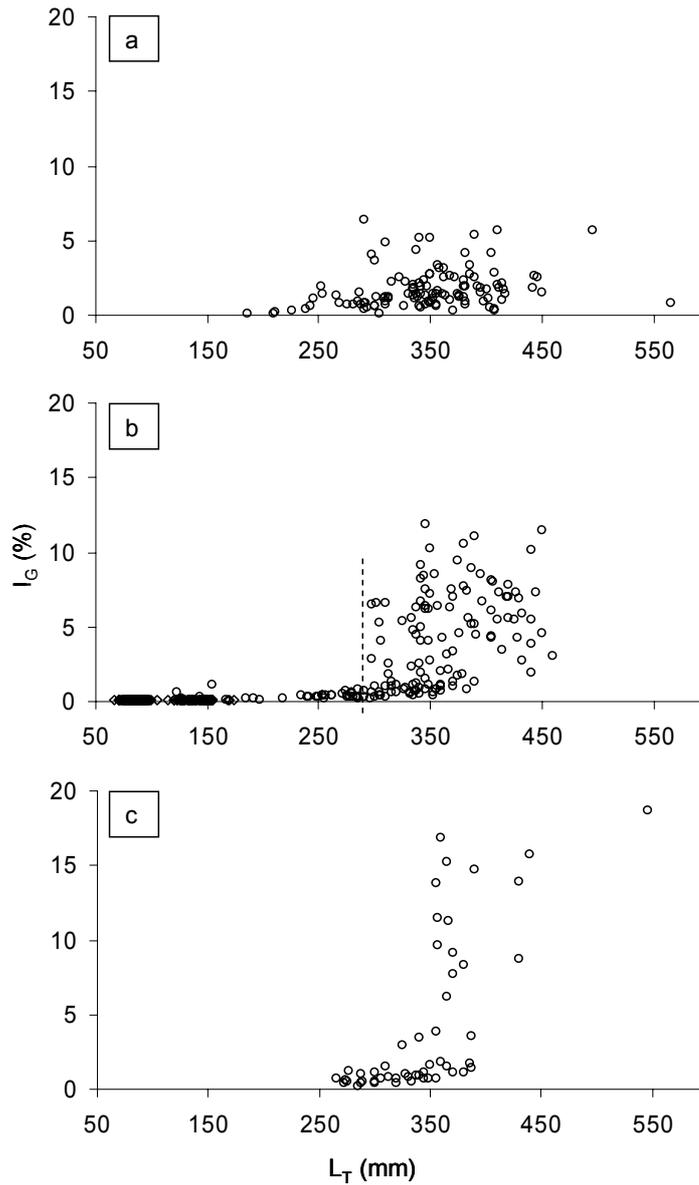


**Figure 88 : Rapport gonado-somatique ( $I_G$ ) en fonction de la longueur totale des gardons femelles pour différentes périodes de l'année : été (juin-juillet ; a), automne (octobre-novembre ; b) et hiver (février ; c). La ligne pointillée indique la taille à partir de laquelle les poissons semblent entrer en maturation.**

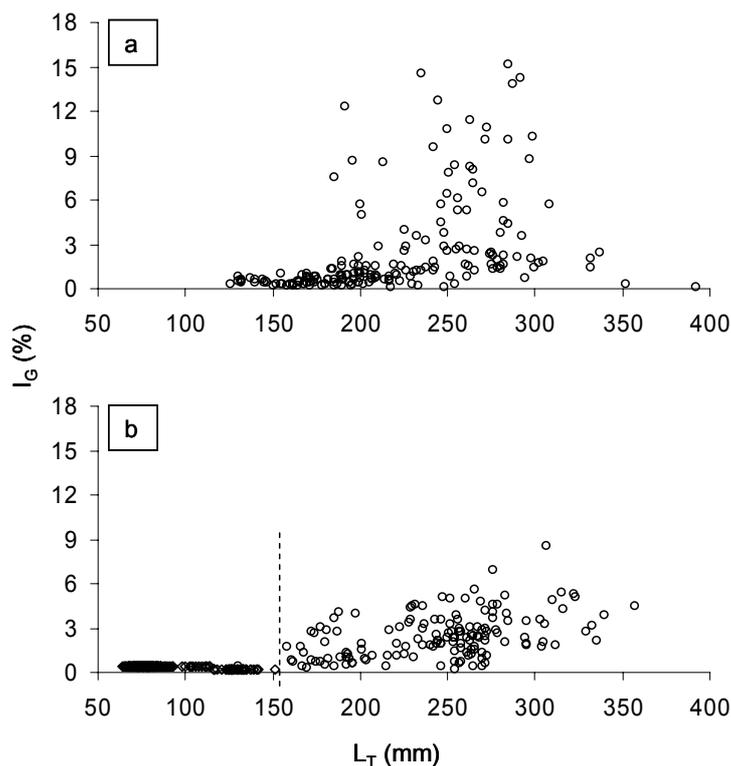
Les brèmes communes ne semblent pas être toutes au repos sexuel en été mais la majorité des femelles ont un  $I_G < 3 \%$  (Figure 89). Les quelques spécimens ayant un  $I_G$  supérieur à 4 % sont peut-être des poissons s'étant reproduit plus tardivement et dont les œufs non émis ne sont pas encore totalement résorbés. En automne, les femelles ayant dépassé la taille minimale de 297 mm entrent en maturation ; ces poissons sont alors au minimum âgés de 2 ans. Cette taille minimale à maturité s'observe également chez les mâles collectés en rive à l'aide de la senne le 21 mai 2003. En effet, seuls les poissons mesurant plus de 277 mm sont spermiant. Avant la reproduction, l' $I_G$  des femelles peut atteindre près de 18 %.

En été, les brèmes bordelières ne sont pas toutes au repos sexuel puisque nombreuses sont les femelles ayant encore un  $I_G$  compris entre 4 et 16 % (Figure 90). On remarque également qu'aucun poisson mesurant moins de 185 mm ne présente de signes de maturité ( $I_G < 1 \%$ ). Cette reproduction estivale est confirmée par les captures d'alevins ( $L_{Tmin} = 17 \text{ mm}$ ) réalisées à la senne dans les habitats littoraux début juin. Plus encore, en automne, on constate que seuls les individus ayant atteint 158 mm entrent en maturation tandis qu'au même moment les jeunes de l'année ( $L_T < 151 \text{ mm}$ ) en domaine pélagique ont tous un  $I_G$  inférieur à 1 %. Ces derniers correspondent donc aux immatures observés en été et l'on peut donc supposer que les brèmes bordelières participant à la reproduction sont âgées de deux ans. En hiver, les brèmes bordelières sont absentes des captures.

Ainsi, de toutes les espèces citées précédemment seule la perche semble pouvoir se reproduire immédiatement après avoir passé son premier hiver, imposant une maturation des jeunes de l'année en automne. Les femelles des autres espèces ne se reproduisent qu'après avoir passé leur deuxième hiver. Cela s'avère tout de même précoce en comparaison avec les observations réalisées dans d'autres milieux (Tableau I & XLVI). L'allocation reproductive des femelles, considérée ici à l'aide de la masse des gonades, est variable suivant les espèces : faible chez le sandre et nettement plus forte chez le gardon. Ceci est à rapprocher du comportement reproducteur du mâle des deux espèces : le sandre fabrique un nid et y protège sa ponte tandis que le gardon, lithophile, se contente de fertiliser les œufs déposés sur des substrats nettement plus exposés.

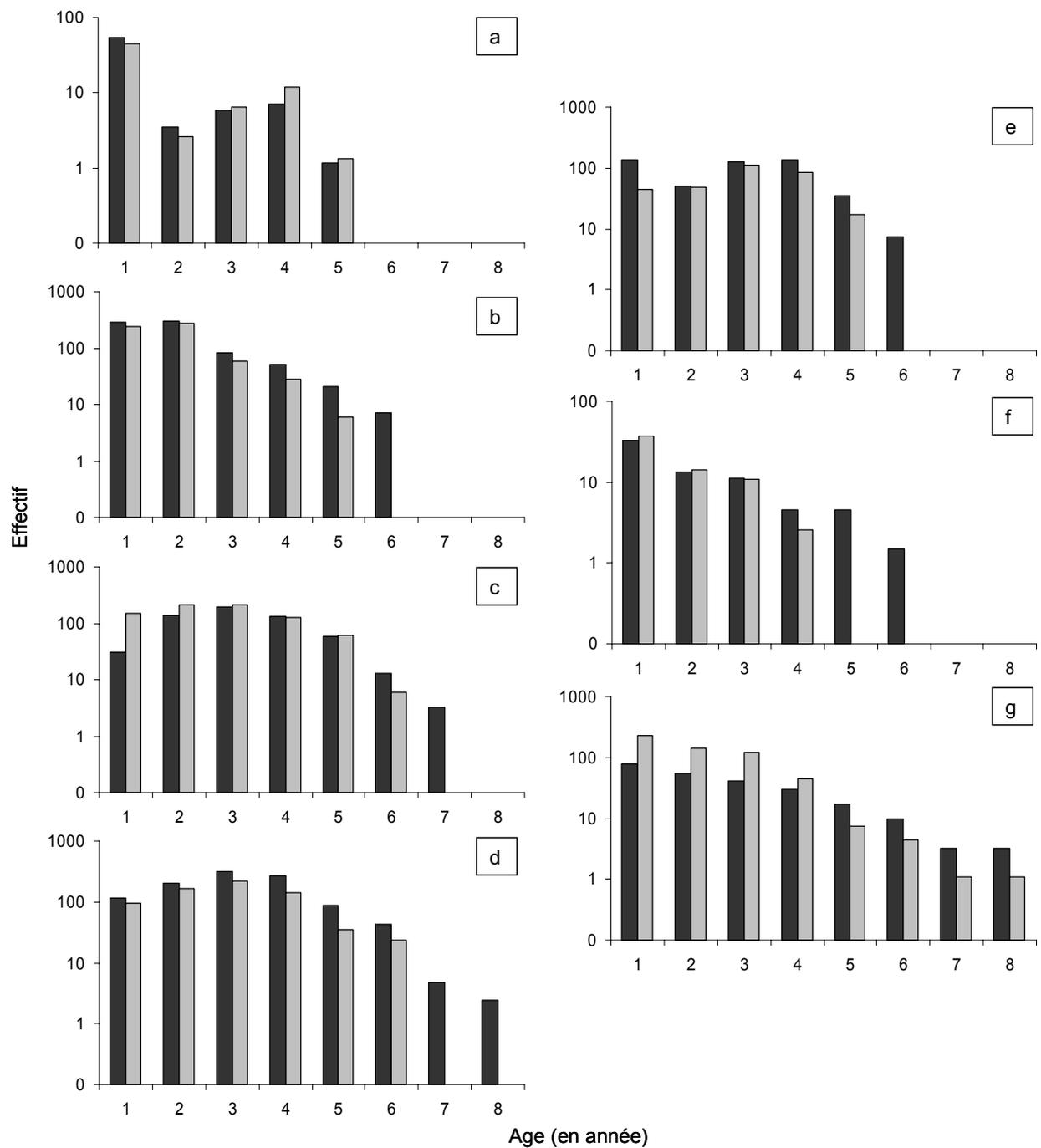


**Figure 89 : Rapport gonado-somatique ( $I_G$ ) en fonction de la longueur totale des brèmes communes femelles pour différentes périodes de l'année : été (juin-juillet ; a), automne (octobre-novembre ; b) et hiver (février ; c). La ligne pointillée indique la taille à partir de laquelle les poissons semblent entrer en maturation.**



**Figure 90 : Rapport gonado-somatique ( $I_G$ ) en fonction de la longueur totale des brèmes bordelières femelles pour différentes périodes de l'année : été (juin-juillet ; a), automne (octobre-novembre ; b). La ligne pointillée indique la taille à partir de laquelle les poissons semblent entrer en maturation.**

La longévité des poissons capturés dans le réservoir du Mirgenbach est par contre faible en comparaison de ce qui est généralement constaté pour les mêmes espèces (Tableau I & XLVI). Elle est comprise entre un minimum de 5 ans pour l'ablette et un maximum de 8 ans pour le gardon et le sandre. Si pour les premières cohortes les proportions de mâles et de femelles sont relativement équilibrées pour l'ensemble des espèces, les femelles sont généralement plus âgées que les mâles ; c'est le cas chez les brèmes, la perche, le rotengle et le gardon (Figure 91). La différence de longévité entre les sexes est maximale chez le rotengle et le gardon pour lesquels les femelles peuvent avoir deux ans de plus que les mâles. Mais la longévité n'est pas constante au cours de la chronique étudiée car si l'on considère l'âge maximum observé au cours des différentes campagnes, de moins en moins de poissons âgés sont capturés toutes espèces confondues à la fin de la chronique (Tableau XLVII). Si cela semble fiable pour les brèmes, le gardon et le sandre dont les captures en effectifs suffisants sont régulières, il convient de rester plus prudent pour les autres espèces dont les observations ne concernent parfois guère plus que trois individus.



**Figure 91 : Effectifs (échelle logarithmique) par classe d'âge et par sexe (femelle : histogramme noir ; mâle : histogramme gris) des poissons capturés de 1991 à 2003 : ablette (a), brème bordelière (b), brème commune (c), gardon (d), perche (e), rotengle (f) et sandre (g).**

**Tableau XLVII : Evolution de la longévité (âge maximum) chez plusieurs espèces récoltées lors des campagnes de février 1991 à novembre 2002.**

|                | ABL | BRB | BRE | GAR | PER | ROT | SAN |
|----------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| février 1991   | 5   | 4   | 5   | 8   | 5   | 6   | 4   |
| juin 1991      | 4   | 4   | 6   | 6   | 5   | 2   | 5   |
| octobre 1991   | 4   | 5   | 5   | 7   | 6   | 3   | 5   |
| juillet 1992   |     | 2   | 4   | 7   |     | 4   | 4   |
| septembre 1992 |     | 3   | 6   | 6   |     | 4   | 3   |
| novembre 1992  |     | 4   | 4   | 5   |     |     | 4   |
| février 1993   |     | 4   |     | 5   |     |     | 5   |
| juillet 1994   |     |     |     |     |     |     | 4   |
| octobre 1994   |     |     | 3   | 6   |     |     |     |
| décembre 1995  |     |     |     |     | 4   |     |     |
| juillet 1996   |     |     |     |     | 3   |     |     |
| octobre 1996   |     | 5   | 4   | 5   | 2   | 2   | 5   |
| juillet 1997   | 1   | 5   | 6   | 4   | 5   | 4   | 3   |
| novembre 1997  | 2   | 6   | 4   | 4   |     | 2   | 6   |
| juillet 1998   | 2   | 5   | 4   | 4   | 5   | 3   | 6   |
| novembre 1998  | 1   | 6   | 4   | 3   |     | 3   | 8   |
| juillet 1999   | 1   | 5   | 4   | 1   | 5   | 2   | 4   |
| octobre 1999   | 1   | 4   | 4   | 4   | 4   | 2   | 6   |
| juillet 2000   | 2   | 6   | 2   | 2   | 4   | 3   | 7   |
| octobre 2000   | 1   | 5   | 4   | 2   |     |     | 8   |
| juillet 2001   | 1   | 3   | 3   | 3   | 2   | 1   | 4   |
| novembre 2001  | 1   | 2   | 3   | 4   | 2   | 5   | 3   |
| juillet 2002   | 1   | 3   | 3   | 5   | 2   | 2   | 3   |
| novembre 2002  | 1   | 2   | 4   | 3   | 1   | 1   | 3   |

Parallèlement à cette réduction de la longévité, campagne après campagne, la longueur totale maximale diminue chez plusieurs espèces. Si la brème bordelière (Figure 92.a) montre une légère tendance à une diminution de la taille maximale, essentiellement ces dernières années, ce phénomène est beaucoup plus marqué et régulier chez la brème commune (Figure 92.b), le sandre (Figure 92.c) et le gardon (Figure 93.a). Si les brèmes communes dépassent, parfois même aisément, 420 mm lors des premiers échantillonnages, elles atteignent par la suite plus difficilement cette taille. La réduction des tailles maximales de sandre est nettement plus marquée puisqu'en douze ans celle-ci a chuté de plus de 300 mm. Enfin, pour le gardon, la réduction de la taille maximale est relativement régulière (de l'ordre de 60 mm sur la période d'étude) mais on remarque que, pour cette espèce, ce phénomène n'affecte pas équitablement les deux sexes (Figure 93.b). En effet, les mâles accusent une réduction de taille maximale de plus de 100 mm, les femelles nettement moins.

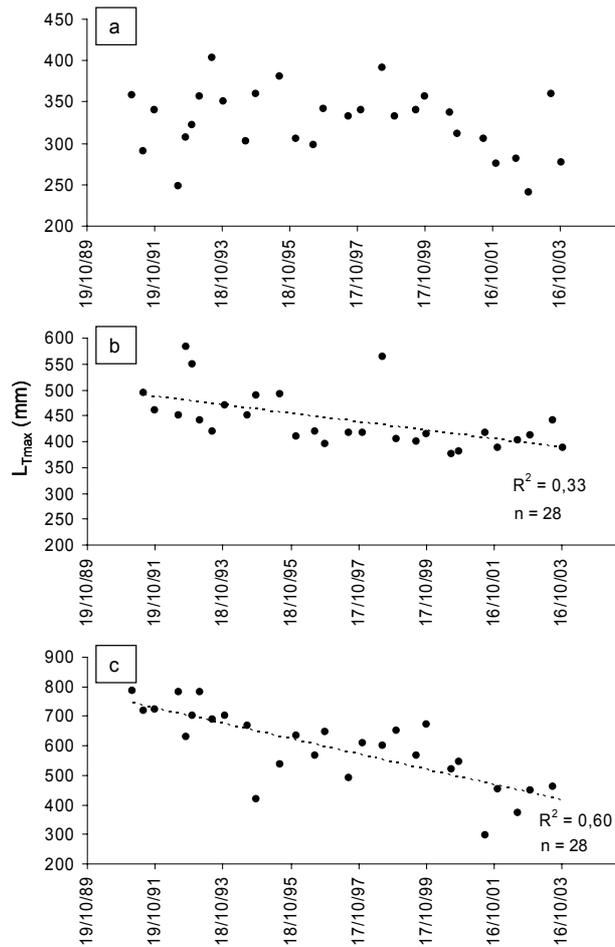


Figure 92 : Evolution chronologique des longueurs totales maximales capturées au cours des campagnes de 1991 à 2003 pour la brème bordelière (a), la brème commune (b) et le sandre (c).

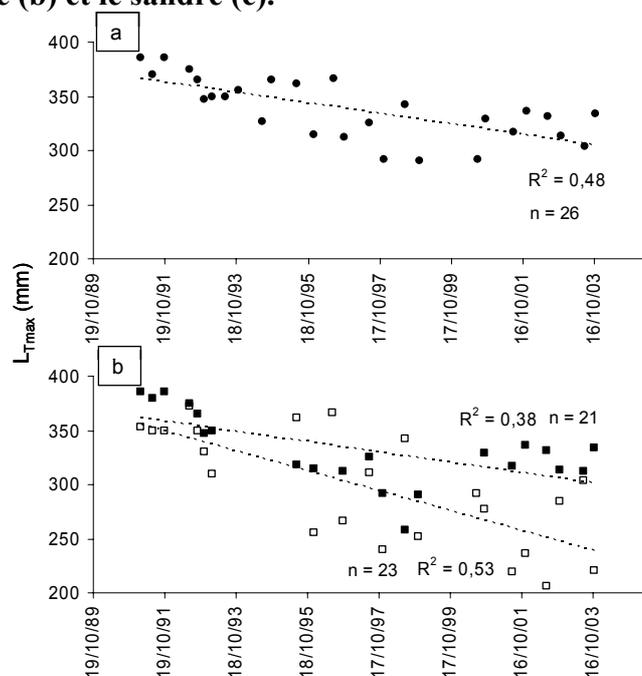


Figure 93 : Evolution chronologique des longueurs totales maximales capturées au cours des campagnes de 1991 à 2003 pour le gardon indifféremment du sexe (a), et selon le sexe (□ : mâle, ■ : femelle ; b).



---

## **DISCUSSION GENERALE**

---



L'occupation des habitats littoraux semble être rythmée par les arrivées et les départs successifs de jeunes poissons de l'année de diverses espèces (Garvey & Stein, 1998). Le calendrier de reproduction propre à chaque espèce, sous la dépendance étroite de la température et de la photopériode (Burns, 1976), détermine les perspectives de survie de la descendance. En effet, la dynamique d'une population est souvent déterminée par le succès des jeunes stades de développement (May, 1974), puisqu'une légère différence dans les processus de croissance et de mortalité peut avoir un impact considérable sur le recrutement annuel (Post *et al.*, 1998). Puisque tous les alevins des espèces observées sont présents au cours d'une période plus ou moins prolongée en zone littorale, le calendrier spécifique de la reproduction permet de limiter la compétition interspécifique, mais également la compétition intraspécifique lorsque la ponte est fractionnée et étalée comme c'est le cas chez la perche soleil notamment. La compétition alimentaire est d'autant plus minimisée qu'au décalage temporel s'ajoute une occupation spatiale différentielle des habitats littoraux par les différentes espèces ou stades d'une même espèce. Lorsque les habitats de reproduction et les premiers habitats d'alimentation (nurseries) des jeunes poissons ne coïncident pas, la migration permet un meilleur partage des ressources alimentaires par dissémination des individus et augmente la probabilité de survie de la cohorte. Cela s'observe pour les *Percidae* et *Centrarchidae* dont les larves, peu sensibles à la prédation en raison de leur transparence, migrent vers le domaine pélagique avant de revenir au stade juvénile en domaine littoral où ces poissons colonisent des stations de tout type réparties sur l'ensemble des rives du plan d'eau. On constate également que les juvéniles de brème commune apparaissent dans des habitats de faible complexité structurale en raison des substrats de ponte choisis par les adultes mais migrent rapidement vers des habitats plus complexes. Si aux très jeunes stades, c'est la pression de prédation qui structure l'occupation spatiale des communautés (Northcote, 1988), le compromis entre l'accessibilité à la ressource et le refuge face à la prédation semble très vite évoluer en faveur de l'accessibilité à la ressource. La migration vers des habitats de moindre complexité du domaine littoral avant le départ pour les zones du large (pour la perche et la brème bordelière) ou directement vers le domaine pélagique (pour le sandre et le gardon) concernent des poissons de tailles relativement modestes ( $L_{Tmoy} = 37,9$  mm et  $60,9$  mm respectivement pour le sandre et la brème bordelière), vulnérables à la prédation.

**Ces observations confirment qu'à partir d'un certain stade, ces poissons privilégient l'accessibilité à la ressource trophique au dépend de leur sécurité. Le décalage dans la période de reproduction des différentes espèces apparaît comme le phénomène structurant majeur de l'occupation des habitats littoraux par les alevins.**

Parce que de nombreux besoins physiologiques et écologiques changent au cours de l'ontogenèse, les préférences en terme d'habitats évoluent chez les jeunes stades de poisson (Persson & Greenberg, 1990). L'efficacité des perceptions sensorielles (vision, perceptions

mécanique et chimique...) dépend des propriétés physiques d'un environnement aquatique variable dans le temps et dans l'espace, ce qui suppose des capacités « adaptatives » qui déterminent, pour partie, la distribution spatio-temporelle des espèces et conditionnent leur comportement (Schellart, 1992). De même, l'existence de *préférences*, propres à chaque espèce, vis-à-vis de nombreux facteurs du milieu (température, oxygène dissous... ; Jobling, 1981) définit l'espace accessible. Cependant, la stabilité et l'homogénéité de la masse d'eau du réservoir du Mirgenbach limite l'impact des facteurs du milieu sur la répartition des poissons et on peut alors supposer que les migrations observées sont essentiellement motivées par des changements de régime alimentaire. Bien que la croissance soit favorisée par une faible compétition, la taille particulièrement importante des poissons à l'âge d'un an est principalement due à l'avancée des dates d'éclosion et à la prolongation de la période favorable à la croissance en raison du régime thermique particulier du milieu. Kjellman *et al.* (2001) mettent en évidence que pour le sandre et la perche le prérecrutement intervient plus tôt dans la saison lors des années chaudes ; les jeunes poissons de l'année, plus grands, quittant plus tôt la zone littorale.

**L'échauffement précoce de la masse d'eau du réservoir du Mirgenbach influence alors la distribution spatiale des poissons puisque sandres et perches vont rejoindre précocement la zone pélagique libérant de leur pression de prédation les habitats littoraux occupés par les espèces issues de pontes plus tardives.**

Pour la majorité des espèces du réservoir, après une phase de croissance en zone littorale, les poissons migrent vers le domaine pélagique qu'ils occupent spécifiquement la majeure partie de l'année. En effet, la présence des poissons du groupe 1+ en zone littorale est réduite dans le temps et semble être essentiellement motivée par les comportements de reproduction (recherche d'un substrat de ponte). En domaine pélagique, les poissons de toutes générations cohabitent en permanence. La stabilité et l'homogénéité de la masse d'eau sur l'ensemble de la période d'étude ont permis de tester la variabilité interannuelle des patrons de répartition. On constate alors que la distribution des poissons ne se fait pas au hasard mais selon des schémas bien définis pour chacune des espèces.

**En effet, exceptée pour la perche, dès les plus jeunes stades les poissons présents en domaine pélagique adoptent des patrons de distribution qu'ils conserveront au stade adulte.**

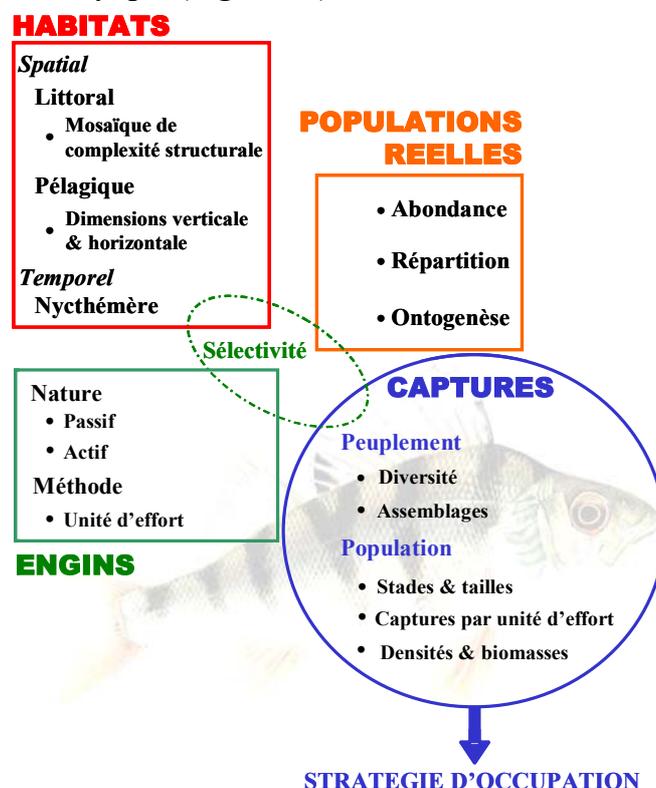
Bien que la brème commune, la brème bordelière et le gardon forment une association stable d'espèces occupant le même espace, leur capacité spécifique de filtration du plancton (Vandenberg *et al.*, 1992) et leur préférences alimentaires distinctes permet un partage de la ressource trophique (Lammens *et al.*, 1992 ; Specziar *et al.*, 1997). L'eutrophisation d'un

milieu s'accompagne généralement d'une augmentation de la part du zooplancton de petite taille que les brèmes exploitent plus efficacement que le gardon (Michelsen *et al.*, 1994). Conformément à cela, dans le Mirgenbach, on observe actuellement une forte densité du cladocère *Diaphanosoma brachyurum*, de nauplii et certains mois de rotifères et Marzou (1996) signalait déjà en 1992-1993 la disparition du zooplancton de grande taille. Parallèlement, on assiste au déclin du gardon et à l'essor des brèmes (brème bordelière essentiellement). Dans les réservoirs, les ichtyophages sont souvent peu nombreux et ne contrôlent pas efficacement les planctonophages dont la fécondité est élevée, la croissance rapide et la vulnérabilité limitée. Ceci explique les abondances souvent élevées de gardon ou de brèmes (Michelsen *et al.*, 1994 ; Tammi *et al.*, 1999). Ces espèces n'étant pas exclusivement zooplanctonophages mais aussi phytophages et détritivores, elles peuvent donc se maintenir à des densités relativement élevées même après le déclin estival de zooplancton. Compte tenu de la capacité des espèces dominantes à occuper l'ensemble du domaine pélagique, l'axe de partage de l'espace lacustre est donc essentiellement vertical. Toutefois, une relation densité dépendante chez le sandre, par exemple, peut provoquer une dispersion horizontale des poissons. Seule l'ablette choisit spécifiquement les stations profondes sans doute en raison de sa vulnérabilité à la prédation, en relation avec un plus faible volume d'eau en domaine pélagique peu profond ; les poissons sont plus concentrés et ont du mal à s'éviter. En l'absence de contraintes abiotiques (thermocline, oxycline...), le partage de l'espace lacustre illustre les exigences écologiques d'une espèce à un stade de développement donné, notamment en terme de préférence alimentaire tout en intégrant les contraintes inter et intraspécifiques. Piet & Guruge, (1997) constatent également une organisation verticale des espèces selon leur régime alimentaire. Toutefois, aussi bien la répartition horizontale que verticale suit un rythme saisonnier puisque la perche migre dans une station bien définie en automne et que de nombreuses espèces montrent des mouvements verticaux réguliers entre l'été et l'automne. Par conséquent, les modifications saisonnières des paramètres abiotiques (température, photopériode) doivent jouer un rôle dans le déclenchement de ces migrations.

La validation des hypothèses de migration inter-habitats et rive-large associées à la disparition des jeunes de l'année dans les captures en zone littorale a nécessité une confrontation avec les données de capture dans de nombreuses stations tenant compte de la mosaïque d'habitats en domaine littoral ainsi que des captures complémentaires en domaine pélagique. En effet, la variation de répartition des espèces et/ou stades d'une même espèce retentit sur la probabilité de capture. La migration peut alors simuler une disparition de l'espèce si le protocole d'échantillonnage ne tient pas compte des possibilités de déplacements horizontaux et verticaux. De plus la sélectivité et les contraintes d'usage des engins de capture ne permettent pas d'accéder à l'ensemble des stades de développement de diverses espèces à l'aide d'un engin unique mais nécessite l'utilisation combinée de différentes techniques. Selon Gaudreau & Boisclair (1998) 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. Il serait donc intéressant de pouvoir préciser la répartition des poissons en rive en pêchant de nuit afin de comparer s'il y a ou non similitude avec les patrons de distribution observés de jour ? De la même façon, les captures sur 24 heures aux filets maillants verticaux ne permettent pas de vérifier le rythme nyctéméral d'activité des poissons dont les déplacements verticaux suivent ceux du zooplancton (Masson *et al.*, 2001). La prospection nocturne à la senne permettrait également la capture d'espèce sous-évaluée comme l'anguille dont l'impact sur les relations interspécifiques fait défaut. Le sous-échantillonnage d'une espèce peut également avoir de graves conséquences sur l'interprétation des données de dynamique des populations dans l'optique d'établir un diagnostic environnemental. La carpe, par exemple, est peu collectée à l'aide des engins de pêche scientifique, à tel point que certains stades de développement sont même totalement absents des captures. Cependant, d'après les résultats de pêche à la ligne il apparaît clairement que cette espèce présente une biomasse individuelle et cumulée importante et par conséquent susceptible de « peser » fortement sur l'équilibre trophique du système (Lougheed *et al.*, 1998 ; Zambrano *et al.*, 2001).

**On perçoit alors la nécessité de correctement appréhender les mécanismes de déplacements horizontaux et verticaux afin d'ajuster les méthodes d'étude de dynamique des populations en permettant l'obtention d'une image précise du peuplement ichtyique (Figure 94).**



**Figure 94 : Intégration des variables permettant la définition des stratégies d'occupation sur la base de l'image d'un peuplement.**

L'augmentation de l'hétérogénéité des habitats induit généralement une augmentation de la richesse spécifique (Keast & Fox, 1990). Ainsi, il n'est pas surprenant de constater que les habitats littoraux, de complexité structurale variée, abritent une richesse spécifique plus forte qu'en domaine pélagique. Ce phénomène de « littoralisation » a fait l'objet de plusieurs observations en milieu eutrophe (Rossier, 1995) mais est sans doute accru dans le réservoir du Mirgenbach en raison de la forte homogénéité du domaine pélagique. En effet, l'absence de stratification thermique, par exemple, n'offre pas la possibilité de rechercher des eaux plus fraîches en profondeur (Jobling, 1996). De plus, l'absence de contrainte par fluctuation du niveau des eaux en zone littorale permet le développement d'une végétation aquatique pérenne et diversifiée qui assure des fonctions essentielles dans le cycle biologique de nombreuses espèces. Servant de substrat de ponte aux espèces phytophiles, les macrophytes constituent également des zones de refuge privilégiées par les poissons (Fischer & Eckmann, 1997 ; Grenouillet & Pont, 2001 ; Grenouillet *et al.*, 2002) qui y trouvent en outre une ressource alimentaire (notamment en terme de macroinvertébrés). L'un des facteurs essentiels expliquant la densité supérieure des poissons, quelle que soit l'espèce aux jeunes stades, observée dans les habitats complexes est le refuge face aux prédateurs dont l'efficacité (taux de prédation) est inversement proportionnelle à la densité de la végétation aquatique (Eklöv & Hamrin, 1989). Toutefois, si ce comportement est prévisible de jour, qu'en est-il la nuit où les risques de prédation sont plus faibles sachant que, par exemple, les juvéniles de perche qui présentent des rythmes nyctéméraux d'activité se déplacent la nuit en eaux libres (Jacobsen & Berg, 1998) ? On constate également que dans le Mirgenbach la richesse spécifique demeure faible en comparaison de celle d'un lac naturel (Fischer & Eckmann, 1997 répertorie 33 espèces dans le lac Constance) ce qui est généralement le cas dans les plans d'eau artificiels (Mergen, 2002 répertorie 15 et 16 espèces respectivement à Esch-sur-Sûre et Nisramont). Sachant que l'ichtyofaune de l'ouest européen est considérablement marquée par les extinctions massives des dernières glaciations (Irz *et al.*, 2004b) et que les espèces, toutes d'origine lotique, sont en règle générale peu adaptées à évoluer en plan d'eau, on peut raisonnablement supposer qu'il subsiste des niches écologiques vacantes dans ces milieux jeunes (non à l'équilibre) que sont les réservoirs où la colonisation dépend essentiellement des introductions. L'exemple de la perche soleil illustre bien l'occupation d'un espace vacant en tant que combinaison spatio-temporelle originale d'habitats assurant les besoins de stades de développement successifs. Ce résultat corrobore également le fait que les espèces non-natives s'adaptent généralement mieux aux conditions en réservoir (Ruiz, 1998 ; Irz *et al.*, 2004a).

**Avec une reproduction tardive et étalée sur la période estivale, une dispersion des jeunes poissons dans l'ensemble des types d'habitats littoraux, un maintien dans ces habitats des jeunes stades au cours de l'automne mais aussi un confinement des adultes en domaine littoral, la perche soleil exploite successivement des habitats délaissés par les stades de développement équivalents des autres espèces.**

Par ailleurs, l'étude des effets sur l'ichtyofaune d'un échauffement de la masse d'eau a permis de mettre en évidence que les modifications des traits biologiques, communes à l'ensemble des espèces ayant pu faire l'objet d'une analyse (maturité précoce et faible longévité), ont non seulement des répercussions sur la dynamique des populations mais également une incidence sur l'organisation spatio-temporelle des communautés.

**La modification avec anticipation de la période de reproduction, conduit à l'apparition précoce des juvéniles issus de reproductions printanières puis à une anticipation de la migration vers le domaine pélagique en offrant alors de nouvelles disponibilités des habitats littoraux.**

De la même manière, la maturité précoce des poissons des deux sexes peut perturber l'organisation spatiale puisque la majorité des reproducteurs d'une espèce migrant vers les aires de reproduction délaissent des habitats habituellement occupés par les cohortes d'immatures. La réduction conjointe de la longévité et de la taille maximale contribue à homogénéiser les populations ichtyiques. En effet, les individus appartiennent à un nombre limité de cohortes et la dispersion des tailles est réduite. Cela peut avoir pour conséquence de limiter l'occupation différentielle de l'espace lacustre par les différentes cohortes si bien qu'à partir d'un certain stade il n'y a plus de répartition taille-dépendante. La modification de ces paramètres constitutifs de la dynamique des populations peut enfin retentir sur les relations inter-spécifiques capables d'influencer la distribution des poissons aux divers stades de développement (Persson & Eklov, 1995).

---

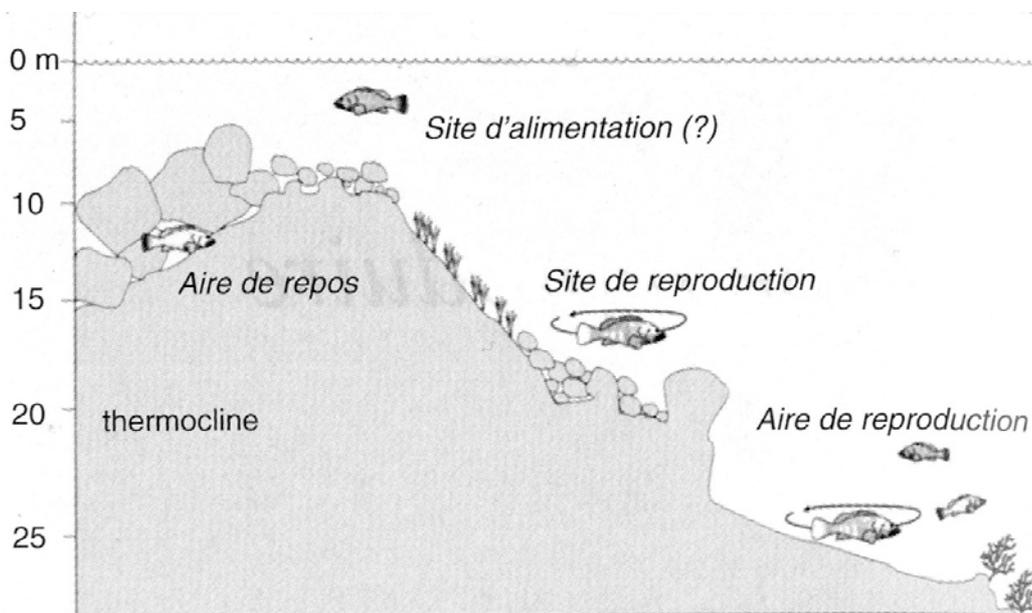
**CONCLUSIONS**  
**&**  
**PERSPECTIVES**

---



La présente étude a permis d'approcher les stratégies d'occupation spatiale mises en place par les stades de développement successifs de plusieurs espèces communes de poisson et régulièrement associées dans les plans d'eau de plaine et/ou eutrophes. Ces stratégies permettent, en permanence, un partage efficace de l'espace lacustre et constituent de ce fait le déterminant majeur de la coexistence des espèces. Afin de compléter le cycle d'occupation de l'espace par les espèces il conviendrait de prendre en compte les distributions spatiales des larves (notamment pour les Percidae et les Centrarchidae capables de migrations) et définir dans quelle mesure celles-ci préfigurent les patrons d'occupation des stades ontogénétiques suivants.

Malgré les faibles contraintes imposées par les facteurs abiotiques, les poissons adoptent des patrons de répartition bien définis selon l'espèce, le stade ontogénétique et la saison. L'évolution des spécificités anatomiques, le changement de régime alimentaire et la réorganisation des interactions spécifiques conditionnent alors cette répartition. Ainsi, des espèces associées en domaine littoral ne le sont pas nécessairement une fois arrivées en domaine pélagique (cas perche-sandre) ou inversement (cas gardon-brèmes) bien que parfois proches phylogénétiquement. Compte tenu de l'instabilité des associations d'espèces au cours de l'ontogenèse, les guildes basées sur les stratégies d'occupation spatiale ne doivent pas regrouper des espèces mais plutôt des stades de développement de diverses espèces.



**Figure 95 : Séparation bathymétrique entre aire de repos, aire d'alimentation et aire de ponte chez le mero brun méditerranéen *Epinephelus marginatus* des îles Médès (Catalogne ; d'après Zabala *et al.*, 1997).**

Si des migrations sont constatées, les raisons qui motivent ces déplacements restent encore à préciser afin de pouvoir distinguer les aires de reproduction, de nourrissage et de repos et/ou refuge (Figure 95). Toutefois, une bonne perception de ces phénomènes repose sur la représentativité des prélèvements réalisés. Ainsi, la senne se révèle être l'engin le moins sélectif en zone littoral mais la trop forte présence d'obstacles réduit son efficacité voir interdit son usage. De plus, il serait nécessaire d'intégrer des prélèvements à différentes heures du jour et de la nuit afin de rendre compte du rythme d'activité en domaine littoral. En domaine pélagique, l'usage des filets maillants verticaux est particulièrement adapté à l'étude de l'organisation spatiale des peuplements ichthyiques (Degiorgi, 1994 ; Degiorgi *et al.*, 2001) puisqu'ils intègrent, dans le temps, les dimensions horizontale et verticale. Toutefois, afin de tenir compte du rythme d'activité des poissons, un complément d'informations par des relevés d'échosondage pourrait être utile, bien que limité aux zones relativement profondes. Les déplacements des adultes peuvent également faire l'objet de suivi par radiopistage indiquant leurs positions, par exemple, au cours du nyctémère mais aussi plus particulièrement en période de reproduction (Jepsen *et al.*, 1999). La distinction entre aire d'alimentation et de repos est plus délicate et nécessite alors l'analyse du régime alimentaire de l'espèce en relation avec la ressource disponible dans l'habitat où s'effectue la capture. L'évaluation du degré de recouvrement du spectre alimentaire de diverses espèces, doit alors permettre de comprendre comment celles-ci se partagent le même espace au même moment. S'il est difficile d'apprécier la croissance individuelle inter-habitats sachant que les poissons peuvent se déplacer et/ou disparaître entre deux campagnes d'échantillonnage, il n'en reste pas moins primordial de tester, en mésocosme (enclos *in situ*) par exemple, les avantages en terme de bilan énergétique apportés par la fréquentation d'un habitat unique ou d'une mosaïque d'habitats afin de prédire l'impact qu'occasionnent les migrations ontogénétiques sur la *fitness*, c'est-à-dire la contribution relative d'un individu aux générations futures.

Une recherche de nourriture et une protection contre les prédateurs font constamment l'objet d'un « compromis » chez la plupart des espèces. Les réponses qui traduisent une flexibilité du comportement peuvent varier selon les saisons en fonction de la température (rassemblement automnal des perches en station 4), selon les âges (les juvéniles sont beaucoup plus vulnérables que les jeunes et que les adultes), en rapport avec la complexité structurale des habitats et la densité de la population (cas des juvéniles de sandre en domaine pélagique) ainsi que selon la pression de prédation. Une émigration peut correspondre à une non satisfaction de ce compromis.

D'autres facteurs influençant la répartition du poisson n'ont pas été retenus dans notre analyse mais mériteraient une attention toute particulière ; c'est le cas du parasitisme. Selon Loot *et al.* (2001), les gardons infestés par la ligule (*Ligula intestinalis*) peuvent adopter une

répartition en zones peu profondes à proximité des rives où ils sont plus vulnérables aux oiseaux piscivores, hôte définitif de ce parasite. Dans le réservoir du Mirgenbach, ce parasitisme est actuellement fréquent chez la brème bordelière et fait l'objet d'un suivi constant. A la lumière de nos premiers résultats, il ne semble pourtant pas y avoir pour les poissons récoltés de différence entre la répartition des poissons sains et celle des poissons parasités.

L'impact potentiel du cuivre sur la végétation aquatique et le phytoplancton est à surveiller puisqu'une réduction de cette végétation pourrait avoir une influence sur le succès reproducteur des espèces phytophiles mais également modifier les relations proies-prédateurs et induire de ce fait des changements majeurs dans les populations ichtyiques et zooplanctoniques du réservoir. De plus, dans le contexte de réchauffement climatique, un décalage induit entre le cycle de reproduction des poissons et le cycle annuel de la végétation (moins affecté car plus sous la dépendance de la photopériode) pourrait expliquer la non reproduction du brochet. Ainsi, des événements se déroulant dans la zone littorale en début de saison sont potentiellement capables d'influencer les interactions en zone pélagique plus tard dans l'année.

Malgré une faible richesse spécifique en comparaison à la formidable radiation observée dans les lacs africains (cas des Cichlidés ; Fryer, 1996) l'évolution ontogénétique des patrons de répartition permet un partage de l'espace qui laisse cependant des espaces vacants. La perche soleil est classée « espèce susceptible de créer des déséquilibres biologiques » sans que cela n'est jamais été démontré en France (Pascal *et al.*, 2003). Même si elle semble s'intégrer et enrichir le peuplement du réservoir, il serait nécessaire de mesurer l'incidence de cette espèce en terme de répulsion des alevins des autres espèces ou d'attraction des poissons ichtyophages. Des analyses préliminaires mettant en relation la densité de perche soleil dans les habitats littoraux et la diversité de Shannon associée indiquent que la diversité du reste du peuplement (perche soleil exceptée) est constante quelle que soit la densité de perche soleil. Ceci laisse supposer que cette dernière n'exerce pas de pression sélective.

Sur la base des résultats acquis pour la perche soleil, on peut se demander dans quelle mesure l'échauffement de la masse d'eau dans un contexte d'un changement climatique peut contribuer à la création de nouvelles niches écologiques ? Par une augmentation de la période favorable à la croissance, par exemple, des espèces à reproduction estivale tardive pourraient ainsi trouver des espaces vacants. Plus encore, le régime thermique du sud de l'Espagne, caractérisé par une augmentation rapide des températures dès le début du printemps et des conditions hivernale non rigoureuses, peut être comparé à celui existant dans le réservoir du

Mirgenbach. Gutierrez-Estrada *et al.* (2000) constatent que dans le sud de l'Espagne, les perches soleils se reproduisent plus tôt dans la saison que dans le Mirgenbach et que la maturation sexuelle y est plus rapide puisqu'elle s'effectue en seulement quelques jours alors que dans le réservoir du Mirgenbach plusieurs semaines sont nécessaires. Une analyse plus fine du cycle de maturation de la perche soleil devra tenir compte de la contribution des facteurs associés à la température (i.e. photopériode,...), qui dans le contexte de réchauffement climatique, n'évoluent pas nécessairement vers les conditions rencontrées sous d'autres latitudes.

Concernant la gestion des espèces et des espaces aquatiques, il apparaît fondamental de préserver l'ensemble des biotopes indispensables au bon déroulement du cycle biologique d'une espèce (niche ontogénique) afin d'assurer sa pérennité. Une connaissance accrue des stratégies d'occupation de l'espace est donc un préalable nécessaire à une gestion raisonnée. Dans un contexte de réchauffement climatique, les plans de gestion halieutique doivent être réexaminés. En effet, la croissance prolongée et la maturité précoce des poissons nécessitent de revoir les tailles minimales de capture afin d'éviter un prélèvement trop important de poissons n'ayant pas encore participé à la reproduction.

Aujourd'hui la Directive Cadre Européenne sur l'Eau impose d'atteindre à l'horizon 2015 le « bon potentiel écologique pour les masses d'eau soumises à une activité anthropique à caractère économique » ; or les retenues artificielles sont un élément important de notre paysage puisqu'elles couvrent une superficie totale de 50800 ha, sensiblement équivalente à celle des lacs naturels (45300 ha). La méthode scandinave de pêche aux filets est actuellement celle retenue afin de procéder aux inventaires de l'ichtyofaune dans l'ensemble des plans d'eau européens (Appelberg *et al.*, 1995 ; CEN, 2005). Les informations retenues sont essentiellement des éléments de dynamique des populations tels que la composition et l'abondance spécifique, la présence d'espèces sensibles aux perturbations et la structure en âge des communautés. Toutefois, la connaissance de l'occupation de l'espace semble être un préalable indispensable aux études de dynamique des populations en raison de la sélectivité induite par l'usage d'un protocole particulier de capture. Il conviendrait de s'intéresser au taux d'occupation des niches écologiques et à la stabilité des associations d'espèces pour définir le « bon potentiel écologique ».

---

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**

---



- Adams, C.E. & P.S. Maitland (1998) The ruffe population of Loch Lomond, Scotland: Its introduction, population expansion, and interaction with native species. *Journal of Great Lakes Research* 24: 249-262.
- Alm, G. (1959) Connection between maturity, size and age in fishes. *Reports from the Institute of Freshwater Research, Drottningholm* 40: 5-145.
- Appelberg, M., H.M. Berger, T. Hesthagen, E. Kleiven, M. Kurkilahti, J. Raitaniemi & M. Rask (1995) Development and intercalibration of methods in Nordic freshwater fish monitoring. *Water Air and Soil Pollution* 85: 401-406.
- Arendt, J.D. & D.S. Wilson (1997) Optimistic growth: competition and an ontogenetic niche-shift select for rapid growth in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Evolution* 51: 1946-1954.
- Arendt, J.D. & D.S. Wilson (1999) Countergradient selection for rapid growth in pumpkinseed sunfish: disentangling ecological and evolutionary effects. *Ecology* 80: 2793-2798.
- Atkinson, D. (1994) Temperature and organism size - a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research* 25: 1-58.
- Atkinson, D. (1995) Effects of temperature on the size of aquatic ectotherms: exceptions to the general rule. *Journal of Thermal Biology* 20: 61-74.
- Atkinson, D. & R.M. Sibly (1997) Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 235-239.
- Bagliniere, J.L. & H. Le Louarn (1987) Scales characteristics of the main fresh-water fish species in France. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 306: 2-39.
- Balon, E.K. (1975) Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal Fisheries Research Board of Canada* 32: 822-864.
- Baras, E., D. Jeandrain, B. Serouge & J.C. Philippart (1998) Seasonal variations in time and space utilization by radio-tagged yellow eels *Anguilla anguilla* (L.) in a small stream. *Hydrobiologia* 371-372: 187-198.
- Beier, U. (2001) Habitat distribution and size structure in freshwater fish communities: effects of vendace on interactions between perch and roach. *Journal of Fish Biology* 59: 1437-1454.
- Beitinger, T.L., W.A. Bennett & R.W. McCauley (2000) Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature. *Environmental Biology of Fishes* 58: 237-275.
- Belk, M.C. (1998) Predator-induced delayed maturity in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*): variation among populations. *Oecologia* 113: 203-209.
- Bell, G. (1980) The costs of reproduction and their consequences. *American Naturalist* 116: 45-76.

- Berrigan, D. & E.L. Charnov (1994) Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: a puzzle for life historians. *Oikos* 70: 475-478.
- Bertschy, K.A. & M.G. Fox (1999) The influence of age-specific survivorship on pumpkinseed sunfish life histories. *Ecology* 80: 2299-2313.
- Boisclair, D. (2001) Fish habitat modeling: from conceptual framework to functional tools. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 1-9.
- Brind'Amour, A. & D. Boisclair (2004) Comparison between two sampling methods to evaluate the structure of fish communities in the littoral zone of a Laurentian lake. *Journal of Fish Biology* 65: 1372-1384.
- Brosse, S., F. Dauba, T. Oberdorff & S. Lek (1999) Influence of some topographical variables on the spatial distribution of lake fish during summer stratification. *Archiv für Hydrobiologie* 145: 359-371.
- Bruslé, J. & J.P. Quignard (2004) *Les poissons et leur environnement : écophysiologie et comportements adaptatifs*. Paris: Tec & Doc. 1522p.
- Burns, J.R. (1976) The reproductive cycle and its environmental control in the pumpkinseed, *Lepomis gibbosus* (Pisces Centrarchidae). *Copeia* 3: 449-455.
- Cadic, N. (2002) Erreurs de mesure attachées aux descripteurs piscicoles en plans d'eau, issus d'échantillonnages par filets maillants et par échosondage. Thèse de doctorat : Sciences de la Vie et de la Terre, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Université Pierre et Marie Curie.: 135p.
- Carlander, K.D. (1977) *Handbook of Freshwater Biology*. Ames, Iowa: Iowa State Press.
- Carrel, G., A.J. Crivelli & M.G. Fox (2001) La Perche soleil *Lepomis gibbosus* (Linné, 1758). In: *Atlas des poissons d'eau douce de France* (Keith P. & Allardi J. Eds.). Paris: M.N.H.N. (Patrimoines naturels, 47). 322-323.
- Cech, M., M. Kratochvil, J. Kubecka, V. Drastik & J. Matena (2005) Diel vertical migrations of bathypelagic perch fry. *Journal of Fish Biology* 66: 685-702.
- CEN (2005) Water quality - Sampling of fish with multi-mesh gillnets. Final Draft prEN 14757: 26p.
- Coleman, K. & D.S. Wilson (1996) Behavioral and ecological determinants of home range size in juvenile pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Ethology* 102: 900-914.
- Copp, G.H. (1992) Comparative Microhabitat Use of Cyprinid Larvae and Juveniles in a Lotic Floodplain Channel. *Environmental Biology of Fishes* 33: 181-193.
- Copp, G.H., M.G. Fox & V. Kovac (2002) Growth, morphology and life history traits of a cool-water European population of pumpkinseed *Lepomis gibbosus*. *Archiv für Hydrobiologie* 155: 585-614.

- Copp, G.H., M.G. Fox, M. Przybylski, F.N. Godinho & A. Vila-Gispert (2004) Life-time growth patterns of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced to Europe, relative to native North American populations. *Folia Zoologica* 53: 237-254.
- Copp, G.H. & M. Penaz (1988) Ecology of fish spawning and nursery zones in the floodplain, using a new sampling approach. *Hydrobiologia* 169: 209-224.
- Courtenay, S.C., T.P. Quinn, H.M.C. Dupuis, C. Groot & P.A. Larkin (1997) Factors affecting the recognition of population-specific odours by juvenile coho salmon. *Journal of Fish Biology* 50: 1042-1060.
- Coutant, C.C. (1977) Compilation of temperature preference data. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 739-745.
- Coutant, C.C. (1990) Temperature-oxygen habitat for freshwater and coastal striped bass in a changing climate. *Transactions of the American Fisheries Society* 119: 240-253.
- Craig, J.F. (1996) *Pike, biology and exploitation*. Fish Fisheries series, 19. Chapman & Hall. 298p.
- Crivelli, A.J. & D. Mestre (1988) Life history traits of pumpkinseeds, *Lepomis gibbosus*, introduced into the Camargue, a mediterranean wetland. *Archiv für Hydrobiologie* 111: 449-466.
- Danchin, E., L.A. Giraldeau & F. Cézilly (2005) *Ecologie comportementale. Cours et Questions de réflexion*. Paris: Dunod (Sciences SUP). 637 p.
- Danylchuk, A.J. & M.G. Fox (1994) Seasonal reproductive patterns of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) populations with varying body-size characteristics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 490-500.
- Danylchuk, A.J. & M.G. Fox (1996) Size and age-related variation in the seasonal timing of nesting activity, nest characteristics, and female choice of parental male pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Canadian Journal of Zoology* 74: 1834-1840.
- Daufresne, M., M.C. Roger, H. Capra & N. Lamouroux (2004) Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the upper Rhône River: effects of climatic factors. *Global Change Biology* 10: 124-140.
- Deacon, L.I. & A.J. Keast (1987) Patterns of reproduction in two populations of pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*, with differing food resources. *Environmental Biology of Fishes* 19: 281-296.
- Degiorgi, F. (1994) Etude de l'organisation spatiale de l'ichtyofaune lacustre. Thèse de doctorat : Université de Franche Comté. 207p.
- Degiorgi, F. & J.P. Grandmottet (1993) Spatial relations between lacustrine ichthyofauna and a predefined partition of the lacustrine basin. *Bulletin Francais de la Pêche et de la Pisciculture*: 199-220.

- Degiorgi, F., J.P. Grandmottet, J.C. Raymond & B. Rivier (2001) Echantillonnage de l'ichtyofaune lacustre: engins passifs et protocole de prospection. Exemple des filets maillants verticaux. *In: Gestion piscicole des lacs et retenues artificielles*. Gerdeaux D. (Ed.). Paris: INRA. 151-182.
- Dehavay, P. & C. Boelen (1992) Elaboration of water ichthyologic potential index. *The science of the total Environment* 114: 169-184.
- Dembinsky, W. (1971) Vertical distribution of vendace *Coregonus albula* L. and other pelagic fish species in some Polish lakes. *Journal of Fish Biology* 3: 341-357.
- Dembski, S., G. Masson, D. Monnier, P. Wagner & J.C. Pihan (2006) Consequences of elevated temperatures on life-history traits of an introduced fish, pumpkinseed *Lepomis gibbosus*. *Journal of Fish Biology* 69: 331-346.
- Dembski, S., I. Vinot, G. Masson & J.C. Pihan (*In press*) Gestion et différents usages de la retenue du Mirgenbach associée à la centrale électronucléaire de Cattenom. Presses des Ponts et Chaussées.
- Dhillon, R.S. & M.G. Fox (2004) Growth-independent effects of temperature on age and size at maturity in Japanese Medaka (*Oryzias latipes*). *Copeia* 1: 37-45.
- Diehl, S. (1993) Effects of habitat structure on resource availability, diet and growth of benthivorous perch, *Perca fluviatilis*. *Oikos* 67: 403-414.
- Donald, D.B. (1997) Relationship between year-class strength for goldeyes and selected environmental variables during the first year of life. *Transactions of the American Fisheries Society* 126: 361-368.
- Dubois, C., C. Richeux, J.N. Tourenq & C. Lejolivet (1994) Diet and feeding behavior of roach (*Rutilus rutilus* [L.]) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in Pareloup reservoir. - I. fry. *Hydroécologie Appliquée* 6: 227-242.
- Dubost, N. (1996) Voies de diversification de l'élevage de la carpe *Cyprinus carpio* L. en Lorraine : avantages, contraintes et limites. Thèse de doctorat sciences de la vie, aquaculture et environnement: Université de Metz.: 210 p.
- Durham, B.W. & G.R. Wilde (2005) Relationship between hatch date and first-summer growth of five species of prairie-stream cyprinids. *Environmental Biology of Fishes* 72: 45-54.
- Eaton, J.G., J.H. McCormick, H.G. Stefan & M. Hondzo (1995) Extreme value analysis of a fish / temperature field database. *Ecological Engineering* 4: 289-305.
- Eklöv, P. (1997) Effects of habitat complexity and prey abundance on the spatial and temporal distributions of perch (*Perca fluviatilis*) and pike (*Esox lucius*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1520-1531.
- Eklöv, P. & S.F. Hamrin (1989) Predatory efficiency and prey selection: interactions between pike *Esox lucius*, perch *Perca fluviatilis* and rudd *Scardinius erythrophthalmus*. *Oikos* 56: 149-156.

- Eklöv, P. & T. VanKooten (2001) Facilitation among piscivorous predators: Effects of prey habitat use. *Ecology* 82: 2486-2494.
- Encina, L. & A. Rodriguez-Ruiz (2002) Patterns of seasonal distribution of the fish assemblage in a reservoir of recent construction. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28: 641-650.
- Fang, X., H.G. Stefan, J.G. Eaton, J.H. McCormick & S.R. Alam (2004a) Simulation of thermal/dissolved oxygen habitat for fishes in lakes under different climate scenarios: Part 1. Cool-water fish in the contiguous US. *Ecological Modelling* 172: 13-37.
- Fang, X., H.G. Stefan, J.G. Eaton, J.H. McCormick & S.R. Alam (2004b) Simulation of thermal/dissolved oxygen habitat for fishes in lakes under different climate scenarios: Part 2. Cold-water fish in the contiguous US. *Ecological Modelling* 172: 39-54.
- Fang, X., H.G. Stefan, J.G. Eaton, J.H. McCormick & S.R. Alam (2004c) Simulation of thermal/dissolved oxygen habitat for fishes in lakes under different climate scenarios: Part 3. Warm-water fish in the contiguous US. *Ecological Modelling* 172: 55-68.
- Fernando, C.H. & J. Holcik (1991) Fish in reservoirs. *International Review of Hydrobiology* 76: 149-167.
- Field, J.G., K.R. Clarke & M. Warwick (1982) A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series* 8: 37-52.
- Fischer, P. & R. Eckmann (1997) Spatial distribution of littoral fish species in a large European lake, Lake Constance, Germany. *Archiv für Hydrobiologie* 140: 91-116.
- Flesch, A. (1994) Biologie de la perche (*Perca fluviatilis*) dans le réservoir du Mirgenbach (Cattenom, Moselle). Thèse de doctorat : sciences de la vie, hydrobiologie: Université de Metz.: 241 p.
- Flesch, A., G. Masson & J.C. Moreteau (1994) Comparaison de trois méthodes d'échantillonnage utilisées dans l'étude de la répartition de la perche (*Perca fluviatilis*) dans un lac-réservoir. *Cybium* 18: 39-56.
- Flesch, A., G. Masson & J.C. Moreteau (1995) Temporal distribution of perch (*Perca fluviatilis* L) in a lake-reservoir (Moselle, France) - Analysis of catches with vertical gill nets. *Hydrobiologia* 301: 335-343.
- Fox, M.G. (1994) Growth, density, and interspecific influences on pumpkinseed sunfish life-histories. *Ecology* 75: 1157-1171.
- Fox, M.G. & A.J. Crivelli (2001) Life history traits of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) populations introduced into warm thermal environments. *Archiv für Hydrobiologie* 150: 561-580.
- Fox, M.G. & A. Keast (1990) Effects of winterkill on population-structure, body size, and prey consumption patterns of pumpkinseed in isolated beaver ponds. *Canadian Journal of Zoology* 68: 2489-2498.

- Fox, M.G. & A. Keast (1991) Effect of overwinter mortality on reproductive life-history characteristics of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 1792-1799.
- Francisco, P. & J. Ray (1994) Etude du peuplement zooplanctonique de la retenue de Pareloup (Aveyron, France). *Hydroécologie Appliquée* 6: 175-196.
- Frankiewicz, P., K. Dabrowski & M. Zalewski (1996) Mechanism of establishing bimodality in a size distribution of age-0 pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L) in the Sulejow reservoir, central Poland. *Annales Zoologici Fennici* 33: 321-327.
- Frontier, S. (1983) Choix et contraintes de l'échantillonnage en écologie. *In: Stratégie de l'échantillonnage en écologie*. Masson (Ed.). Paris. 15-62.
- Frontier, S. (1991) *Ecosystèmes: structures, fonctionnement, évolution*. Collection Ecologie, n°21. Masson (Ed.). Paris.: 392p.
- Frost, W.E. & C. Kipling (1967) A study of reproduction, early life, weight-length relationship and growth of pike, *Esox lucius* L. in Windermere. *Journal of Animal Ecology* 36: 651-693.
- Fryer, G. (1996) Endemism, speciation and adaptive radiation in great lakes. *Environmental Biology of Fishes* 45: 109-131.
- Garcia-Berthou, E. & R. Moreno-Amich (1993) Multivariate analysis of covariance in morphometric studies of the reproductive cycle. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1394-1399.
- Garcia-Berthou, E. & R. Moreno-Amich (2000a) Food of introduced pumpkinseed sunfish: ontogenetic diet shift and seasonal variation. *Journal of Fish Biology* 57: 29-40.
- Garcia-Berthou, E. & R. Moreno-Amich (2000b) Rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) introduced to the Iberian peninsula: feeding ecology in Lake Banyoles. *Hydrobiologia* 436: 159-164.
- Garner, P. (1995) Suitability indices for juvenile 0+ roach, *Rutilus rutilus* (L.), using point abundance sampling data. *Regulated Rivers* 10: 99-104.
- Garner, P. (1997) Sample sizes for length and density estimation of 0+ fish when using point sampling by electrofishing. *Journal of Fish Biology* 50: 95-106.
- Garvey, J.E., N.A. Dingledine, N.S. Donovan & R.A. Stein (1998) Exploring spatial and temporal variation within reservoir food webs: Predictions for fish assemblages. *Ecological Applications*: 104-120.
- Garvey, J.E., T.P. Herra & W.C. Leggett (2002) Protracted reproduction in sunfish: the temporal dimension in fish recruitment revisited. *Ecological Applications* 12: 194-205.
- Garvey, J.E. & R.A. Stein (1998) Competition between larval fishes in reservoirs: the role of relative timing of appearance. *Transactions of the American Fisheries Society* 127: 1021-1039.

- Gaudreau, N. & D. Boisclair (1998) The influence of spatial heterogeneity on the study of fish horizontal daily migration. *Fisheries Research* 35: 65-73.
- Gerdeaux, D. (1987) Review of methods of estimating population size based on removal data computer program of size estimation with the Carle and Strub method. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 304: 13-21.
- Gido, K.B., C.W. Hargrave, W.J. Matthews, G.D. Schnell, D.W. Pogue & G.W. Sewell (2002) Structure of littoral-zone fish communities in relation to habitat, physical, and chemical gradients in a southern reservoir. *Environmental Biology of Fishes* 63: 253-263.
- Gilbert, A. & M.J. Salençon (1988) Etude thermo-haline de la retenue du Mirgenbach à Cattenom. Note technique. EDF, Direction des Etudes et Recherche. Paris.: 34p.
- Gilinsky, E. (1984) The role of fish predation and spatial heterogeneity in determining benthic community structure. *Ecology* 65: 455-468.
- Gillespie, G.J. & M.G. Fox (2003) Morphological and life-history differentiation between littoral and pelagic forms of pumpkinseed. *Journal of Fish Biology* 62: 1099-1115.
- Gillet, C. (2001) Le déroulement de la fraie des principaux poissons lacustres. *In: Gestion piscicole des lacs et retenues artificielles*. Gerdeaux D. (Ed.). Paris: INRA. 241-282.
- Gliwicz, M.Z. (2002) On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs. *Freshwater Biol* 47: 2296-2312.
- Godinho, F.N., M.T. Ferreira & M. Castro (1998) Fish assemblage composition in relation to environmental gradients in Portuguese reservoirs. *Aquatic Living Resources* 11: 325-334.
- Gozlan, R.E., S. Mastrorillo, F. Dauba, J.N. Tourenq & G.H. Copp (1998) Multi-scale analysis of habitat use during late summer for 0+ fishes in the River Garonne (France). *Aquatic Sciences* 60: 99-117.
- Grenouillet, G. & D. Pont (2001) Juvenile fishes in macrophyte beds: influence of food resources, habitat structure and body size. *Journal of Fish Biology* 59: 939-959.
- Grenouillet, G., D. Pont & K.L. Seip (2002) Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography* 25: 641-650.
- Gross, M.R. (1979) Cuckoldry in sunfishes (Lepomis: Centrarchidae). *Canadian Journal of Zoology* 57: 1507-1509.
- Gross, M.R. (1982) Sneakers, satellites, and parentals: polymorphic mating strategies in North American sunfishes. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 60: 1-26.
- Guillard, J. & E. Marchal (2001) L'hydroacoustique, méthode d'étude de la distribution spatiale et de l'abondance des peuplements de poissons lacustres. *In: Gestion piscicole des lacs et retenues artificielles*. Gerdeaux D. (Ed.). Paris: INRA. 215-240.

- Gutierrez-Estrada, J.C., I. Pulido-Calvo & J. Prenda (2000) Gonadosomatic index estimates of an introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) population in a Mediterranean stream, using computational neural networks. *Aquatic Sciences* 62: 350-363.
- Hall, D.J. & E.E. Werner (1977) Seasonal distribution and abundance of fishes in littoral zone of a Michigan Lake. *Transactions of the American Fisheries Society* 106: 545-555.
- Hamley, J.M. (1975) Review of gillnet selectivity. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 32: 1943-1969.
- Holmgren, K. (1999) Between-year variation in community structure and biomass-size distributions of benthic lake fish communities. *Journal of Fish Biology* 55: 535-552.
- Holmgren, K. & M. Appelberg (2000) Size structure of benthic freshwater fish communities in relation to environmental gradients. *Journal of Fish Biology* 57: 1312-1330.
- Holt, R.D. (1984) Spatial heterogeneity, indirect interactions, and the co-existence of prey species. *American Naturalist* 124: 377-406.
- Hubert, W.A. & D.T. O'shea (1992) Use of spatial resources by fishes in grayrocks reservoir, Wyoming. *Journal of Freshwater Ecology* 7: 219-225.
- Imbrock, F., A. Appenzeller & R. Eckmann (1996) Diel and seasonal distribution of perch in Lake Constance: A hydroacoustic study and in situ observations. *Journal of Fish Biology* 49: 1-13.
- Irz, P., C. Argillier & T. Oberdorff (2004b) Native and introduced fish species richness in French lakes: local and regional influences. *Global Ecology and Biogeography* 13: 335-344.
- Irz, P., C. Argillier & J.-P. Proteau (2004a) Contribution of native and non-native species to fish communities in French reservoirs. *Fisheries Management and Ecology* 11: 165-172.
- Jackson, D.A., P.R. Peres-Neto & J.D. Olden (2001) What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 157-170.
- Jacobsen, L. & S. Berg (1998) Diel variation in habitat use by planktivores in field enclosure experiments: the effect of submerged macrophytes and predation. *Journal of Fish Biology* 53: 1207-1219.
- Jacobsen, L., S. Berg, M. Broberg, N. Jepsen & C. Skov (2002) Activity and food choice of piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) in a eutrophic shallow lake: a radio-telemetry study. *Freshwater Biology* 47: 2370-2379.
- Jansen, W. & R.H. Hesslein (2004) Potential effects of climate warming on fish habitats in temperate zone lakes with special reference to lake 239 of the experimental lakes area (ELA), north-western Ontario. *Environmental Biology of Fishes* 70: 1-22.
- Jepsen, N., A. Koed & F. Okland (1999) The movements of pikeperch in a shallow reservoir. *Journal of Fish Biology* 54: 1083-1093.

- Jobling, M. (1981) Temperature tolerance and the final preferendum - rapid methods for the assessment of optimum growth temperatures. *Freshwater Biology* 19: 439-455.
- Jobling, M. (1996) Temperature and growth: modulation of growth rate via temperature change. In: *Global Warming: Implications for Freshwater and Marine Fish* (Wood, C.M. & McDonald, D.G., Eds.). Cambridge: University Press (Seminar series ; 6). 225-253.
- Karjalainen, J., H. Auvinen, H. Helminen, T.J. Marjomaki, T. Niva, J. Sarvala & M. Viljanen (2000) Unpredictability of fish recruitment: interannual variation in young-of-the-year abundance. *Journal of Fish Biology* 56: 837-857.
- Keast, A. (1978) Feeding interrelation between age-groups of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) and comparisons with bluegill (*L. macrochirus*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35: 12-27.
- Keast, A. & M.G. Fox (1990) Fish community structure, spatial-distribution and feeding ecology in a beaver pond. *Environmental Biology of Fishes* 27: 201-214.
- Keith, P. & J.E. Allardi (2001) *Atlas des poissons d'eau douce de France*. Paris: M.N.H.N. (Patrimoines naturels, 47): 387p.
- Kestemont, P., J. Didier, E. Depiereux & J.C. Micha (2000) Selecting ichthyological metrics to assess river basin ecological quality. *Archiv Fur Hydrobiologie* 121: 321-348.
- Kjellman, J., J. Lappalainen & L. Urho (2001) Influence of temperature on size and abundance dynamics of age-0 perch and pikeperch. *Fisheries Research* 53: 47-56.
- Kneitel, J.M. & J.M. Chase (2004) Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7: 69-80.
- Koslowski, J. (1992) Optimal allocation of resources to growth and reproduction: implications for age and size at maturity. *Trends in Ecology & Evolution* 7: 15-19.
- Laffaille, P., S. Brosse, S. Gabas & S. Lek (2001) Fish spatial distribution in the littoral zone of Lake Pareloup (France) during summer. *Archiv für Hydrobiologie* 153: 129-144.
- Lammens, E.H.R.R., A. Franklandman, P.J. McGillavry & B. Vlink (1992) The role of predation and competition in determining the distribution of common bream, roach and white bream in Dutch eutrophic lakes. *Environmental Biology of Fishes* 33: 195-205.
- Lammens, E.H.R.R., E.H. Van Nes & W.M. Mooij (2002) Differences in the exploitation of bream in three shallow lake systems and their relation to water quality. *Freshwater Biology* 47: 2435-2442.
- Lappalainen, J., H. Dorner & K. Wysujack (2003) Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) - a review. *Ecology Freshwater Fish* 12: 95-106.

- Lathrop, R.C., B.M. Johnson, T.B. Johnson, M.T. Vogelsang, S.R. Carpenter, T.R. Hrabik, J.F. Kitchell, J.J. Magnuson, L.G. Rudstam & R.S. Stewart (2002) Stocking piscivores to improve fishing and water clarity: a synthesis of the Lake Mendota biomanipulation project. *Freshwater Biology* 47: 2410-2424.
- Le Cren, E.D. (1958) Observations on the growth of perch (*Perca fluviatilis* L.) over twenty-two years with special reference to the effects of temperature and changes in population density. *Journal of Animal Ecology* 27: 287-334.
- Ledy, K. (2002) Développement de biomarqueurs cellulaires de contamination chez plusieurs espèces aquatiques dulçaquicoles afin d'évaluer l'état de santé de l'écosystème aquatique. Approche multiparamétrique in situ et au laboratoire. Thèse de doctorat : Sciences de la vie, Toxicologie de l'environnement: Université de Metz (Ecole doctorale RP2E). 234 p.
- Lévêque, C. (1995) Habitat: To be at the right place at the right time? *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*: 9-20.
- Lewin, W.C., N. Okun & T. Mehner (2004) Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area of a shallow lake. *Freshwater Biology* 49: 410-424.
- Loot, G., S. Brosse, S. Lek & J.F. Guegan (2001) Behaviour of roach (*Rutilus rutilus* L.) altered by *Ligula intestinalis* (Cestoda : Pseudophyllidea): a field demonstration. *Freshwater Biology* 46: 1219-1227.
- Lougheed, V.L., B. Crosbie & P. Chow-Fraser (1998) Predictions on the effect of common carp (*Cyprinus carpio*) exclusion on water quality, zooplankton, and submergent macrophytes in a Great Lakes wetland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 1189-1197.
- Luksiene, D. & O. Sandström (1994) Reproductive disturbance in a roach (*Rutilus rutilus*) population affected by cooling water discharge. *Journal of Fish Biology* 45: 613-625.
- Luksiene, D., O. Sandström, L. Lounasheimo & J. Andersson (2000) The effects of thermal effluent exposure on the gametogenesis of female fish. *Journal of Fish Biology* 56: 37-50.
- Lyons, J. (1987) Distribution, abundance, and mortality of small littoral zone fishes in Sparkling Lake, Wisconsin. *Environmental Biology of Fishes* 18: 93-107.
- Mac Rae, P.S.D. & D.A. Jackson (2001) The influence of smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) predation and habitat complexity on the structure of littoral zone fish assemblages. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 342-351.
- MacLennan, D.N. (1992) Fishing gear selectivity: an overview. *Fisheries Research* 13: 201-204.
- Mahon, R. & E.K. Balon (1977) Fish community structure in lakeshore lagoons on Long Point, Lake Erie, Canada. *Environmental Biology of Fishes* 2: 71-82.

- Mann, R.H.K., C.A. Mills & D.T. Crisp (1984) Geographical variation in the life-history tactics of some species of freshwater fish. *In: Fish Reproduction: Strategies and Tactics* (Poots, G.W. & Wootton, R.J., Eds.) London: Academic Press.: 171-186.
- Martinelli, T.L. & R.S. Shively (1997) Seasonal distribution, movements and habitat associations of northern squawfish in two lower Columbia River reservoirs. *Regulated Rivers-Research & Management* 13: 543-556.
- Marzou, R. (1996) Etude des crustacés planctoniques d'une retenue soumise à des rejets thermiques : description, dynamique et relations avec le peuplement pisciaire. Thèse de doctorat sciences de la vie, hydrobiologie: Université de Metz.: 191 p.
- Masson, S., N. Angeli, J. Guillard & B. Pinel-Alloul (2001) Diel vertical and horizontal distribution of crustacean zooplankton and young of the year fish in a sub-alpine lake: an approach based on high frequency sampling. *Journal of Plankton Research* 23: 1041-1060.
- Matena, J. (1995) Ichthyoplankton and O+ pelagic fish in the Rimov reservoir (Southern Bohemia). *Folia Zoologica* 44: 31-43.
- Mattila, J. (1992) The effect of habitat complexity on predation efficiency of perch *Perca fluviatilis* L and ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 157: 55-67.
- Matyas, K., I. Oldal, J. Korponai, I. Tatrai & G. Paulovits (2003) Indirect effect of different fish communities on nutrient chlorophyll relationship in shallow hypertrophic water quality reservoirs. *Hydrobiologia* 504: 231-239.
- May, R.C. (1974) Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. *In: The early life history of fish*. Blaxter J.H.S. (Ed.). New-York: Springer-Verlag. 3-19.
- McKinney, M.L. (2002) Do human activities raise species richness? Contrasting patterns in United States plants and fishes. *Global Ecology and Biogeography* 11: 343-348.
- Meador, M.R. & R.M. Goldstein (2003) Assessing water quality at large geographic scales: relations among land use, water physicochemistry, riparian condition, and fish community structure. *Environmental management* 31: 504-517.
- Mergen, P. (2002) Distribution spatio-temporelle des communautés ichtyologiques dans les lacs de barrage de Nisramont (Belgique) et d'Esch-sur-Sûre (Grand Duché du Luxembourg). Thèse Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix, Namur.: 416p.
- Mersch, J. (1993) Modalités d'utilisation de la moule zébrée *Dreissena polymorpha* en tant qu'indicateur biologique de la contamination des écosystèmes d'eau douce par les métaux. Comparaison avec un autre type d'organismes sentinelles, les mousses aquatiques. Etude dans le bassin de la Moselle. Thèse de doctorat : sciences de la vie, toxicologie de l'environnement: Université de Metz.: 230 p.
- Mersch, J., N. Dubost & J.C. Pihan (1993) Comparaison de plusieurs supports analytique inertes et biologiques pour apprécier la contamination de la retenue du site électronucléaire de Cattenom, France. *Annales de Limnologie* 29: 325-337.

- Michelsen, K., J. Pedersen, K. Christoffersen & F. Jensen (1994) Ecological consequences of food partitioning for the fish population-structure in a eutrophic lake. *Hydrobiologia* 291: 35-45.
- Michod, R.E. (1979) Evolution of life histories in response to age-specific mortality factors. *American Naturalist* 113: 531-550.
- Minns, C.K. & C.N. Bakelaar (1999) A method for quantifying the supply of suitable habitat for stocks in Lake Erie. *State of Lake Erie (SOLE) - Past, Present and Future*: 481-496.
- Mohseni, A., H.G. Stefan & J.G. Eaton (2003) Global Warming and Potential Changes in Fish Habitat in U.S. Streams. *Climatic Change* 59: 389-409.
- Mooij, W.M. (1989) A key to the identification of larval bream, *Abramis brama*, white bream, *Blicca bjoerkna*, and roach, *Rutilus rutilus*. *Journal of Fish Biology* 34: 111-118.
- Neff, B.D., P. Fu & M.R. Gross (2003) Sperm investment and alternative mating tactics in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 14: 634-641.
- Noble, R.A.A. & I.G. Cowx (2002) Compilation and harmonisation of fish species classification. FAME, Work package 1b.: 19p.
- Northcote, T.G. (1988) Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: a "top-down" view. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 361-379.
- Olden, J.D. & D.A. Jackson (2001) Fish-habitat relationships in lakes: gaining predictive and explanatory insight by using artificial neural networks. *Transactions of the American Fisheries Society* 130: 878-897.
- Olin, M., M. Rask, J. Ruuhijarvi, M. Kurkilahti, P. Ala-Opas & O. Ylonen (2002) Fish community structure in mesotrophic and eutrophic lakes of southern Finland: the relative abundances of percids and cyprinids along a trophic gradient. *Journal of Fish Biology* 60: 593-612.
- Osenberg, C.W., G.G. Mittelbach & P.C. Wainwright (1992) 2-stage life histories in fish - the interaction between juvenile competition and adult performance. *Ecology* 73: 255-267.
- Packa-Tchissambou, E., J.F. Stryjak, L. Leglize, M. Nourisson & G. Descouturelle (1981) Impact du réchauffement artificiel d'un milieu dulçaquicole sur les cycles biologiques d'un Crustacé Décapode (*Atyaephyra desmarestii desmarestii* Millet) et d'un Mollusque Prosobranchie (*Bithynia tentaculata* L.). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 106: 372.
- Partridge, L. & R. Sibly (1991) Constraints in the evolution of life histories. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Serie B* 332: 3-13.
- Pascal, M., O. Lorvelec, J.D. Vigne, P. Keith & P. Clergeau (2003) *Evolution holocène de la faune de vertébrés de France: invasions et disparitions*. Rapport au Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages). INRA, CNRS, MNHN.: 381p.

- Persson, L., P. Bystrom, E. Wahlstrom, A. Nijlunsing & S. Rosema (2000) Resource limitation during early ontogeny: constraints induced by growth capacity in larval and juvenile fish. *Oecologia* 122: 459-469.
- Persson, L., P. Bystrom, E. Wahlstrom & E. Westman (2004) Trophic dynamics in a whole lake experiment: size-structured interactions and recruitment variation. *Oikos* 106: 263-274.
- Persson, L. & P. Eklov (1995) Prey refuges affecting interactions between piscivorous perch and juvenile perch and roach. *Ecology* 76: 70-81.
- Persson, L. & L.A. Greenberg (1990) Optimal foraging and habitat shift in perch (*Perca fluviatilis*) in a resource gradient. *Ecology* 71: 1699-1713.
- Perterka, J., J. Matena & J. Lipka (2003) The diet and growth of larval and juvenile pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)): a comparative study of fishponds and a reservoir. *Aquaculture International* 11: 337-348.
- Pierce, C.L., M.D. Sexton, M.E. Pelham & J.G. Larscheid (2001) Short-term variability and long-term change in the composition of the littoral zone fish community in Spirit Lake, Iowa. *American Midland Naturalist* 146: 290-299.
- Piet, G.J. & W. Guruge (1997) Diel variation in feeding and vertical distribution of ten co-occurring fish species: consequences for resource partitioning. *Environmental Biology of Fishes* 50: 293-307.
- Pihan, J.C. (1986-2004) Etude hydrobiologique de la retenue du Mirgenbach. Document de synthèse. Université de Metz, UR E.B.S.E./L.B.F.E. Rapport d'étude à la demande d'EDF/CNPE Cattenom (Moselle).
- Pinder, A.C. (2001) *Keys to larval and juvenile stages of coarse fishes from fresh waters in the British Isles*. Freshwater Biological Association, The Ferry House, Ambleside. 136p.
- Pitcher, T.J. (1983) Heuristic definitions of fish shoaling behaviour. *Animal Behaviour* 31: 611-613.
- Poirel, A., G. Merle, M.J. Salençon & F. Travade (2001) Méthodes de pêche active en milieu lacustre: caractéristiques et contraintes d'utilisation. *In: Gestion piscicole des lacs et retenues artificielles*. Gerdeaux D. (Ed.). Paris: INRA. 3-34.
- Pörtner, H.O., B. Berdal, R. Blust, O. Brix, A. Colosimo, B. De Wachter, A. Giuliani, T. Johansen, T. Fischer & R. Knust (2001) Climate induced temperature effects on growth performance, fecundity and recruitment in marine fish: developing a hypothesis for cause and effect relationships in Atlantic cod (*Gadus morhua*) and common eelpout (*Zoarces viviparus*). *Continental Shelf Research* 21: 1975-1997.
- Post, D.M., J.F. Kitchell & J.R. Hodgson (1998) Interactions among adult demography, spawning date, growth rate, predation, overwinter mortality, and the recruitment of largemouth bass in a northern lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 2588-2600.

- Pourriot, R. & M.E. Meybeck (1995) *Limnologie générale*. Paris: Masson (Collection d'écologie ; 25). 955 p.
- Pratt, T.C. & M.G. Fox (2001) Comparison of two methods for sampling a littoral zone fish community. *Archiv für Hydrobiologie* 152: 687-702.
- Quist, M.C., C.S. Guy, R.J. Bernot & J.L. Stephen (2002) Ecology of larval white bass in a large Kansas reservoir. *North American Journal of Fisheries Management* 22: 637-642.
- Quist, M.C., K.R. Pember, C.S. Guy & J.L. Stephen (2004) Variation in larval fish communities: implications for management and sampling designs in reservoir systems. *Fisheries Management and Ecology* 11: 107-116.
- Regier, H.A. (1962) Validation of the scale method for estimating age and growth of bluegills. *Transactions of the American Fisheries Society* 91: 362-374.
- Reznick, D.A., H. Bryga & J.A. Endler (1990) Experimentally-induced life history evolution in a natural population. *Nature* 346: 357-359.
- Richeux, C., C. Dubois, J.E. Arias-Gonzalez & J.N. Tourenq (1994) Diet and feeding behavior of roach (*Rutilus rutilus* [L.]) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in Pareloup reservoir. - II. adults. *Hydroécologie Appliquée* 6: 243-256.
- Ridgway, M.S., B.J. Shuter & E.E. Post (1991) The relative influence of body size and territorial behaviour on nesting asynchrony in male smallmouth bass, *Micropterus dolomieu* (Pisces: Centrarchidae). *Journal of Animal Ecology* 60: 665-681.
- Root, R.B. (1967) The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37: 317-350.
- Rosecchi, E., F. Thomas & A.J. Crivelli (2001) Can life-history traits predict the fate of introduced species? A case study on two cyprinid fish in southern France. *Freshwater Biology* 46: 845-853.
- Ross, S.T. (1986) Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*: 352-388.
- Rossier, O. (1995) Spatial and temporal separation of littoral-zone fishes of Lake Geneva (Switzerland-France). *Hydrobiologia* 301: 321-327.
- Rossier, O., E. Castella & J.B. Lachavanne (1996) Influence of submerged aquatic vegetation on size class distribution of perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) in the littoral zone of Lake Geneva (Switzerland). *Aquatic Sciences* 58: 1-14.
- Rousseau, B., A. Nelva, H. Persat & D. Chessel (1985) Constitution d'une base de données ichthyologiques par l'échantillonnage ponctuel d'abondance: application aux peuplements du Haut-Rhône Français. *Cybium* 9: 157-173.
- Ruiz, A.R. (1998) Fish species composition before and after construction of a reservoir on the Guadalete River (SW Spain). *Archiv Für Hydrobiologie* 142: 353-369.

- Sammons, S.M. & P.W. Bettoli (2002) Spatial and diel variation in distribution of limnetic larvae of fishes in a Tennessee reservoir. *Journal of Freshwater Ecology* 17: 45-53.
- Sandlund, O.T., T.F. Naestje, L. Klyve & T. Lindem (1985) The vertical distribution of fish species in Lake Mjosa, Norway, as shown by gill-net catches and echo sounder. Reprinted from *Institute of freshwater research* 62: 136-149.
- Sandström, O., E. Neuman & G. Thoreson (1995) Effects of temperature on life history variables in perch. *Journal of Fish Biology* 47: 652-670.
- Savino, J.F. & R.A. Stein (1989) Behavior of fish predators and their prey - Habitat choice between open water and dense vegetation. *Environmental Biology of Fishes* 24: 287-293.
- Schellart, N.A.M. (1992) Interrelations between the auditory, the visual and the lateral systems of Teleost; a minireview of modelling sensory capabilities. *Netherland Journal of Zoology* 42: 459-477.
- Schindler, D.E. (1999) Migration strategies of young fishes under temporal constraints: the effect of size-dependent overwinter mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 61-70.
- Sherwood, G.D., J. Kovacs, A. Hontela & J.B. Rasmussen (2002) Simplified food webs lead to energetic bottlenecks in polluted lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1-5.
- Sivadier, F., J.M. Thébaud & M.J. Salençon (1994) Bilan du phosphore total dans la retenue de Pareloup. *Hydroécologie Appliquée* 6: 115-138.
- Soto, C.G. (2001) The potential impacts of global climate change on marine protected areas. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11: 181-195.
- Southward, A.J., S.J. Hawkins & M.T. Burrows (1995) Seventy years' observations of changes in distribution and abundance of zooplankton and intertidal organisms in the western English Channel in relation to rising sea temperature. *Journal of Thermal Biology* 20: 127-155.
- Specziar, A., L. Tolg & P. Biro (1997) Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. *Journal of Fish Biology* 51: 1109-1124.
- Spillmann, C.J. (1961) *Poissons d'eau douce*. Paris: P. Lechevallier (Faune de France ; 65). 303 p.
- Stang, D.L. & W.A. Hubert (1984) Spatial separation of fish captured in passive gear in a turbid prairie lake. *Environmental Biology of Fishes* 11: 309-314.
- Stearns, S.C. (1992) *The Evolution of Life History*. Oxford: Oxford University Press. 248p.
- Stefan, H.G., M. Hondzo, J.G. Eaton & J.H. McCormick (1995) Validation of a fish habitat model for lakes. *Ecological Modelling* 82: 211-224.

- Svanback, R. & P. Eklov (2002) Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch. *Oecologia* 131: 61-70.
- Tammi, J., A. Lappalainen, J. Mannio, M. Rask & J. Vuorenmaa (1999) Effects of eutrophication on fish and fisheries in Finnish lakes: a survey based on random sampling. *Fisheries Management and Ecology* 6: 173-186.
- Tatrai, I., G. Paulovits, K. Matyas & J. Korponai (2003) The role of fish communities in water quality management of a large shallow lake. *International Review of Hydrobiology* 88: 498-507.
- Tomasini, J.A., D. Collart & J.P. Quignard (1996) Female reproductive biology of the sand smelt in brackish lagoons of southern France. *Journal of Fish Biology* 49: 594-612.
- Union Européenne (2000) Directive 2000/60/CE du Parlement Européen et du Conseil établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau. Vol. PE-CONS 3639/00, JOCE du 22/12/2000 ed. *Journal Officiel de la Communauté Européenne*. Bruxelles, 145p.
- Urho, L. (1996a) Habitat shifts of perch larvae as survival strategy. *Annales Zoologici Fennici* 33: 329-340.
- Urho, L. (1996b) Identification of perch (*Perca fluviatilis*), pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) larvae. *Annales Zoologici Fennici* 33: 659-667.
- Utne, A.C.W., E. Brannas & C. Magnhagen (1997) Individual responses to predation risk and food density in perch (*Perca fluviatilis* L.). *Canadian Journal of Zoology* 75: 2027-2035.
- Utrilla, C.G. & J. Lobon-Cervia (1999) Life-history in a southern population of atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 55: 68-83.
- Vadas, R.L. (1990) The importance of omnivory and predator regulation of prey in freshwater assemblages of North America. *Environmental Biology of Fishes* 27: 285-302.
- van der Have, T.M. & G. de Jong (1996) Adult size in ectotherms: temperature effects on growth and differentiation. *Journal of Theoretical Biology* 183: 329-340.
- van der Kraak, G. & N.W. Pankhurst (1996) Temperature effects on the reproductive performance of fish. In: *Global Warming: Implications for Freshwater and Marine Fish* (Wood, C.M. & McDonald, D.G., Eds.). Cambridge: University Press (Seminar series ; 6). 159-176.
- Vandenberg, C., F.A. Sibbing, J.W.M. Osse & W. Hoogenboezem (1992) Structure, development and function of the branchial sieve of the common bream, *Abramis brama*, white bream, *Blicca bjoerkna* and roach, *Rutilus rutilus*. *Environmental Biology of Fishes* 33: 105-124.
- vanDensen, W.L.T. (1985) Piscivory and the development of bimodality in the size distribution of 0+ pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.). *Journal of Applied Ichthyology* 3: 119-131.

- Vasek, M., J. Kubecka, J. Peterka, M. Cech, V. Drastik, M. Hladik, M. Prchalova & J. Frouzova (2004) Longitudinal and vertical spatial gradients in the distribution of fish within a canyon-shaped reservoir. *International Review of Hydrobiology* 89: 352-362.
- Vein, D., M. Gigueux, A. Flesch, J.F. Pierre, R. Marzou & J.C. Pihan (1990) Trophic evolution of a reservoir with overheated waters: nuclear power station at Cattenom, Moselle, East France. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 27: 87-98.
- Vila-Gispert, A. & R. Moreno-Amich (1998) Seasonal abundance and depth distribution of *Blennius fluviatilis* and introduced *Lepomis gibbosus*, in Lake Banyoles (Catalonia, Spain). *Hydrobiologia* 386: 95-101.
- Vila-Gispert, A. & R. Moreno-Amich (2000) Fecundity and spawning mode of three introduced fish species in Lake Banyoles (Catalunya, Spain) in comparison with other localities. *Aquatic Sciences* 61: 154-166.
- Vila-Gispert, A., R. Moreno-Amich & E. Garcia-Berthou (2002) Gradients of life-history variation: an intercontinental comparison of fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12: 417-427.
- Vinot, I. (2004) Impact des rejets de cuivre et zinc en milieu aquatique : circulation, spéciation, biodisponibilité, bioaccumulation, transferts et toxicité. Thèse de doctorat : Sciences de la vie: Université de Metz (Ecole doctorale RP2E). 393 p.
- Vinot, I. & J.C. Pihan (2005) Circulation of copper in the biotic compartments of a freshwater dammed reservoir. *Environmental pollution* 133: 169-182.
- Vollestad, L.A. & J.H. L'Abée-Lund (1990) Geographic variation in life-history strategy of female roach, *Rutilus rutilus* (L.). *Journal of Fish Biology* 37.
- von Bertalanffy, L. (1960) Principles and theory of growth. In: *Fundamental Aspects of Normal and Malignant Growth*. Nowinski, W.N. (Ed.). Amsterdam: Elsevier.: 137-259.
- Wahl, C.M., E.L. Mills, W.N. Mc Farland & J.S. Degisi (1993) Ontogenic changes in prey selection and visual-acuity of the yellow perch, *Perca flavescens*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 743-749.
- Wang, N. & R. Eckmann (1994) Distribution of perch (*Perca fluviatilis* L.) during their first year of life in Lake Constance. *Hydrobiologia* 277: 135-143.
- Warfe, D.M. & L.A. Barmuta (2004) Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141: 171-178.
- Weaver, M.J., J.J. Magnuson & M.K. Clayton (1997) Distribution of littoral fishes in structurally complex macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2277-2289.
- Weliange, W.S. & U.S. Amarasinghe (2003) Seasonality in dietary shifts in size-structured freshwater fish assemblages in three reservoirs of Sri Lanka. *Environmental Biology of Fishes* 68: 269-282.

- Werner, E. & J.F. Gilliam (1984) The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 393-425.
- Werner, E.E. (1978) Littoral zone fish communities of two Florida lakes and a comparison with Michigan lakes. *Environmental Biology of Fishes* 3: 163-172.
- Werner, E.E., D.J. Hall, D.R. Laughlin, D.J. Wagner, L.A. Wilsmann & F.C. Funk (1977) Habitat partitioning in a freshwater fish community. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 34: 360-370.
- Whittier, T. & R. Hugues (1998) Evaluation of fish species tolerances to environmental stressors in lake in the Northeastern United States. *North American Journal of Fisheries Management* 18: 236-252.
- Wilkonska, H. (1994) Changes in the efficiency of natural reproduction and survival of fish larvae in heated Konin lakes. *Archives of Polish Fisheries* 2: 285-299.
- Winner, R.W. & H.A. Owen (1991) Toxicity of copper to *Chlamydomonas reinhardtii* (Chlorophyceae) and *Ceriodaphnia dubia* (Crustacea) in relation to changes in water chemistry of a freshwater pond. *Aquatic Toxicology* 21: 157-170.
- Wootton, R.J. (1991) *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall: London: 392p.
- Zabala, M., P. Louisy, A. Garcia-Rubies & V. Gracia (1997) Social-behaviour context of reproduction in the Mediterranean dusky grouper *Epinephelus marginatus* (Lowe, 1834) (Pisces Serranidae) in the Medes Islands marine reserve (NW Mediterranean, Spain). *Scientia Marina* 61: 79-89.
- Zambrano, L., M. Scheffer & M. Martinez-Ramos (2001) Catastrophic response of lakes to benthivorous fish introduction. *Oikos* 94: 344-350.
- Zapata, S.C. & C. Granadolorencio (1993) Age, growth and feeding of the exotic species *Lepomis gibbosus* in a Spanish cooling reservoir. *Archiv für Hydrobiologie* 127: 561-573.

---

## **ANNEXES**

---



**Tableau XI : ANOVA de l'occurrence et de la densité des espèces majoritaires et de la densité totale pour les facteurs date et complexité structurale d'habitat (HSC) pour les campagnes printanières de 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur HSC (b). Sens (I-J) indique le sens de la différence entre les composantes du facteur analysé. Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

a

| Variable dépendante |        | Source |              |     |              |            |              |
|---------------------|--------|--------|--------------|-----|--------------|------------|--------------|
|                     |        | date   |              | HSC |              | date * HSC |              |
|                     |        | ddl    | <i>p</i>     | ddl | <i>p</i>     | ddl        | <i>p</i>     |
| Occurrence          | BRE    | 1      | 0,460        | 3   | <b>0,001</b> | 3          | <b>0,001</b> |
|                     | GAR    | 1      | 0,081        | 3   | 0,217        | 3          | 0,372        |
|                     | GRE    | 1      | 0,531        | 3   | <b>0,014</b> | 3          | 0,176        |
|                     | PER    | 1      | 0,204        | 3   | <b>0,000</b> | 3          | 0,906        |
|                     | SAN    | 1      | <b>0,031</b> | 3   | 0,190        | 3          | 0,190        |
| Densité             | BRE    | 1      | 0,196        | 3   | <b>0,000</b> | 3          | <b>0,000</b> |
|                     | GAR    | 1      | <b>0,029</b> | 3   | 0,087        | 3          | 0,102        |
|                     | GRE    | 1      | 0,556        | 3   | <b>0,017</b> | 3          | 0,110        |
|                     | PER    | 1      | 0,072        | 3   | <b>0,000</b> | 3          | 0,589        |
|                     | SAN    | 1      | <b>0,000</b> | 3   | <b>0,000</b> | 3          | 0,452        |
|                     | Totale | 1      | <b>0,004</b> | 3   | <b>0,000</b> | 3          | 0,388        |

b

| (I) HSC (J) HSC |        | BRE        |          | GAR          |          | GRE        |          | PER          |          | SAN          |          | Total        |          |              |
|-----------------|--------|------------|----------|--------------|----------|------------|----------|--------------|----------|--------------|----------|--------------|----------|--------------|
|                 |        | Sens (I-J) | <i>p</i> | Sens (I-J)   | <i>p</i> | Sens (I-J) | <i>p</i> | Sens (I-J)   | <i>p</i> | Sens (I-J)   | <i>p</i> | Sens (I-J)   | <i>p</i> |              |
| Occurrence      | « ++ » | « + »      | -        | 0,719        | +        | 0,833      | -        | 0,970        | +        | 0,929        | +        | 1,000        |          |              |
|                 | « ++ » | « - »      | +        | 1,000        | +        | 0,588      | +        | 0,543        | +        | 0,929        | +        | 0,401        |          |              |
|                 | « ++ » | « -- »     | +        | <b>0,015</b> | +        | 0,166      | +        | <b>0,050</b> | +        | <b>0,001</b> | +        | 0,401        |          |              |
|                 | « + »  | « - »      | +        | 0,719        | +        | 0,974      | +        | 0,294        | +        | 1,000        | +        | 0,401        |          |              |
|                 | « + »  | « -- »     | +        | <b>0,001</b> | +        | 0,588      | +        | <b>0,016</b> | +        | <b>0,004</b> | +        | 0,401        |          |              |
|                 | « - »  | « -- »     | +        | <b>0,015</b> | +        | 0,833      | +        | 0,543        | +        | <b>0,004</b> | +        | 1,000        |          |              |
| Densité         | « ++ » | « + »      | -        | 0,993        | +        | 0,983      | -        | 0,996        | +        | 0,906        | +        | 0,809        | +        | 0,492        |
|                 | « ++ » | « - »      | +        | 0,795        | +        | 0,616      | +        | 0,640        | +        | 0,176        | +        | <b>0,004</b> | +        | <b>0,008</b> |
|                 | « ++ » | « -- »     | +        | <b>0,001</b> | +        | 0,086      | +        | <b>0,038</b> | +        | <b>0,000</b> | +        | <b>0,000</b> | +        | <b>0,000</b> |
|                 | « + »  | « - »      | +        | 0,637        | +        | 0,826      | +        | 0,506        | +        | 0,502        | +        | <b>0,038</b> | +        | 0,216        |
|                 | « + »  | « -- »     | +        | <b>0,000</b> | +        | 0,179      | +        | <b>0,022</b> | +        | <b>0,000</b> | +        | <b>0,001</b> | +        | <b>0,000</b> |
|                 | « - »  | « -- »     | +        | <b>0,014</b> | +        | 0,620      | +        | 0,384        | +        | <b>0,004</b> | +        | 0,615        | +        | <b>0,003</b> |

**Tableau XII : ANOVA de l'occurrence et de la densité des espèces majoritaires et de la densité totale pour les facteurs date et complexité structurale d'habitat (HSC) pour les campagnes estivales de 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur HSC (b). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| Variable dépendante |     | Source |              |     |              |            |              |
|---------------------|-----|--------|--------------|-----|--------------|------------|--------------|
|                     |     | date   |              | HSC |              | date * HSC |              |
|                     |     | ddl    | <i>p</i>     | ddl | <i>p</i>     | ddl        | <i>p</i>     |
| Occurrence          | BRB | 2      | 0,202        | 3   | <b>0,000</b> | 6          | 0,730        |
|                     | BRE | 2      | 0,452        | 3   | <b>0,000</b> | 6          | 0,663        |
|                     | CCO | 2      | <b>0,001</b> | 3   | <b>0,000</b> | 6          | <b>0,001</b> |
|                     | LOR | 2      | <b>0,024</b> | 3   | <b>0,000</b> | 6          | <b>0,047</b> |
|                     | PER | 2      | <b>0,001</b> | 3   | 0,065        | 6          | <b>0,000</b> |
|                     | PES | 2      | 0,374        | 3   | 0,399        | 6          | 0,434        |
|                     | ROT | 2      | 0,054        | 3   | <b>0,013</b> | 6          | 0,289        |
| Densité             | BRB | 2      | 0,158        | 3   | <b>0,000</b> | 6          | 0,210        |
|                     | BRE | 2      | 0,075        | 3   | <b>0,000</b> | 6          | 0,343        |
|                     | CCO | 2      | <b>0,003</b> | 3   | <b>0,000</b> | 6          | <b>0,002</b> |
|                     | LOR | 2      | <b>0,027</b> | 3   | <b>0,000</b> | 6          | <b>0,029</b> |
|                     | PER | 2      | <b>0,000</b> | 3   | <b>0,048</b> | 6          | <b>0,000</b> |
|                     | PES | 2      | <b>0,012</b> | 3   | <b>0,003</b> | 6          | 0,696        |
|                     | ROT | 2      | <b>0,026</b> | 3   | <b>0,007</b> | 6          | 0,303        |
| Totale              |     | 2      | 0,055        | 3   | <b>0,000</b> | 6          | 0,479        |

| (I) HSC    |        | BRB     |            | BRE          |            | CCO          |            | LOR          |            | PER          |            | PES          |            | ROT          |            | Total        |   |              |
|------------|--------|---------|------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|---|--------------|
|            |        | (J) HSC | Sens (I-J) | <i>p</i>     |   |              |
| Occurrence | « ++ » | « + »   | +          | 0,397        | +          | 0,338        | +          | <b>0,013</b> | +          | <b>0,000</b> | -          | 0,808        | +          | 1,000        | +          | <b>0,050</b> |   |              |
|            | « ++ » | « - »   | +          | <b>0,000</b> | +          | <b>0,007</b> | +          | <b>0,000</b> | +          | <b>0,000</b> | -          | <b>0,045</b> | +          | 1,000        | +          | <b>0,019</b> |   |              |
|            | « ++ » | « -- »  | +          | <b>0,004</b> | +          | <b>0,000</b> | +          | <b>0,000</b> | +          | <b>0,000</b> | -          | 0,808        | +          | 0,496        | +          | <b>0,050</b> |   |              |
|            | « + »  | « - »   | +          | <b>0,037</b> | +          | 0,338        | +          | 0,240        | +          | 0,917        | -          | 0,289        | +          | 1,000        | +          | 0,981        |   |              |
|            | « + »  | « -- »  | +          | 0,208        | +          | 0,065        | +          | 0,240        | +          | 0,917        | +          | 1,000        | +          | 0,496        | +          | 1,000        |   |              |
|            | « - »  | « -- »  | -          | 0,858        | +          | 0,833        | +          | 1,000        | +          | 1,000        | +          | 0,289        | +          | 0,496        | -          | 0,981        |   |              |
| Densité    | « ++ » | « + »   | +          | <b>0,014</b> | +          | 0,050        | +          | <b>0,011</b> | +          | <b>0,000</b> | -          | 0,642        | +          | 0,820        | +          | <b>0,043</b> | + | 0,229        |
|            | « ++ » | « - »   | +          | <b>0,000</b> | +          | <b>0,004</b> | +          | <b>0,000</b> | +          | <b>0,000</b> | -          | <b>0,038</b> | +          | 0,213        | +          | <b>0,008</b> | + | <b>0,048</b> |
|            | « ++ » | « -- »  | +          | <b>0,000</b> | +          | <b>0,000</b> | +          | <b>0,000</b> | +          | <b>0,000</b> | -          | 0,923        | +          | <b>0,002</b> | +          | <b>0,043</b> | + | <b>0,000</b> |
|            | « + »  | « - »   | +          | <b>0,019</b> | +          | 0,811        | +          | 0,315        | +          | 0,957        | -          | 0,399        | +          | 0,695        | +          | 0,926        | + | 0,883        |
|            | « + »  | « -- »  | +          | 0,139        | +          | 0,241        | +          | 0,315        | +          | 0,957        | +          | 0,946        | +          | <b>0,028</b> | +          | 1,000        | + | <b>0,012</b> |
|            | « - »  | « -- »  | -          | 0,836        | +          | 0,745        | +          | 1,000        | +          | 1,000        | +          | 0,156        | +          | 0,290        | -          | 0,927        | + | 0,080        |







**Tableau XVIII : ANOVA de la biomasse totale et des espèces majoritaires pour les facteurs saison et station de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur station (b). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| Variable dépendante |        | Source           |              |        |              |         |              |
|---------------------|--------|------------------|--------------|--------|--------------|---------|--------------|
|                     |        | saison * station |              | saison |              | station |              |
|                     |        | ddl              | p            | ddl    | p            | ddl     | p            |
| Biomasse            | Totale | 3                | 0,990        | 1      | 0,476        | 3       | <b>0,035</b> |
|                     | ABL    | 3                | <b>0,000</b> | 1      | <b>0,000</b> | 3       | <b>0,000</b> |
|                     | BRB    | 3                | 0,690        | 1      | <b>0,000</b> | 3       | 0,578        |
|                     | BRE    | 3                | 0,597        | 1      | <b>0,000</b> | 3       | 0,110        |
|                     | GAR    | 3                | 0,804        | 1      | 0,566        | 3       | 0,080        |
|                     | PER    | 3                | 0,829        | 1      | <b>0,000</b> | 3       | 0,475        |
|                     | ROT    | 3                | 0,421        | 1      | <b>0,037</b> | 3       | 0,466        |
|                     | SAN    | 3                | 0,608        | 1      | <b>0,000</b> | 3       | <b>0,020</b> |

| (I) station (J) station |   | Variable dépendante |       |            |              |            |       |            |       |            |       |            |       |            |       |     |              |
|-------------------------|---|---------------------|-------|------------|--------------|------------|-------|------------|-------|------------|-------|------------|-------|------------|-------|-----|--------------|
|                         |   | Biomasse totale     |       | ABL        |              | BRB        |       | BRE        |       | GAR        |       | PER        |       | ROT        |       | SAN |              |
|                         |   | Sens (I-J)          | p     | Sens (I-J) | p            | Sens (I-J) | p     | Sens (I-J) | p     | Sens (I-J) | p     | Sens (I-J) | p     | Sens (I-J) | p     |     |              |
| 1                       | 2 | -                   | 0,307 | -          | <b>0,003</b> | -          | 0,996 | -          | 0,645 | -          | 0,596 | -          | 0,998 | -          | 0,517 | -   | 0,413        |
| 1                       | 3 | -                   | 0,264 | -          | <b>0,036</b> | +          | 0,819 | -          | 0,944 | -          | 0,411 | +          | 0,990 | -          | 0,870 | -   | 0,084        |
| 1                       | 4 | +                   | 0,939 | +          | 1,000        | +          | 0,816 | +          | 0,618 | +          | 0,877 | -          | 0,636 | -          | 1,000 | +   | 0,980        |
| 2                       | 3 | -                   | 1,000 | +          | 0,856        | +          | 0,697 | +          | 0,927 | -          | 0,991 | +          | 0,965 | +          | 0,928 | -   | 0,830        |
| 2                       | 4 | +                   | 0,101 | +          | <b>0,003</b> | +          | 0,693 | +          | 0,086 | +          | 0,195 | -          | 0,737 | +          | 0,547 | +   | 0,219        |
| 3                       | 4 | +                   | 0,082 | +          | <b>0,036</b> | +          | 1,000 | +          | 0,292 | +          | 0,105 | -          | 0,444 | +          | 0,890 | +   | <b>0,032</b> |

**Tableau XIX : ANOVA de la profondeur de capture et de la taille des sandres entre les différentes stations à partir des campagnes estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur station (b). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| a       |                     |     |              |
|---------|---------------------|-----|--------------|
| Source  | Variable dépendante | ddl | p            |
| station | profondeur          | 3   | <b>0,000</b> |

| b                   |             |             |            |              |  |
|---------------------|-------------|-------------|------------|--------------|--|
| Variable dépendante | (I) station | (J) station | Sens (I-J) | p            |  |
| profondeur          | 1           | 2           | -          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 1           | 3           | -          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 1           | 4           | -          | 0,247        |  |
|                     | 2           | 3           | -          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 2           | 4           | +          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 3           | 4           | +          | <b>0,000</b> |  |

**Tableau XX : ANOVA de la profondeur de capture et de la taille des perches entre les différentes stations à partir des campagnes estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur station (b).**

| a       |                     |     |              |
|---------|---------------------|-----|--------------|
| Source  | Variable dépendante | ddl | p            |
| station | profondeur          | 3   | <b>0,000</b> |

| b                   |             |             |            |              |  |
|---------------------|-------------|-------------|------------|--------------|--|
| Variable dépendante | (I) station | (J) station | Sens (I-J) | p            |  |
| profondeur          | 1           | 2           | +          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 1           | 3           | -          | 1,000        |  |
|                     | 1           | 4           | +          | <b>0,025</b> |  |
|                     | 2           | 3           | -          | <b>0,001</b> |  |
|                     | 2           | 4           | -          | 0,361        |  |
|                     | 3           | 4           | +          | 0,086        |  |

**Tableau XXI : ANOVA de la profondeur de capture et de la taille des gardons entre les différentes stations à partir des campagnes estivales (a) et automnales (c) aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003. Test de Tukey pour le facteur station d'été (b) et d'automne (d). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| a       |                     |     |              |
|---------|---------------------|-----|--------------|
| Source  | Variable dépendante | ddl | p            |
| station | profondeur          | 3   | <b>0,000</b> |

| b                   |             |             |            |              |  |
|---------------------|-------------|-------------|------------|--------------|--|
| Variable dépendante | (I) station | (J) station | Sens (I-J) | p            |  |
| profondeur          | 1           | 2           | -          | 0,068        |  |
|                     | 1           | 3           | -          | <b>0,001</b> |  |
|                     | 1           | 4           | +          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 2           | 3           | -          | 0,411        |  |
|                     | 2           | 4           | +          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 3           | 4           | +          | <b>0,000</b> |  |

| c       |                     |     |              |
|---------|---------------------|-----|--------------|
| Source  | Variable dépendante | ddl | p            |
| station | profondeur          | 3   | <b>0,000</b> |

| d                   |             |             |            |              |  |
|---------------------|-------------|-------------|------------|--------------|--|
| Variable dépendante | (I) station | (J) station | Sens (I-J) | p            |  |
| profondeur          | 1           | 2           | -          | 0,284        |  |
|                     | 1           | 3           | -          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 1           | 4           | +          | 0,492        |  |
|                     | 2           | 3           | -          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 2           | 4           | +          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 3           | 4           | +          | <b>0,000</b> |  |

**Tableau XXII : ANOVA de la profondeur de capture et de la taille des brèmes bordelière entre les différentes stations à partir des campagnes automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur station (b).**

| a       |                     |     |              |
|---------|---------------------|-----|--------------|
| Source  | Variable dépendante | ddl | p            |
| station | profondeur          | 3   | <b>0,000</b> |

| b                   |             |             |            |              |  |
|---------------------|-------------|-------------|------------|--------------|--|
| Variable dépendante | (I) station | (J) station | Sens (I-J) | p            |  |
| profondeur          | 1           | 2           | -          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 1           | 3           | -          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 1           | 4           | -          | 0,944        |  |
|                     | 2           | 3           | -          | <b>0,000</b> |  |
|                     | 2           | 4           | +          | 0,077        |  |
|                     | 3           | 4           | +          | <b>0,000</b> |  |

**Tableau XXIII : ANOVA de la profondeur de capture et de la taille des brèmes communes entre les différentes stations à partir des campagnes automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur station (b). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| a       |                     |     |              |  |
|---------|---------------------|-----|--------------|--|
| Source  | Variable dépendante | ddl | p            |  |
| station | profondeur          | 3   | <b>0,000</b> |  |

| b                   |             |             |            |              |
|---------------------|-------------|-------------|------------|--------------|
| Variable dépendante | (I) station | (J) station | Sens (I-J) | p            |
| profondeur          | 1           | 2           | +          | 1,000        |
|                     | 1           | 3           | -          | <b>0,000</b> |
|                     | 1           | 4           | -          | 0,996        |
|                     | 2           | 3           | -          | <b>0,000</b> |
|                     | 2           | 4           | -          | 0,996        |
|                     | 3           | 4           | +          | <b>0,020</b> |

**Tableau XXIV : ANOVA de la profondeur de capture en station 1 entre les différentes espèces à partir des campagnes estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur taxon (b).**

| a      |                     |     |              |
|--------|---------------------|-----|--------------|
| Source | Variable dépendante | ddl | p            |
| taxon  | profondeur          | 3   | <b>0,001</b> |

| b                   |           |           |            |              |
|---------------------|-----------|-----------|------------|--------------|
| Variable dépendante | (I) taxon | (J) taxon | Sens (I-J) | p            |
| profondeur          | GAR       | PER       | -          | <b>0,005</b> |
|                     | GAR       | SAN       | -          | <b>0,008</b> |
|                     | PER       | SAN       | +          | 0,981        |

**Tableau XXV : ANOVA de la profondeur de capture en station 4 entre les différentes espèces à partir des campagnes estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur taxon (b).**

| a      |                     |     |              |
|--------|---------------------|-----|--------------|
| Source | Variable dépendante | ddl | p            |
| taxon  | profondeur          | 3   | <b>0,000</b> |

| b                   |           |           |            |              |
|---------------------|-----------|-----------|------------|--------------|
| Variable dépendante | (I) taxon | (J) taxon | Sens (I-J) | p            |
| profondeur          | GAR       | PER       | -          | <b>0,000</b> |
|                     | GAR       | SAN       | -          | <b>0,000</b> |
|                     | PER       | SAN       | -          | <b>0,000</b> |

**Tableau XXVI : ANOVA de la profondeur de capture en station 2 entre les différentes espèces à partir des campagnes estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur taxon (b). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| a      |                     |     |              |
|--------|---------------------|-----|--------------|
| Source | Variable dépendante | ddl | p            |
| taxon  | depth               | 3   | <b>0,000</b> |

| b                   |           |           |            |              |
|---------------------|-----------|-----------|------------|--------------|
| Variable dépendante | (I) taxon | (J) taxon | Sens (I-J) | p            |
| profondeur          | BRE       | GAR       | +          | 0,363        |
|                     | BRE       | PER       | +          | <b>0,037</b> |
|                     | BRE       | SAN       | -          | 0,486        |
|                     | GAR       | PER       | +          | <b>0,004</b> |
|                     | GAR       | SAN       | -          | <b>0,000</b> |
|                     | PER       | SAN       | -          | <b>0,000</b> |

**Tableau XXVII : ANOVA de la profondeur de capture en station 3 entre les différentes espèces à partir des campagnes estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur taxon (b).**

| a      |                     |     |              |
|--------|---------------------|-----|--------------|
| Source | Variable dépendante | ddl | p            |
| taxon  | profondeur          | 3   | <b>0,000</b> |

| b                   |           |           |            |              |
|---------------------|-----------|-----------|------------|--------------|
| Variable dépendante | (I) taxon | (J) taxon | Sens (I-J) | p            |
| profondeur          | GAR       | PER       | +          | 0,933        |
|                     | GAR       | SAN       | -          | <b>0,000</b> |
|                     | PER       | SAN       | -          | <b>0,000</b> |

**Tableau XXVIII : ANOVA de la profondeur de capture en station 1 entre les différentes espèces à partir des campagnes automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur taxon (b).**

| a      |                     |     |       |
|--------|---------------------|-----|-------|
| Source | Variable dépendante | ddl | p     |
| taxon  | profondeur          | 3   | 0,092 |

| b                   |           |           |            |       |
|---------------------|-----------|-----------|------------|-------|
| Variable dépendante | (I) taxon | (J) taxon | Sens (I-J) | p     |
| profondeur          | BRB       | BRE       | -          | 0,267 |
|                     | BRB       | GAR       | +          | 0,996 |
|                     | BRB       | SAN       | -          | 0,254 |
|                     | BRE       | GAR       | +          | 0,425 |
|                     | BRE       | SAN       | -          | 0,781 |
|                     | GAR       | SAN       | -          | 0,275 |

**Tableau XXIX : ANOVA de la profondeur de capture en station 4 entre les différentes espèces à partir des campagnes automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur taxon (b). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| a      |                     |     |              |
|--------|---------------------|-----|--------------|
| Source | Variable dépendante | ddl | p            |
| taxon  | profondeur          | 3   | <b>0,000</b> |

| b                   |           |           |            |              |
|---------------------|-----------|-----------|------------|--------------|
| Variable dépendante | (I) taxon | (J) taxon | Sens (I-J) | p            |
| profondeur          | BRB       | GAR       | +          | <b>0,000</b> |
|                     | BRB       | PER       | -          | <b>0,016</b> |
|                     | GAR       | PER       | -          | <b>0,000</b> |

**Tableau XXX : ANOVA de la profondeur de capture en station 2 entre les différentes espèces à partir des campagnes automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur taxon (b).**

| a      |                     |     |              |
|--------|---------------------|-----|--------------|
| Source | Variable dépendante | ddl | p            |
| taxon  | profondeur          | 3   | <b>0,000</b> |

| b                   |           |           |            |              |
|---------------------|-----------|-----------|------------|--------------|
| Variable dépendante | (I) taxon | (J) taxon | Sens (I-J) | p            |
| profondeur          | ABL       | BRB       | -          | <b>0,000</b> |
|                     | ABL       | BRE       | -          | 0,060        |
|                     | ABL       | GAR       | -          | <b>0,000</b> |
|                     | ABL       | SAN       | -          | <b>0,000</b> |
|                     | BRB       | BRE       | +          | 0,254        |
|                     | BRB       | GAR       | +          | 0,974        |
|                     | BRB       | SAN       | -          | <b>0,000</b> |
|                     | BRE       | GAR       | -          | 0,569        |
|                     | BRE       | SAN       | -          | <b>0,000</b> |
|                     | GAR       | SAN       | -          | <b>0,000</b> |

**Tableau XXXI : ANOVA de la profondeur de capture en station 3 entre les différentes espèces à partir des campagnes automnales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur taxon (b).**

| a      |                     |     |              |
|--------|---------------------|-----|--------------|
| Source | Variable dépendante | ddl | p            |
| taxon  | profondeur          | 3   | <b>0,001</b> |

| b                   |           |           |            |              |
|---------------------|-----------|-----------|------------|--------------|
| Variable dépendante | (I) taxon | (J) taxon | Sens (I-J) | p            |
| profondeur          | ABL       | BRB       | -          | <b>0,011</b> |
|                     | ABL       | BRE       | -          | <b>0,045</b> |
|                     | ABL       | GAR       | -          | <b>0,028</b> |
|                     | ABL       | SAN       | -          | <b>0,001</b> |
|                     | BRB       | BRE       | -          | 0,989        |
|                     | BRB       | GAR       | +          | 0,988        |
|                     | BRB       | SAN       | -          | 0,213        |
|                     | BRE       | GAR       | +          | 0,943        |
|                     | BRE       | SAN       | -          | 0,589        |
|                     | GAR       | SAN       | -          | 0,133        |

**Tableau XXXIII : ANOVA de la richesse taxonomique et de la densité du peuplement de poissons d'un an et plus capturés en domaine littoral pour les facteurs date et complexité structurale d'habitat (HSC) sur la base de l'ensemble des échantillons réalisés en 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur HSC (b). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| a | Source     | ddl | p            | b | (I) HSC | (J) HSC | Sens (I-J) | p            |
|---|------------|-----|--------------|---|---------|---------|------------|--------------|
|   | date       | 6   | <b>0,000</b> |   | ++      | +       | +          | 0,201        |
|   | HSC        | 3   | <b>0,004</b> |   | ++      | -       | +          | 0,094        |
|   | date * HSC | 18  | 0,194        |   | ++      | --      | +          | <b>0,002</b> |
|   |            |     |              |   | +       | -       | +          | 0,964        |
|   |            |     |              |   | +       | --      | +          | 0,077        |
|   |            |     |              |   | -       | --      | +          | 0,167        |

| c | Source     | ddl | p            | d | (I) HSC | (J) HSC | Sens (I-J) | p            |
|---|------------|-----|--------------|---|---------|---------|------------|--------------|
|   | date       | 6   | <b>0,000</b> |   | ++      | +       | +          | 0,179        |
|   | HSC        | 3   | <b>0,010</b> |   | ++      | -       | +          | 0,290        |
|   | date * HSC | 18  | 0,951        |   | ++      | --      | +          | <b>0,006</b> |
|   |            |     |              |   | +       | -       | -          | 0,987        |
|   |            |     |              |   | +       | --      | +          | 0,245        |
|   |            |     |              |   | -       | --      | -          | 0,290        |

**Tableau XXXIV : Comparaison des distributions de taille entre les divers type d'habitats pour les espèces capturées en effectifs suffisants dans au moins deux types différents. Les différences significatives au seuil de 1 % pour le test des Médianes sont indiquées en caractère gras.**

| (I) HSC | (J) HSC | p     |       |       |              |       |
|---------|---------|-------|-------|-------|--------------|-------|
|         |         | BRB   | BRE   | PER   | PES          | ROT   |
| ++      | +       | 1,000 | 0,379 |       | <b>0,003</b> |       |
| ++      | -       |       | 0,263 |       | 0,717        | 0,231 |
| ++      | --      |       |       |       | <b>0,000</b> |       |
| +       | -       |       | 0,608 | 0,265 | <b>0,005</b> |       |
| +       | --      |       |       | 0,517 | <b>0,009</b> |       |
| -       | --      |       |       | 0,214 | <b>0,000</b> |       |

**Tableau XXXV : ANOVA de la biomasse totale et des espèces majoritaires pour les facteurs année, saison et doamine de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003. Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| Variable dépendante | Source         |              |                 |              |                  |       |                          |       |
|---------------------|----------------|--------------|-----------------|--------------|------------------|-------|--------------------------|-------|
|                     | année * saison |              | année * domaine |              | saison * domaine |       | année * saison * domaine |       |
|                     | ddl            | p            | ddl             | p            | ddl              | p     | ddl                      | p     |
| Biomasse            | 12             | 0,099        | 12              | 0,110        | 1                | 0,577 | 12                       | 0,749 |
| ABL                 | 12             | 0,351        | 12              | 0,348        | 1                | 0,802 | 12                       | 0,659 |
| BRB                 | 12             | 0,143        | 12              | 0,948        | 1                | 0,857 | 12                       | 0,969 |
| BRE                 | 12             | 0,608        | 12              | 0,953        | 1                | 0,173 | 12                       | 0,956 |
| GAR                 | 12             | 0,568        | 12              | <b>0,007</b> | 1                | 0,212 | 12                       | 0,533 |
| PER                 | 12             | 0,315        | 12              | 0,429        | 1                | 0,487 | 12                       | 0,754 |
| ROT                 | 12             | 0,059        | 12              | 0,485        | 1                | 0,425 | 12                       | 0,474 |
| SAN                 | 12             | 0,459        | 12              | 0,895        | 1                | 0,759 | 12                       | 0,793 |
| TAN                 | 12             | <b>0,005</b> | 12              | <b>0,004</b> | 1                | 0,159 | 12                       | 0,195 |

**Tableau XXXVI : ANOVA de la biomasse totale et des espèces majoritaires pour les facteurs saison et station de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur station (b). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| Variable dépendante | Source |              |         |              |                  |       |
|---------------------|--------|--------------|---------|--------------|------------------|-------|
|                     | saison |              | station |              | saison * station |       |
|                     | ddl    | p            | ddl     | p            | ddl              | p     |
| Biomasse            | 1      | <b>0,022</b> | 3       | <b>0,000</b> | 3                | 0,937 |
| ABL                 | 1      | 0,939        | 3       | <b>0,000</b> | 3                | 0,780 |
| BRB                 | 1      | 0,685        | 3       | <b>0,000</b> | 3                | 0,840 |
| BRE                 | 1      | 0,075        | 3       | <b>0,001</b> | 3                | 0,315 |
| GAR                 | 1      | 0,863        | 3       | 0,564        | 3                | 0,625 |
| PER                 | 1      | <b>0,004</b> | 3       | <b>0,003</b> | 3                | 0,099 |
| ROT                 | 1      | 0,333        | 3       | 0,961        | 3                | 0,785 |
| SAN                 | 1      | 0,375        | 3       | 0,227        | 3                | 0,521 |
| TAN                 | 1      | <b>0,004</b> | 3       | 0,389        | 3                | 0,577 |

|             |             | Variable dépendante |              |            |              |            |              |            |              |            |       |            |              |            |       |            |       |            |       |
|-------------|-------------|---------------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|-------|------------|--------------|------------|-------|------------|-------|------------|-------|
|             |             | Biomasse            |              | ABL        |              | BRB        |              | BRE        |              | GAR        |       | PER        |              | ROT        |       | SAN        |       | TAN        |       |
| (I) station | (J) station | Sens (I-J)          | p            | Sens (I-J) | p            | Sens (I-J) | p            | Sens (I-J) | p            | Sens (I-J) | p     | Sens (I-J) | p            | Sens (I-J) | p     | Sens (I-J) | p     | Sens (I-J) | p     |
| 1           | 2           | -                   | <b>0,001</b> | -          | <b>0,000</b> | -          | 0,562        | -          | <b>0,009</b> | -          | 0,786 | +          | 1,000        | +          | 0,960 | -          | 0,925 | +          | 0,798 |
| 1           | 3           | -                   | <b>0,026</b> | -          | <b>0,050</b> | +          | 0,999        | -          | 0,059        | -          | 0,646 | +          | 0,859        | +          | 0,992 | -          | 0,999 | +          | 0,512 |
| 1           | 4           | +                   | 0,990        | +          | 0,866        | +          | <b>0,016</b> | +          | 0,988        | -          | 0,999 | -          | 0,065        | -          | 0,999 | +          | 0,515 | -          | 1,000 |
| 2           | 3           | +                   | 0,618        | +          | 0,384        | +          | 0,466        | +          | 0,901        | -          | 0,995 | +          | 0,868        | -          | 0,996 | +          | 0,962 | +          | 0,965 |
| 2           | 4           | +                   | <b>0,000</b> | +          | <b>0,000</b> | +          | <b>0,000</b> | +          | <b>0,003</b> | +          | 0,845 | -          | 0,062        | -          | 0,916 | +          | 0,195 | -          | 0,755 |
| 3           | 4           | +                   | <b>0,011</b> | +          | <b>0,006</b> | +          | <b>0,025</b> | +          | <b>0,025</b> | +          | 0,717 | -          | <b>0,008</b> | -          | 0,973 | +          | 0,434 | -          | 0,465 |

**Tableau XXXVII : ANOVA de la profondeur de capture des ablettes pour les facteurs saison et station de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003. Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| Source           | ddl | p            |
|------------------|-----|--------------|
| station          | 1   | 0,065        |
| saison           | 1   | <b>0,011</b> |
| station * saison | 1   | 0,159        |

**Tableau XXXVIII : ANOVA de la profondeur de capture des brèmes bordelière pour les facteurs saison (a) et station (b) de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003. Test de Tukey pour le facteur station selon la saison (c). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

a

| Source         | station 1 |              | station 2 |              | station 3 |              | station 4 |       |
|----------------|-----------|--------------|-----------|--------------|-----------|--------------|-----------|-------|
|                | ddl       | p            | ddl       | p            | ddl       | p            | ddl       | p     |
| année * saison | 7         | 0,263        | 7         | 0,260        | 3         | <b>0,001</b> | 1         | 0,803 |
| saison         | 1         | <b>0,042</b> | 1         | <b>0,000</b> | 1         | <b>0,048</b> | 1         | 0,406 |

b

| Source           | Automne |              | Eté |              | ddl | p            |
|------------------|---------|--------------|-----|--------------|-----|--------------|
|                  | ddl     | p            | ddl | p            |     |              |
| année * station  | 14      | 0,404        | 22  | <b>0,000</b> |     |              |
| station          | 3       | <b>0,000</b> | 3   | <b>0,000</b> |     |              |
| saison * station |         |              |     |              | 3   | <b>0,000</b> |

c

|   | (I) station | (J) station | Sens (I-J) | p            |
|---|-------------|-------------|------------|--------------|
|   | Automne     | 1           | 2          | -            |
| 1 |             | 3           | -          | <b>0,000</b> |
| 1 |             | 4           | +          | 1,000        |
| 2 |             | 3           | -          | <b>0,006</b> |
| 2 |             | 4           | +          | <b>0,000</b> |
| 3 |             | 4           | +          | <b>0,000</b> |

**Tableau XXXIX : ANOVA de la profondeur de capture des brèmes communes pour les facteurs saison (a) et station (b) de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003. Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

a

| Source         | station 1 |       | station 2 |              | station 3 |              | station 4 |              |
|----------------|-----------|-------|-----------|--------------|-----------|--------------|-----------|--------------|
|                | ddl       | p     | ddl       | p            | ddl       | p            | ddl       | p            |
| année * saison | 4         | 0,915 | 7         | <b>0,006</b> | 5         | <b>0,000</b> | 1         | <b>0,001</b> |
| saison         | 1         | 0,776 | 1         | 0,090        | 1         | <b>0,000</b> | 1         | 0,413        |

b

| Source           | Automne |              | Eté |              | ddl | p            |
|------------------|---------|--------------|-----|--------------|-----|--------------|
|                  | ddl     | p            | ddl | p            |     |              |
| année * station  | 14      | <b>0,001</b> | 16  | <b>0,000</b> |     |              |
| station          | 3       | <b>0,000</b> | 3   | <b>0,000</b> |     |              |
| saison * station |         |              |     |              | 3   | <b>0,000</b> |

**Tableau XL : ANOVA de la profondeur de capture des gardons pour les facteurs saison (a) et station (b) de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003. Test de Tukey pour le facteur station selon la saison (c). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

**a**

| Source         | station 1 |              | station 2 |              | station 3 |              | station 4 |              |
|----------------|-----------|--------------|-----------|--------------|-----------|--------------|-----------|--------------|
|                | ddl       | p            | ddl       | p            | ddl       | p            | ddl       | p            |
| année * saison | 3         | <b>0,007</b> | 2         | <b>0,009</b> | 2         | <b>0,003</b> | 6         | 0,160        |
| saison         | 1         | 0,082        | 1         | <b>0,001</b> | 1         | <b>0,000</b> | 1         | <b>0,012</b> |

**b**

| Source           | Automne |              | Eté |              | ddl | p     |
|------------------|---------|--------------|-----|--------------|-----|-------|
|                  | ddl     | p            | ddl | p            |     |       |
| année * station  | 7       | 0,310        | 18  | <b>0,003</b> |     |       |
| station          | 3       | <b>0,000</b> | 3   | <b>0,000</b> |     |       |
| saison * station |         |              |     |              | 3   | 0,073 |

**c**

|   | (I) station | (J) station | Sens (I-J) | p            |
|---|-------------|-------------|------------|--------------|
|   | Automne     | 1           | 2          | -            |
| 1 |             | 3           | -          | <b>0,000</b> |
| 1 |             | 4           | +          | 0,999        |
| 2 |             | 3           | -          | <b>0,030</b> |
| 2 |             | 4           | +          | <b>0,001</b> |
| 3 |             | 4           | +          | <b>0,000</b> |

**Tableau XLI : ANOVA de la profondeur de capture des perches pour le facteur station des pêches estivales aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003 (a). Test de Tukey pour le facteur station (b). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

**a**

| Source           | ddl | p            |
|------------------|-----|--------------|
| saison           | 1   | 0,611        |
| station          | 3   | <b>0,000</b> |
| saison * station | 3   | 0,057        |

**b**

|   | (I) station | (J) station | Sens (I-J) | p            |
|---|-------------|-------------|------------|--------------|
|   | Eté         | 1           | 2          | -            |
| 1 |             | 3           | -          | <b>0,000</b> |
| 1 |             | 4           | -          | 0,997        |
| 2 |             | 3           | -          | <b>0,000</b> |
| 2 |             | 4           | +          | <b>0,000</b> |
| 3 |             | 4           | +          | <b>0,000</b> |

**Tableau XLII : ANOVA de la profondeur de capture des sandres pour les facteurs saison (a) et station (b) de l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003. Test de Tukey pour le facteur station selon la saison (c). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

**a**

| Source         | station 1 |       | station 2 |       | station 3 |       | station 4 |              |
|----------------|-----------|-------|-----------|-------|-----------|-------|-----------|--------------|
|                | ddl       | p     | ddl       | p     | ddl       | p     | ddl       | p            |
| année * saison | 2         | 0,911 | 4         | 0,216 | 1         | 0,697 | 3         | 0,979        |
| saison         | 1         | 0,925 | 1         | 0,960 | 1         | 0,118 | 1         | <b>0,027</b> |

**b**

| Source           | Automne |              | Eté |              | ddl | p            |
|------------------|---------|--------------|-----|--------------|-----|--------------|
|                  | ddl     | p            | ddl | p            |     |              |
| année * station  | 8       | 0,367        | 17  | 0,191        |     |              |
| station          | 3       | <b>0,001</b> | 3   | <b>0,000</b> |     |              |
| saison * station |         |              |     |              | 3   | <b>0,001</b> |

**c**

|     | (I) station | (J) station | Sens (I-J) | p            |
|-----|-------------|-------------|------------|--------------|
|     | Automne     | 1           | 2          | -            |
| 1   |             | 3           | -          | 0,193        |
| 1   |             | 4           | +          | 0,948        |
| 2   |             | 3           | +          | 0,817        |
| 2   |             | 4           | +          | <b>0,002</b> |
| 3   |             | 4           | +          | <b>0,048</b> |
| Eté | 1           | 2           | -          | <b>0,019</b> |
|     | 1           | 3           | -          | <b>0,000</b> |
|     | 1           | 4           | -          | 0,969        |
|     | 2           | 3           | -          | <b>0,000</b> |
|     | 2           | 4           | +          | 0,142        |
|     | 3           | 4           | +          | <b>0,000</b> |

**Tableau XLIII : ANOVA de la profondeur de capture en station 1 des espèces majoritairement présentes dans l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003. Test de Tukey pour le facteur taxon (b). Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

**a**

| Source        | Eté |              | Automne |       |
|---------------|-----|--------------|---------|-------|
|               | ddl | p            | ddl     | p     |
| taxon * année | 22  | 0,225        | 10      | 0,518 |
| taxon         | 5   | <b>0,000</b> | 3       | 0,512 |

**b**

| (I) taxon | (J) taxon | Eté        |              |
|-----------|-----------|------------|--------------|
|           |           | Sens (I-J) | p            |
| BRB       | BRE       | +          | 0,999        |
| BRB       | GAR       | +          | <b>0,000</b> |
| BRB       | SAN       | -          | <b>0,023</b> |
| BRE       | GAR       | +          | <b>0,012</b> |
| BRE       | SAN       | -          | <b>0,041</b> |
| GAR       | SAN       | -          | <b>0,000</b> |

**Tableau XLIV : ANOVA de la profondeur de capture en station 2 (a), 3 (b) et 4 (c) des espèces majoritairement présentes dans l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003. Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| Source        | Eté |              | Automne |              |
|---------------|-----|--------------|---------|--------------|
|               | ddl | p            | ddl     | p            |
| taxon * année | 25  | <b>0,000</b> | 14      | <b>0,008</b> |
| taxon         | 6   | <b>0,000</b> | 5       | 0,464        |

| Source        | Eté |              | Automne |              |
|---------------|-----|--------------|---------|--------------|
|               | ddl | p            | ddl     | p            |
| taxon * année | 18  | <b>0,000</b> | 8       | <b>0,007</b> |
| taxon         | 5   | <b>0,000</b> | 4       | <b>0,031</b> |

| Source        | Eté |              | Automne |              |
|---------------|-----|--------------|---------|--------------|
|               | ddl | p            | ddl     | p            |
| taxon * année | 22  | <b>0,001</b> | 9       | <b>0,032</b> |
| taxon         | 5   | <b>0,000</b> | 4       | 0,533        |

**Tableau XLV : ANOVA de la profondeur de capture en station 2 (a), 3 (b) et 4 (c) des espèces majoritairement présentes dans l'ensemble des pêches aux filets maillants verticaux de 1991 à 2003. Les différences significatives au seuil de 5 % sont indiquées en caractère gras.**

| Variable dépendante | Source   |              |         |              |           |              |                    |       |                 |       |                |              |                           |       |
|---------------------|----------|--------------|---------|--------------|-----------|--------------|--------------------|-------|-----------------|-------|----------------|--------------|---------------------------|-------|
|                     | campagne |              | domaine |              | nyctémère |              | campagne * domaine |       | campagne * nyc. |       | domaine * nyc. |              | campagne * domaine * nyc. |       |
|                     | ddl      | p            | ddl     | p            | ddl       | p            | ddl                | p     | ddl             | p     | ddl            | p            | ddl                       | p     |
| POP                 | 2        | <b>0,001</b> | 1       | <b>0,001</b> | 1         | <b>0,006</b> | 2                  | 0,800 | 2               | 0,144 | 1              | 0,190        | 2                         | 0,776 |
| BRB                 | 2        | 0,285        | 1       | 0,973        | 1         | <b>0,004</b> | 2                  | 0,794 | 2               | 0,911 | 1              | 0,186        | 2                         | 0,760 |
| BRE                 | 2        | 0,373        | 1       | <b>0,023</b> | 1         | <b>0,001</b> | 2                  | 0,388 | 2               | 0,665 | 1              | 0,316        | 2                         | 0,276 |
| GAR                 | 2        | <b>0,010</b> | 1       | <b>0,001</b> | 1         | <b>0,046</b> | 2                  | 0,645 | 2               | 0,447 | 1              | 0,372        | 2                         | 0,571 |
| PER                 | 2        | <b>0,028</b> | 1       | 0,080        | 1         | <b>0,007</b> | 2                  | 0,702 | 2               | 0,238 | 1              | 0,846        | 2                         | 0,675 |
| SAN                 | 2        | <b>0,028</b> | 1       | 0,078        | 1         | 0,106        | 2                  | 0,125 | 2               | 0,596 | 1              | <b>0,041</b> | 2                         | 0,974 |



## Résumé

Ce travail est réalisé dans un réservoir artificiel, adjacent à une centrale électronucléaire, pour lequel les températures hivernales sont douces (8,2 à 12,4°C) et augmentent rapidement au printemps (Avril : 14,7°C) soit respectivement 5°C et 3°C au-delà des températures de la rivière qui l'alimente (la Moselle). L'absence de stratification (ni thermocline, ni oxycline) et de marnage offre une opportunité unique d'observer la distribution des poissons peu soumis aux contraintes abiotiques. Dans un premier temps, la distribution spatio-temporelle des communautés ichthyiques est suivie en domaine littoral et pélagique. Les jeunes poissons de l'année sont essentiellement discriminés selon leur date d'éclosion et constituent alors deux groupes distincts d'espèces ; les premiers alevins sont issus des pontes printanières tandis que ceux du second groupe descendent d'espèces à reproduction plus tardive. Les migrations et le partage des niches écologiques sont appréciés au cours de l'ontogenèse et par exemple, à la fin du printemps et en été, les plus petites brèmes bordelières (LT < 20 mm) sont confinées dans les habitats de forte complexité structurale tandis que les alevins de perches soleils occupent l'ensemble des habitats disponibles. En grandissant, les brèmes bordelières gagnent progressivement des habitats plus ouverts avant de rejoindre le domaine pélagique. La distribution verticale des poissons y est étudiée à l'aide d'une série chronologique de captures aux filets maillants verticaux. Les patrons de répartition saisonniers et spécifiques sont mis en évidence. Au cours de l'automne, de nombreuses espèces sont capturées plus en profondeur tandis que la perche soleil est la seule dont les captures en domaine littoral sont abondantes. Le succès d'introduction de la perche soleil doit être le fruit à la fois de son éclosion tardive et d'une stratégie de sélection de l'habitat opportuniste qui lui permet d'occuper un espace laissé vacant. Dans un second temps, les incidences sur les traits d'histoire de vie de poissons exposés à des eaux échauffées sont étudiées avec un intérêt particulier pour la population de perche soleil. Une croissance rapide des jeunes de l'année, une maturité précoce et une faible longévité sont constatées, et se démarquent des travaux existants. La faible longévité semble être la conséquence d'une maturité précoce des adultes qui subissent une forte mortalité suite à leur première reproduction. Ces résultats doivent contribuer à la mise en place d'outils prédictifs des réponses écologiques dans le contexte de changement climatique.

## Abstract

The study was conducted in an artificial reservoir, adjacent to a nuclear power plant, in which water temperatures are cool in the winter (8.2 – 12.4°C) and rise early in the spring (April : 14.7°C) nearly 5°C and 3°C over the temperature of its tributary (Moselle river), respectively. The absence of stratification (neither thermocline nor oxycline exist) and the constant water level provided a unique opportunity to observed fish distribution with low abiotic constraints. In one hand, temporal and spatial distributions of the fish community were studied in both littoral and pelagic area. The time survey separated two major groups of young of the year (YOY) according to their time of appearance; the first represented the progeny of early-spring spawning species whereas the second resulted from later-spawning species. Ontogenetic niche shifts of coexisting species were appreciated and for example during late spring and summer, the smallest white bream YOY (LT < 20 mm) were restricted to complex habitats whereas those of pumpkinseed occupied all available habitats. Growing white bream progressively migrated to open water before reaching pelagic areas. There, the vertical distribution of fish was studied using gill net time series. Seasonal and species-specific distribution patterns were highlighted. During the autumn, many species were sampled in deeper water whereas pumpkinseed was the only one sampled in abundance in the littoral zone. Pumpkinseed introduction success might be explained by both its late hatching and its opportunistic strategy in habitat selection enabling it to exploit space left vacant. In the other hand, life history reactions of fish exposed to heated waters were studied particularly in the pumpkinseed population. Fast growth among young of the year, precocious maturity and short life-span were observed, in contrast to related studies. The short life span appeared to be the price paid for early maturity in breeding fish, which suffered high mortality rates just after their first reproduction. These findings should prove helpful in predicting ecological responses to climatic change.