

Écologie trophique des poissons top-prédateurs - interactions entre espèces natives et introduites au sein d'écosystèmes dulçaquicoles

Aurelia Martino

▶ **To cite this version:**

Aurelia Martino. Écologie trophique des poissons top-prédateurs - interactions entre espèces natives et introduites au sein d'écosystèmes dulçaquicoles. Ecologie, Environnement. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2012. Français. NNT : . tel-00763302

HAL Id: tel-00763302
https://theses.hal.science/tel-00763302

Submitted on 10 Dec 2012

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.



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par
Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)
Discipline ou spécialité :
Écologie fonctionnelle

Présentée et soutenue par

Aurélia MARTINO

Titre :
Écologie trophique des poissons top-prédateurs - interactions entre espèces natives et introduites au sein d'écosystèmes dulçaquicoles

---

Ecole doctorale :
Sciences de l'Univers, de l'Environnement et de l'Espace (SDU2E)

Unité de recherche :
Laboratoire d'Écologie Fonctionnelle et Environnement (UMR 5245)

Directeur(s) de Thèse :
Régis CÉRÉGHINO, Professeur, Université Paul Sabatier, Toulouse III
Frédéric SANTOUL, Maître de conférences (HDR), Université Paul Sabatier, Toulouse III

Rapporteurs :
Christian DESVILETTES, Professeur, Université Blaise Pascal Clermont-Ferrand
Abdelkrim SI BACHIR, professeur, Université de Batna Algérie

Autres membres du jury :
Michèle TACKX, Présidente du jury, Professeur, Université Paul Sabatier, Toulouse III
Frank D'AMICO, Maître de conférences (HDR), Université de Pau & Pays de l'Adour

Remerciements

Les remerciements. Il y a quelques mois je n'aurais jamais cru que ce fusse la partie la plus difficile à écrire. Et pourtant, ça l'est maintenant. Ne surtout oublier personne parmi tout ceux qui m'ont aidée dans mon travail, apporté leur soutien au quotidien, même à l'autre bout du monde et envers qui j'ai une profonde reconnaissance.

Je souhaiterais tout d'abord remercier Messieurs Eric Chauvet (Directeur de Recherche, CNRS) et Jean-Luc Probst (Directeur de Recherche, CNRS), directeurs successifs d'Eco-Lab (Laboratoire d'Ecologie Fonctionnelle et Environnement) pour m'avoir accueillie au sein de leur laboratoire à Toulouse.

Mes remerciements se portent également vers mes deux directeurs de thèse, Régis Céréghino (Professeur, Université Paul Sabatier) et Frédéric Santoul (Maître de conférences HDR, Université Paul Sabatier). Merci pour ce sujet de thèse qui m'aura permis d'en apprendre « énormément » plus sur l'écologie fonctionnelle, la recherche, l'enseignement et surtout sur moi-même. Merci d'avoir toujours été présents, de m'avoir guidée et conseillée tout au long de mon travail.

Je souhaiterais remercier Christian Desvilettes (Professeur, Université Blaise Pascal) et Abdelkrim Si Bachir (Professeur, Université de Batna) d'avoir accepté la tâche, au combien importante, de rapporter mon travail de thèse. Merci d'avoir pris le temps de juger mon manuscrit et d'avoir apporté vos corrections et suggestions. Je remercie également Micky Tackx (Professeur, Université Paul Sabatier) et Frank D'Amico (Maître de conférences HDR, Université de Pau & Pays de l'Adour) d'avoir bien voulu participer à l'évaluation de mon travail en faisant partie de mon jury de thèse.

Ces travaux n'auraient pas pu être réalisés sans l'appui des différentes personnes qui m'ont aidé dans les échantillonnages, la préparation des échantillons, la chimie, les analyses statistiques et pour bien d'autres choses encore.

Ainsi je souhaite remercier Patrice Jaubert, Guillaume Pauly, Laurent Garmendia, Bertrand Lenclos et tous leurs collègues ainsi que les bénévoles des fédérations de pêche, sans qui les opérations de démaillage auraient été très longues et beaucoup moins conviviales. Merci de m'avoir acceptée parmi vous.

Merci à Dorothée Kopp et Jari Syvaranta, les post-docs qui m'ont guidée, aidée et soutenue du début de la thèse jusqu'à maintenant, merci d'être toujours là pour moi.
Merci à Joséphine Leflaive et Loic Ten-Hage pour m'avoir laissée utiliser librement leur matériel en chimie et surtout Daniel Dalger pour sa bonne humeur et son soutien pendant ces longues journées de broyage ou de manipulation de l'acide nitrique !!!
Je me dois également de remercier Arthur Compin pour ces après-midi passées à faire des « jolies » cartes ensemble, Frédéric Azémar pour toutes nos discussions sur la biologie marine et bien plus, Laurent Pelozuelo et son amour inconditionnel pour les insectes (vive l'OPIE Midi-Pyrénées !) qui m'ont beaucoup appris. Merci à Stéphanie Boulêtreau et à Julien Cucherousset pour les nombreuses discussions isotopiques, écologiques et statistiques.
Un grand merci à Anne-Marie Tabacchi fournisseuse officielle de bonbons, chocolats et caramels divers, pour m'avoir sauvée si souvent de crise d'hypoglycémie et ensoleillé mes journées !
Je souhaite également remercier tous mes collègues d'enseignement avec qui j'ai partagé de nombreux moments pendant cette année d'ATER : un très grand merci à Sylvain Mastrorillo pour tout ce qu'il a fait pour moi ; merci à Sébastien Brosse pour ses cours de phylogénie et pour toutes nos discussions sur l'enseignement ainsi que ses conseils ; merci à Laetitia Buisson et Marion Boutin pour tous ces TPs de biostats passés ensemble et surtout merci à Luc Legal pour ces 4 ans de TPs de BA, dont les anecdotes et les discussions ont rendu ces enseignements joyeux et conviviaux.
Merci à tous les étudiants de master qui sont passés à EcoLab et avec qui les échanges ont toujours été animés et rafraîchissants : Camille, Alban, Olivier, Caroline, Nicolas, Jérémie et bien d'autres.
Durant ces années de thèse j'ai également rencontré 2 chercheurs qui ont modifié ma vision de la science et de la recherche et qui m'ont permis de réaliser des projets qui me tenaient à cœur. Merci à Robyn Hannigan (Professeur, UMass Boston), de m'avoir ouvert son laboratoire (EEOS) et d'avoir partagé son expérience et son savoir avec patience et délicatesse, merci également à toute son équipe (Bryanna, Eric, Jenny, Nicole, Jeremy, Ellen, Tom. . .) pour les moments passés ensemble à la découverte de Boston et de la culture américaine (merci Jess ma chère roomate). Merci à Tony Robinet (Maître de conférences, MNHN), rencontré par hasard un jour de mars au RIF 2009, pour toutes nos discussions

« otolithiques », pour son écoute et ses conseils.

Je souhaite remercier tout particulièrement Fred, Gaëlle et Lucie pour tous ces bons moments passés ensemble ainsi que Laurent et Amaia (et les BBQ dans le jardin) et également Patrice et Anne, merci à vous tous de m'avoir soutenue et écoutée quand j'en avais le plus besoin.

Maintenant il est temps de remercier l'équipe des « djeuns » d'EcoLab et de Toulouse ! Merci à Armelle (et Thierry), Aude, Jessica, Emilie, Claudine, Alexandre, Aneesha et Imane. Grâce à vous cette thèse est passée beaucoup plus vite, si si je vous assure ! Merci pour toutes ces soirées de détente, ces pauses thé/café à discuter et pour votre soutien indéfectible.

Merci à mes amis, ceux qui me connaissent depuis longtemps déjà (et oui on est vieux maintenant !), et qui même loin, à Paris, en Espagne, au Québec, à l'autre bout du monde ont toujours été là pour m'écouter, me soutenir ou juste me faire rire. Merci à Anaïs, Cécile, Clara, Xavier, Oz, Pauline, Karine, Nono, Caro, Elodie, Delphine (et Anthony) et Haloan. Merci à vous d'avoir toujours été partants et plein de bonne humeur à chacun de mes « retours » sur Paris et d'être venus jusqu'à Toulouse ce 10 décembre 2011.

Je crois que je n'aurais pas fait de thèse si je n'avais pas eu des parents comme les miens. Maman et Papa un énorme merci pour tout ce que vous m'avez donné, appris et aidé à construire. Merci pour votre soutien sans faille et vos inquiétudes. Merci également à mon frère qui, même de loin, s'est toujours préoccupé de sa petite sœur. Merci.

Merci à Clo pour tous ses Honk-Honk d'encouragement !

The last but not the least ! Michel (Martino L'Hostis ;-p), que te dire que tu ne saches déjà, tu es le plus beau, le plus fort, le plus intelligent, le plus gentil, le plus tout ! Comme tu le dis si souvent il faut être optimiste, l'avenir est devant nous et nous réserve plein de surprises. Un, deux, trois, partez ... oui mais main dans la main avec toi mon cher mari !

Résumé

Les invasions biologiques menacent la biodiversité des écosystèmes et plus particulièrement celle des milieux aquatiques. Les poissons sont les organismes majoritairement introduits en eau douce pouvant impacter les écosystèmes. Les effets des introductions d'espèces non natives sur le milieu sont encore mal connus et les poissons top-prédateurs, de par leur position au sommet du réseau trophique (intégrateurs), sont des modèles d'étude intéressants pour observer ces impacts. Des changements de fonctionnement de communautés animales, en liaison avec ces introductions, ont été mis en évidence par les analyses des isotopes stables (AIS) au sein des réseaux trophiques lentiques et lotiques. L'étude des lignes de base en rivière (Garonne, France) a montré que les corbicules (Mollusques bivalves) étaient des indicateurs stables et de bons intégrateurs des variations isotopiques du milieu. Une expérience de préservation des tissus de corbicule a mis en évidence que toutes les méthodes (alcool, formol, congélation), entraînaient des modifications dans les signatures isotopiques des $\delta^{15}N$ et $\delta^{13}C$ au cours du temps, avec des variations plus importantes pour le carbone que pour l'azote. Les variations pour l'azote restant faibles, le $\delta^{15}N$ peut être utilisé comme indicateur de ligne de base fiable au sein des écosystèmes étudiés. Nos études, en milieux lotique (Lot, Tarn) et lentique (gravières), des positions trophiques des poissons top-prédateurs révèlent que le niveau trophique du sandre est supérieur à celui de tous les autres top-prédateurs (silure, brochet et perche). Il est au sommet du réseau trophique et remet en question la notion de guilde trophique pour les poissons top-prédateurs. L'évaluation des régimes alimentaires (proportions de proies consommées) des poissons top-prédateurs en gravière a montré que le sandre consommait plus de perches que le brochet et la perche. Ces derniers ont une alimentation centrée majoritairement sur les écrevisses et quelques Cyprinidés. Le sandre consomme des proies avec un niveau trophique plus élevé que celles consommées par les autres top-prédateurs. L'ensemble des proies des top-prédateurs consomment majoritairement du carbone littoral et ainsi les écosystèmes lentiques étudiés sont basés sur l'utilisation de ce dernier. De plus les études de l'écologie trophique du silure aux interfaces dulçaquicole-marin ont mis en évidence la consommation de proies d'origine marine (alose, mulet) par le top-prédateur,

modifiant les flux d'énergie et les relations existantes. Finalement, la microchimie des otolithes a permis la discrimination de 2 stocks de brochets provenant de 2 pisciculture différentes et de reconstituer l'histoire de vie de brochets qui ont été transloqués de pisciculture dans le milieu naturel (Lot). Toutes ces études ont fourni de nouvelles informations sur l'écologie trophique des poissons top-prédateurs et permettront de mettre en place des plans de gestion efficaces pour lutter contre les introductions.

Mots-clés : introductions, poissons top-prédateurs, écologie trophique, milieux aquatiques, isotopes stables, fonctionnement des écosystèmes, conservation, otolithes.

Abstract

Biological invasions threaten ecosystem biodiversity, and freshwaters in particular have little immunity to exotic fishes. Fish are the most frequently introduced freshwater organisms worldwide. However, the impacts of exotic species on ecosystem functions are still poorly known. Top-predatory fish, which are at the top of the food-chain are relevant models to study the impacts on freshwater ecosystems. Introductions of exotic top-predator fish can induce changes in the functioning of freshwater communities, that could be inferred by stable isotope analyses (SIA) in lentic and lotic food-webs. We studied the spatial and temporal variations of some baselines, using clams in river system (Garonne). Molluscs, especially Corbicula, are stable functional indicators and good integrators of changes of isotopic signatures. As well, we tested the impacts of most common sample preservation methods used for aquatic sample materials on the stable isotope ratios of carbon and nitrogen in clams. All preservation methods, including freezing, had significant impacts on $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values and the effects in general were greater on the carbon isotope values than on the nitrogen isotope values. Since all preservation methods had relatively low consistent impact on the nitrogen values, the $\delta^{15}N$ of preserved clams can offer a suitable and rather reliable baseline indicator for retrospective studies in aquatic ecosystems. Our studies in lotic and lentic ecosystems, allowed to specify the trophic ecology of top-predators. We show that pikeperch had a significantly higher trophic position compared to other predatory fish such as the introduced European catfish, the native pike or the perch. Pikeperch is at the top of the food-chain and it may thus have consequences upon interspecific relationships within the predatory guild. We assessed the diet of top-predators in lentic systems and found that pikeperch eat some small perch that have a higher trophic position than the prey (crayfish, Cyprinids) consumed by pike or perch. Because prey of the top predators mostly feed on on littoral carbon, we studied lentic systems that are based on detrital inputs. The diet of European catfish at ecosystem boundaries (freshwater-marine ecosystems) revealed that marine fish (Shad, Mulet) may contribute up to 53% to the diet of *Silurus glanis*. These results underline the importance of interactions at ecosystem boundaries and the potential role of non-native

species on energy fluxes between ecosystems. Finally, using otolith chemical signatures, we discriminated two stocks of hatchery-raised pikes, and distinguished these individuals from wild pike in the Lot River. This allowed us to estimate the proportion of stocked individuals contributing to the local pike population. We thus show that otolith-based environmental reconstruction provide an effective means for determining the origin of fish and the timing of stock release into freshwater systems. Our results provide new information about trophic ecology of top-predator fish and this knowledge will be useful to design regional conservation plans aimed at controlling introductions.

Keywords : introductions, top-predators, trophic ecology, fresh waters, stable isotopes, ecosystem functioning, conservation, otoliths.

Sommaire

Remerciements i

Résumé iv

Abstract vi

Sommaire viii

Table des figures viii

Liste des tableaux xiii

Liste des abréviations xv

Introduction générale 1

I Contexte général et problématique 5

II Présentation et développement de l'outil isotopique, son intérêt et ses limites 15

III Top-prédateurs natifs et introduits : écologie trophique et interactions aux interfaces entre écosystèmes. 38

IV Discrimination de populations natives et introduites à l'aide des otolithes, application à un top-prédateur menacé : le brochet (*Esox lucius*) 85

Conclusion 105

Bibliographie 111

Table des matières 122

Table des figures

1 La biodiversité, un compartiment clé soumis aux changements globaux (Chapin et al. 2000). 2

II.1 Principe de mesure des isotopes stables, réalisée avec un analyseur élémentaire couplé à un spectromètre de masse de ratios isotopiques (d'après Déléens et al., 1997). 19

II.2 Reconstitution des relations trophiques grâce aux taux de fractionnement des isotopes stables du carbone et de l'azote, à travers un graphe $\delta^{15}N - \delta^{13}C$. 21

II.3 Exemple du réseau trophique de la gravière de Gensac (Tarn et Garonne) pour le mois de septembre 2009. 22

II.4 Sites d'échantillonnage pour le suivi des lignes de base de la Garonne et de l'Ariège. 25

II.5 Suivi temporel des signatures isotopiques des corbicules (carrés ouverts), des gammares (carrés noirs pleins) et des alevins de poissons (ronds noirs pleins) pour la station Roques-sur-Garonne de décembre 2008 à mars 2009. 27

II.6 Evolution spatio-temporelle des signatures isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des corbicules aux 4 sites d'étude : Roques-sur-Garonne (carrés), Lacroix-Falgarde (ronds), la Confluence (losanges) et l'Île du Ramier (triangles), sur la Garonne et l'Ariège. 29

II.7 Variations des $\delta^{15}N$ (graphique du haut) et $\delta^{13}C$ (graphique inférieur) après 1 semaine, 1 mois, 6 mois et 1 an de conservation par congélation (Fr), éthanol (EtOH), formol (Fo) ou éthanol+formol (Fo-EtHO), par rapport au contrôle. 34

II.8 Moyennes ($\pm$erreur standard) des $\delta^{15}N - \delta^{13}C$ pour les corbicules « témoin » (masse fraîche) et les échantillons traités selon 4 modalités différentes (congélation (Fr), éthanol (EtOH), formol (Fo) ou éthanol+formol (Fo-EtHO)). 35

III.1 Sites d'échantillonnage sur le Lot et le Tarn. 40
III.2 Valeurs moyennes des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ pour le sandre (ronds noirs pleins), le brochet (triangle noir) et le silure glane (croix noire) pour le Lot (en haut) et le Tarn (en bas). Les valeurs individuelles sont représentées pour le sandre (ronds ouverts). Les barres d'erreur correspondent aux erreurs standards (SE). 42
III.3 Positions trophiques du sandre, du brochet et du silure pour les rivières Lot et Tarn, représentées par des boites à moustaches classiques. 43
III.4 Situation géographique des 5 gravières étudiées, Gensac et le Gouyre (82), Filheit et Mondély (09) et le Tolerme (46). 45
III.5 Graphique $\delta^{15}N-$ Longueur totale des poissons top-prédateurs : sandres (carrés), brochets (ronds), et perches (triangles) pour Gensac. 49
III.6 Graphique $\delta^{15}N-$ Longueur totale des poissons top-prédateurs : sandres (carrés), brochets (ronds), et perches (triangles) pour le Gouyre. 49
III.7 Graphique $\delta^{15}N-$ Longueur totale des poissons top-prédateurs : sandres (carrés), et perches (triangles) pour Filheit. 50
III.8 Graphique $\delta^{15}N-$ Longueur totale des poissons top-prédateurs : brochets (ronds), et perches (triangles) pour Mondély. 50
III.9 Graphique $\delta^{15}N-$ Longueur totale des poissons top-prédateurs : perches (triangles) pour Le Tolerme. 51
III.10 Valeurs individuelles (symboles ouverts) et moyennes (±SE, symboles pleins) des signatures isotopiques ($\delta^{15}C-\delta^{13}C$) des poissons top-prédateurs : sandre (carrés), brochet (ronds) et perche (triangle) pour Gensac. 52
III.11 Valeurs individuelles (symboles ouverts) et moyennes (±SE, symboles pleins) des signatures isotopiques ($\delta^{15}C-\delta^{13}C$) des poissons top-prédateurs : sandre (carrés), brochet (ronds) et perche (triangle) pour Gouyre. 53
III.12 Valeurs individuelles (symboles ouverts) et moyennes (±SE, symboles pleins) des signatures isotopiques ($\delta^{15}C-\delta^{13}C$) des poissons top-prédateurs : sandre (carrés) et perche (triangles) pour Filheit. 54

III.13 Valeurs individuelles (symboles ouverts) et moyennes (±SE, symboles pleins) des signatures isotopiques ($\delta^{15}C-\delta^{13}C$) des poissons top-prédateurs : brochet (ronds) et perche (triangle) pour Mondély. 55
III.14 Valeurs individuelles (symboles ouverts) et moyenne (±SE, symbole plein) des signatures isotopiques ($\delta^{15}C - \delta^{13}C$) des poissons top-prédateurs : perche (triangle) pour le Tolerme. 56
III.15 Position trophique (TP) moyenne (±SE) des poissons top-prédateurs : sandre (carrés), brochet (ronds) et perche (triangles) pour les 5 gravières étudiées. 57
III.16 Modèle 1, proportions des proies (écrevisses, Cyprinidés et perches) consommées par les poissons top-prédateurs (brochet, sandre et perche) pour Gensac. 64
III.17 Modèle 2, proportions de carbone littoral, pélagique et profond ingérées par les consommateurs 2aires (écrevisses, Cyprinidés et perches) pour Gensac. 64
III.18 Modèle 1, proportions des proies (écrevisses, Cyprinidés et perches) consommées par les poissons top-prédateurs (sandre, brochet et perche) pour le Gouyre. 65
III.19 Modèle 2, proportions de carbone littoral, pélagique et profond consommées par les consommateurs 2aires (écrevisses, Cyprinidés et perches) pour le Gouyre. 66
III.20 Modèle 1, proportions des proies (écrevisses, Cyprinidés et perches) consommées par les poissons top-prédateurs (sandre et perche) pour Filheit. . . . 67
III.21 Modèle 2, proportions de carbone littoral, pélagique et profond consommées par les consommateurs 2aires (écrevisses, Cyprinidés et perches) pour Filheit. 67
III.22 Modèle 1, proportions des proies (écrevisses, Cyprinidés et perches) consommées par les poissons top-prédateurs (brochet et perche) pour Mondély. . 68
III.23 Modèle 2, proportions de carbone littoral, pélagique et profond consommées par les consommateurs 2aires (écrevisses, Cyprinidés et perches) pour Mondély. 69

III.24 Modèle 1, proportions des proies (Cyprinidés et perches) consommées par les poissons top-prédateurs (perche) pour le Tolerme. 69
III.25 Modèle 2, proportions de carbone littoral, pélagique et profond consommées par les consommateurs 2aires (Cyprinidés et perches) pour le Tolerme. 70
III.26 Sites d'étude sur la Garonne et le Tarn. 73
III.27 Graphiques $\delta^{15}N - \delta^{13}C$ pour le silure (individus ronds pleins) et de ses proies potentielles : les aloses (individus triangles ouverts, moyenne ±SD triangle plein) et les proies d'eau douce (individus carrés ouverts, moyenne ±SD carré plein) pour la Garonne (graphique du haut) et le Tarn (graphique du bas). 76
III.28 Carte de la zone étudiée : le canal de Fumemorte en Camargue. 78
III.29 Graphique $\delta^{15}N - \delta^{13}C$ du réseau trophique du canal de Fumemorte avec les valeurs isotopiques moyennes (±SE) pour le carbone et l'azote des proies. Pour le silure, les valeurs individuelles sont représentées selon la classe de taille : petits individus (ronds blancs), individus moyens (ronds gris) et gros silures (ronds noirs). 80
III.30 Proportions des différents groupes de proies (proies eau douce, écrevisses et proies marines) participant au régime alimentaire du silure. 83

IV.1 Vue dorsale de l'appareil vestibulaire d'un poisson téléostéen classique (extrait de Secor et al., 1989) avec les 3 paires d'otolithes localisées. . . . 86
IV.2 Photos d'un otolithe gauche en lumière normale (photo de gauche) et en lumière surexposée (photo de droite). 88
IV.3 Utilisation des harmoniques de Fourier pour décrire le contour d'un objet (Kuhl & Giardina 1982). 89
IV.4 Schéma du principe de fonctionnement d'un LA-ICP-MS. 91
IV.5 ACP des facteurs descriptifs de forme (facteurs elliptiques de Fourier) des otolithes provenant des 2 pisciculture. 94
IV.6 Comparaison des ratios molaires des noyaux (signature natale) des otolithes selon l'origine des poissons (2 pisciculture : Dombes et Montech). . 95

IV.7 ACP basée sur les scores des ratios Mn/Ca, Sr/Ca et Ba/Ca montrant la séparation des échantillons en fonction des piscicultures. 97
IV.8 Comparaison entre les ratios molaires des noyaux (core, signature natale) et ceux mesurés au bord (edge, signature milieu de capture) des otolithes pour les brochets pêchés dans le Lot. 99
IV.9 ACP basée sur les scores des ratios Mn/Ca, Sr/Ca et Ba/Ca des noyaux des otolithes pour les poissons des Dombes et du Lot (sauvages). 101
IV.10 Profils des ratios molaires Mn/Ca, Sr/Ca et Ba/Ca (concentrations) de chaque individu pêché dans le Lot au cours du temps, les transects ayant été réalisés du noyau (naissance) au bord de l'otolithe (capture). 102

Liste des tableaux

II.1 Abondances respectives des isotopes légers et lourds des éléments chimiques les plus fréquents : carbone, azote, hydrogène, oxygène et soufre. . 16

II.2 Moyennes, écart-types et coefficients de variation des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des corbicules et des gammares de décembre 2008 à mars 2009. 28

II.3 Différences moyennes (± erreur standard) entre les échantillons traités (congélation, éthanol, formol et éthanol+formol) et le lot témoin de corbicules, pour les $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$, C : N, C% et N%, après chaque période de conservation (1 semaine, 1 mois, 6 mois, 12 mois). Le signe indique le sens de la variation (+ = augmentation, - = baisse) et une moyenne générale a été calculée par traitement. 36

III.1 Nombre d'échantillons analysés pour les AIS et longueur totale (minimum, maximum et moyenne ± erreur standard, SE, en mm) des poissons top-prédateurs des rivières Lot et Tarn. 41

III.2 Nombre d'échantillons analysés pour les AIS et longueur totale (minimum, maximum et moyenne ± SE en mm) des poissons top-prédateurs pour les gravières de Gensac et du Gouyre. 47

III.3 Nombre d'échantillons analysés pour les AIS et longueur totale (minimum, maximum et moyenne ± SE en mm) des poissons top-prédateurs pour les gravières de Filheit et de Mondély. 47

III.4 Nombre d'échantillons analysés pour les mesures isotopiques et longueur totale (minimum, maximum et moyenne ± SE en mm) des poissons top-prédateurs pour la gravière du Tolerme. 48

III.5 Valeurs isotopiques moyennes (et erreur standard) des $\delta^{13}C_{Littoral}$, $\delta^{13}C_{Pélagique}$, $\delta^{15}N_{Littoral}$ et $\delta^{15}N_{Pélagique}$ des lignes de base de chaque gravière. 61

III.6 Valeurs des alphas moyens (et erreur standard) correspondant aux proportions de carbone d'origine littorale utilisées par espèce de top-prédateur et par gravière. 62

III.7 Modèle 1, valeurs isotopiques moyennes (et écart-types) des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des 3 groupes de proies (écrevisses, Cyprinidés et perches), pour chaque gravière. 62

III.8 Modèle 2, valeurs isotopiques moyennes (et écart-types) des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des 3 sources de carbone (littoral, pélagique et profonde), pour chaque gravière. 63

III.9 Longueur totale (TL mm) et moyennes des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ ($\pm$ écart-type) des différents groupes de poissons pour la Garonne et le Tarn ; $\delta^{13}C$ corrigé correspond à la valeur de $\delta^{13}C$ après normalisation des lipides. 75

III.10 TL (mm), minimum et maximun des tailles et positions trophiques moyennes ($\pm$ erreur standard) pour le silure globalement et par classe de taille, et pour les autres espèces. 81

III.11 Fréquence des occurrences des proies présentes dans les contenus stomacaux des 134 gros silures (TL $>$ 500 mm) étudiés, 58/134 contenus stomacaux non vides. 82

IV.1 ANOVA à 1 facteur pour les ratios molaires "élément/Ca" des noyaux des otolithes en fonction des régions testées, avec F la statistique, ddl le degré de liberté (région, observations) et la P-value. Les 2 régions testées sont les 2 piscicultures (Dombes et Montech). 96

IV.2 Résumé de l'analyse discriminante après validation croisée pour discriminer les 2 stocks provenant des 2 piscicultures (a priori groupes) ; N = 40 ; N correct = 39 et proportion correcte : 0,975. 96

IV.3 ANOVA à 1 facteur pour les ratios molaires "élément/Ca" mesurés lors des transects en fonction de la zone de l'otolithe testée, avec F la statistique, ddl le degré de liberté (région, observations) et la P-value. Les 2 zones testées sont le noyau et le bord de l'otolithe. 100

Introduction générale

Des décennies de surexploitation, de destruction des habitats, d'invasions biologiques, de pollution des écosystèmes et de l'atmosphère ont conduit la planète à une crise sévère de la biodiversité, parfois nommée sixième extinction. La Communauté Européenne s'est engagée à stopper la perte de biodiversité en Europe dès le 6ème programme cadre (Décision No 1600/2002/EC). L'Objectif 2010 visait à "une réduction significative du taux de perte de biodiversité pour l'année 2010". Les résultats obtenus furent décevants, et, après évaluation lors de la conférence de Nagoya (Japon), la Commission a défini une stratégie pour 2020, dont les grandes lignes répètent l'Objectif 2010, en insistant cependant sur la nécessité d'assurer que les fonctions et services écosystémiques soient valorisés et restaurés pour 2050. La crise de la biodiversité est toutefois un problème global. Hors Union Européenne, d'autres nations ont établi des plans d'action pour la biodiversité (Etats-Unis, Nouvelle-Zélande, Tanzanie, etc). Ces politiques ont été mises en œuvre en réponse à la prise de conscience que le développement, malgré ses bénéfices pour les citoyens, a un impact significatif sur la biodiversité. En particulier, il a été reconnu que les invasions biologiques sont une composante majeure de la crise de la biodiversité (Vitousek et al. 1996).

« Biodiversity » a été utilisé pour la première fois dans le compte rendu d'un congrès américain sur la diversité biologique (biological diversity) en 1986 par W.J. Rosen puis ce terme apparait dans une publication scientifique en 1988 écrite par E.O. Wilson. Sa définition englobe la diversité du vivant au sens large. Il faut attendre juin 1992 avec la Convention sur la diversité biologique du sommet planétaire de Rio de Janeiro, pour mettre en place une définition complète et reconnue de la biodiversité. « La variabilité des organismes vivants de toute origine y compris, entre autres, les écosystèmes terrestres, marins et autres écosystèmes aquatiques et les complexes écologiques dont ils font partie ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes. » (Article 2 de la Convention sur la diversité biologique, 1992). Ainsi, la biodiversité n'est pas que la somme des espèces qui coexistent, c'est aussi la toile de la vie qui lie les espèces entres elles, aussi bien directement qu'indirectement via des espèces

intermédiaires. Les changements globaux ont déjà commencé à affecter la distribution des espèces (Jackson et al. 2001). Les espèces n'ont pas qu'une valeur patrimoniale, elles sont également impliquées dans la capture, la conversion et les flux d'énergie et de matière au sein des écosystèmes. Ces processus sont des fonctions écosystémiques, dont l'homme dépend ultimement (Figure 1.1).

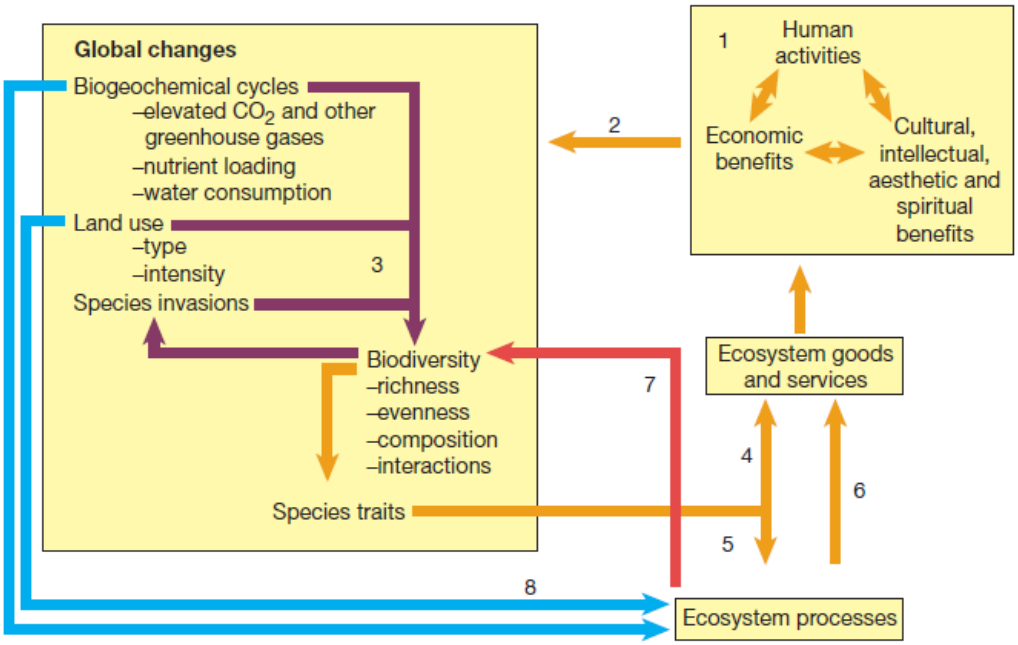


Figure 1 – La biodiversité, un compartiment clé soumis aux changements globaux (Chapin et al. 2000).

En plus de leurs effets directs sur la diversité spécifique et les fonctions écosystémiques, la conversion des espaces naturels en anthroposystèmes et la destruction des habitats peuvent promouvoir les invasions par des espèces exotiques (Moyle & Light 1996, Gido et al. 2004, Marchetti et al. 2004a, Ruesink 2005, Jeschke & Strayer 2006, Garcia-Berthou 2007). D'après Williamson (1996), les espèces qui réussissent leur installation et qui deviennent invasives suivent la loi des dixièmes (ten rules) : il y a 10% des espèces introduites qui réussissent leur établissement, puis seulement 10% des espèces établies qui passent au stade de dispersion et d'intégration et peuvent alors être considérées comme invasives. D'autres études plus récentes ont montré que le pourcentage d'espèces invasives se rapprochait plus de 30% voir de 50% (Jeschke & Strayer 2005). Un exemple d'impact

d'espèce exotique sur l'écosystème est celui des lamproies marines (*Petromyzon marinus*, Linnaeus 1758) qui dans les années 1930, ont modifié et altéré la composition spécifique des grands lacs américains en s'attaquant aux espèces natives présentes (Moyle & Light 1996). Si les espèces introduites peuvent être des espèces non natives (introduites dans une aire de répartition différente de leur aire native), elles peuvent aussi être originaires de l'aire d'introduction, mais transloquées. C'est le cas de l'élevage de poissons en pisciculture (stocking), qui permet de maintenir les stocks d'espèces natives en élevant des individus transloqués de la même espèce dans des bassins puis en les relâchant dans le milieu natif. Quelle que soit leur origine, les espèces introduites ont potentiellement des impacts sur le milieu d'accueil.

Les eaux douces sont particulièrement soumises à la dégradation des habitats, aux altérations hydrologiques, à la pollution, et à l'introduction d'espèces exotiques (Dudgeon et al. 2006). Des estimations récentes indiquent que 25% des espèces de poissons d'eau douce du monde sont menacés d'extinction (Vié et al. 2009). Les poissons sont aussi les organismes les plus largement introduits par l'homme en eaux douces, dès l'époque Romaine (ie. *Cyprinus carpio*). Cependant, nous n'avons pas encore de vision claire de la façon dont les espèces de poissons exotiques vont impacter les flux d'énergie et de nutriments au sein des écosystèmes, notamment via les interactions nouvelles qu'elles peuvent établir avec les espèces natives. Il y a plusieurs raisons à cette incertitude. Tout d'abord, il s'est avéré difficile d'étudier les impacts d'introduction de poissons sur les processus écosystémiques, car les effets constatés des espèces en isolation ne peuvent être extrapolés au réseau complexe des interactions biologiques. Ensuite, il est difficile de manipuler des écosystèmes naturels entiers, et les principaux travaux se basent sur des observations plutôt que des expérimentations. Enfin, on ne sait pas comment des résultats observés localement peuvent être transposables à de plus vastes régions, lorsque les communautés montrent un turnover important en terme de composition spécifique ou de traits biologiques.

Notre approche de ces questions est double. Premièrement, nous nous concentrons sur l'impact de l'introduction de poissons top-prédateurs en rivière, car ceux-ci ont potentiellement un impact important sur les réseaux trophiques aquatiques. En particulier, lorsque ces top-prédateurs atteignent une taille importante (introduction à des fins halieutiques), ils peuvent se soustraire à la prédation des espèces natives et modifier fortement les flux

d'énergie. Deuxièmement, nous utilisons des petits milieux fermés (gravières) pour dégager des schémas explicites sur la façon dont les réseaux trophiques changent suite à l'introduction d'un top-prédateur exotique. Nous tirons parti du développement d'outils modernes : l'analyse des isotopes stables (AIS) pour décrire les flux de carbone et d'azote et la structure des réseaux trophiques et leurs modifications dans l'espace et/ou dans le temps dans le cas d'introduction d'espèces exotiques, et la micro-chimie des otolithes pour tracer l'origine des poissons transloqués dans le cas de soutien de populations natives.

Dans un premier chapitre, le contexte bibliographique et la problématique de l'étude sont développés. Le 2ème chapitre est consacré à la présentation et au développement de l'outil isotopique, son intérêt et ses limites. Le 3ème chapitre aborde les interactions entre top-prédateurs natifs et introduits et les nouvelles relations existantes aux interfaces (dulçaquicole-marin). Enfin, le 4ème chapitre porte sur l'étude de la discrimination à l'aide des otolithes, au sein d'une même espèce, d'individus introduits et natifs. Pour cela nous avons utilisé le couplage otolimétrie et éléments traces comme approche méthodologique novatrice en milieu dulçaquicole.

Chapitre I

Contexte général et problématique

I.1 L'introduction de poissons en eaux douces

Les écosystèmes d'eau douce représentent seulement 0,01% de l'eau mondiale et approximativement 0,8% de la surface de la Terre. Cependant cette toute petite fraction d'eau supporte au moins 100000 espèces sur 1,8 millions d'espèces décrites soit presque 6% de toutes ces espèces (Dudgeon et al. 2006). La biodiversité des eaux douces constitue un patrimoine et une ressource pour les populations humaines en termes de ressources alimentaires, d'économie, de culture, de science et d'éducation. Depuis plusieurs années, les introductions d'espèces sont en augmentation (Gozlan 2008) et les écosystèmes d'eau douce sont parmi les plus touchés (Sala et al. 2000). Le début des introductions d'espèces en milieu aquatique remonte au temps des Romains, où la carpe commune (*Cyprinus carpio*, Linnaeus 1758), provenant du Danube, a été transloquée en Italie et en Grèce pour en faire l'élevage (Balon 1995). Plus récemment, l'introduction des écrevisses américaines (*Orconectes limosus*, Rafinesque 1817 et *Procambarus clarkii*, Girard 1852) dans les cours d'eau en Europe (Gherardi 2006) a entraîné des modifications du milieu et des communautés présentes et ainsi peut être une menace pour la biodiversité. Un autre exemple d'introduction est celui de la perche du Nil (*Lates niloticus*, L. 1758) dans le lac Victoria qui a profondément modifié cet écosystème (Ogutu-Ohwayo & Hecky 1991) en diminuant considérablement le nombre d'espèces de Cichlidés par prédation. Parmi les introductions d'espèces en eau douce, les poissons sont les organismes les plus fréquemment introduits (Copp et al. 2005a). Ces introductions peuvent avoir plusieurs origines ou raisons. Elles peuvent être accidentelles : lorsque des espèces sont présentes dans les eaux de ballaste des bateaux et ensuite transférées dans un autre milieu, comme le gobie à taches noires (*Neogobius melanostomus*, Pallas 1814 ; Holeck et al. 2004) ou que des petits poissons vi-

vants sont utilisés comme appât pour la pêche, ce fut le cas de la grémille (*Gymnocephalus cernuus*, L. 1758 ; Drake 2005). Certaines espèces exotiques sont également relâchées accidentellement dans le milieu car elles sont mêlées à des stocks de poissons d'une autre espèce ; le faux-gardon (*Pseudorasbora parva*, Temmick & Schlegel 1846) fut introduit dans le milieu lors de lâchers de carpes chinoises (Gozlan et al. 2002). Les introductions peuvent être également volontaires, comme l'aquaculture qui au fil des années s'est développée et a permis l'introduction de nouvelles espèces de poissons, atteignant un pic dans les années 1900 lors du développement des élevages de Salmonidés à travers le monde et vers 1960 avec les carpes et les tilapias notamment en Asie (De Silva et al. 2006). Le but était d'améliorer les populations existantes par de nouvelles souches ou espèces au sein des pêcheries et ainsi d'augmenter les bénéfices commerciaux liés à l'élevage des poissons. Certains individus se sont échappés des pisciculturesetont pu s'hybrider avec les individus natifs, se développer et s'établir dans le milieu naturel. Ainsi de nombreux individus ont été introduits en dehors de leurs aires natives de répartition par l'aquaculture (Christensen & Moore 2007). Une autre raison à l'introduction volontaire d'espèce de poissons exotiques est la pêche sportive (Fausch et al. 2001, Eby et al. 2006), en effet certains poissons introduits comme le sandre (*Sander lucioperca*, L. 1758) ou le silure (*Silurus glanis*, L. 1758) possèdent des qualités (combativité, grande taille, chair pour la consommation) qui sont appréciées et recherchées par les pêcheurs sportifs. Les Salmonidés et les Centrarchidés sont les groupes les plus introduits à ces fins à travers le monde (Rahel 2007). La truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum 1792), la truite fario (*Salmo trutta*, L. 1758), le saumon de fontaine (*Salvelinus fontinalis*, Mitchill 1814) ou le black-bass (*Micropterus salmoides*, Lacépède 1802) en sont les exemples les plus courants (Hickley & Chare 2004, Zimmerman & Vondracek 2007, McHugh et al. 2008). Une autre raison plus récente et moins répandue est l'introduction de poissons exotiques lors de biomanipulation d'écosystèmes aquatiques pour lutter contre des organismes déjà présents dans le milieu. Les poissons sont introduits pour modifier l'environnement à différents niveaux, physique et biologique. Afin de diminuer l'abondance des moustiques, différentes espèces de Gambusie (*Gambusia affinis*, Baird & Girard 1853 ; *Gambusia holbrooki*, Girard 1859) ont été introduites volontairement (Pyke 2008). De même plusieurs espèces de carpes, la carpe chinoise (*Ctenopharyngodon idella*, Valenciennes 1844) et la carpe ar-

gentée (*Hypophthalmichthys molitrix*, Valenciennes 1844), ont été relâchées dans des lacs afin de contrôler les abondances des macrophytes et le phytoplancton (Pipalova 2006). Les poissons d'ornement importés peuvent être également une source d'espèces exotiques introduites mais la majorité ne s'adapte pas aux conditions climatiques plus rudes que leurs conditions tropicales natives, excepté le carassin ou poisson rouge (*Carassius auratus*, L. 1758).

I.2 Les impacts écologiques des introductions

Les introductions d'espèces piscicoles semblent engendrer des pertes de biodiversité importantes et pourraient même provoquer une homogénéisation de la biodiversité spécifique ou fonctionnelle de la faune piscicole (Lodge 1993, Rahel 2000, Olden 2006). Le fonctionnement ainsi que les services écosystémiques, liés aux traits fonctionnels des espèces, pourraient alors être modifiés (Figure 1.1). Les multiples effets, directs et indirects, de l'introduction d'espèces piscicoles non autochtones ont été abondamment étudiés. En effet, après l'introduction de poissons non natifs de manière involontaire, ou non, l'intérêt est de connaître quels seront les effets et les impacts de ces espèces sur leur nouvel environnement (impacts écologiques) autant au niveau individuel qu'au niveau des populations, des communautés ou des écosystèmes. Ces quatre niveaux d'impact sont rarement étudiés simultanément (Simon & Townsend 2003, Townsend 2003, Cucherousset & Olden 2011), en général seulement 1 ou 2 niveaux sont traités. D'un point de vue général l'introduction de nouvelles espèces de poisson peut entraîner des variations génétiques à tous les niveaux comme des hybridations ou des introgressions de gène. Au niveau des individus, les impacts des introductions de poissons les plus rapportés (Vander Zanden et al. 1999, Baxter et al. 2004, 2007, Korsu et al. 2007, Carlson 2008, McHugh et al. 2008) sont des changements de comportements (alimentaire, migration nycthémérale, chasse etc.), de morphologie (modifications des traits biologiques) et des taux de survie (baisse des taux due entre autre à 1 pression de prédation forte ou compétition inter spécifique). Au niveau des populations, les effets des introductions peuvent prendre plusieurs formes comme la transmission de pathogènes et de parasites (espèces introduites contaminées) ou bien les

poissons introduits sont des parasites eux-mêmes (Gollock et al. 2005, Gozlan et al. 2005). Des effets sur la démographie et la distribution des populations sont également visibles (White & Harvey 2001). Au niveau des communautés, un changement de composition (espèces différentes dans chaque groupe alimentaire par exemple) peut s'opérer (Pinto-Coelho et al. 2008) ainsi qu'une altération des réseaux trophiques si le poisson introduit a des effets en cascade sur les communautés (top-down généralement avec prolifération d'un compartiment trophique, Simon & Townsend 2003). L'introduction d'un poisson non natif au sein d'une communauté peut également entraîner l'extinction d'espèce native (ou pas) déjà présente dans le milieu avant l'introduction. Des effets plus globaux comme des modifications des cycles biogéochimiques ou des modifications des flux d'énergies entre écosystèmes (changement dans les interactions à la frontière des écosystèmes comme entre milieu dulçaquicole-milieu marin ou aquatique-terrestre) ont été visualisés au niveau des écosystèmes (Baxter et al. 2004, 2007, Ehrenfeld 2010). Par exemple, le poisson top-prédateur introduit peut exercer une pression de prédation sur des poissons anadromes, modifiant les flux d'énergie entre les écosystèmes marin et dulçaquicole et par la suite entraîner une chute des effectifs des poissons marins consommés (MacAvoy et al. 2000, Syvaranta et al. 2009). De plus, si les espèces introduites sont des ingénieurs écologiques, cela entraîne également des altérations de l'habitat par leurs actions. Tous ces impacts cités sont en grande majorité négatifs, mais certaines introductions d'espèces peuvent avoir des impacts neutres voir des impacts positifs sur le milieu natif (Shurin 2001, Rodriguez 2006, Gozlan 2008).

Les premiers travaux sur les introductions d'espèces ont favorisé une hypothèse : plus la richesse spécifique du milieu d'accueil était faible plus le nombre d'espèces introduites réussissant leur colonisation était important (Lodge 1993). En d'autres termes, une biodiversité élevée serait une barrière aux invasions. Puis cette hypothèse a été abandonnée car même des milieux présentant une forte richesse spécifique étaient touchés par la colonisation d'espèces non natives (Kopp et al. 2009). De nombreuses études ont été faites pour déterminer quelles étaient les caractéristiques biologiques (traits biologiques) qui favorisaient l'installation des espèces et leur dispersion mais les résultats ne sont pas clairs car peu d'informations sont disponibles sur les espèces qui n'ont pas réussi leur introduction afin de les comparer avec celles qui ont réussi. Il semble cependant que les envahisseurs à

succès montrent une forte variabilité génétique, une grande taille du corps, des limites physiologiques larges, un soin parental, une croissance rapide, des exigences d'habitat larges (Pimentel et al. 2000, Kolar & Lodge 2002, Koehn 2004, Moragues & Traveset 2005). Le postulat général est en fait que les traits biologiques des espèces introduites doivent être en adéquation avec les caractéristiques du milieu d'accueil pour que ces espèces puissent se développer et occuper une nouvelle niche (Olden et al. 2006).

Les différentes phases qui composent le processus d'invasion n'ont pas été toutes étudiées avec la même attention. En effet les phases d'établissement et de dispersion ont été les plus mises en avant alors que la phase d'introduction, pourtant la plus cruciale, a moins été explorée (Kolar & Lodge 2001, Jeschke & Strayer 2005, Puth & Post 2005). L'étude de chacune de ces phases doit se faire indépendamment des autres afin de déterminer les facteurs (les traits) qui régissent chacune d'elles (Garcia-Berthou 2007). Cependant ces étapes sont reliées entre elles car chacune est responsable du succès de la phase suivante et ainsi de l'introduction des espèces. Il faut prendre en compte l'impact de la pression anthropique (actions de l'homme ou simplement sa présence autour) et également étudier les traits fonctionnels des organismes introduits (comme la pression de propagule) et aussi les caractères biotiques et abiotiques des milieux receveurs. Toutes ces caractéristiques se combinent pour réussir l'introduction d'une nouvelle espèce (Marchetti et al. 2004b, Jeschke & Strayer 2006, Garcia-Berthou 2007). Il faudrait aussi pouvoir comparer les traits des espèces qui ont réussi leur introduction avec celles qui n'ont pas réussi mais les espèces qui n'ont pas réussi leur introduction ne sont pas repérables dans les milieux et donc peu ou pas étudiées (Gido et al. 2004).

I.3 L'étude des réseaux trophiques dans un contexte d'introduction d'espèces

Au niveau des poissons, les interactions entre espèces indigènes et exotiques et leurs conséquences sur la biodiversité et le fonctionnement écologique des communautés en place restent peu documentées au plan international. Les communautés piscicoles sont

situées au sommet des réseaux trophiques aquatiques, cette position leur confère donc un rôle intégrateur des processus écologiques au sein des écosystèmes d'eau douce. Au cours de ce travail de thèse je me suis focalisée sur les impacts des introductions de poissons top-prédateurs au niveau des peuplements et des réseaux trophiques. L'analyse des compositions isotopiques naturelles fournit une mesure représentative de la nourriture réellement consommée et assimilée par un organisme, contrairement aux classiques contenus stomacaux qui (i) ne donnent qu'un instantané du régime alimentaire (proies ingérées quelques heures avant le prélèvement), et (ii) ne donnent pas une idée précise du carbone assimilé par rapport à celui qui est ingéré. Parmi les outils d'investigation en Écologie, la comparaison isotopique sources-consommateur permet donc d'évaluer l'importance de diverses sources carbonées dans le régime alimentaire d'un consommateur (niveau de sélectivité), ainsi que son niveau trophique. L'approche se distingue par son caractère intégrateur à l'échelle de l'écosystème par la prise en compte des divers compartiments de la biocénose. La mesure des teneurs en isotopes stables naturellement présents dans le matériel biologique, en tant qu'outil d'investigation en Écologie, a connu un développement sans précédent au cours de la dernière décennie (Griffiths 1998). L'intérêt des écologistes a notamment été précipité par les développements technologiques qui ont rendu l'analyse isotopique plus accessible aux chercheurs (Lajtha & Michener 1994). Si les méthodes et techniques associées au traçage des isotopes stables ont été largement développées par les Sciences de la Terre, elles sont de plus en plus utilisées en Écologie pour répondre à des problématiques se déclinant de l'échelle moléculaire à l'échelle des écosystèmes (Rundel et al. 1989). Dans le domaine de l'écologie animale, et plus particulièrement des poissons, ce sont les problématiques liées aux migrations d'individus (dispersion, cycles de vie impliquant des changements de milieu) et aux ajustements trophiques au sein des communautés (niveau trophique des individus ou espèces, impact d'espèces introduites, changements ontogénétiques de régime alimentaire, plasticité) qui suscitent le plus grand nombre de travaux (Hansson et al. 1997a). A titre d'exemple, les valeurs du Deutérium dans les tissus des consommateurs reflètent celles de l'eau issue de précipitations locales, tandis que les valeurs du ^{13}C dépendent de la nature de l'alimentation carbonée (Fry & Sherr 1984) et donc de la distribution des proies (Hamilton et al. 1992). Ainsi, l'identification des signatures isotopique associées à des latitudes, mi-

lieux ou habitats saisonnièrement parcourus par des espèces, offre un outil nouveau pour l'identification des déplacements de l'échelle locale à continentale. L'écologie isotopique autorise notamment une approche non destructive (et éthiquement plus acceptable dans le cas d'espèces menacées), puisque seuls quelques milligrammes de tissus sont en général prélevés sur les organismes vivants. Les isotopes stables ont permis des avancées considérables dans l'indentification et la compréhension des interactions biologiques, souvent en complément des approches traditionnelles (marquage des individus et télémétrie, contenus stomacaux, analyse des fèces, observations in situ ; Beaudoin et al. 1999). De plus, les besoins en interprétation des données isotopiques ont donné lieu au développement de modèles mathématiques nouveaux (Hall-Aspland et al. 2005). Notre travail est centré sur les interactions trophiques chez les poissons d'eau douce et tire donc partie de développements méthodologiques récents.

L'application des isotopes stables en écologie des réseaux trophique est basée sur l'existence d'une relation prévisible entre la composition isotopique des consommateurs et celles de leurs proies, permettant ainsi l'étude de la composition des régimes alimentaires et aussi l'étude des flux d'énergie au sein des réseaux trophiques (Grey 2006). En effet le niveau trophique de la proie est séparé de celui du consommateur par un taux de fractionnement pour le carbone et l'azote relativement fixe selon les niveaux trophiques (consommateurs 1aire, 2aire etc.) Ainsi les isotopes du carbone permettent de déterminer les sources de carbone présentes dans le réseau trophique et ceux de l'azote de déterminer le niveau trophique des individus, espèces et guildes dans le réseau (Minagawa & Wada 1984, Peterson & Fry 1987). Les isotopes stables fournissent une appréciation du régime alimentaire sur le long terme (environ 3 mois, selon le turn-over des tissus étudiés). Le nombre de publications en rapport avec les isotopes stables appliqués à l'écologie trophique et les espèces piscicoles introduites est resté bas jusqu'en 2008 (entre 0 et 7 publications par an (ISI Web Of Science) sur 45 publication sélectionnées dans Cucherousset et al., 2012). Ce nombre a augmenté (12 publications sur les 45) en 2009 et 2010 montrant l'utilisation croissante de cette technique ces 2 dernières années pour mettre en évidence les effets des poissons non natifs sur les écosystèmes aquatiques. Cet outil présente de nombreux avantages mais a également des limites notamment dans l'utilisation des résultats fournis (cf. chapitre II).

I.4 L'écologie trophique des poissons top-prédateurs

Pysek et al. (2008), ainsi que Cucherousset et al. (2012), ont montré des inégalités dans les espèces et les zones géographiques échantillonnées et utilisées dans les AIS . Les études sont majoritairement réalisées en Amérique du nord (environ 62 %), puis en Europe (environ 27 %) et seulement 4,5 ; 4,5 et 2% des études sont réalisées en Asie, en Afrique et en Amérique du Sud, respectivement. Ces études se focalisent sur les Salmonidés (20,5 %), les Cyprinidés (20,5 %) et les Centrarchidés (17,5 %). Les études en France sur les impacts des introductions de poissons top-prédateurs restent faibles (Cucherousset et al. 2007, Syvaranta et al. 2010). Pourtant les poissons top-prédateurs, au sommet des réseaux trophiques, sont des espèces clés des écosystèmes. De par leur écologie trophique (recherche de nourriture, technique de chasse), les poissons top-prédateurs sont les liens entre les différents flux d'énergie dans un écosystème (Schindler et al. 1997). Leur introduction peut modifier la structure (composition, abondance) et le fonctionnement (réseau trophique) des milieux natifs. Certains effets des introductions, à travers le monde, ont montré que l'introduction d'un top prédateur non natif engendre notamment de la compétition pour les ressources et souvent une pression de prédation plus importante. Cela pouvant conduire à la disparition d'une espèce native et à la modification de la longueur de la chaîne trophique. Les top-prédateurs exotiques et natifs peuvent également montrer des recouvrements (partiels ou totaux) dans leurs niches trophiques, pouvant entraîner un changement dans le régime alimentaire des espèces natives (shift) vers des proies moins utilisées.

Le sandre et le silure sont des espèces non natives de poissons top-prédateurs et introduites en France au 20ème siècle (Rosecchi et al. 1997, Keith & Allardi 2001, Copp et al. 2009). En dehors de leur aire de répartition natale, l'écologie trophique de ces top-prédateurs est mal connue. En Europe, des études relativement peu nombreuses (Wysujack & Mehner 2005, Carol et al. 2007, Skov & Nilsson 2007, Craig 2008) sur ces top-prédateurs ont apporté quelques hypothèses sur leur écologie trophique. Le sandre de par une forte pression de prédation sur les juvéniles de poissons top-prédateurs (Percidés ; brochet, *Esox lucius* L. 1758 ; sandre), consommerait des proies ayant des concentrations isotopiques en azote plus élevées que les autres poissons fourrages (Kangur et al. 2007). Ce qui lui permettrait

d'être au sommet du réseau avec une position trophique plus haute que celles des autres espèces de top-prédateurs, entraînant une scission dans la guilde des poissons piscivores. Le silure, étant le plus gros poisson d'eau douce introduit au monde (Stone 2007), entraînerait une modification de la taille refuge des poissons natifs. Ces derniers seraient alors soumis à une pression de prédation inconnue jusqu'alors, pouvant modifier les abondances des espèces et entraîner un effet top-down sur le milieu. Le silure est également connu pour son régime alimentaire présentant un large spectre de proies. En effet le silure est un poisson opportuniste, qui peut se nourrir aux interfaces des écosystèmes (marin, dulçaquicole, terrestre) créant alors des interactions entre les différents milieux et modifiant les flux d'énergie existants. Au cours de nos études sur les poissons top-prédateurs, centrées sur des rivières ou des petits milieux fermés, nous pouvons nous attendre à observer l'impact des introductions du sandre et du silure sur les top-prédateurs natifs (brochet ; perche, *Perca fluviatilis* L. 1758) et les milieux aquatiques : pression de prédation et position trophique supérieure pour le sandre, changement des tailles refuge pour les prédateurs natifs soumis à de nouvelle pression de prédation, création ou modification des flux d'énergie au sein des écosystèmes (origine des sources de nourriture) et aux interfaces.

Ces travaux ont été réalisés dans l'optique d'obtenir de nouvelles informations sur l'écologie trophique des poissons top-prédateurs non natifs au sein d'écosystèmes lentiques et lotiques à une échelle régionale française (travaux soutenus par l'ONEMA et l'Agence de l'Eau). Ils débutent par une description de l'outil isotopique, élément indispensable pour l'étude de l'écologie trophique des poissons top-prédateurs. Que sont les AIS et comment elles peuvent nous permettre de décrire la structure trophique d'un écosystème. Mais avant de se lancer dans l'étude des top-prédateurs proprement dit, il faut insister sur l'importance des signatures isotopiques des individus à la base du réseau trophique et réaliser leur suivi (chapitre II). La connaissance et l'acquisition des signatures des lignes de base sont essentielles pour déterminer le fonctionnement des écosystèmes étudiés. Puis l'étude de l'écologie trophique des poissons top-prédateurs a permis de positionner les top-prédateurs non natifs dans les milieux d'introduction, de connaître leur niveau trophique et leur rapport avec les autres espèces présentes (top-prédateurs, proies, sources) (chapitre III.1). Les niches trophiques ainsi que les régimes alimentaires des top-prédateurs (proportion de chaque source) ont été estimés pour les espèces natives et introduites (chapitre

III.2). Les origines des sources consommées (littorale, pélagique) et les transferts d'énergie (flux) entre compartiment d'un écosystème et entre les écosystèmes eux-mêmes ont été appréhendés (chapitres III.2 et III.3). Une meilleure connaissance des réseaux trophiques régionaux en présence de poissons top-prédateurs introduits permettra de prédire (plus ou moins finement) les impacts des espèces non natives sur les structures et le fonctionnement des écosystèmes. Cela permettra la mise en place de plans de gestion des milieux naturels, adaptés pour la conservation des espèces natives par les organismes locaux (fédérations de pêche, agences régionales), comme cela a été étudié dans le chapitre IV, où l'introduction de top-prédateurs non natifs (lâchers de brochets) permet de soutenir les populations natives.

Chapitre II

Présentation et développement de l'outil isotopique, son intérêt et ses limites

---

Les isotopes stables constituent un outil innovant pour l'étude de l'écologie trophique des espèces animales (caractérisation des régimes alimentaires, sélectivité, changements ontogénétiques, etc.) et la structure des réseaux trophiques aquatiques (interactions, positions trophiques, longueurs de chaînes, etc). Les analyses des isotopes stables (AIS) reposent sur plusieurs principes d'état et de mesure qui seront expliqués dans la partie 1. L'outil isotopique donne également la possibilité de comparer plusieurs écosystèmes entre eux grâce à l'établissement de lignes de base. Ces dernières regroupent des consommateurs primaires (Mollusques, etc), organismes dont les signatures isotopiques se rapprochent le plus de celles des sources de nourriture disponibles dans le milieu. Le suivi des lignes de base permet de suivre l'évolution des signatures isotopiques des organismes (et des sources) spatialement et temporellement, et de standardiser les données d'un écosystème. Les données ainsi standardisées peuvent alors permettre la comparaison des réseaux trophiques de différents milieux. Les AIS seraient un atout pour suivre temporellement et spatialement les populations et les communautés des écosystèmes aquatiques étudiés. Les utilisations de l'outil isotopique seront explicitées dans la partie 2. Une limite possible à cette technique, est le problème de conservation des échantillons organiques et la modification potentielle des signatures isotopiques qui en découle. Cette éventualité sera explorée dans la partie 3.

II.1 Propriétés générales et mesures des isotopes stables

II.1.1 Présentation des isotopes stables

Deux atomes qui ont le même nombre de protons mais un nombre de neutrons différent sont appelés isotopes. Ils se distinguent par une masse atomique différente modifiant ainsi les propriétés physiques et chimiques des molécules formées. Les éléments principaux des composés biologiques (C, N, O, H, ...), comme tous les autres éléments, existent sous plusieurs formes isotopiques stables. L'abondance naturelle de ces isotopes varie entre les différents compartiments de la biosphère et ainsi au niveau des chaînes trophiques. Les abondances isotopiques peuvent être exprimées comme la quantité d'une certaine espèce isotopique par rapport au nombre total d'atomes d'un élément donné (Tableau II.1).

Tableau II.1 – Abondances respectives des isotopes légers et lourds des éléments chimiques les plus fréquents : carbone, azote, hydrogène, oxygène et soufre.

Elément	Isotope léger	Abondance	Isotope lourd	Abondance
Carbone	^{12}C	98,89%	^{13}C	1,11%
Azote	^{14}N	99,63%	^{15}N	0,37%
Hydrogène	^{1}H	99,98%	^{2}D	0,01%
Oxygène	^{16}O	99,76%	^{18}O	0,20%
Soufre	^{32}S	95,00%	^{34}S	4,22%

Lors de réactions chimiques, les liaisons établies par l'isotope léger seront plus aisément et plus rapidement brisées que celles faisant intervenir l'isotope lourd. Et au cours des modifications des liaisons chimiques de l'élément considéré, les molécules contenant l'isotope lourd réagiront légèrement moins vite que celles contenant l'isotope léger. Les molécules contenant les isotopes légers seront donc plus réactives. Le rapport isotopique d'un échantillon (R) est calculé tel que :

$$R = \frac{Abondance\ isotope\ lourd}{Abondance\ isotope\ léger}$$

Dans la majorité des études, la composition isotopique d'un échantillon est exprimée

grâce au delta isotopique, δ. Il s'agit de la différence, pour un élément donné, entre le rapport isotopique d'un échantillon (R_{ech}) et celui d'un standard (R_{std}), divisé par le rapport isotopique du standard et exprimé en pour mille :

$$\delta = \left(\frac{R_{ech} - R_{std}}{R_{std}} \right) \times 1000$$

La Pee Dee Belemnite est le standard international de référence pour le carbone (rostre de Bélemnite, fossile calcaire). Le standard international pour l'azote est le N_2 atmosphérique. Et l'eau océanique est le standard officiel pour l'oxygène et l'hydrogène. Par convention les standards universels valent 0 ‰. A l'inverse des isotopes radioactifs, les isotopes stables n'engendrent aucune radioactivité car leur noyau étant moins lourd, il est énergétiquement stable et ne subit donc aucune modification de sa structure nucléaire. Les isotopes stables ne permettent donc pas de dater des événements, en revanche ils vont nous permettre d'identifier des processus physico-chimiques et de caractériser des sources ayant une signature isotopique spécifique.

II.1.2 Echantillonnage et traitement

Les échantillonnages réalisés au cours de ce travail, ont été effectués, pour les poissons, grâce à des filets de pêche de différentes mailles, des nasses, des pièges à poissons (notamment pour les anguilles en Camargue) et des cannes à pêche (échantillons fournis par les pécheurs amateurs). Les invertébrés ont été prélevés grâce à des filets troubleau et surber lorsque la faible profondeur et le substrat (< 1 m, granulométrie grossière, végétation) le permettaient, et à l'aide d'une benne Eckman au delà (sédiments fins). Le zooplancton a été collecté à l'aide de filets à plancton. Les tissus biologiques (morceaux de muscle ou de nageoire, animaux entiers pour les invertébrés) sont nettoyés à l'eau milli-Q puis séchés (dans des tubes Eppendorf® adaptés) à l'étuve à 60°C pendant 48h. Les échantillons secs sont broyés soit avec un broyeur à billes (Retsch MM 200) soit au pilon et au mortier, et réduits en une poudre fine et homogène. La quantité de poudre nécessaire par échantillon est de 0,2 mg environ pour réaliser les analyses isotopiques. Cette quantité pour chaque échantillon est pesée et enfermée dans des capsules en étain avant d'être introduite dans le passeur de l'analyseur élémentaire pour les mesures isotopiques.

II.1.3 Mesure des rapports isotopiques

Pour effectuer les mesures des rapports isotopiques des isotopes stables du carbone et de l'azote des échantillons solides (tissus biologiques), un analyseur élémentaire (Carlo Erba NC2500), couplé à un spectromètre de masse isotopique (Thermo Finnigan Mat Delta XP), sont nécessaires. Le principe de mesure du Spectromètre de Masse Isotopique (SMI) est le suivant : le spectromètre de masse isotopique mesure le rapport isotopique ($^{13}C/^{12}C$, $^{15}N/^{14}N$, $^{18}O/^{16}O$ par exemple) du gaz pur (CO_2, N_2, O_2) et le compare à celui d'un gaz de référence (étalonné par rapport au standard international). Le gaz pur (gaz échantillon) est introduit dans la source du SMI où il est bombardé par les électrons. Le gaz ainsi ionisé est chargé positivement. Il est accéléré et projeté sous forme d'un faisceau très fin dans un champ magnétique et les ions sont déviés sur les trajectoires circulaires en fonction de leur masse. Les ions ainsi séparés arrivent dans 3 collecteurs réglés pour collecter les masses 44, 45 et 46 pour le CO_2 ou les masses 28, 29 et 30 pour le N_2 et masses 32, 33 et 34 pour le O_2. Un amplificateur relié aux collecteurs permet d'amplifier les signaux électriques qui dépendent de la quantité d'ions collectés. Ces signaux sont transmis à un ordinateur où ces données sont analysées et les rapports de masses isotopiques (45/44 et 46/44 pour le CO_2, 29/28 et 30/28 pour N_2, 33/32 et 34/32 pour O_2) sont déterminés et comparés à ceux du gaz de référence (Figure II.1). La précision de mesure est de 0,2 ‰. A partir d'échantillons solides comme de la poudre de tissu d'origine animale, l'utilisation d'un analyseur élémentaire en amont et relié au SMI, est indispensable à l'obtention des gaz purs qui seront comparés aux gaz de référence dans le SMI. L'analyseur élémentaire (analyse de CO_2 et N_2 de la matière organique) permet de mesurer le rapport isotopique ($^{13}C/^{12}C$ ou $^{15}N/^{14}N$) d'un échantillon de matière organique sur le CO_2 (ou N_2) moléculaire qui rassemble sous la forme gazeuse la totalité du carbone (ou de l'azote) de l'échantillon soumis à l'analyse. Cette transformation solide-gaz est effectuée par l'analyseur élémentaire qui permet la combustion de l'échantillon solide en présence de l'oxygène dans une atmosphère d'Hélium (He). Les gaz issus de cette combustion sont séparés dans une colonne de chromatographie de gaz intégrée dans l'analyseur élémentaire et le pic d'intérêt passe ensuite, poussé par le flux continu d'He, dans le spectromètre de masse isotopique. A la fin des analyses, les rapports isotopiques $^{13}C/^{12}C$, $^{15}N/^{14}N$ ou $^{18}O/^{16}O$

sont disponibles pour étudier la structure des réseaux trophiques concernés. Toutes les mesures isotopiques des travaux présentés ont été réalisées par le laboratoire Stable Isotope in Nature Laboratory (SINLAB, New Brunswick, Canada).

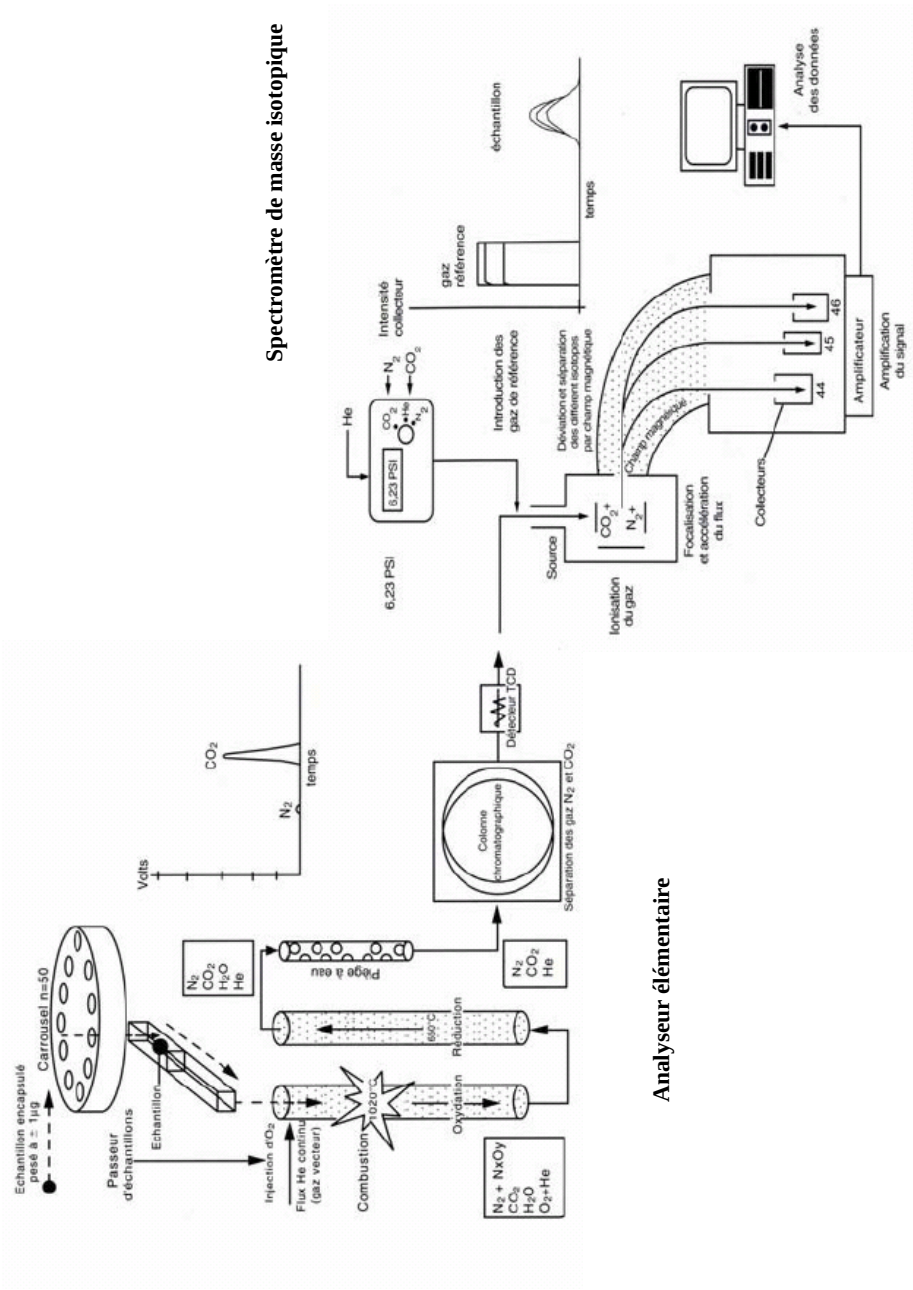


Figure II.1 – Principe de mesure des isotopes stables, réalisée avec un analyseur élémentaire couplé à un spectromètre de masse de ratios isotopiques (d'après Déléens et al., 1997).

II.2 Utilisation des isotopes stables dans l'étude des réseaux trophiques

II.2.1 Relation et utilisations des isotopes stables au sein d'un réseau trophique

L'intérêt de l'utilisation des isotopes stables dans l'étude des réseaux trophiques est que les signatures ou rapports isotopiques mesurés permettent de reconstituer la structure du réseau. Il existe une relation entre les signatures isotopiques des consommateurs et de leur nourriture, sur laquelle se base la reconstruction du réseau. Chaque organisme possède une signature isotopique qui est plus ou moins conservée au sein de la chaîne trophique. Lorsqu'un consommateur mange sa nourriture, il y a un transfert d'énergie trophique qui s'accompagne d'un fractionnement isotopique, de valeur variable en fonction de l'isotope considéré (Dufour & Gerdeaux 2001). Le consommateur présente une signature identique à sa nourriture plus le fractionnement isotopique. "You are what you eat...plus a few per mille" De Niro & Epstein, 1978. De nombreuses études ont permis d'estimer ces taux de fractionnement entre 0 et 1‰ pour le carbone et à 3,4 ‰ pour l'azote (De Niro & Epstein 1978, Peterson & Fry 1987, Figure II.2). Les taux sont négligeables pour l'hydrogène et le soufre. Les mesures isotopiques permettent ainsi de connaître la nature du régime alimentaire du consommateur au cours des dernièr(e)s semaines-mois. Cela varie selon le type d'organismes et le turn-over des tissus étudiés (sources consommées lors des 3 derniers mois pour muscles et nageoires de poissons). Les taux de fractionnement peuvent être mesurés à travers des études en aquarium en laboratoire, et sont plus ou moins variables selon le niveau trophique de l'organisme considéré (i.e. consommateur primaire, secondaire etc.).

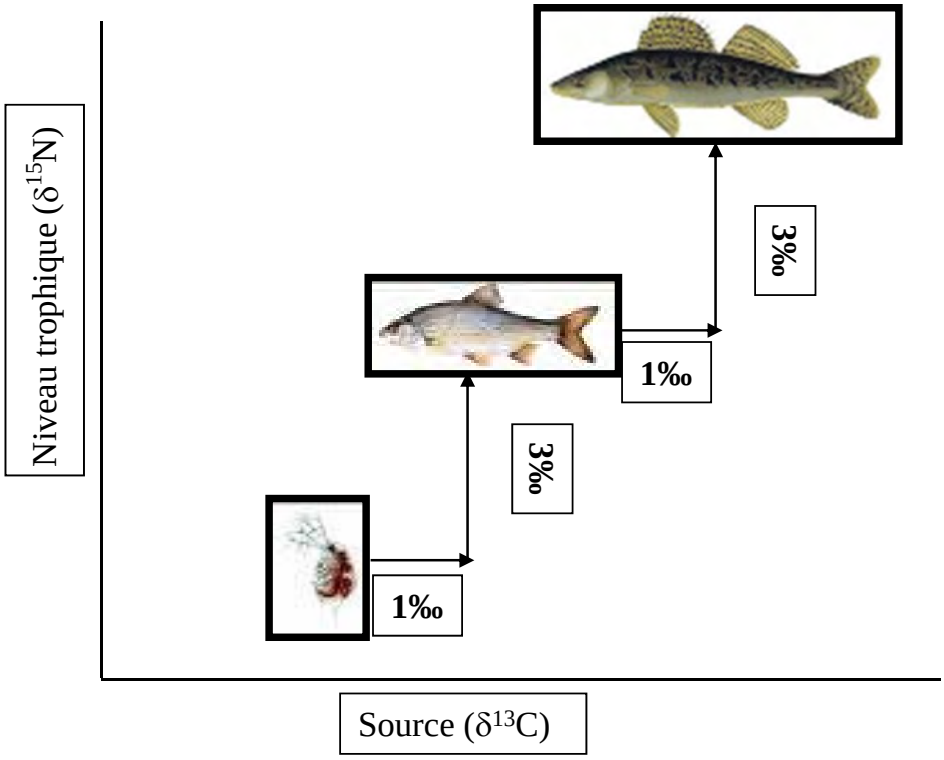


Figure II.2 – Reconstitution des relations trophiques grâce aux taux de fractionnement des isotopes stables du carbone et de l'azote, à travers un graphe $\delta^{15}N - \delta^{13}C$.

La mesure isotopique est une mesure intégrée du régime alimentaire qui prend en compte l'assimilation réelle des nutriments par l'organisme (d'un point de vue méthodologique, les AIS diffèrent en cela des contenus stomacaux qui ne traduisent que l'ingestion). Certains organismes présentent des rapports C : N très élevés en relation avec la présence de lipides dans les muscles en quantité plus importante. Les lipides sont connus pour être appauvris en ^{13}C (De Niro & Epstein 1978, Focken & Becker 1998, Thompson et al. 2000) pouvant alors fausser les résultats des mesures isotopiques. Pour les poissons, une correction des données a été mise au point par Kiljunen et al. (2006), une fois appliquée aux données les relations trophiques sont exploitables. Pour les invertébrés, pour l'instant aucune méthode n'a pu être clairement mise en place pour assurer cette correction.
La reconstruction des réseaux trophiques à l'aide des isotopes stables est une technique maintenant très répandue et elle est utilisée pour tous les types d'écosystèmes : terrestre, marin, dulçaquicole, lentique, lotique, mangroves etc. (Hobson et al. 1999, Finlay 2001, Jardine et al. 2003, Perga & Gerdeaux 2004, Abrantes & Sheaves 2009, Johnson & Schind-

ler 2009). En effet la construction de graphiques $\delta^{15}N - \delta^{13}C$ permet, avec les différents taux de fractionnement, d'estimer le réseau trophique étudié (Figure II.3).

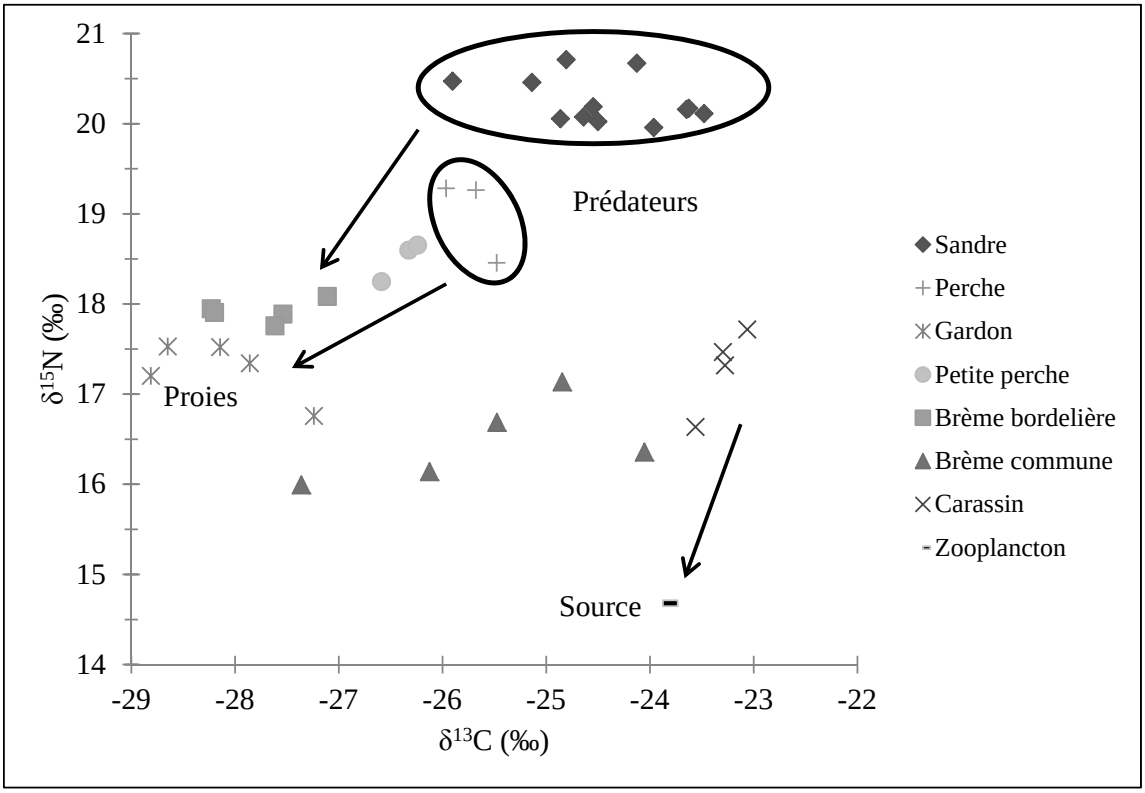


Figure II.3 – Exemple du réseau trophique de la gravière de Gensac (Tarn et Garonne) pour le mois de septembre 2009.

Les signatures isotopiques peuvent également être utilisées dans le calcul des proportions des sources de nourriture consommées par un organisme. Il s'agit des modèles de mélange à plusieurs sources ou « mixing models ». Après avoir mesuré les rapports isotopiques des individus au sein du réseau trophique et essayé de reconstituer un réseau trophique, il est intéressant de connaître dans quelles proportions le consommateur utilise les différentes sources de nourriture disponibles dans son milieu. Les modèles de mélange sont réalisés généralement avec les isotopes du carbone et de l'azote prenant en compte plusieurs sources potentielles. Il existe plusieurs types de modèles. L'un des plus utilisés est IsoSource® de Phillips & Gregg (2001), il s'agit d'un modèle fréquentiel basé sur l'estimation par maximum de vraisemblance de la consommation moyenne d'une source par le consommateur avec un intervalle de confiance à 95 %. Cependant, seul un nombre limité

de sources peut être pris en compte. Les mixing models sont très sensibles aux différents facteurs entrant en jeu dans les équations, comme le nombre de sources ou le type de tissu utilisé dans les analyses (Ben-David & Schell 2001, Moore & Semmens 2008), qui peuvent entraîner des erreurs sur le modèle et les calculs finaux. C'est pourquoi un nouveau mixing model est plus utilisé car il prend en compte un plus grand nombre de facteurs de variation et permet d'utiliser un nombre infini de sources. Il s'agit d'un modèle basé sur les inférences bayésiennes, SIAR Stable Isotope Analysis in R de Parnell et al. (2010), utilisé sous R. Ce modèle de calcul est le plus aboutit actuellement pour estimer les partitions trophiques des poissons top-prédateurs. Il a été adopté au cours de ces travaux depuis sa création en 2010.

II.2.2 Utilisation des AIS pour établir des lignes de base

Introduction et formules basiques

La question qui se pose ici est de comparer les réseaux trophiques de plusieurs sites échantillonnés dans des milieux différents, lorsque les communautés montrent un turnover spatial dans la composition et/ou les traits de vie des espèces. Il faut en effet pouvoir standardiser les données par rapport à un niveau trophique de base avant de les comparer. Les sources potentielles de carbone et d'azote d'un écosystème constituent le maillon le plus bas de la chaîne trophique. Ces sources peuvent être du phytoplancton (producteurs primaires), de la matière organique en suspension, etc. Les consommateurs primaires, de par leur position trophique, ont des signatures isotopiques se rapprochant le plus des signatures isotopiques des sources potentielles du milieu. Ainsi les valeurs isotopiques des consommateurs primaires constituent le plus souvent la « ligne de base » du milieu. Si les données d'un réseau trophique ne sont pas standardisées à partir des valeurs de la ligne de base, il y aura des décalages dans les signatures isotopiques entre écosystèmes. Il en va de même, entre les positions trophiques (trophic position, TP) des espèces dans différents milieux car les TP sont calculées à partir de lignes de base. Selon le milieu d'étude considéré, il existe 2 formules pour le calcul des positions trophiques des consommateurs secondaires. En milieu ouvert (rivière, fleuve) où la notion de compartiments littoral et pélagique est moins marquée (eau courante), c'est la formule de Vander Zanden et al.

(1997) qui est la plus utilisée :

$$Position\,trophique_{Consommateur\,2aire} = \left[\frac{(\delta^{15}N_{C2aire} - \delta^{15}N_{Baseline})}{\Delta n}\right] + 2$$

avec Δ_n le taux de fractionnement moyen du $\delta^{15}N$ soit 3,4 ‰ ici et 2 la position trophique des consommateurs primaires de la ligne de base. En milieu fermé (lac, gravière), ou l'écosystème est plus compartimenté, c'est la formule de Post (2002a) qui prévaut. Avec une ligne de base comprenant 2 sources de carbone (littorale et pélagique) on obtient :

$$Position\,trophique_{C2aire} = \lambda + \frac{(\delta^{15}N_{C2aire} - [\delta^{15}N_{Littoral} \times \alpha + \delta^{15}N_{Pélagique} \times (1-\alpha)])}{\Delta_n}$$

avec λ la position trophique du consommateur primaire utilisé comme ligne de base, α la proportion de carbone littoral utilisée par le consommateur 2aire et Δ_n le taux de fractionnement moyen du ^{15}N soit 3,4 ‰ ici. Les calculs des métriques des réseaux trophiques (niveaux trophiques, flux d'énergie) sont reliés aux lignes de base.

Site d'étude, matériel et méthodes

Au cours de notre étude, la ligne de base d'une rivière principale a été suivie temporellement et spatialement afin de montrer l'évolution des signatures isotopiques, selon les espèces de consommateurs primaires considérées et également pour suivre les variations de signatures isotopiques en fonction de la localisation des stations étudiées. Les sites d'étude se situent sur la Garonne pour 3 d'entre eux : Roques-sur-Garonne, la Confluence et l'île du Ramier (Figure II.4). Les 3 sites sur la rivière Garonne représentent un gradient amont-aval et un gradient d'anthropisation, de Roques-sur-Garonne à Toulouse centre. Le 4ème et dernier site se situe sur la rivière Ariège : Lacroix-Falgarde. L'Ariège rejoint la Garonne au site de la Confluence. La Garonne est un fleuve qui s'écoule sur 647 km avec un débit moyen de 631 m^3 par seconde. Elle prend sa source dans les Pyrénées espagnoles et présente un bassin versant de 55000 km^2. La Garonne reçoit plusieurs affluents connus, comme l'Ariège au niveau de Portet-sur-Garonne, et remonte jusqu'à Toulouse. A Agen, le

Tarn et le Lot se jettent dans la Garonne, ce sont les principaux affluents de la rive droite du fleuve. L'échantillonnage s'est déroulé tous les mois pendant un an (2008-2009). Les consommateurs primaires, les plus communément utilisés pour leur stabilité isotopique selon la littérature (Vander Zanden et al. 1997, Vuorio et al. 2007), sont les Mollusques et plus particulièrement les Bivalves. Ainsi les corbicules (*Corbicula fluminea*, Müller 1774), d'autres invertébrés (Gammares) et des alevins de poissons ont été récoltés au cours de cette année de suivi.

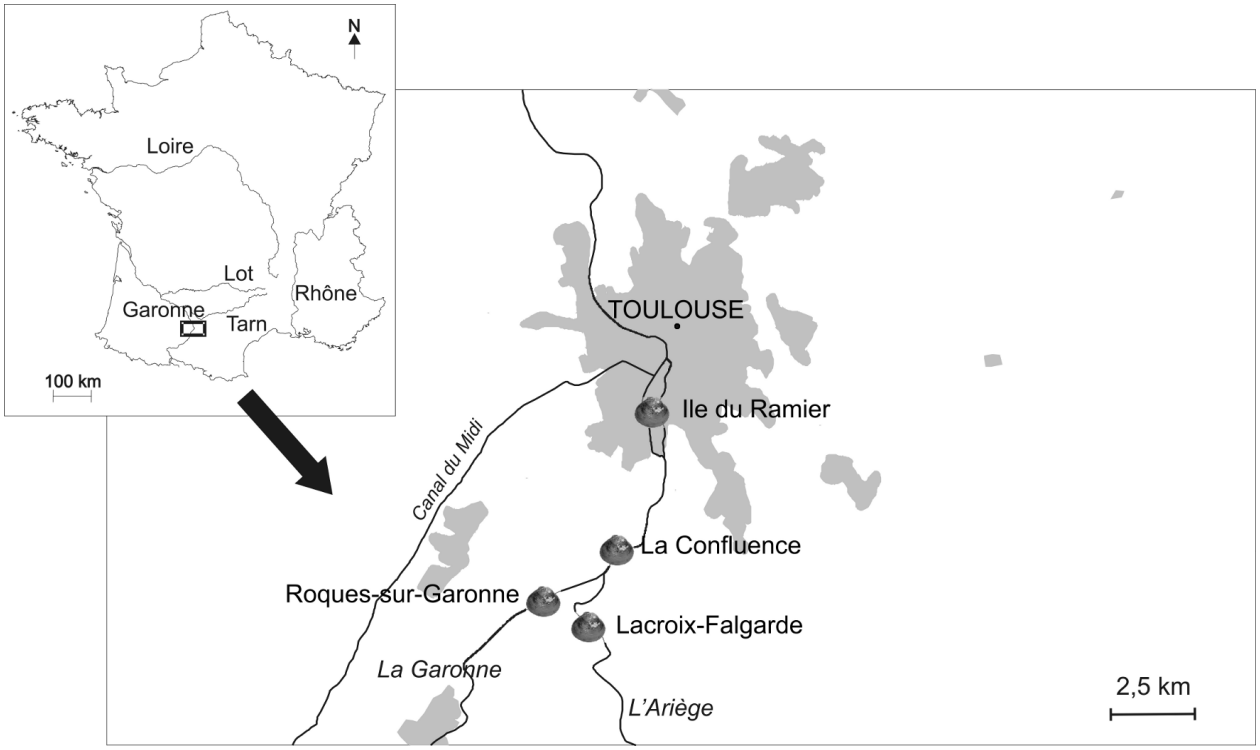


Figure II.4 – Sites d'échantillonnage pour le suivi des lignes de base de la Garonne et de l'Ariège.

Une fois échantillonnées, les corbicules sont disséquées et seul le muscle du pied est conservé pour les analyses car seule la partie musculaire présente une uniformité dans la nature du tissu. Pour chaque site à un mois donné, il y a 3 échantillons constitués d'un individu chacun et un échantillon avec 5 individus poolés. Les autres individus (gammares, larves d'odonates, des alevins de poissons) ont été prélevés selon leur disponibilité dans le milieu à chaque saison. Les échantillons rincés et séchés sont analysés classiquement pour déterminer les signatures isotopiques.

Les signatures isotopiques des corbicules et des gammares ont été comparées au cours des saisons pour une station représentative de l'étude (Roques-sur-Garonne) à l'aide de tests de comparaison de moyenne (test de Student). La variabilité des signatures isotopiques au cours des saisons a été testée pour chacune des espèces grâce à une ANOVA, complétée par des tests de Tukey. De plus les coefficients de variation (CV), traduisant la dispersion des valeurs autour de la moyenne pour chaque espèce, ont été calculés suivant la formule : $CV = 100 \times (\textit{écart-type}/\textit{moyenne})$. Des graphiques $\delta^{15}N - \delta^{13}C$ pour chaque mois (octobre 2008 à mars 2009) regroupant les 4 stations ont été réalisés afin de suivre l'évolution temporelle de la ligne de base de la Garonne et de l'Ariège en utilisant les corbicules. Les signatures isotopiques ont été comparées entre stations pour chaque mois (ANOVA, test de Tukey) et l'évolution des signatures au cours du temps, pour chaque station a également été suivie (ANOVA, test de Tukey) afin de tester le potentiel des corbicules comme organismes intégrateurs des variations en milieu lotique telles que des variations entre rivières ou des variations entre stations.

Résultats

Les valeurs isotopiques des échantillons pour les corbicules et les gammares semblent différentes pour le site Roques-sur-Garonne (Figure II.5) de décembre 2008 à mars 2009. Les gammares ont des moyennes entre -23,8 et -25,8 ‰ pour le carbone et entre 7,4 et 7,9 ‰ pour l'azote (Figure II.5). Les moyennes pour les corbicules se situent entre -24,3 et -24,6 ‰ pour le carbone et entre 7,7 et 7,9 ‰ pour l'azote et ne semblent pas varier au cours du temps. Pourtant, les moyennes de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ ne sont pas significativement différentes entre les corbicules et les gammares pour les 4 saisons (t-test P $>$ 0,16) sauf pour le $\delta^{13}C$ en février et mars (t-test, P $<$ 0,001 pour les 2). Les signatures isotopiques pour les alevins de poissons sont beaucoup plus élevées pour l'azote et varient entre 2 mois échantillonnés (entre -24,7 et 26‰ pour le carbone et entre 12,6 et 13,1 ‰ pour l'azote). Les $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ pour les corbicules restent stables au cours des 4 mois et ne varient pas significativement (ANOVA, $F_{(3,15)} = 2{,}847$ et P = 0,082 pour le carbone ; $F_{(3,15)} = 1{,}538$ et P = 0,255 pour l'azote). Pour les gammares les $\delta^{13}C$ sont significativement différents (ANOVA, $F_{(3,14)} = 5{,}911$ et P = 0,012) entre décembre et février (Tukey, P = 0,015) et entre décembre et mars (Tukey, P = 0,017), alors que les $\delta^{15}N$ ne varient pas

significativement ($F_{(3,15)} = 1{,}424$ et $P = 0{,}284$).

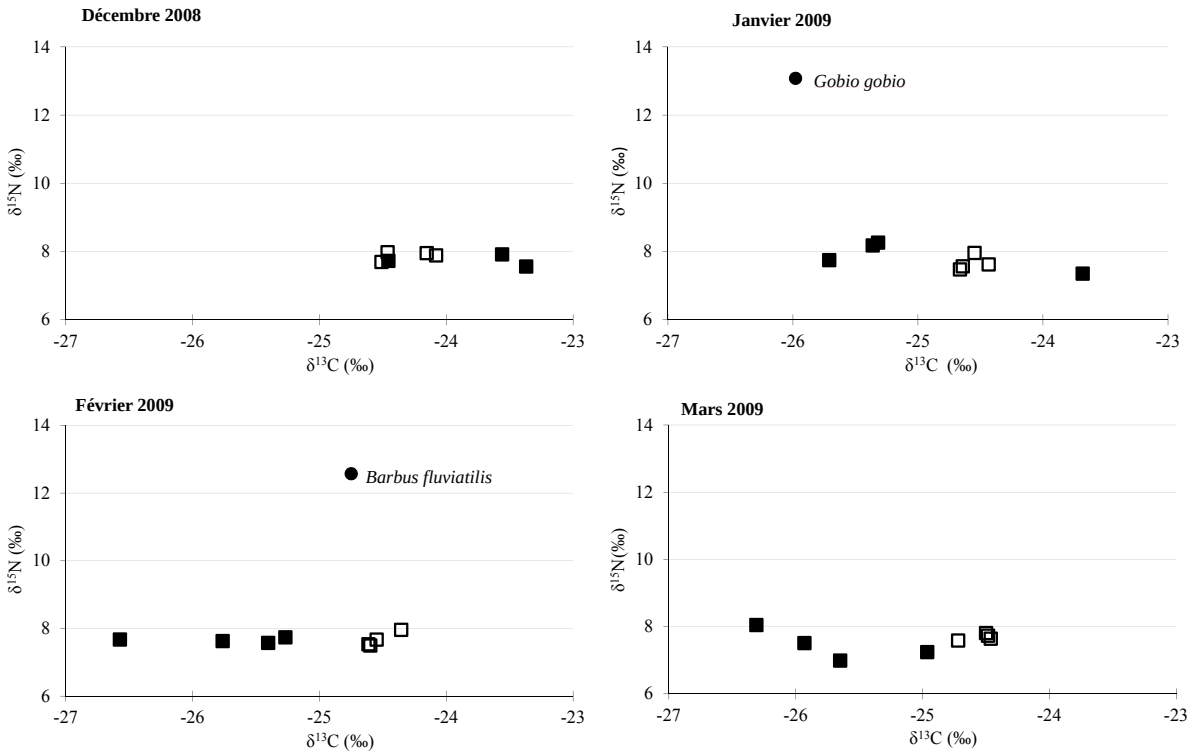


Figure II.5 – Suivi temporel des signatures isotopiques des corbicules (carrés ouverts), des gammares (carrés noirs pleins) et des alevins de poissons (ronds noirs pleins) pour la station Roques-sur-Garonne de décembre 2008 à mars 2009.

La dispersion autour de la moyenne par espèce est différente entre les gammares et les corbicules (Tableau II.2). Les valeurs autour de la moyenne pour les gammares varient 3 à 4 fois plus que pour les corbicules que ce soit pour le carbone, l'azote ou le rapport C : N. Cela peut s'expliquer par le comportement alimentaire des gammares. En effet, ce sont des organismes omnivores opportunistes ayant un régime alimentaire très hétérogène et ainsi plus variable que celui des corbicules (filtreurs).

Tableau II.2 – Moyennes, écart-types et coefficients de variation des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des corbicules et des gammares de décembre 2008 à mars 2009.

		Corbicula fluminea			*Gammarus sp.*		
		δ^{13}C	δ^{15}N	C:N	δ^{13}C	δ^{15}N	C:N
Décembre 2008	Moyenne	-24,3	7,9	3,9	-23,8	7,9	4,7
	Ecart-type	0,2	0,1	0,1	0,6	0,3	0,7
	CV	**-0,9**	**1,6**	**3,8**	**-2,4**	**4,2**	**14,4**
Janvier 2009	Moyenne	-24,6	7,7	4,2	-25,0	7,9	4,6
	Ecart-type	0,1	0,2	0,2	0,9	0,4	0,4
	CV	**-0,4**	**2,8**	**4,1**	**-3,6**	**5,3**	**9,6**
Février 2009	Moyenne	-24,5	7,7	3,7	-25,8	7,7	4,9
	Ecart-type	0,1	0,2	0,1	0,6	0,1	0,4
	CV	**-0,5**	**2,8**	**1,7**	**-2,3**	**0,9**	**8,3**
Mars 2009	Moyenne	-24,5	7,7	3,8	-25,7	7,4	5,1
	Ecart-type	0,1	0,1	0,0	0,6	0,5	0,4
	CV	**-0,5**	**1,3**	**0,8**	**-2,2**	**6,1**	**8,5**

Le suivi pendant 6 mois, des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des corbicules, pour les 4 sites étudiés, montre que les signatures isotopiques varient (Figure II.6) entre stations (ANOVA, P $<$ 0,008 pour le carbone et l'azote). La station Roques-sur-Garonne présente des signatures appauvries en isotopes lourds par rapport aux 3 autres stations (-24,5 contre -21,5 ‰ en moyenne pour le carbone et 7,5 contre 9 ‰ en moyenne pour l'azote). Et quel que soit le mois considéré, les valeurs $\delta^{13}C$ sont significativement différentes des 3 autres stations (Tukey, 0,004 $<$ P $<$ 0,0001). Le site sur l'Ariège (Lacroix-Falgarde) et le site où l'Ariège rejoint la Garonne (la Confluence) présentent des $\delta^{13}C$ moyens différents des autres stations et comparables entre eux (Tukey, 0,137 $<$ P $<$ 1), sauf en novembre et en février où leurs $\delta^{13}C$ ne sont pas significativement différents des valeurs de l'île du Ramier (Tukey, 0,18 $<$ P $<$ 0,76). Ainsi les $\delta^{13}C$ pour l'île du Ramier sont significativement différentes des autres stations sauf en novembre et février et semblent être les plus enrichies en carbone lourd. Un gradient en carbone lourd est discernable sur les sites de la Garonne à partir de Roques vers le centre de Toulouse (île du Ramier), il suit le gradient d'anthropisation. Pour les $\delta^{15}N$, les valeurs à Roques-sur-Garonne sont significativement différentes des autres sites en octobre et en mars (Tukey, P $<$ 0,001), pour les autres mois Roques-sur-Garonne a des valeurs en azote non significativement différentes de Lacroix-Falgarde. Ces

2 sites ont des $\delta^{15}N$ différents des 2 autres stations en décembre (Tukey, P $<$ 0,001). Pour les autres sites les variations ne semblent pas être significativement différentes.

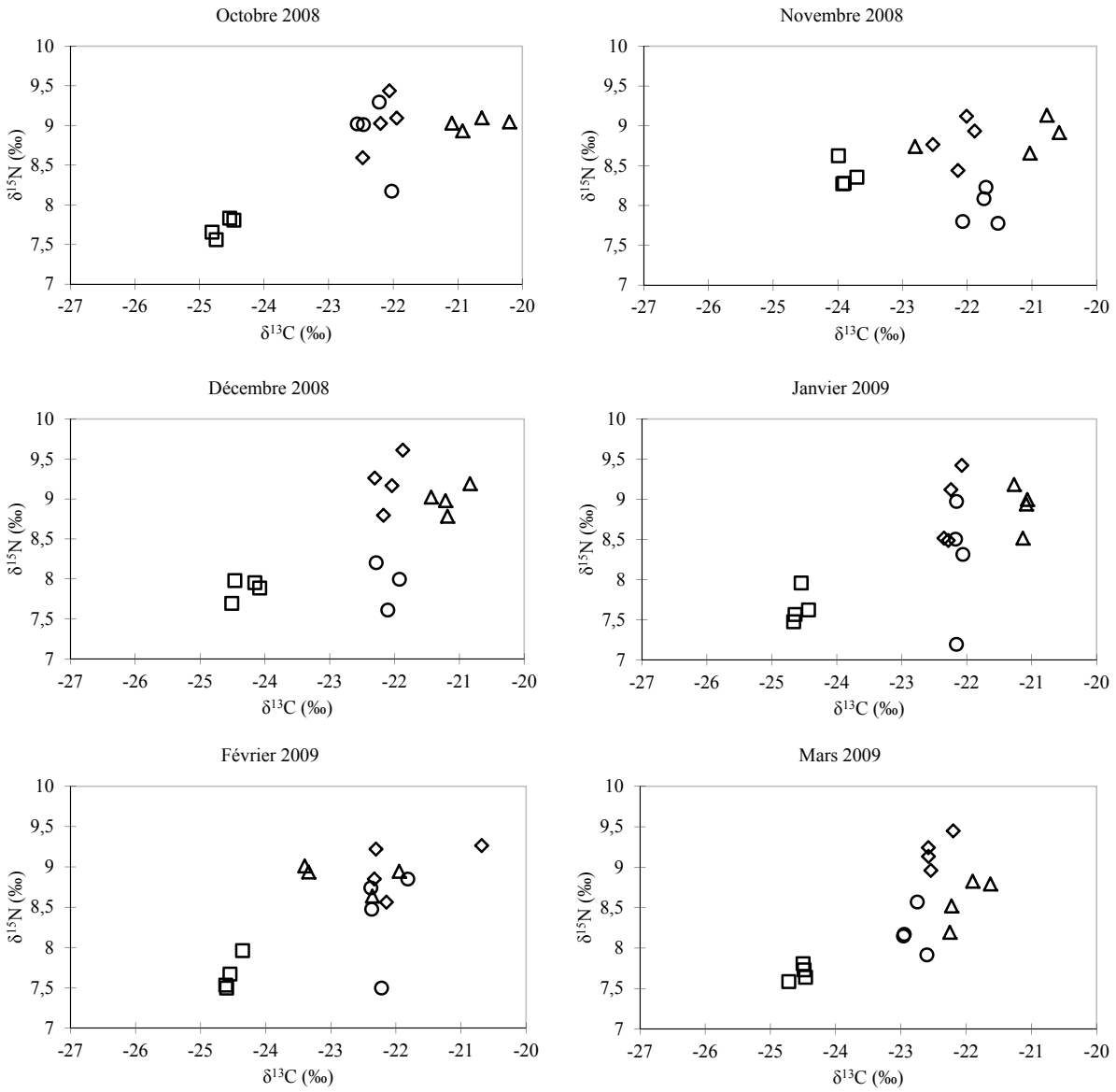


Figure II.6 – Evolution spatio-temporelle des signatures isotopiques $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des corbicules aux 4 sites d'étude : Roques-sur-Garonne (carrés), Lacroix-Falgarde (ronds), la Confluence (losanges) et l'Île du Ramier (triangles), sur la Garonne et l'Ariège.

Les $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ au cours des 6 mois, sont relativement stables à Roques-sur-Garonne, seules les signatures de novembre sont significativement différentes des autres (ANOVA, $F_{(5,23)} = 12{,}034$; P = 0,0001 ; Tukey P <0,004). De même pour Lacroix-Falgarde, où seules les $\delta^{13}C$ varient significativement en mars (ANOVA, $F_{(5,22)} = 11{,}452$; P $<$ 0,0001 ; Tukey,

P $<$ 0,02), les $\delta^{15}N$ restant significativement identiques au cours des saisons (ANOVA, $F_{(5,22)} = 1{,}844$; P = 0,158). Les $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ à la Confluence ne sont pas significativement différents aux cours du temps (ANOVA, $F_{(5,23)} = 1{,}113$; P = 0,388 pour le carbone, $F_{(5,23)} = 0{,}910$; P = 0,496 pour l'azote). Pour l'île du Ramier, seules les $\delta^{13}C$ varient significativement en février (ANOVA, $F_{(5,22)} = 7{,}030$; P = 0,001 ; Tukey, P $<$ 0,03), les $\delta^{15}N$ restant significativement identiques au cours des saisons (ANOVA, $F_{(5,23)} = 2{,}199$; P = 0,100). De manière plus globale, seul le site Roques-sur-Garonne présente de faibles quantités d'^{15}N. En effet, cette station est en dehors de la ville et reçoit peu ou pas d'apport extérieur d'azote dû à l'antropisation. Pour le ^{13}C, on observe un gradient en isotope lourd le long du gradient d'antropisation. De plus, l'arrivée d'un affluent comme l'Ariège modifie la signature en ^{13}C des stations de la Garonne en apportant des sources de carbone différentes.

Conclusions

Ainsi pour une même station et à un mois donné, les signatures isotopiques des corbicules sont stables et moins variables que les signatures isotopiques des Gammares (autre modèle potentiel utilisé comme ligne de base) mais reflètent les variations isotopiques du milieu. En comparaison avec d'autres organismes les Mollusques sont assez stables et sont des bons organismes modèles. Ils sont des intégrateurs des variations (spatiales, temporelles) des signatures isotopiques, même à l'échelle de plusieurs stations d'une seule rivière. Ils ont une durée de vie plus longue que les producteurs primaires formant des blooms saisonniers (McKinney et al. 1999, 2002, Gustafson et al. 2007, Vuorio et al. 2007). De plus des études sur le zooplancton ont montrées que les signatures isotopiques pouvaient varier en liaison avec un régime alimentaire sélectif (Matthews & Mazumder 2003) d'où l'intérêt d'utiliser des Mollusques qui normalement n'ont pas ce type de comportement. Cependant dans certains cas, les daphnies peuvent être de bon proxy pour une ligne de base (Post 2002a).

Echantillonner une ligne de base pour chaque site étudié est fondamental et permet d'exploiter les données plus facilement. Il y a alors un intérêt à uniformiser les techniques d'échantillonnage des lignes de base pour tous les écosystèmes étudiés, en récoltant un grand nombre d'échantillons dans plusieurs compartiments et au cours de plusieurs saisons

(Vander Zanden & Rasmussen 1999, Post 2002a). Il faut également diversifier l'échantillonnage de la ligne de base en récoltant des individus de plusieurs espèces (corbicule, limnée) afin de pouvoir assurer le suivi même si une espèce disparait d'une saison à l'autre (virus, polluants).

Si les données sur les lignes de base sont incomplètes, des échantillons plus anciens (séries des muséums, collections) seraient peut-être une solution pour compléter les informations sur les milieux étudiés. Mais souvent ces échantillons ont été conservés par différentes méthodes. Quels sont alors les impacts des méthodes de conservation sur les signatures isotopiques des échantillons par rapport à la matière fraîche ?

II.3 Impacts des méthodes de conservation sur les signatures isotopiques

II.3.1 Introduction

L'utilisation des AIS du carbone et de l'azote sur des échantillons récoltés et conservés depuis des années, permet d'obtenir des séries de données temporelles sur des réseaux trophiques et de pouvoir comparer différents états d'un même milieu au cours du temps. Ces analyses permettent de reconstituer les structures trophiques, de connaître les niveaux trophiques des individus (consommateur 1aire, 2aire, etc), les sources d'énergie passées ou actuelles et les flux au sein des écosystèmes. De plus en plus d'échantillons anciens sont utilisés pour les AIS même si de nombreuses études ont rapporté un léger impact des techniques de conservation sur les signatures isotopiques, notamment sur le $\delta^{15}N$ (environ 1 ‰). Si de tels échantillons sont utilisés il faut tenir compte des effets des techniques de conservation sur les résultats. Cependant les valeurs dans la littérature concernant ces effets sont très variables selon la méthode de conservation utilisée (éthanol, formol, congélation), la catégorie d'organismes considérés (zooplancton, poissons, etc.) et l'isotope choisi. Les variations rapportées dans les signatures isotopiques varient entre 0 et plus de 2 ‰ par rapport à des témoins et semble être surtout dépendantes de l'espèce conservée. Cette expérience de conservation est réalisée sur *Corbicula fluminea*. Les corbicules sont des consommateurs primaires à durée de vie longue et qui intègrent les variations iso-

topiques des milieux qu'elles peuplent. Il s'agit d'une espèce invasive très répandue qui recouvre les lits des rivières et des lacs en Europe et en Amérique du Nord. Ce sont de bons indicateurs pour les lignes de base et ils pourraient servir pour réaliser des séries temporelles isotopiques. Seulement 2 études (Sarakinos et al. 2002, Carabel et al. 2009) se sont déjà intéressées aux effets de la conservation sur les corbicules malgré leur intérêt biologique. Cette étude a pour but de déterminer dans quelle mesure les méthodes classiques de conservation et la congélation peuvent modifier et altérer les signatures isotopiques des corbicules au cours d'une année de conservation, par rapport à un échantillon témoin (matière fraîche).

II.3.2 Matériel et Méthodes

Les corbicules ont été prélevées avec une pelle et un tamis sur le site de Roques-sur-Garonne (cf plus haut) sur la Garonne en décembre 2008. Elles ont été immédiatement ramenées au laboratoire. Pour le lot témoin elles ont été disséquées (seul le pied est utilisé) nettoyées et envoyées directement au AIS, les autres ont été préparées pour les différentes méthodes de conservation. Le lot témoin (matière fraîche) comprend 3 échantillons composés d'un seul individu chacun et 1 échantillon poolé comprenant 5 individus. Il constitue la référence pour les signatures isotopiques. Les individus restant ont été répartis selon 4 traitements de conservations différents : le formol (4%), l'éthanol (70%), mélange formol-éthanol et la congélation (-20°C). Les corbicules sont conservées entières par groupe de 5-6 individus. Pour chaque traitement, les échantillons ont été conservés pendant 4 temps de conservation différent : 1 semaine, 1 mois, 6 mois et 1 an. Au bout d'1 semaine, les 4 échantillons (1 par traitement) de 5-6 individus ont été disséqués puis rincés à l'eau et envoyé aux AIS. Le même mode opératoire a été réalisé au bout d' 1 mois, 6 mois et 1 an. Après avoir testé la normalité des données et l'homocédasticité des variances, les signatures isotopiques des échantillons conservés ont été comparées avec celles du lot témoin grâce à des ANOVA, complétées par des tests de Tukey.

II.3.3 Résultats

Quelque soit le mode de conservation utilisé, il y a une différence entre les signatures isotopiques des individus traités et celles des témoins. Les traitements de conservation entraînent une augmentation des moyennes (± erreur standard) de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ de 1,8 ± 0,5 ‰ ($F_{(4,108)} = 163{,}9$; $P < 0{,}001$) et de 1,0 ± 0,3 ‰ ($F_{(4,108)} = 46{,}4$; $P < 0{,}001$) respectivement. La durée de conservation n'affecte pas significativement les différences déjà existantes entre les signatures isotopiques des échantillons traités et celles des témoins, sauf pour les $\delta^{13}C$ des échantillons traités au formol qui après 6 et 12 mois de conservation ont des $\delta^{13}C$ significativement plus basses que pour 1 semaine de traitement ($F_{(3,23)} = 12{,}3$; $P < 0{,}001$; Figure II.7)

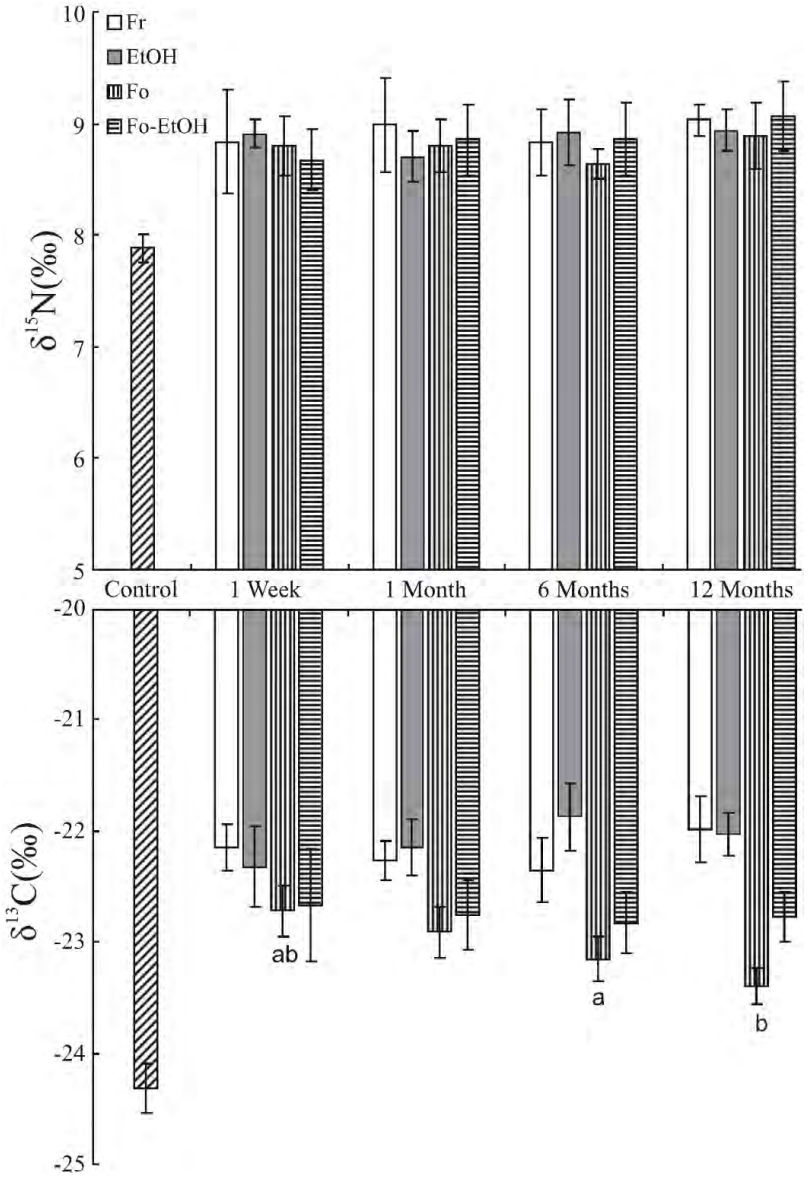


Figure II.7 – Variations des $\delta^{15}N$ (graphique du haut) et $\delta^{13}C$ (graphique inférieur) après 1 semaine, 1 mois, 6 mois et 1 an de conservation par congélation (Fr), éthanol (EtOH), formol (Fo) ou éthanol+formol (Fo-EtHO), par rapport au contrôle.

En moyenne, pour toute la période de conservation (Figure II.8 ,Tableau II.3), la congélation et l'éthanol ont significativement ($F_{(3,92)} = 49{,}8$; $P < 0{,}001$) le plus d'impact sur les valeurs de $\delta^{13}C$ avec une augmentation de la moyenne ($\pm$ SD) de 2,1 $\pm$ 0,3 ‰ et 2,2 $\pm$ 0,3 ‰. Contrairement au formol et au mélange formol+éthanol qui font augmenter la moyenne de $\delta^{13}C$ de 1,3 $\pm$ 0,3 ‰ et 1,6 $\pm$ 0,3 ‰, respectivement.

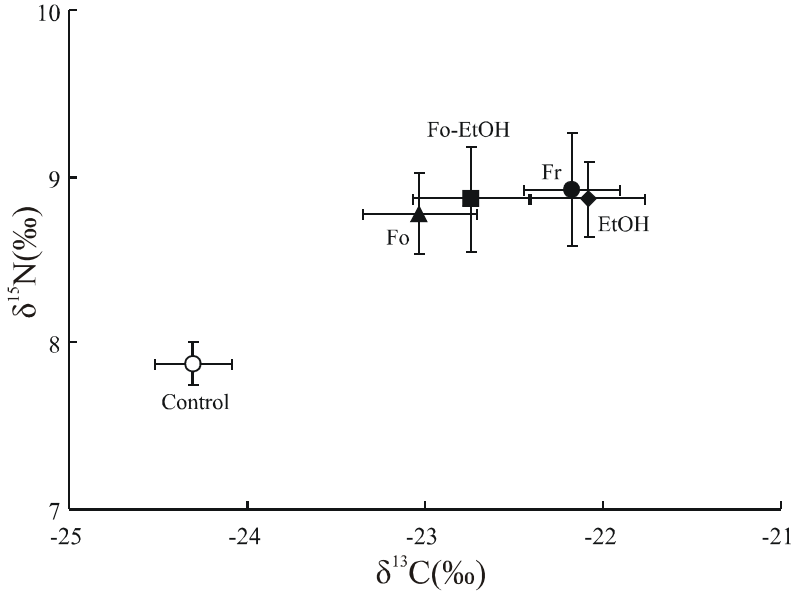


Figure II.8 – Moyennes (±erreur standard) des $\delta^{15}N - \delta^{13}C$ pour les corbicules « témoin » (masse fraîche) et les échantillons traités selon 4 modalités différentes (congélation (Fr), éthanol (EtOH), formol (Fo) ou éthanol+formol (Fo-EtHO)).

Tous les modes de conservation ont le même effet sur les valeurs de $\delta^{15}N$, ils entraînent une augmentation de la moyenne, comme pour $\delta^{13}C$, de 1,0 ± 0,3 ‰ pour la congélation, de 1,0 ± 0,2 ‰ pour l'éthanol, de 0,9 ± 0,2 ‰ pour le formol est de 1,0 ± 0,3 ‰ pour le mélange éthanol-formol. Seul l'éthanol affecte significativement le ratio C : N en l'abaissant à 3,5 ± 0,4 dans les échantillons traités (témoins à 3,9 ± 0,4 ; Tableau II.3).

Tableau II.3 – Différences moyennes (± erreur standard) entre les échantillons traités (congélation, éthanol, formol et éthanol+formol) et le lot témoin de corbicules, pour les $\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$, C : N, C% et N%, après chaque période de conservation (1 semaine, 1 mois, 6 mois, 12 mois). Le signe indique le sens de la variation (+ = augmentation, - = baisse) et une moyenne générale a été calculée par traitement.

	Congélation	**Ethanol**	**Formol**	**Fo+EtOH**
$\delta^{13}C$				
1 semaine	+2,2±0,2	+2,0±0,4	+1,6±0,2	+1,6±0,5
1 mois	+2,0±0,2	+2,2±0,3	+1,4±0,2	+1,6±0,3
6 mois	+2,0±0,3	+2,4±0,3	+1,2±0,2	+1,5±0,3
12 mois	+2,3±0,3	+2,3±0,2	+0,9±0,2	+1,5±0,2
Moyenne	*+2,1±0,3*	*+2,2±0,3*	*+1,3±0,3*	*+1,6±0,3*
$\delta^{15}N$				
1 semaine	+1,0±0,5	+1,0±0,1	+0,9±0,3	+0,8±0,3
1 mois	+1,1±0,4	+0,8±0,2	+0,9±0,2	+1,0±0,3
6 mois	+1,0±0,3	+1,0±0,3	+0,8±0,1	+1,0±0,3
12 mois	+1,2±0,1	+1,1±0,2	+1,0±0,3	+1,2±0,3
Moyenne	*+1,0±0,3*	*+1,0±0,2*	*+0,9±0,2*	*+1,0±0,3*
C:N				
1 semaine	+0,1±0,1	-0,3±0,1	+0,1±0,1	+0,1±0,2
1 mois	0,0±0,2	-0,3±0,3	+0,1±0,1	0,0±0,2
6 mois	+0,2±0,1	-0,6±0,0	+0,1±0,1	-0,2±0,1
12 mois	+0,2±0,1	-0,5±0,0	+0,2±0,1	-0,1±0,2
Moyenne	*+0,1±0,2*	*-0,4±0,2*	*+0,1±0,1*	*0,0±0,2*
C%				
1 semaine	-3,1±0,5	-0,4±1,2	-1,6±0,7	-1,5±1,8
1 mois	-2,0±1,8	-2,1±1,4	-1,5±1,0	-2,0±0,9
6 mois	-2,1±1,2	-2,1±1,1	-1,5±0,5	-2,1±0,2
12 mois	-1,5±1,1	-2,6±0,9	-2,1±1,5	-2,8±4,1
Moyenne	*-2,2±1,3*	*-1,7±1,4*	*-1,7±1,0*	*-2,1±2,3*
N%				
1 semaine	-1,0±0,5	+0,8±0,3	-0,9±0,5	-0,8±0,9
1 mois	-0,4±0,7	+0,7±1,1	-0,8±0,4	-0,6±0,6
6 mois	-1,1±0,4	+1,7±0,3	-0,6±0,3	+0,1±0,2
12 mois	-1,0±0,6	+1,0±0,3	-1,0±0,6	-0,4±1,3
Moyenne	*-0,9±0,6*	*+1,0±0,7*	*-0,8±0,5*	*-0,4±0,9*

Cependant, quel que soit le traitement, la composition élémentaire des échantillons traités est modifiée. Le pourcentage de carbone (C%) devient significativement plus bas (entre 1,7 et 2,2) par rapport au contrôle, après les traitements ($F_{(4,108)} = 6{,}1$; $P < 0{,}001$), mais la durée de conservation ou le mode de conservation n'influe en rien. De même, le pourcentage d'azote (N%) baisse significativement (entre 0,9 et 0,4) par rapport au contrôle ($F_{(4,108)} = 36{,}4$; $P < 0{,}001$), sauf pour l'éthanol qui augmente significativement

N% de 1,0 (P = 0,001).

II.3.4 Conclusions

Tous les traitements de conservation, même la congélation, changent les signatures isotopiques du C et de l'N pour les corbicules étudiées. La congélation, qui est l'une des techniques de conservation les plus utilisées, augmente les valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, contrairement aux études de Bosley & Wainright (1999), Kaehler & Pakhomov (2001) et Sweeting et al. (2004). La congélation entraîne l'enrichissement en carbone lourd des $\delta^{13}C$ pour les corbicules, contrairement au zooplancton (Feuchtmayr & Grey 2003) et au macro-zoobenthos (Dannheim et al. 2007). L'impact de la congélation sur $\delta^{15}N$ reste le même que pour les études précédentes : une augmentation de 1‰. C'est l'éthanol qui a le plus fort impact sur le $\delta^{13}C$. En général, toutes les méthodes de conservation ont un effet relativement faible sur les valeurs du $\delta^{15}N$ (1‰). Comme le taux de fractionnement de l'N est environ de 3‰, les valeurs de $\delta^{15}N$ pourraient constituer de bon indicateur des lignes de base pour les études de séries temporelles. Seule la méthode de conservation des échantillons peut être une limite à l'utilisation des AIS. Cependant, si le décalage de signature dû au mode de conservation est connu, il faut alors en tenir compte pour la gestion des résultats.

L'outil isotopique est un outil adéquat pour l'étude des réseaux trophiques et des flux d'énergie au sein des écosystèmes. Ses utilisations sont nombreuses et indispensables à la description de tout écosystème et à sa comparaison avec d'autres milieux. Les AIS permettent de suivre les lignes de base, élément primordial pour l'étude des réseaux trophiques et permettent d'aborder les interactions entre top-prédateurs natifs et introduits au sein d'un écosystème et les flux d'énergie aux interfaces (dulçaquicole-marin), dans le chapitre III.

Chapitre III

Top-prédateurs natifs et introduits : écologie trophique et interactions aux interfaces entre écosystèmes.

Les introductions de top-prédateurs non natifs dans les écosystèmes aquatiques (pour l'aquaculture ou la pêche de loisir) sont susceptibles de modifier la structure des réseaux trophiques en affectant les populations natives de poissons top-prédateurs et de proies présentes dans les milieux récepteurs. Les impacts de ces introductions vis à vis des top-prédateurs natifs peuvent être directs via la prédation et/ou la compétition (Fraser & Gilliam 1992). Parmi les prédateurs, le sandre et le silure ont été introduits pour la pêche sportive au cours du 20ème siècle en France. Ces top-prédateurs, et notamment le silure, présentent des tailles plus élevées que les poissons prédateurs natifs, et peuvent donc modifier la « taille-refuge » des proies. L'étude des impacts des top-prédateurs introduits apparaît alors importante pour mieux appréhender la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques. C'est pourquoi il est nécessaire dans un premier temps d'évaluer l'écologie trophique de ces poissons top-prédateurs introduits, par l'étude des positions trophiques de ces poissons dans les réseaux trophiques. L'introduction de top-prédateurs peut également modifier les flux d'énergie au sein et aux interfaces des écosystèmes. Les analyses des isotopes stables nous ont permis de réaliser des études au sein de réseaux trophiques en présence, ou non, de poissons top-prédateurs introduits.

III.1 Signatures isotopiques et positions trophiques

III.1.1 Etudes en milieux ouverts

Introduction

Les milieux ouverts considérés ici sont deux rivières du Sud-Ouest de la France. Notre étude se focalise sur l'impact de l'introduction du sandre. L'aire de répartition du sandre s'étend nativement de l'Allemagne à l'Europe de l'ouest en passant par le bassin de la mer Baltique jusqu'au Sud-Est de la Russie. Depuis le début du 19ème siècle le sandre a été introduit dans plusieurs pays et est maintenant présent de la péninsule ibérique jusqu'à la mer d'Aral et de la Scandinavie au Maghreb (Froese & Pauly 2003). Le sandre a été introduit en France au début du 20ème siècle et sa présence dans les rivières du Sud-Ouest est confirmée en 1960. Dans son aire native, il est considéré comme un top-prédateur qui se nourrit principalement de perches, d'éperlans et de grémilles. Il s'agit ainsi d'étudier l'écologie trophique du sandre dans un nouvel environnement en relation avec les autres communautés aquatiques présentes. Pour cela, sa position trophique au sein des réseaux des rivières Lot et Tarn a été mesurée et comparée avec celle d'autres poissons top-prédateurs natifs du réseau afin de mieux visualiser la position du sandre au sein des milieux ouverts colonisés. Il s'agit également de réfléchir sur les risques potentiels que l'introduction de poissons top-prédateurs non natifs peut entraîner sur les écosystèmes.

Site d'étude, matériel et méthodes

Les sites d'échantillonnage se situent sur les 2 rivières suivantes : le Lot et le Tarn (Figure III.1). Le Lot est un fleuve de 480 km environ avec un débit moyen de 151 m^3 par seconde. Il prend sa source dans les montagnes du Massif Central et présente un bassin versant de 11500 km^2. Le Tarn s'écoule sur 380 km et a un débit moyen de 144 m^3/s. Il prend également sa source au sein du Massif Central et présente un bassin versant de 15700 km^2.

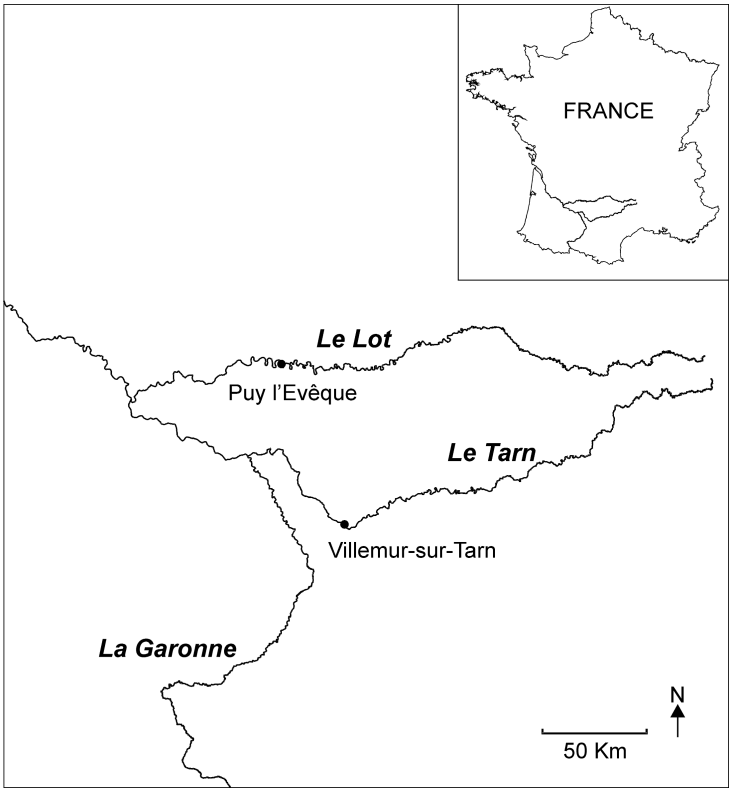


Figure III.1 – Sites d'échantillonnage sur le Lot et le Tarn.

Au sein de ces 2 rivières, le groupe des poissons top-prédateurs comprend principalement 2 espèces introduites : le sandre et le silure, et une espèce native : le brochet. Les poissons top-prédateurs ont été échantillonnés par les pêcheurs locaux de mi-avril à la fin juin 2007, correspondant aux périodes les plus intensives de nourrissage et de croissance pour les poissons top-prédateurs. Chaque poisson top-prédateur a été mesuré (longueur totale, TL, en mm) et s'est vu prélevé un morceau de nageoire pour réaliser les analyses isotopiques. Les poissons top-prédateurs échantillonnés présentent des tailles moyennes comparables entre rivière pour une espèce considérée. Les comparaisons de moyennes de taille ont été effectuées par espèce grâce à des tests de Mann-Whitney. Les signatures isotopiques des poissons top-prédateurs sont présentées sur des graphiques $\delta^{15}N - \delta^{13}C$ pour chaque rivière. Des comparaisons de moyenne des signatures isotopiques sont réalisées pour visualiser les recouvrements potentiels de niches trophiques entre les différentes espèces, à l'aide d'ANOVAs complétées par des tests post-hoc de Tukey. Les conditions de normalité et d'homocédasticité des données ont été vérifiées auparavant. Afin de pouvoir comparer les positions trophiques des poissons top-prédateurs entre eux (sandre, silure et

brochet) et entre milieux, les TPs doivent être normalisées par la ligne de base de chaque rivière considérée, composée de corbicules et de moules zébrées. Il s'agit de l'utilisation de la formule de Vander Zanden et al., (1997) expliquée dans le chapitre II.

Résultats

Au total 15 et 5 sandres ont été échantillonnés pour les AIS pour les rivières Lot et Tarn (Tableau III.1).

Tableau III.1 – Nombre d'échantillons analysés pour les AIS et longueur totale (minimum, maximum et moyenne ± erreur standard, SE, en mm) des poissons top-prédateurs des rivières Lot et Tarn.

Espèce	Le Lot				Le Tarn			
	n	Longueur totale TL			n	Longueur totale TL		
		Minimum	Maximum	Moyenne ± SE		Minimum	Maximum	Moyenne ± SE
Sandre	15	580	890	676 ± 26	5	620	750	656 ± 24
Silure	14	510	1000	759 ± 40	10	490	960	626 ± 42
Brochet	6	530	890	627 ± 20	5	500	770	658 ± 57

La moyenne des longueurs totales (±SE) des sandres est de 676 mm (±26, n=15) et de 656 mm (±24, n=5) respectivement et ne diffère pas entre les rivières (Mann-Whitney U = 130, P = 0,921). Un total de 6 et 5 brochets a été échantillonné pour les AIS pour les rivières Lot et Tarn (Tableau III.1). La moyenne des TL (±SE) des brochets est de 627 mm (±20, n=6) et de 658 mm (±57, n=5) et ne diffère pas entre les rivières (Mann-Whitney U = 29, P = 0,532). Un total de 24 silures a été échantillonné pour les AIS pour les deux rivières (Tableau III.1). La moyenne des TL (±SE) des silures est de 759 mm (±40, n=14) et de 626 mm (±42, n=10) pour les rivières Lot et Tarn respectivement et présentant une légère différence entre les 2 rivières (Mann-Whitney U = 228, P = 0,042). Pour la rivière Lot, les sandres présentent des signatures isotopiques qui varient, pour le carbone $\delta^{13}C$ entre -24,5 et -22,8 ‰ avec une moyenne de -29,9 ‰ (±0,1) et pour l'azote $\delta^{15}N$ entre 15,48 et 17,8 ‰ avec une moyenne de 16,7 ‰ (±0,2) (Figure III.2.). Pour le Tarn, les signatures isotopiques des sandres varient, pour le carbone $\delta^{13}C$ entre -24,9 et -24,1 ‰ avec une moyenne de -24,5 ‰ (±0,1) et pour l'azote $\delta^{15}N$ entre 18,0 et 19,2 ‰

avec une moyenne de 18,5 ‰ (±0,3) (Figure III.2)

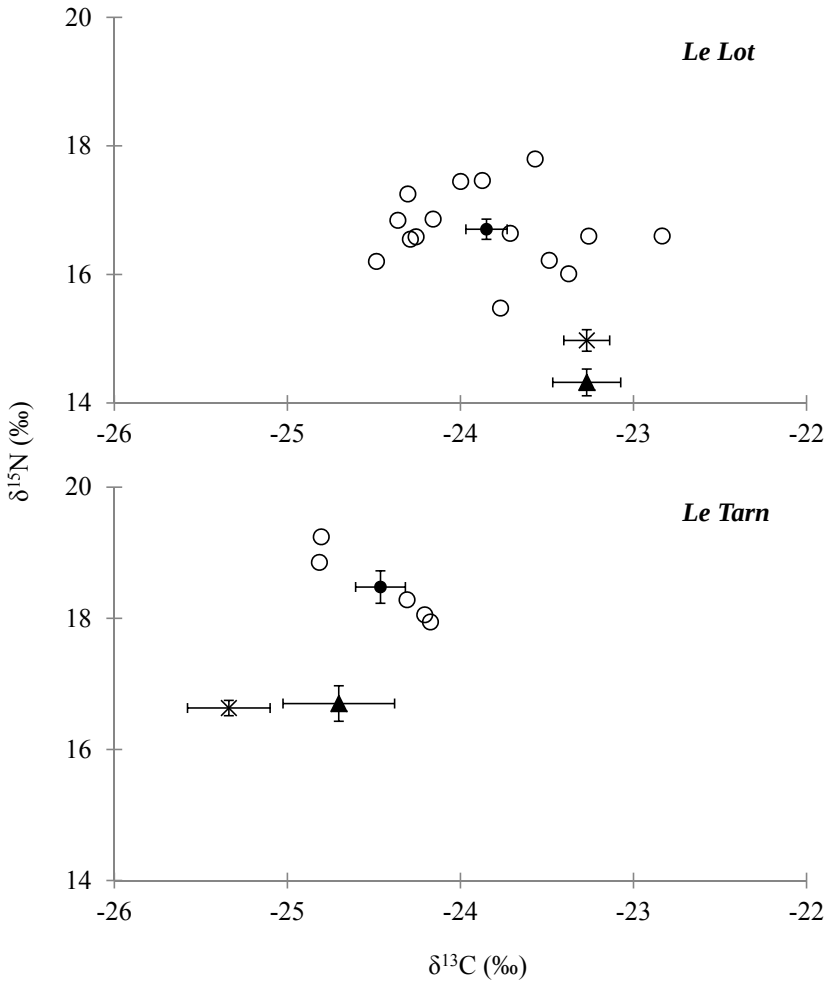


Figure III.2 – Valeurs moyennes des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ pour le sandre (ronds noirs pleins), le brochet (triangle noir) et le silure glane (croix noire) pour le Lot (en haut) et le Tarn (en bas). Les valeurs individuelles sont représentées pour le sandre (ronds ouverts). Les barres d'erreur correspondent aux erreurs standards (SE).

Dans la rivière Lot, les moyennes des signatures isotopiques pour le carbone $\delta^{13}C$ sont significativement différentes entre le sandre et les 2 autres poissons top-prédateurs (ANOVA, $F_{(2,32)} = 6{,}096$; $P = 0{,}006$; Figure III.2.) avec le sandre qui est significativement appauvri en ^{13}C comparé au brochet (test de Tukey, $P = 0{,}049$) et au silure (test de Tukey, $P = 0{,}008$). Aucunes différences significatives entre les moyennes des signatures isotopiques pour le carbone $\delta^{13}C$ n'ont été trouvées pour la rivière Tarn.

Les positions trophiques du sandre, du silure et du brochet différent significativement

($F_{(2,32)}$ = 46,112 ; P = 0,0001 ; Figure III.3) pour le Lot. Plus spécifiquement, le sandre a une TP plus élevée que celle du brochet (test de Tukey, P = 0,0001) et du silure (test de Tukey, P = 0,0001). Les mêmes tendances dans les résultats sont observées pour le Tarn (Figure III.3) où les 3 top-prédateurs occupent des positions trophiques significativement différentes ($F_{(2,17)}$ = 27,130, P = 0,0001). Le sandre présente une TP plus élevée que celle des 2 autres prédateurs (test de Tukey, P = 0,0001 pour le brochet et le silure). Les positions trophiques du brochet et du silure ne sont pas significativement différentes entre elles que ce soit pour le Lot (test de Tukey, P = 0,083) ou le Tarn (test de Tukey, P = 0,964).

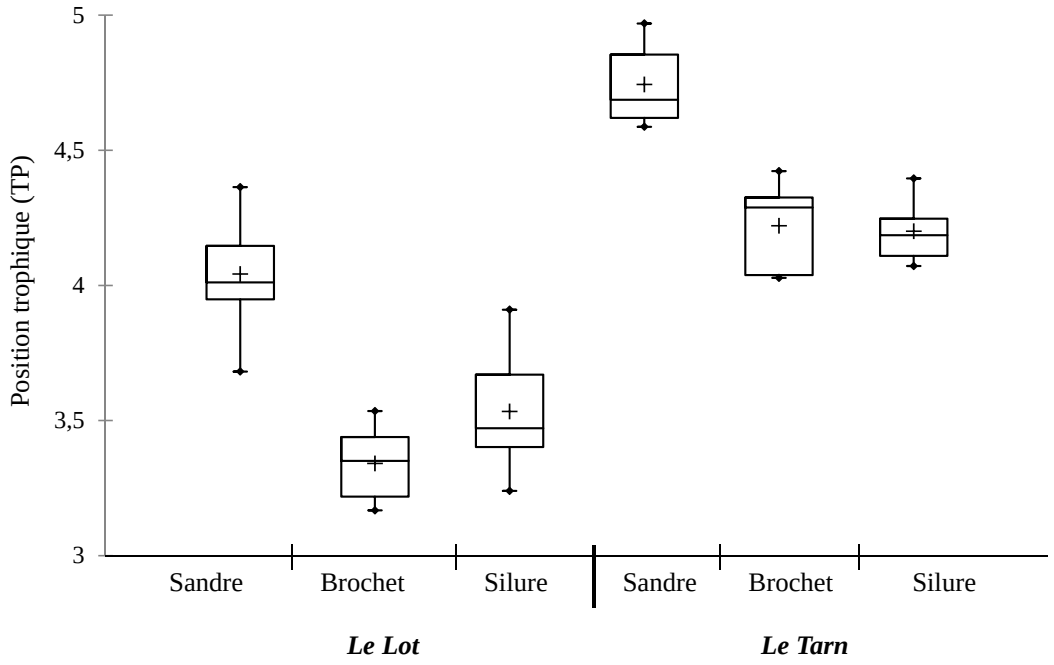


Figure III.3 – Positions trophiques du sandre, du brochet et du silure pour les rivières Lot et Tarn, représentées par des boites à moustaches classiques.

Conclusions

Bien que plusieurs études aient décrit l'effet de l'introduction de top-prédateurs non natifs sur les populations de proies natives, peu d'études se sont attachées à décrire les relations trophiques qui existaient entre les poissons top-prédateurs natifs et introduits coexistant en rivière. Nos résultats semblent montrer que le sandre peut être considéré comme un poisson top-prédateur dans les 2 rivières et qu'il occupe le sommet du réseau

trophique avec une position trophique la plus élevée par rapport aux autres prédateurs. De tels résultats avaient été rapportés pour les étangs (Persic et al. 2004), les lacs (Campbell 1992, Keskinen & Marjomaki 2004) ou les milieux saumâtres (Hansson et al. 1997b), mais peu de données étaient disponibles pour les rivières. La haute TP du sandre est souvent associée à un régime alimentaire composé de poissons omnivores (gardon, ablette ou éperlan). Le cannibalisme fréquent peut également expliquer cette forte TP. La guilde des poissons top-prédateurs ne peut pas être considérée comme un groupe homogène car les espèces ne mangent pas les mêmes proies. Il faut considérer le sandre comme une entité à part au sein du réseau trophique du fait de sa position trophique supérieure à celles du brochet et du silure.

Nous avons également étudié les positions trophiques des poissons top-prédateurs en milieu fermé où les communautés piscicoles sont différentes de celles du Tarn et du Lot. Nous voulions savoir si des variations dans la composition des communautés trophiques engendreraient des différences, dans la réponse du sandre, après introduction dans le milieu. Ainsi, le niveau trophique du sandre sera-t-il supérieur à celui des top-prédateurs natifs (brochet et perche) comme en milieu ouvert ? Ou sera-t-il au même niveau trophique que les autres poissons piscivores, constituant alors un groupe des top-prédateurs homogène dans leur écologie trophique ?

III.1.2 Etudes en milieux fermés

Introduction

Les milieux fermés considérés ici sont 5 gravières, couvrant 3 départements différents. Notre étude se focalise sur les différentes espèces de poissons top-prédateurs, natifs ou non, qui sont présents dans les gravières. Il s'agit ainsi d'étudier l'écologie trophique de ces groupes et de mettre en évidence les relations qui peuvent exister entre les différentes communautés observées dans chaque gravière. Les positions trophiques des poissons top-prédateurs ont été mesurées et comparées entre elles afin de mieux visualiser la structure trophique des milieux fermés et comparer ces structures avec celles obtenues en milieu ouvert.

Sites d'étude, matériel et méthodes

Les retenues de Gensac et du Gouyre sont situées dans le département du Tarn et Garonne (82), les barrages de Filheit et Mondély dans le département de l'Ariège (09) et le lac du Tolerme se situe dans le département du Lot (46) (Figure III.4).

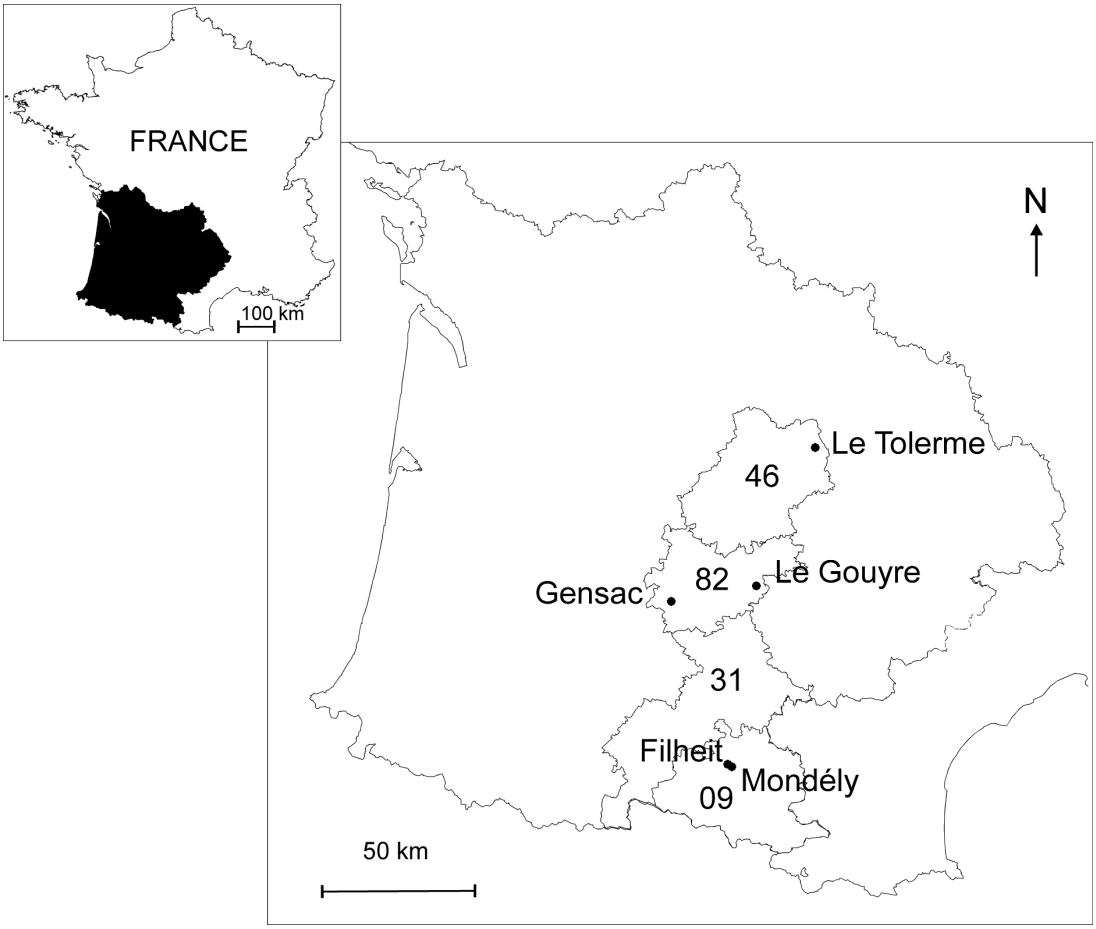


Figure III.4 – Situation géographique des 5 gravières étudiées, Gensac et le Gouyre (82), Filheit et Mondély (09) et le Tolerme (46).

Ces gravières présentent des caractéristiques abiotiques relativement similaires et comparables : superficie moyenne entre 10 et 60 ha, profondeur moyenne de 5 m, présence de digue avec profondeur maximale entre 15 et 20m. Les plans d'eau sont entourés par des champs et l'eau peut être utilisée pour l'irrigation. Mais elles se différencient par des communautés piscicoles variables, notamment dans la composition en top-prédateurs natifs et non natifs. Au sein de ces 5 gravières, le groupe des poissons top-prédateurs se constitue d'une espèce non native, le sandre (Gensac, Gouyre et Filheit) et de 2 espèces natives, le

brochet (Gensac, Gouyre et Mondély) et la perche commune (présentes dans les 5 milieux étudiés). Le sandre et le brochet deviennent piscivores à partir de 100 mm (TL) environ (Mittelbach & Persson 1998). Pour la perche commune il est plus difficile de trancher car il peut exister un phénomène de nanisme des adultes quand il y a une forte densité de perches dans le milieu. Ainsi la taille de passage à la piscivorie (lorsqu'elle a lieu) peut fortement varier selon les milieux étudiés. Cependant de fortes densités de petites perches dans les 5 gravières n'ont pas été observées et les informations apportées par les AIS ont permis de trancher. Les perches supérieures à 200 mm sont considérées, dans notre étude, comme piscivores et incluses dans les poissons top-prédateurs dans les systèmes étudiés. Les poissons top-prédateurs ont été échantillonnés sur 3 saisons (mars, juin et septembre) au cours de l'année 2009. Les échantillons piscicoles ont été collectés grâce à la pose de filets maillants, avec pour chaque gravière 2 « gros » filets de 45 m possédant des mailles de 60 mm, 1 filet « moyen » de 45 m avec des mailles de 40 mm et 1 « petit » filet de 45 m avec des mailles de 15 mm. Les gros filets et le moyen étaient posés dans l'après-midi, restaient toute la nuit en place et étaient relevés le lendemain matin à l'aide d'un zodiac. Le petit filet restait une heure posé puis était démaillé directement. Chaque poisson top-prédateur a été mesuré (longueur totale, TL, en mm) et s'est vu prélevé un morceau de nageoire pour réaliser les analyses isotopiques.

Les poissons top-prédateurs échantillonnés présentent des tailles moyennes plus ou moins comparables entre gravières pour une espèce considérée. Cependant pour certaines espèces, il faudra prendre en compte cette variation de taille dans la comparaison des positions trophiques et leurs interprétations. Les signatures isotopiques des poissons top-prédateurs sont présentées sur des graphiques $\delta^{15}N - \delta^{13}C$ pour chaque rivière. Des comparaisons de moyennes des signatures isotopiques (ANOVAs et tests post-hoc de Tukey) ont été réalisées pour visualiser les potentiels recouvrements de niches trophiques entre les espèces, comme cela avait été fait en milieu ouvert (les conditions de normalités et d'homocédasticité des données ayant été vérifiées). Afin de pouvoir comparer les positions trophiques des poissons top-prédateurs entre eux et entre réseaux (ANOVA et test de Tukey), les TPs doivent être normalisées par la ligne de base de chaque gravière considérée. Ici les lignes de base sont composées d'un compartiment littoral (larves d'éphémères, écrevisses juvéniles inférieures à 40 mm, lymnées) et d'un compartiment pélagique (zooplancton

composé de cladocères et/ou copépodes, de corbicules et de chironomes), échantillonnées en même temps que les poissons top-prédateurs, d'après Post (2002a), formule expliquée dans le chapitre II.

Résultats

Au total 55 sandres ont été échantillonnés pour les AIS pour Gensac, le Gouyre et Filheit, (Tableaux III.2, III.3).

Tableau III.2 – Nombre d'échantillons analysés pour les AIS et longueur totale (minimum, maximum et moyenne ± SE en mm) des poissons top-prédateurs pour les gravières de Gensac et du Gouyre.

Espèce	Gensac				Le Gouyre			
	n	Longueur totale TL			n	Longueur totale TL		
		Minimum	Maximum	Moyenne ± SE		Minimum	Maximum	Moyenne ± SE
Sandre	31	201	740	580 ± 21	7	590	674	627± 10
Brochet	4	650	1070	872 ± 113	7	293	685	570 ± 50
Perche	5	222	410	302 ± 31	10	216	380	249 ± 15

Tableau III.3 – Nombre d'échantillons analysés pour les AIS et longueur totale (minimum, maximum et moyenne ± SE en mm) des poissons top-prédateurs pour les gravières de Filheit et de Mondély.

Espèce	Filheit				Mondély			
	n	Longueur totale TL			n	Longueur totale TL		
		Minimum	Maximum	Moyenne ± SE		Minimum	Maximum	Moyenne ± SE
Sandre	17	250	785	471 ± 31				
Brochet					14	350	600	504 ± 22
Perche	6	270	340	305 ± 11	5	250	410	306 ± 31

Tableau III.4 – Nombre d'échantillons analysés pour les mesures isotopiques et longueur totale (minimum, maximum et moyenne ± SE en mm) des poissons top-prédateurs pour la gravière du Tolerme.

Espèce	Le Tolerme			
	n	Longueur totale TL		
		Minimum	Maximum	Moyenne ± SE
Sandre				
Brochet				
Perche	2	340	390	365 ± 25

La moyenne des longueurs totales (±SE) des sandres est de 580 mm (±21, n=31), 627 mm (±10, n=7) et 471 mm (±31, n=17) respectivement. Un total de 25 brochets a été échantillonné pour les AIS pour Gensac, le Gouyre et Mondély (Tableaux III.2, III.3). La moyenne des TL (±SE) des brochets est de 872 mm (±113, n=4), 570 mm (±50, n=7) et de 504 mm (±22, n=14) respectivement. Un total de 28 perches a été échantillonné pour les AIS pour les 5 gravières (Tableaux III.2, III.3 et III.4). La moyenne des TL (±SE) des perches est de 302 mm (±31, n=5), 249 mm (±11, n=10), 305 mm (±15, n=6), 306 mm (±31, n=5) et de 365 mm (±25, n=2) respectivement. Les tailles moyennes par espèce varient quelque peu entre gravières. Il faut en tenir compte dans la comparaison des positions trophiques (calculées à partir des $\delta^{15}N$, chapitre II) entre gravières afin de comparer des poissons qui appartiennent à la même classe d'âge (même TL) et qui ont ainsi le même régime alimentaire. En effet, il existe une relation entre la longueur totale des poissons d'une espèce et leur niveau trophique, traduit par le $\delta^{15}N$, (Syvaranta et al. 2010) pour chaque gravière étudiée (Figure III.5 à III.9).

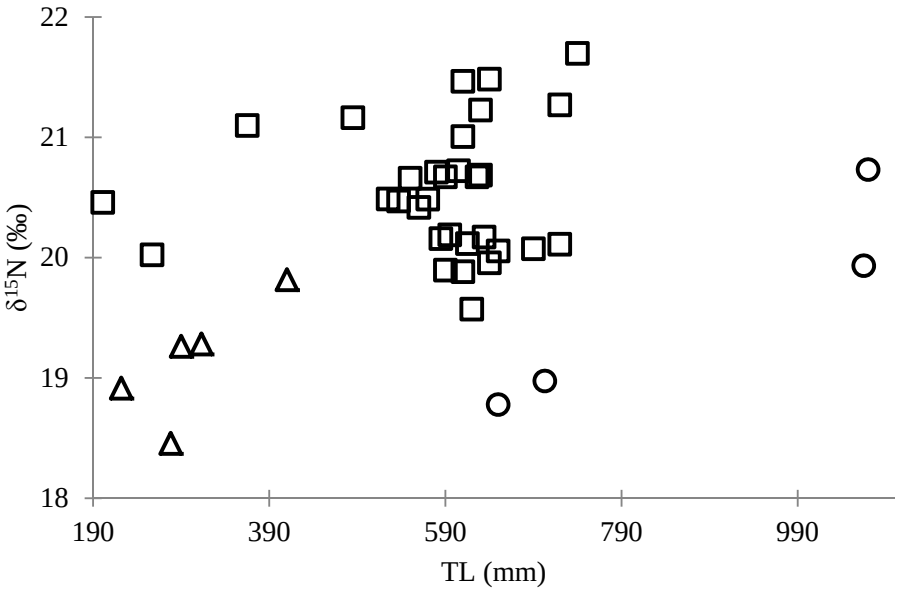


Figure III.5 – Graphique $\delta^{15}N$– Longueur totale des poissons top-prédateurs : sandres (carrés), brochets (ronds), et perches (triangles) pour Gensac.

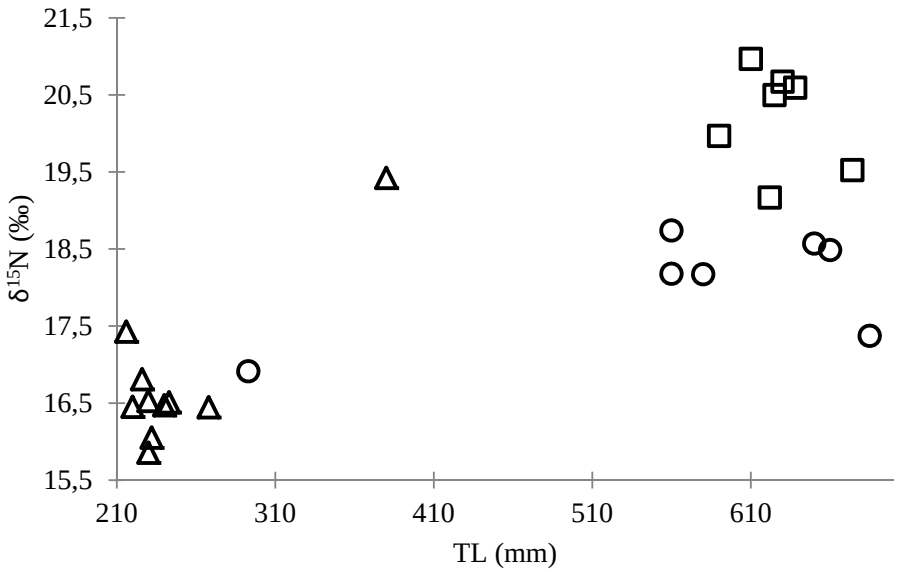


Figure III.6 – Graphique $\delta^{15}N$– Longueur totale des poissons top-prédateurs : sandres (carrés), brochets (ronds), et perches (triangles) pour le Gouyre.

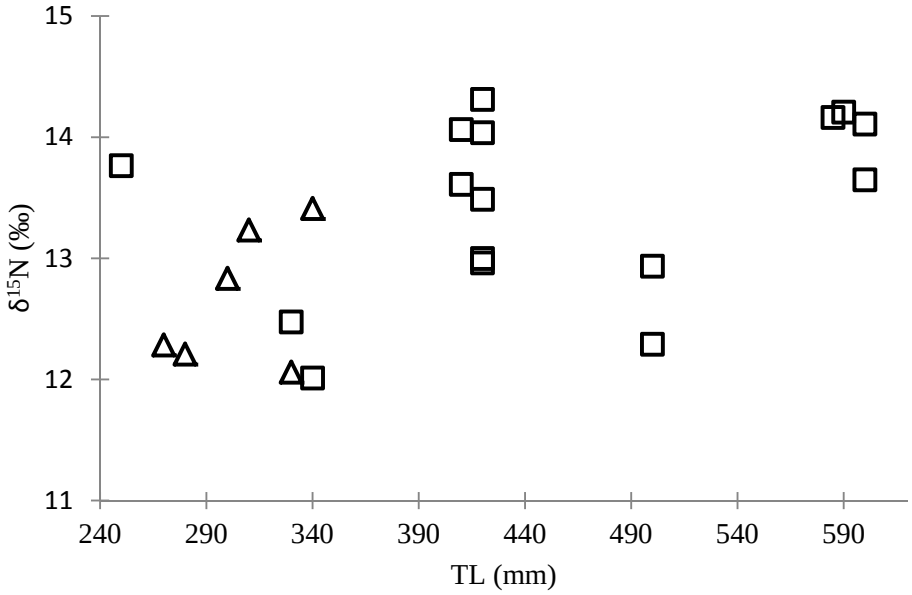


Figure III.7 – Graphique $\delta^{15}N$– Longueur totale des poissons top-prédateurs : sandres (carrés), et perches (triangles) pour Filheit.

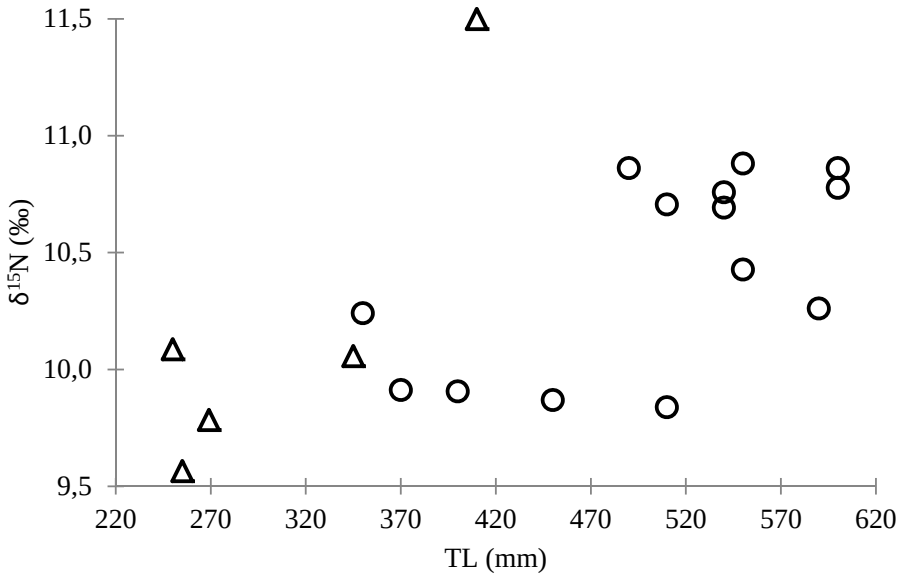


Figure III.8 – Graphique $\delta^{15}N$– Longueur totale des poissons top-prédateurs : brochets (ronds), et perches (triangles) pour Mondély.

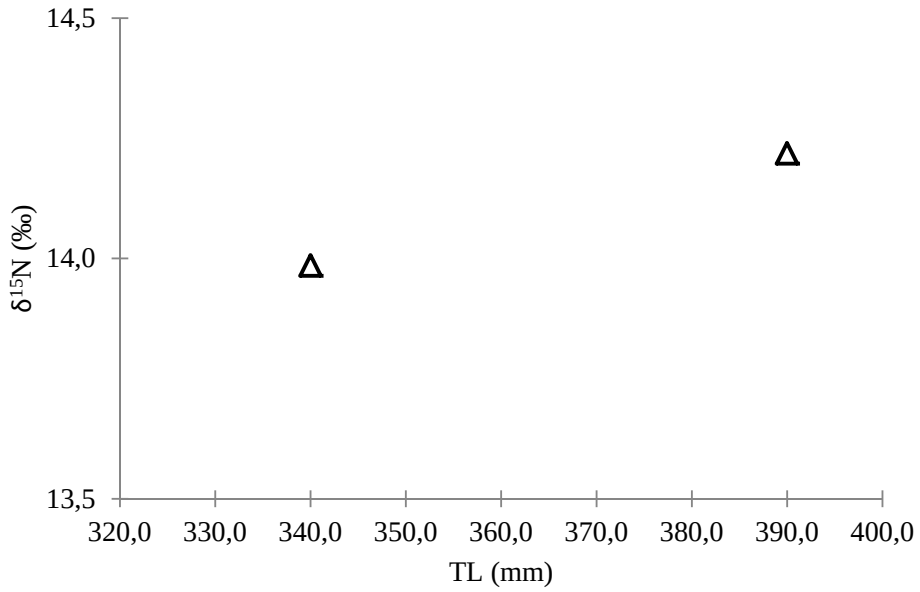


Figure III.9 – Graphique $\delta^{15}N$– Longueur totale des poissons top-prédateurs : perches (triangles) pour Le Tolerme.

Pour Gensac, les sandres ont une moyenne de -24,8 ‰ (±0,1) pour le carbone $\delta^{13}C$ (entre -26,2 et -23,5 ‰) et une moyenne de 20,5 ‰ (±0,1) pour l'azote $\delta^{15}N$ (varie entre 19,6 et 21,7 ‰) (Figure III.10). Pour le brochet les moyennes sont de -24,6 ‰ (±0,3) pour le carbone $\delta^{13}C$ (-25,2 à -23,9 ‰) et de 19,6 ‰ (±0,5) pour l'azote $\delta^{15}N$ (entre 18,8 et 20,7 ‰). Les perches présentent une moyenne de -26,1 ‰ (±0,7) pour le carbone (-28,7 à -24,7 ‰) et une moyenne de 19,1 ‰ (±0,2) pour l'azote (entre 18,5 et 19,2 ‰). Les $\delta^{13}C$ ne sont pas significativement différents entre les 3 espèces (ANOVA, $F_{(2,38)} = 2{,}048$; $P = 0{,}144$) mais par contre le sandre présente des valeurs $\delta^{15}N$ significativement différentes de celles du brochet et de la perche (ANOVA, $F_{(2,39)} = 15{,}884$; $P < 0{,}0001$; Tukey, $P = 0{,}01$ pour le brochet et $P < 0{,}0001$ pour la perche) ; les valeurs de $\delta^{15}N$ pour le brochet et la perche n'étant pas différentes entre elles (Tukey, $P = 0{,}47$).

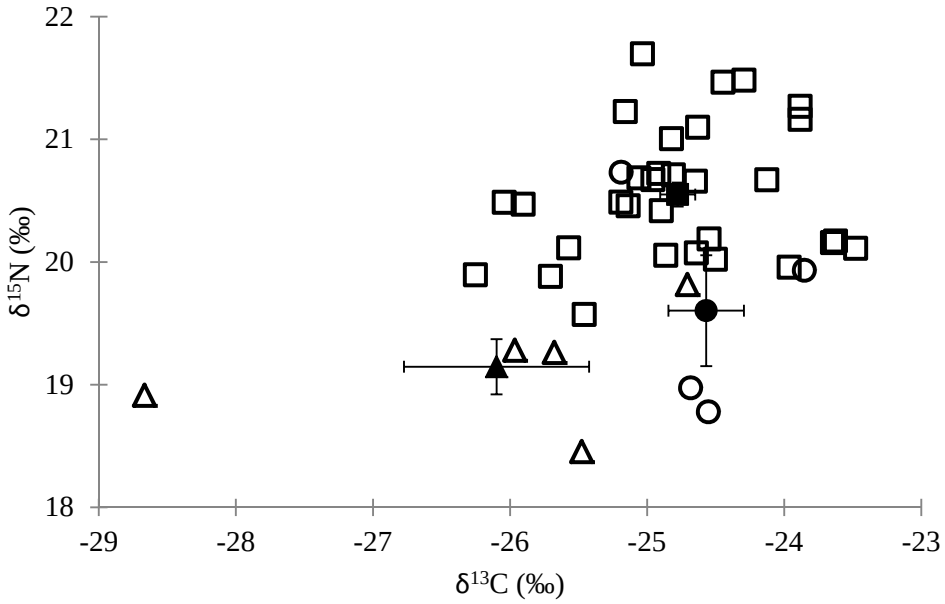


Figure III.10 – Valeurs individuelles (symboles ouverts) et moyennes (±SE, symboles pleins) des signatures isotopiques ($\delta^{15}C - \delta^{13}C$) des poissons top-prédateurs : sandre (carrés), brochet (ronds) et perche (triangle) pour Gensac.

Pour le Gouyre, les sandres ont une moyenne de -24,6 ‰ (±0,2) pour le carbone $\delta^{13}C$ (entre -25,3 et -23,9 ‰) et une moyenne de 20,2 ‰ (±0,3) pour l'azote $\delta^{15}N$ (entre 19,2 et 21,0 ‰) (Figure III.11). Pour le brochet les moyennes sont de -24,6 ‰ (±0,3) pour le $\delta^{13}C$ (-25,7 à -23,7 ‰) et de 18,1 ‰ (±0,3) pour l'azote $\delta^{15}N$ (entre 16,9 et 18,7 ‰). Les perches présentent une moyenne de -24,7 ‰ (±0,3) pour le carbone (-26,9 à -23,5 ‰) et une moyenne de 16,8 ‰ (±0,3) pour l'azote (entre 15,7 et 19,4 ‰). Les $\delta^{13}C$ ne sont pas significativement différents entre les 3 espèces (ANOVA, $F_{(2,22)} = 0{,}02$; $P = 0{,}981$) mais par contre le sandre présente des valeurs $\delta^{15}N$ significativement différentes de celles du brochet et de la perche (ANOVA, $F_{(2,22)} = 77{,}465$; $P < 0{,}0001$; Tukey, $P < 0{,}0001$ pour les deux) ; les valeurs de $\delta^{15}N$ pour le brochet et la perche étant également significativement différentes entre elles (Tukey, $P = 0{,}000$).

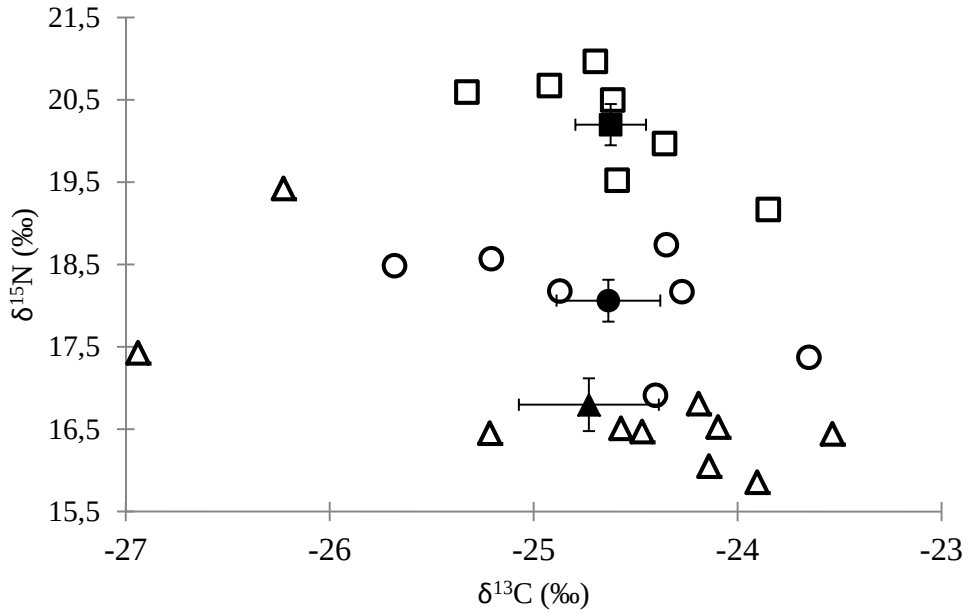


Figure III.11 – Valeurs individuelles (symboles ouverts) et moyennes (±SE, symboles pleins) des signatures isotopiques ($\delta^{15}C - \delta^{13}C$) des poissons top-prédateurs : sandre (carrés), brochet (ronds) et perche (triangle) pour Gouyre.

Pour Filheit, les sandres ont une moyenne de -25,9 ‰ (±0,3) pour le carbone $\delta^{13}C$ (entre -28,2 et -23,8 ‰) et une moyenne de 13,5 ‰ (±0,2) pour l'azote $\delta^{15}N$ (entre 12,0 et 14,9 ‰) (Figure III.12). Les perches présentent une moyenne de -25,8 ‰ (±0,4) pour le $\delta^{13}C$ (-27,7 à -24,9 ‰) et une moyenne de 12,7 ‰ (±0,2) pour l'azote $\delta^{15}N$ (entre 12,1 et 13,4 ‰). Les $\delta^{13}C$ ne sont pas significativement différents entre les 2 espèces (ANOVA, $F_{(1,21)} = 0{,}543$; $P = 0{,}470$) mais, par contre, le sandre présente des valeurs de $\delta^{15}N$ significativement différentes de celles de la perche (ANOVA, $F_{(1,21)} = 6{,}966$; $P = 0{,}016$).

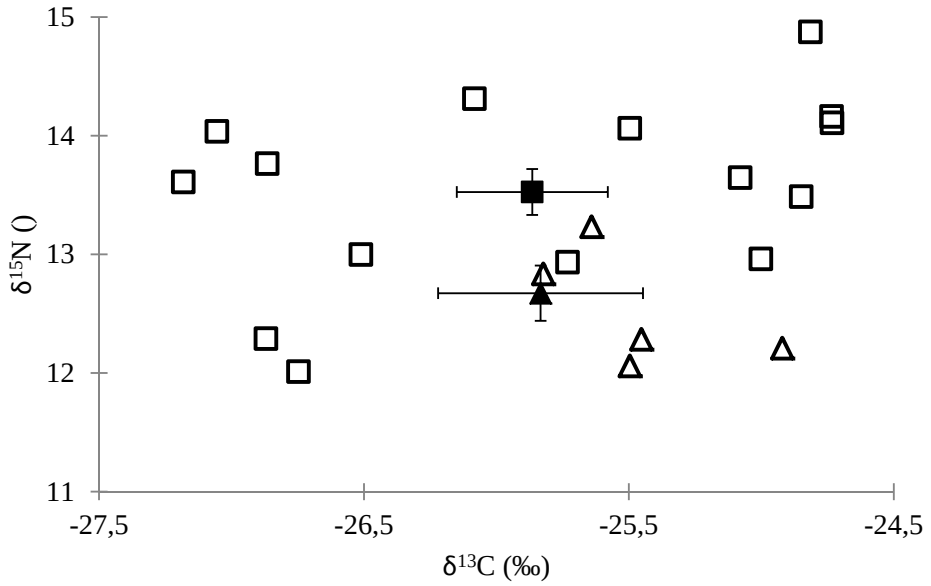


Figure III.12 – Valeurs individuelles (symboles ouverts) et moyennes (±SE, symboles pleins) des signatures isotopiques ($\delta^{15}C - \delta^{13}C$) des poissons top-prédateurs : sandre (carrés) et perche (triangles) pour Filheit.

Pour Mondély, les brochets ont une moyenne de -27,3 ‰ (±0,1) pour le carbone $\delta^{13}C$ (entre -28,1 et -26,3 ‰) et une moyenne de 10,4 ‰ (±0,1) pour l'azote $\delta^{15}N$ (entre 9,8 et 10,9 ‰) (Figure III.13). Les perches présentent une moyenne de -27,1 ‰ (±0,1) pour le $\delta^{13}C$ (-27,5 à -26,8 ‰) et une moyenne de 10,2 ‰ (±0,3) pour l'azote $\delta^{15}N$ (entre 9,6 et 11,5 ‰). Les valeurs de $\delta^{13}C$ ne sont pas significativement différentes entre le brochet et la perche (ANOVA, $F_{(1,16)} = 0{,}503$; $P = 0{,}489$) mais, par contre, les valeurs de $\delta^{15}N$ sont significativement différentes (ANOVA, $F_{(1,15)} = 4{,}996$; $P = 0{,}042$).

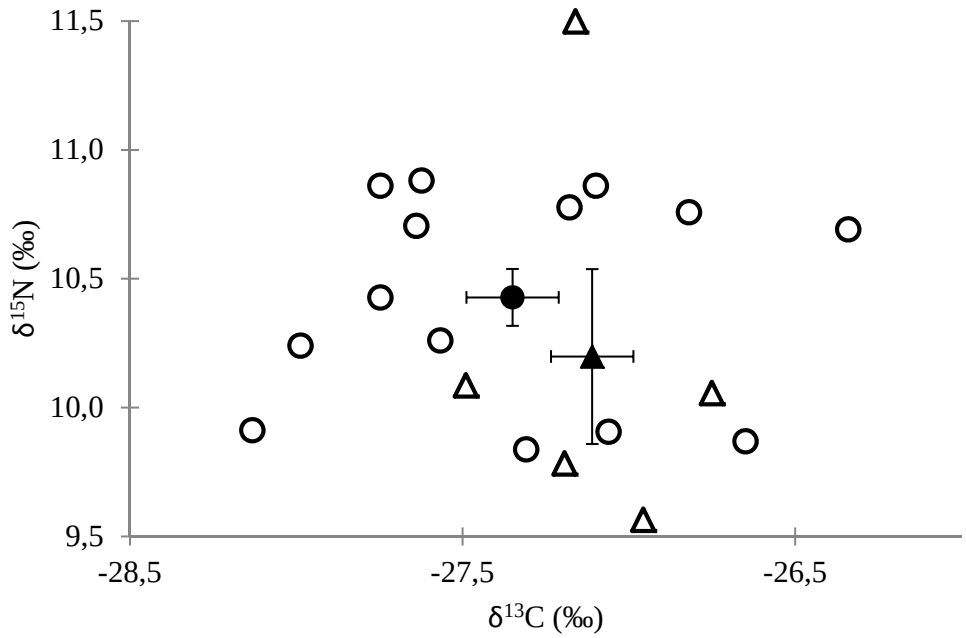


Figure III.13 – Valeurs individuelles (symboles ouverts) et moyennes (±SE, symboles pleins) des signatures isotopiques ($\delta^{15}C - \delta^{13}C$) des poissons top-prédateurs : brochet (ronds) et perche (triangle) pour Mondély.

Pour le Tolerme, les perches ont une moyenne de -23,5 ‰ (±0,5) pour le carbone $\delta^{13}C$ (entre -23,0 et -23,9 ‰) et une moyenne de 14,1 ‰ (±0,1) pour l'azote $\delta^{15}N$ (entre 14,0 et 14,2 ‰) (Figure III.14).

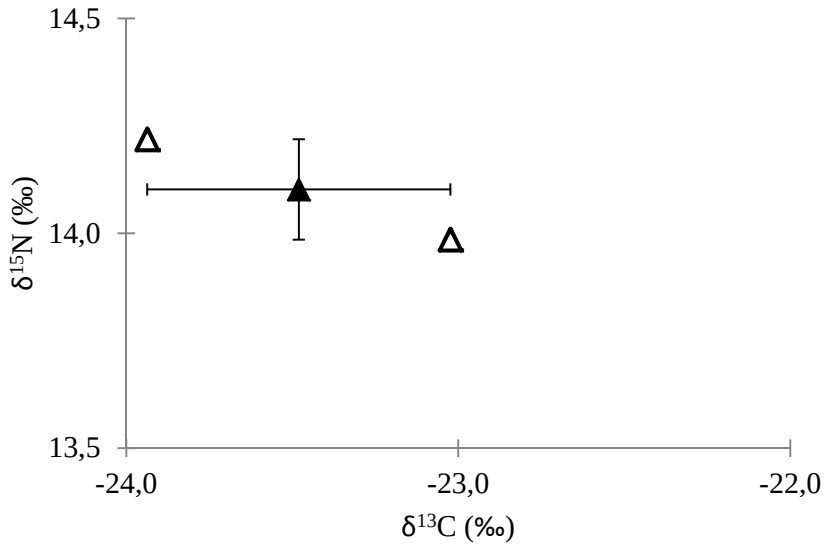


Figure III.14 – Valeurs individuelles (symboles ouverts) et moyenne (±SE, symbole plein) des signatures isotopiques ($\delta^{15}C - \delta^{13}C$) des poissons top-prédateurs : perche (triangle) pour le Tolerme.

Les positions trophiques du sandre, du brochet et de la perche sont significativement différentes (ANOVA, $F_{(2,39)} = 14{,}463$; $P < 0{,}0001$; Figure III.15) pour Gensac. Plus spécifiquement, le sandre a une TP plus élevée que celle du brochet (Tukey, $P = 0{,}008$) et de la perche (Tukey, $P = 0{,}000$), les TPs du brochet et de la perche n'étant pas significativement différentes par ailleurs (Tukey, $P = 0{,}683$). Les mêmes tendances dans les résultats sont observées pour le Gouyre (Figure III.15) où les 3 top-prédateurs occupent des positions trophiques significativement différentes (ANOVA, $F_{(2,22)} = 120{,}677$; $P < 0{,}0001$). Le sandre présente une TP plus élevée que celle des 2 autres prédateurs (test de Tukey, $P < 0{,}0001$ pour les 2) et cette fois les TPs du brochet et de la perche sont significativement différentes (Tukey, $P < 0{,}0001$). Pour Filheit, le sandre présente une TP significativement différente et plus élevée que celle de la perche (ANOVA, $F_{(1,21)} = 6{,}058$; $P = 0{,}023$). Pour Mondély, le brochet et la perche ne présentent pas de différences significatives entre les TPs (ANOVA, $F_{(1,15)} = 6{,}291$; $P = 0{,}025$). Quand la perche est le seul top-prédateur présent dans un milieu fermé, ici le Tolerme, cette espèce occupe la position trophique la plus élevée avec des valeurs comparables à celles du sandre dans les autres réseaux (Figure III.15), en réalisant probablement du cannibalisme.

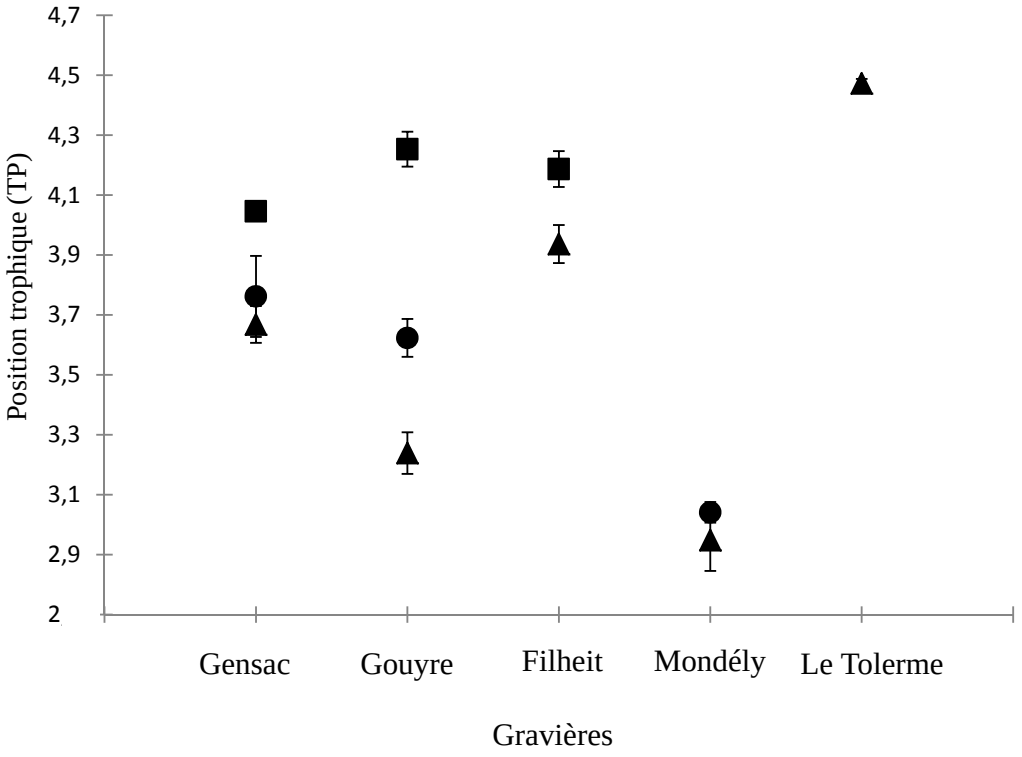


Figure III.15 – Position trophique (TP) moyenne (±SE) des poissons top-prédateurs : sandre (carrés), brochet (ronds) et perche (triangles) pour les 5 gravières étudiées.

Conclusions

Nos résultats en milieu fermé semblent confirmer ceux obtenus en milieu ouvert : le sandre est un poisson top-prédateur qui occupe le sommet du réseau trophique par rapport aux autres prédateurs (quand il est présent) en maintenant une forte pression de prédation sur le brochet et la perche et en réalisant du cannibalisme. La notion de « guilde » des top-prédateurs est à nuancer ici car le sandre se différencie des autres top-prédateurs par son régime alimentaire et par sa position trophique. Il se situe à un niveau trophique supérieur et modifie ainsi la longueur de la chaîne trophique, en ajoutant un niveau trophique, par rapport aux autres gravières (Mondély, le Tolerme) sans sandre.
Maintenant que les positions trophiques des poissons top-prédateurs natifs et introduits ont été observées ainsi que les relations trophiques au sein de ce groupe (aspect structurel), il est intéressant de connaître les proies consommées par les poissons top-prédateurs et ainsi de retracer l'origine des différentes sources de carbone consommées au sein des ré-

seaux trophiques (aspect fonctionnel). Les poissons top-prédateurs se nourrissent souvent de poissons fourrage comme les Cyprinidés ou les Percidés et d'écrevisses. Une grande partie des écosystèmes lacustres est basée sur l'utilisation du carbone littoral comme source de carbone principale consommée par ces poissons fourrage, eux-mêmes consommés par les top-prédateurs. Le régime alimentaire des poissons top-prédateurs ainsi que l'origine du carbone ingéré au sein des 5 gravières ont été explorés dans la partie 2.

III.2 Régime alimentaire et utilisation des différentes sources de carbone par les poissons top-prédateurs

III.2.1 Introduction et sites d'étude

Cette partie porte sur les différentes sources de carbone qui peuvent exister en milieu fermé et être consommées directement ou indirectement par les poissons, top-prédateurs ou fourrage. Au sein de milieux fermés (lacs, gravières etc.), le carbone peut avoir 3 grandes origines différentes : une littorale (Mollusques Gastéropodes, différents invertébrés), une pélagique (tout ce qui est dans la colonne d'eau, matière organique particulaire etc.) et une profonde (déchets organiques présents sur le fond, en décomposition). Les 3 sources de carbone sont utilisées par les poissons dans des proportions différentes et peuvent varier selon les saisons et les disponibilités des sources. L'intérêt de connaître la consommation de ces sources par les poissons est de mieux appréhender les flux d'énergie (Vander Zanden & Vadeboncoeur 2002) qui transitent entre les différents compartiments d'un écosystème. Déterminer la proportion de carbone profond réutilisé par les poissons permet de mieux juger la quantité de carbone recyclé mis en jeu dans l'écosystème. Les poissons participent généralement au couplage littoral-pélagique car ils interviennent dans les flux d'énergie en se nourrissant dans plusieurs compartiments. Notre étude s'est concentrée sur les 5 gravières précédentes (Figure III.4, présentées dans la partie III.1), de caractéristiques abiotiques similaires mais avec des communautés piscicoles différentes (proportions top-prédateurs natifs et non-natifs). Il s'agit grâce à différents indicateurs (calcul de alpha, modèles de mélange) de déterminer dans quelles proportions le régime alimentaire des poissons top-prédateurs est basé sur les 3 sources de carbone potentielles au sein des

gravières. Les proportions de carbone utilisées sont-elles modifiées si le top-prédateur est un poisson natif ou un poisson introduit ? Ou au contraire, les top-prédateurs présentent-ils la même utilisation des différents compartiments avec un recouvrement dans les niches trophiques ?

III.2.2 Matériel et méthodes

Au sein des 5 gravières, le sandre est le top-prédateur non natif (Gensac, Gouyre et Filheit) et les 2 espèces natives sont le brochet (Gensac, Gouyre et Mondély) et la perche commune (présentes dans les 5 milieux étudiés). Les effectifs de poissons top-prédateurs échantillonnés sont décrits dans les Tableaux III.2, III.3 et III.4 précédents. Le groupe des poissons fourrage est composé d'espèces de Cyprinidés (brèmes bordelières, brèmes communes, gardons, rotengles) ainsi que de petites perches (*Perca fluviatilis*). Ces poissons ont été échantillonnés avec le petit filet (ie. partie 1). Les invertébrés ont été échantillonnés en zone littorale avec une pelle et un tamis ou directement ramassés à la main pour les écrevisses (juvéniles et adultes de *Orconectes limosus*), en milieu pélagique avec un filet à plancton et avec une benne Eckman pour les échantillons pélagiques profonds. Les individus ont été triés et identifiés au laboratoire, disséqués si nécessaire puis mis à sécher et utilisés pour les AIS. Un premier aspect de l'étude de l'utilisation des sources de carbone par les poissons a été visualisé dans le calcul de la proportion alpha, comme vu précédemment, pour les lignes de bases, au chapitre II. Selon Post (2002a), avec 2 sources de carbone, littorale et pélagique, on obtient :

$$Position\,trophique = \lambda + \frac{(\delta^{15}N_{C2aire} - [\delta^{15}N_{Littoral} \times \alpha + \delta^{15}N_{Pélagique} \times (1-\alpha)])}{\Delta_n}$$

avec λ la position trophique du consommateur primaire utilisée comme ligne de base, α la proportion de carbone littoral utilisée par le consommateur 2aire et Δ_n le taux de fractionnement moyen du $\delta^{15}N$ soit 3,4 ‰ ici.
La proportion de carbone d'origine littoral peut être calculée comme suit :

$$\alpha = \frac{(\delta^{13}C_{C2aire} - \delta^{13}C_{Pélagique})}{(\delta^{13}C_{Littoral} - \delta^{13}C_{Pélagique})}$$

Ici nous avons utilisé des écrevisses juvéniles (inférieures à 40 mm) et divers invertébrés (Chironomidés, larves d'éphémères et lymnées) pour le compartiment littoral et réalisé une moyenne globale littorale pour les valeurs de $\delta^{13}C_{Littoral}$ et de $\delta^{15}N_{Littoral}$. De même pour le compartiment pélagique dont les moyennes globales pélagiques ($\delta^{13}C_{Pélagique}$ et $\delta^{15}N_{Pélagique}$) ont été obtenues à partir des signatures isotopiques de moules (filtreurs), de cladocères ou de copépodes (zooplancton) et des échantillons pélagiques profonds (intégration des restes de phytoplancton par les larves de *Chironomus* sp). Plus alpha est grand, plus la proportion de carbone littoral participant à déterminer le niveau trophique des poissons est importante.

Un second outil, permettant de déterminer les proportions des 3 sources de carbone consommées par les poissons top-prédateurs, est l'utilisation des modèles de mélange bayésiens réalisés sous R : SIAR présenté dans le chapitre II. Il s'agit ici d'utiliser 2 modèles de mélange : un pour déterminer les proportions de proies consommées par les top-prédateurs, et un autre pour déterminer les proportions des 3 sources de carbone consommées par les proies des top-prédateurs, afin de retracer l'origine du carbone dans le régime alimentaire des top-prédateurs au sein de l'écosystème. Les modèles de mélange comprennent 3 types de fichier. En général, le premier fichier comprend la liste des signatures isotopiques (moyennes des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, avec les écart-types) de chaque consommateur (individu). Pour le 1er modèle, il s'agit de la liste des poissons top-prédateurs étudiés (individus), regroupés par espèce. Pour le second, la liste des proies (écrevisses, Cyprinidés et perches) consommatrices des 3 sources de carbone. Les calculs ont été réalisés avec les mesures isotopiques de 2 saisons sur 3 (juin et septembre). En effet, afin d'obtenir un échantillonnage suffisant et cohérent, seules les mesures de juin et septembre ont été regroupées, par espèce, et utilisées. Le deuxième type de fichier correspond aux valeurs moyennes des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (et écart-types) pour les sources potentielles de nourriture. Pour le 1er modèle il s'agit des valeurs moyennes pour les Cyprinidés, les perches et les écrevisses adultes (proies). Pour le 2^{d} modèle, il s'agit des 3 sources de carbone : littorale, pélagique et profonde. Le 3ème type de fichier correspond aux taux de fractionnement pour le carbone et l'azote pour chaque source, ici pour un niveau trophique. Les modèles donnent, par espèce ou groupe de consommateurs, les proportions des différentes sources consommées avec un intervalle de confiance de 95 %.

III.2.3 Résultats

Les alphas ont été calculés à partir de la ligne de base suivante (Tableau III.5) selon la formule de Post (2002a) citée plus haut.

Tableau III.5 – Valeurs isotopiques moyennes (et erreur standard) des $\delta^{13}C_{Littoral}$, $\delta^{13}C_{Pélagique}$, $\delta^{15}N_{Littoral}$ et $\delta^{15}N_{Pélagique}$ des lignes de base de chaque gravière.

Site	Compartiment	Moyenne δ13C base	SE δ13C base	Moyenne δ15N base	SE δ15N base
Gensac	Littoral	-25,4	0,8	13,5	0,5
Gensac	Pélagique	-35,2	1,7	12,7	1,8
Gouyre	Littoral	-24,1	0,3	12,3	0,9
Gouyre	Pélagique	-30,3	0,4	15,1	0,3
Filheit	Littoral	-25,7	0,7	6,1	0,4
Filheit	Pélagique	-33,7	0,9	6,6	0,3
Mondély	Littoral	-29,3	1,0	6,2	0,4
Mondély	Pélagique	-35,3	0,7	4,0	0,5
Le Tolerme	Littoral	-25,5	na	6,0	na
Le Tolerme	Pélagique	-31,5	6,9	3,6	1,0

Les alphas calculés, par espèce de poisson top-prédateur (sandre, brochet et perche) et par gravière, sont compris entre 0,90 et 1,37 (Tableau III.6). Avec des valeurs les plus élevées pour la gravière de Mondély dans l'Ariège : 1,33 et 1,37. Le Gouyre présente des valeurs de alpha les plus « faibles » entre 0,90 et 0,91. Les valeurs de alpha pour Gensac et Filheit oscille autour de 1. Ainsi les proportions de carbone littoral utilisées par les poissons top-prédateurs sont très importantes voir majoritaires (alpha = ou > 1) et exclusives notamment quand $\alpha > 1$.

Tableau III.6 – Valeurs des alphas moyens (et erreur standard) correspondant aux proportions de carbone d'origine littorale utilisées par espèce de top-prédateur et par gravière.

Site	Espèce	Moyenne α	SE α
Gensac	Sandre	1,06	0,01
Gensac	Brochet	1,08	0,03
Gensac	Perche	0,92	0,07
Le Gouyre	Sandre	0,91	0,03
Le Gouyre	Brochet	0,91	0,04
Le Gouyre	Perche	0,90	0,05
Filheit	Sandre	0,98	0,04
Filheit	Perche	0,98	0,05
Mondély	Brochet	1,33	0,02
Mondély	Perche	1,37	0,02
Le Tolerme	Perche	1,34	0,08

Les modèles de mélange (SIAR) permettent d'affiner les proportions de carbone utilisées (origine littorale, pélagique ou profonde) par espèce de proie et ainsi par top-prédateur pour chaque gravière, et non plus seulement pour le carbone d'origine littoral. Les valeurs isotopiques moyennes des différentes sources ; ie. les proies (écrevisses, Cyprinidés et petites perches) consommées par les top-prédateurs pour le modèle 1 et les 3 sources de carbone consommées par les proies pour le modèle 2 ; utilisées pour réaliser le calcul de ces modèles sont regroupées dans les Tableaux III.7 et III.8.

Tableau III.7 – Modèle 1, valeurs isotopiques moyennes (et écart-types) des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des 3 groupes de proies (écrevisses, Cyprinidés et perches), pour chaque gravière.

Site	Groupe	Moyenne δ13C	SD moyenne δ13C	Moyenne δ15N	SD moyenne δ15N
Gensac	Ecrevisses	-24,0	0,9	15,0	0,5
Gensac	Cyprinidés	-28,0	1,5	17,3	0,6
Gensac	Perches	-27,7	1,7	18,5	0,4
Le Gouyre	Ecrevisses	-23,7	1,2	14,5	1,6
Le Gouyre	Cyprinidés	-25,2	2,0	16,2	0,5
Le Gouyre	Perches	-28,3	1,7	16,9	1,0
Filheit	Ecrevisses	-24,6	0,9	8,2	1,5
Filheit	Cyprinidés	-25,7	1,0	9,7	1,1
Filheit	Perches	-27,1	1,1	10,3	0,6
Mondély	Ecrevisses	-27,4	0,9	6,7	0,3
Mondély	Cyprinidés	-28,5	0,9	8,5	0,5
Mondély	Perches	-29,5	0,3	8,9	0,6
Le Tolerme	Cyprinidés	-24,3	0,9	11,4	0,6
Le Tolerme	Perches	-26,7	1,5	12,2	0,6

Tableau III.8 – Modèle 2, valeurs isotopiques moyennes (et écart-types) des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des 3 sources de carbone (littoral, pélagique et profonde), pour chaque gravière.

Site	Type	Moyenne δ13C	SD moyenneδ13C	Moyenne δ15N	SD moyenne δ15N
Gensac	Littoral	-25,4	1,4	13,5	0,9
Gensac	Pélagique	-33,5	0,1	14,4	0,8
Gensac	Profond	-38,6	na	9,1	na
Le Gouyre	Littoral	-24,1	0,6	12,3	1,7
Le Gouyre	Pélagique	-29,7	1,2	15,2	1,0
Le Gouyre	Profond	-31,5	0,6	15,0	0,8
Filheit	Littoral	-25,7	1,8	6,1	1,2
Filheit	Pélagique	-30,9	1,4	6,2	1,7
Filheit	Profond	-35,3	1,3	6,8	0,4
Mondély	Littoral	-29,3	2,1	6,2	0,7
Mondély	Pélagique	-32,6	1,1	5,5	1,0
Mondély	Profond	-36,5	1,6	3,4	1,4
Le Tolerme	Littoral	-25,5	na	6,0	na
Le Tolerme	Pélagique	-25,4	0,3	8,1	2,4
Le Tolerme	Profond	-37,6	3,2	5,6	1,0

Les taux de fractionnement utilisés sont identiques pour toutes les sources potentielles et pour les 2 modèles de mélange. Pour le carbone $\delta^{13}C$, le taux de fractionnement est en moyenne de 0,5 ‰ ± 0,2 et pour l'azote $\delta^{15}N$ de 3 ‰ ± 0,5 (valeur correspondante à 1 niveau trophique pour l'azote, entre top-prédateur et proie ou entre consommateur 2aire et ligne de base).

Pour Gensac, les proportions de proies consommées par le sandre sont de 0,37 (entre 0,28 et 0,46) pour les écrevisses, de 0,10 (0,00 - 0,27) pour les Cyprinidés et de 0,53 (0,40 - 0,64) pour les perches (Figure III.16). Pour le brochet, les proportions sont de 0,54 (0,26 - 0,81) pour les écrevisses, de 0,25 (0,00 - 0,50) pour les Cyprinidés et de 0,21 (0,00 - 0,44) pour les perches (Figure III.16). Et pour la perche, elles sont de 0,47 (0,23 - 0,71) pour les écrevisses, de 0,35 (0,02 - 0,62) pour les Cyprinidés et de 0,18 (0,00 - 0,41) pour les petites perches (Figure III.16).

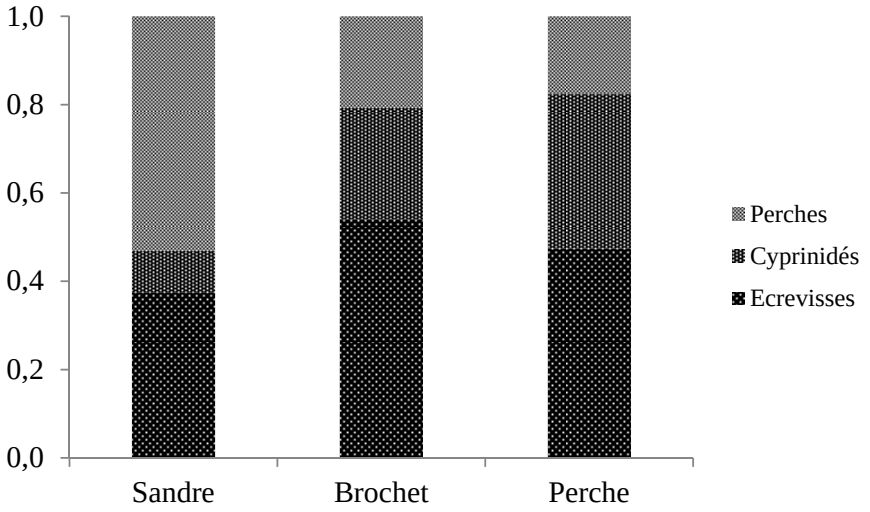


Figure III.16 – Modèle 1, proportions des proies (écrevisses, Cyprinidés et perches) consommées par les poissons top-prédateurs (brochet, sandre et perche) pour Gensac.

La source de carbone majoritairement consommée par les 3 groupes de proies (écrevisses, Cyprinidés et petites perches) est la source d'origine littorale, elle représente entre 60 et 89 % du carbone total consommé. Puis il s'agit de la source de carbone d'origine pélagique (entre 6 et 40 %) et enfin en dernier la source profonde (entre 1 et 6 %) (Figure III.17)

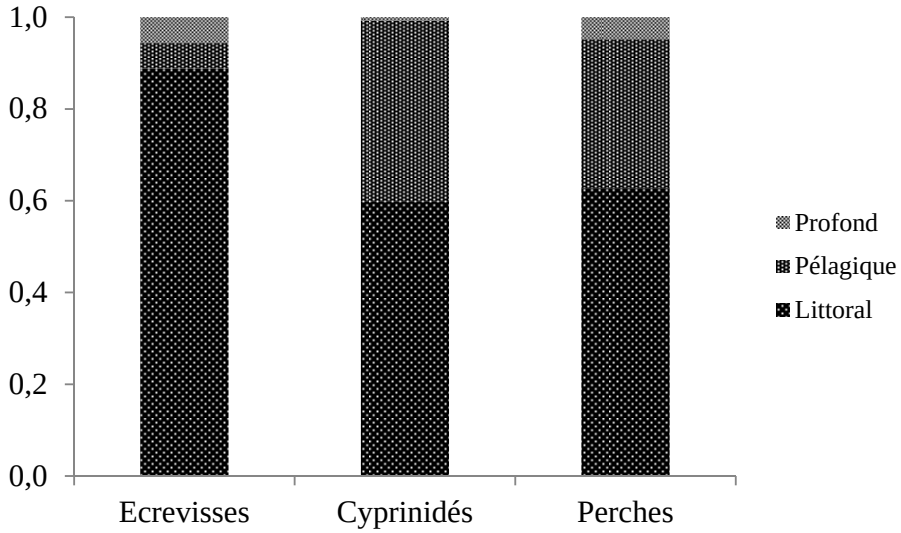


Figure III.17 – Modèle 2, proportions de carbone littoral, pélagique et profond ingérées par les consommateurs 2aires (écrevisses, Cyprinidés et perches) pour Gensac.

Pour le Gouyre, les proportions de proies consommées par le sandre sont de 0,36 (entre 0,04 et 0,61) pour les écrevisses, de 0,36 (0,03 - 0,66) pour les Cyprinidés et de 0,29 (0,08 - 0,48) pour les perches (Figure III.18.). Pour le brochet, les proportions sont de 0,49 (0,32 - 0,68) pour les écrevisses, de 0,29 (0,02 - 0,52) pour les Cyprinidés et de 0,22 (0,02 - 0,39) pour les perches (Figure III.18). Et pour la perche, elles sont de 0,56 (0,30 - 0,83) pour les écrevisses, de 0,23 (0,00 - 0,50) pour les Cyprinidés et de 0,21 (0,02 - 0,38) pour les petites perches (Figure III.18)

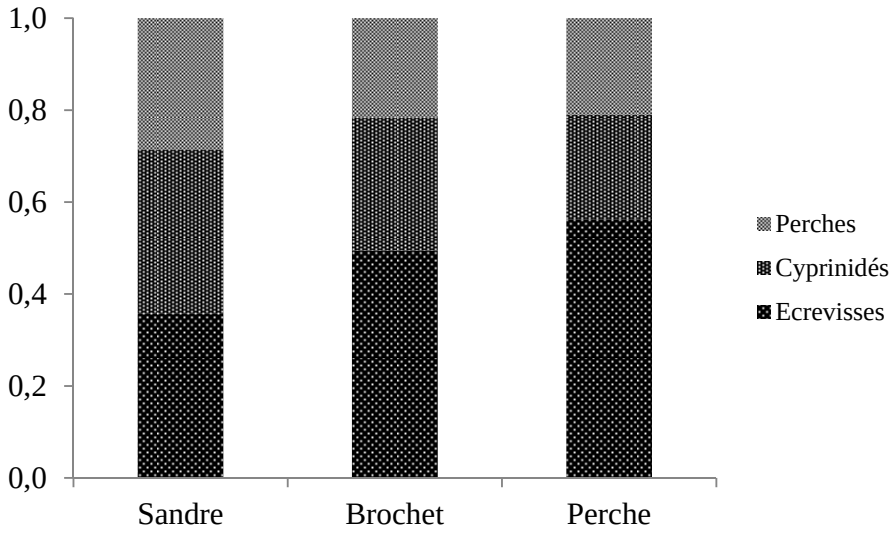


Figure III.18 – Modèle 1, proportions des proies (écrevisses, Cyprinidés et perches) consommées par les poissons top-prédateurs (sandre, brochet et perche) pour le Gouyre.

La source de carbone consommée par les proies est majoritairement la source d'origine littorale, elle représente entre 34 et 92 % du carbone total consommé. Puis il s'agit de la source de carbone d'origine pélagique (entre 4 et 29 %) et de la source profonde (entre 3 et 37 %) (Figure III.19). Seules les petites perches consomment autant des 3 sources de carbone.

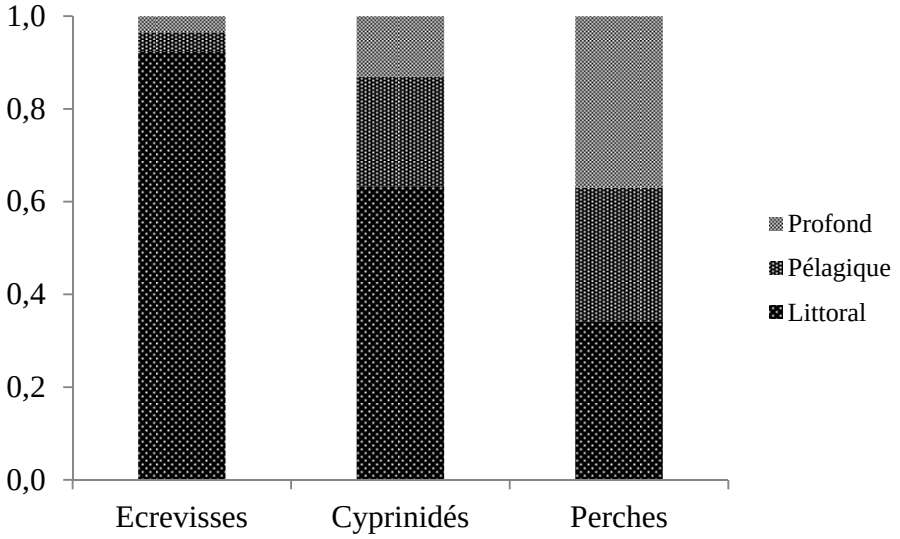


Figure III.19 – Modèle 2, proportions de carbone littoral, pélagique et profond consommées par les consommateurs 2aires (écrevisses, Cyprinidés et perches) pour le Gouyre.

Pour Fiheit, les proportions de proies consommées par le sandre sont de 0,11 (entre 0,00 et 0,29) pour les écrevisses, de 0,31 (0,00 - 0,59) pour les Cyprinidés et de 0,58 (0,28 - 0,90) pour les perches (Figure III.20). Pour la perche, elles sont de 0,21 (0,01 - 0,40) pour les écrevisses, de 0,32 (0,01 - 0,59) pour les Cyprinidés et de 0,47 (0,21 - 0,75) pour les petites perches (Figure III.20)

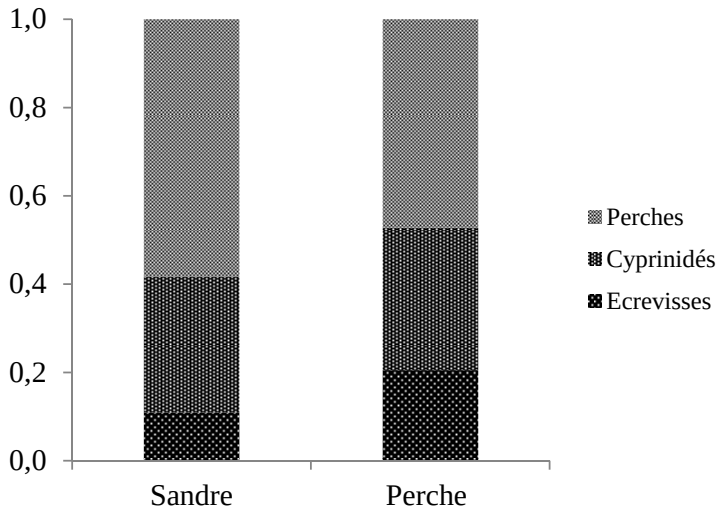


Figure III.20 – Modèle 1, proportions des proies (écrevisses, Cyprinidés et perches) consommées par les poissons top-prédateurs (sandre et perche) pour Filheit.

La source de carbone consommée par les proies est majoritairement la source d'origine littorale, entre 64 à 89 % du carbone total. Puis il s'agit de la source de carbone d'origine pélagique (entre 7 à 25 %) et enfin en dernier la source profonde (entre 4 à 11 %) (Figure III.21)

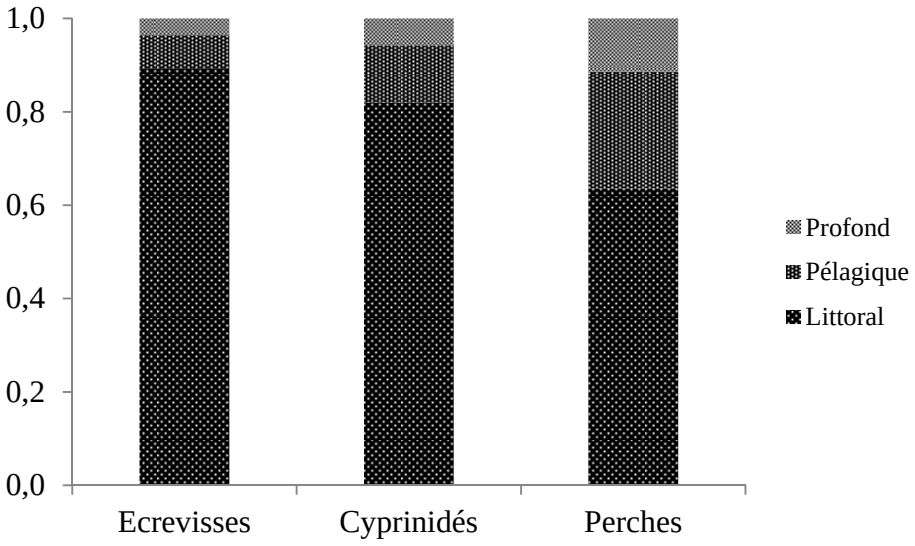


Figure III.21 – Modèle 2, proportions de carbone littoral, pélagique et profond consommées par les consommateurs 2aires (écrevisses, Cyprinidés et perches) pour Filheit.

Pour Mondély, les proportions de proies consommées par le brochet, sont de 0,54 (entre 0,30 et 0,77) pour les écrevisses, de 0,28 (0,00 - 0,53) pour les Cyprinidés et de 0,18 (0,00 - 0,39) pour les perches (Figure III.22). Pour la perche, elles sont de 0,63 (0,38 - 0,87) pour les écrevisses, de 0,25 (0,00 - 0,49) pour les Cyprinidés et de 0,13 (0,00 - 0,31) pour les petites perches (Figure III.22)

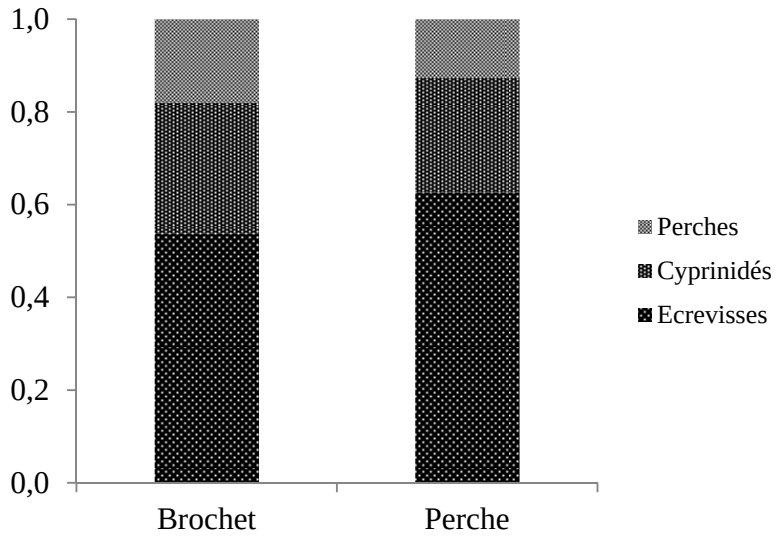


Figure III.22 – Modèle 1, proportions des proies (écrevisses, Cyprinidés et perches) consommées par les poissons top-prédateurs (brochet et perche) pour Mondély.

La source de carbone consommée par les 3 types de proies est majoritairement la source d'origine littorale, entre 65 à 75 %. Puis il s'agit de la source de carbone d'origine pélagique (entre 12 à 30 %) et enfin en dernier la source profonde (entre 5 à 17 %) (Figure III.23).

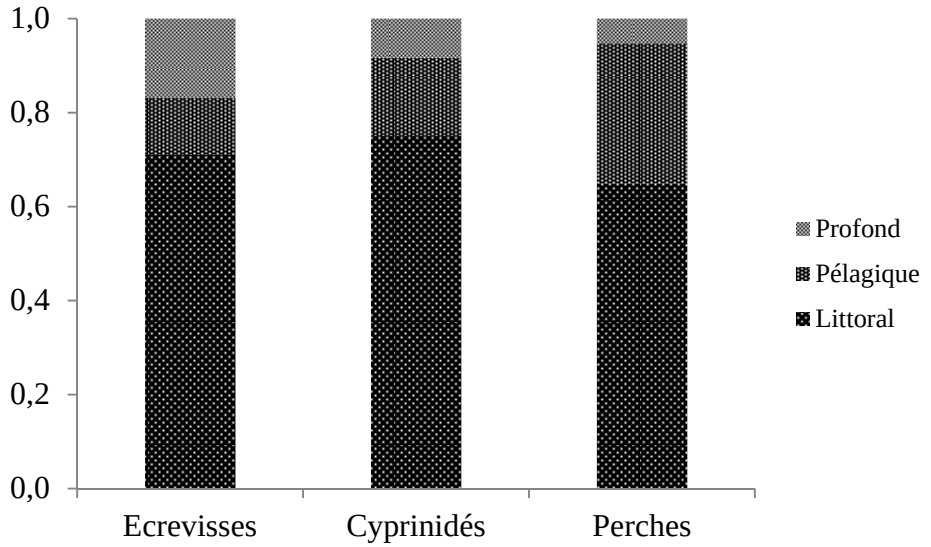


Figure III.23 – Modèle 2, proportions de carbone littoral, pélagique et profond consommées par les consommateurs 2aires (écrevisses, Cyprinidés et perches) pour Mondély.

Pour le Tolerme, les proportions de proies consommées par la perche, sont de 0,49 (0,04 - 0,94) pour les Cyprinidés et de 0,51 (0,06 - 0,96) pour les perches (Figure III.24).

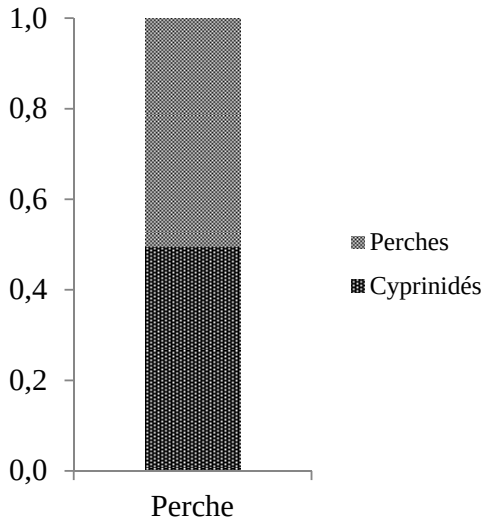


Figure III.24 – Modèle 1, proportions des proies (Cyprinidés et perches) consommées par les poissons top-prédateurs (perche) pour le Tolerme.

La source de carbone consommée par les Cyprinidés et les petites perches est majoritairement la source d'origine pélagique, entre 67 et 71 %. Puis il s'agit de la source de

carbone d'origine littorale (entre 16 et 32 %) et enfin en dernier la source profonde (entre 1 et 13 %) (Figure III.25)

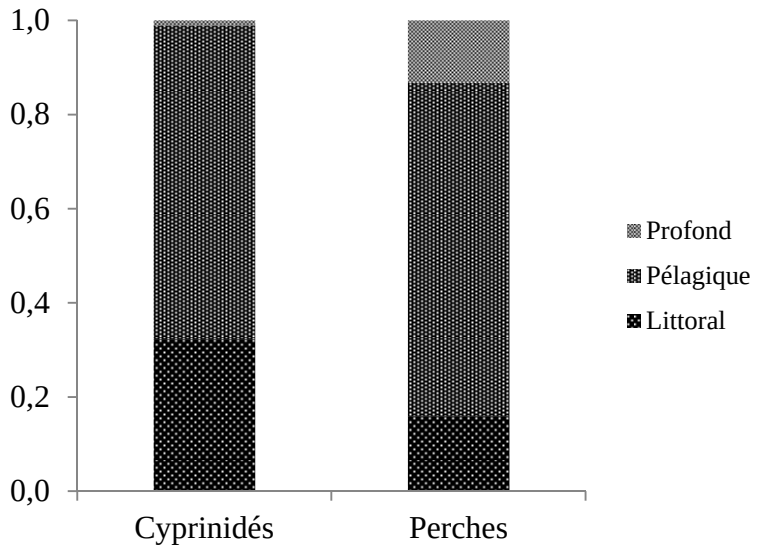


Figure III.25 – Modèle 2, proportions de carbone littoral, pélagique et profond consommées par les consommateurs 2aires (Cyprinidés et perches) pour le Tolerme.

III.2.4 Conclusions

D'après le modèle 1, concernant le régime alimentaire des poissons top-prédateurs, le sandre, à Gensac et Filheit, consomme majoritairement des poissons fourrage avec plus de 50% de perches dans son régime alimentaire. Au Gouyre, le sandre consomme également en grande partie des poissons fourrage mais avec légèrement plus de Cyprinidés que de perches (36% contre 29%). Le brochet, à Gensac au Gouyre et à Mondély, consomme majoritairement des écrevisses adultes à plus de 50%, puis des Cyprinidés et enfin des perches en moindre quantité. La perche consomme une grande quantité d'écrevisses mais aucun pattern commun aux 5 gravières ne peut vraiment être mis en évidence pour ce top-prédateur. Ce modèle 1 a permis de mieux définir le régime alimentaire des poissons top-prédateurs. Quand le sandre et le brochet sont présents dans le même système, le sandre mange surtout des perches alors que le brochet mange des écrevisses ou des Cyprinidés. Le sandre semble consommer des proies de niveau trophique supérieur à celui des proies du brochet, ce qui serait à relier à la position trophique du sandre qui est plus

élevée que celle des autres poissons top-prédateurs (ie.sandre supra prédateur dans parties 1.1 et 1.2). Le sandre et le brochet ne semblent pas présenter de recouvrement de niche trophique importante. Nos résultats mettent en évidence la coexistence de 2 espèces de top-prédateurs, une native et une introduite, qui ont des niches trophiques très proches. Nous pouvons supposer qu'au début de l'introduction du sandre, il y a eu une forte compétition pour les ressources entre les 2 espèces. Soit le sandre, par son comportement, a pris la niche trophique existante du brochet, entraînant un shift dans le régime alimentaire du brochet vers les Cyprinidés ; soit le sandre ayant le même régime alimentaire que le brochet a modifié légèrement sa niche trophique pour se nourrir de poissons de niveau trophique supérieur. Aucune série de mesures temporelles ayant été réalisée avant l'introduction du sandre dans ces gravières, nous ne pouvons pas savoir quelle hypothèse est vérifiée.

Le modèle 2 permet de connaître dans quelle proportion les 3 sources de carbone des milieux sont consommées par les consommateurs secondaires, qui sont également les proies des poissons top-prédateurs. En général, c'est le carbone d'origine littoral qui est le plus ingéré par les proies quelque soit la gravière. Ainsi le régime alimentaire des poissons top-prédateurs est soutenu par le carbone d'origine littoral pour nos 5 systèmes.

Les poissons top-prédateurs sont les liens entre les différents compartiments d'un écosystème fermé, par les mouvements qu'ils réalisent pour se nourrir et se reproduire. Les introductions de tels poissons pourraient modifier ou créer des interactions entre les compartiments et entraîner des modifications dans les flux d'énergie générés dans et entre les écosystèmes. Ces interactions aux interfaces, en présence de poissons top-prédateurs, ont été étudiées en milieu ouvert dans la partie 3.

III.3 Interactions aux interfaces

III.3.1 Contexte

Quand les poissons top-prédateurs chassent et se nourrissent aux frontières de différents écosystèmes, ils interagissent avec les flux d'énergie existants dans les milieux et peuvent même les modifier ou en créer de nouveau. Ainsi l'introduction de poissons top-

prédateurs non natifs permettrait de mettre en évidence les impacts de ces prédateurs sur les flux d'énergie et les structures trophiques en place. L'étude de ces flux d'énergie se traduit par l'estimation du régime alimentaire des poissons top-prédateurs aux frontières des écosystèmes, comme par exemple entre milieu dulçaquicole - milieu marin. Les AIS et les contenus stomacaux permettent d'évaluer dans quelles proportions les proies potentielles sont consommées par les top-prédateurs. Par exemple, les poissons d'origine marine présentent des signatures isotopiques fortement enrichies en ^{13}C, l'isotope le plus lourd du carbone (Peterson & Fry 1987, Doucett et al. 1999). Ceci permet de les différencier des poissons issus de milieu dulçaquicole. Ainsi les poissons marins migrateurs peuvent être facilement tracés au sein des réseaux trophiques dulçaquicoles grâce à leur différence de signature isotopique sur le ^{13}C. Notre étude porte sur l'impact d'un poisson top-prédateur nouvellement introduit dans les rivières du Sud-Ouest de la France : le silure glane (*Silurus glanis*). Le silure est le poisson d'eau douce le plus grand d'Europe (Stone 2007) et sa présence peut entraîner des changements importants dans les réseaux trophiques et les communautés natives des milieux où il est introduit. Ce prédateur étant d'une taille supérieure à celle de tous les autres poissons, il peut engendrer une pression de prédation nouvelle sur les prédateurs natifs. La présence du silure affecterait notamment la taille refuge des poissons natifs. Il est alors intéressant d'observer le régime alimentaire du silure aux frontières des écosystèmes, et de mettre ainsi en évidence les interactions créées.
Notre étude des interactions à l'interface milieu marin – eau douce a porté sur 2 cas : un premier basé sur la participation de poissons migrateurs marins au régime alimentaire du silure, et le second portant sur la consommation potentielle par le silure d'une espèce marine menacée.

III.3.2 Interaction trophique silure - poissons migrateurs marins

Problématique et sites d'étude

Cette étude a été réalisée sur les rivières Garonne et Tarn (Figure III.26). Les poissons anadromes migrateurs, qui viennent se reproduire en eau douce, sont considérés comme une importante source de nourriture pour les organismes d'eau douce et même une source de nutriments pour tout l'écosystème (Bilby et al. 1996, Garman & Macko 1998, Kohler

et al. 2008, MacAvoy et al. 2009). De plus ces poissons, de par leur large taille peuvent constituer une source de nourriture intéressante pour les poissons top-prédateurs d'eau douce, comme le silure. Cette étude a pour but de mesurer la participation des poissons anadromes au régime alimentaire du silure, afin de visualiser les interactions entre le milieu marin et le milieu dulçaquicole.

La Garonne est une rivière ouverte sur l'océan atlantique, ainsi les poissons anadromes migrateurs se mélangent aux nombreux poissons d'eau douce, le silure en faisant partie (Figure III.26).



Figure III.26 – Sites d'étude sur la Garonne et le Tarn.

Les espèces de poissons d'eau douce les plus abondantes sont les Cyprinidés avec l'ablette (*Alburnus alburnus*), le gardon (*Rutilus rutilus*), le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) et la brème bordelière (*Abramis bjoerkna*). Les espèces anadromes qui migrent de l'océan Atlantique à la Garonne, sont l'alose (*Alosa alosa*), le mulet à grosse tête (*Mugil cephalus*) et la lamproie marine (*Petromyzon marinus*). Le Tarn est un affluent de la Garonne et présente différents barrages qui empêchent le passage des espèces anadromes. Les espèces de poissons fourrage présentes dans la riviere Tarn sont principalement l'ablette, le gardon et la brème commune (*Abramis brama*).

Méthodes

Les échantillonnages des silures et des proies potentielles ont été réalisés par des pêcheurs amateurs pendant l'été 2007 sur la Garonne et le Tarn. Les poissons ont été mesurés (TL en mm) et des petits morceaux de muscle ont été prélevés pour les poissons fourrage. Pour les silures, seul un morceau de nageoire a été prélevé pour les analyses isotopiques avant de relâcher les poissons top-prédateurs. Parmi les poissons anadromes seule l'alose a été choisie pour les AIS car sa signature isotopique est la plus représentative des poissons d'origine marine (Deegan & Garritt 1997, MacAvoy et al. 2000, Drevnick et al. 2006, Pasquaud et al. 2008). Les signatures isotopiques obtenues par les AIS ont été corrigées par la formule de Kiljunen et al. (2006) si elles présentaient des rapports C : N trop élevés, traduisant des tissus très riches en lipides. La présence de lipides dans certains tissus, notamment dans les muscles (Alose) peut entraîner un biais dans l'évaluation de la signature isotopique. Les signatures des morceaux de nageoire des silures présentaient des rapports C : N bas et homogènes, la correction des lipides n'a pas été appliquée sur ces valeurs. Les contributions des différentes proies de la Garonne, au régime alimentaire du silure ont été calculées avec un modèle de mélange à 2 sources de Phillips et Gregg (2001, cf chapitre II). La première source regroupe toutes les proies potentielles d'eau douce (ablette, gardon, rotengle, brème), et c'est la moyenne des $\delta^{13}C$ de toutes les proies qui a été utilisée pour les calculs. La seconde source, composée des aloses (moyenne des $\delta^{13}C$), est la source marine. Le modèle donne les proportions des 2 sources consommées par le silure avec un intervalle de confiance de 95%. Le modèle étant sensible aux taux de fractionnement, 3 taux de fractionnement possibles du $\delta^{13}C$ ont été testés (0, 0,5 et 1‰).

Résultats et conclusions

Les signatures isotopiques du ^{13}C pour les aloses de la Garonne présentent clairement une signature marine avec une signature plus élevée de 5‰ par rapport aux espèces d'eau douce (Tableau III.9). La normalisation des lipides par la formule de Kiljunen et al. (2006), met en évidence une variation importante des $\delta^{13}C$ pour les aloses, avant et après la normalisation, augmentant la différence entre les signatures isotopiques du carbone pour la source marine et la source d'eau douce (différence de 8‰). La normalisation n'a

cependant pas d'effet pour les poissons d'eau douce.

Tableau III.9 – Longueur totale (TL mm) et moyennes des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (± écart-type) des différents groupes de poissons pour la Garonne et le Tarn ; $\delta^{13}C$ corrigé correspond à la valeur de $\delta^{13}C$ après normalisation des lipides.

	n	TL	δ^{13}C	δ^{15}N	C:N	δ^{13}C corrigé
La Garonne						
Silure glane	21	1522 ± 282	-19,8 ± 1,2	16,1 ± 0,7	3,2 ± 0,1	
Proies eau douce	9	131 ± 35	-24,6 ± 0,6	13,2 ± 1,1	3,2 ± 0,1	-24,2 ± 0,6
Proie marine	3	517 ± 29	-19,3 ± 0,9	10,6 ± 0,9	6,3 ± 2,1	-15,9 ± 0,7
Le Tarn						
Silure glane	22	635 ± 398	-25,2 ± 0,9	16,6 ± 0,7	3,4 ± 0,3	
Proies eau douce	24	148 ± 43	-26,3 ± 0,9	14,1 ± 0,6	3,0 ± 0,1	-26,2 ± 0,9

Les signatures isotopiques des proies d'eau douce diffèrent légèrement entre les 2 rivières. En effet les proies du Tarn ont des signatures $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ un peu plus basses que celles de la Garonne (environ 2‰ pour le C et 1‰ pour l'N). Les silures pêchés dans la Garonne ont des valeurs moyennes de $\delta^{13}C$ très enrichies en ^{13}C comparées à ceux pêchés dans le Tarn (Figure III.27). De plus les signatures $\delta^{13}C$ pour les silures de la Garonne varient sur un plus grand intervalle (6‰ environ), que pour les silures du Tarn regroupés dans un intervalle de 4‰ environ. Le silure, quelle que soit la rivière, présente des signatures isotopiques pour l'azote très nettement supérieures à celles des autres poissons, soulignant sa position au sommet du réseau trophique pour les deux milieux.

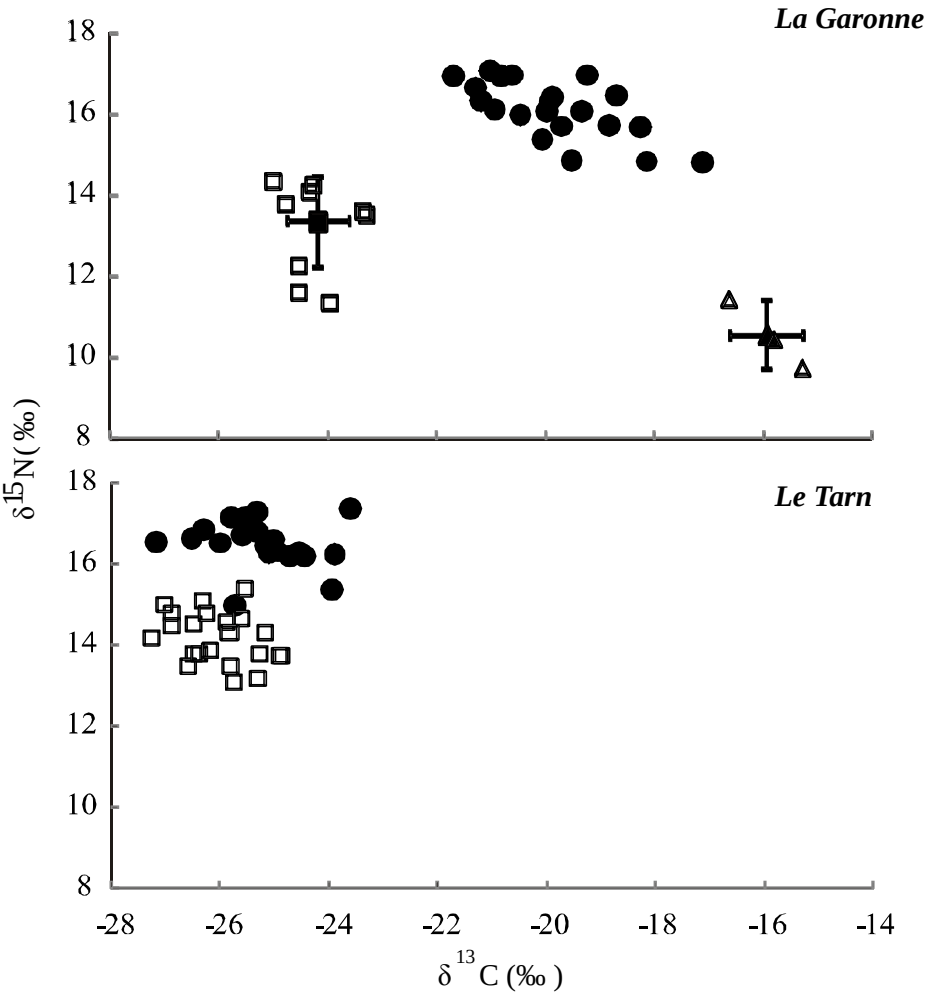


Figure III.27 – Graphiques $\delta^{15}N - \delta^{13}C$ pour le silure (individus ronds pleins) et de ses proies potentielles : les aloses (individus triangles ouverts, moyenne ±SD triangle plein) et les proies d'eau douce (individus carrés ouverts, moyenne ±SD carré plein) pour la Garonne (graphique du haut) et le Tarn (graphique du bas).

Le modèle de mélange à 2 sources a déterminé que la contribution des proies marines au régime alimentaire du silure atteignait entre 53 et 65% selon le taux de fractionnement du carbone considéré. La moitié du régime alimentaire du silure pour la Garonne semble être constituée par les proies marines. Et si on observe la Figure III.27. précédente, pour la Garonne la signature isotopique du silure se décale sur le carbone vers la droite, vers les proies marines, présentant des valeurs de $\delta^{13}C$ étalées sur un grand intervalle (8‰). Ainsi nos résultats montrent clairement que les poissons anadromes participent au régime alimentaire du silure et que le poisson top-prédateur par son écologie trophique permet

des interactions en le milieu marin et le milieu dulçaquicole, en transférant les flux de carbone et d'azote d'un milieu à l'autre.

III.3.3 Interaction trophique silure - anguille

Contexte

La 2ème partie de l'étude des interactions à l'interface milieu marin – milieu dulçaquicole, se situe en Camargue, Sud-Est de la France, et porte sur l'impact de l'introduction du silure sur une espèce en danger, l'anguille européenne (*Anguilla anguilla*). L'anguille européenne fait partie de la liste rouge de l'IUCN depuis 2008. De nombreux facteurs, comme la destruction physique de son habitat, sa surpêche ou la pollution peuvent être responsables de la chute de ses effectifs. Une autre menace pourrait être l'introduction de nouveaux prédateurs, notamment en eau douce et plus particulièrement en Camargue, tel que le silure glane. Le silure a été introduit dans le delta du Rhône en 1981-1982. D'un autre coté, les effectifs d'anguille européenne diminuent drastiquement. En Camargue, les effectifs sont très bas et le silure est soupçonné de consommer les anguilles entraînant ainsi la baisse des populations présentes. Cette étude a pour but de déterminer, à l'aide des AIS et des contenus stomacaux, si le silure consomme ou non des anguilles, et si oui, dans quelle proportion ?

Matériel et Méthodes

La zone étudiée se situe dans le delta du Rhône et plus précisément dans le canal de Fumemorte (Figure III.28). Ce canal récupère l'eau provenant de tous les canaux environnants, soit un réseau de 68 km^2. L'accès au canal de Fumemorte par l'eau saumâtre du bassin du Vaccarès est limité par une digue. Mais cette dernière est facilement franchissable par les organismes lors des mouvements de marée, il y a alors échange entre le canal et le bassin avec transfert des individus d'un milieu à l'autre.

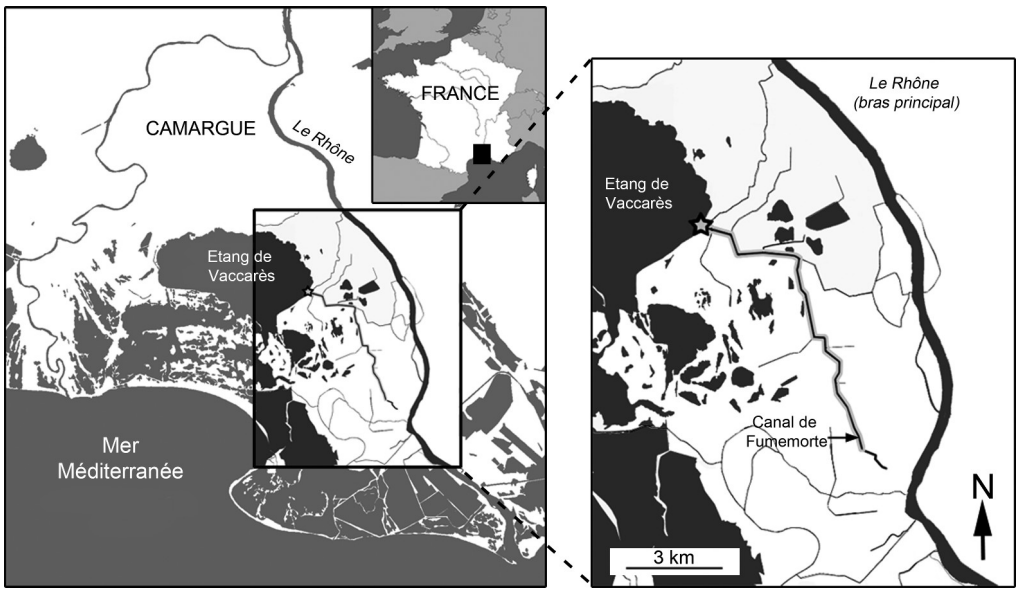


Figure III.28 – Carte de la zone étudiée : le canal de Fumemorte en Camargue.

Le canal comporte de nombreuses espèces de poissons, 16 ont été échantillonnées dans notre étude : le faux-gardon (*Pseudorasbora parva*), l'athérine (*Atherina boyeri*), le goujon (*Gobio gobio*), des juveniles de sandre (*Sander lucioperca*), l'épinoche (*Gasterosteus aculeatus*), l'ablette (*Alburnus alburnus*), la perche soleil (*Lepomis gibbosus*), le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*), les brèmes (*Abramis brama* et *Blicca bjoernka*), la carpe commune (*Cyprinus carpio*), le carassin argenté (*Carassisus gibelio*), les mulets (*Liza ramada* et *Mugil cephalus*), l'anguille (*Anguilla anguilla*) et le silure glane (*Silurus glanis*) qui a été observé pour la première fois en 1990 dans le canal. Les invertébrés (gammares, écrevisses *Procambarus clarkii*) et les poissons ont été échantillonnés en mars, avril et mai 2009. Quatre-vingt deux silures, 66 poissons et des invertébrés ont été attrapés à l'aide de filets maillants et de pièges à poissons (notamment pour les anguilles). Après avoir mesuré les individus (TL mm), des morceaux de muscle ont été prélevés et utilisés pour les AIS. De plus, 134 silures supplémentaires (individus $>$ 500 mm = prédateurs potentiels des anguilles) ont été capturés et leur contenus stomacaux analysés afin d'obtenir le pourcentage d'occurrence des différentes familles de proies présentes dans les estomacs des silures. Le réseau trophique du canal est décrit à l'aide d'un graphique $\delta^{15}N - \delta^{13}C$. Afin de mettre en évidence un éventuel shift ontogénique dans le régime alimentaire du silure, les graphiques $\delta^{15}N - TL$ (mm) et $\delta^{13}C - TL$ (mm) ont été réalisés et les relations

entre la taille et les signatures isotopiques ont été calculées. Les positions trophiques (TP) de toutes les espèces sont calculées d'après la formule de Vander Zanden et al. (1997 ; cf chapitre II). Les 82 silures ont été regroupés en 3 classes de tailles selon leur stade de développement. Les individus de TL $<$ 200 mm correspondent aux silures 0+ et 1+. Ceux compris entre 200 et 500 mm de TL sont les individus immatures et les silures avec une TL $>$ 500 mm constituent la classe des adultes. Seuls les individus de la dernière classe sont considérés comme assez grands pour consommer des anguilles. Un modèle de mélange (SIAR cf partie III.2) a été réalisé pour estimer le régime alimentaire des silures et connaître la participation des différentes proies à l'écologie trophique du top-prédateur. D'après les informations obtenues avec les contenus stomacaux des gros silures, 3 groupes de proies ont été formés : les écrevisses adultes, les poissons d'eau douce (faux-gardons, athérines, ablettes, perches soleil, brèmes, carpes communes et carassins argentés) et les poissons marins (anguilles, mulets). Les taux de fractionnement sont les mêmes que ceux utilisés précédemment : 0,5 ‰ ± 0,2 pour le carbone $\delta^{13}C$ et 3 ‰ ± 0,5 pour l'azote $\delta^{15}N$.

Résultats et conclusion

Le graphique $\delta^{15}N - \delta^{13}C$ décrit le réseau trophique étudié (Figure III.29). Les différences d'origine des organismes (marine vs dulçaquicole) sont bien marquées et visibles. Les espèces marines ont des signatures isotopiques pour le carbone enrichies en isotope lourd (^{13}C) autour de - 15 ‰, alors que les organismes dulçaquicoles présentent des $\delta^{13}C$ entre - 34 ‰ et - 22 ‰. Certains petits silures se nourrissent principalement d'invertébrés (gammares, écrevisses juvéniles) avec des $\delta^{13}C$ entre - 31 et - 28 ‰ et des $\delta^{15}N$ entre 10 et 12 ‰. Les autres individus plus grands et plus âgés mangent des écrevisses adultes et/ou sont déjà piscivores et présentent des $\delta^{13}C$ entre - 27 et - 26 ‰ et des $\delta^{15}N$ entre 12,5 et 14 ‰. Bien que la taille des silures ne soit pas reliée fortement au $\delta^{13}C$, ni au $\delta^{15}N$, il existe des différences significatives entre les signatures isotopiques des silures en fonction des 3 classes de taille. Si les différences entre les classes des petits et moyens restent faibles (t-test, df= 48, P = 0,16 pour $\delta^{13}C$, P = 0,06 pour $\delta^{15}N$), les différences sont significatives entre les classes des petits et des gros (t-test, df=54, P $<$ 0,001 pour $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) et entre les classes des moyens et des gros individus (t-test, df=56, P $<$

0,001 pour $\delta^{13}C$, P $<$ 0,01 pour $\delta^{15}N$).

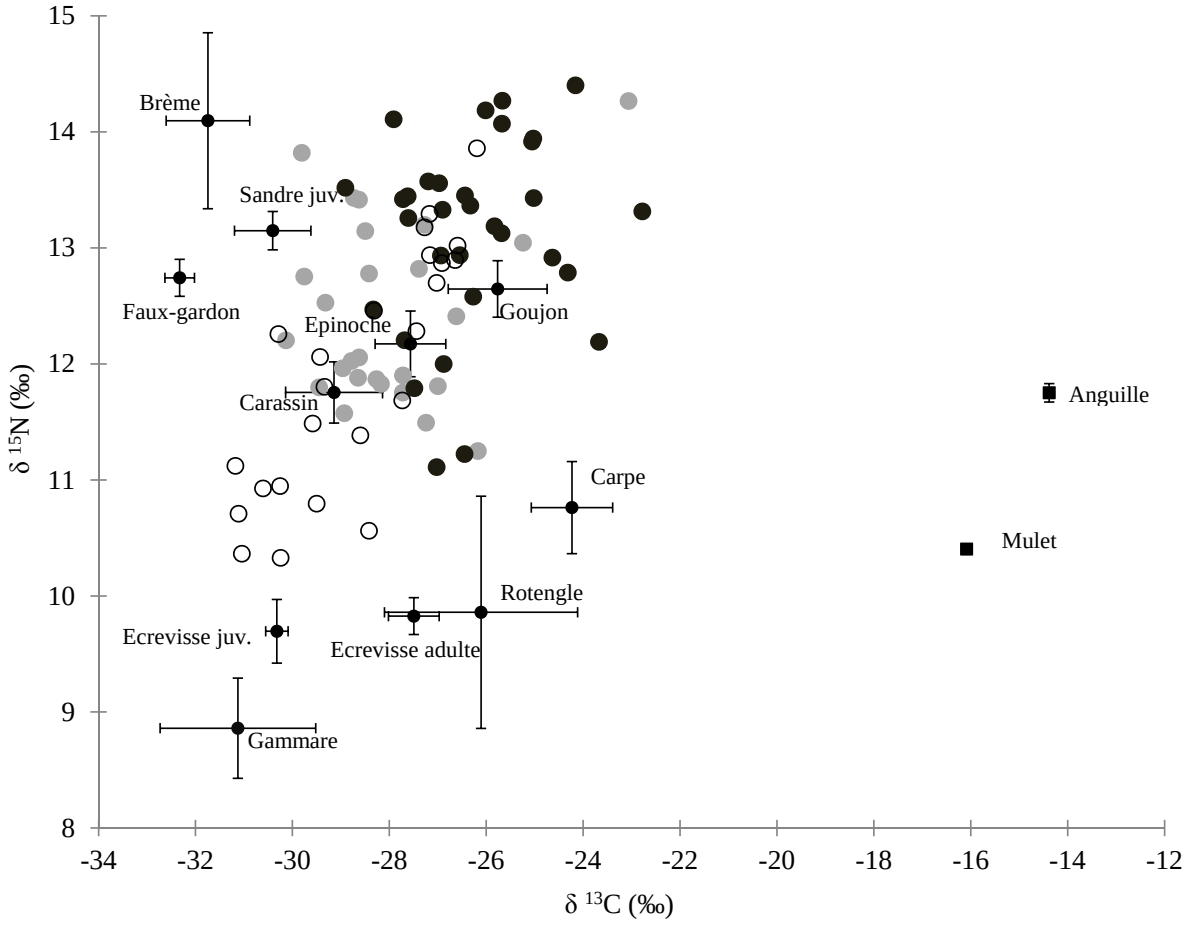


Figure III.29 – Graphique $\delta^{15}N - \delta^{13}C$ du réseau trophique du canal de Fumemorte avec les valeurs isotopiques moyennes (±SE) pour le carbone et l'azote des proies. Pour le silure, les valeurs individuelles sont représentées selon la classe de taille : petits individus (ronds blancs), individus moyens (ronds gris) et gros silures (ronds noirs).

Les positions trophiques calculées (Tableau III.10) montrent la même tendance. Les TPs sont significativement différentes entre les classes petits et gros silures (t-test entre les TPs, df=54, P $<$ 0,001) et entre les classes moyens et gros individus (t-test entre les TP, df=56, P $<$ 0,01)

Tableau III.10 – TL (mm), minimum et maximun des tailles et positions trophiques moyennes (± erreur standard) pour le silure globalement et par classe de taille, et pour les autres espèces.

Espèce	n	TL	min-max TL	TP
Gammare	4	-	-	2
Ecrevisse juvenile	3	-	-	2,28 ± 0,1
Ecrevisse adulte	3	-	-	2,32 ± 0,1
Faux-gardon	4	40	40	3,26 ± 0,1
Athérine	2	55	55	3,13 ± 0,1
Goujon	5	70 ± 5	50-80	3,28 ± 0,1
Sandre juvenile	5	99 ± 49	50-293	3,43 ± 0,1
Epinoche	4	50 ± 4	40-55	3,10 ± 0,1
Ablette	5	102 ± 11	65-128	2,97 ± 0,1
Perche soleil	5	94 ± 12	63-130	3,53 ± 0,2
Rotengle	5	154 ± 15	120-195	2,33 ± 0,3
Brème	5	116 ± 17	80-159	3,75 ± 0,3
Carpe	5	120 ± 37	30-205	2,63 ± 0,1
Poisson rouge	4	231 ± 37	175-340	2,96 ± 0,1
Mulet	5	175 ± 4	159-183	-
Anguille	12	435 ± 36	195-590	-
Silure glane	82	433 ± 35	60-1625	3,23 ± 0,0
petits individus	24	131 ± 8	60-184	2,99 ± 0,1
moyens individus	26	279 ± 17	202-492	3,19 ± 0,1
gros individus	32	785 ± 35	511-1625	3,42 ± 0,1

Contrairement à ce qu'ont rapporté Wysujack & Mehner (2005), aucune anguille n'a été trouvée dans les contenus stomacaux des 134 gros silures étudiés. Sur les 134 silures, seuls 58 individus présentaient un contenu digestif, avec dans ces contenus 79% d'écrevisses (Tableau III.11). Les mulets, faux-gardons et grenouilles sont les deuxièmes types de proies les plus consommées avec 7% et 5% des occurrences.

Tableau III.11 – Fréquence des occurrences des proies présentes dans les contenus stomacaux des 134 gros silures (TL > 500 mm) étudiés, 58/134 contenus stomacaux non vides.

Groupe	Espèce	Fréquence (%)
Mammifères	*Rattus* sp.	2
Amphibiens	*Rana* spp.	5
Crustacés	*Procambarus clarkii*	79
Poissons	*Abramis brama*	3
	Atherina boyeri	3
	Pseudorasbora parva	5
	Blicca bjoerkna	2
	Alburnus alburnus	3
	Cyprinus carpio	3
	Carassius gibelio	3
	Lepomis gibbosus	2
	Ameiurus melas	2
	Liza ramada	7
	Poissons non-identifiés	9

Les résultats apportés par le modèle de mélange (SIAR) confirment les informations des contenus stomacaux (Figure III.30). En effet le silure se nourrit en majorité d'écrevisses (moyenne de 85%) qui constituent entre 74 et 95% de son régime alimentaire puis viennent les poissons d'eau douce (moyenne de 10%) entre 0 et 20% et finalement les poissons marins (moyenne de 5%) entre 0 et 8,5%.

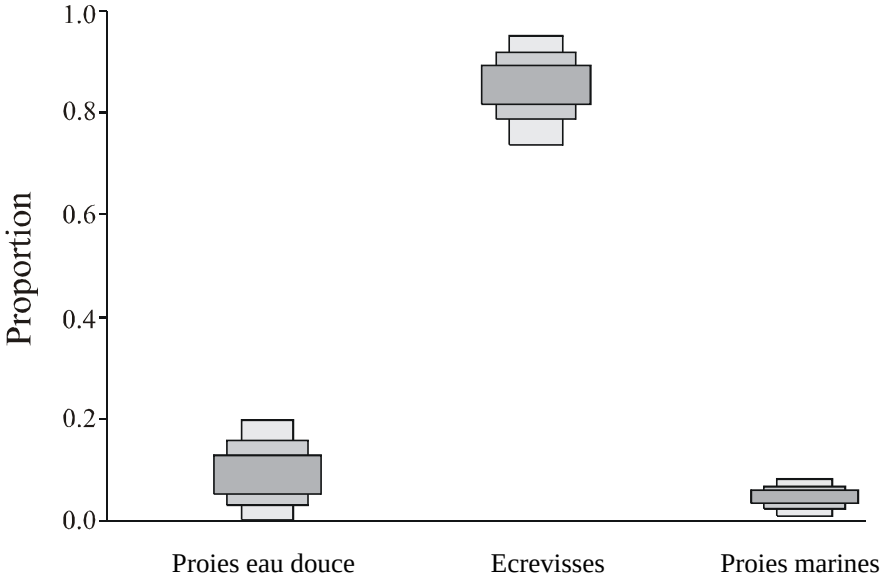


Figure III.30 – Proportions des différents groupes de proies (proies eau douce, écrevisses et proies marines) participant au régime alimentaire du silure.

Sur ces 5% de poissons marins consommés, c'est surtout le mulet qui serait mangé par le silure selon les contenus stomacaux. De plus, si on observe les signatures isotopiques en carbone des poissons marins sur la Figure III.29, elles sont trop décalées vers la droite de l'axe du carbone pour pouvoir considérer les poissons marins et surtout l'anguille comme une proie participant au régime alimentaire du silure. Le spectre alimentaire du silure semble assez large mais il est uniquement basé sur les ressources en milieu dulçaquicole. Le silure, d'après nos résultats, ne consomme pas d'anguille. Ainsi le silure n'a pas d'impact direct sur les populations d'anguille en Camargue que ce soit par pression de prédation ou par compétition pour les niches trophiques. Les interactions à l'interface milieu marin – milieu aquatique ne semblent pas modifiées par le silure au niveau des flux d'énergie trophique.

Ainsi le silure est un poisson top-prédateur avec un large spectre d'utilisation des ressources dans les milieux, beaucoup plus grand que celui des autres top-prédateurs (Copp et al. 2005b). Il s'agit d'un poisson omnivore opportuniste, qui en plus de consommer des proies d'origine marine, semblerait pouvoir manger des proies terrestres. En effet des os de petits mammifères (ragondins) et des plumes de pigeons ont été retrouvés dans les contenus stomacaux du silure. Syvaranta et al. (2010) ont également montré que les

plus gros individus de *Silurus glanis* consommaient des proies terrestres, créant ainsi des relations entre le milieu terrestre et le milieu aquatique.

Toutes ces études montrent l'intérêt de connaître l'écologie trophique des poissons top-prédateurs introduits et de mieux appréhender leurs impacts directs ou indirects (Strayer 2010) sur le milieu récepteur pour developper des plans de gestion adaptés à la conservation des espèces, certaines étant en danger (alose, brochet).

Chapitre IV

Discrimination de populations natives et introduites à l'aide des otolithes, application à un top-prédateur menacé : le brochet (*Esox lucius*)

IV.1 Introduction

En France, le brochet (*Esox lucius*) est une espèce de poisson d'eau douce en danger, figurant sur la liste rouge de l'IUCN depuis 2009. Afin d'essayer de préserver cette espèce tout en répondant à la demande halieutique, des individus sont élevés en pisciculture dans des conditions quasi-naturelles (pas d'apport de nourriture extérieure comme des granulés) puis relâchés dans les milieux naturels pour soutenir les populations existantes. Les proportions de poissons introduits qui soutiennent et s'intègrent à la population native restent cependant inconnues. Les poissons de pisciculture et les poissons sauvages ayant des régimes alimentaires proches, l'analyse des isotopes stables ne permet pas de distinguer les deux stocks. De même une approche génétique n'est pas envisageable car il n'existe pas de données génétiques concernant nos populations natives de brochet.
Les otolithes sont des concrétions calcaires localisées dans le labyrinthe membraneux de l'oreille interne des poissons (Figure IV.1). Il existe 3 paires différentes d'otolithes chez les poissons : les sagittas qui sont les otolithes les plus gros chez les poissons non ostariophyses (c'est le cas du brochet), les astericus (otolithes les plus gros chez les poissons ostariophyses, par exemple les Siluriformes ou les Cypriniformes) et les lapillus.

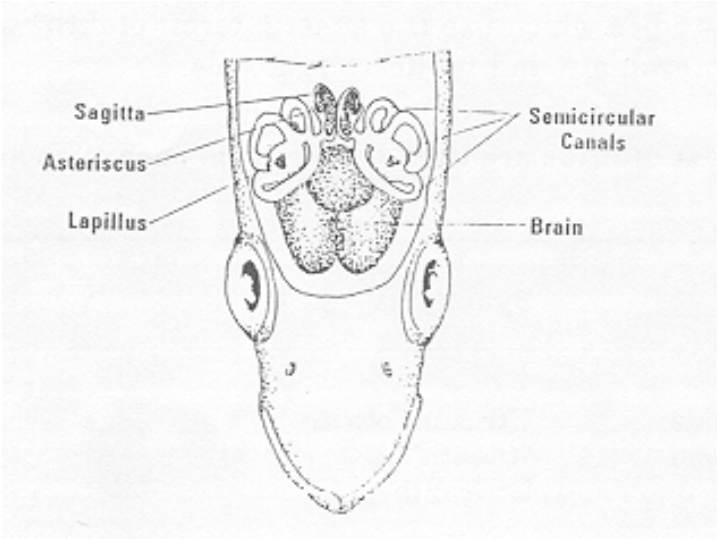


Figure IV.1 – Vue dorsale de l'appareil vestibulaire d'un poisson téléostéen classique (extrait de Secor et al., 1989) avec les 3 paires d'otolithes localisées.

Ces pièces calcifiées participent à la réception des stimuli dus aux accélérations angulaires, à la gravité et aux sons. Les otolithes se forment par des dépôts carbonatés périodiques et successifs formant des microstructures. Ils sont composés principalement de carbonates de calcium ($CaCO_3$) sous la forme de cristaux d'aragonite précipités dans une matrice protéique (Melancon et al. 2009). Pendant leur croissance, les otolithes incorporent de nombreux éléments traces soit par substitution du calcium (Ca) par des cations de taille et de charge similaire (e.g. le strontium Sr), soit par co-précipitation (e.g. Mg, Li, Ba). Les éléments tels que le Na, Cl, Zn et K peuvent également être absorbés dans les espaces interstitiels du cristal. Ces éléments traces, qui représentent moins de 1% du poids de l'otolithe (Campana 1999), proviennent de l'environnement dans lequel évolue le poisson. Ils sont incorporés principalement à partir de l'eau, de façon moindre à partir de la nourriture. Les éléments chimiques franchissent plusieurs barrières biologiques dans le poisson (branchie, plasma, endolymphe) avant de s'incorporer à l'otolithe. Ainsi la composition chimique élémentaire des otolithes peut constituer un traceur puissant des masses d'eaux traversées par les poissons et permet de déterminer, rétrospectivement, l'histoire environnementale des individus. Le noyau des otolithes présente des concentrations élémentaires correspondant à la signature chimique du milieu de naissance des poissons. Alors que celles du bord de l'otolithe constituent la signature chimique du milieu

de capture. La réalisation de mesures le long de transects, partant du noyau vers le bord de l'otolithe, permet de suivre les signatures chimiques de l'environnement du poisson et de les reconstruire au cours de sa vie. Ainsi ces variations chimiques environnementales, enregistrées par les otolithes, se traduisent par des formes et/ou des compositions chimiques des otolithes variables au cours de la vie des poissons. D'où l'utilisation de la forme des otolithes et de leurs signatures chimiques comme enregistreur du milieu de vie (De Pontual & Geffen 2002).

La forme des otolithes ainsi que les signatures chimiques spécifiques au sein des otolithes ont été étudiées et utilisées pour discriminer des stocks de poissons marins ou estuariens (Campana & Casselman 1993, Campana et al. 1994, Thresher 1999, Campana et al. 2000, Gillanders 2002, McCulloch et al. 2005, Stransky 2005, Tracey et al. 2006, Morat et al. 2008). La chimie des otolithes semble cependant moins souvent utilisée en eau douce (Bickford & Hannigan 2005, Munro et al. 2005, Whitledge 2009, Pangle et al. 2010, Zeigler & Whitledge 2011). Cela peut être dû à une plus faible variation des caractéristiques chimiques de l'eau douce par rapport au milieu marin, qui est alors difficilement mesurable. Dans cette étude, nous avons d'abord testé l'utilisation de la forme des otolithes dans la discrimination de 2 stocks d'un poisson d'eau douce, le brochet, provenant de 2 pisciculturesdifférentes. Ensuite nous avons utilisé la chimie des otolithes pour discriminer les 2 mêmes stocks de brochet provenant des 2 pisciculturesdifférentes, avant d'appliquer la chimie des otolithes à la possibilité de distinguer les individus introduits des individus natifs présents dans le milieu naturel. Notre but était d'estimer la proportion de poissons introduits contribuant à la population native.

IV.2 Matériel et méthodes

IV.2.1 Prélèvement des otolithes

La collecte de têtes de brochet et l'extraction des otolithes (sagitta) ont été réalisées en novembre 2009. L'échantillonnage est constitué de 20 individus par pisciculture, l'une située dans l'Est de la France (les Dombes), et l'autre dans le Sud-Ouest de la France (Montech).

Pour l'étude des signatures chimiques des otolithes, nous avons ajouté 6 paires d'otolithes supplémentaires provenant de poissons pêchés directement dans le Lot, par des pécheurs amateurs. Les poissons qui sont introduits régulièrement dans le Lot ne proviennent que d'une seule pisciculture, celle des Dombes.

Les otolithes sont extraits à l'aide de pince en plastique afin d'éviter une contamination métallique. Sous une hotte à flux laminaire afin de garantir un environnement propre (éviter les pollutions), les otolithes sont nettoyés à l'eau milli-Q (18.3 Ω), mis dans un bain à ultrasons pendant 5 minutes pour enlever le reste de matière organique puis rincés 2 fois à l'eau milli-Q (18.3 Ω). Les otolithes sont séchés sous flux laminaire et stockés par paire dans des tubes Eppendorf® numérotés et préalablement nettoyés à l'acide nitrique (HNO_3) 10%.

IV.2.2 Etude de forme des otolithes

L'analyse de forme des otolithes a été réalisée au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (collaboration avec T. Robinet) en décembre 2009 afin d'essayer de différencier ces 2 populations. Les 40 paires d'otolithes ont été photographiées à l'aide d'une caméra (grossissement $\times 10$ à $\times 70$) montée sur une loupe binoculaire (Olympus D20) reliée à un ordinateur et au logiciel de traitement associé (Olympus) en conditions de lumière naturelle et en condition de lumière surexposée afin de ne visualiser que le contour de l'otolithe (Figure IV.2).

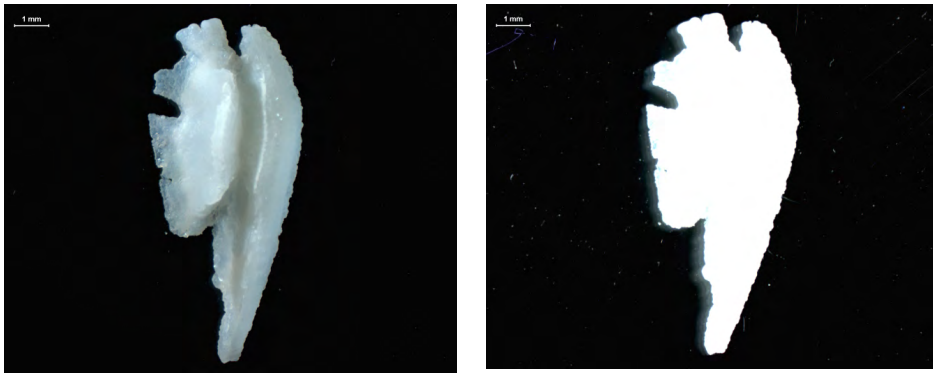


Figure IV.2 – Photos d'un otolithe gauche en lumière normale (photo de gauche) et en lumière surexposée (photo de droite).

Les photos surexposées sont ensuite traitées par un logiciel, SHAPE ver.1.3., pour déterminer le contour des otolithes (Iwata & Ukai 2002) et obtenir leurs coordonnées selon les Harmoniques de Fourier. La méthode consiste en la décomposition du contour d'un otolithe en somme d'ellipses, appelées « harmoniques elliptiques ». Chaque harmonique va décrire le contour de l'otolithe, plus il y a d'harmoniques plus la description du contour sera précise (Figure IV.3).

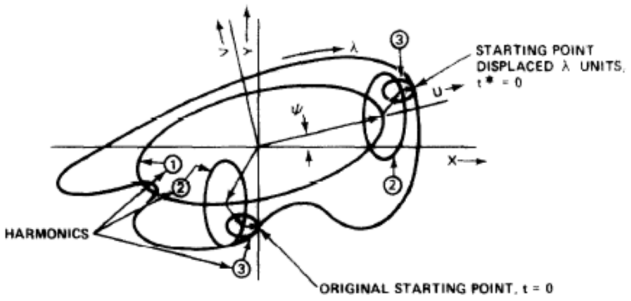


Figure IV.3 – Utilisation des harmoniques de Fourier pour décrire le contour d'un objet (Kuhl & Giardina 1982).

En général, on choisit entre 16 et 20 harmoniques pour décrire un otolithe. Ici, 19 harmoniques, caractérisées par 4 variables chacune, (au total 76 variables descriptives) ont été nécessaires pour décrire avec précision le contour des otolithes de brochet. Les variables obtenues consistent en 76 descripteurs elliptiques par otolithe. La distribution des otolithes selon ces 76 variables (utilisées directement sans transformation) a été étudiée grâce à une ACP (Statistica v.8).

IV.2.3 Etude des signatures chimiques des otolithes

La composition en éléments traces des otolithes est mesurée grâce à un spectromètre de masse à torche plasma couplé à une ablation laser (Laser Ablation & Inductived Coupled Plasma Mass Spectrometry) ou LA-ICP-MS pour des échantillons solides. Il s'agit d'un Cetac LSX-213 213 nm Nd :YAG laser, ultra-pure He purge gaz ; Perkin Elmer DRC II ICP-MS. Les mesures réalisées sur les otolithes, dans cette étude, ont été faites au sein du laboratoire Geomed avec l'équipe Environmental, Coastal & Ocean Sciences (EEOS)

à l'université du Massachusetts de Boston dans le cadre d'une collaboration avec R. Hannigan et E. Wilcox-Freeburg.

Principe des mesures au LA-ICP-MS : les échantillons solides sont brûlés en surface par le faisceau laser qui dégage des éléments sous forme d'aérosols, lesquels sont alors véhiculés par un courant d'Argon (Ar) (Figure IV.4). Ces aérosols d'échantillon pénètrent ensuite dans une torche à plasma d'Argon et sont vaporisés, dissociés, atomisés et ionisés sous l'effet de la température très élevée (5000 à 10000°K). Les ions sont ensuite transférés de la torche vers le spectromètre de masse quadripolaire. Le principe du spectromètre est basé sur la séparation des éléments en fonction de leur charge et de leur masse. Les ions ayant le rapport masse/charge désiré sont ensuite transmis au détecteur. Le signal se traduit en nombre de coups (nombre d'impulsions) par seconde. Une interface informatique assure le transfert des données afin qu'elles soient traitées. Les résultats, en coups par secondes, sont ensuite convertis en concentrations grâce à plusieurs standards : un standard interne, dont la concentration dans l'échantillon est connue et sert à corriger la dérive de l'appareil (en général le calcium interne de l'otolithe, présent de manière fixe à environ 40 %), et une série de standards externes (MACS-1, MACS-3, Nist 610, Nist 612) permet d'obtenir des courbes de calibration pour les éléments mesurés. En plus des standards internes et externes, des blancs sont analysés à l'ICP-MS afin de mesurer le bruit de fond de l'appareil et donc le seuil de détectabilité des éléments dans les échantillons.

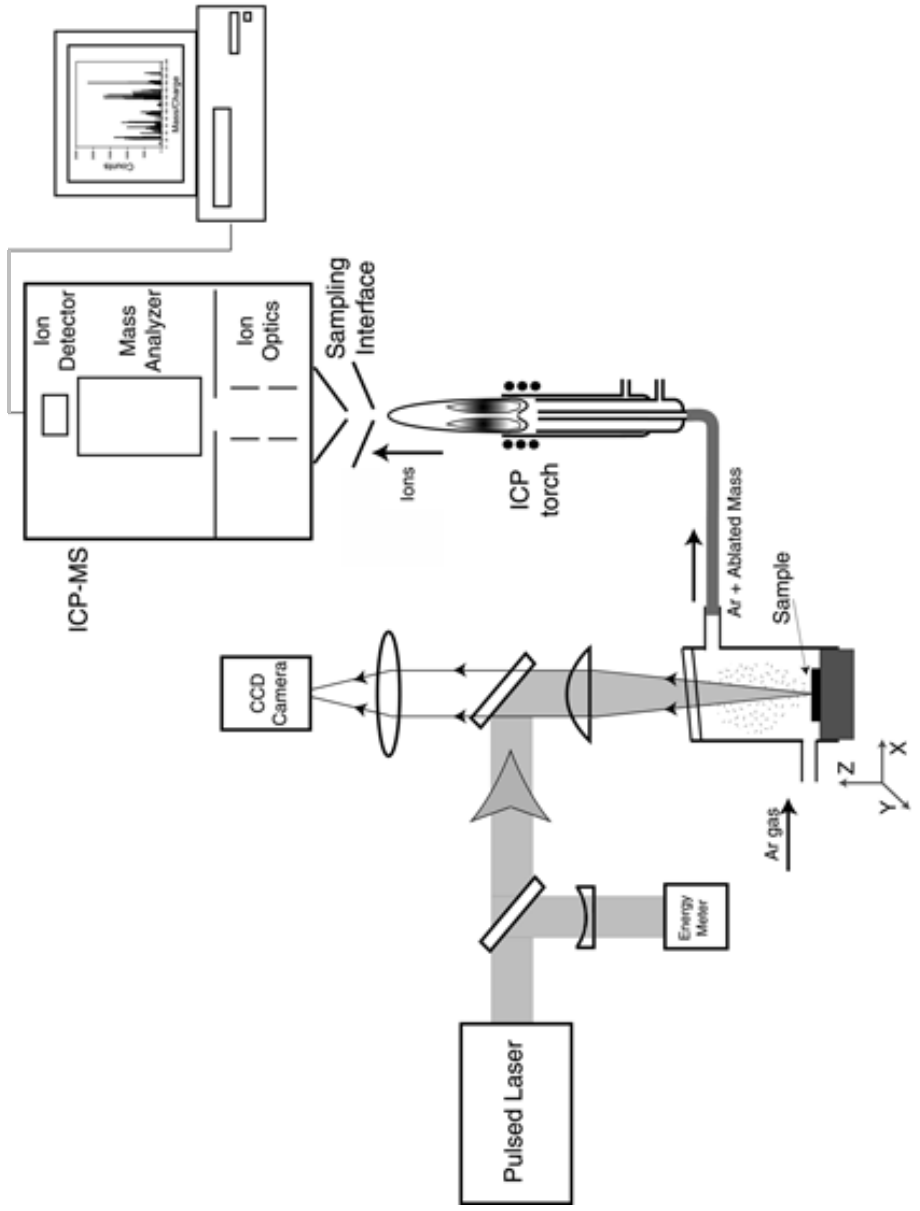


Figure IV.4 – Schéma du principe de fonctionnement d'un LA-ICP-MS.

Les analyses LA-ICP-MS nécessitent une préparation particulière des otolithes, qui consiste en différentes étapes. Tout d'abord les otolithes entiers sont inclus dans de la résine CrystalBond®. Puis les coupes transversales des otolithes comprenant la partie centrale (ou noyau) sont réalisées à la scie à eau, à lame diamantée et directement sur l'otolithe inclus dans la résine CrystalBond®. Les préparations, montées sur lame, sont poncées à la main avec des disques de différents grains (400µm et 600µm) et une vérification de l'épaisseur des coupes est effectuée au microscope. Cette préparation des

échantillons est nécessaire pour d'obtenir des coupes d'otolithes assez fines (environ 300 µm) et lisibles pour les analyses ICP-MS.

Les coupes d'otolithes, montées sur lame de verre, sont ensuite introduites une par une dans la chambre de mesure de l'ICP-MS afin de quantifier les concentrations de 23 éléments chimiques au sein des otolithes. L'utilisation de 2 standards externes (U.S. Geological Survey MACS-1 & MACS-3), analysés tous les 10 échantillons, permet de vérifier les mesures faites par l'instrument (détection d'une possible dérive). Le signal obtenu pour chaque échantillon (coups par seconde) est traité et intégré grâce au logiciel Geopro 07 (Cetac Technologies, Inc.) afin d'obtenir des concentrations en parties par million (ppm). Ces concentrations sont généralement utilisées dans le calcul de ratios « élément chimique » par rapport au calcium interne (ici ^{46}Ca) présent dans les otolithes, ce qui permet de standardiser toutes les concentrations des éléments chimiques par rapport à un même élément ubiquiste. Les ratios « [élément]/[Ca] » peuvent être, lors des analyses statistiques, utilisés directement sous cette forme (sans unité, avec des valeurs entre 10^{-7} et 10^{-5}) ou rapportés en concentration molaire par rapport au calcium, donnant ainsi une unité en « µmol élément / mole de Ca ». Sur l'ensemble des éléments chimiques mesurés, seuls 7 ont donné des concentrations chimiques exploitables (Mg, Mn, Co, Cu, Zn, Sr et Ba) lors des analyses.

Pour les poissons issus de pisciculture : 3 ablations laser de 100µm de diamètre chacune, avec une fréquence de 10 Hertz et un niveau d'énergie de 70%, ont été réalisées au niveau du noyau de chaque otolithe afin de caractériser la composition chimique des signatures natales de tous les individus. Les ratios Mg/Ca, Mn/Ca, Co/Ca, Cu/Ca, Zn/Ca, Sr/Ca et Ba/Ca ainsi obtenus, ont été utilisés dans des analyses statistiques, tels que ANOVA à 1 facteur, analyse discriminante, ACP, création de fonction quadratique discriminante (FQD), afin de différencier les 2 stocks de poissons provenant des 2 piscicultures.

Pour les poissons du Lot : la composition chimique des otolithes a été mesurée le long d'un transect partant du noyau (signature natale) jusqu'au bord de l'otolithe (signature du milieu de capture) avec une vitesse de laser pour le scan de 10µm/s, 1 fréquence de 10 Hertz, un spot de 50µm de diamètre et un niveau d'énergie de 75%. Les profils obtenus permettent de faire des hypothèses sur les schémas de migration/introduction des poissons capturés dans le milieu sauvage et de voir des potentiels changements de milieu. Les

concentrations mesurées sur les transects sont traitées et utilisées dans diverses analyses (ANOVA à 1 facteur, graphiques profils) pour essayer de reconstituer l'histoire de vie du poisson de son lieu de naissance à son lieu de capture. La comparaison et la classification des données natales des poissons sauvages par rapport aux données des poissons de pisciculture sont réalisées grâce à la FQD crée précédemment.

Les distributions des données obtenues ne sont pas normales (test de Shapiro-Wilk pour les distributions des ratios Mg/Ca, Mn/Ca, Co/Ca, Sr/Ca et Ba/Ca, $P < 0{,}05$). Les données ont été transformées et les distributions normalisées par l'utilisation du log normal. Toutes les analyses statistiques suivantes sont faites à partir des valeurs log normées des rapports molaires « élément/Ca ». Exception faite, pour une question de lisibilité, sur les boites à moustaches présentées. Ce sont les ratios molaires (concentrations) qui sont présentés et non les ratios log normés, afin que les comparaisons entre les sites soient plus aisées.

IV.3 Résultats

IV.3.1 Forme des otolithes

La forme des otolithes n'est pas significativement différente (Figure IV.5), et ne permet pas de séparer les deux stocks provenant des 2 pisciculture. Les otolithes sont séparés en deux groupes : droit et gauche (ACP, le facteur 1, otolithe droit ou gauche, explique 74% de la variance) mais ils ne sont pas regroupés selon leur pisciculture d'origine. Même si cette étude préliminaire ne nous a pas permis de discriminer les 2 stocks de poissons, cela a montré que les otolithes de brochet ne présentaient pas une forme particulière selon l'origine de leur milieu de vie.

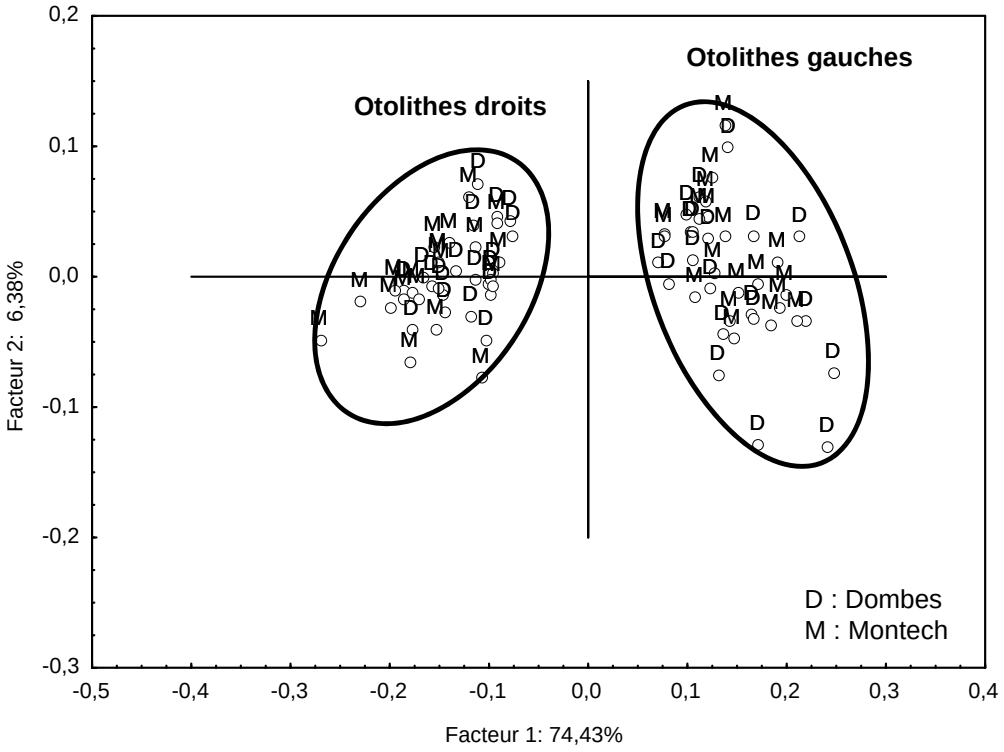


Figure IV.5 – ACP des facteurs descriptifs de forme (facteurs elliptiques de Fourier) des otolithes provenant des 2 pisciculture.

IV.3.2 Signatures chimiques des otolithes

Au sein des poissons de pisciculture, il semble exister des différences dans la chimie des noyaux des otolithes (Figure IV.6) selon l'aire géographique où les brochets ont été élevés : la pisciculture des Dombes (Est) ou celle de Montech (Sud-Ouest).

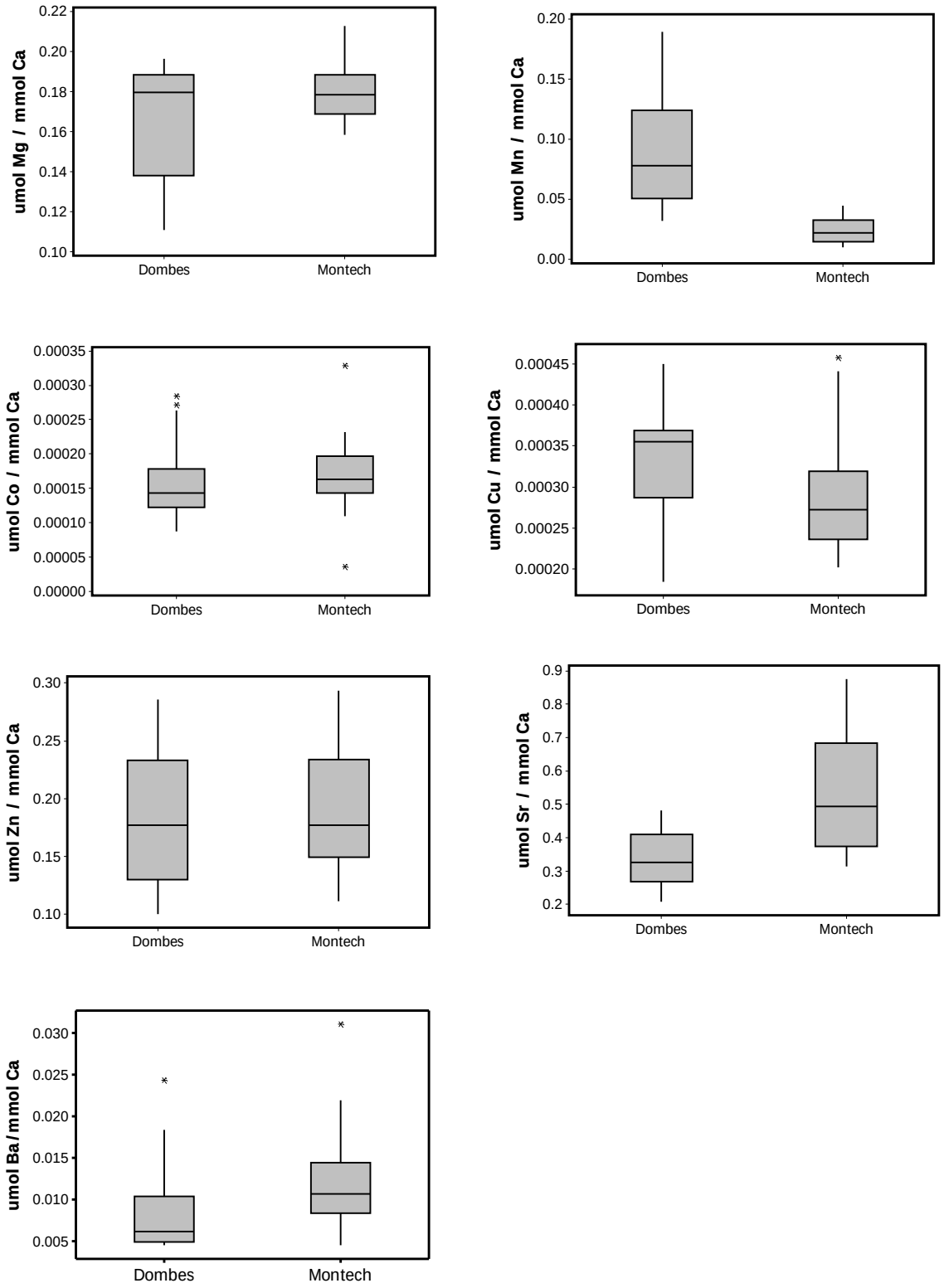


Figure IV.6 – Comparaison des ratios molaires des noyaux (signature natale) des otolithes selon l'origine des poissons (2 pisciculture : Dombes et Montech).

La composition chimique du noyau des otolithes a été comparée en fonction de la localisation des pisciculture grâce à une ANOVA à 1 facteur. L'analyse révèle que seuls les ratios molaires Mn/Ca, Sr/Ca, et Ba/Ca sont significativement différents selon l'aire géographique considérée (ANOVA, $P < 0{,}05$; Tableau IV.1).

Tableau IV.1 – ANOVA à 1 facteur pour les ratios molaires "élément/Ca" des noyaux des otolithes en fonction des régions testées, avec F la statistique, ddl le degré de liberté (région, observations) et la P-value. Les 2 régions testées sont les 2 piscicultures (Dombes et Montech).

Ratio	F	ddl (région, observations)	P-value
Mg/Ca	2,86	1, 37	0,099
Mn/Ca	67,22	1, 38	**0,000**
Co/Ca	0,05	1, 38	0,832
Cu/Ca	3,77	1, 34	0,061
Zn/Ca	0,31	1, 38	0,582
Sr/Ca	22,85	1, 38	**0,000**
Ba/Ca	5,85	1, 38	**0,021**

Le ratio Mn/Ca du noyau de l'otolithe est significativement supérieur dans la pisciculture des Dombes au ratio Mn/Ca de la pisciculture de Montech. Cependant le ratio Sr/Ca est presque 2 fois plus faible pour les Dombes qu'à Montech. Le ratio Ba/Ca suit la même tendance que Sr/Ca. La réalisation d'une analyse discriminante basée sur les ratios, pour les 2 stocks de pisciculture, a permis de classer les brochets selon leur origine, avec un taux de discrimination de 97,5% après validation croisée (Tableau IV.2, 1 échantillon Montech classé dans le groupe Dombes et $P = 0{,}91$).

Tableau IV.2 – Résumé de l'analyse discriminante après validation croisée pour discriminer les 2 stocks provenant des 2 piscicultures (a priori groupes) ; N = 40 ; N correct = 39 et proportion correcte : 0,975.

	Groupe réel	
Groupe testé	Dombes	Montech
Dombes	19	0
Montech	1	20
Total N	20	20
N correct	19	20
Proportion	0,95	1

De plus, les 3 ratios, Mn/Ca, Sr/Ca et Ba/Ca, ont permis de développer une fonction quadratique discriminante (FQD) utilisant les deux stocks des pisciculture (groupe a priori) comme "training data". Cela permet de créer un modèle de classification permettant de tester l'appartenance potentielle (pisciculture Dombes ou natif du Lot) des brochets pêchés dans le Lot (voir 2ème partie des résultats).

Afin de compléter ces analyses, une ACP a été réalisée sur ces mêmes ratios (Mn/Ca, Sr/Ca et Ba/Ca) (Figure IV.7).

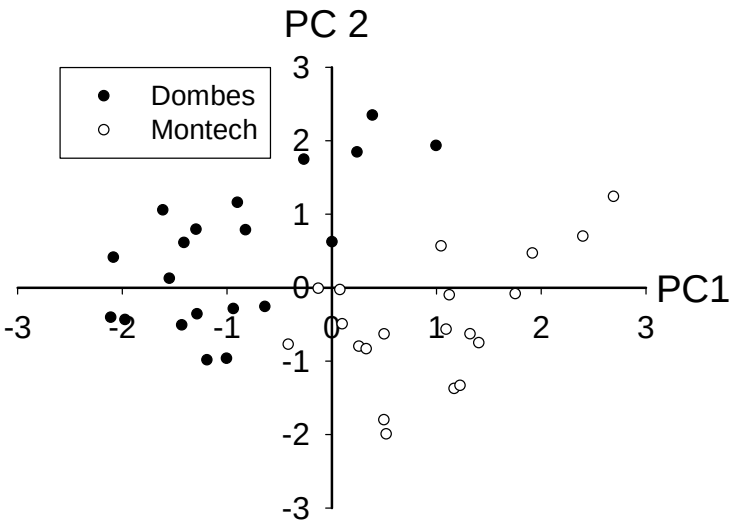


Figure IV.7 – ACP basée sur les scores des ratios Mn/Ca, Sr/Ca et Ba/Ca montrant la séparation des échantillons en fonction des piscicultures.

L'ACP montre que les 2 premières composantes principales (PC1 & PC2) expliquent 88% de la variance des données. PC1 est reliée positivement au ratio Sr/Ca (r=0,72) alors que PC2 semble être reliée au ratio Mn/Ca (r=0,82). Le ratio Ba/Ca est relié positivement à PC1 et PC2 (r=0,58 et r'=0,56 respectivement) et négativement à PC3 (non représentée ici) avec r=0,58. Cette analyse montre dans quelle proportion chaque ratio est corrélé aux composantes principales.

Les deux stocks de poissons provenant des 2 piscicultures peuvent être discriminés grâce à la chimie des noyaux des otolithes (signature natale). Qu'en est-il des poissons pêchés directement dans le milieu naturel, ici le Lot ? Les poissons introduits dans la rivière peuvent-ils être différenciés des poissons natifs ?

Pour les poissons pêchés dans le Lot, ce sont les ratios « élément/Ca » mesurés le long

du transect, du noyau au bord de l'otolithe, qui ont été comparés pour mettre en évidence les potentielles variations et changements de milieux (translocation) des brochets. Tout d'abord les ratios, dans le noyau des otolithes, ont été comparés aux valeurs des ratios mesurés au bord des otolithes (Figure IV.8) afin d'observer des changements de concentration entre le milieu de naissance et le milieu de capture.

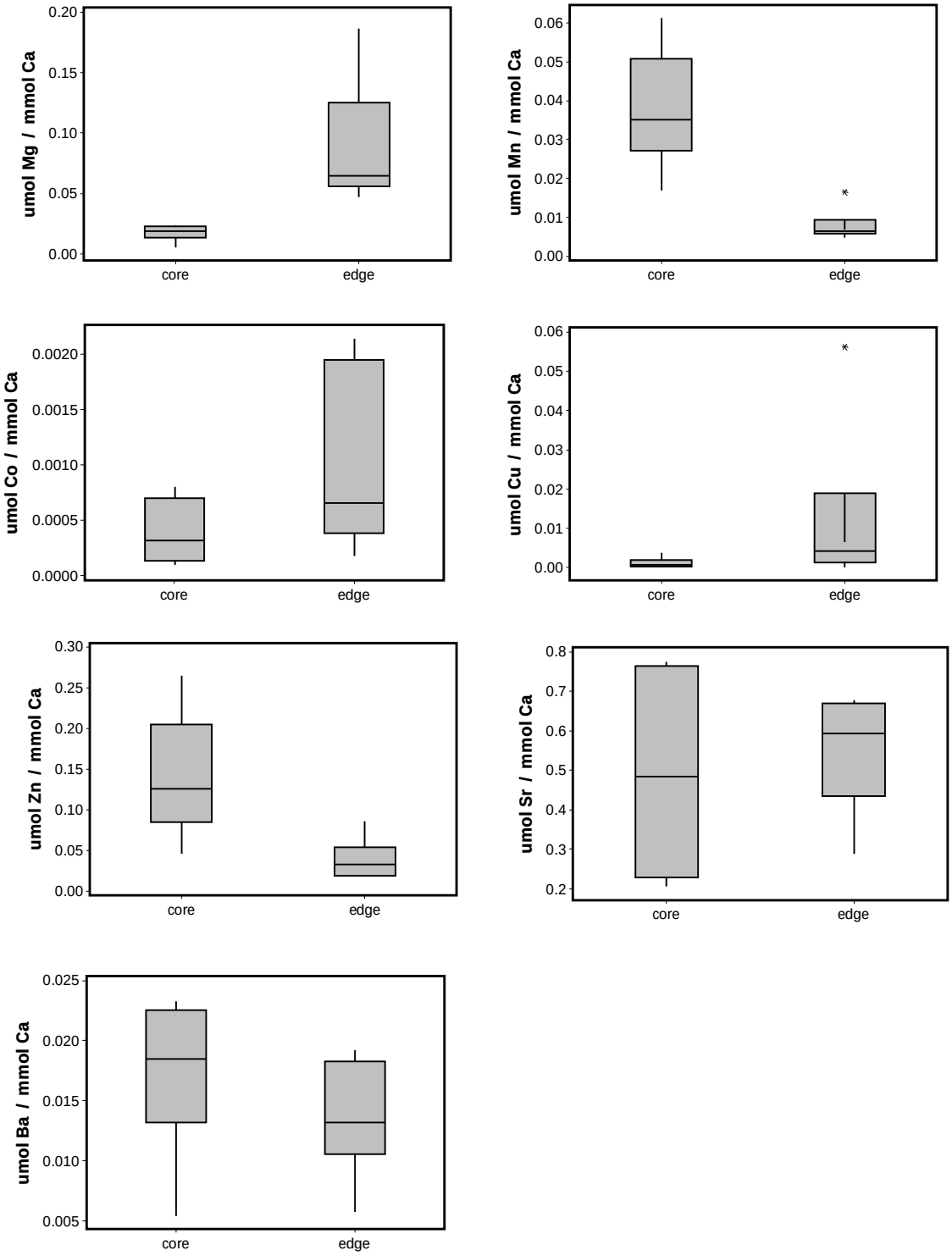


Figure IV.8 – Comparaison entre les ratios molaires des noyaux (core, signature natale) et ceux mesurés au bord (edge, signature milieu de capture) des otolithes pour les brochets pêchés dans le Lot.

Les ratios molaires Mg/Ca, Mn/Ca et Zn/Ca présentent des différences significatives selon la zone de l'otolithe testée (noyau ou bord de l'otolithe ; ANOVA à 1 facteur, $P < 0{,}05$; Tableau IV.3)

Tableau IV.3 – ANOVA à 1 facteur pour les ratios molaires "élément/Ca" mesurés lors des transects en fonction de la zone de l'otolithe testée, avec F la statistique, ddl le degré de liberté (région, observations) et la P-value. Les 2 zones testées sont le noyau et le bord de l'otolithe.

Ratio	F	ddl (région, observations)	P-value
Mg/Ca	10,66	1, 10	**0,009**
Mn/Ca	21,69	1, 10	**0,001**
Co/Ca	1,99	1, 8	0,196
Cu/Ca	1,53	1, 10	0,244
Zn/Ca	9,87	1, 10	**0,01**
Sr/Ca	0,22	1, 10	0,652
Ba/Ca	1,27	1, 10	0,286

Ces différences de concentration entre le noyau et le bord des otolithes pour ces 3 ratios suggèrent que les poissons se sont déplacés depuis leur milieu de naissance, ou ont pu être transloqués de la pisciculture (Dombes) dans le Lot.

Les signatures chimiques natales (ratios du noyau) mesurées sur les poissons pêchés dans le Lot sont alors comparées à celles des poissons de pisciculture des Dombes (seule origine de pisciculture potentielle possible) par une ACP (Figure IV.9). Les 3 ratios molaires normés sont les mêmes que ceux utilisés précédemment : Mn/Ca, Sr/Ca et Ba/Ca.

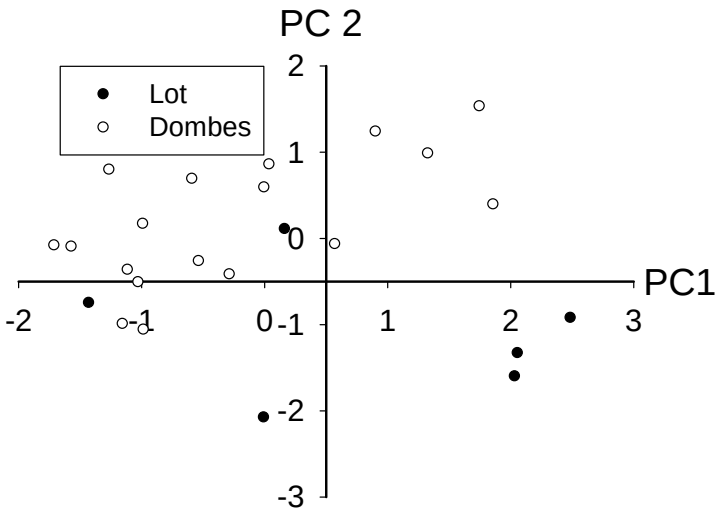


Figure IV.9 – ACP basée sur les scores des ratios Mn/Ca, Sr/Ca et Ba/Ca des noyaux des otolithes pour les poissons des Dombes et du Lot (sauvages).

A travers cette analyse, nous cherchons à mettre en évidence l'origine des poissons pêchés dans le Lot, c'est-à-dire à savoir si les poissons sauvages ont pu naître en pisciculture puis être relâchés. Ainsi les poissons pêchés dans le Lot, mais provenant de la pisciculture, présenteraient la même signature natale que les poissons de pisciculture. D'après la Figure IV.9., 2 poissons pêchés dans le Lot semblent présenter des concentrations natales proches de celles des poissons des Dombes. Pour affiner ce résultat, les individus pêchés dans le Lot ont été classés, selon leurs concentrations au niveau du noyau, grâce à la FQD construite précédemment. Les poissons du Lot peuvent ainsi présenter 2 origines différentes : les Dombes ou natifs du Lot. Seul 1 échantillon pêché dans le Lot peut être classé comme appartenant au stock de la pisciculture des Dombes après réalisation de cette analyse (P = 0,995). Cependant l'étude des transects réalisée sur les poissons du Lot peut apporter d'autres informations complémentaires à ces analyses (Figure IV.10)

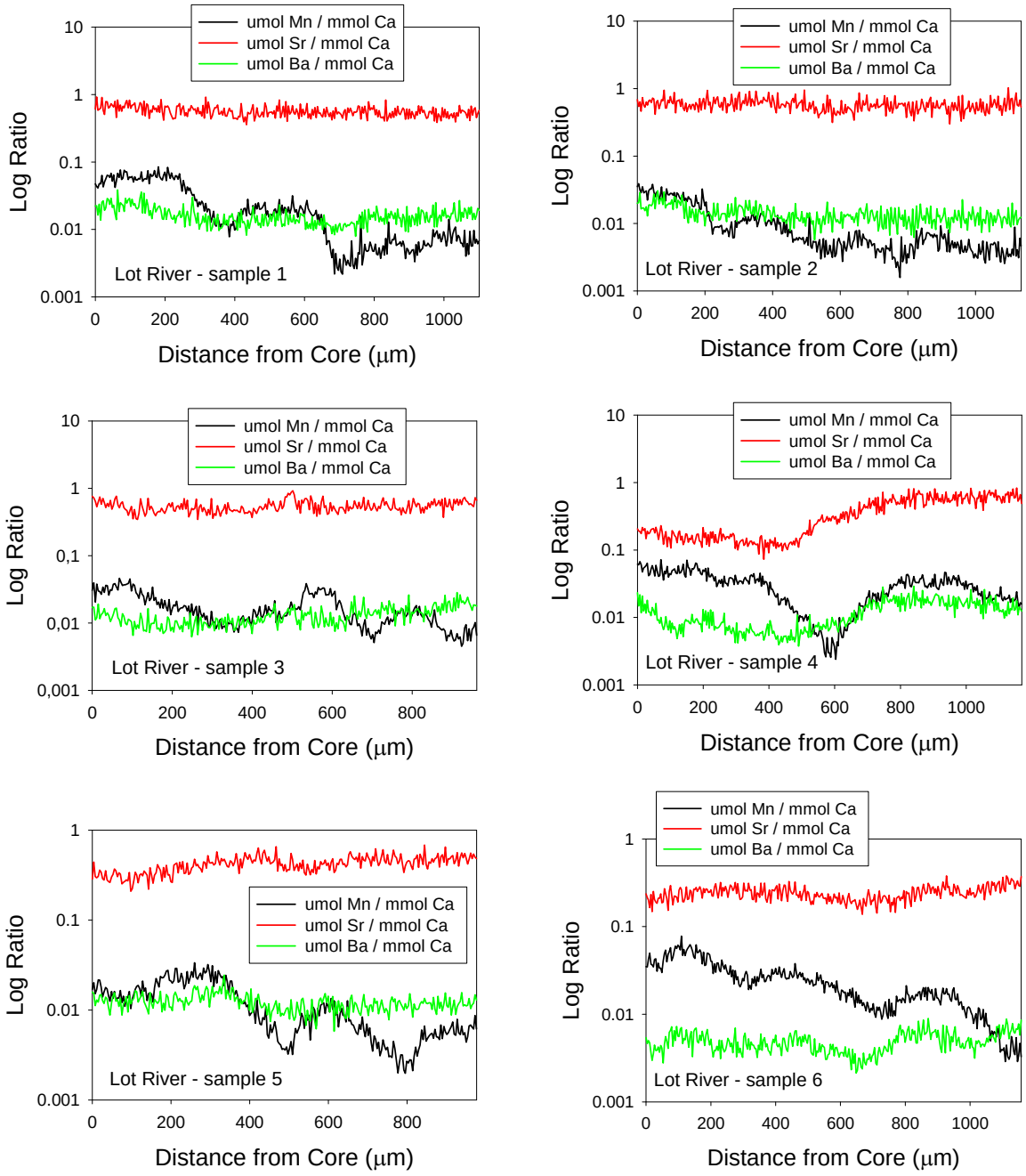


Figure IV.10 – Profils des ratios molaires Mn/Ca, Sr/Ca et Ba/Ca (concentrations) de chaque individu pêché dans le Lot au cours du temps, les transects ayant été réalisés du noyau (naissance) au bord de l'otolithe (capture).

Ces profils présentent des variations dans les concentrations mesurées le long des transects, entre les otolithes et même des variations au sein d'un même otolithe. Cela permet de retracer l'histoire de vie d'un poisson qui a pu être transloqué de la pisciculture (Dombes)

dans le Lot. Sur le profil de l'échantillon n°4, des variations importantes sont visibles notamment pour le Sr et le Mn. Le Sr présente des concentrations très faibles dans le noyau, jusqu'à la moitié du transect. À 600µm du noyau, les ratios remontent jusqu'à atteindre des valeurs très hautes et nettement supérieures à celles du noyau, identiques à celles des autres poissons. Le Mn suit la même tendance mais avec une chute de concentration plus importante entre 500 et 600µm du noyau. Ainsi nous pouvons supposer que le poisson n°4 provient de la pisciculture des Dombes et a été introduit dans le Lot à un moment donné (introduction visible autour de 500µm après le noyau). Le poisson n°6 présente aussi des variations de concentration pour le Sr et le Mn mais avec des concentrations qui restent en dessous des valeurs observées dans le Lot. Ce poisson semble avoir été introduit récemment dans le Lot et ne présente pas encore les concentrations caractéristiques du milieu où il a été transloqué. Le poisson n°5 suit la même tendance avec une concentration en Sr un peu plus proche de celle du Lot, ce poisson a sans doute été introduit dans le Lot un peu avant le n°6. Il faudrait pouvoir ajouter à l'axe des abscisses (distance par rapport au noyau), un axe de l'âge du poisson. Le petit nombre d'individus pêchés dans le milieu naturel reste problématique pour la réalisation des analyses statistiques. Cependant, il s'agit d'une étude à caractère préliminaire qui demande à être complétée par un échantillonnage plus conséquent.

IV.4 Conclusions

L'utilisation de la chimie des otolithes en eau douce, notamment l'utilisation des 3 ratios Mn/Ca, Sr/Ca et Ba/Ca mesurés dans le noyau des otolithes, semble être un outil intéressant pour distinguer l'origine des stocks de poissons. En effet 2 stocks de brochets provenant de 2 piscicultures ont pu être discriminés à 97,5%. Le strontium et le barium sont des éléments chimiques couramment utilisés pour discriminer les stocks et mettre en évidence les déplacements en milieux marins et saumâtres (Campana et al. 2000, Campana & Thorrold 2001, Elsdon & Gillanders 2005, McCulloch et al. 2005) et plus récemment en eau douce (Wells et al. 2003, Brazner et al. 2004, Munro et al. 2005, Whitledge 2009, Pangle et al. 2010). L'utilisation du manganèse est plus problématique (comportement moins prévisible) mais présente ici une bonne approche de la dynamique

des changements chimiques en eau douce pour discriminer l'origine et les migrations des poissons (Gibson-Reinemer et al. 2009). La chimie des otolithes permettrait également de reconstruire l'histoire environnementale des poissons tout au long de leur vie car les otolithes enregistrent les variations chimiques du milieu extérieur pendant la vie du poisson, sans arrêt ni retour en arrière (matériel inerte). Ces variations de concentrations ont été visualisées dans cette étude par la réalisation de mesures le long d'un transect du noyau (naissance) au bord de l'otolithe (capture) et ont permis de reconstruire l'histoire de vie des brochets pêchés dans le Lot. Certains ayant été transloqués d'une pisciculture au milieu naturel, cela était visible sur les profils de concentrations des éléments traces. Ainsi cette approche apporte de nouveaux éléments pour la gestion et la conservation des brochets élevés en pisciculture puis relâchés dans les milieux naturels. Cependant d'autres analyses, statistiques (FQD inférentielle), génétiques (Larsen et al. 2005, Miller et al. 2005, Feyrer et al. 2007, Bradbury et al. 2008, Berumen et al. 2010) ou encore sur les écailles des poissons (Wells et al. 2003), seraient nécessaires pour approfondir cette étude.

Conclusion générale

Les introductions d'espèces menacent la biodiversité, notamment en milieu aquatique, où les poissons sont les organismes majoritairement introduits (Kolar & Lodge 2001, Dudgeon et al. 2006). Afin de pouvoir prédire les conséquences des introductions de poissons sur la structure des communautés et le fonctionnement des écosystèmes, il faut connaître les traits biologiques des envahisseurs et les caractéristiques des écosystèmes récepteurs (Marchetti et al. 2004b, Jeschke & Strayer 2006). Il est reconnu que si des poissons « généralistes » (omnivores en général) sont introduits dans les écosystèmes, ils auront moins d'impact, voire pas d'impact, sur le milieu récepteur, en comparaison avec des poissons top-prédateurs qui eux modifient grandement les flux d'énergie et les interactions interspécifiques (Lodge 1993, Moyle & Light 1996). Les études sur les introductions d'espèces de poissons sont nombreuses à l'échelle internationale mais peu d'entre elles s'intéressent à l'effet des top-prédateurs introduits en Europe et notamment en France. D'où l'intérêt d'obtenir de nouvelles connaissances à une échelle régionale, afin de développer des plans de gestion efficaces des espèces introduites, de détecter leur présence le plus rapidement possible ou même d'éviter les introductions (Mack et al. 2000).

Le suivi de lignes de base des écosystèmes sur la Garonne et l'Ariège, a montré des variations dans les signatures isotopiques des différents consommateurs primaires considérés (gammares, corbicules, alevins). Les Mollusques apparaissent comme les meilleurs modèles de suivi de par leur longue durée de vie et la stabilité dans leurs signatures isotopiques au cours du temps. De plus leur capacité à refléter les variations du milieu, même à l'échelle de plusieurs stations le long d'une rivière, en font des organismes largement utilisés dans les lignes de base (Xu et al. 2011, Rogowski et al. 2009). Les signatures isotopiques de ces lignes de base, notamment les valeurs de $\delta^{15}N$, peuvent être un bon proxy des degrés d'anthropisation (Finlay & Kendall 2007). En effet comme cela a été démontré (Bunn & Boon 1993, Lake et al. 2001, Bucci et al. 2009), les fortes valeurs de $\delta^{15}N$ sont souvent reliées à de fortes densités de populations avec des déversements de déchets azotés dans le milieu. Elles peuvent également mettre en évidence des zones agricoles avec de forts apports en engrais azotés (pollution, Bucci et al. 2011). Il est ainsi nécessaire d'échan-

tillonner une ligne de base pour chaque milieu étudié afin de pouvoir réaliser correctement l'étude des réseaux trophiques (Vander Zanden et al. 1997, Post 2002a).

Une fois introduits dans le milieu, les poissons top-prédateurs comme le sandre ou le silure modifient les interactions interspécifiques existantes au sein des communautés animales présentes. Leur introduction peut jouer sur la structure mais aussi sur les fonctions des réseaux trophiques. Nos résultats montrent que le sandre, en milieu ouvert ou fermé et en présence de différentes communautés piscicoles, a une position trophique supérieure à celle de tous les autres organismes, y compris les top-prédateurs natifs. Ceci est sans doute lié à son régime alimentaire spécifique. En effet des études ont montré que la consommation de gardons, de grémilles (Goubier 1976, Turesson et al. 2002), mais aussi du cannibalisme (Frankiewicz et al. 1999) et de la prédation sur les juvéniles de brochet et de perches (Peltonen et al. 1996) pourraient expliquer son niveau trophique très élevé. Cela se confirme dans notre étude, où le sandre consomme surtout des perches et des Cyprinidés, alors que le brochet (espèce native) consommerait majoritairement des écrevisses et des Cyprinidés, présentant ainsi un niveau trophique inférieur à celui du sandre. Le sandre pourrait être qualifié de supra-prédateur et il faudrait alors reconsidérer le terme de guilde pour les poissons top-prédateurs. Quand il est présent, le sandre augmente la longueur de la chaîne trophique (Post 2002b). Cela a également été observé lors de l'introduction de brochet dans un lac du nord de la Suède (Bystrom et al. 2007), où il entrait en compétition avec l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*, L. 1758) pour la consommation d'épinochettes (*Pungitius pungitius*, L. 1758). L'introduction des poissons top-prédateurs modifie ainsi la structure des réseaux trophiques.

Dans certaines des gravières étudiées, il semble y avoir coexistence des 3 espèces de top-prédateurs, 1 espèce introduite et 2 espèces natives, et un faible recouvrement de niches entre espèces natives et l'espèce introduite. Le sandre dans l'étude de Schulze et al. (2006) maintient une forte pression de prédation sur les petites perches, entraînant un décalage dans le régime alimentaire des perches et diminuant les quantités de proies disponibles pour les brochets. Dans nos gravières, le sandre, lors de son introduction, a ainsi peut-être entraîné un décalage du brochet et de la perche vers d'autres proies. Nous avons également observé que lorsque le sandre n'est pas présent dans le milieu, le brochet et/ou la perche occupent le niveau trophique le plus élevé mais sans vraiment montrer de différences dans

leur partition trophique (pas de décalage manifeste sur les Cyprinidés par exemple). Les écrevisses américaines semblent être les proies les plus consommées par le brochet et les perches au sein de ces réseaux. Les top-prédateurs des gravières consomment des proies qui se nourrissent majoritairement de carbone d'origine littoral. Il ne semble pas avoir de transfert de carbone entre les compartiments littoral-pélagique par le biais des proies. Dans Bertolo et al. (2005), il y a un découplage entre les 2 compartiments car il n'y a pas de poissons planctonophages dans le milieu. La majorité des ressources utilisées provient du milieu benthique.

Lorsque le silure et le sandre cohabitent, le sandre présente un niveau trophique supérieur à celui du silure, ce dernier étant au même niveau que le brochet. Ces deux espèces introduites n'ont pas la même position trophique donc pas la même partition des ressources alimentaires alors que les espèces de proies disponibles sont les mêmes. Il s'agit d'un exemple de milieu avec multi-introductions de top-prédateurs mais avec 2 espèces n'ayant pas la même utilisation du milieu pour se nourrir. C'est le cas des mares étudiées par Carey & Wahl (2010) où le black-bass (*Micropterus salmoides*) et le brochet américain (*Esox masquinongy*), présentant des techniques de chasse différentes, sont introduits dans le même milieu. La 1ère hypothèse est que (i) leurs modes d'exploitation du milieu devraient se compléter sans avoir d'impact sur les prédateurs eux- mêmes, mais (ii) entraîneraient une chute dans la densité de proies. Contre toute attente, cela entraîne une baisse du risque de prédation sur leur proie commune le crapet arlequin (*Lepomis macrochirus*, Rafinesque 1819). La prédation est l'un des facteurs clés de la structuration des communautés et de la dynamique des réseaux trophiques. Pour notre étude en milieu lotique, le sandre et le silure ne semblent pas être aussi fortement complémentaires, ce qui est à relier au milieu d'étude qui est ouvert et non confiné comme les mares. En effet, peu ou pas d'études de biomanipulation sont réalisées sur les rivières afin de montrer l'impact de l'introduction de plusieurs prédateurs sur les communautés du milieu récepteur.

Le silure, plus gros poisson d'eau douce introduit en Europe, modifie, par sa taille de géant, les tailles refuge des autres poissons natifs, et change ainsi la pression de prédation et les interactions trophiques dans le milieu. Il peut entraîner des modifications dans l'abondance des individus de certains compartiments et également des modifications dans les flux entre compartiments (littoral vs pélagique) ou entre écosystèmes (MacAvoy et

al. 2000). Le silure présente un large spectre d'utilisation des ressources et est un poisson omnivore opportuniste, c'est ce que nous avons constaté sur le Tarn, la Garonne et en Camargue. Le silure consomme, en plus des proies d'eau douce classiques, des proies d'origine marine qui remontent la Garonne, créant un lien entre les deux écosystèmes et modifiant ainsi les flux de carbone à l'interface marin/eau douce. Par contre dans notre étude en Camargue, le silure consomme des mulets mais peu d'anguilles (Copp et al. 2009). Il présente un intervalle de variation des $\delta^{13}C$ assez large avec des valeurs qui varient avec la longueur totale des poissons considérés. Un changement ontogénique dans le régime alimentaire est alors visible, les proies consommées par le silure variant ainsi selon sa classe d'âge. Le silure n'est pas responsable, en tout cas de manière directe, par prédation et/ou compétition, de la chute des effectifs de l'anguille et ne semble pas être une menace pour cette espèce en danger soumises à de fortes pressions anthropiques. Le silure peut également se situer à l'interface milieu aquatique-milieu terrestre en consommant des petits mammifères (ragondins) ou des pigeons. D'autres poissons comme les Salmonidés peuvent se nourrir à l'interface dulçaquicole-terrestre en consommant des invertébrés terrestres créant un lien entre la rivière et les zones humides adjacentes (Baxter et al. 2005). Le brochet est depuis 2009 sur la liste rouge des espèces menacées en France. Des plans de conservation, mis en place par les fédérations de pêche locales, permettent d'élever des poissons en pisciculture et de relâcher ces brochets dans le milieu pour soutenir les populations natives. La microchimie des otolithes, encore peu utilisée en eau douce en France, apporte pour le moment un début de réponse prometteur pour la différenciation des populations natives et introduites de brochet dans le Lot. En effet, l'étude des signatures chimiques des otolithes a permis de discriminer 2 stocks d'origine différente pour des poissons dulçaquicoles et de montrer l'utilité des concentrations des éléments traces dans les otolithes pour reconstruire l'histoire de vie des brochets. Cela permet de visualiser les translocations possibles des brochets de pisciculture dans le Lot et de connaître la proportion de brochets introduits soutenant la population native.

Afin de compléter les travaux effectués pendant cette thèse, d'autres études sont en cours ou à venir. Une expérience de biomanipulation a été réalisée dans une des 5 gravières présentées dans le chapitre III. Au lac du Tolerme (Lot) qui ne comportait que des perches

comme potentiel top-prédateur, 250 kg de sandres et 250 kg de brochets ont été relâchés. Le but est d'évaluer, par biomanipulation, les impacts d'introduction de top-prédateurs sur la communauté piscicole en milieu lentique. Cependant, les poissons introduits n'ont pas réussi leur adaptation au milieu après leur lâcher (très peu ou pas de recaptures). D'autres essais pourraient être réalisés dans l'année. Nos études ont permis de mieux appréhender les traits biologiques des poissons top-prédateurs et de mieux connaître leur écologie trophique. Il serait plus particulièrement intéressant d'améliorer les connaissances sur l'écologie trophique du silure, prédateur « géant » et opportuniste. Des plongées avec bouteilles sont réalisées sur le Lot afin de filmer les silures dans leur habitat naturel et de visualiser leur comportements (sociaux, alimentaire) in situ. Enfin, l'étude sur les otolithes de brochet reste incomplète et d'autres échantillons seraient nécessaires pour donner plus de puissance à notre étude. L'analyse de nouveaux otolithes de brochets, pêchés dans le Lot, est prévue pour cet été. Il faudrait également réaliser une bibliothèque des signatures chimiques des otolithes de brochet (signatures de pisciculture) pour chaque année de lâchers, afin de pouvoir comparer les signatures des poissons pêchés dans le Lot à cette bibliothèque et de mieux appréhender la proportion de poissons introduits contribuant à la population native.

Ces travaux peuvent s'intégrer dans un contexte scientifique plus général et posent des questions sur l'intérêt des positions trophiques dans l'étude des réseaux trophiques. Le calcul des positions trophiques (TP) est basé sur les signatures isotopiques des lignes de base et plus particulièrement sur le $\delta^{15}N$ et sur son taux de fractionnement, 3,4‰ étant le taux le plus communément utilisé. Des mesures en mésocosmes (biomanipulation de gravières notamment) seraient nécessaires pour mesurer avec précision le taux de fractionnement chez les poissons top-prédateurs étudiés et ainsi obtenir une meilleure estimation des positions trophiques et des proportions de proies consommées (application des taux de fractionnement dans SIAR). Dans ce cadre, un modèle « énergétique » comme ECOPATH pourrait être utilisé (comme cela est le cas en milieu marin). L'aspect « flux d'énergie » pourrait (i) mettre plus en avant la position clé (rôle plus ou moins structurant pour la communauté) que peut occuper un top-prédateur au sein d'un écosystème, et (ii) préciser le rôle de « passeur » de carbone des prédateurs aux interfaces entre écosystèmes (marin-dulçaquicole-terrestre).

"*The main use of stable isotopes involves magic. We cannot see, feel, touch, hear, smell, or taste stable isotopes with our normal senses, yet there they are, magical scraps of information fluttering gently all around us*", Fry, 2006.

Bibliographie

Abrantes, K. & Sheaves, M. 2009. Food web structure in a near-pristine mangrove area of the Australian Wet Tropics. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **82**(4) : 597–607

Balon, E. K. 1995. Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio* : from Roman gourmets to the swimming flowers. *Aquaculture* **129** : 3–48

Baxter, C. V., Fausch, K. D., Murakami, M. & Chapman, P. L. 2004. Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology* **85**(10) : 2656–2663

Baxter, C. V., Fausch, K. D. & Saunders, W. C. 2005. Tangled webs : reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwater biology* **50**(2) : 201–220

Baxter, C. V., Fausch, K. D., Murakami, M. & Chapman, P. L. 2007. Invading rainbow trout usurp a terrestrial prey subsidy from native charr and reduce their growth and abundance. *Oecologia* **153**(2) : 461–470

Beaudoin, C. P., Tonn, W. M., Prepas, E. E. & Wassenaar, L. I. 1999. Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*) : an isotope and dietary analysis. *Oecologia* **120**(3) : 386–396

Ben-David, M. & Schell, D. M. 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes : a response. *Oecologia* **127**(2) : 180–184

Bertolo, A., Carignan, R., Magnan, P., Pinel-Alloul, B., Planas, D. & Garcia, E. 2005. Decoupling of pelagic and littoral food webs in oligotrophic Canadian Shield lakes. *Oikos* **111**(3) : 534–546

Berumen, M. L., Walsh, H. J., Raventos, N., Planes, S., Jones, G. P., Starczak, V. & Thorrold, S. R. 2010. Otolith geochemistry does not reflect dispersal history of clownfish larvae. *Coral Reefs* **29**(4) : 883–891

Bickford, N. & Hannigan, R. 2005. Stock Identification of Walleye via Otolith Chemistry in the Eleven Point River, Arkansas. *North American Journal of Fisheries Management* **25** : 1542–1549

Bilby, R. E., Fransen, B. R. & Bisson, P. A. 1996. Incorporation of nitrogen and carbon from spawning coho salmon into the trophic system of small streams : Evidence from stable isotopes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**(1) : 164–173

Bosley, K. L. & Wainright, S. C. 1999. Effects of preservatives and acidification on the stable isotope ratios ($^{15}N/^{14}N$, $^{13}C/^{12}C$) of two species of marine animals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**(11) : 2181–2185

Bradbury, I. R., Campana, S. E. & Bentzen, P. 2008. Estimating contemporary early life-history dispersal in an estuarine fish : integrating molecular and otolith elemental approaches. *Molecular Ecology* **17**(6) : 1438–1450

Brazner, J. C., Campana, S. E., Tanner, D. K. & Schram, S. T. 2004. Reconstructing habitat use and wetland nursery origin of yellow perch from Lake Superior using otolith elemental analysis. *Journal of Great Lakes Research* **30**(4) : 492–507

Bucci, J. P., Showers, W. J., Genna, B. & Levine, J. F. 2009. Stable oxygen and carbon isotope profiles in an invasive bivalve (*Corbicula fluminea*) in North Carolina watersheds. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* **73**(11) : 3234–3247

Bucci, J. P., Levine, J. F. & Showers, W. J. 2011. Spatial variability of the stable isotope ($\delta^{15}N$) composition in two freshwater bivalves (*Corbicula fluminea* and *Elliptio complanata*). *Journal of Freshwater Ecology* **26**(1) : 19–24

Bunn, S. E. & Boon, P. I. 1993. What sources of organic-carbon drive food webs in Billabongs - A study based on stable-isotope analysis. *Oecologia* **96**(1) : 85–94

Bystrom, P., Karlsson, J., Nilsson, P., Van Kooten, T., Ask, J. & Olofsson, F. 2007. Substitution of top predators : effects of pike invasion in a subarctic lake. *Freshwater biology* **52**(7) : 1271–1280

Campana, S. E. 1999. Chemistry and composition of fish otoliths : pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology-Progress Series* **188** : 263–297

Campana, S. E. & Casselman, J. M. 1993. Stock discrimination using otolith shape-analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**(5) : 1062–1083

Campana, S. E., Fowler, A. J. & Jones, C. M. 1994. Otolith elemental fingerprints for stock identification of Atlantic cod (*Gadus morhua*) using Laser-Ablation ICPMS. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**(9) : 1942–1950

Campana, S. E., Chouinard, G. A., Hanson, J. M., Frechet, A. & Brattey, J. 2000. Otolith elemental fingerprints as biological tracers of fish stocks. *Fisheries Research* **46**(1-3) : 343–357

Campana, S. E. & Thorrold, S. R. 2001. Otoliths, increments, and elements : keys to a comprehensive understanding of fish populations ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**(1) : 30–38

Campbell, R. N. B. 1992. Food of an introduced population of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* L., in Lake Egirdir, Turkey. *Aquaculture Research* **23** : 71–85

Carabel, S., Verisimo, P. & Freire, J. 2009. Effects of preservatives on stable isotope analyses of four marine species. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **82**(2) : 348–350

Carey, M. P. & Wahl, D. H. 2010. Interactions of multiple predators with different foraging modes in an aquatic food web. *Oecologia* **162**(2) : 443–452

Carlson, R. L. 2008. Morphological change in the Tessellated Darter (*Etheostoma olmstedi*) following the introduction of the Banded Darter (*E. zonale*) to the Susquehanna River drainage. *Copeia* (3) : 661–668

Carol, J., Zamora, L. & García-Berthou, E. 2007. Preliminary telemetry data on the movement patterns and habitat use of European catfish (*Silurus glanis*) in a reservoir of the River Ebro, Spain. *Ecology of Freshwater Fish* **16**(3) : 450–456

Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. & Diaz, S. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**(6783) : 234–242

Christensen, D. R. & Moore, B. C. 2007. Differential prey selectivity of largemouth bass functional feeding groups in Twin Lakes, Washington. *Lake and Reservoir Management* **23** : 39–48

Copp, G. H., Bianco, P. G., Bogutskaya, N. G., Eros, T., Falka, I., Ferreira, M. T., Fox, M. G., Freyhof, J., Gozlan, R. E., Grabowska, J., Kovac, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A. M., Penaz, M., Povz, M., Przybylski, M., Robillard, M., Russell, I. C., Stakenas, S., Sumer, S., Vila-Gispert, A. & Wiesner, C. 2005*a*. To be, or not to be, a non-native freshwater fish ? *Journal of Applied Ichthyology* **21**(4) : 242–262

Copp, G. H., Garthwaite, R. & Gozlan, R. E. 2005*b*. Risk identification and assessment of non-native freshwater fishes : a summary of concepts and perspectives on protocols for the UK. *Journal of Applied Ichthyology* **21**(4) : 371–373

Copp, G. H., Britton, J. R., Cucherousset, J., Garcia-Berthou, E., Kirk, R., Peeler, E. & Stakenas, S. 2009. Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries* **10**(3) : 252–282

Craig, J. F. 2008. A short review of pike ecology. *Hydrobiologia* **601** : 5–16

Cucherousset, J., Aymes, J. C., Santoul, F. & Cereghino, R. 2007. Stable isotope evidence of trophic interactions between introduced brook trout *Salvelinus fontinalis* and native brown trout *Salmo trutta* in a mountain stream of south-west France. *Journal of Fish Biology* **71** : 210–223

Cucherousset, J. & Olden, J. D. 2011. Ecological Impacts of Nonnative Freshwater Fishes. *Fisheries* **36**(5) : 215–230

Cucherousset, J., Boulêtreau, S., Martino, A., Roussel, J. M. & Santoul, F. 2012. Using stable isotope analyses to determine the ecological effects of non-native fishes. *Fisheries Management and Ecology* **19** : 111–119

Dannheim, J., Struck, U. & Brey, T. 2007. Does sample bulk freezing affect stable isotope ratios of infaunal macrozoobenthos? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **351**(1-2) : 37–41

De Niro, M. J. & Epstein, S. 1978. Influence of the diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **42**(5) : 495–506

De Pontual, H. & Geffen, A. J. 2002. Otolith microchemistry. In J. Panfili, H. De Pontual, H. Troadec & P. Wright, eds., Manual of Fish Sclerochronology, 243–304. Ifremer-IRD coedition, Brest, France

De Silva, S. S., Nguyen, T. T. T., Abery, N. W. & Amarasinghe, U. S. 2006. An evaluation of the role and impacts of alien finfish in Asian inland aquaculture. *Aquaculture Research* **37**(1) : 1–17

Deegan, L. A. & Garritt, R. H. 1997. Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine Ecology-Progress Series* **147**(1-3) : 31–47

Deléens, E., Morot-Gaudry, J., Martin, F., Thoreux, A. & Gojon, A. 1997. Dans Assimilation de l'azote chez les plantes : Aspects physiologiques, biochimiques et moléculaires. J.F. Morot-Gaudry (ed) Edition INRA

Doucett, R. R., Power, M., Power, G., Caron, F. & Reist, J. D. 1999. Evidence for anadromy in a southern relict population of Arctic charr from North America. *Journal of Fish Biology* **55**(1) : 84–93

Drake, J. M. 2005. Risk analysis for species introductions : forecasting population growth of Eurasian ruffe (*Gymnocephalus cernuus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**(5) : 1053–1059

Drevnick, P. E., Horgan, M. J., Oris, J. T. & Kynard, B. E. 2006. Ontogenetic dynamics of mercury accumulation in Northwest Atlantic sea lamprey (*Petromyzon marinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**(5) : 1058–1066

Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Leveque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A. H., Soto, D., Stiassny, M. L. J. & Sullivan, C. A. 2006. Freshwater biodiversity : importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* **81**(2) : 163–182

Dufour, E. & Gerdeaux, D. 2001. Apports des isotopes stables ($^{13}C/^{12}C$, $^{15}N/^{14}N$, $^{18}O/^{16}O$, $^{36}S/^{34}S$, $^{87}Sr/^{86}Sr$) aux études écologiques sur les poissons. *Cybium* **25** : 369–382

Eby, L. A., Roach, W. J., Crowder, L. B. & Stanford, J. A. 2006. Effects of stocking-up freshwater food webs. *Trends in Ecology & Evolution* **21** : 576–584

Ehrenfeld, J. G. 2010. Ecosystem Consequences of Biological Invasions. In Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, Vol 41, vol. 41 of *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 59–80. Annual Reviews, Palo Alto

Elsdon, T. S. & Gillanders, B. M. 2005. Alternative life-history patterns of estuarine fish : barium in otoliths elucidates freshwater residency. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**(5) : 1143–1152

Fausch, K. D., Taniguchi, Y., Nakano, S., Grossman, G. D. & Townsend, C. R. 2001. Flood disturbance regimes influence rainbow trout invasion success among five holarctic regions. *Ecological Applications* **11** : 1438–1455

Feuchtmayr, H. & Grey, J. 2003. Effect of preparation and preservation procedures on carbon and nitrogen stable isotope determinations from zooplankton. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **17**(23) : 2605–2610

Feyrer, F., Hobbs, J., Baerwald, M., Sommer, T., Yin, Q. Z., Clark, K., May, B. & Bennett, W. 2007. Otolith microchemistry provides information complementary to microsatellite DNA for a migratory fish. *Transactions of the American Fisheries Society* **136**(2) : 469–476

Finlay, J. C. 2001. Stable-carbon-isotope ratios of river biota : Implications for energy flow in lotic food webs. *Ecology* **82**(4) : 1052–1064

Finlay, J. C. & Kendall, C. 2007. Stable isotope tracing of temporal and spatial variability in organic matter sources to freshwater ecosystems. In R. H. Michener & K. Lajtha, eds., Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science-2nd Edition, 283–333. Blackwell Publishing, London

Focken, U. & Becker, K. 1998. Metabolic fractionation of stable carbon isotopes : implications of different proximate compositions for studies of the aquatic food webs using $\delta^{13}C$ data. *Oecologia* **115**(3) : 337–343

Frankiewicz, P., Dabrowski, K., Martyniak, A. & Zalewski, M. 1999. Cannibalism as a regulatory force of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), population dynamics in the lowland Sulejow reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia* **408** : 47–55

Fraser, D. F. & Gilliam, J. F. 1992. Nonlethal impacts of predator invasion-facultative supression of growth and reproduction. *Ecology* **73**(3) : 959–970

Froese, R. & Pauly, D. 2003. FishBase, http ://www.fishbase.org/search.cfm

Fry, B. 2006. Stable Isotope Ecology. Springer, New York, 1st ed. 2006. 3rd. corr. printing edition ed.

Fry, B. & Sherr, E. B. 1984. $\delta^{13}C$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science* **27**(SEP) : 13–47

Garcia-Berthou, E. 2007. The characteristics of invasive fishes : what has been learned so far ? *Journal of Fish Biology* **71** : 33–55

Garman, G. C. & Macko, S. A. 1998. Contribution of marine-derived organic matter to an Atlantic coast, freshwater, tidal stream by anadromous clupeid fishes. *Journal of the North American Benthological Society* **17**(3) : 277–285

Gherardi, F. 2006. Crayfish invading Europe : the case study of *Procambarus clarkii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* **39**(3) : 175–191

Gibson-Reinemer, D. K., Johnson, B. M., Martinez, P. J., Winkelman, D. L., Koenig, A. E. & Woodhead, J. D. 2009. Elemental signatures in otoliths of hatchery rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) : distinctiveness and utility for detecting origins and movement. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**(4) : 513–524

Gido, K. B., Schaefer, J. F. & Pigg, J. 2004. Patterns of fish invasions in the Great Plains of North America. *Biological Conservation* **118**(2) : 121–131

Gillanders, B. M. 2002. Temporal and spatial variability in elemental composition of otoliths : implications for determining stock identity and connectivity of populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**(4) : 669–679

Gollock, M. J., Kennedy, C. R. & Brown, J. A. 2005. European eels, *Anguilla anguilla* (L.), infected with *Anguillicola crassus* exhibit a more pronounced stress response to severe hypoxia than uninfected eels. *Journal of Fish Diseases* **28**(7) : 429–436

Goubier, J. 1976. Nourriture du Sandre *Lucioperca lucioperca* (L.). *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture* **263** : 77–79

Gozlan, R. E. 2008. Introduction of non-native freshwater fish : is it all bad ? *Fish and Fisheries* **9**(1) : 106–115

Gozlan, R. E., Pinder, A. C. & Shelley, J. 2002. Occurrence of the Asiatic cyprinid *Pseudorasbora parva* in England. *Journal of Fish Biology* **61**(1) : 298–300

Gozlan, R. E., St-Hilaire, S., Feist, S. W., Martin, P. & Kent, M. L. 2005. Biodiversity - Disease threat to European fish. *Nature* **435**(7045) : 1046–1046

Grey, J. 2006. Stable isotopes in freshwater ecology : current awareness. *Polish Journal of Ecology* **54**(4) : 563–584

Griffiths, H. 1998. Stable isotopes. Integration of biological, ecological and geochemical processes. Bios Scientific Publishers LTD, Oxford

Gustafson, L., Showers, W., Kwak, T., Levine, J. & Stoskopf, M. 2007. Temporal and spatial variability in stable isotope compositions of a freshwater mussel : implications for biomonitoring and ecological studies. *Oecologia* **152**(1) : 140–150

Hall-Aspland, S. A., Hall, A. P. & Rogers, T. L. 2005. A new approach to the solution of the linear mixing model for a single isotope : application to the case of an opportunistic predator. *Oecologia* **143**(1) : 143–147

Hamilton, S., Lewis, W. & Sippel, S. 1992. Energy sources for aquatic animals in the Orinoco river floodplain : evidence from stable isotopes. *Oecologia* **89** : 324–330

Hansson, S., Hobbie, J. E., Elmgren, R., Larsson, U., Fry, B. & Johansson, S. 1997*a*. The stable nitrogen isotope ratio as a marker of food-web interactions and fish migration. *Ecology* **78**(7) : 2249–2257

Hansson, S., Arrhenius, F. & Nellbring, S. 1997*b*. Diet and growth of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L) in a Baltic Sea area. *Fisheries Research* **31**(1-2) : 163–167

Hickley, P. & Chare, S. 2004. Fisheries for non-native species in England and Wales : angling or the environment ? *Fisheries Management and Ecology* **11** : 203–212

Hobson, K., Drever, M. & Kaiser, G. 1999. Norway rats as predators of burrow-nesting seabirds : insights from stable isotope analysis. *Journal of Wildlife Management* **63** : 14–25

Holeck, K. T., Mills, E. L., MacIsaac, H. J., Dochoda, M. R., Colautti, R. I. & Ricciardi, A. 2004. Bridging troubled waters : Biological invasions, transoceanic shipping, and the Laurentian Great Lakes. *Bioscience* **54**(10) : 919–929

Iwata, H. & Ukai, Y. 2002. SHAPE : A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *Journal of Heredity* **93** : 384–385

Jackson, R. B., Carpenter, S. R., Dahm, C. N., McKnight, D. M., Naiman, R. J., Postel, S. L. & Running, S. W. 2001. Water in a changing world. *Ecological Applications* **11**(4) : 1027–1045

Jardine, T., McGeachy, S., Paton, C., Savoie, M. & Cunjak, R. 2003. Stable isotopes in aquatic systems : Sample preparation, analysis, and interpretation. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences* **No. 2656** : 39pp

Jeschke, J. M. & Strayer, D. L. 2005. Invasion success of vertebrates in Europe and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**(20) : 7198–7202

Jeschke, J. M. & Strayer, D. L. 2006. Determinants of vertebrate invasion success in Europe and North America. *Global Change Biology* **12**(9) : 1608–1619

Johnson, S. P. & Schindler, D. E. 2009. Trophic ecology of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the ocean : a synthesis of stable isotope research. *Ecological Research* **24**(4) : 855–863

Kaehler, S. & Pakhomov, E. A. 2001. Effects of storage and preservation on the $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ signatures of selected marine organisms. *Marine Ecology-Progress Series* **219** : 299–304

Kangur, P., Kangur, A. & Kangur, K. 2007. Dietary importance of various prey fishes for pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in large shallow lake Võrtsjärv (Estonia). *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* **56**(2) : 154–167

Keith, P. & Allardi, J. 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines Naturels, Paris

Keskinen, T. & Marjomaki, T. J. 2004. Diet and prey size spectrum of pikeperch in lakes in central Finland. *Journal of Fish Biology* **65**(4) : 1147–1153

Kiljunen, M., Grey, J., Sinisalo, T., Harrod, C., Immonen, H. & Jones, R. I. 2006. A revised model for lipid-normalizing $\delta^{13}C$ values from aquatic organisms, with implications for isotope mixing models. *Journal of Applied Ecology* **43**(6) : 1213–1222

Koehn, J. D. 2004. Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australian waterways. *Freshwater biology* **49**(7) : 882–894

Kohler, A. E., Rugenski, A. & Taki, D. 2008. Stream food web response to a salmon carcass analogue addition in two central Idaho, USA streams. *Freshwater biology* **53**(3) : 446–460

Kolar, C. S. & Lodge, D. M. 2001. Progress in invasion biology : predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* **16**(4) : 199–204

Kolar, C. S. & Lodge, D. M. 2002. Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science* **298**(5596) : 1233–1236

Kopp, D., Cucherousset, J., Syvaranta, J., Martino, A., Cereghino, R. & Santoul, F. 2009. Trophic ecology of the pikeperch (*Sander lucioperca*) in its introduced areas : a stable isotope approach in southwestern France. *Comptes Rendus Biologies* **332** : 741–746

Korsu, K., Huusko, A. & Muotka, T. 2007. Niche characteristics explain the reciprocal invasion success of stream salmonids in different continents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **104**(23) : 9725–9729

Kuhl, F. P. & Giardina, C. R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* **18**(3) : 236–258

Lajtha, K. & Michener, R. 1994. Stable isotopes in environmental science. Blackwell Scientific, London

Lake, J. L., McKinney, R. A., Osterman, F. A., Pruell, R. J., Kiddon, J., Ryba, S. A. & Libby, A. D. 2001. Stable nitrogen isotopes as indicators of anthropogenic activities in small freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**(5) : 870–878

Larsen, P. F., Hansen, M. M., Nielsen, E. E., Jensen, L. F. & Loeschcke, V. 2005. Stocking impact and temporal stability of genetic composition in a brackish northern pike population (*Esox lucius* L.), assessed using microsatellite DNA analysis of historical and contemporary samples. *Heredity* **95**(2) : 136–143

Lodge, D. M. 1993. Biological invasions - Lessons for Ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **8**(4) : 133–137

MacAvoy, S. E., Macko, S. A., McIninch, S. P. & Garman, G. C. 2000. Marine nutrient contributions to freshwater apex predators. *Oecologia* **122**(4) : 568–573

MacAvoy, S. E., Garman, G. C. & Macko, S. A. 2009. Anadromous fish as marine nutrient vectors. *Fishery Bulletin* **107**(2) : 165–174

Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F. A. 2000. Biotic invasions : Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**(3) : 689–710

Marchetti, M. P., Moyle, P. B. & Levine, R. 2004*a*. Alien fishes in California watersheds : Characteristics of successful and failed invaders. *Ecological Applications* **14**(2) : 587–596

Marchetti, M. P., Moyle, P. B. & Levine, R. 2004*b*. Invasive species profiling ? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshwater biology* **49**(5) : 646–661

Matthews, B. & Mazumder, A. 2003. Compositional and interlake variability of zooplankton affect baseline stable isotope signatures. *Limnology and Oceanography* **48**(5) : 1977–1987

McCulloch, M., Cappo, M., Aumend, J. & Muller, W. 2005. Tracing the life history of individual barramundi using laser ablation MC-ICP-MS Sr-isotopic and Sr/Ba ratios in otoliths. *Marine and Freshwater Research* **56**(5) : 637–644

McHugh, P., Budy, P., Thiede, G. & VanDyke, E. 2008. Trophic relationships of nonnative brown trout, *Salmo trutta*, and native Bonneville cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii* utah, in a northern Utah, USA river. *Environmental Biology of Fishes* **81**(1) : 63–75

McKinney, R. A., Lake, J. L., Allen, M. & Ryba, S. 1999. Spatial variability in Mussels used to assess base level nitrogen isotope ratio in freshwater ecosystems. *Hydrobiologia* **412** : 17–24

McKinney, R. A., Lake, J. L., Charpentier, M. A. & Ryba, S. 2002. Using mussel isotope ratios to assess anthropogenic nitrogen inputs to freshwater ecosystems. *Environmental Monitoring and Assessment* **74**(2) : 167–192

Melancon, S., Fryer, B. J. & Markham, J. L. 2009. Chemical analysis of endolymph and the growing otolith : fractionation of metals in freshwater fish species. *Environmental Toxicology and Chemistry* **28**(6) : 1279–1287

Miller, J. A., Banks, M. A., Gomez-Uchida, D. & Shanks, A. L. 2005. A comparison of population structure in black rockfish (*Sebastes melanops*) as determined with otolith microchemistry and microsatellite DNA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**(10) : 2189–2198

Minagawa, M. & Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains : further evidence and the relation between $\delta^{15}N$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **48**(5) : 1135–1140

Mittelbach, G. G. & Persson, L. 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**(6) : 1454–1465

Moore, J. W. & Semmens, B. X. 2008. Incorporating uncertainty and prior information into stable isotope mixing models. *Ecology Letters* **11**(5) : 470–480

Moragues, E. & Traveset, A. 2005. Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation* **122**(4) : 611–619

Morat, F., Betoulle, S., Robert, M., Thailly, A. F., Biagianti-Risbourg, S. & Lecomte-Finiger, R. 2008. What can otolith examination tell us about the level of perturbations of Salmonid fish from the Kerguelen Islands ? *Ecology of Freshwater Fish* **17**(4) : 617–627

Moyle, P. B. & Light, T. 1996. Biological invasions of fresh water : Empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* **78**(1-2) : 149–161

Munro, A. R., McMahon, T. E. & Ruzycki, J. R. 2005. Natural chemical markers identify source and date of introduction of an exotic species : lake trout (*Salvelinus namaycush*) in Yellowstone Lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**(1) : 79–87

Ogutu-Ohwayo, R. & Hecky, R. E. 1991. Fish introductions in Africa and some of their implications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48** : 8–12

Olden, J. D. 2006. Biotic homogenization : a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography* **33**(12) : 2027–2039

Olden, J. D., Poff, N. L. & Bestgen, K. R. 2006. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River Basin. *Ecological Monographs* **76**(1) : 25–40

Pangle, K. L., Ludsin, S. A. & Fryer, B. J. 2010. Otolith microchemistry as a stock identification tool for freshwater fishes : testing its limits in Lake Erie. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**(9) : 1475–1489

Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S. & Jackson, A. L. 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes : Coping with Too Much Variation. *Plos One* **5**(3) : 5

Pasquaud, S., Elie, P., Jeantet, C., Billy, I., Martinez, P. & Girardin, M. 2008. A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable isotope analyses. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **78**(2) : 267–279

Peltonen, H., Rita, H. & Ruuhijarvi, J. 1996. Diet and prey selection of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L)) in Lake Vesijarvi analysed with a logit model. *Annales Zoologici Fennici* **33**(3-4) : 481–487

Perga, M. E. & Gerdeaux, D. 2004. Changes in the $\delta^{13}C$ of pelagic food webs : the influence of lake area and trophic status on the isotopic signature of whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**(8) : 1485–1492

Persic, A., Roche, H. & Ramade, F. 2004. Stable carbon and nitrogen isotope quantitative structural assessment of dominant species from the Vaccares Lagoon trophic web (Camargue Biosphere Reserve, France). *Estuarine Coastal and Shelf Science* **60**(2) : 261–272

Peterson, B. J. & Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18** : 293–320

Phillips, D. L. & Gregg, J. W. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* **127**(2) : 171–179

Pimentel, D., Lach, L., Zuniga, R. & Morrison, D. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience* **50**(1) : 53–65

Pinto-Coelho, R., Bezerra-Neto, J., Miranda, F., Mota, T., Resck, R., Santos, A., Maia-Barbosa, P., Mello, N., Marques, M., Campos, M. & Barbosa, F. 2008. The inverted trophic cascade in tropical plankton communities : impacts of exotic fish in the Middle Rio Doce lake district, Minas Gerais, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **68** : 1025–1037

Pipalova, I. 2006. A review of grass carp use for aquatic weed control and its impact on water bodies. *Journal of Aquatic Plant Management* **44** : 1–12

Post, D. M. 2002*a*. Using stable isotopes to estimate trophic position : Models, methods, and assumptions. *Ecology* **83**(3) : 703–718

Post, D. M. 2002*b*. The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology & Evolution* **17**(6) : 269–277

Puth, L. & Post, D. 2005. Studying invasion : have we missed the boat ? *Ecology Letters* **8** : 715–721

Pyke, G. H. 2008. Plague minnow or mosquitofish ? A review of the biology and impacts of introduced *Gambusia* species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39** : 171–191

Pysek, P., Richardson, D. M., Pergl, J., Jarosik, V., Sixtova, Z. & Weber, E. 2008. Geographical and taxonomic biases in invasion ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **23**(5) : 237–244

Rahel, F. J. 2000. Homogenization of fish faunas across the United States. *Science* **288**(5467) : 854–856

Rahel, F. J. 2007. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas : it's a small world after all. *Freshwater Biology* **52** : 696–710

Rodriguez, L. F. 2006. Can invasive species facilitate native species ? Evidence of how, when, and why these impacts occur. *Biological Invasions* **8** : 927–939

Rogowski, D. L., Soucek, D. J., Levengood, J. M., Johnson, S. R., Chick, J. H., Dettmers, J. M., Pegg, M. A. & Epifanio, J. M. 2009. Contaminant concentrations in Asian carps, invasive species in the Mississippi and Illinois Rivers. *Environmental Monitoring and Assessment* **157**(1-4) : 211–222

Rosecchi, E., Poizat, G. & Crivelli, A. J. 1997. The introduction of freshwater fish and crayfish species in the Camargue : History, origins and changes in assemblages. *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture* **344-45** : 221–232

Ruesink, J. L. 2005. Global analysis of factors affecting the outcome of freshwater fish introductions. *Conservation Biology* **19**(6) : 1883–1893

Rundel, P., Ehleringer, J. & Nagy, K. 1989. Stable isotopes in ecological research. Springer-Verlag, New York

Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M. & Wall, D. H. 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**(5459) : 1770–1774

Sarakinos, H. C., Johnson, M. L. & Vander Zanden, M. J. 2002. A synthesis of tissue-preservation effects on carbon and nitrogen stable isotope signatures. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie* **80**(2) : 381–387

Schindler, D., Hodgson, J. & Kitchell, J. 1997. Density-dependent changes in individual foraging specialization of largemouth bass. *Oecologia* **110** : 592–600

Schulze, T., Baade, U., Dorner, H., Eckmann, R., Haertel-Borer, S. S., Holker, F. & Mehner, T. 2006. Response of the residential piscivorous fish community to introduction of a new predator type in a mesotrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**(10) : 2202–2212

Secor, D., Dean, D. & Laban, E. 1989. Manual for Otolith Removal and Preparation for Microstructural Examination. Electric Power Research Institute and the Belle W. Baruch Institute for Marine Biology and Coastal Research, 84pp, USA

Shurin, J. B. 2001. Interactive effects of predation and dispersal on zooplankton communities. *Ecology* **82**(12) : 3404–3416

Simon, K. S. & Townsend, C. R. 2003. Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater biology* **48**(6) : 982–994

Skov, C. & Nilsson, P. A. 2007. Evaluating stocking of YOY pike *Esox lucius* as a tool in the restoration of shallow lakes. *Freshwater biology* **52**(9) : 1834–1845

Stone, R. 2007. Aquatic ecology : The last of the leviathans. *Science* **316**(5832) : 1684–1688

Stransky, C. 2005. Geographic variation of golden redfish (*Sebastes marinus*) and deep-sea redfish (*S. mentella*) in the North Atlantic based on otolith shape analysis. *Ices Journal of Marine Science* **62**(8) : 1691–1698

Strayer, D. L. 2010. Alien species in fresh waters : ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater biology* **55** : 152–174

Sweeting, C. J., Polunin, N. V. C. & Jennings, S. 2004. Tissue and fixative dependent shifts of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ in preserved ecological material. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **18**(21) : 2587–2592

Syvaranta, J., Cucherousset, J., Kopp, D., Martino, A., Cereghino, R. & Santoul, F. 2009. Contribution of anadromous fish to the diet of European catfish in a large river system. *Naturwissenschaften* **96**(5) : 631–635

Syvaranta, J., Cucherousset, J., Kopp, D., Crivelli, A., Cereghino, R. & Santoul, F. 2010. Dietary breadth and trophic position of introduced European catfish *Silurus glanis* in the River Tarn (Garonne River basin), southwest France. *Aquatic Biology* **8**(2) : 137–144

Thompson, D. R., Phillips, R. A., Stewart, F. M. & Waldron, S. 2000. Low $\delta^{13}C$ signatures in pelagic seabirds : lipid ingestion as a potential source of ^{13}C-depleted carbon in the Procellariiformes. *Marine Ecology Progress Series* **208** : 265–271

Thresher, R. E. 1999. Elemental composition of otoliths as a stock delineator in fishes. *Fisheries Research* **43**(1-3) : 165–204

Townsend, C. R. 2003. Individual, population, community, and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. *Conservation Biology* **17**(1) : 38–47

Tracey, S. R., Lyle, J. M. & Duhamel, G. 2006. Application of elliptical Fourier analysis of otolith form as a tool for stock identification. *Fisheries Research* **77**(2) : 138–147

Turesson, H., Persson, A. & Bronmark, C. 2002. Prey size selection in piscivorous pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) includes active prey choice. *Ecology of Freshwater Fish* **11**(4) : 223–233

Vander Zanden, M. J., Cabana, G. & Rasmussen, J. B. 1997. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}N$) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**(5) : 1142–1158

Vander Zanden, M. J., Casselman, J. M. & Rasmussen, J. B. 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* **401**(6752) : 464–467

Vander Zanden, M. J. & Rasmussen, J. B. 1999. Primary consumer $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* **80**(4) : 1395–1404

Vander Zanden, M. J. & Vadeboncoeur, Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* **83**(8) : 2152–2161

Vié, J.-C., Hilton-Taylor, C. & Stuart, S., eds. 2009. Wildlife in a Changing World – An Analysis of the 2008 IUCN Red List of Threatened Species. Gland, Switzerland : IUCN, 180pp.

Vitousek, P. M., Dantonio, C. M., Loope, L. L. & Westbrooks, R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* **84**(5) : 468–478

Vuorio, K., Tarvainen, M. & Sarvala, J. 2007. Unionid mussels as stable isotope baseline indicators for long-lived secondary consumers in pelagic food web comparisons. *Fundamental and Applied Limnology* **169**(3) : 237–245

Wells, B. K., Rieman, B. E., Clayton, J. L., Horan, D. L. & Jones, C. M. 2003. Relationships between water, otolith, and scale chemistries of westslope cutthroat trout from the Coeur d'Alene River, Idaho : The potential application of hard-part chemistry to describe movements in freshwater. *Transactions of the American Fisheries Society* **132**(3) : 409–424

White, J. & Harvey, B. 2001. Effects of an introduced piscivorous fish on native benthic fishes in a coastal river. *Freshwater biology* **46**(7) : 987–995

Whitledge, G. W. 2009. Otolith microchemistry and isotopic composition as potential indicators of fish movement between the Illinois River drainage and Lake Michigan. *Journal of Great Lakes Research* **35**(1) : 101–106

Williamson, M. 1996. Biological invasions. Chapman and Hall, 244pp, Population and community biology series, Vol. 15, London

Wysujack, K. & Mehner, T. 2005. Can feeding of European catfish prevent cyprinids from reaching a size refuge? *Ecology of Freshwater Fish* **14**(1) : 87–95

Xu, J., Zhang, M. & Xie, P. 2011. Sympatric variability of isotopic baselines influences modeling of fish trophic patterns. *Limnology* **12**(2) : 107–115

Zeigler, J. M. & Whitledge, G. W. 2011. Otolith trace element and stable isotopic compositions differentiate fishes from the Middle Mississippi River, its tributaries, and floodplain lakes. *Hydrobiologia* **661**(1) : 289–302

Zimmerman, J. K. H. & Vondracek, B. 2007. Brown trout and food web interactions in a Minnesota stream. *Freshwater Biology* **52** : 123–136

Table des matières

Remerciements i

Résumé iv

Abstract vi

Sommaire viii

Table des figures viii

Liste des tableaux xiii

Liste des abréviations xv

Introduction générale 1

I Contexte général et problématique 5

I.1 L'introduction de poissons en eaux douces 5

I.2 Les impacts écologiques des introductions 7

I.3 L'étude des réseaux trophiques dans un contexte d'introduction d'espèces . 9

I.4 L'écologie trophique des poissons top-prédateurs 12

II Présentation et développement de l'outil isotopique, son intérêt et ses limites 15

II.1 Propriétés générales et mesures des isotopes stables 16

II.1.1 Présentation des isotopes stables 16

II.1.2 Echantillonnage et traitement 17

II.1.3 Mesure des rapports isotopiques 18

II.2 Utilisation des isotopes stables dans l'étude des réseaux trophiques 20

II.2.1 Relation et utilisations des isotopes stables au sein d'un réseau trophique 20

II.2.2 Utilisation des AIS pour établir des lignes de base 23

II.3 Impacts des méthodes de conservation sur les signatures isotopiques 31

II.3.1 Introduction 31

II.3.2 Matériel et Méthodes 32

II.3.3 Résultats 33
II.3.4 Conclusions 37

III Top-prédateurs natifs et introduits : écologie trophique et interactions aux interfaces entre écosystèmes. 38

III.1 Signatures isotopiques et positions trophiques 39
III.1.1 Etudes en milieux ouverts 39
III.1.2 Etudes en milieux fermés 44
III.2 Régime alimentaire et utilisation des différentes sources de carbone par les poissons top-prédateurs 58
III.2.1 Introduction et sites d'étude 58
III.2.2 Matériel et méthodes 59
III.2.3 Résultats 61
III.2.4 Conclusions 70
III.3 Interactions aux interfaces 71
III.3.1 Contexte 71
III.3.2 Interaction trophique silure - poissons migrateurs marins 72
III.3.3 Interaction trophique silure - anguille 77

IV Discrimination de populations natives et introduites à l'aide des otolithes, application à un top-prédateur menacé : le brochet (*Esox lucius*) 85

IV.1 Introduction 85
IV.2 Matériel et méthodes 87
IV.2.1 Prélèvement des otolithes 87
IV.2.2 Etude de forme des otolithes 88
IV.2.3 Etude des signatures chimiques des otolithes 89
IV.3 Résultats 93
IV.3.1 Forme des otolithes 93
IV.3.2 Signatures chimiques des otolithes 94
IV.4 Conclusions 103

Conclusion 105

Bibliographie 111

Table des matières 122

AUTOR : Aurélia MARTINO

TITLE :

Trophic ecology of top-predator fish – interactions between native and introduced species in freshwater ecosystems

---

RESUME :

The impacts of exotic species on ecosystem functions are still poorly known. Top-predatory fish, which are at the top of the food-chain are relevant models to study the impacts on freshwater ecosystems. Introductions of exotic top-predator fish can induce changes in the functioning of freshwater communities, that could be inferred by stable isotope analyses in lentic and lotic food-webs, using trophic positions and diet compositions of top-predators. Moreover, the otolith chemical signatures can discriminate freshwater fish stocks and help to reconstruction of the introduced fish life history. Our results provide new information about trophic ecology of top-predator fish, and this knowledge will be useful to design regional conservation plans.

KEYWORDS :

Introductions ; top-predators ; trophic ecology ; fresh waters ; stable isotopes ; ecosystem functioning ; conservation ; otoliths

AUTEUR : Aurélia MARTINO

TITRE :

Ecologie trophique des poissons top-prédateurs – interactions entre espèces natives et introduites au sein d'écosystèmes dulçaquicoles

DIRECTEURS DE THESE :

Directeur de thèse : Régis CEREGHINO, Professeur UPS, Toulouse 3
Co-directeur de thèse : Frédéric SANTOUL, Maître de conférences-HDR UPS, Toulouse 3

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE :

Observatoire Midi-Pyrénées (OMP) - Toulouse, le 13 juin 2012

RESUME :

Les effets des introductions d'espèces non natives sur le milieu restent mal connus et les poissons top-prédateurs, au sommet du réseau trophique (intégrateurs), sont des modèles d'étude intéressants pour observer ces impacts. Des changements de fonctionnement de communautés animales, en liaison avec ces introductions, ont été mis en évidence par les analyses des isotopes stables au sein des réseaux trophiques lentiques et lotiques, grâce à l'évaluation des positions trophiques et des régimes alimentaires des top-prédateurs. De plus, la chimie des otolithes a permis de reconstituer l'histoire de vie de poissons introduits (translocation). Ainsi, de nouvelles informations sur l'écologie trophique des poissons top-prédateurs ont été acquises et permettront la mise en place de plans de gestion.

MOTS-CLES :

Introductions ; poissons top-prédateurs ; écologie trophique ; milieux aquatiques ; isotopes stables ; fonctionnement des écosystèmes ; conservation ; otolithes

DISCIPLINE ADMINISTRATIVE :

Ecologie Fonctionnelle

INTITULE ET ADRESSE DE L'U.F.R. OU DU LABORATOIRE :

EcoLab-Laboratoire d'Ecologie fonctionnelle et Environnements, 118 Route de Narbonne-Bât. 4R1, 31064 Toulouse cedex 09