

# Les peuplements piscicoles en lacs : assemblages types et niveaux d'eutrophisation

Olivier Schlumberger, Nadou Cadic, Christine Argillier et Jean-Pierre Proteau<sup>1</sup>

*Comment connaître l'état écologique et comprendre l'évolution des populations piscicoles des lacs ? À partir d'une analyse des résultats de pêches d'échantillonnage effectués sur vingt lacs naturels français d'altitude, cet article décrit une méthode de diagnostic et montre des scénarios d'évolution naturelle des caractéristiques écologiques et biologiques des écosystème lacustres. Cette évolution conduit à une modification des populations de poissons et à une recomposition des assemblages d'espèces, sous l'effet du phénomène d'eutrophisation, lui-même induit par l'enrichissement progressif du milieu en éléments nutritifs et par le développement de la végétation.*

Les facteurs déterminant l'état des peuplements piscicoles doivent être recherchés parmi les paramètres morphologiques et physicochimiques du lac, les paramètres biologiques (macrophytes, plancton) et la gestion piscicole.

Les caractéristiques écologiques et biologiques d'un écosystème suivent une évolution naturelle. Dans le cas des lacs, cette évolution se manifeste par un enrichissement progressif en éléments nutritifs minéraux (azote, phosphore dissous) et organiques par les flux entrants et l'augmentation du stock interne, avec développement de la végétation (phytoplancton, macrophytes). Ce phénomène d'eutrophisation se déroule dans l'espace (amont-aval du bassin versant) et dans le temps (à l'échelle du millénaire). L'anthropisation des bassins versants aboutit à une accélération de cette eutrophisation (Dussart, 1966; Juget *et al.*, in Pourriot et Meybeck, 1995).

Au cours de ce vieillissement, l'ensemble de l'écosystème lacustre évolue. Intégrant les effets de la qualité globale de leur environnement, les populations de poissons se modifient simultanément.

À un milieu d'une qualité écologique donnée (ici en l'occurrence, le niveau d'eutrophisation de l'eau) correspond un groupement ou une association d'espèces qui ont chacune des exigences biologiques et des tolérances voisines (Minns *et al.*, 1996; Weaver *et al.*, 1996; Yoder et Smith, in Simon, 1999).

## L'objectif

L'identification d'assemblages taxonomiques types est une première étape pour établir des critères de qualité de l'ichtyofaune lacustre, conformément à la demande de la directive cadre européenne sur l'eau.

Ces groupes taxonomiques doivent être validés à partir de l'écologie des espèces (exigences homogènes intra-groupe) et replacés dans le schéma théorique de l'évolution générale (vieillesse) des lacs naturels (*voir* annexe). Chacun d'eux doit être relié à des caractéristiques de qualité de l'eau et à une gamme de situations environnementales (altitude, profondeur moyenne, conductivité et indice trophique).

## Les résultats disponibles

Pour les cours d'eau, des associations piscicoles ont été établies suivant les caractéristiques hydro-morphologiques, physicochimiques et biologiques du milieu (Verneaux, 1981; Simon, 1999). Mais par rapport à la seule notion de présence/absence, la connaissance des abondances relatives entre espèces est nécessaire pour mieux évaluer la dégradation ou la restauration progressive du milieu (Persson *et al.*, 1991). Cela implique que les méthodes d'échantillonnage soient standardisées. En France, la méthode d'évaluation de l'état des peuplements piscicoles en cours d'eau est appliquée par le Conseil supérieur de la pêche dans le cadre du Réseau hydrobiologique et piscicole (RHP). Un *indice poisson* est en cours de mise au point (Oberdorff

Cet article présente certains des résultats obtenus par l'UR RIPE, contribution de l'unité à l'appel d'offres interne « État écologique » dans le cadre de la mise en œuvre de la directive cadre européenne sur l'eau.

## Contact

1. Cemagref,  
UR Ressources  
ichtyologiques en  
plans d'eau,  
Domaine de Lavalette,  
361, rue J.-F. Breton,  
BP 5095 34033  
Montpellier Cedex 1

et al., 2001) pour ces mêmes milieux. Si en cours d'eau, les critères morphométriques peuvent suffire pour prédire la présence ou l'absence d'espèces (Boët et Fuhs, 2000; Porter et al., 2000), ce n'est pas le cas en lacs (Johnson et Martinez, 2000). Par rapport aux cours d'eau, le poisson en lacs naturels paraît être le bio-intégrateur d'un plus grand nombre de paramètres (en particulier biologiques) dans un milieu qui est moins fluctuant sur le court et le moyen terme.

Parmi les méthodes d'évaluation de la qualité d'un plan d'eau par le biais d'assemblages piscicoles, citons l'*Index of Biotic Integrity* (IBI, établi à l'origine pour les rivières) de Karr (1981), le *Reservoir Fish Assemblage Index* (RFAI) et le *Lake and Reservoir Biomonitoring Programme* de l'USEPA (USEPA, 1998; Simon, 1999) aux USA.

Pour les plans d'eau européens, moins suivis que les cours d'eau, on ne dispose pas encore de méthodes d'évaluation de leur qualité ichtyologique telles que le demande la directive cadre européenne sur l'eau (PE-CONS 3639/00, 2000). Une méthode d'échantillonnage piscicole standard en lacs est en cours de mise au point entre le Danemark, la Suède et la Finlande (Poulsen et Jeppesen, 2000), tandis que des résultats préliminaires (détermination d'associations d'espèces lacustres types) ont été obtenus en Autriche (Gassner et Wanzenböck, 1999).

L'UR Ressources ichtyologiques en plans d'eau du Cemagref a constitué une banque de données « lacs naturels et réservoirs » en rassemblant et organisant des informations provenant des Agences de l'eau, du CSP (Conseil supérieur de la pêche), de laboratoires universitaires, des DIREN (Direction régionale de l'environnement), d'EDF, de gestionnaires de plans d'eau. Actuellement, plus de 100 plans d'eau sont référencés. Ces données sur les lacs et les retenues ont fait l'objet d'une première exploitation par Pronier (2000), complétée par Brochier (2001) et Tulli (2001).

Une partie de ces résultats concerne une série de vingt lacs situés à moins de 1500 m d'altitude (tableau 1), pour lesquels on disposait de données suffisamment complètes (morpho-hydrologie, physicochimie, plancton, échantillonnages piscicoles). L'analyse des classes d'abondances numériques relatives des espèces (présentes sur

au moins quatre plans d'eau) a mis en évidence des co-occurrences entre espèces. Certaines d'entre elles ont simultanément des abondances relatives plus élevées dans le milieu.

## Les principaux résultats obtenus

Trois assemblages piscicoles (groupes taxonomiques) ressortent des analyses statistiques :

Ablette (*Alburnus alburnus*) – Goujon (*Gobio gobio*) – Truite commune (*Salmo trutta*) – Omble (*Salvelinus alpinus*), accompagnés par le Chevaine (*Leuciscus cephalus*),

Brochet (*Esox lucius*) – Rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) – Tanche (*Tinca tinca*) – Perche (*Perca fluviatilis*),

Sandre (*Stizostedion lucioperca*) – Grémille (*Gymnocephalus cernuus*), accompagnés de la Carpe (*Cyprinus carpio*) et de la Brème (*Abramis brama*).

Les Corégones (*Coregonus* sp.) sont toujours positionnés de façon indépendante par rapport aux autres espèces dans les analyses statistiques.

## L'écologie des espèces

Le premier assemblage, Ablette – Goujon – Truite commune – Omble, est constitué de deux espèces de petite taille : un Cyprinidé benthophage littoral sur fond de sable (Goujon), un Cyprinidé omnivore-zooplanctonophage pélagique (Ablette) et deux Salmonidés, carnivores-invertivores pélagiques. Ils sont accompagnés par le Chevaine, omnivore relativement opportuniste, mais se reproduisant en cours d'eau, comme la Truite.

Le deuxième assemblage, Brochet – Rotengle – Tanche – Perche, comprend un piscivore territorial littoral (Brochet en zones de macrophytes), un carnivore-invertivore (Perche) et deux Cyprinidés de grande taille à forte fécondité : le Rotengle, omnivore opportuniste, et la Tanche, benthophage sur sédiment organique.

Le dernier assemblage, Sandre – Grémille – Carpe commune – Brème, regroupe deux Percidés : la Grémille, carnivore benthophage de petite taille, et le Sandre, piscivore pélagique de grande taille ainsi que deux grands Cyprinidés. La Vandoise (*Leuciscus leuciscus*) est associée à ce groupe.

### Les liens entre assemblages piscicoles et descripteurs environnementaux

Une explication à ces assemblages d'espèces est recherchée par le biais des quatre descripteurs intégrateurs (altitude, surface, conductivité, indice trophique).

La présence de la Truite commune est liée positivement à l'altitude, au contraire de celle du Sandre, de la Grémille et de la Vandoise. Un groupe d'espèces (les Salmonidés, l'Ablette, le Goujon, le Chevaine) est fortement corrélé avec la profondeur du plan d'eau. La conductivité et l'abondance numérique des Corégones sont liées positivement. Concernant l'indice trophique, les Salmonidés, mais aussi le Brochet et la Tanche, lui sont corrélés négativement, tandis que pour le Sandre, cette corrélation est positive.

### La discussion des résultats

Les résultats obtenus (Pronier, 2000; Brochier, 2001; Tulli, 2001) sont confrontés au schéma théorique d'évolution générale des lacs au cours de leur eutrophisation (annexe) établi à partir de la bibliographie et de données expérimentales. Il est nécessaire en effet, de s'assurer que ces assemblages piscicoles correspondent à une réalité écologique et ne résultent pas de coïncidences.

Parallèlement à l'évolution de la qualité du milieu lacustre, la composition de l'ichtyofaune (abondances spécifiques relatives) varie suivant les exigences des différentes espèces présentes (degrés d'oxyphilie, de thermophilie, d'acidophilie; guildes trophiques et reproductrices). Entre en jeu également la synécologie des espèces (compétition, prédation...).

▼ Tableau 1 – Lacs naturels ayant servi à établir les assemblages piscicoles. N.B. : Le niveau d'eutrophisation indiqué est celui du lac au moment où les pêches d'échantillonnage ont été effectuées.

Lacs	Départements	Superficie (ha)	Altitude (m)	Niveau d'eutrophisation	Date pêche
Abbaye	Jura	74	879	Mésotrophe	1980
Aiguebelette	Savoie	540	374	Oligo-mésotrophe	1995
Anney	Haute-Savoie	2 700	447	Oligotrophe	1983
Le Bourget	Savoie	4 462	231	Eutrophe	1984
Cazaux	Landes	5 800	21	Oligo-mésotrophe	1986
Chalain	Jura	213	490	Oligo-mésotrophe	1984
Etival	Jura	15	794	Mésotrophe	1985
Gerardmer	Vosges	116	660	Mésotrophe	1977
Ilay	Jura	72	774	Oligo-mésotrophe	1989
Laffray	Jura	127	908	Oligo-mésotrophe	1971
Laprade	Landes	14	8	Mésotrophe	1982
Longemer	Vosges	67	737	Méso-eutrophe	1977
Moliets	Landes	7,3	8	Méso-eutrophe	1982
Nantua	Ain	140	512	Oligo-mésotrophe	1989
Paladru	Isère	390	492	Mésotrophe	1989
Parentis	Landes	3 600	20	Hyper-eutrophe	1992
Petichet	Isère	86	923	Mésotrophe	1989
Remoray	Doubs	95	850	Mésotrophe	1991
Sylans	Ain	50	590	Mésotrophe	1990
Tazenat	Puy-de-Dôme	30,9	630	Oligo-mésotrophe	1997

Présentes sur certains lacs seulement, des espèces peuvent être prises en compte (Lote *Lota lota*, Vairon *Phoxinus phoxinus*). D'autres, au contraire très ubiquistes (par exemple le Gardon *Rutilus rutilus*) n'apportent pas d'informations sur la qualité du milieu même si leurs abondances relatives sont fortes dans les captures.

#### LES LACS ULTRA-OLIGOTROPHES

Les Salmonidés (Truite commune, Omble chevalier *Salvelinus alpinus*), espèces pélagiques, sont capables d'occuper des lacs ultra-oligotrophes où les ressources alimentaires (zooplancton, larves et adultes d'insectes, petit poisson fourrage) sont limitées. Dans ces lacs, qui ne se trouvent plus qu'en altitude, la chaîne alimentaire est courte, la production et la biomasse faibles (quelques kg/ha). Le peuplement piscicole est souvent monospécifique (allopatric; Pronier, 2000).

#### LES LACS OLIGOTROPHES

L'augmentation des ressources nutritives dans le milieu qui s'enrichit en éléments minéraux et devient oligotrophe, favorise le plancton (végétal et animal) et l'implantation d'espèces plus spécialisées pour exploiter le zooplancton : les Corégones (*Coregonus* sp.), caractéristiques en région péri-alpine, prennent l'avantage sur l'Ombre (Champigneulle, 1985).

Dans ces lacs, l'association Truite – Corégones (+ Omble) est accompagnée de petits Cyprinidés (Vairon et Ablette, pélagiques; Goujon, littoral). La Lote est aussi naturellement présente dans ces plans d'eau. Toutes ces espèces font partie de la guilda reproductrice lithophile et psammophile. Dans ce type de lacs, les piscivores représentent l'essentiel de la biomasse (Salonen *et al.*, 1996).

Les listes d'espèces piscicoles établies par Lunel (1874) sur quelques lacs péri-alpins alors oligotrophes (tableau 2), confirme cette association. Pour les plans d'eau oligotrophes en région péri-alpine, on peut retenir les Corégones comme espèce type, qui se retrouvent du nord des Alpes et de la Grande-Bretagne à la Scandinavie et la Finlande, dans une ichthyorégion à Corégones. En dehors de cette zone géographique, l'assemblage Ablette – Goujon avec Truite pourrait être validé pour les lacs français. Peu capturés dans les pêches d'échantillonnage, le Vairon et la Lote méritent d'être pris en compte comme autres espèces indicatrices de ces milieux peu eutrophisés. L'Ombre chevalier présent à de faibles densités, mais faisant souvent

l'objet d'opérations de soutien de populations de grande envergure (pacage lacustre) ne peut être considéré ici comme une espèce repère. Le Chevaine signalé dans les résultats initiaux est d'origine lotique, où sa présence n'a pas de forte valeur indicatrice (Verneaux, 1981).

#### L'assemblage type

Ablette – Goujon (avec Corégones, en région péri-alpine).

Cet assemblage est accompagné du Vairon, de la Lote et de la Truite commune.

#### Les lacs types

Annecy, oligotrophe (avec COR introduit et acclimaté)

Nantua, oligo-mésotrophe, (COR par soutien de population avec pacage lacustre).

#### Les espèces types

Les Corégones (COR) : leur présence est soit naturelle (Bourget) soit résulte d'introductions et d'opérations de soutien de populations dans des lacs où ils ne trouvent plus de conditions optimales pour se reproduire (colmatage des frayères). La ponte a lieu sur des zones d'éboulis sub-aquatiques. Ils bénéficient de statut de protection en France (directive Habitats) et en Europe (Convention de Berne et Liste rouge UICN).

La Truite commune (TRF) : le maintien d'une population pérenne dépend de l'existence effective de zones de reproduction suffisantes en qualité et superficie dans les tributaires.

L'Ablette (ABL) semble pouvoir maintenir des effectifs importants tant que les piscivores (Sandre, Perche) ne dépassent pas 10-15 % de la biomasse totale (étude de la retenue des Olivettes, Hérault; Cadic *et al.*, 2000). L'espèce se développe mieux dans les lacs profonds.

Le Goujon (GOU) : l'espèce est moins sensible à la qualité de l'eau elle-même qu'à celle de son habitat (alimentation et reproduction sur fonds sablonneux) et surtout à la compétition interspécifique et à la prédation. Le Goujon a en effet un bon potentiel de production aussi bien en étangs naturels que fertilisés (hyper-eutrophes) à condition qu'il n'y ait ni espèces benthophages concurrentes (Tanche, Carpe) ni prédateurs (Schlumberger *et al.*, 1999).

Le Vairon (VAI) : l'espèce est exigeante vis-à-vis de la qualité de l'eau mais peut se reproduire

Noms communs		LÉMAN	ANNECY	BOURGET
<b>SALMONIDÉS</b>				
Truite commune (TRF)	<i>Salmo trutta</i>	0	0	0
Omble chevalier (OBL)	<i>Salvelinus alpinus</i>	0		0
<b>CORÉGONES</b>				
Corégone (COR)	<i>Coregonus</i> sp. (fera)	0		
«	<i>Coreg.</i> sp. (gravenche)	0		
«	<i>Coreg.</i> sp. (lavaret)			0
<b>GADIDÉS</b>				
Lote (LOT)	<i>Lota lota</i>	0	0	0
<b>COTTIDÉS</b>				
Chabot (CHA)	<i>Cottus gobio</i>	0	0	0
<b>COBITIDÉS</b>				
Loche franche (LOF)	<i>Nemacheilus barbatulus</i>	0	0	0
<b>ESOCIDÉS</b>				
Brochet (BRO)	<i>Esox lucius</i>	0		0
<b>PERCIDÉS</b>				
Perche (PER)	<i>Perca fluviatilis</i>	0	0	0
<b>BLENNIDÉS</b>				
Blennie fluviatile (BLE)	<i>Blennius fluviatilis</i>			0
<b>CYPRINIDÉS</b>				
Ablette (ABL)	<i>Alburnus alburnus</i>	0		0
Goujon (GOU)	<i>Gobio gobio</i>	0	0	0
Vairon (VAI)	<i>Phoxinus phoxinus</i>	0	0	0
Rotengle (ROT)	<i>S. erythrophthalmus</i>	0		
Gardon (GAR)	<i>Rutilus rutilus</i>	0	0	0
Tanche (TAN)	<i>Tinca tinca</i>	0	0	0
Carpe (CCO)	<i>Cyprinus carpio</i>	0	0	0
Brème (BRE)	<i>Abramis brama</i>			0
Barbeau (BAF)	<i>Barbus fluviatilis</i>			0
Spirilin (SPI)	<i>Alburnoïdes bipunctatus</i>	0		
Chevaine (CHE)	<i>Leuciscus cephalus</i>	0	0	0
Vandoise (VAN)	<i>Leuciscus leuciscus</i>			0
Blageon (BLN)	<i>L. soufia agassizi</i>		0	0

▲ Tableau 2 – Peuplements « originels » de lacs sub-alpins oligotrophes. Liste des espèces observées (d'après Lunel, 1874).

en milieu confiné (bac de ponte; Kestemont et Mélard, 1994). En Suisse, l'espèce est plus fréquente en lacs qu'en cours d'eau si l'altitude est > 800 m (Pedroli *et al.*, 1991).

La Lote (LOT) : ce Gadidé benthique d'eau douce est un carnivore opportuniste. Il a une aire de distribution naturelle plus large que les Corégones et n'est pas spécifique du milieu lacustre où ses exigences écologiques sont mal connues. Sa présence en lac ne s'étend peut-être pas au-delà du stade mésotrophe (situation extrême dans les lacs vosgiens de Gérardmer et Longemer). L'espèce est classée comme « vulnérable » en France.

#### LES LACS MÉSOTROPHES

Les apports de sédiments riches en matières organiques vont induire un colmatage progressif (avec une diminution de l'oxygène dissous) des zones à substrats durs (blocs, graviers) qui constituent autant de zones de frayères recherchées par les Salmonidés et les Corégones. Cela restreint peu à peu leurs possibilités de reproduction. Devenant anoxique jusqu'à son interface avec l'eau, le substrat induit des mortalités élevées sur les œufs déposés et les larves vésiculées. Cette disparition progressive des populations concerne d'abord celle des Ombles, plus exigeants, puis celles de Corégones. Pour ces dernières, leur meilleur développement a été noté avec 3 à 5 µg/l de Chl *a* (en Finlande; Persson *et al.*, 1991) ou avec des teneurs de P total ne dépassant pas 35 µg/l (en Suisse; Müller, 1992). Les indices trophiques correspondant à ces valeurs sont ceux de lacs moyennement mésotrophes. Cet optimum serait également celui de la Perche (Persson *et al.*, 1991; Boisclair et Rasmussen, 1996).

Comme pour la Lote, les lacs mésotrophes constitueraient donc des milieux « limites » pour les Corégones, où l'espèce ne se maintient que s'il lui est possible de boucler son cycle biologique (présence de frayères de qualité), bien que la croissance des individus y soit plus forte grâce aux ressources nutritives plus abondantes (Kirchhofer, 1995). Craig (1987) signale que la compétition-prédation des Perches sur les Corégones est plus ou moins marquée suivant l'étendue relative des zones littorales et pélagiques. Les premières sont plus favorables aux Perches, tandis que les Corégones préfèrent les zones pélagiques.

Dans cette gamme de qualité de milieux, le Vairon régresse rapidement dans les plans d'eau ayant dépassé le stade oligotrophe du fait de ses exigences vis-à-vis de la qualité de l'eau et des sites de ponte (secteurs de graviers de 1-2 cm, sans sédiments fins; Kestemont et Mélard, 1994). Le Goujon et l'Ablette, moins sensibles à la qualité de l'eau, se maintiennent tant que la pression de compétition ou de prédation n'est pas trop élevée. Le Goujon régresse face à des benthophages de plus grande taille (Carpe, Tanche, Brême) ou s'il ne dispose plus de zones littorales sablonneuses (Schlumberger, 1998; Schlumberger *et al.*, 1999).

Un milieu où les macrophytes s'implantent dans les zones littorales et où la compétition alimentaire sur le zooplancton est plus faible (disparition des Corégones), est favorable pour le développement de la Perche, du Gardon (Cyprinidé ubiquiste à forte fécondité, régime omnivore-zooplanctonophage), ainsi que du Brochet, bien que cette espèce territoriale ne soit jamais abondante. La transparence de l'eau est un facteur important pour cette espèce, des valeurs supérieures à 3 m constituant un optimum (Casselman et Lewis, 1996), ce qui équivaut à un indice trophique inférieur à 45, soit des eaux de qualité mésotrophe. Dans les suivis de RHP en cours d'eau, Brochet et Rotengle sont considérés comme des espèces exigeantes vis-à-vis de leur habitat (Grandmotet, 1983).

#### L'assemblage type

Brochet – Rotengle – Tanche, avec Perche.

#### Lacs types

– Cazaux, Chalain, Ilay, Laffray : oligo-mésotrophes;

– Abbaye, Etival, Gérardmer, Longemer, Petichet, Remoray : mésotrophes.

#### Les espèces types

Le Brochet (BRO), espèce exigeante, recherche pour sa reproduction des zones de végétation inondée au printemps ou des herbiers submergés et pour son habitat, une végétation dense (plus de 30 % de couverture (Casselman et Lewis, 1996; Minns *et al.*, 1996; Eklöv, 1997). Il est classé comme « vulnérable » en France (Liste rouge UICN).

Le Rotengle (ROT) : proche du Gardon, cette espèce omnivore est plus sensible à la qualité

de l'eau (Pedroli *et al.*, 1991). Ponte dans la végétation submergée.

La Tanche (TAN) se nourrit d'organismes vivant sur le fond (régime benthophage) en secteur littoral. Pond dans la végétation.

La Perche (PER) a un régime carnivore opportuniste (zooplancton, invertébrés, poissons). La ponte, sous forme d'un ruban d'œufs, est accrochée à un support souvent près de la surface.

#### LES LACS EUTROPHES (PEU PROFONDS)

D'après des études faites en Suède (Persson et Greenberg, 1990; Persson *et al.*, 1991), il existe une forte concurrence entre les juvéniles de Gardon et de Perche vis-à-vis du zooplancton qui se ferait en faveur du Cyprinidé. La croissance réduite des Perchettes qui en résulte retarde leur passage à un régime à base de macroinvertébrés, puis de poisson fourrage et augmente leur taux de mortalité hivernale. La croissance différentielle entre les deux espèces permet aux Gardons d'atteindre une taille « refuge » qui les met à l'abri de la prédation des Perches. Dans ces conditions, les ressources trophiques pour les Gardons d'âge > 1<sup>+</sup> proviendraient principalement des macroinvertébrés (Tolonen *et al.*, 2000). Si cette ressource trophique devient limitante, la population de Perche régresse et peut être remplacée par un autre Percidé, le Sandre, qui, contrairement au Brochet, peut chasser ses proies dans des eaux à turbidité élevée, fortement eutrophisées (plus de 20 mg/m<sup>3</sup> en chlorophylle *a*, soit un indice trophique supérieur à 60; Persson *et al.*, 1991).

La richesse des fonds en matière organique est favorable aux organismes macroinvertébrés, recherchés par les Cyprinidés benthophages omnivores (Brème, Carpe, Tanche, cette dernière plus littorale). Ces espèces qui peuvent atteindre des tailles importantes, sont toutes de la guildes reproductrice phytophile. Une concurrence pour les zones de reproduction (herbiers peu profonds) est signalée entre la Carpe et le Brochet, aux dépens de ce dernier (Tolonen *et al.*, 2000). Ubiquistes, Perche et Gardon sont souvent les espèces les mieux représentées dans ces lacs (40 à 60 % d'abondance numérique relative cumulée pour ces deux espèces, d'après les données dont nous disposons).

Tant que les dépôts de sédiment et de matière organique laissent subsister des zones de substrat dur (sable, gravier, voire racines) et

que l'oxygène dissous n'est pas limitant en profondeur, l'assemblage Sandre – Grémille peut caractériser des lacs eutrophes aussi bien en Finlande (Persson *et al.*, 1991; Bergman, 1991) qu'en France (Pronier, 2000; Brochier, 2001), en particulier dans les lacs landais (fond sablonneux, sans stratification estivale grâce à leur profondeur relative faible).

L'association Sandre – Grémille caractériserait les lacs eutrophes relativement peu profonds, dans la mesure où ces espèces y trouvent des fonds durs, sablonneux, pour leur alimentation (Grémille) et leur reproduction (Sandre, Grémille).

#### L'assemblage type

Sandre – Grémille, avec Carpe et Brème.

#### Le lac type

Le Bourget, eutrophe.

Sandre et Grémille sont présents à Parentis (hyper-eutrophe) et à Cazaux, (lac classé oligomésotrophe sur la base des analyses d'eau, mais eutrophe par sa richesse trophique grâce aux macroinvertébrés favorisés par la végétation aquatique).

#### Les espèces types

Le Sandre (SAN) : l'espèce a une fécondité pratiquement 10 fois plus élevée que le Brochet. Le mâle dégage un « nid » sur un substrat dur et le garde jusqu'à l'éclosion.

La Grémille (GRE) : petit invertébré benthophage qui a des exigences similaires à celles du Sandre, il ne craint pas la concurrence de benthophages de plus grande taille (Brème, Carpe; Persson *et al.*, 1991). Espèce caractéristique des lacs eutrophes à fond sablonneux, même si elle est présente dans des lacs oligo- ou mésotrophes (Persson *et al.*, 1991; Bergman, 1991).

La Carpe (CCO) et la Brème (BRE) sont deux Cyprinidés cherchant leur nourriture en fouillant les sédiments organiques.

#### Synthèse et commentaires

Les trois assemblages taxonomiques déterminés ont bien une place dans le gradient d'eutrophisation des lacs :

– Salmonidés (et Corégones en région péri-alpine) avec petits Cyprinidés (Vairon, Ablette, Goujon) et Lote pour les lacs peu eutrophisés;

– Brochet, Rotengle et Tanche avec Perche, en conditions mésotrophes;

– Sandre et Grémille avec Carpe et Brème en milieux plus fortement eutrophisés.

Il est intéressant de noter que toutes ces espèces (sauf le Sandre et la Grémille qui coloniseront la région plus tard) sont mentionnées dans la liste établie par Lunel en son temps (deuxième moitié du 19<sup>e</sup> siècle) pour des grands lacs péri-alpins à l'état oligotrophe. Suivant leurs exigences écologiques respectives, certaines de ces espèces vont prendre une importance numérique relative plus ou moins forte dans le peuplement du lac suivant son niveau d'eutrophisation et ses ressources, et contribuer (ou non) à ces assemblages.

Les différences de corrélation vis-à-vis du critère indice trophique entre le Brochet, la Tanche d'une part et le Sandre d'autre part, confirme la succession des assemblages indiquée précédemment. La forte corrélation entre la conductivité et la présence de Corégones peut s'expliquer conjointement par la biogéographie de ces poissons et la géologie. La région péri-alpine où ils se trouvent est constitué pour une bonne part de terrains calcaires, assurant une conductivité élevée à l'eau. Dans l'échantillon de lacs exploité, les gradients d'altitude et de conductivité évoluent de façon opposée : les secteurs à terrains calcaires (Jura et région péri-alpine) sont situés à une altitude plus élevée que la série de lacs landais sur terrain sablonneux.

Parallèlement à cette succession de groupes taxonomiques, on note celle de groupes fonctionnels (encadré). Aux espèces de la guildes reproductrice lithophile (Salmonidés, Corégones, Goujon, Ablette et Vairon), succèdent celles de la guildes phytophiles (Brochet, Rotengle, Tanche) et litho-phytophiles (Sandre, Grémille). Parallèlement, il y a une augmentation de la taille et de la fécondité absolue des Cyprinidés présents : 400 à 2 000 ovules par femelle de 10 g chez le Vairon, 1 000 à 2 000 ovules pour un Goujon de 20 g, mais plus de 200 000 ovules pour carpe adulte de 2 kg (Kestemont et Mélard, 1994; Schlumberger, 1998).

Sur le terrain, il apparaît que les assemblages à base de Brochet ou avec Sandre ne distinguent que peu le niveau d'eutrophisation des lacs. D'une manière schématique, on pourrait faire correspondre à chacun de ces assemblages un

type de lac : l'assemblage avec Sandre serait plus fréquent dans les lacs « à eaux vertes » ou turbides, si la zone profonde est bien oxygénée, tandis que le Brochet se rencontrerait dans des lacs « à eaux claires », avec une large zone littorale occupée par des macrophytes. En grands plans d'eau, c'est principalement l'hétérogénéité des habitats disponibles qui va conditionner la présence de l'un ou l'autre de ces assemblages, ou leur présence simultanée et leur abondance numérique relative.

Dans les lacs avec désoxygénation des couches profondes et sédiment organique abondant (critères typiques de grands plans d'eau eutrophes), il y aurait surtout développement des populations d'espèces ubiquistes : grands Cyprinidés (Carpe, Brème) accompagnés par la Tanche et le Gardon, avec des carnivores présents en fonction des habitats disponibles pour leur reproduction et comme abri.

Faute d'informations disponibles, il n'a pas été possible de tester l'influence des macrophytes (étendue des zones occupées/surface en eau) dont l'importance pour la faune aquatique et le peuplement piscicole est grande (Hanson et Leggett, 1982; Testard, *in* Pourriot et Meybeck, 1995; Simon, 1999). Il faut rappeler que l'indice trophique, dans sa forme actuelle, ne prend en compte que la qualité de l'eau. Les effets d'une ceinture de macrophytes aquatiques bien développée peuvent être tels (allopathie et compétition avec le phytoplancton vis-à-vis des nutriments; Hootsman, 1991) que les analyses d'eau peuvent faire considérer le plan d'eau comme peu eutrophisé, alors que les ressources trophiques pour les poissons (macroinvertébrés) y sont abondantes (cas du lac de Cazaux, Landes).

D'autre part, la répartition des lacs pris en compte n'est pas homogène dans les différentes classes de valeur d'indice trophique (tableau 1). Les sites mésotrophes sont les mieux représentés dans l'échantillon disponible (huit sites sur vingt) et seul un lac a un statut oligotrophe. Cette répartition hétérogène ne permet pas de mettre en évidence des groupes taxonomiques pour des plans d'eau peu, ou au contraire fortement eutrophisés.

Bien que nos résultats soient basés sur des classes d'abondances numériques relatives entre espèces, la succession des associations d'espèces correspond à celle décrite par Persson *et al.* (1991) pour les lacs finlandais où Salmonidés

et Corégones, puis Percidés et Cyprinidés constituent successivement l'essentiel de la biomasse dans les captures. Le schéma général de succession-remplacement des espèces suivant le gradient d'eutrophisation des lacs semble donc se faire de manière identique du nord au sud de l'Europe. Cependant, plusieurs espèces « indicatrices » identifiées ici à partir d'un échantillon de lacs français ne se retrouvent pas au-delà des Alpes et des Pyrénées. Par exemple l'Ablette, le Vairon, la Perche, ne se trouvent pas au-delà de ces massifs montagneux. Le Goujon est présent en Espagne seulement, tandis que le rotengle n'occupe que l'Italie (Banarescu *et al.*, 1971 ; Persat et Keith, 1997 ; Wanzenböck, comm. pers.). Il faut donc prévoir que des assemblages spécifiques originaux, homologues de ceux décrits ici, soient mis en évidence pour l'Italie et surtout pour la péninsule ibérique.

## Conclusion

L'échantillon de lacs étudié a permis de mettre en évidence une certaine succession parmi les groupes taxonomiques indicateurs, parallèlement à une eutrophisation croissante du milieu. Cette succession d'espèces indicatrices se fait

parallèlement à celle des guildes reproductrices dominantes.

Les trois assemblages piscicoles types se positionnent dans le schéma général d'évolution des peuplements piscicoles des lacs français d'altitude inférieure à 1 500 m (voir figure, p. 32) :

Ablette – Goujon – Vairon, avec Lote et Truite commune (et Corégones en région péri-alpine) pour les lacs faiblement eutrophisés,

Brochet – Rotengle – Tanche avec Perche,

Sandre - Grémille, accompagnés de la Carpe et de la Brème.

Les deux derniers assemblages peuvent être considérés comme caractéristiques des lacs mésotrophes à eutrophes où les espèces se répartissent suivant les habitats qui leurs conviennent. Des surfaces importantes occupées par des macrophytes submergés sont favorables au Brochet, au Rotengle et à la Tanche, espèces plus littorales. Des plans d'eau à fond dur (ou à faible épaisseur de sédiment fin) et relativement peu profonds auront la préférence du Sandre et de la Grémille si les ressources trophiques (poissons, macro-invertébrés) sont abondantes.

### Encadré

#### Guildes trophiques et reproductrices

Les guildes sont des groupes d'espèces qui, dans le même habitat, ont le même trait fonctionnel. Cette similarité de « fonction » peut être le régime alimentaire, ou le support de ponte. Faute de données spécifiques, ce sont les classifications utilisées par le CSP pour les cours d'eau qui ont été utilisées dans cette étude sur les lacs, sachant que la même espèce peut ne pas avoir le même comportement dans un cours d'eau et dans un lac.

#### \* guildes trophiques :

- carnivores : Brochet, Lote, Sandre, Perche, Silure ;
- invertivores (consommateurs de zooplancton et larves d'insectes) : Salmonidés et Corégones, Goujon, Grémille, Anguille, Poisson chat ;
- omnivores : Ablette, Gardon, Barbeau, Chevaine, Carpe, Tanche, Brème.

Remarques : le choix de la consommation d'une proie dépend de son abondance dans le milieu et de sa taille relative par rapport à son prédateur. La Perche s'avère être particulièrement opportuniste ; suivant les ressources disponibles, elle peut être classée comme carnivore qu'à partir d'une taille de 10-12 cm après une phase à régime invertivore (Bergman, 1991 ; Persson *et al.*, 1991 ; Tolonen *et al.*, 1996).

Il n'existe pas en lacs d'espèces indigènes véritablement herbivores : phytoplancton et macrophytes sont des ressources alimentaires non exploitées par le poisson.

#### \* guildes reproductrices :

- lithophiles (ponte sur substrat minéral : cailloux, graviers) : Salmonidés et Corégones, Goujon, Vairon, Lote, Barbeau, Toxostome, Black-bass ;
- phyto-lithophile (ponte sur substrat dur ou végétal) : Ablette, Perche, Gardon, Grémille, Brème ;
- phytophile (ponte dans la végétation submergée) : Brochet, Rotengle, Tanche, Carpe, Sandre.

Remarque : les observations faites par le Cemagref en plans d'eau tendraient à faire considérer le Sandre comme plutôt membre de la guildes lithophile.



### Abstract

Statistical analyses have been applied to the results of fish sampling operations on twenty French natural lakes (altitude < 1500 m); three fish assemblages were evidenced and placed inside the general evolution scheme of lakes. The oligo- and oligo-mésotrophic lakes can be characterized by Coregonids (inside a Coregonid ichthyo-region) or by the association of *Alburnus alburnus* – *Gobio gobio*, with the presence of *Phoxinus phoxinus* and *Salmo trutta*. Into mesotrophic lakes, the assemblage *Esox lucius* – *Scardinius erythrophthalmus* – *Tinca tinca* could be considered as typical, and is replaced by *Stizostedion lucioperca* – *Gymnocephalus cernuus* with large Cyprinids (*Cyprinus carpio*, *Abramis brama*) in eutrophic lakes. Because of the capacity of adaptation of the fish, these assemblages do not correspond narrowly to trophic quality indices but are indicators of the “ichthyological condition” of a lake, as requested by the European Water Frame Directive.

### Bibliographie

ARGILLIER, C., PRONIER, O. et CHANGEUX, T., (sous presse), Fisheries management practices in french inland waters, In I.G. Cowx (éd.), *Management and ecology of lake and reservoir fisheries*, Oxford, Fishing News Books, Blackwell Science.

BERGMAN, E., 1991. Changes in abundance of two Percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*, along a productivity gradient: relations to feeding strategies and competitive abilities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48, p. 536-545.

BOET, P., FUHS, T., 2000, Predicting presence of fish species in the Seine river basin using artificial neuronal networks. In *Artificial neuronal networks – application to ecology and evolution*, Lek, Guégan éd., p. 131-142.

CADIC, N., ARGILLIER, C., SCHLUMBERGER, O., SAGLIOCCO, M., PROTEAU, J.-P., 2001 Fish census during reservoir draining to assess the biases in gillnetting or echosounding fish population estimates. ICES CIEM 89<sup>th</sup> Annual Science Conference, (Q) Catchability and Abundance Indicators, Oct. 2001, Oslo, Norvège, ASC Edition ICES CM 2001 Q : 05 Document. Site web : [www.ices.dk/pubs/ascpap.htm](http://www.ices.dk/pubs/ascpap.htm)

JENKINS, R.M., 1982, The morphoedaphic index and reservoir fish production. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 111, p. 133-140.

JEPPESEN, E., JEPPESEN, J.-P., KRISTENSEN, P., SÖNDERGAARD, M., MORTENSEN, E., SORTKJÆR, O., OLRİK, K., 1990. Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions. *Hydrobiologia*, 200/201, p. 219-227.

JOHNSON, B.M., MARTINEZ, P.J., 2000. Trophic economics of lake trout management in reservoirs of differing productivity. *North Amer. J. Fish. Man.*, 20, p. 127-143.

KEITH, P., et ALLARDI, J., 2001, *Atlas des poissons d'eau douce de France*, MNHN, Paris, collections « Patrimoines naturels », 47, 387 p.

LUNEL, G., 1874, *Histoire naturelle des poissons du Léman*, Georg éd., Genève, 210 p. + planches.

MINNS, C.K., KELSO, J.R.M., RANDALL, R.G., 1996. Detecting the response of fish to habitat alterations in freshwater ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53 (suppl. 1), p. 403-414.

MÜLLER, R., 1992. Trophic state and its implications for natural reproduction of Salmonids fish. *Hydrobiologia*, 243/244, p. 261-268.

PEDROLI, J.-C., ZAUGG, B., KIRCHHOFER, A., 1991, *Atlas de distribution des poissons et cyclostomes de Suisse*, CSCF/SZKF, Neuchatel (Suisse), 206 p.

PERSSON, L., DIEHL, S., JOHANSSON, L., ANDERSSON, G., HAMRIN, S.F., 1991. Shifts in fish community gradient of temperate lakes – patterns and the importance of size-structure interactions. *J. Fish Biol.*, 38, p. 281-293.

PORTER, M.S., ROSENFELD, J., PARKINSON, E.A., 2000. Predictive models of fish species distribution in the Blackwater drainage, British Columbia. *North Am. J. Fish. Man.*, 20, p. 349-359.

PRONIER, O., 2000, *Analyse des peuplements ichtyologiques des plans d'eau français et perspectives de gestion piscicole*, Thèse de doctorat, Cemagref Montpellier/INP-ENSA Toulouse/CSP/Région Languedoc-Roussillon, 181 p. + annexes. Accessible en ligne : [www.montpellier.cemagref.fr](http://www.montpellier.cemagref.fr)

RYDER, R.A., 1965. A method for estimating the potential fish production of north-temperate lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 94, p. 214-218.

SIMON, T.P. (édit.), 1999, *Assessing the sustainability and biological integrity of water resources using fish communities*, CRC Press, 671 p.

TOLONEN, K.T., KARJALAINEN, J., STAFF, S., LEPPÄ, M., 2000. Individual and population level food consumption by Cyprinids and Percids in a mesotrophic lake. *Ecology of Freshw. Fish.*, 9, p. 153-162.

TONN, W.M., MAGNUSON, J.J., RASK, M. et TOIVONEN, J., 1990. Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: the balance between local and regional processes. *Am. Nat.*, 136, p. 345-375.

WEAVER, M.J., MAGNUSON, J.J., CLAYTON, M.K., 1996. Habitat heterogeneity and fish community structure: inferences from North-temperate lakes. *Amer. Fish. Soc. (Symp. 16)*, p. 335-346.

Les travaux de Brochier (2001) et Tulli (2001) sont disponibles auprès de l'UR Ressources ichtyologiques en plans d'eau.

## ANNEXE

### Schéma d'évolution générale de la qualité de l'eau et du milieu lacustre

Les apports annuels de nutriments (azote et phosphore principalement) sont d'autant plus importants quantitativement que le lac est situé vers l'aval du cours d'eau, et que le bassin versant dont ils proviennent est vaste (références in Pronier, 2000). Il en résulte que les lacs actuellement les moins enrichis se situent en tête de bassin, souvent en altitude (le gradient *altitude* coïncidant avec les gradients *température* et *teneurs en N et P dissous*). Mais les apports azotés d'origine atmosphérique (pluie, neige) ne peuvent désormais plus être négligés : nous avons relevé des teneurs de 0,2 à 0,4 mg N-NO<sub>3</sub>/litre dans l'eau de fonte de neige (étude en cours du lac de Charpal, en Lozère ; 1 300 m).

Cette eutrophisation croissante des lacs de l'amont vers l'aval du réseau hydrographique reflète leur ontogenèse naturelle, et influe sur leur hydrobiologie, où le réseau trophique

**[nutriments => phytoplancton + macrophytes => zooplancton + macroinvertébrés => poissons]**

devient de plus en plus développé, complexe et stable.

La classification des plans d'eau est basée sur l'évaluation de leur niveau d'eutrophisation.

La « méthode de diagnose rapide en plans d'eau » (Barbe *et al.*, 1990) est une adaptation aux milieux lacustres français des critères retenus par l'OCDE (1982).

Ces critères et indices (valeurs seuils pour les niveaux de trophie) sont basés sur certains éléments du milieu qui sont à la base du réseau trophique aboutissant aux poissons :

Niveaux d'eutrophisation	Oligotrophe	Mésotrophe	Eutrophe
Critères :			
Transparence	de 5 à 15 m	de 2,2 à 5 m	de 2,5 à 0,50 m
N inorg. (hiver)	0,015 à 0,14 mg/l	0,14 à 0,74 mg/l	0,74 à 12,1 mg/l
P total (hiver)	0,002 à 0,012 mg/l	0,012 à 0,061 mg/l	0,061 à 0,95 mg/l
Chlorophylle <i>a</i> (été)	0,2 à 1,6 mg/m <sup>3</sup>	1,6 à 7,4 mg/m <sup>3</sup>	7,4 à 95 mg/m <sup>3</sup>
O <sub>2</sub> dissous en profondeur (été)	Pas de déficit	Faible épaisseur de la zone désoxygénée(1-2 m)	Forte épaisseur de la zone désoxygénée
Bornes des valeurs de l'indice trophique	15 à 35	35 à 50	50 à 75

Seuils de qualité d'eau (Barbe *et al.*, 1990).

- \* transparence ;
- \* azote inorganique total dissous (N-NH<sub>4</sub> + N-NO<sub>2</sub> + N-NO<sub>3</sub>);
- \* phosphore dissous (P-PO<sub>4</sub> et P total);
- \* chlorophylle *a* et phytoplancton.

La teneur en oxygène dissous en profondeur fournit également une indication sur l'état général du lac.

À chaque extrémité de cette gamme existent d'une part des plans d'eau de qualité ultra-oligotrophe (indices de 0 à 15), qui ne se trouvent plus qu'en altitude, et d'autre part des sites hyper-eutrophes (indices de 75 à 100), stade ultime de l'évolution naturelle (ex. : le lac de Grand-Lieu, en Loire-Atlantique), envahis par les végétaux et comblés par la matière organique accumulée.

Il est reconnu que certains critères de qualité ne sont pas applicables à tous les lacs. C'est le cas des lacs à macrophytes abondants : l'eau y est claire, les valeurs de [N], [P], [Chl. *a*] faibles. Sur la base des analyses d'eau, il y a une oligotrophie apparente du milieu, mais son fonctionnement est eutrophe grâce à l'abondance des macro-invertébrés dans la végétation (ressource trophique pour les poissons).

La corrélation entre la minéralisation de l'eau (liée à l'eutrophisation) et la production piscicole en grands plans d'eau a été montrée par le biais de l'indice morpho-édaphique (Ryder, 1965 ; Jenkins, 1982).

L'expérience de gestion d'étangs a mis en évidence l'importance du Calcium dissous pour la production piscicole et a déterminé des valeurs seuils séparant les plans d'eau « peu productifs » (30-50 kg/ha/an ; sur bassin versant granitique ou sablonneux) et les autres : [Ca] > 8 mg/l ; [CaCO<sub>3</sub>] > 20 mg/l ; conductivité > 50-100 µS/cm (Schäperclaus, 1962 ; Huet, 1970 ; Boyd, 1982 ; Matuszek et Beggs, 1988 ; Schlumberger, 1998) .

Par rapport au schéma général théorique de succession des associations d'espèces, des cas d'évolution atypique peuvent se produire :

\* Dans les lacs peu minéralisés situés dans des régions où les chutes de neige sont importantes, l'eutrophisation croissante aboutit à une impasse ichtyologique : seules des populations d'espèces acido-tolérantes (Perche, Brochet) peuvent se maintenir (Tonn *et al.*, 1990 ; Weaver *et al.*, 1996). C'est le cas du lac de Charpal, en Lozère (étude en cours). La minéralisation de l'eau reste le facteur limitant pour l'ichtyofaune, malgré l'augmentation des teneurs en N et P dissous.

\* Une pression de prédation trop faible sur des grands Cyprinidés (Carpe, Brème) qui se trouvent dans un plan d'eau riche en ressources trophiques (macro-invertébrés, benthos) va aboutir à une impasse trophique ou énergétique. Une fraction importante de la population fourrage va atteindre précocement une taille refuge (refuge écologique) qui la met à l'abri de la prédation par les piscivores et facilite son action de dégradation du milieu aquatique (ichtyo-eutrophisation ; Drenner *et al.*, 1996 ; Lacroix et Lazzaro, 1996).

Mais l'évolution des lacs ne se fait pas en sens unique, de façon irrémédiable : une « ré-oligotrophisation » d'origine anthropique est possible (à moyen terme) à condition d'appliquer des mesures évitant l'entrée de flux azotés et phosphatés dans le lac (Ney, 1996 ; Stockner *et al.*, 2000). C'est ce qui a été réussi, par exemple, sur le lac d'Annecy et le lac Léman.