

L'état piscicole des lacs naturels de basse altitude – Espèces caractéristiques et critères d'évaluation du peuplement

Olivier Schlumberger

L'étude du peuplement piscicole des lacs naturels de basse altitude présente un intérêt pour l'évaluation écologique des milieux aquatiques nécessaire à la mise en œuvre de la Directive cadre européenne sur l'eau. Dans cet article, l'auteur fait un point sur les résultats obtenus concernant les assemblages d'espèces indicatrices et nous propose des descripteurs de peuplement piscicole ouverts à une validation plus large selon les milieux, l'objectif étant d'aider à définir les stratégies et les actions de restauration.

Quatre indicateurs biologiques sont pris en compte pour évaluer l'état écologique des milieux aquatiques selon la procédure de la Directive cadre européenne sur l'eau (encadré 1). Parmi ceux-ci, les poissons présentent un intérêt particulier. Le nombre d'espèces est limité (une trentaine) et leur taxonomie relativement simple, par rapport à celle des algues planctoniques par exemple. Cela facilite leur identification, sans faire appel à un spécialiste. Leur durée de vie est suffisamment longue pour intégrer les effets de l'environnement dans la structure de leurs populations. Enfin, grâce à la variété des niches écologiques occupées, les différentes espèces présentes sont représentatives des habitats et des ressources disponibles dans le milieu, et de leur évolution au fil du temps. Les lacs pris en compte ici sont ceux d'origine naturelle, situés à moins de 1 500 m d'altitude, et

soumis naturellement à des pressions anthropiques plus ou moins marquées. Les lacs de montagne (au-dessus de 1 500 m) ne sont pas pris en compte ici. Ils ont un peuplement piscicole qui présente souvent une faible diversité d'espèces, et il résulte souvent d'introductions dans un milieu initialement dépourvu de poissons.

Le peuplement piscicole d'un lac n'est pas dû au hasard. Sa composition résulte de l'effet de « filtres » écologiques qu'ont exercé divers facteurs de l'environnement sur l'ichtyofaune régionale. Parmi ceux-ci, on peut citer la qualité de l'eau (minéralisation, hydroclimat), la morphologie de la cuvette lacustre (plus ou moins profonde et évasée), les habitats disponibles (blocs, gravier, végétation, vase...), les relations entre les espèces de poissons présentes (compétition, prédation). Se rajoutent éventuellement l'effet des introductions d'espèces effectuées par l'homme.

Encadré 1

La Directive cadre européenne sur l'eau (DCEE) établit un cadre réglementaire pour la protection des eaux douces de surface, les eaux de transition (lagunes saumâtres), les eaux côtières et souterraines. L'objectif est d'éviter un accroissement de la dégradation de leurs paramètres physiques, chimiques et biologiques. Il s'agit également de préserver et améliorer l'état des écosystèmes aquatiques et des zones humides qui en dépendent, ainsi que de promouvoir une utilisation durable de l'eau.

D'ici 2015, toutes les eaux de surface devraient avoir atteint un « bon état » écologique. Cet « état » écologique est évalué à partir d'espèces indicatrices prises dans différents compartiments biologiques de l'écosystème : les algues planctoniques, les macrophytes aquatiques, les invertébrés et les poissons. La situation observée est comparée à un état de référence.

Les contacts

Cemagref, UR
Hydrobiologie,
361 rue Jean-François
Breton, BP 5095,
34196 Montpellier
Cedex 5

L'évaluation de la « qualité » d'un peuplement se fait à plusieurs échelles. À l'échelle de l'espèce, c'est un critère de présence/absence qui est retenu en se basant sur des espèces indicatrices qui servent de référence, du fait de leurs exigences particulières vis-à-vis de l'ensemble des caractéristiques du milieu. À l'échelle des populations que constituent les espèces, on se base sur des critères démographiques (structure en âges, structure en tailles...). À l'échelle du peuplement, sa structure et son organisation sont prises en considération : la richesse ou diversité spécifique, l'abondance relative des populations, les biomasses, ainsi que les guildes fonctionnelles représentées, c'est-à-dire les groupes d'espèces assurant des fonctions identiques dans la biocénose.

Comme tout écosystème, les lacs évoluent, ils s'eutrophisent (accumulation d'éléments minéraux dissous, de matières organiques sédimentées), deviennent plus productifs, ce qui se répercute sur le peuplement piscicole. Des espèces ou groupes d'espèces de poissons se succèdent et se remplacent au cours de l'évolution naturelle de leur biotope. Ainsi, des groupes d'espèces peuvent être considérés comme caractéristiques et être pris en compte comme bio-indicateurs de la qualité générale de leur milieu. Cependant, une eutrophisation accélérée par des impacts anthropiques (engrais, effluents de station d'épuration, modifications du milieu physique) induira des perturbations dans le peuplement piscicole, qui ne peut s'adapter qu'à des évolutions lentes.

Pour la mise en application de la Directive cadre européenne sur l'eau et les perspectives de restauration, il est nécessaire de pouvoir répondre à des questions telles que :

- **quel est l'état de référence du peuplement piscicole** pour un type de lac naturel donné ? Il s'agit de définir des assemblages d'espèces indicatrices ;
- **quels lacs peuvent être considérés comme des « sites de référence »** sur la base des données piscicoles ?
- **comment évaluer la qualité du peuplement ?** Et quels descripteurs fournissent les informations nécessaires ?

Ce document a pour objectif d'une part, de faire un point sur des résultats obtenus concernant l'identification d'assemblages d'espèces indicatrices, et d'autre part, de proposer à la réflexion des descripteurs de peuplements piscicoles

Les peuplements lacustres et leur évolution

L'analyse simultanée de résultats de pêches d'inventaires et de données sur la qualité de leurs plans d'eau d'origine, issues de la base constituée au Cemagref, a abouti à l'identification de groupes d'espèces particuliers (Pronier, 2000 ; Schlumberger *et al.*, 2001 ; Argillier *et al.*, 2002). Ces premiers résultats ont été complétés par des données historiques, bibliographiques et sur l'écologie des espèces. Statistiquement, les résultats montrent que chacun de ces groupes se différencie des autres sur la base des exigences écologiques et biologiques des espèces qui le composent.

Données générales

Le peuplement piscicole a une organisation similaire à celle d'autres peuplements. Il est composé :

- **d'un assemblage d'espèces indicatrices**, qui caractérise la qualité globale de l'écosystème lacustre et qui en assure le bon fonctionnement (Salmonidés, Ablette, Brochet, Perche, Sandre...);
- **d'espèces accompagnatrices**, de tailles plus petites (Goujon, Loche...), qui jouent un rôle secondaire dans l'écosystème et peuvent faire défaut ; leur présence est liée à celle d'habitats particuliers ;
- **d'espèces ubiquistes**, peu exigeantes (eurybiontes : Carpe, Gardon, Brème...), capables de coloniser le milieu lacustre pour peu qu'elles y trouvent à la fois de quoi se nourrir et des zones pour leur reproduction.

Ces trois groupes d'espèces sont sédentaires et peuvent accomplir la totalité de leur cycle biologique en milieu lacustre, même si elles ne lui sont pas strictement inféodées.

Enfin, d'autres espèces ont une présence temporaire en lacs, en provenance des affluents et tributaires dont elles dépendent pour y accomplir leur reproduction : Barbeau, Chevaine, Vandoise...

Les espèces indicatrices et accompagnatrices sont sténobiontes : elles ont des exigences assez strictes vis-à-vis du milieu et certaines d'entre elles bénéficient d'un statut de protection. La présence des espèces accompagnatrices est liée à celle

d'habitats particuliers en zone littorale (gravier, sable, végétation) pour leur permettre de boucler leur cycle biologique. La diversité et l'importance relative de ces habitats dépendent de l'étendue du lac (grand lac = habitats plus variés). En outre, dans un petit lac, la pression de prédation peut être telle que l'implantation d'une petite espèce vivant en zone littorale devient aléatoire.

Une typologie piscicole pour une typologie lacustre

Les quatre associations piscicoles indicatrices précisées ci-après illustrent la succession écologique au sein du compartiment « ichtyofaune », qui a lieu dans les lacs naturels en France à une altitude inférieure à 1 500 m. Chacune d'entre elle caractérise un milieu lacustre, où son abondance relative est plus élevée. Les analyses statistiques montrent que, parmi les critères hydromorphologiques, c'est la profondeur moyenne des lacs (supérieure ou inférieure à 15 m) qui les différencie le plus. Ces associations évoluent et se succèdent parallèlement au vieillissement du lac (Schlumberger et Elie, ouvrage à paraître).

L'association Truite *S. trutta*, Vairon *P. phoxinus*, accompagnés par Goujon *G. gobio* et Ablette *A. alburnus* (avec Omble *Salv. alpinus* et Corégone *Cor. lavaretus* dans leur zone biogéographique)

Ce groupe correspond à des lacs frais, éventuellement profonds (= refuge thermique pour l'omble, à l'intérieur de sa zone biogéographique), à substrat majoritairement minéral non colmaté (blocs, gravier). Il n'y a pas de période d'hypoxie en profondeur. En zone littorale, il existe des secteurs végétalisés avec des hydrophytes.

Autre espèce accompagnatrice potentielle : la Lote *L. lota*, dans sa zone biogéographique.

L'association Truite *S. trutta*, Goujon *G. gobio*, Ablette *A. alburnus* (accompagnés du Vairon *P. phoxinus*)

En lacs frais ou profonds (refuge thermique). Les fonds sont plus ou moins colmatés, mais pas anoxiques. Temporairement, une faible hypoxie estivale de l'eau peut être notée en profondeur. La zone littorale est majoritairement minérale (sable, gravier, blocs) avec des herbiers d'hydrophytes.

Autres espèces accompagnatrices potentielles : la Loche franche *Nemacheilus barbatulus*, en

présence de blocs et d'abris en zone littorale peu anthropisée, ainsi que la Lote *L. lota*, dans sa zone biogéographique.

Ce milieu convient également à la Perche (*P. fluviatilis*). Si des frayères adéquates existent, le milieu est favorable pour le Corégone à l'intérieur de sa zone biogéographique.

Remarques : dans ces deux types de lacs, la présence de populations naturelles de truite indique une faible anthropisation des tributaires où elle peut se reproduire. L'importance de ses populations dépend de la qualité des zones de frayères et de leur superficie.

L'association Brochet *E. lucius*, Perche *P. fluviatilis*, Rotengle *S. erythrophthalmus*, Tanche *T. tinca*, Brème bordelière *A. bjoerkna*

Dans des lacs à ceinture d'hydrophytes bien développée (20 % de la surface ou plus), sans stratification thermique si leur profondeur est relativement faible. L'eau est claire (transparence : 2 à 5 m), avec des fonds de sédiments fins. Éventuellement, des périodes d'hypoxie temporaire peuvent se produire si la profondeur est importante. Cet assemblage succède, en lacs profonds, à ceux constitués autour des Salmonidés, quand l'hypoxie de la zone profonde s'accroît et si le développement des macrophytes est important.

Autres espèces accompagnatrices potentielles : l'Ablette *A. alburnus*, si la superficie du plan d'eau est importante, et la Loche franche *N. barbatulus*, si les perturbations anthropiques sont faibles.

Ce type de milieu convient au Gardon *R. rutilus*.

Remarques : cette association correspond précisément à celle définie comme accompagnatrice du Brochet (Chancerel, 2003).

L'association Sandre *S. lucioperca*, Grémille *G. cernuus*, Carpe *C. carpio*, Brème commune *A. brama*

Dans des lacs où la transparence de l'eau est faible (moins de 2 m). Les zones de macrophytes sont souvent importantes et le sédiment essentiellement organique. La productivité du milieu est élevée, avec des risques d'hypoxie possible en profondeur.

Ce milieu est favorable au Gardon, très ubiquiste, qui peut constituer des populations importantes.

Discussion

Ces associations d'espèces, identifiées ici pour les milieux lacustres, sont les homologues de celles identifiées en cours d'eau et qui se succèdent le long de leur profil altitudinal (zonations piscicoles définies par Huet et précisées par Verneaux). D'autre part, replacées dans un contexte européen, ces associations piscicoles et leurs successions correspondent dans leurs grandes lignes à celles observées sur des lacs naturels d'Europe continentale, de la Scandinavie au nord des Pyrénées et des Alpes qui constituent des barrières biogéographiques (Balon *et al.*, 1977 ; Persson *et al.*, 1991 ; Barbault, 1997 ; Gassner et Wanzenböck, 1999 ; Rümmler *et al.*, 2001).

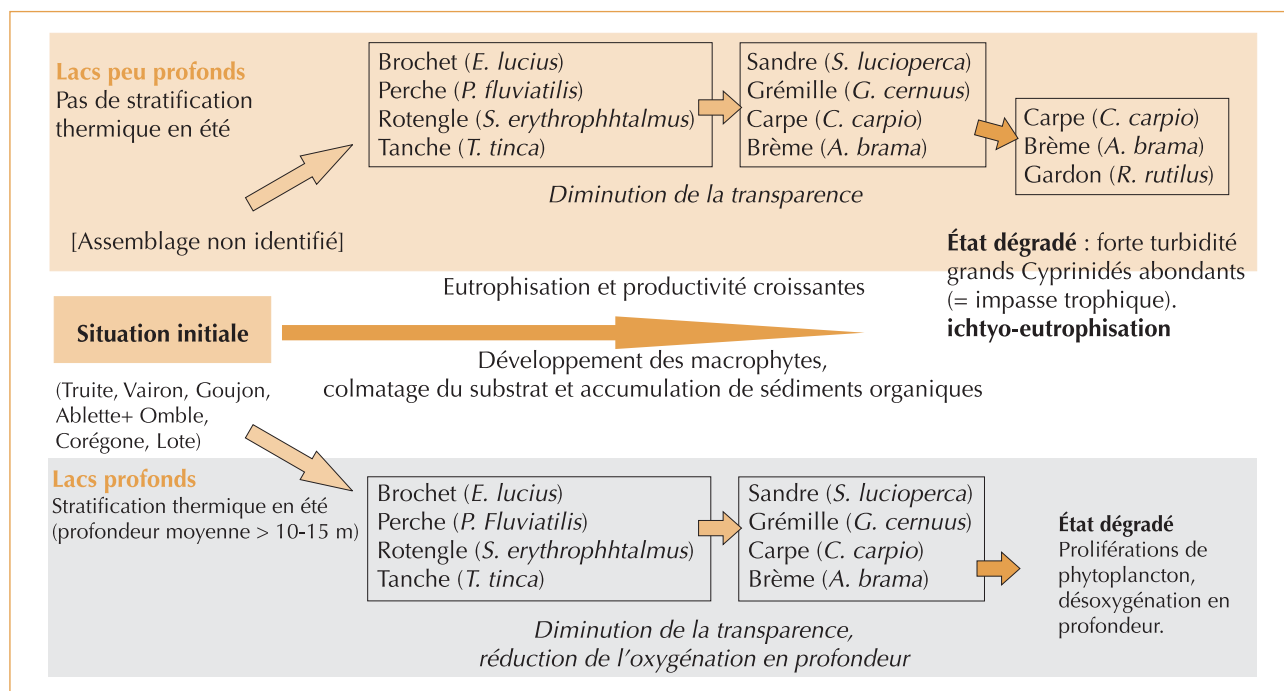
Ainsi, à partir de résultats de pêches dans une série de lacs de la région de Salzbourg (Autriche), et en prenant en compte l'hydromorphologie des sites, les exigences écologiques des espèces capturées et des données historiques (Gassner et Wanzenböck, 1999) ont déterminé que Salmonidés avec Corégone et Lote caractérisent les plans d'eau profonds, tandis qu'une association autour du Brochet et de la Perche est originelle dans les lacs peu profonds.

Un type de lac n'a pas été pris en compte : il s'agit du cas particulier des lacs naturellement acides, faiblement minéralisés (lacs dystrophes : conduc-

tivité inférieure à 50 $\mu\text{S}/\text{cm}$, pH moyen d'environ 6,5). Les lacs naturels de ce type semblent rares en France. Si leur bassin versant est important par rapport à la surface et au volume du plan d'eau, l'impact d'eaux provenant de fortes pluies ou de fonte de neige (à pH d'environ 5,5) peut devenir suffisamment important pour provoquer un phénomène de « choc acide » et constituer temporairement un facteur limitant pour l'ichtyofaune. Plus acido-tolérantes que les autres espèces, la Perche et le Brochet sont capables d'y maintenir des populations pérennes.

L'ensemble de ces résultats confirme l'existence d'un schéma général d'évolution des peuplements piscicoles lacustres (hors zones de montagne), qui est commun aux lacs naturels d'Europe nord-continentale, compte tenu de la biogéographie des espèces. Cependant, en France, ce type d'évolution, avec la succession Salmonidés/Brochet + Perche/Sandre + grands Cyprinidés, n'est possible en théorie que dans les lacs où, en période estivale, les Salmonidés peuvent trouver un refuge thermique dans les couches d'eau fraîches, en profondeur. Dans les lacs peu profonds, en basse altitude, les contraintes climatiques sont défavorables aux Salmonidés, et les étapes d'évolution piscicole moins nombreuses (figure 1).

▼ Figure 1
– Succession des peuplements/typologie lacustre.



La diversité des assemblages piscicoles caractéristiques est très inférieure à la diversité des types de lacs naturels identifiés.

Deux critères essentiels entrent en ligne de compte :

- l'existence (ou non) d'un « refuge thermique », frais et oxygéné en profondeur, pendant la période de stratification thermique estivale. Dans les conditions climatiques françaises, le seuil de profondeur moyenne distinguant les lacs stratifiés des lacs non stratifiés, donc pouvant héberger ou non une forte population de salmonidés, se situe vers 15 m ;

- l'existence d'habitats pour la reproduction. Leur diversité, en particulier en zone littorale, assure celle des espèces pouvant être présentes, à condition que les surfaces qu'occupent ces habitats permettent le maintien de populations pérennes. Un lac de grande étendue présentera *a priori* une plus grande diversité d'habitats permettant la coexistence de nombreuses espèces. Ainsi, Carpe et Gardon peuvent être présents dans un lac où les Salmonidés prédominent. Les lacs de faible superficie offrent moins de possibilités, ce qui répercutera sur la composition de leurs peuplements piscicoles (nombre d'espèces, guildes reproductrices représentées).

Le schéma général de la figure 1 peut bien sûr être perturbé en cas d'interventions d'origine anthropique (lâchers d'espèces exotiques, soutien de population par déversements directs ou pacage lacustre, eutrophisation accélérée, destruction de zones de reproduction).

La série de successions-remplacements au sein des espèces indicatrices met en évidence deux niveaux de structuration du peuplement : une structuration primaire, taxonomique, liée aux espèces présentes, et une structuration secondaire, fonctionnelle, liée à l'écobiologie des espèces et aux fonctions qu'elles assurent dans le milieu. Il y a ainsi passage :

- d'espèces sténobiontes (sensibles à des températures élevées, exigeantes) vers des espèces eurybiontes (tolérantes) ;

- d'espèces de la guildes de reproduction lithopsammophile (qui pondent sur du gravier ou du sable), peu tolérantes vis-à-vis de la présence de sédiment fin, vers la prédominance d'espèces phyto-lithophiles, moins exigeantes en ce qui

concerne le support de ponte (gravier, branchages, hydrophytes) et à fécondité plus élevée ;

- d'espèces dont les œufs et les larves se développent dans les interstices du substrat (galets, blocs : Salmonidés, Corégone, Vairon), à des espèces dont les œufs soit adhérent à un support végétal à l'écart du sédiment, soit bénéficient des soins du mâle qui assure une circulation de l'eau par des mouvements de nageoires (Sandre). Leurs larves ont ensuite soit un comportement pélagique dès leur éclosion (Perche, Sandre), soit passent la phase de résorption en se fixant sur un support à l'écart du sédiment (Brochet, Tanche, Rotengle, Carpe, Brème) ;

- de cyprinidés de petite taille, à corps allongé et à vie brève (Vairon, Goujon), vers des espèces de Cyprinidés à corps haut, longévives, atteignant de grandes tailles (Carpe, Brème), parallèlement à une pression de prédation croissante de la part des piscivores dans les milieux eutrophes (Tonn et Magnuson, 1982).

Les associations « originelles » et les lacs de référence

Cet aspect de l'« originalité » est également pris en compte par la Directive européenne, puisqu'il est demandé de se baser sur des communautés caractéristiques qui puissent constituer des « références ».

Parmi les associations piscicoles identifiées pour différents types de milieux lacustres, certaines d'entre elles peuvent être considérées comme « originelles ». Il s'agit :

- des deux associations à Salmonidés et Lote. Le type de lac qui correspond à ces deux associations est celui représenté par des grands lacs péri-alpins profonds (Léman, Bourget...) avant le début du XX^e siècle, voire même le milieu du XIX^e siècle ; il ne paraît plus exister en France à basse altitude. Présentes dans les lacs d'Annecy, de Nantua, les populations d'Ombles et de Corégones résultent d'introductions réalisées dans la deuxième moitié du XIX^e siècle. Actuellement, leurs populations se maintiennent pour une bonne part grâce à des opérations de soutien régulières. On retrouvait cette association Truite + Lote (avec Vairon et Chabot) dans des lacs des Vosges, avant que le Brochet, la Perche et des Cyprinidés y soient introduits. De manière surprenante, les résultats de pêches sur ces lacs ne mentionnent pas le Goujon ;

– de l'association autour du Brochet et de la Perche, caractéristique des lacs peu profonds, sans stratification thermique (et de superficie éventuellement faible), où les macrophytes sont abondants, et où les espèces précédentes sont absentes. C'est également l'assemblage qui préexistait dans les lacs du Sud-Ouest (Cazaux, Parentis, Laprade) et aussi dans celui de Grand Lieu.

Dans ces lacs peu profonds, à l'association Brochet + Perche s'est surimposée celle composée du Sandre, de la Grémille, de la Carpe et de la Brème, espèces à plus fortes fécondités, avantagées par leur comportement et des capacités qui leur permettent d'occuper des milieux eutrophisés. Mais cette dernière association a un statut différent et ne serait, en France, qu'une association « type », capable d'assurer le bon fonctionnement de l'écosystème. En effet, si la Grémille a étendu son aire de distribution à partir de l'Est de la France, où elle est indigène, le Sandre n'est présent en France que depuis la deuxième moitié du XIX^e siècle (et a fait l'objet de nombreuses introductions), tandis que la Carpe, bien qu'introduite dès l'époque romaine, ne devrait être considérée que comme une espèce introduite et naturalisée. Pour ce type de lac peu profond, son eutrophisation serait illustrée par une association constituée d'espèces strictement « indigènes » autour du Gardon et de la Brème, comme c'est le cas en Grande-Bretagne (Winfield, 1992), dans les régions où le Sandre est absent.

Des lacs « de référence » peuvent-ils être identifiés à partir des assemblages piscicoles « originels » mentionnés ? Il faut reconnaître que les connaissances sur les peuplements piscicoles des lacs naturels (et des plans d'eau français quels qu'ils soient) sont très incomplètes et imprécises, aussi bien en ce qui concerne leur situation actuelle que passée, qui pourrait servir de comparaison. Concernant les lacs profonds (c'est-à-dire avec stratification thermique), on a déjà mentionné le cas des lacs péri-alpins. Les principaux lacs des Vosges (Gérardmer, Longemer, Retournemer) présentent un état « dégradé » par rapport à celui de référence, suite à des introductions pour la pêche de loisir. Pour les lacs peu profonds, qui se retrouvent aussi bien dans le Jura que dans le Sud-Ouest, la carence d'informations détaillées est forte.

Sur tous ces lacs, des données permettraient non seulement de préciser leur état écologique, mais en s'intéressant à l'écologie fonctionnelle de leurs peuplements piscicoles, d'identifier les modifications du réseau trophique induites par la colonisation du milieu par le Sandre et les grands Cyprinidés qui l'accompagnent.

Quels descripteurs pour évaluer la qualité d'un peuplement piscicole ?

Trois critères sont précisés dans les textes de la DCEE :

- la composition spécifique du peuplement et l'abondance relative des espèces,
- la présence des espèces « sensibles » aux perturbations,
- la structure en âge, pour toutes les espèces importantes, pas seulement les carnivores.

De nombreux descripteurs sont utilisés, adaptés aux conditions régionales, suivant la biogéographie des espèces et les caractéristiques du milieu (cf. Simon, 1999, pour des exemples aux USA) ; en France, ce sont les approches du SEQ-bio, du *Fish Biological Index* (Oberdorff *et al.*, 2002), de l'indice poisson en rivière (IPR) (Oberdorff *et al.*, 2004).

Les exigences de la Directive cadre sont de déterminer, à partir de l'ensemble des captures effectuées sur un plan d'eau, le nombre d'individus et la biomasse totale pour chaque espèce. Sur un sous-échantillon représentatif, des poids et des tailles individuels sont relevés pour obtenir des informations sur l'âge et la croissance.

Ces informations de base peuvent ensuite être exploitées pour établir des descripteurs :

- pour le peuplement lui-même,
- pour des populations d'intérêt particulier.

Il est alors possible d'évaluer leur état et leur évolution par rapport à des références, et de mettre en place des réseaux de suivi. La DCEE ne précise rien sur ces critères, qui sont laissés à l'appréciation des biologistes.

Les descripteurs ci-dessous sont proposés à titre indicatif, qu'ils soient basés sur des effectifs ou des biomasses. Certains d'entre eux sont redondants, leur intérêt et leur facilité d'usage devront

être évalués ; d'autres pourraient s'avérer judicieux à l'usage. Les descripteurs de qualité pour l'ichtyofaune étant les mêmes pour les lacs et les « eaux de transition » de type lagune, ils peuvent faire l'objet d'une adaptation pour les peuplements piscicoles des milieux saumâtres.

Les descripteurs à l'échelle du peuplement

L'IMPORTANCE RELATIVE DES POPULATIONS À PARTIR DES ABONDANCES NUMÉRIQUES

- **Le nombre d'espèces à cycle de vie lacustre ou le nombre total d'espèces présentes**

Une diminution du nombre d'espèces bouclant la totalité de leur cycle biologique en milieu lacustre est souvent signalée parallèlement à une hausse de l'eutrophisation.

Cependant, il peut se produire :

- soit un maintien des espèces présentes, mais avec une modification de leurs proportions respectives ;
- soit un maintien ou un accroissement de leur nombre total avec remplacement/substitution d'espèces (par évolution naturelle ou introduction).

Les espèces rares dans les captures ne sont pas prises en compte : leur faible effectif n'est pas nécessairement lié à la dégradation du milieu.

- **Le nombre d'espèces à cycle de vie lacustre/nombre d'espèces se reproduisant en eau courante**

Il évalue l'importance de la « colonisation » du lac par des espèces de milieu lotique, éventuellement compétitrices vis-à-vis d'espèces plus strictement lacustres.

- **L'indice d'abondance ou l'indice d'équité ou le nombre d'espèces constituant un certain pourcentage (50-80 %) de l'effectif capturé**

Ce critère permet d'apprécier l'abondance relative des espèces présentes.

- **Le nombre d'espèces lacustres « patrimoniales »**

Il représente une certaine « qualité » du milieu lacustre, indique que des habitats particuliers sont préservés et jouent leur rôle écologique.

Ces espèces, bénéficiant d'un statut de protection, ont souvent un habitat littoral, ce qui implique l'usage de méthodes de pêche spécifiques et standardisées.

Pour les espèces concernées, on pourra se référer à la liste pour « Natura 2000 », la « Liste rouge des espèces menacées », celles mentionnées par la Convention de Berne.

- **Le nombre d'espèces lacustres « intolérantes »**

Pour que le critère conserve son pouvoir discriminant, le nombre d'espèces intolérantes ne devrait pas dépasser 5 à 10 % du total des espèces potentielles (La Violette *et al.*, 2003). Une difficulté est le mode de détermination de la plus ou moins bonne tolérance d'une espèce et le choix du facteur de perturbation retenu. Pour la DCEE, c'est l'impact direct d'origine anthropique qui est pris en compte (pollution chimique, organique, détérioration du milieu physique), mais pas les répercussions liées à l'introduction d'une espèce exotique, par exemple. Peu d'informations sont disponibles pour le milieu lacustre, alors que la sensibilité de nombreuses espèces piscicoles a été établie pour les eaux courantes (Oberdorff *et al.*, 2002 ; Oberdorff *et al.*, 2004), Cependant, une transposition directe au milieu lacustre n'est peut-être pas réaliste d'un point de vue de la biologie des espèces.

- **Le nombre d'espèces indigènes/nombre d'espèces non indigènes**

Ce critère indique une « pollution biologique ».

Le statut d'espèce « non indigène » doit être précisé par rapport à une zone géographique : bassin hydrographique, bassin versant, aire biogéographique...

À partir des longueurs ou des biomasses, chacun de ces descripteurs peut permettre de préciser la structure d'une population avec la proportion d'individus matures et exploitables.

- **Le nombre d'espèces de la guildes reproductrice litho-psammophile stricte/nombre total d'espèces à cycle de vie lacustre**

Il est un indicateur d'un état général d'eutrophisation et d'anthropisation du milieu.

Les espèces de références sont les Salmonidés, le Vairon et le Goujon (+ Corégone et Lote, dans leurs aires biogéographiques). Les espèces de cette guildes reproductrice sont des espèces « intolérantes » vis-à-vis de perturbations de leur environnement (Oberdorff *et al.*, 2002 ; Oberdorff *et al.*, 2004).

- **Le nombre d'espèces de la guildes reproductrice phytophile stricte/nombre total d'espèces à cycle de vie lacustre**

Il est l'indicateur d'un état général d'eutrophisation et d'anthropisation du milieu (faucardage). La conformation de la cuvette lacustre peut être plus ou moins favorable au développement des macrophytes aquatiques.

Les espèces de référence sont le Brochet, le Rotengle et la Tanche.

L'IMPORTANCE RELATIVE DES POPULATIONS À PARTIR DES ABONDANCES PONDÉRALES (RAMENÉES À L'EFFORT DE PÊCHE, CAPTURES PAR UNITÉ D'EFFORT CPUE)

- **Biomasse de piscivores/biomasse totale capturée**

Elle indique la structuration générale de la pyramide trophique. Une valeur seuil se situerait autour de 20-30 % (Mehner *et al.*, 2004) ; des biomasses plus faibles favoriseraient un basculement vers l'ichtyo-eutrophisation du milieu.

- **Biomasses des Salmonidés/Cyprinidés capturés**

- **Biomasse des espèces litho-psammophiles strictes/biomasse totale**

- **Biomasse des espèces phytophiles strictes/biomasse totale**

Ces divers critères sont indicateurs d'un niveau général d'eutrophisation du milieu.

- **Biomasse des espèces introduites ou non indigènes/biomasse totale capturée**

Ce critère indique une « pollution biologique ».

Les descripteurs à l'échelle de populations

POUR LES ESPÈCES PISCIVORES

Une définition des espèces piscivores devrait être établie : Truite et Perche ne le deviennent que tardivement, contrairement au Brochet, au Sandre et à la Lote, qui passent à un régime ichtyophage dès leur première saison.

- **Nombre d'espèces piscivores**

Ces espèces jouent un rôle essentiel dans la structure et le bon fonctionnement de l'écosystème. La diversité peut être plus élevée dans un lac de grande superficie.

- **Nombre de classes d'âge**

Il reflète l'état des populations de piscivores.

Le seuil de qualité consisterait à des abondances numériques équilibrées et incluant au moins une classe d'âge correspondant à des géniteurs. Fréquemment, le taux de mortalité interannuelle est de l'ordre de 50 %, jusqu'à la taille légale de capture.

POUR LES ESPÈCES PATRIMONIALES

Certains des critères utilisés pour évaluer les populations de piscivores peuvent également être utilisés, en particulier le nombre d'espèces et le nombre de classes d'âge.

Les descripteurs liés au fonctionnement du peuplement

- **Tailles relatives entre espèces piscivores et espèces fourrage**

Ce descripteur tient compte du fait que des contraintes morphologiques interviennent dans les relations prédateurs-proies. Pour tous les carnivores, la taille de leurs proies ne dépasse que rarement le tiers de leur propre longueur totale. Il peut permettre d'évaluer les risques d'apparition d'une impasse trophique (refuge de taille pour les grands Cyprinidés vis-à-vis de la prédation) avec des risques de dégradation du milieu (ichtyo-eutrophisation). Ce descripteur est particulier : le phénomène qui le justifie ne s'observe en effet qu'en plans d'eau et seulement en Europe.

- **Proportions entre guildes trophiques**

Le régime alimentaire d'une espèce peut être très variable dans le temps et l'espace, et souvent imprécis dans sa définition. Par exemple, les distinctions entre invertivore/insectivore/benthophage sont rarement précisées. De ce fait, les informations contenues dans des synthèses bibliographiques disponibles doivent être exploitées avec prudence avant de situer une espèce dans un réseau trophique.

Les descripteurs liés au fonctionnement d'une population

- **Relative stock density** (voir l'adaptation faite par Gassner *et al.*, 2003, pour des populations lacustres en Autriche).

- **Biomasse des individus adultes/biomasse de l'espèce** (classes d'âge égales et supérieures à 0 +).

- **Nombre de classes d'âge et importance relative.**

Les descripteurs de l'état général du peuplement

PRÉSENCE D'ANOMALIES EXTERNES

La présence de blessures, malformations, parasitoses externes peuvent révéler un mauvais état physiologique de certaines populations, et des impacts de l'environnement.

Conclusion

Des choix restent à faire, à la fois scientifiques et stratégiques (politiques).

Site par site, il conviendra de décider de l'état souhaité pour le système après restauration. L'objectif de restauration du milieu concerne à la fois le milieu physique (biotope) et la communauté biologique (biocénose).

Le choix d'un objectif de restauration avec retour au peuplement piscicole correspondant à celui de l'état de référence a de très profondes implications. On peut citer, parmi celles-ci, les coûts et les contraintes de l'ingénierie écologique à mettre en œuvre pour restaurer l'ensemble de l'habitat aquatique, en intervenant sur le milieu physique,

le milieu aquatique et certains éléments de la biocénose (macrophytes, poissons). Il sera nécessaire également d'évaluer aussi celui de la « valeur d'usage » du lac, son intérêt environnemental (par évaluation contingente) et les conséquences socio-économiques des transformations envisagées. Une évaluation faite à ce stade pourrait faire apparaître l'impossibilité d'atteindre l'objectif initial. Les contraintes peuvent être aussi bien matérielles et techniques, qu'écologiques, sociologiques, réglementaires et financières. Il serait alors nécessaire de reconsidérer l'ambition initiale et d'opter pour un peuplement piscicole (et une biocénose) correspondant à un compromis entre le « souhaité » et le socio-économiquement « acceptable ».

Pour les descripteurs biologiques, un travail combinant l'analyse des données disponibles, l'expertise et les études de terrain devrait aboutir à déterminer ceux qui semblent les plus opérationnels. Puis il faudra définir, pour chacun d'eux, des métriques et leurs gammes de valeurs correspondant aux différents niveaux de qualité. Ils devraient être validés après intercalibration, en collaboration avec des équipes européennes. □

Résumé

L'évaluation de l'état du compartiment « poisson », comme celui des autres compartiments biologiques, est nécessaire pour la mise en œuvre de la Directive cadre européenne sur l'eau (DCEE). Les exigences écobologiques des espèces de poissons lacustres, ainsi que des données historiques et des informations bibliographiques permettent de confirmer les résultats d'analyses statistiques (sur l'abondance des espèces et la qualité de l'eau) effectuées sur des lacs naturels en France, hors zones de montagne. Quatre assemblages, qui se succèdent suivant un gradient d'eutrophisation, ont été identifiés. Deux assemblages autour des Salmonidés sont typiques des lacs stratifiés, bien oxygénés. Un assemblage autour du Brochet et de la Perche caractérise aussi bien ces mêmes lacs à un stade d'eutrophisation plus avancé, que des lacs peu profonds avec une végétation aquatique abondante. Occupant des milieux plus fortement eutrophisés, un assemblage autour du Sandre comprend des espèces, soit considérées comme non indigènes, soit très ubiquistes. Pour évaluer la qualité de ces différents assemblages, des critères qualitatifs et quantitatifs sont proposés. Ils devront être évalués et des valeurs bornes précisées pour les différents niveaux de qualité écologique définis par la DCEE.

Abstract

The assessment of the fish community, as for the other biological indicators, is a prerequisite for the implementation of the European Water Framework Directive (EWFD). The eco-biological traits of life of the lacustrine fish species in combination with historical records and the literature validate results obtained from statistical analyses on a sample of French natural lakes (species abundance and water quality). In relation with the limnological characteristics, four fish assemblages have been identified, with their succession and relative position along an eutrophication gradient. Two assemblages with Salmonids are typical of stratified (deep) and well oxygenated lakes. An assemblage formed by the Pike, the Perch with the Rudd and the Tench is characteristic of both a more eutrophicated condition of the same lakes and shallow lakes with a belt of hydrophytes. The assemblage around the Pikeperch, with the Ruffe, the common Carp and the common Bream is formed by only two native species. Criteria are proposed to evaluate the quality of such fish assemblages. They need to be validated for their interest and ease of use. Thresholds have still to be defined (by expertise and inter-calibration) for the various grades of ecological status, as required for the implementation of the EWFD.

Bibliographie

- ARGILLIER, C., PRONIER, O., IRZ, P., MOLINIER, O., 2002, Approche typologique des peuplements piscicoles lacustres français. 2-Structuration des communautés dans les plans d'eau d'altitude inférieure à 1 500 m, *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, n° 365/366, p. 389-404.
- BALON, E.K., MOMOT, W.T., REGIER, H.-A., 1977, Reproductive guilds of Percids : results of the paleogeographical history and ecological succession, *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, p. 1910-1921.
- BARBAULT, R., 1997, *Écologie générale-structure et fonctionnement de la biosphère*, 5^e, Dunod, Paris, 326 p.
- CHANCEREL, F., 2003, *Le brochet – Biologie et gestion*, Conseil Supérieur de la Pêche, Paris, 199 p.
- GASSNER, H., WANZENBÖCK, J., 1999, Ecological base line states for fish communities of five Austrian lakes, *Limnologica* (Berlin), n° 29, p. 436-448.
- GASSNER, H., TISCHLER, G., WANZENBÖCK, J., 2003, Ecological integrity assessment of lakes using fish communities-suggestions of new metrics developed in two Austrian prealpine lakes, *International Review of Hydrobiology*, n° 88, p. 635-652.
- LA VIOLETTE, N., FOURNIER, D., DUMONT, P., MAILHOT, Y., 2003, *Caractérisation des communautés de poissons et développement d'un indice d'intégrité biotique pour le fleuve Saint Laurent (1995-1997)*, Société de la Faune et des Parcs du Québec, Montréal. 240 p.
- MEHNER, T., ARLINGHAUS, R., BERG, R., DÖRNER, H., JACOBSEN, L., KASPRZAK, P., KOSCHEL, R., SCHULZE, T., SKOV, C., WOLTER, C., WYSUJACK, K., 2004, How to link biomanipulation and sustainable fisheries management : a step-by-step guideline for lakes of the European temperate zone, *Fisheries Management and Ecology*, n° 11, p. 261-275.
- OBERDORFF, T., PONT, D., HUGUENY, B., BELLIARD, J., BERREBI DIT THOMAS, R., PORCHER, J.-P., 2002, Adaptation et validation d'un indice poisson (FBI) pour l'évaluation de la qualité biologique des cours d'eau français, *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*, n° 365/366, p. 405-433.
- OBERDORFF, T., PONT, D., HUGENY, B., BELLIARD, J., BERREBI DIT THOMAS, R., PORCHER, J.-P., 2004, Adaptation et validation d'un indice poisson pour l'évaluation de la qualité biologique des cours d'eau français, *Eaux libres*, n° 37, p. 36-50.
- PERSSON, L., DIEHL, S., JOHANSSON, L., ANDERSSON, G., HAMRIN, S.F., 1991, Shifts in fish communities along the productivity gradient of temperate lakes - Patterns and the importance of size-structured interactions, *Journal of Fish Biology*, n° 38, p. 281-293.
- PRONIER, O., 2000, *Analyse des peuplements ichtyologiques des plans d'eau français et perspectives de gestion piscicole*, Institut National Polytechnique (Sciences Agronomiques), Toulouse, 179 p.
- SCHLUMBERGER, O., CADIC, N., ARGILLIER, C., PROTEAU, J.-P., 2001, Les peuplements piscicoles en lacs : assemblages types et niveaux d'eutrophisation, *Ingénieries-EAT*, n° 28, p. 23-35.
- SIMON, T.-P., 1999, *Assessing the sustainability and biological integrity of water resources using fish communities*, CRC Press LLC, Boca Raton, Floride, 671 p.
- TONN, W.-M., MAGNUSON, J.-J., 1982, Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes, *Ecology*, n° 63, p. 1149-1166.
- WINFIELD, I.-J., 1992, Threats to the lake fish communities of the U.K. arising from eutrophication and species introductions, Pays-Bas, *Journal of Zoology*, n° 42, p. 233-242.