

STRATÉGIES DÉMOGRAPHIQUES DES POISSONS DES RIVIÈRES FRANÇAISES : PREMIERS RÉSULTATS.

D. PONT (1), J. ALLARDI (3), J. BELLIARD (3), P. BOET (3), G. CARREL (4), T. CHANGEUX (1), T. OBERDORFF (5), J.M. OLIVIER (2), H. PERSAT (2) et G. POIZAT (1)

-
- (1) URA CNRS 1974, Equipe DESMID, Laboratoire d'Ecologie, 1 rue Parmentier, 13200 Arles, France.
(2) URA CNRS 1974, Université Claude Bernard Lyon I, 43 bd du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France.
(3) CEMAGREF, Division Qualité des Eaux, 14 Av. de Saint-Mandé, 75012 Paris, France.
(4) CEMAGREF, Division Hydrobiologie, BP 31, Le Tholonet, 13612 Aix-en-Provence Cedex 1, France.
(5) Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Ichtyologie, 57 rue Cuvier, 75005 Paris, France.

RÉSUMÉ

Les stratégies démographiques de 34 espèces de poissons communes dans les rivières françaises sont analysées à l'aide de 5 descripteurs. Les résultats permettent d'identifier les 3 types stratégiques décrits par WINEMILLER et ROSE (1992) : stratégies d'équilibre, périodique et opportuniste. La majorité des taxons présente une stratégie proche du type périodique.

Mots-clés : poissons, stratégies démographiques, eau douce, France.

LIFE-HISTORY TRAITS OF THE FISH FAUNA OF FRENCH RIVERS : FIRST RESULTS.

ABSTRACT

Five life-history traits of 34 freshwater fish species widely distributed within the French rivers are examined. Our results are in good agreement with the classification of WINEMILLER and ROSE (1992) between equilibrium, periodic and opportunistic strategies. Most French fishes must be considered as periodic strategists.

Key-words : river fishes, life-history traits, France.

INTRODUCTION

Les poissons téléostéens ont colonisé la plupart des milieux aquatiques marins et d'eau douce en raison notamment de la diversité des stratégies biologiques mises en oeuvre au sein de ce groupe (MANN et MILLS, 1979 ; BALON, 1975). Différents modèles ont été proposés, afin de rendre compte de la façon dont les grands types de stratégies biologiques mis en évidence chez les poissons apparaissent comme des réponses évolutives à des conditions environnementales différentes (revue dans BRUTON, 1989) : continuum r-K (PIANKA, 1970), généralistes versus spécialistes, formes "atrical et précocial", classification de BALON (1975), gradient d'itéroparité à semelparité (SCHAFFER, 1974)... Récemment, WINEMILLER (1992) a proposé un schéma tri-dimensionnel pour rendre compte de la diversité des stratégies chez les poissons en fonction de l'âge à la maturité, du taux de survie des jeunes et de la fécondité. Cet auteur définit trois types principaux :

- les stratégies d'équilibre optimisent la survie des produits de la reproduction (oeufs de grande taille peu nombreux, protection des oeufs et des larves) et atteignent des tailles moyennes à l'état adulte,
- les stratégies périodiques, de grande taille, répartissent leur investissement gonadique sur de nombreuses années (forte longévité), maximisent leur fécondité et présentent une seule ponte annuelle,

— les stratégies opportunistes présentent une courte longévité, une faible fécondité absolue, des pontes fractionnées ou une reproduction continue.

Dans cet article, nous nous proposons d'examiner les stratégies démographiques des espèces d'eau douce les plus communes de France sur la base de critères démographiques proches de ceux utilisés dans les travaux antérieurs et de les comparer aux résultats obtenus par WINEMILLER et ROSE (1992) sur la faune nord-américaine.

DESCRIPTION ET CHOIX DES VARIABLES ET DES ESPÈCES RETENUES

Au sein de l'ichtyofaune française, nous avons retenu 34 espèces réalisant la totalité de leur cycle vital en milieu fluvial (Tab. n° I).

Tableau I : Valeurs des 5 variables attribuées à chacune des espèces.

Table I : Values for the 5 life-history traits for the studied species.

Espèces	Codes	Log féc. relative (nb. d'oeufs / 100 g.)	Diamètre des oeufs (mm)	Protection (oeufs et/ou jeunes)	Nb. de reproduction (années)	Age relatif à la maturité
<i>Alburnus alburnus</i>	ABL	3,78	1,50	1	5	0,38
<i>Zingel asper</i>	APR	2,74	2,20	2	3	0,50
<i>Barbus barbus</i>	BAF	3,02	2,00	1	21	0,16
<i>Micropterus salmoides</i>	BBG	2,95	1,53	2	4	0,43
<i>Rhodeus amarus</i>	BOU	3,00	2,73	2	3	0,40
<i>Blicca bjoerkna</i>	BRB	4,56	1,90	1	12	0,25
<i>Abramis brama</i>	BRE	3,54	1,55	1	17	0,15
<i>Esox lucius</i>	BRO	3,49	2,65	1	18	0,10
<i>Carassius carassius</i>	CAS	4,24	1,10	1	9	0,25
<i>Cyprinus carpio</i>	CCO	4,10	1,17	1	26	0,13
<i>Cottus gobio</i>	CHA	3,08	2,10	2	3	0,40
<i>Leuciscus cephalus</i>	CHE	3,76	1,40	1	17	0,19
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	EPI	3,44	1,70	2	2	0,33
<i>Pungitius pungitius</i>	EPT	3,88	1,00	2	3	0,25
<i>Rutilus rutilus</i>	GAR	4,24	1,20	1	11	0,21
<i>Gobio gobio</i>	GOU	4,50	0,99	1	6	0,25
<i>Gymnocephalus cernua</i>	GRE	4,81	1,00	1	5	0,29
<i>Chondrostoma nasus</i>	HOT	3,53	1,90	1	16	0,20
<i>Noemacheilus barbatulus</i>	LOF	5,23	0,95	1	6	0,25
<i>Lota lota</i>	LOT	4,91	1,00	1	14	0,18
<i>Thymallus thymallus</i>	OBR	2,88	3,00	2	4	0,43
<i>Ictalurus melas</i>	PCH	2,94	3,00	2	6	0,25
<i>Perca fluviatilis</i>	PER	4,23	1,76	1	12	0,20
<i>Lepomis gibbosus</i>	PES	3,04	1,00	2	7	0,22
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	ROT	4,12	1,32	1	8	0,27
<i>Stizostedion lucioperca</i>	SAN	4,24	1,26	2	16	0,20
<i>Salvenilus fontinalis</i>	SDF	2,60	4,00	2	3	0,57
<i>Silurus glanis</i>	SIL	4,26	2,50	2	31	0,11
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	SPI	4,86	0,90	1	7	0,22
<i>Tinca tinca</i>	TAN	4,60	0,97	1	12	0,20
<i>Chondrostoma toxostoma</i>	TOX	3,73	2,00	1	6	0,33
<i>Salmo trutta</i>	TRF	2,26	4,70	2	7	0,30
<i>Phoxinus phoxinus</i>	VAI	4,08	1,33	1	4	0,33
<i>Leuciscus leuciscus</i>	VAN	3,89	1,50	1	12	0,25

Pour chaque espèce, un ensemble de descripteurs liés aux paramètres démographiques de base ont été évalués grâce à un examen approfondi des travaux antérieurs disponibles dans la littérature. Les valeurs retenues cherchent à rendre compte des stratégies de reproduction et de développement des espèces dans une situation optimale au sein des cours d'eau d'Europe de l'Ouest, sans prendre en compte les situations exceptionnelles.

Les 5 variables utilisées visent à rendre compte des stratégies démographiques adoptées par chaque espèce en termes (Tab. n° I) :

- de répartition de l'investissement gonadique à l'échelle annuelle (logarithme de la fécondité relative, taille des oeufs et protection des produits de la reproduction),
- de répartition de l'investissement gonadique à l'échelle de la vie de l'individu (nombre de cycles de reproduction et âge relatif à la maturité).

La protection des produits de la reproduction est prise en compte en distinguant deux catégories d'espèces codées 1 (pas de protection) et 2 (protection des oeufs et/ou des jeunes). Les espèces codées 1 appartiennent à la guilda A1 au sens de BALON (1975). Les espèces codées 2 regroupent les catégories A2 (protection des oeufs) et B1-B2 (existence de soins parentaux) au sens de BALON (1975). L'enfouissement des oeufs dans le milieu interstitiel (catégorie A2 de BALON) favorise la protection des oeufs et accroît les possibilités de survie des jeunes en leur permettant de se maintenir à proximité du fond (HYNES, 1970).

Le nombre de cycles de reproduction est obtenu en soustrayant la durée absolue de la période pré-reproductive à la longévité totale. Ce nombre de cycles de reproduction reste très fortement corrélé à la longévité ($r = 0,996$; $p < 0,001$).

L'âge relatif à la maturité correspond au ratio entre l'âge à la première reproduction et la longévité totale.

Finalement, la matrice obtenue comporte 34 espèces-lignes et 5 variables-colonnes. Cette matrice est traitée à l'aide d'une analyse en composantes principales normée (programmation ADE ; CHESSEL et DOLEDEC, 1992).

RÉSULTATS

Liens simples entre les 5 variables

La fécondité relative est corrélée négativement avec le diamètre des oeufs ($r = -0,736$; $p < 0,01$). Ceci confirme les résultats antérieurs (MAHON, 1984 ; WOOTON, 1984) et traduit une contrainte écologique dans la répartition de l'investissement gonadique annuel.

L'âge relatif à la maturité est corrélé négativement au nombre de reproduction ($r = -0,771$; $p < 0,01$). A l'échelle de la vie de l'organisme, les espèces concentrant leur effort de reproduction sur un faible nombre d'années (tendance à la semelparité) ont un temps de développement post-embryonnaire relativement long et inversement (tendance à l'itéroparité).

L'âge relatif à la maturité est également corrélé positivement au diamètre des oeufs ($r = 0,393$; $p < 0,05$) et négativement à la fécondité relative ($r = -0,502$; $p < 0,01$). Il apparaît ainsi que les espèces se reproduisant tardivement concentrent leur effort gonadique sur un faible nombre d'années en produisant des oeufs peu nombreux de taille relativement grande.

Les autres couples de variables ne présentent pas de corrélations significatives.

Ces quatre premières variables diffèrent significativement lorsque l'on distingue les espèces en fonction de l'existence ou non de comportements assurant une protection de la descendance (test de Mann-Whitney, $p < 0,01$). Les espèces protégeant leur descendance tendent à présenter des fécondités relatives réduites, des oeufs de plus grand diamètre, un nombre de cycles de reproduction plus faible et un âge relatif à la maturité plus élevé.

Analyse multivariée

L'analyse en composantes principales normée du tableau (34 espèces x 5 variables) rend compte de l'ensemble des corrélations entre ces variables. Les deux premiers facteurs de l'analyse (F1, F2) résument l'essentiel de l'information avec respectivement 58,2 % et 24,5 % de l'inertie totale. Le cercle de corrélation F1 x F2 oppose d'une part la fécondité relative à la taille des oeufs et à l'existence d'une protection de la descendance, d'autre part le nombre de reproduction à l'âge relatif à la maturité (Fig 1 A).

En fonction de leurs caractéristiques, les espèces se positionnent par rapport à trois tendances dans le plan F1 x F2 (types 1, 2 et 3) (Fig 1 B). Pour chacune des 5 variables, la représentation de la valeur de la variable associée à chaque espèce dans ce plan F1 x F2 (Fig 1 C) facilite l'interprétation du positionnement des espèces.

Le premier facteur distingue en premier lieu les espèces protégeant leur descendance, ayant un âge relatif à la maturité élevé, présentant un faible nombre de cycles reproducteurs, ayant des oeufs de grande taille et une fécondité relative réduite

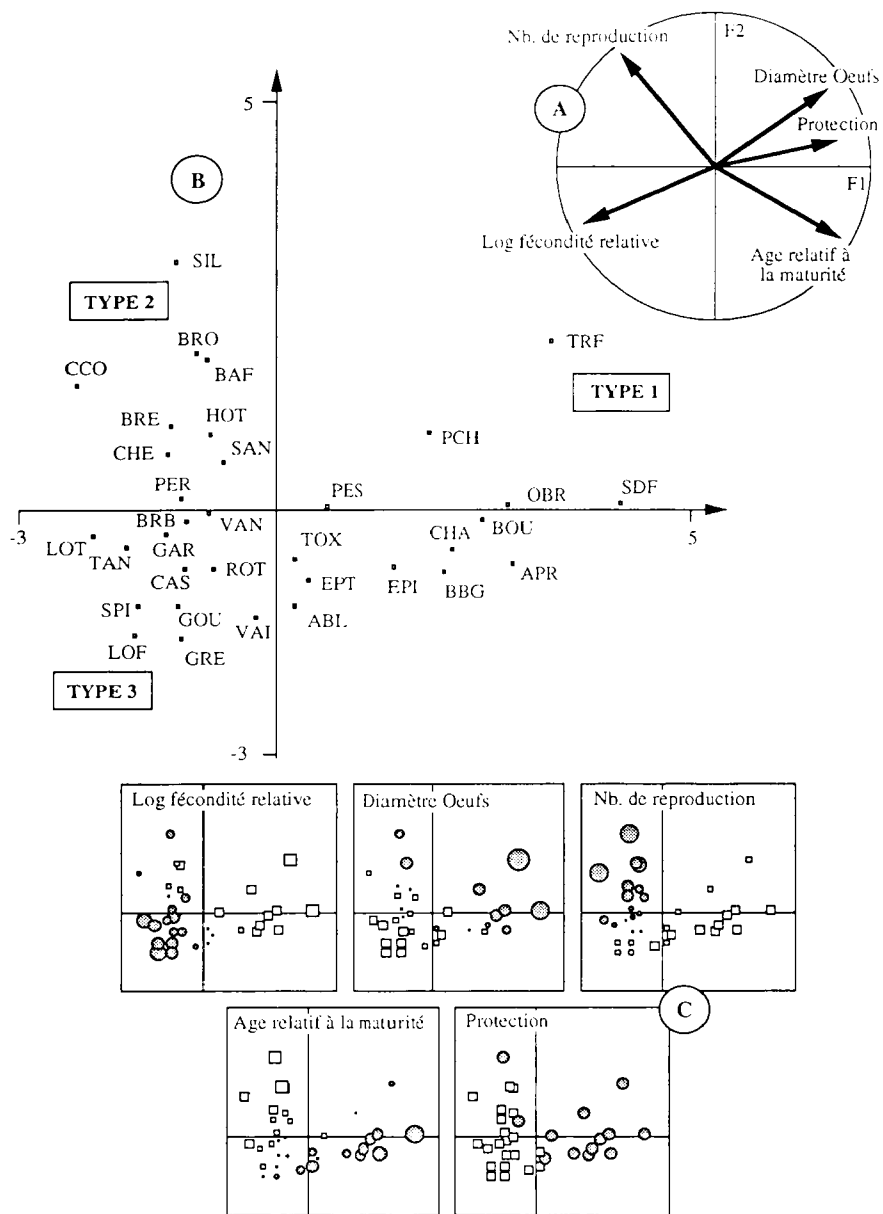


Figure 1 : Résultats de l'Analyse en Composantes Principales normée. (A) : Cercle de corrélations des variables dans les plans F1 x F2. (B) : Positionnement des espèces (lignes) dans les plans factoriels F1 x F2. (C) : Représentation des valeurs des variables normées (moyenne = 0 et variance = 1) pour chaque espèce dans le plan F1 x F2 des lignes. Les valeurs inférieures à la moyenne sont représentées par des carrés et les valeurs supérieures à la moyenne par des cercles. La taille du symbole est proportionnelle à la valeur absolue.

Figure 1 : Normalized Principal Component Analysis. (A) : Correlation circle of variables for the first and second axes. (B) : Species scores on the F1 x F2 map. (C) : Representation of the values of the normalized variables (mean = 0 and variance = 1) for each species on the F1 x F2 map. Values lower than the mean are represented by squares and values higher than the mean, by circles. Symbol size is proportional to the absolute value.

(type 1). Les espèces les plus proches de ce type sont *Salmo trutta*, *Salvenilus fontinalis* et *Thymallus thymallus* (catégorie A2 selon BALON, 1975).

Le deuxième facteur ordonne les espèces ne protégeant pas leur descendance (à l'exception de *Stizostedion lucioperca* et *Silurus glanis*) selon un gradient opposant : i) les espèces à grand nombre de cycles de reproduction dont l'âge relatif à maturité est très faible et la fécondité relative moyenne à faible (type 2) ; ii) les espèces à forte fécondité relative associée à des œufs de petite taille, présentant un âge relatif à la maturité sexuelle moyen et un nombre de cycles de reproduction faible (type 3).

Le type 2 comprend des espèces de grande taille, longévives : *Barbus barbus*, *Cyprinus carpio*, *Abramis brama*, *Leuciscus cephalus*, *Chondrostoma nasus* (cyprinidés), *Esox lucius*, *Stizostedion lucioperca* et *Silurus glanis*.

Les représentants les plus proches du type 3 sont des espèces de petite taille : *Noemacheilus barbatulus*, *Gymnocephalus cernua* et des petits cyprinidés : *Phoxinus phoxinus*, *Gobio gobio*, *Alburnus alburnus* et *Alburnoides bipunctatus*.

De nombreuses espèces ont un positionnement intermédiaire entre ces 3 pôles et définissent 2 gradients : type 2 - type 3 et type 1 - type 3.

Le gradient type 2 - type 3 est constitué de cyprinidés de taille moyenne ainsi que *Lota lota* et *Perca fluviatilis*, cette dernière se rapprochant du type 2.

Plusieurs espèces se positionnent également entre les types 1 et 3. Elles améliorent les capacités de survie de leurs œufs, de taille relativement importante, en protégeant leur descendance (*Gasterosteus aculeatus*, *Pungitius pungitius*, *Rhodeus amareus*, *Micropterus salmoides*, *Lepomis gibbosus*, *Ictalurus melas* et *Cottus gobio*) ou en possédant un comportement similaire à celui des Salmonidae (*Zingel asper*). Ces espèces sont de petite taille et à faible longévité, à l'exception de *Lepomis gibbosus* et *Ictalurus melas*. Ces deux espèces, d'origine nord-américaine, tendent cependant à se rapprocher du type 2.

DISCUSSION

WINEMILLER (1992) considère que les 4 paramètres permettant de décrire l'essentiel des stratégies démographiques des espèces piscicoles sont l'âge à la maturité, la durée de la vie reproductive, le taux de survie des jeunes et la fécondité.

Dans cette étude, les variables utilisées ne sont pas identiques aux paramètres décrits précédemment mais en sont proches.

L'âge relatif à la maturité a été préféré à la durée absolue de la période pré-reproductive car cette dernière est corrélée positivement à la longévité ($r = 0,687$; $p < 0,01$). MAHON (1984) et WINEMILLER & ROSE (1992) obtiennent un résultat similaire et l'attribuent à des causes physiologiques ne reflétant pas la diversité des stratégies démographiques des espèces.

Des œufs de grande taille et l'existence d'une protection de la descendance sont des facteurs favorisant la survie des jeunes. Les œufs de grand diamètre donnent généralement naissance à des larves de plus grande taille, ce qui accroît leurs chances de survie dans un environnement difficile (WOOTON, 1979). La protection active ou passive des œufs et/ou des jeunes tend également à réduire la mortalité lors des premiers stades de développement (BALON, 1975 ; HYNES, 1970).

L'utilisation de la fécondité relative évite le biais introduit par la relation classique existant, aux niveaux intra et inter-spécifiques entre l'accroissement de la taille (ou de l'âge) et de la fécondité absolue (MANN et MILLS, 1979).

La relative similitude entre les variables retenues dans ce travail et celles considérées par WINEMILLER (1992) et WINEMILLER & ROSE (1992) nous permet donc de comparer nos résultats avec les leurs.

Les espèces du type 1 (Salmonidés) adoptent une stratégie visant à optimiser la survie des produits de la reproduction plutôt que de multiplier leurs œufs et de répartir leur effort de reproduction sur le long terme. Elles se reproduisent généralement en période

froide. WINEMILLER (1992) classe les Salmonidés parmi les stratégies d'équilibre. Comme le soulignent WINEMILLER et ROSE (1992), ces espèces tendent vers la stratégie K au sens de PIANKA (1970) bien que l'on n'y retrouve pas les espèces les plus longévives.

Les espèces du type 2 correspondent aux stratégies périodiques de WINEMILLER (1992). De plus, comme dans le type décrit par ce dernier auteur, elles n'effectuent qu'une seule ponte (ovogenèse synchrone et groupe synchrone ; KESTEMONT et PHILIPPART, 1991).

Les espèces du type 3 se rapprochent de la stratégie r (PIANKA (1970)) et de la stratégie opportuniste de WINEMILLER (1992). Pour WINEMILLER et ROSE (1992), ces espèces ont une faible fécondité absolue. Dans notre cas, elles présentent également des fécondités absolues réduites (300 à 10000 oeufs par femelle selon les espèces) mais des fécondités relatives fortes qui traduisent bien l'importance de l'effort de reproduction consenti par ce type de stratégie. De plus, elles effectuent, pour la plupart d'entre elles, des pontes fractionnées (ovogenèse asynchrone ; KESTEMONT et PHILIPPART, 1991 ; GRANDMOTTET, 1983). Elles sont donc, dans nos rivières, les représentants les plus proches de cette stratégie (tendance opportuniste) en l'absence d'espèces à reproduction continue, plus communément répandues en zone tropicale.

Au sein du gradient entre les types 1 et 3, la présence d'espèces comme *Gasterosteus aculeatus* et *Cottus gobio* est cohérente avec les résultats de WINEMILLER et ROSE (1992) pour lesquels ces taxons présentent des stratégies intermédiaires entre l'équilibre et l'opportunisme.

Au sein de la faune nord-américaine, ces mêmes auteurs considèrent les genres *Ameiurus* et *Lepomis* comme intermédiaires entre les stratégies périodique et d'équilibre. Les positionnements intermédiaires de *Lepomis gibbosus* et *Ictalurus melas* sur le plan F1 x F2 (Fig 1) entre le gradient type 1 - type 3 (équilibre - tendance opportuniste) et le type 2 (stratégies périodiques) vont également dans ce sens.

En définitive, l'analyse des stratégies démographiques des principales espèces piscicoles de la faune française d'eau douce montre que l'on retrouve des catégories de stratégies comparables à celles décrites par WINEMILLER et ROSE (1992). Cependant, les espèces examinées semblent occuper un sous-espace restreint dans l'espace tri-dimensionnel des stratégies proposé par WINEMILLER (1992). Ce sous-espace est plus proche du pôle de la stratégie périodique, très répandue chez les grands cyprinidés notamment. La stratégie opportuniste n'a pas de représentant typique dans nos eaux (absence des espèces à reproduction continue), mais plusieurs espèces s'en rapprochent (en particulier, les petits cyprinidés). La sous-représentation de la stratégie d'équilibre, essentiellement représentée par les Salmonidés, pourrait être liée au contexte biogéographique dans la mesure où les glaciations quaternaires ont largement réduit la diversité faunistique.

Ces premières interprétations relatives à la stratégie des espèces piscicoles des cours d'eau français seront réexaminées dans le cadre d'une approche plus complète (en cours), prenant en compte les caractéristiques alimentaires et morphologiques des espèces.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé dans le cadre du Programme Interdisciplinaire de Recherche sur l'Environnement (PIRE) "Significations des échelles spatio-temporelles dans la variabilité des peuplements piscicoles des grands cours d'eau".

BIBLIOGRAPHIE

- BALON E.K., 1975. Reproductive guilds of fishes : a proposal and definition. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32, 821-864.
- BRUTON M. N., 1989. The ecological significance of alternative life-history styles. *In* BRUTON M. N., *Alternative Life-History Styles of Animals*, 504-553, Kluwer Academic Publishers, Netherlands.

- CHEssel D., DOLEDEC S., 1992. ADE Software. Multivariate Analyses and Graphical Display for Environmental Data. Université Lyon I, 523 p.
- GRANDMOTTET J.P., 1983. Principales exigences des Téléostéens dulcicoles vis-à-vis de l'habitat aquatique. *Ann. Sci. Univ. Franche-Comté Besançon, Biol. Anim.*, 4, 3-32.
- HYNES H.B.N., 1970. The ecology of running waters. Liverpool University Press, Liverpool, 555 p.
- KESTEMONT P., PHILIPPART J.C., 1991. Considérations sur la croissance ovocytaire chez les poissons à ovogenèse synchrone et asynchrone. *Belg. J. Zool.*, 121 (1), 87-98.
- MAHON R., 1984. Divergent structure in fish taxocenes of north temperate streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sc.*, 41, 330-350.
- MANN R.H.K., MILLS C.A., 1979. Demographic aspects of fish fecundity. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 44, 161-177.
- PIANKA E.R., 1970. On r- and K- selection. *Am. Nat.*, 104, 592-597.
- SCHAFFER W.M., 1974. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. *Am. Nat.*, 108, 783-790.
- WINEMILLER K.O., 1992. Life-history strategies and the effectiveness of sexual selection. *Oikos*, 63 (2), 318-327.
- WINEMILLER K.O., ROSE K.A., 1992. Patterns of Life-History Diversification in North American Fishes : Implications for Population Regulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49, 2196-2218.
- WOOTON R.J., 1979. Energy cost of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 4, 133-159.
- WOOTON R.J., 1984. Introduction : strategies and tactics in fish reproduction. In POTTS G.W., WOOTON R.J., Fish reproduction, 1-33, Academic Press, London and New York.