

**APPROCHE TYPOLOGIQUE DES PEUPEMENTS
PISCICOLES LACUSTRES FRANÇAIS.
II. STRUCTURATION DES COMMUNAUTÉS DANS LES
PLANS D'EAU D'ALTITUDE INFÉRIEURE À 1 500 M.**

C. ARGILLIER (1), O. PRONIER (2), P. IRZ (1), O. MOLINIER (3)

-
- (1) Cemagref, Unité Ressources Ichtyologiques en Plans d'Eau, 361 rue J.F. Breton, BP 5095, 34033 MONTPELLIER Cedex 1, France.
- (2) CLS (Collecte Localisation Satellites), 8-10 rue Hermès, 31526 RAMONVILLE Cedex, France.
- (3) Association Générale des Laboratoires d'Analyse de l'Environnement, 1 rue du Professeur Calmette, 59000 LILLE, France.

Reçu le 08 novembre 2001
Accepté le 22 avril 2002

Received 08 November, 2001
Accepted 22 April, 2002

RÉSUMÉ

En France, les communautés piscicoles lacustres ont fait l'objet de peu de travaux de recherche. Dans une première partie, nous avons présenté les résultats d'analyses des peuplements et des facteurs structurant ces peuplements dans les plans d'eau d'altitude supérieure à 1 500 m (ARGILLIER *et al.*, 2002b). Les résultats d'une démarche analogue menée sur les réservoirs et les lacs naturels de plaine sont exposés ici.

Que le milieu soit naturel ou artificiel, on observe une même succession des espèces caractéristiques des communautés le long d'un gradient amont-aval. Ainsi, aux truites et goujon succèdent vers l'aval le brochet et le gardon, puis la perche et enfin le sandre.

La distinction entre les communautés des lacs naturels et des réservoirs se fait sur l'abondance de quelques espèces. Le corégone et l'omble chevalier sont plus abondants dans les lacs naturels que dans les retenues alors que l'inverse est observé pour le poisson-chat, le toxostome ou le barbeau fluviatile. Dans les lacs naturels, la nature des habitats littoraux semble expliquer certaines associations d'espèces. La prise en compte de nouveaux descripteurs des communautés et du milieu est envisagée pour la poursuite des analyses.

Mots-clés : plans d'eau, peuplement piscicole, facteurs environnementaux.

A TYPOLOGY OF FISH COMMUNITIES IN FRENCH LAKES. II. FISH ASSEMBLAGES IN LAKES BELOW 1500 M IN ALTITUDE.

ABSTRACT

Few research has been carried out on French lacustrine fish communities. In a first part, we presented the results obtained by analysing fish communities in natural lakes and reservoirs located over 1500 m in altitude (ARGILLIER *et al.*, 2002b). The present article follows a similar analytical approach but deals with lowland sites.

Both natural and man-made lakes display a fish gradient from upstream to downstream sites. The species range from gudgeon, rainbow trout and brown trout, then pike and roach, perch and eventually pikeperch. The distinction between the fish communities of natural lakes and reservoirs relies upon the abundance of several species. Whitefish and arctic charr are lake dwellers whereas the abundances of black bullhead, French nase and barbel are maximum in reservoirs. The fish communities can be related to the location of the sites in their catchment. Some results suggest that the physical features of littoral habitats could contribute to explain the observed communities. Further works should take into consideration complementary descriptors of both fish communities and environmental features.

Key-words : lake, reservoir, fish community, environmental factors.

INTRODUCTION

Il apparaît que la littérature considérant le lien entre les facteurs environnementaux et l'organisation des assemblages piscicoles se rapporte, en milieu lacustre, essentiellement à des travaux réalisés sur le continent américain dans la lignée de TONN et MAGNUSON (1982). Ces auteurs ont été parmi les premiers à relier des facteurs de qualité de milieu et les peuplements piscicoles des lacs du Nord-Wisconsin.

En France, ce type de recherche a conduit à l'élaboration de référentiels qui concernent les cours d'eau (VERNEAUX, 1981 ; OBERDORFF *et al.*, 2001). Le manque de connaissance sur la réponse des peuplements piscicoles lacustres aux pressions environnementales est toujours important face à une demande croissante des gestionnaires devant agir dans un contexte réglementaire plus sévère. Les multiples paramètres agissant simultanément sur les communautés sont autant d'éléments à considérer dans toute planification des actions de gestion (KEITH et ALLARDI, 1997), qu'il s'agisse du maintien de la qualité écologique des sites ou de leur restauration.

Dans une première partie, nous avons montré qu'une analyse typologique des peuplements piscicoles français englobant un ensemble de plans d'eau situés à des altitudes variant entre 0 et 2 600 m s'avérait difficile. Il existe en effet une grande disparité entre la richesse et la composition spécifique des communautés présentes dans les lacs de plaine et dans les lacs de montagne, la limite altitudinale se situant à environ 1 500 m. Sur la base de ces résultats, des analyses ont été conduites sur les plans d'eau de montagne pour mieux décrire leur peuplement et tenter d'expliquer leur variabilité par les caractéristiques des sites (ARGILLIER *et al.*, 2002b).

Cette deuxième partie présente le travail réalisé sur les peuplements piscicoles des plans d'eau situés à moins de 1 500 m d'altitude. Suivant la même démarche que sur les plans d'eau de montagne, il s'agissait dans un premier temps de déterminer les différents types de peuplements piscicoles rencontrés en France dans les retenues artificielles et les lacs naturels de plaine. Un travail d'analyse sur les descripteurs des plans d'eau a ensuite été réalisé pour mettre en relation ces variables environnementales (caractéristiques des sites et de leur position dans le bassin versant) avec les communautés.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Sites d'études et données piscicoles

Les plans d'eau étudiés comprennent 33 retenues artificielles qui sont essentiellement des retenues de barrages hydro-électriques construits sur le lit principal de cours d'eau, et 19 lacs naturels. Ces plans d'eau sont répartis dans 22 départements.

Les peuplements piscicoles ont été décrits par l'abondance relative des espèces qui les composent ; l'origine de ces informations ainsi que les modes de calcul et de codage ont été exposés précédemment (ARGILLIER *et al.*, 2002b).

Les variables environnementales étudiées sont relatives aux plans d'eau et à leur positionnement dans le bassin versant : l'altitude (m), la surface du plan d'eau (ha), la profondeur maximale (m), l'amplitude maximale du marnage (m), l'indice de développement des berges (EADIE et KEAST, 1984), l'âge, la surface du bassin versant (ha), la distance à la mer (km), la distance à la source (km). Une transformation logarithmique de certaines variables a été effectuée.

Analyses

Les données faunistiques ont été traitées par Analyse Factorielle des Correspondances (AFC). La significativité des associations entre les espèces contribuant le plus à l'analyse factorielle a été testée par corrélation de Spearman.

Les caractéristiques des sites ont été traitées par Analyse en Composantes Principales (ACP) normée. La comparaison des valeurs des paramètres entre lacs naturels et retenues a été réalisée par test de Mann et Whitney.

Les relations entre la structure des assemblages piscicoles et les descripteurs des plans d'eau ont ensuite été recherchées par Analyse Canonique des Correspondances (ACC) (TER BRAAK, 1986 ; LEBRETON *et al.*, 1988). Cette méthode dissymétrique a été développée pour expliquer la structure d'un tableau faunistique par un tableau de variables environnementales. L'ACC est également une méthode d'ordination sous contrainte car elle contraint les axes d'ordination à être des combinaisons linéaires des variables du tableau explicatif (BLANC, 2000). Ses propriétés de robustesse vis-à-vis des réponses non-linéaires des espèces aux gradients environnementaux (TER BRAAK, 1986) et de corrélations entre variables explicatives (PRODON et LEBRETON, 1994) font de cette méthode la technique d'analyse directe de gradients la plus utilisée (ordination des relevés directement réalisée à partir des données du tableau de milieu). Un test de Monte-Carlo a permis de vérifier la significativité du lien entre matrice faunistique et paramètres de milieu. Ce test non paramétrique, basé sur la permutation des lignes de la matrice des variables faunistiques, permet de comparer les valeurs observées à des valeurs simulées (FRAILE *et al.*, 1993). Afin de limiter la co-linéarité entre les variables explicatives, une ACP préliminaire a été réalisée sur l'altitude, la surface du bassin versant et la distance à la source pour synthétiser cette information en une seule variable ordinale variant de 1 à 4.

Pour plus de détails concernant le jeu de données et les méthodes d'analyse, on pourra se référer à PRONIER (2000).

RÉSULTATS

Analyses de l'ensemble du jeu de données

Les communautés

La totalité des 40 espèces ou sous-espèces identifiées dans les plans d'eau français (ARGILLIER *et al.*, 2002b) a été capturée dans ce sous-échantillon excluant les plans d'eau de montagne. Néanmoins, les occurrences de certains taxons étant très faibles, les analyses ont porté sur seulement 21 espèces ou groupe d'espèces présentés dans le Tableau I.

Tableau I

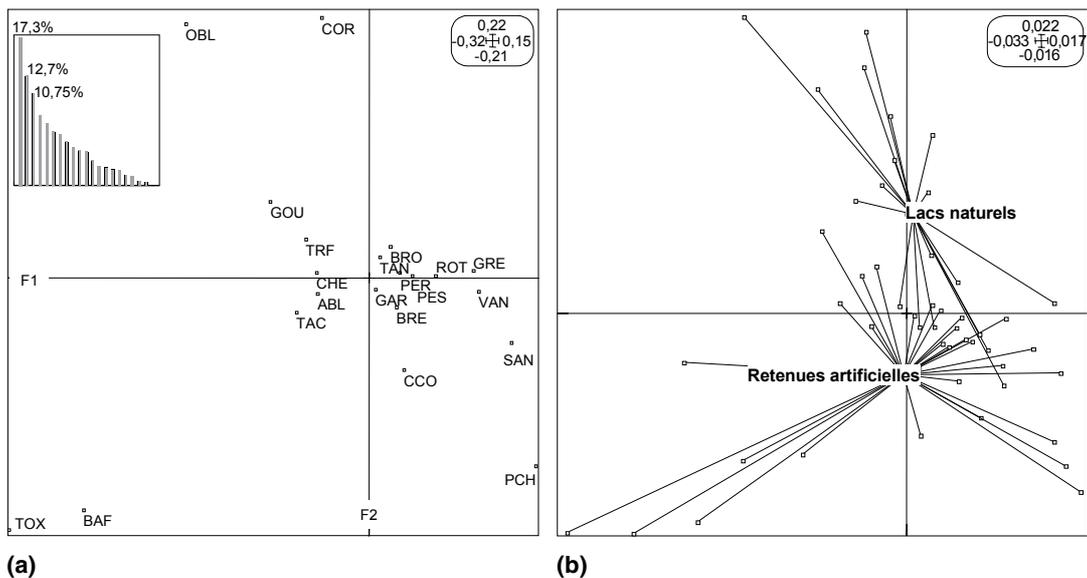
Pourcentage d'occurrence et abondance relative numérique moyenne des espèces ou groupes d'espèces étudiés sur l'ensemble des plans d'eau.

Table I

Percentage of occurrence and mean relative abundance of the studied species or species groups on the whole data set.

Nom commun	Nom latin	Code	Occurrence (%)	Abondance relative moyenne (%)
Ablette	<i>Alburnus alburnus</i>	ABL	46,15	4,88
Barbeau	<i>Barbus barbus</i>	BAF	15,38	0,77
Brème commune et bordelière	<i>Abramis brama</i> et <i>Blicca bjorkna</i>	BRE	59,62	6,09
Brochet	<i>Esox lucius</i>	BRO	71,15	0,84
Carpes commune, cuir et miroir	<i>Cyprinus carpio</i>	CCO	46,15	0,71
Chevaine	<i>Leuciscus cephalus</i>	CHE	71,15	2,96
Corégone	<i>Coregonus</i> sp.	COR	21,15	4,48
Gardon	<i>Rutilus rutilus</i>	GAR	96,15	42,38
Goujon	<i>Gobio gobio</i>	GOU	40,38	2,49
Grémille	<i>Gymnocephalus cernua</i>	GRE	23,08	1,28
Ombre chevalier	<i>Salvelinus alpinus</i>	OBL	9,62	0,10
Poisson chat	<i>Ictalurus melas</i>	PCH	9,62	1,07
Perche	<i>Perca fluviatilis</i>	PER	96,15	19,62
Perche soleil	<i>Lepomis gibbosus</i>	PES	26,92	0,23
Rotengle	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	ROT	51,92	3,97
Sandre	<i>Stizostedion lucioperca</i>	SAN	38,46	1,27
Truite arc-en-ciel	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	TAC	28,85	0,64
Tanche	<i>Tinca tinca</i>	TAN	78,85	3,30
Toxostome	<i>Chondrostoma toxostoma</i>	TOX	9,62	0,62
Truite commune et de lac	<i>Salmo trutta</i>	TRF	51,92	1,61
Vandoise et vandoise rostrée	<i>Leuciscus leuciscus</i>	VAN	17,31	0,26

Le plan F1/F2 de l'AFC du tableau faunistique représente 30 % de la variabilité totale (Figure 1). Sur l'axe F1 on observe une opposition entre le toxostome, le barbeau fluviatile et l'ombre chevalier et le reste des espèces, en particulier le sandre et le poisson-chat (Figure 1a). Sur l'axe F2, le corégone et l'ombre chevalier sont opposés au barbeau, au toxostome et au poisson-chat. La projection des plans d'eau selon leur type (Figure 1b) montre que ces deux groupes d'espèces sont associés respectivement aux lacs naturels et aux retenues artificielles. En effet, ces types de milieux s'opposent également sur cet axe 2 de l'AFC. Ainsi, cette analyse permet, dans une certaine mesure, d'identifier les poissons caractéristiques des deux types de plan d'eau.



(a)

(b)

Figure 1

Plan F1/F2 de l'AFC des données piscicoles sur l'ensemble des plans d'eau. (a) représentation des espèces et (b) représentation barycentrique des plans d'eau selon leur type.

Figure 1

First two axis of the Correspondence Analysis (CA) of fish data on the whole data set. (a) position of the species, (b) mean position of natural lakes and reservoirs.

Les descripteurs du milieu

Le plan F1/F2 de l'ACP réalisée sur les 9 variables descriptives des plans d'eau de plaine porte 63,3 % de l'inertie totale (Figure 2).

Avec des contributions absolues (CA) comprises entre 11,4 % et 19,6 %, la surface du bassin versant, la distance à la source, le SLDF ainsi que la profondeur maximale et la surface du lac, contribuent fortement à l'élaboration de l'axe 1 (Figure 2a). Cet axe porte donc un effet « taille » très marqué. L'âge du plan d'eau participe de manière moins importante à la définition de cet axe (CA = 7,5 %) mais il est opposé aux 5 autres paramètres.

Les variables altitude et distance à la mer, peu ou pas corrélées aux autres descripteurs, se singularisent sur l'axe 2 (CA respectives de 44 % et 37,5 %).

La projection des plans d'eau (Figure 2b) permet de repérer de manière synthétique les principales caractéristiques des deux types de milieu : les retenues artificielles, profondes, récentes et digitées, possédant un bassin versant important et très marnantes, et les lacs naturels, plus anciens et circulaires, de profondeur plus faible, ayant un bassin versant plus petit et peu soumis à des marnages. La comparaison des valeurs des paramètres entre les lacs naturels et les retenues artificielles montre que ces différences sont toutes significatives au seuil de 1 %.

Ces importantes différences de caractéristiques entre retenues artificielles et lacs naturels nous ont conduit à analyser séparément leurs communautés piscicoles.

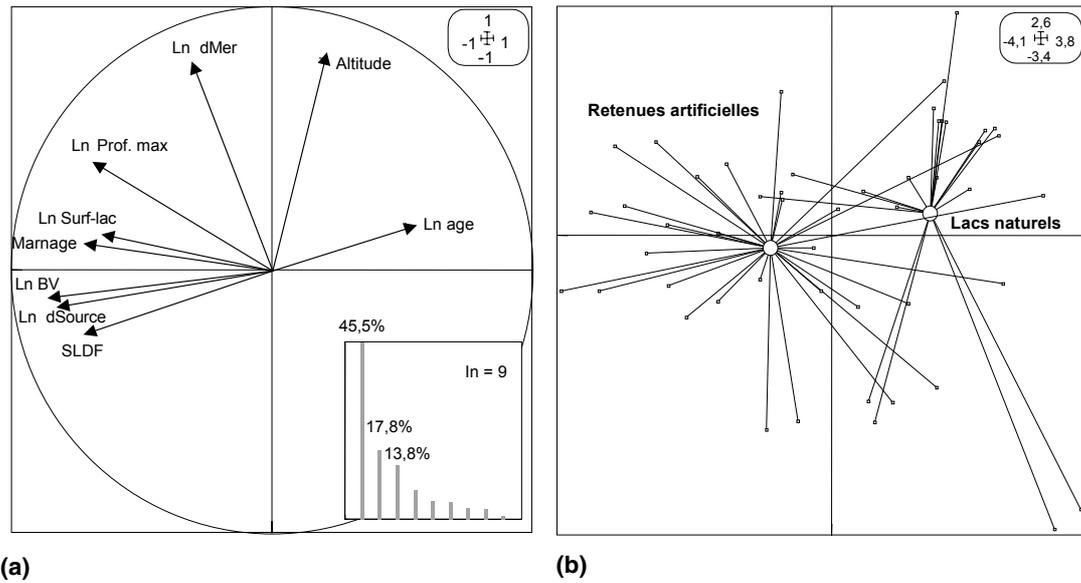


Figure 2
Plan F1/F2 de l'ACP normée des facteurs environnementaux. (a) cercle des corrélations, (b) représentation barycentrique des plans d'eau selon leur type.

Figure 2
First two axis of the standardised PCA of environmental variables. (a) correlation circle, (b) mean position of natural lakes and reservoirs.

Les retenues artificielles

Les peuplements piscicoles

A l'exception de l'omble chevalier et du corégone, plus fréquents dans les lacs naturels (Figure 1), toutes les espèces présentes dans les plans d'eau de plaine sont bien représentées dans les retenues artificielles. Les analyses ont donc été effectuées sur 19 taxons.

Le plan F1/F2 de l'AFC des données piscicoles exprime 32,4 % de l'inertie totale (Figure 3). Les espèces les plus fréquentes comme le gardon ou la perche figurent en position centrale. Les interprétations portent essentiellement sur des poissons plus rares qui contribuent à l'élaboration des axes factoriels. Le goujon, le barbeau et le toxostome s'opposent au poisson-chat, à la vandoise, au sandre et, dans une moindre mesure, à la grémille.

La corrélation entre le barbeau et le toxostome, exprimant leurs associations fréquentes au sein des peuplements, est fortement significative ($p < 0,001$). On note également d'autres associations significatives telles que la truite commune, le chevine et le goujon ; le barbeau et le chevine et la brème et l'ablette ($p < 0,001$).

La projection des plans d'eau (Figure 3b) montre que les fortes abondances en barbeau et toxostome sont caractéristiques des retenues du bassin de la Durance telles que Esparon (ESP04), Sainte Croix (SCR04), Serre-Ponçon (SPO04) et Quinson (QUI04).

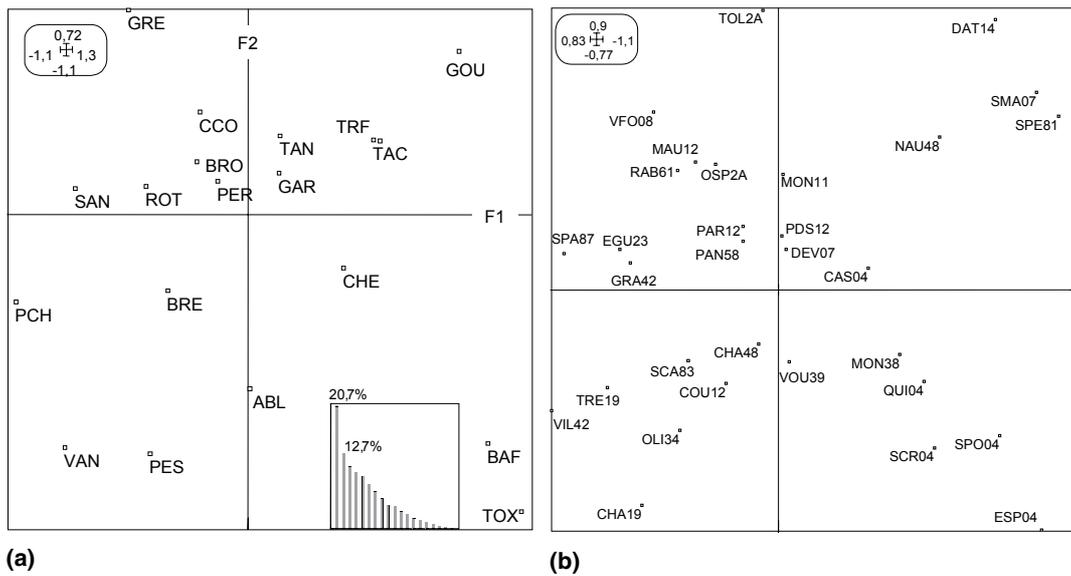


Figure 3
Plan F1/F2 de l’AFC des données piscicoles sur les 33 retenues artificielles.
(a) représentation des espèces, (b) représentation des plans d’eau.

Figure 3
First two axis of the Correspondence Analysis (CA) of fish data in the 33 reservoirs.
(a) position of the species, (b) position of the sites.

Les variables du milieu

L’ACP des variables environnementales montre un premier axe très marqué, portant 47 % de l’inertie totale (Figure 4). Cet axe représente la taille du plan d’eau, les grandes retenues étant à la fois profondes, alimentées par un grand bassin versant, soumises à de forts marnages et fortement digitées ou allongées (SLDF élevé). L’altitude, représentée sur F2, est peu liée à la taille du plan d’eau, mais est corrélée négativement ($p < 0,05$) à la distance à la source et à la surface du bassin versant. Les variables âge du plan d’eau et distance à la mer semblent indépendantes et sont donc mal représentées sur le plan de projection F1/F2.

La variable ordinale issue de l’ACP sur l’altitude, la surface du bassin versant et la distance à la source, décrit la place de la retenue dans son bassin (Figure 5). Cet indice de gradient longitudinal n’est pas corrélé aux descripteurs locaux du plan d’eau mis à part au SLDF ($p < 0,05$).

Couplage des données piscicoles et des données environnementales

Seules les 4 variables environnementales les moins corrélées ont été conservées pour expliquer les assemblages piscicoles : l’âge, la profondeur maximale et le marnage (descripteurs de la retenue), ainsi que le gradient longitudinal. Ces facteurs expliquent 21 % de la variabilité du tableau faunistique. Un test de Monte-Carlo conduit sur cette analyse montre son fort degré de significativité ($P < 0,001$, 1 000 permutations).

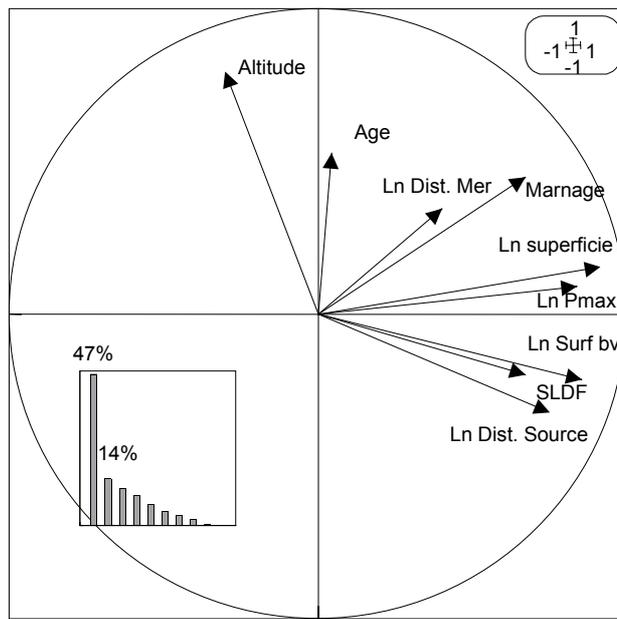


Figure 4

Plan F1/F2 de l'ACP normée sur les facteurs environnementaux des retenues artificielles. Cercle des corrélations.

Figure 4

First two axis of the standardised PCA carried out on the environmental variables of reservoirs. Correlation circle.

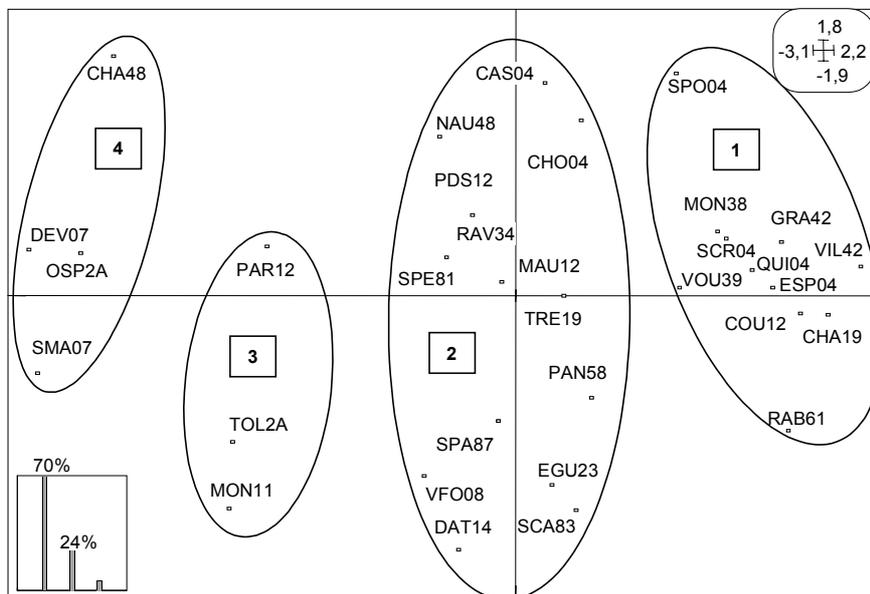


Figure 5

Plan F1/F2 de l'ACP normée réalisée sur les variables caractérisant la position des retenues artificielles dans leurs bassins versants. Position des retenues.

Figure 5

First two axis of the standardised PCA carried out on the variables describing the reservoirs location in the catchment. Position of the reservoirs.

Le plan F1/F2 de l'ACC (Figure 6) exprime 76 % de la variabilité expliquée par les variables environnementales. Le sandre est opposé au toxostome et au barbeau sur l'axe canonique F1 représentatif de la profondeur. L'abondance de sandre est corrélée négativement à cette variable ; cette espèce est donc plutôt associée aux plans d'eau peu profonds. Le long du deuxième axe, le gradient longitudinal est opposé à l'âge de la retenue, ce qui suggère un rôle structurant inverse de ces deux paramètres. L'ablette et le sandre sont donc des espèces abondantes dans les retenues anciennes situées en plaine alors que la truite arc-en-ciel est plus liée à des milieux jeunes plus en altitude. Dans cette analyse, le marnage n'apparaît pas comme un facteur structurant des associations d'espèces.

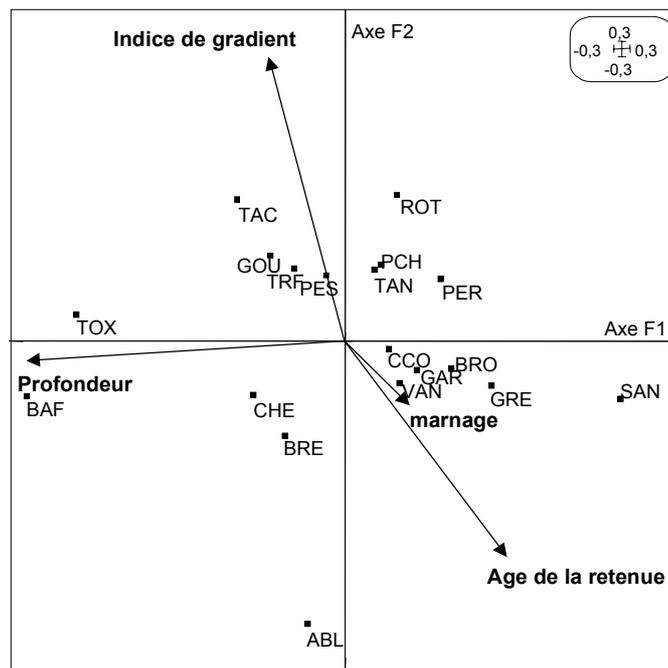


Figure 6
Diagramme de dispersion de l'ACC réalisée sur les variables environnementales (flèches) et les données piscicoles (points) des retenues artificielles. Plan F1/F2.

Figure 6
First two axis of the CCA on the reservoirs environmental variables (arrows) and fish data (dots).

Les lacs naturels

Les peuplements piscicoles

Seules les 16 espèces présentes sur au moins 4 lacs naturels de plaine ont été prises en compte. Les deux premiers axes de l'AFC représentent 45,4 % de l'inertie totale (Figure 7a).

Deux groupes d'espèces se distinguent sur l'axe F1, celui du sandre et de la grémille, espèces associées de façon très significative ($p < 0,001$), qui s'opposent au corégone, au goujon et à la truite commune (Figure 7a). Ces deux dernières espèces sont aussi associées de manière très significative ($p < 0,001$).

Sur le deuxième axe, le rotengle et la tanche s'opposent au groupe ablette, goujon, truite arc-en-ciel, grémille, sandre et perche soleil.

Sur l'axe F1, les lacs des Landes comme Cazaux, Parentis ou Laprade s'opposent au lac d'Issarles (07) (Figure 7b). Les premiers sont marqués par de fortes abondances en sandre et grémille alors qu'Issarles abrite un peuplement dominé par le corégone, le goujon et la truite commune, ce qui le discrimine de l'ensemble du jeu de données.

Le long du deuxième axe factoriel, le lac de l'Abbaye (39) abritant des populations abondantes de brochet, rotengle et tanche s'oppose aux lacs d'Issarles, de Nantua (01) et du Bourget (73) qui abritent des populations de truite commune et de goujon. Les deux derniers sont toutefois plus diversifiés avec en particulier de l'ablette et d'importantes populations de Percidés sur le Bourget.

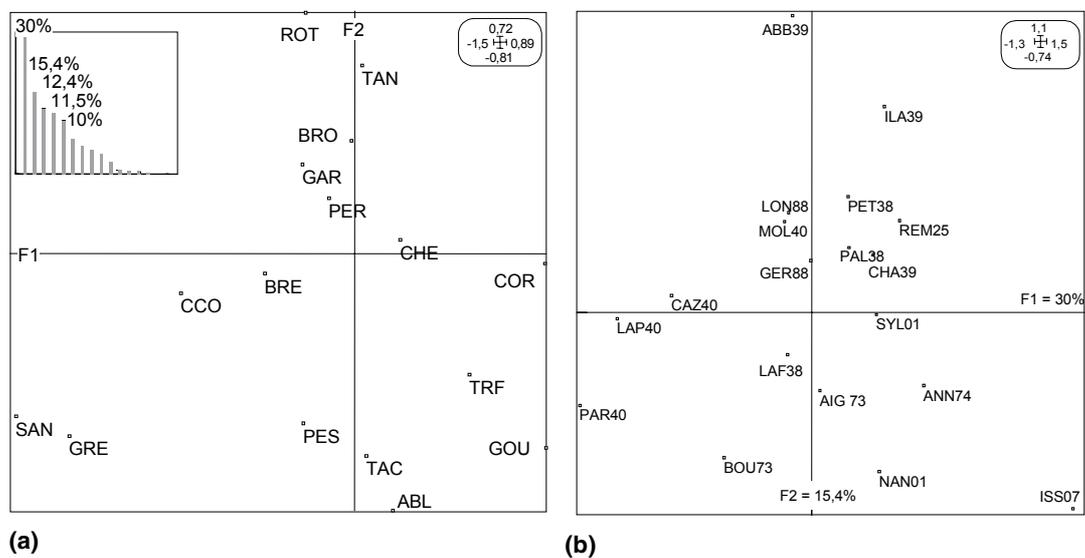


Figure 7
Plan F1/F2 de l'ACP des données piscicoles sur les 19 lacs naturels.
(a) représentation des espèces, (b) représentation des plans d'eau.

Figure 7
First two axis of the CA of fish data in the 19 natural lakes. (a) position of the species, (b) position of the sites.

Les variables du milieu

Tous les lacs naturels de la base de données ont des âges comparables et ne présentent quasiment pas de marnage. Ces deux descripteurs n'ont donc pas été pris en compte dans les analyses suivantes. L'ACP sur les autres descripteurs environnementaux montre deux axes portant 83 % de l'inertie (Figure 8). Cette analyse montre les fortes corrélations existant entre la superficie du lac et les variables relatives à sa position au sein du réseau hydrographique (taille du bassin versant et distance à la source). Les grands lacs naturels sont donc alimentés par de grands bassins versant, mais à des altitudes variables.

L'axe F2 est construit par 4 descripteurs : la distance à la mer, la profondeur et l'altitude qui s'opposent au SLDF. Il distingue les lacs littoraux des landes qui, comparativement aux lacs continentaux, sont peu profonds et de forme moins arrondie.

La variable profondeur maximale, dont les valeurs importantes caractérisent autant certains lacs de plaine de grande taille que d'autres situés à des altitudes plus importantes, est toutefois en position intermédiaire entre F1 et F2.

L'absence de corrélation entre l'altitude et les deux autres variables relatives à la position du lac dans le réseau hydrographique, taille du bassin versant et distance à la source, ne permet pas de construire un indice synthétique de gradient longitudinal similaire à celui élaboré pour les retenues artificielles.

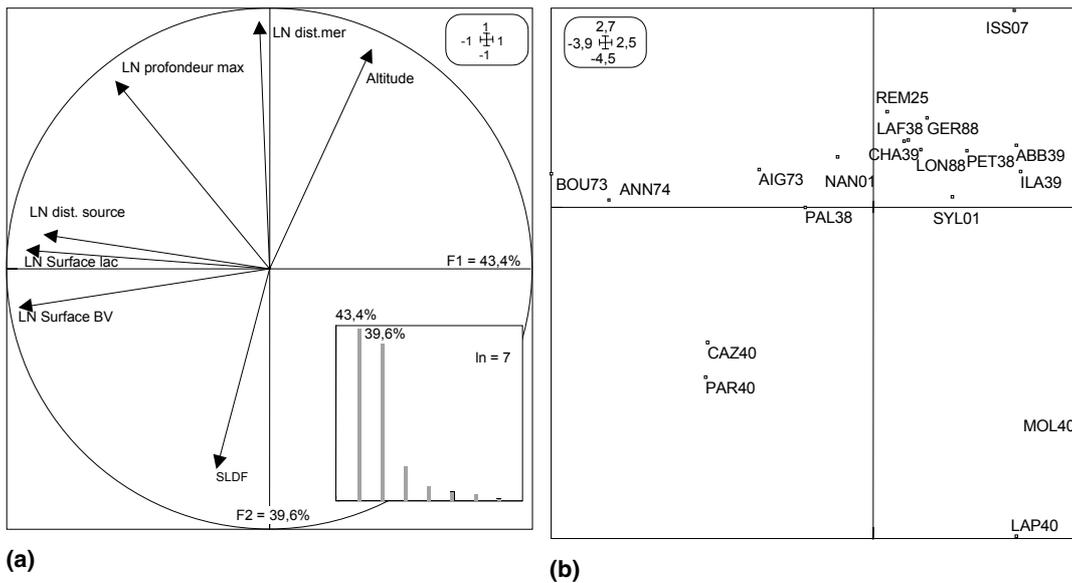


Figure 8
Plan F1/F2 de l'ACP normée sur les facteurs environnementaux des lacs naturels.
(a) cercle des corrélations et (b) position des plans d'eau.

Figure 8
First two axis of the standardised PCA carried out on the environmental variables of natural lakes. (a) correlation circle and (b) position of the lakes.

Relation peuplements/facteurs environnementaux

Le faible nombre de sites ainsi que les corrélations entre les paramètres environnementaux ne nous ont pas permis de tirer des conclusions fiables et généralisables en utilisant le couplage de tableaux par ACC. Toutefois, afin d'appréhender les relations entre peuplements et caractéristiques des lacs, chaque variable environnementale a été mise en relation avec les facteurs F1 et F2 de l'AFC des données piscicoles (Tableau II).

Bien que ces tendances soient faibles et nettement influencées par un nombre restreint d'observations, l'ordination des sites sur F1 se réalise suivant un gradient d'altitude, de distance à la mer (continentalité) et en relation inverse avec l'indice de développement de berge. Les associations sandre-grémille sont donc liées à des lacs naturels littoraux et de forme moins arrondie que les lacs continentaux.

Sur l'axe F2, l'ordination se fait selon un gradient de profondeur, de surface du lac et de surface de son bassin versant. L'ablette, le goujon, la truite arc-en-ciel et la perche

soleil sont ainsi associées à des lacs plus profonds et ayant un bassin versant plus important que ceux abritant des populations abondantes de rotengle et de tanche. Les autres paramètres sont peu liés à cet axe.

Tableau II

Coefficients de corrélation de Spearman entre les caractéristiques des 19 lacs naturels et leurs coordonnées factorielles obtenues par AFC du tableau faunistique.

Table II

Spearman correlation coefficients between the 19 lakes characteristics and their scores on the first two axes of the CA carried out on the fauna matrix.

	F1	F2
Ln (Surface BV)	- 0,09	- 0,50*
Ln (Surface lac)	- 0,04	- 0,49*
Ln (Profondeur max.)	0,44	- 0,59**
Ln (Distance mer)	0,55*	0,08
Altitude	0,53*	0,30
SLDF	- 0,47*	- 0,13

* Corrélation significative au seuil de 5 %

** Corrélation significative au seuil de 1 %

DISCUSSION

Les communautés piscicoles

Les espèces les plus fréquentes, communes aux lacs naturels et aux retenues artificielles, montrent une ordination similaire. Ce gradient piscicole va du sandre, auquel succèdent la perche, le brochet et le gardon, association fréquente sur l'ensemble des plans d'eau et en position intermédiaire sur ce gradient, puis le goujon et les truites, espèces rhéophiles d'eau relativement claire et fraîche (KEITH et ALLARDI, 2001). Cette similitude, malgré les différences environnementales entre lacs et retenues, avait déjà été notée en Amérique du Nord (O'BRIEN *et al.*, 1990).

D'autres espèces, plus caractéristiques du type de milieu, sont associées à celles impliquées dans la structure commune. Le sandre est fortement associé à la grémille dans les lacs naturels et au poisson-chat et à la vandoise dans les retenues artificielles. La présence simultanée du sandre et de la grémille, espèce colonisatrice sans exigence écologique particulière (LAPPALAINEN et KJELLMAN, 1998), est bien identifiée au sein des grands plans d'eau de plaine en Finlande (LIND, 1977).

Au groupe perche-brochet-gardon sont souvent associées la tanche et les carpes, espèces fréquemment introduites et déversées sur les retenues artificielles (ARGILLIER *et al.*, 2002a).

Enfin, au couple truite commune-goujon, identifié sur les deux types de plans d'eau, est associé le corégone dans les lacs naturels, le barbeau fluviatile et le toxostome dans les retenues. La présence de ces deux espèces, typiques des retenues en particulier du Verdon, peut être interprétée comme un reliquat des espèces initialement présentes dans le cours d'eau avant la construction des barrages.

Rôle structurant des facteurs environnementaux

Les retenues artificielles

Dans les retenues artificielles, nous avons montré que parmi les descripteurs mésologiques étudiés, la position du plan d'eau dans son bassin versant, l'âge et la profondeur étaient les trois principaux facteurs structurant les assemblages piscicoles.

La position du plan d'eau dans son bassin est un paramètre intégrant un grand nombre de caractéristiques susceptibles de jouer sur les habitats au niveau local. Les plans d'eau situés en tête de bassin sont à des altitudes supérieures, avec des implications au niveau du régime thermique et de l'hydrologie locale. Les populations humaines étant par ailleurs concentrées dans des zones moins accidentées, ces sites subissent vraisemblablement des pressions anthropiques moindres que les plans d'eau de plaine. La relation entre position des lacs et qualité de l'eau a en effet été montrée par exemple dans le Wisconsin (VANNOTE *et al.*, 1980 ; KRATZ *et al.*, 1997 ; GODINHO *et al.*, 1998).

L'effet structurant de l'âge a déjà été signalé par divers auteurs (PETR, 1975 ; KUBECKA, 1993). Le vieillissement des communautés se traduirait par une augmentation de l'abondance d'espèces telles que le sandre, l'ablette et la grémille, par ailleurs caractéristiques des retenues de plaine. La perche et le gardon, les espèces les plus fréquentes, seraient associées à des retenues d'âge et de position intermédiaire. Sur les retenues, les communautés piscicoles répondent de manière opposée à l'indice de gradient longitudinal et à l'âge du plan d'eau. Le phénomène de vieillissement des plans d'eau semble donc se traduire par une évolution des communautés vers des assemblages rencontrés dans des milieux situés de plus en plus en aval.

L'effet de la profondeur peut être envisagé à plusieurs niveaux. Tout d'abord, la profondeur du lac joue directement sur la disponibilité en habitats en déterminant l'importance relative des zones littorales et pélagiques. Ce facteur agit également indirectement par son influence sur les processus hydrodynamiques dont dépendent largement le régime thermique et la teneur de l'eau en oxygène dissous (HONDZO et STEFAN, 1996). Ces considérations, complétées d'aspects trophiques, montrent l'importance de la profondeur du plan d'eau pour en expliquer la productivité piscicole (RYDER *et al.*, 1973).

Le faible effet structurant du marnage, tel que nous l'avons exprimé, est délicat à interpréter. Il est toutefois possible que le marnage maximal ne soit pas le meilleur descripteur des variations du niveau d'eau pour en estimer les effets sur les communautés piscicoles.

Les lacs naturels

Dans les lacs naturels, bien que le jeu de données n'ait pas permis d'analyse directe des peuplements piscicoles en relation avec les facteurs environnementaux, il apparaît que l'on retrouve dans les grandes lignes la réponse observée sur les retenues en terme de structuration amont/aval. L'abondance du sandre et de la grémille dans les grands lacs de plaine peu profonds s'explique vraisemblablement par leur tolérance vis à vis des températures élevées et de la dégradation du milieu comme dans le cas des lacs des Landes (CEMAGREF, 1986). Ces deux espèces s'opposent aux peuplements comprenant

des espèces d'eau froide telles que le corégone, le goujon ou la truite commune. Les exigences plus fortes de ces espèces vis à vis de la qualité de l'eau les relient à des milieux plus continentaux, plus profonds et plus en altitude.

Dans ces lacs naturels, le deuxième niveau de structuration mis en évidence dans les analyses peut résulter des différences d'exigence des espèces vis à vis de l'habitat physique et en particulier du niveau de végétalisation des berges. D'importantes zones d'herbiers sont nécessaires à l'alimentation et à la reproduction du rotengle (CERNY, 1977 ; RAVERA et JAMET, 1991) et de la tanche (GILES *et al.*, 1990 ; WRIGHT et GILES, 1991), alors que les espèces qui y sont opposées ne présentent aucune exigence particulière de ce point de vue. Cette hypothèse devra être validée soit par la prise en compte de nouveaux descripteurs des plans d'eau rendant compte de la qualité des habitats littoraux, soit par une caractérisation des espèces par leur comportement reproducteur. Dans les retenues, ce deuxième niveau de structuration est beaucoup moins évident, ce qui résulte vraisemblablement de la pauvreté des habitats littoraux dans ce type de milieu soumis au marnage.

CONCLUSION

La typologie spécifique mise en évidence sur ces plans d'eau, lacs naturels et retenues artificielles confondus, rejoint dans ses grands traits la zonation réalisée sur les systèmes d'eau courante (VERNEAUX, 1981), qui montrait la succession des zones à brème (cours d'eau lents et chauds), à ombre et barbeaux (régions pré-montagneuses aux grands cours d'eau de plaine) jusqu'aux zones à truite marquant les milieux montagnards et rivières froides. Un tel gradient a d'ailleurs été mis en évidence sur les retenues portugaises (GODINHO *et al.*, 1998) avec néanmoins des espèces différentes.

La différence de composition spécifique entre les retenues artificielles et les lacs naturels se fait davantage sur l'abondance relative de certains taxons typiques de chaque type de milieu que sur l'abondance des espèces les plus fréquemment rencontrées.

Sur chacun de ces milieux, seulement une faible part de la variabilité observée s'explique par les facteurs environnementaux pris en compte dans les analyses et, sur la base des connaissances de l'écologie des espèces rencontrées, un certain nombre d'hypothèses ont été émises pour expliquer les assemblages observés. L'approfondissement de ces travaux passe par la prise en compte d'un plus grand nombre de descripteurs des plans d'eau intégrant en particulier des paramètres trophiques et anthropiques. Les aires de distribution étant par ailleurs variables selon les espèces considérées, il serait intéressant de tenir compte d'une composante régionale caractérisant le « pool » d'espèces potentiellement colonisatrices de chaque plan d'eau.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient chaleureusement tous ceux qui ont contribué à l'enrichissement de la base de données qui constitue l'assise de ce travail et en particulier MM Rivier et Dumont (Cemagref Aix-en-Provence), MM Belaud, Dauba et Lim (ENSAT), MM Changeux et Raymond (CSP), M Perrin (Agence de l'Eau Rhône/Alpes), M Poirel et Mme Merle (EDF). Notre reconnaissance s'adresse également à M Messad pour son assistance sur les aspects statistiques et analyse de données.

Cette étude a été réalisée grâce au soutien financier du Conseil Supérieur de la Pêche et du Conseil Régional du Languedoc-Roussillon.

BIBLIOGRAPHIE

- ARGILLIER C., PRONIER O., CHANGEUX T., 2002a. Fishery management practices in French lakes. *In* : COWX I.G. (ed.), Management and ecology of lake and reservoir fisheries, 312-321, Blackwell Science, Oxford.
- ARGILLIER C., PRONIER O., IRZ P., 2002b. Approche typologique des peuplements piscicoles lacustres français. I. Les communautés des plans d'eau d'altitude supérieure à 1 500 m. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 365/366, 373-387.
- BLANC L., 2000. Données spatio-temporelle en écologie et analyses multitableaux : examen d'une relation. Thèse de Doctorat. Université Claude Bernard Lyon I, Lyon. 245 p.
- CEMAGREF, 1986. Etude des populations ichtyologiques des grands plans d'eau : la retenue de Vouglans (Jura). Rapport d'étude. CEMAGREF, 21 p.
- CERNY K., 1977. The early development of chub - *Leuciscus cephalus* (L., 1758), rudd - *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758) and roach - *Rutilus rutilus* (L., 1758). *Acta Univ. Carol. Biol.*, 12, 1-149.
- EADIE J.M., KEAST A., 1984. Resource heterogeneity and fish species diversity in lakes. *Can. J. Zool.*, 62, 1689-1695.
- FRAILE L., ESCOUFIER Y., RAIBAUT A., 1993. Analyse des correspondances de données planifiées : étude de la chénotaxie de la larve infestante d'un parasite. *Biometrics*, 49, 1142-1153.
- GILES N., STREET M., WRIGHT R.M., 1990. Diet composition and prey preference of tench, *Tinca tinca* (L.), common bream, *Abramis brama* (L.), perch, *Perca fluviatilis* (L.) and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in two contrasting gravel pit lakes: potential trophic overlap with wildfowl. *J. Fish Biol.*, 37, 945-957.
- GODINHO F.N., FERREIRA M.T., PORTUGAL E CASTRO M.I., 1998. Fish assemblage composition in relation to environmental gradients in Portuguese reservoirs. *Aquat. Living Resour.*, 11, 325-334.
- HONDZO M., STEFAN H.G., 1996. Dependence of water quality and fish habitat on lake morphometry and meteorology. *J. Water Resour. Plann. Manage.*, 122, 364-373.
- KEITH P., ALLARDI J., 1997. Bilan des introductions de poissons d'eau douce en France. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344/345, 181-191.
- KEITH P., ALLARDI J. (coord.), 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. *Patrimoines Naturels*, 47, 387 p.
- KRATZ T.K., WEBSTER K.E., BOWSER C.J., MAGNUSON J.J., BENSON B.J., 1997. The influence of landscape position on lakes in northern Wisconsin. *Freshwater Biol.*, 37, 209-217.
- KUBECKA J., 1993. Succession of fish communities in reservoirs of central and eastern Europe. *In* : STRASKRABA M., TUNDISI J.G., DUNCAN A. (Eds.), Comparative reservoir limnology and water quality management, 153-168, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- LAPPALAINEN J., KJELLMAN J., 1998. Ecological and life history characteristics of ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) in relation to other freshwater fish species. *J. Gt. Lakes Res.*, 24, 228-234.
- LEBRETON J.D., CHESSEL D., PRODON R., YOCCOZ N., 1988. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. *Acta Oecol. - Oecol. Gener.*, 9, 53-67.
- LIND E.A., 1977. A review of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*), Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), and ruffe (*Gymnocephalus cernua*) in Finland. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34, 1684-1695.
- OBERDORFF T., PONT D., HUGUENY B., CHESSEL D., 2001. A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshwater Biol.*, 46, 399-415.
- O'BRIEN W.J., THORNTON K.W., KIMMEL B.L., 1990. Perspectives on fish in reservoir limnology. *In* : PAYNE F.E. (ed.), Reservoir limnology: ecological perspectives, 209-225, John Wiley & Sons, Inc., New-York.

- PETR T., 1975. On some factors associated with the initial high fish catches in new African man-made lakes. *Arch. Hydrobiol.*, 75, 32-49.
- PRODON R., LEBRETON J.D., 1994. Analyses multivariées des relations espèces-milieu : structure et interprétation écologique. *Vie Milieu*, 44, 69-91.
- PRONIER O., 2000. Analyse des peuplements ichtyologiques des plans d'eau français et perspectives de gestion piscicole. Thèse de Doctorat. Institut National Polytechnique, Toulouse. 179 p.
- RAVERA O., JAMET J.L., 1991. The diet of the rudd (*Scardinius erythrophthalmus*, L.) in relation to the possible consequences for the removal of this species from a eutrophic lake. *Arch. Hydrobiol.*, 123, 99-109.
- RYDER R.A., KERR S.R., LOFTUS K.H., REGIER H.A., 1973. The morphoedaphic index, a fish yield estimator - review and evaluation. *J. Fish. Res. Board Can.*, 31, 663-688.
- TER BRAAK C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67, 1167-1179.
- TONN W.M., MAGNUSON J.J., 1982. Patterns in the species composition and richness of fish assemblages in northern Wisconsin lakes. *Ecology*, 63, 1149-1166.
- VANNOTE R.L., MINSHALL G.W., CUMMINS K.W., SEDELL J.R., CUSHING C.E., 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 130-137.
- VERNEAUX J., 1981. Les poissons et la qualité des cours d'eau. *Ann. Sci. Univ. Fr.-Comté, Besançon, Biol.-Ecol.*, 2, 33-41.
- WRIGHT R.M., GILES N., 1991. The population biology of tench, *Tinca tinca* (L.), in two gravel pit lakes. *J. Fish Biol.*, 38, 17-28.