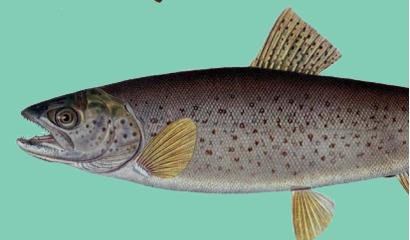
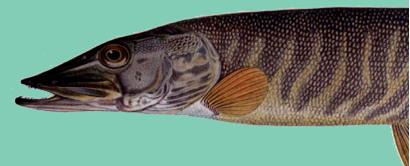
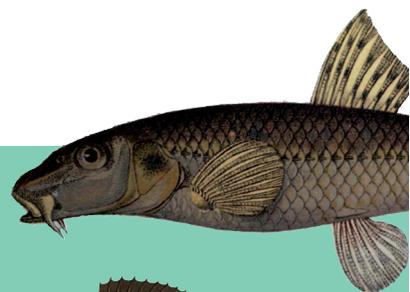


Poissons des lacs naturels français

Écologie des espèces et évolution des peuplements

O. Schlumberger, P. Élie



éditions
Quæ

Poissons des lacs naturels français

Écologie et évolution
des peuplements

Olivier Schlumberger, Pierre Élie

Éditions Quæ

c/o Inra, RD 10, 78026 Versailles Cedex

© Éditions Quæ, 2008

ISBN : 978-2-7592-0276-8

Le code de la propriété intellectuelle du 1^{er} juillet 1992 interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique. Toute reproduction, partielle ou totale, du présent ouvrage est interdite sans autorisation de l'éditeur ou du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20, rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

Avant-propos

L'ouvrage d'Olivier Schlumberger et Pierre Élie arrive à point nommé. Nous sommes en effet de plus en plus nombreux à faire part de nos inquiétudes concernant l'évolution des milieux naturels en fonction des changements globaux dont nous sommes responsables et qui s'expriment tant au niveau planétaire que régional ou local.

Depuis son origine, il y a 3,8 milliards d'années, la vie sur notre planète a été marquée par cinq grandes extinctions massives d'espèces, provoquées par des cataclysmes naturels (activité volcanique intense, collision avec des météorites volumineux...). Alarmés par la vitesse à laquelle s'opère actuellement l'érosion de la biodiversité, de plus en plus de scientifiques adhèrent à l'idée émise par J.J. Sepkoski (1986) et largement popularisée par E.O. Wilson (2000) qu'une nouvelle extinction massive, la sixième, se prépare. En revanche, fait nouveau, elle ne sera pas causée par une catastrophe naturelle comme les précédentes, mais due à l'action d'une espèce particulière, répandue sur tous les continents : *Homo sapiens*, espèce dont la population devrait atteindre les neuf milliards d'individus en 2050. Clairement en effet, le déclin actuel de la biodiversité mondiale résulte de l'expansion démographique (un milliard en 1800, trois milliards en 1960, six milliards en 2000) de notre espèce aux fortes exigences énergétiques et spatiales. Est-il besoin de rappeler, comme le faisait Bourlière dès 1963 que « *notre survie dépend toujours au siècle de l'atome comme à celui de la pierre taillée, de l'absorption quotidienne d'aliments produits par des espèces végétales et des espèces animales* ». De fait, nous dépendons pour notre développement et celui des générations futures de l'ensemble des écosystèmes de la planète, qu'ils soient marins ou continentaux et, pour ces derniers, terrestres ou aquatiques, écosystèmes qui constituent la trame fonctionnelle de la diversité du vivant (Teyssèdre, A., 2004. Vers une sixième grande crise d'extinction ? pp. 25-36. In : Barbault, R. et Chevassus-au-Louis, B. (eds.) *Biodiversité et changements climatiques* Adpf).

C'est ce qu'a parfaitement compris Kofi Annan, secrétaire général de l'Organisation des Nations unies, en réclamant en l'an 2000 une évaluation des conséquences de l'évolution des écosystèmes sur le bien-être de l'homme. Le rapport final, publié en 2005 (plus de 1 000 pages, 1 360 experts scientifiques mobilisés issus de 95 pays), est accablant : en 50 ans, l'homme a généré des modifications au niveau des écosystèmes de manière plus rapide et plus intensive que sur aucune autre période comparable de l'histoire de l'humanité... Environ 60 % des services écologiques « gratuits » sont en cours de dégradation, ce qui explique tout ou partie des difficultés d'accès à l'eau, l'effondrement des ressources halieutiques, la dégradation de la qualité des sols, de l'air, de l'eau, etc. Une grande partie de ces pertes de services rendus expliquent l'accentuation de la pauvreté et l'augmentation du fossé séparant les pays riches du reste du monde.

On comprend mieux, dans ces conditions, pourquoi il est urgent de parfaire l'inventaire des espèces végétales et animales qui peuplent notre globe, d'évaluer en permanence le statut de leurs populations, les taux d'extinction des espèces milieu par milieu, d'analyser les conséquences de leur disparition ou de leur raréfaction sur la structure

et le fonctionnement des écosystèmes, d'identifier les changements globaux dus à nos activités qui perturbent la dynamique des écosystèmes et modifient les transferts et les échanges entre les écosystèmes...

C'est dans ce contexte qu'Olivier Schlumberger et Pierre Élie nous proposent – en ciblant sur des écosystèmes, **les lacs naturels**, qui, comme nous le verrons plus loin, devraient être chers au cœur des écologues – de nous faire évaluer au moyen du modèle « poissons », l'importance des changements qui ont affecté et affecteront ces importantes étendues d'eau douce continentales, souvent profondes, que sont les systèmes lacustres. Il est devenu nécessaire pour demain d'apprécier la situation au regard de l'histoire passée de nos milieux naturels, de porter un diagnostic pour s'adapter aux circonstances nouvelles que nous créons pour tenter d'y remédier en préparant une gestion qui garantisse la conservation des espèces et les modalités de fonctionnement de ces écosystèmes qui composent la biosphère. Nous avons le plus grand besoin de ce type de synthèse et je suis particulièrement heureux de voir deux spécialistes des poissons réunir dans un même ouvrage des données indispensables sur l'écologie des espèces, si on veut comprendre comment se structurent et s'organisent des communautés, en préalable aux connaissances actuelles sur l'évolution des populations et des peuplements des lacs naturels français. Je suis d'autant plus heureux que j'ai fait partie depuis longtemps de ceux qui ont déploré le trop faible développement de la science halieutique dans nos organismes de recherche et dans nos universités.

Un peu d'histoire en forme d'hommage

J'ai, en son temps, applaudi à la création du GRECO « Lacs » qui, dirigé par R. Pourriot entre 1985 et 1989 puis par J. Devaux, a réuni plusieurs équipes de recherche travaillant sur des plans d'eau aussi divers que le lac de Créteil, le lac volcanique de cratère de Pavin, la retenue d'eau de Chambon sur la Romanche ou un grand lac comme le Léman, dépendant d'un grand fleuve, le Rhône. Hélas notre pays a du mal, malgré un environnement changeant qui influe sans cesse sur la dynamique, sur l'évolution de nos écosystèmes, à investir dans une recherche à long terme. Ce GIP, comme beaucoup de beaux et bons projets fédérateurs et novateurs, a vécu ce que vivent les roses... l'espace d'un instant. Je suis sûr qu'un jour ou l'autre, en fonction des modifications sans précédent des bassins versants, de l'eutrophisation de nos milieux aquatiques, de l'arrivée d'espèces envahissantes, des changements climatiques, il y aura quelqu'un pour regretter que l'on n'ait pu suivre, dans l'espace et dans le temps, les modifications fonctionnelles induites au niveau de nos lacs par tout ou partie de ces phénomènes. On s'apercevra de plus que les gestionnaires ont l'obligation de traiter chaque lac comme une entité individuelle, compte tenu de la diversité de situation admise par ce GIP pour poursuivre la recherche des règles générales qui fondent l'originalité du fonctionnement des écosystèmes lacustres, tout en mettant l'accent sur les différences (origine, état des bassins versants, stade d'évolution,...). Allons, soyons heureux : il reste en France au moins une station, la station de l'Inra de Thonon située sur les bords du Léman (centre alpin de recherches sur les réseaux trophiques des écosystèmes limniques : CARRTEL) qui a réussi à maintenir au fil des années ses recherches sur l'écologie des lacs subalpins et qui s'investit encore pleinement sur l'étude du fonctionnement et de l'évolution de ce lac franco-suisse qui a vu naître la limnologie.

Une grande chance pour la science, car les écologues modernes ont un peu trop tendance à ignorer le rôle essentiel joué par les spécialistes des milieux lacustres dans la création et le développement de l'écologie théorique et surtout du concept d'écosystème qui fonde la science écologique. Certes, lorsqu'on s'intéresse à cette science, on a

tout de suite tendance à faire référence à son inventeur, Ernest Haeckel (1866) qui estime que « *par écologie, nous entendons la totalité de la science des relations de l'organisme avec son environnement, comprenant au sens large toutes les conditions d'existence* ». Une définition en forme de défi lancé par ce jeune biologiste allemand de 32 ans qui a osé mettre en avant ce terme fédérateur d'écologie. C'était le prélude à une recherche holistique sur les systèmes complexes, dans le contexte d'une époque marquée par Auguste Comte qui, trente ans plus tôt, proposait une classification de la science organisant une ségrégation des disciplines qui allait conduire au réductionnisme.

Mais on ne peut négliger dans l'histoire de l'écologie le rôle joué par Karl Möbius, spécialiste du milieu marin, initiateur de l'écologie benthique, inventeur du concept de communauté vivante, qui en créant le terme de biocénose (1877), mettra l'accent sur un niveau d'intégration du vivant qui a son propre mode de régulation (Deléage, 1992) : « *toute modification d'un des facteurs déterminant d'une biocénose a pour conséquence des modifications d'autres facteurs de celle-ci. Si l'une quelconque des conditions extérieures de vie s'écarte pendant longtemps de sa moyenne précédente, c'est toute la biocénose qui se transforme...* ». Quelle magnifique intuition ! Une intuition qui rappelle que pendant le même temps, un spécialiste des lacs, Alphonse Forel, inventeur du mot limnologie, développait depuis 1871 un projet de recherche totalement novateur sur les lacs. Dans ce projet, il portait autant d'attention aux facteurs physiques et chimiques de l'environnement de ces vastes étendues d'eau douce qu'à l'analyse très précise des espèces qui les peuplent et de leurs relations réciproques. Les résultats de plus de 20 ans de recherche seront publiés à partir de 1892. La science des lacs était née et, avec elle, la notion d'ensemble fonctionnel qui, entre temps, sera amplifiée par la publication en 1887 de l'Américain A. Forbes *The lake as a microcosm*, soulignant fortement l'importance des interrelations entre organismes et entre organismes et milieu, dans des systèmes complexes comme les lacs de l'Illinois auxquels il s'est intéressé. Il confortait largement les travaux de Möbius en transposant la définition de la biocénose, conçue sur des exemples marins, aux systèmes lacustres, ouvrant ainsi la voie en montrant la généralité de certaines idées sur le fonctionnement des systèmes vivants à ce qui allait devenir l'objet même de la science écologique, le concept d'écosystème.

C'est lui qui écrira : « *Un lac forme un petit monde à lui tout seul, un microcosme dans lequel toutes les forces élémentaires de la vie sont à l'œuvre* ». Il précisera « *Nowhere can one see more clearly illustrated what may be called the sensibility of such an organic complex, expressed by the fact that whatever affects any species belonging to it, must have the influence of some sort upon the whole assemblage. He will thus be made to see the impossibility of studying completely any form out of relation to the other forms; the necessity for taking a comprehensive survey of the whole as a condition to a satisfactory understanding of any part* ». Certes, toute cette nouvelle conception d'un monde vivant formé d'espèces, de populations d'organismes en interaction, vivant en des lieux déterminés par leur environnement, telle qu'elle s'exprime à la fin du 19^e siècle, jointe à de nombreux travaux – comme, ceux de Clements, par exemple, sur les successions et de Vernadski (1929), promoteur du concept de biosphère inventé par Suess (1918) et père de l'écologie globale (Deléage, 1992) – aidera à la formalisation par Tansley (1935) du concept d'écosystème. Nous insistons sur ce point car dans l'esprit de ce scientifique, il s'agit bien d'une représentation mentale générale et abstraite d'un objet assemblant dans un seul système les organismes vivants et leur environnement physique. Comme le rappelle C. Lévêque (2001), « *l'approche systémique vise à rechercher des invariants, c'est-à-dire des principes généraux structurants et fonctionnels qui sont communs à des*

systèmes divers. Grâce à ces principes, il devient possible d'organiser les connaissances en modèles afin de faciliter la communication et de les utiliser comme support pour la réflexion et l'action (cf. Drouin J.M., 1992, Réinventer la nature. L'écologie et son histoire. Desclée de Brouwer, Paris, 208 p.). »

Pour ces raisons, on peut considérer que l'article de Lindeman publié à titre posthume en 1942 marque une étape majeure dans l'histoire de l'écologie. Lindeman affirme d'emblée l'originalité de sa démarche. Une grande partie de la démonstration repose sur les études de Juday (1940) sur le lac Mendota (Wisconsin) et sur ses travaux personnels conduits sur le *Cedar Bog lake* dans le Minnesota. Il se refuse d'emblée à étudier séparément les diverses communautés vivantes d'un lac et le milieu abiotique. La seule unité qui convienne est, selon lui, celle de l'écosystème. S'inspirant d'Hutchinson (1941), il entreprend de traiter la dynamique des êtres vivants en termes de transfert d'énergie. Il définit les **plantes autotrophes** comme des **producteurs** seuls en mesure de synthétiser la matière organique à partir des minéraux en utilisant l'énergie du rayonnement solaire, puis les **organismes hétérotrophes**, appartenant principalement au règne animal, comme **consommateurs** capables de s'approprier une partie de l'énergie potentielle accumulée par les producteurs. Enfin, comme ces deux types d'organismes libèrent de la matière organique non transformée (fèces) ainsi que des « débris » et sont condamnés à mourir, cette matière organique est utilisée par des saprophages, les **décomposeurs**, qui la ramènent à l'état minéral, bouclant de cette façon le cycle trophique. Chaque niveau trophique de l'écosystème est traité comme un système thermodynamique échangeant de l'énergie avec son environnement biotique et abiotique. L'écosystème apparaît maintenant, grâce à lui, comme l'unité d'excellence des échanges d'énergie dans la nature (C. Lévêque, 2001). Mais parallèlement, il met en place une notion fondamentale, celle du cycle trophique qui relie les producteurs primaires aux consommateurs et aux décomposeurs, assurant ainsi la circulation de la matière et de l'énergie dans les écosystèmes (cf. Odum, E. et Odum, H., 1953. *Fundamentals of ecology*. Saunders, Philadelphie).

Et aujourd'hui

Si j'ai insisté sur les travaux de Lindeman, c'est qu'ils sont toujours d'actualité. En effet, dans une thèse récente consacrée aux lacs alpins, Élodie Perga (2004) introduit son travail en faisant remarquer que « *qui mange qui et comment dans un écosystème est un os que les écologues ne se lassent pas de ronger* ». Elle insiste sur le fait que cette question d'apparence simple a trait, en fait, à la problématique complexe de la structure et du fonctionnement des réseaux trophiques dans les écosystèmes. Depuis Lindeman, cette approche trophodynamique a donné lieu à de nombreux développements dont elle en rappelle certains :

- le nombre de niveaux trophiques est considéré pour le rôle qu'ils jouent dans les fonctions clés de l'écosystème, tel le recyclage des nutriments, la productivité ou la bioaccumulation de contaminants ;
- la « connectance » entre les différents niveaux trophiques et son influence sur la réponse du système à l'enrichissement en nutriments ainsi que sur sa stabilité face aux perturbations.

Mais ce qui est le plus important et qui justifie pleinement l'ouvrage que vous allez lire, c'est que pour elle, « *les communautés piscicoles sont situées au sommet des chaînes trophiques. Cette position dans le réseau trophique lacustre leur confère, de ce fait, un rôle potentiel d'intégrateurs des processus sous-jacents, à l'échelle de l'écosystème* ».

C'est en partie l'esprit qui anime Olivier Schlumberger et Pierre Élie avec l'ambition d'utiliser non plus une espèce – comme Forbes (1887) pour qui le *Black Bass* a servi de fil conducteur pour montrer le lac comme un système organisé et structuré sur la base des interactions naturelles entre organismes, ou comme Perga (2004) qui focalise sa recherche sur le corégone considéré comme indicateur de fonctionnement trophique dans des lacs eutrophisés ou restaurés – mais des assemblages d'espèces types au sein des peuplements piscicoles pour rendre compte de l'évolution des lacs naturels. Cette démarche est sous-jacente dans l'ouvrage d'Olivier Schlumberger et de Pierre Élie. Elle s'accompagne de l'ambition de nous faire découvrir ce qu'est réellement un lac naturel, comment il « fonctionne » en conditions « normales » ou modifiées et comment il évolue, quel est son devenir, qu'il soit soumis ou non aux activités humaines. La prise en compte de ces dernières a contraint à ne plus considérer le lac comme un écosystème isolé. Là encore, il faut rendre hommage aux spécialistes des lacs. Ils ont été les premiers à montrer avant même la définition du lac comme écosystème, l'importance du couplage système terrestre-système aquatique. En effet, dès 1921, Naumann démontre que les bassins versants étaient source de nutriments pour les lacs. À l'aube de ce 3^e millénaire, force est de constater que la transformation des paysages et les modifications profondes de l'usage des sols – notamment depuis la révolution agricole qui a suivi la dernière guerre mondiale et a été axée sur l'intensification des productions, avec comme corollaire l'usage d'engrais minéraux, de pesticides... – sont à l'origine de l'eutrophisation généralisée de nombreux lacs européens. C'est ainsi que le lac de Grand Lieu, désormais eutrophe, a perdu les dernières plantes caractéristiques de son oligotrophie primitive dans les années 1970.

Il est évident que, compte-tenu des exigences des différentes espèces de poissons, bien mises en valeur dans cet ouvrage, un tel phénomène n'est pas sans conséquence sur les communautés de poissons caractéristiques des lacs. Il est vrai également que dans le contexte de la mondialisation et des échanges entre continents, l'arrivée de nouvelles espèces dont certaines deviennent envahissantes, peut provoquer des changements dans la communauté. L'espèce *Pseudorasbora parva*, originaire d'Asie, arrivée récemment dans le lac de Grand Lieu, a déjà supplanté l'espèce dominante, l'able de Heckel (*Leucaspis delineatus*). Ceci est également vrai dans les écosystèmes dominés par des espèces allochtones. Ainsi en Brière, où une espèce végétale originaire d'Amérique du Sud prend la place de la végétation autochtone, la perche soleil (*Lepomis gibbosus*) et le poisson-chat (*Ameiurus melas*) originaires d'Amérique du Nord, représentent maintenant près de 90 % de la biomasse piscicole dans un système où l'invertébré dominant est l'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*), introduite elle-aussi, dont l'un des prédateurs est l'ibis sacré (*Threskiornis aethiopicus*) échappé d'un parc zoologique ! (cf. : Pascal, M., Lorvelec, O. et Vigne, J.D., 2006. *Invasions biologiques et extinctions*. Belin, Éditions Quæ)

Tout un nouveau champ de recherche est en train de se développer sur le fonctionnement de ce que Hobbs *et al.* (2004) appellent les *novel ecosystems* ou *emerging ecosystems*. Qu'en sera-t-il en effet des changements climatiques venant se superposer aux modifications décrites ci-dessus ? C'est l'une des questions clés qui se posent pour le siècle en cours et qui justifient pleinement le souhait d'Olivier Schlumberger et de Pierre Élie de voir se développer dans l'avenir des études exhaustives sur les lacs naturels et leurs peuplements et d'effectuer des suivis réguliers sur ces systèmes.

C'est également le vœu que je formule en soulignant que la relance de telles recherches sera amplement favorisée par ce type de synthèse. En outre, j'espère qu'elle

suscitera des vocations chez les chercheurs mais également un intérêt pour ceux qui nous gouvernent et qui, pendant trop longtemps, ont fait fi d'un patrimoine naturel dont la conservation apparaît de plus en plus comme un garant d'une politique de développement durable.

Jean-Claude Lefeuvre,
Professeur émérite au Muséum national d'Histoire naturelle,
Président de l'Institut français de la biodiversité

Objectifs de l'ouvrage

Nos interventions sur le terrain nous ont convaincus de la nécessité de mettre au point une synthèse utile aux ichtyologues, biologistes et gestionnaires des milieux aquatiques pour évaluer l'état de la population ou du peuplement piscicole dans un lac naturel. Elle regroupe des informations issues de nombreuses publications (documents, articles scientifiques) ainsi que des résultats originaux extraits d'études et de suivis de terrain effectués par des chercheurs du Cemagref. La bibliographie, non exhaustive, concerne en priorité des résultats obtenus sur des plans d'eau, en France, et à titre de comparaison, en Europe, voire au-delà. Une réflexion sur l'évolution future des peuplements piscicoles en milieu lacustre complète ces informations pour :

- faire le point sur les exigences biologiques et écologiques des espèces de poissons dont le cycle de vie se déroule en milieu lacustre ;
- identifier les facteurs du milieu qui influent sur la dynamique des populations et conditionnent la présence d'une espèce représentée par une population viable ;
- mieux comprendre comment se constituent, évoluent et fonctionnent les peuplements piscicoles en fonction des caractéristiques et des contraintes imposées par leur biotope lacustre.

En outre, les conséquences que risque d'avoir le changement climatique sur les écosystèmes lacustres en général, et sur les peuplements piscicoles en particulier, sont abordées.

Organisation de l'ouvrage

Une présentation générale des milieux lacustres fait l'objet du chapitre 1 qui évoque également l'évolution de la qualité de l'eau, de la morphologie de la cuvette lacustre, de la diversité des habitats disponibles. En effet, ces éléments constituent les principales contraintes environnementales auxquelles doivent faire face les espèces de poissons, et vont influencer sur la composition du peuplement piscicole.

Des fiches sont consacrées à une trentaine d'espèces présentes dans nos lacs naturels (chapitre 2). Plus ou moins développées suivant l'abondance des informations disponibles, elles concernent essentiellement :

- les exigences écologiques et biologiques ainsi que les limites des capacités d'adaptation des espèces vis-à-vis des différents paramètres de l'environnement. Cela permet de préciser leur habitat lacustre et les conditions de leur présence en lacs ;
- des critères biologiques à l'échelle d'une population, comme par exemple les abondances relatives des différentes classes d'âge, des données sur la fécondité, des relations poids-taille et taille-âge, en prenant en compte leur variabilité naturelle ;
- les relations interspécifiques au sein d'un peuplement comme la compétition pour des ressources alimentaires, la prédation, etc. En effet, à elles seules, ces relations peuvent conditionner l'abondance, le maintien ou la disparition d'une espèce.

Les exigences de chaque espèce étant précisées, il est possible de mieux identifier les modalités suivant lesquelles les populations s'organisent pour former les peuplements

piscicoles. C'est l'objet du chapitre 3. Il devient alors plus facile de répondre aux questions suivantes :

- Pourquoi certaines espèces sont abondantes simultanément dans un même milieu ?
- Quelles espèces sont plus sensibles que d'autres à des modifications de l'environnement ?

Enfin le chapitre 4 fait le point sur les risques que fait courir le changement climatique sur l'évolution des milieux lacustres et des peuplements piscicoles.

À l'intention de nos confrères anglophones, un *summary* présente de manière détaillée le contenu de l'ouvrage. Il est complété par des légendes bilingues des figures et tableaux ainsi qu'un lexique des termes et notions de biologie et d'écologie.

Olivier Schlumberger, Pierre Élie

Juin 2006

Remerciements

Les informations que nous avons rassemblées ont été complétées sur certains aspects précis et importants grâce à H. Persat (université Lyon I), M. Lorenzoni (université de Perugia, Italie), J.-C. Philippard (université de Liège, Belgique), Ph. Boët, Ch. Roqueplo et C. Rigaud (Cemagref), P. Fontaine et A. Schlumberger (Laboratoire de Sciences Appliquées, Nancy), Y. Jouan (Filière lorraine d'Aquaculture continentale), P. Bosc (ARDA, Île de la Réunion) et J. Moze. Les données sur les lacs (hydromorphologie et carte) ont été mises en forme par J.-F. Holey (Cemagref). Nous remercions E. Vigneux (Conseil supérieur de la Pêche), A. Dutartre et Ch. Roqueplo (Cemagref) d'avoir mis à notre disposition certaines de leurs photographies ainsi que la photothèque du CSP*. Ph. Camoin (Cemagref) a réalisé de nombreuses figures qui illustrent le propos. Nos remerciements vont également à nos collègues J.-P. Proteau, G. Carrel, Ph. Boët, Ch. Roqueplo qui ont vérifié les informations contenues dans les différentes fiches consacrées aux espèces, et à Ph. Keith (MNHN Paris) et E. Vigneux (CSP) qui ont bien voulu prendre le temps de relire l'ensemble du document et nous ont fait part de leurs remarques. Des discussions avec E. Baras et F. Duponchelle (IRD) ainsi qu'avec Y. Mailhot (ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Québec) ont permis de formaliser des idées originales.

* Les missions du CSP sont reprises par l'Onema (Office national de l'eau et des milieux aquatiques) depuis avril 2007.

Summary

The introductory chapter (Chapter 1) provides an overview of the general condition and evolution of natural lakes in France. Almost all abiotic (temperature, dissolved oxygen) and biotic traits in lakes are intimately conditioned by their depth. Steep rocky shores with narrow littoral areas are frequent around deep lakes (mean depth > 15 m), whereas shallower water bodies (mean depth < 15 m) are generally surrounded by larger littoral areas, and frequently densely colonised by aquatic macro-vegetation. Throughout ages, the lake's depth diminishes, due to a progressive accumulation of organic and mineral sediment with simultaneously an increased load of dissolved nutrients. This evolution (= eutrophication) is accompanied by progressive shifts in the physico-chemistry of the water and in the nature and diversity of physical habitats (substratum and vegetal cover), especially in the littoral zones. These changes contribute to shape the fish communities that inhabit these lakes.

The 27 fish species (either native or introduced) that occur nowadays in French lakes where they complete their life cycles are described in Chapter 2. Synthetic information on the ecological requirements and population dynamics of each species are provided, using data from the scientific literature and from field surveys conducted by Cemagref. The Salmonids (e.g. Arctic Charr *Salvelinus alpinus* and Brown Trout *Salmo trutta*), Coregonid (e.g. Whitefish *Coregonus lavaretus*) and the Gadiform Burbot *Lota lota* are cold water stenotherms during their whole life cycle. Other species, such as the Pikeperch (*Sander lucioperca*) and the Eurasian Perch (*Perca fluviatilis*), are eurytherms but breeders need a period of low (< 10 °C) temperature during wintertime in order to reproduce upon next spring. Cyprinids, which comprise the vast majority of French lacustrine species, are generally much more tolerant to water temperature, even though some species are more thermophilous than others and require warmer temperature to spawn (e.g. the Tench *Tinca tinca*, the White Bream *Abramis björkna*). Thermal constraints also apply to introduced species, as for example the Largemouth Bass (*Micropterus salmoides*). This thermophilous species rarely encounter in French lakes thermal regimes that are sufficiently warm; as a consequence, too few of their juveniles can reach a critical size to survive throughout the first winter and contribute to the expansion of the population.

The eutrophication level (i. e. productivity) of a lake also induces shifts among the fish community, but through different mechanisms. Variations in oxygen level during the eutrophication process lead to the progressive vanishing of oxyphilic species. Siltation and the development of aquatic vegetation complicate the reproduction of lithophilous species, while they facilitate that of phytophilous species. In spite of belonging to rather specialised trophic guilds, gut content analyses from most fish species frequently indicate opportunistic feeding behaviours. In some cases, strong within-species variations in the diet have been identified and associated to distinct subpopulations, as for example the Eurasian Perch in Lake Léman. In other cases, a highly sedentary behaviour, as by the Stone Loach (*Nemacheilus barbatulus*), can lead to a similar result. Such facts have implications in a perspective of biodiversity management.

Historical information about some original lacustrine fish communities and the results of statistical analyses applied to data of fish sampling operations set to evidence the

organisation of the fish communities and their evolution in parallel with the eutrophication level of the lakes (Chapter 3). The water quality, the hydro-morphology of the lake, the available habitats in the littoral zone, the food resources and the inter-specific relations are the fundamental constraints the fish have to cope with. Owing to their respective specific ecological requirements and under the pressure of the environmental constraints acting as “ecological filters” (Figure 6), a local fish community is not composed at random but “oriented” to fit and stand the local ecological constraints and resources.

Being less tolerant to some environmental factors, some species have a stronger bio-indicating potential. Three to four fish assemblages are identified and can be considered as typical of the general ecological conditions prevailing in the lakes they are living in. With the exception of rare naturally acidic (dystrophic) lakes, the lake morphology (mean depth) is the major ecological factor discriminating two different patterns in the ecological succession of these assemblages in parallel with the rise in the eutrophication level (Figure 9). In deep lakes with a large volume of cool water under the thermocline, there is a shift from the initial assemblage formed by Salmonids with the Whitefish, the Burbot and smaller Cyprinids (Minnow *Phoxinus phoxinus*, Gudgeon *Gobio gobio*) to an assemblage comprising the Northern Pike *Esox lucius*, the Perch, the Tench and the White Bream. In shallower lakes, where aquatic vegetation is relatively more abundant, the initial stage is the assemblage around the Northern Pike, and it is followed by tolerant species such as the Pikeperch, the Ruffe *Gymnocephalus cernuus* and larger Cyprinids (Carp, Common Bream). This latter assemblage is also the last stage in the ecological succession for the deep lakes. A review of the literature shows that such assemblages and their succession are corresponding to a general pattern of evolution for the lacustrine ichthyofauna. It is common to the natural lakes of the Western continental Europe, from Sweden and Finland to the Alps and the Pyrenees that are biogeographical barriers. Along this ichthyological succession there are changes in the ecological characters of the species, shifting:

- from species belonging to the psamo-lithophil to the phytophil and the phyto-lithophil reproductive guilds,
- from species whose eggs develop and hatch in the interstices of the substrate (gravel for Salmonids, Minnow) to species with eggs sticking to the vegetation and developing above and without contact with the bottom (Northern Pike, Perch, Common Carp,...) and/or protected by the adults (Pikeperch, Sheatfish *Silurus glanis*, Largemouth bass),
- from microphagous (insectivores) to macrophagous carnivores (piscivores), the Perch being positioned in-between,
- in their reproductive strategy (from type r to type K) and the fecundity of the females (it increases 10 fold from Salmonids to the Pike and then to the Pikeperch).

The identification of these fish assemblages raises some questions in fundamental ecology as for example whether these assemblages represent the minimal level of organisation for the exploitation of a given environment. These assemblages also provide a global indication about the quality of the lake they are living in. More detailed information can be obtained by assessing the relative abundance and the structure of the various populations (age frequency distribution,...). The fish communities can now be used of to evaluate the condition of their environment; originally developed in the USA this approach is now being implemented in France for both the rivers and the lakes for the European Water Frame Directive.

In parallel with the succession of species induced by an increasing eutrophication level of the lake, there is a rise in the productivity (abundance) of the fish (Figure 10). Thus, there are two simultaneous evolutions: a taxonomic one and a quantitative one. Under the most eutrophicated conditions, the large Cyprinids are dominant with a low abundance of predators. When this situation occurs in shallow lakes, it can lead to the phenomenon of ichthyo-eutrophication, where the large bottom dwellers, such as the Common Carp and the Bream, become “engineer species” responsible for the further degradation of their environment. Such an evolution seems to be particular to Europe as North American lakes lack such large Cyprinids, whose counterparts are predatory species such as the Centrarchids.

The ecological traits related to the reproductive strategies, feeding habits and habitat preferences of French lacustrine fish species were submitted to statistical analyses. Hierarchical classifications demonstrate that some species have a high level of similarity that might result in some inter-specific competition for spawning substrates or for food items (Figure 11 and Figure 12). However such risks appear most limited when equating other criteria, such as the fish behaviour or the fine structure of the spawning places. Similarly, species belonging to the same trophic guild are differing by their morphological characters linked to prey detection and ingestion, as it is the case, for example, among predators such as the Northern Pike, the Pikeperch, the Burbot and the Sheatfish.

It appears that under natural situation:

- the predominant spawning substrate (mineral or vegetal) in a lake is “selecting” which species can be more abundant through their reproductive ecology,
- a spatial and temporal resource partitioning (for food and habitats) seems to be the usual rule of functioning among the French lacustrine ichthyofauna.

The future of the lacustrine fish communities is discussed in Chapter 4. Owing to the climatic change the progressive warming-up of the lakes may probably have direct and indirect consequences on their ecosystems. Presently, acting as “thermal refuges” for Salmonids and Coregonids in the South of their distribution area, the deep lakes may become progressively unsuitable for such stenotherm and oxyphilic species (Figure 14). The Arctic Charr and the Whitefish already have difficulties to maintain their natural populations in the French peri-alpine lakes and may face extinction. Tolerant thermophilous species (the Carp, the Common Bream, the Roach) may take advantage of the general situation with the extension of exotic species. It could also be the case of introduced Cyprinids such as the “Chinese” Carps (*Ctenopharyngodon idella*, *Hypophthalmichthys molitrix*, *Aristichthys nobilis*) or other species of smaller size (currently represented in France by localized populations) such as the Top-mouth Gudgeon (or Stone moroko, *Pseudorasbora parva*) from Asia, the Albanian Roach (*Pachychilon pictum*) of Balkanic origins and the Fathead minnow (*Pimephales promelas*) from North America.

The global warming is also expected to induce changes in the phenology of various biological groups, with earlier plankton blooms, shorter winters and higher overwinter survival rates. Conversely, fish spawning could be out of phase with high plankton biomass which could result in slower growth and increased risks of predation and cannibalism. The water temperature will become the “driving” factor in the aquatic environment where changes are likely to impact more or less heavily on lake fisheries. Anyhow, it is sure that lake communities will face a period of re-organisation in the course of global warming, until a new dynamic equilibrium is attained.

These perspectives urge the need for an in-depth understanding of the ecological requirements of the lacustrine fish species and the functioning of the communities they are forming. Such knowledge is a challenge which is necessary for the assessment of the actual or potential impacts of the environmental constraints on the ichthyofauna. For the scientists and the managers these research topics are prerequisites for any operation of restoration, biological conservation, and provisional management.

Sommaire

Avant-propos	3
Au lecteur	9
Summary	11
Sommaire	15
Introduction	17

Chapitre 1 – Qualité et évolution du milieu des lacs naturels 19

Origine des lacs	19
Les lacs naturels en France	20
La vie des écosystèmes lacustres	20
Le peuplement piscicole face à un biotope en évolution	27
Problème des introductions d'espèces	27
Importance économique de la pêche professionnelle en lacs	30

Chapitre 2 – Écologie des espèces de poissons des lacs naturels 33

Les espèces étudiées et leur statut de protection	33
Caractéristiques retenues pour l'écologie des différentes espèces	37
<i>Salmonidés</i>	37
<i>Corégonidés</i>	45
<i>Cottidés</i>	50
<i>Esocidés</i>	54
<i>Percidés</i>	60
<i>Centrarchidés</i>	74
<i>Lotidés</i>	82
<i>Cobitidés et Balitoridés</i>	86
<i>Cyprinidés</i>	89
<i>Siluridés</i>	109
<i>Ictaluridés</i>	113

Chapitre 3 – Formation et évolution des peuplements piscicoles dans les lacs naturels	117
Modes d'intervention des facteurs environnementaux et conséquences sur les espèces	117
Conséquences des effets des facteurs environnementaux à l'échelle des peuplements	124
Structuration et organisation des peuplements piscicoles lacustres	135
Chapitre 4 – Quel avenir pour l'ichtyofaune lacustre ?	143
Effets du changement climatique sur l'écosystème lacustre	144
Effets du changement climatique et conséquences pour les populations et les peuplements de poissons	146
Conséquences de remplacements ou de disparitions d'espèces au sein de l'ichtyofaune	151
Implantation d'espèces « nouvelles » dans l'ichtyofaune lacustre	152
Les poissons lacustres : bilan et conclusion	153
Annexe 1 – Biologie et écologie des espèces	157
Annexe 2 – Développement des populations de black-bass à grande bouche (<i>M. salmoides</i>) en Europe	175
Annexe 3 – Lacs et étangs naturels de France	179
Bibliographie	183

Introduction

Un lac sans poissons est difficilement imaginable actuellement. Cependant, des lacs d'altitude qui en étaient dépourvus ont fait l'objet de déversements, quelquefois au détriment d'espèces rares d'insectes aquatiques ou d'amphibiens (Delacoste *et al.*, 1997 ; Duguet et Melki, 2003 ; Bosch *et al.*, 2006).

Pourquoi une espèce particulière est-elle plus fréquente dans tel lac ? Pourquoi telles autres espèces ne se trouvent plus que rarement ? Les réponses à ces questions ne sont pas simples.

Situés à différents niveaux de la pyramide trophique (consommateurs d'organismes sur le fond, de zooplancton en pleine eau, voire prédateurs de leurs congénères), les poissons ont plusieurs rôles dans un plan d'eau :

- faisant partie intégrante du réseau trophique, ce sont des consommateurs qui participent à la circulation de la matière et de l'énergie dans l'écosystème lacustre ;
- leur qualité et leur abondance leur attribuent une importance socio-économique par le biais de l'activité de pêche, professionnelle ou amateur, qu'ils induisent ;
- ce sont des organismes qui, du fait de leur durée de vie, intègrent les influences des différents facteurs de leur environnement ; certains d'entre eux peuvent être des indicateurs biologiques de la qualité générale de leur biotope (biogéographie écologique). C'est dans cette perspective que la composition des peuplements piscicoles (espèces présentes et proportions) est prise en compte par la directive cadre européenne sur l'eau (DCEE), par l'intermédiaire d'un indice poisson.

Les poissons peuvent également être des témoins de l'histoire, aussi bien celle de la recolonisation des bassins hydrographiques de l'Europe occidentale après la dernière glaciation, que celle des introductions d'espèces au cours du temps (biogéographie historique).

Ainsi, la connaissance de l'écologie des espèces, c'est-à-dire à la fois leurs exigences propres et leurs relations avec leur milieu de vie, est indispensable pour apporter une réponse.

Le brochet, la lote et le goujon ont, par exemple, des exigences d'habitat et des capacités écologiques différentes et assez strictes. Même des espèces peu exigeantes, comme la carpe, ne peuvent s'implanter dans un site que si elles y trouvent de quoi satisfaire leurs besoins fondamentaux.

En conséquence, chacune de ces espèces pourra d'autant mieux constituer des populations importantes qu'elle trouvera dans le milieu où elle vit les conditions qui lui conviennent le mieux. Les variables environnementales à prendre en considération seront le plus souvent :

- la qualité de l'eau : la température et la concentration en oxygène dissous sont deux critères fondamentaux, la transparence intervenant également dans le cas de certaines espèces ;
- des ressources alimentaires pour tous les stades de son cycle biologique ;
- des frayères accessibles pour sa reproduction ;
- des abris pour se protéger des éventuels prédateurs.

Enfin, les différents habitats nécessaires à une espèce constituent une sorte de mosaïque dont les éléments doivent être accessibles dans l'espace et dans le temps. Suivant les espèces, ces habitats peuvent être dispersés dans l'ensemble tridimensionnel que représente un lac, ou ne représenter qu'un secteur déterminé de la zone littorale lacustre pour une espèce sédentaire.

La nature d'un lac, en termes de caractéristiques physiques et biologiques, n'est pas immuable, il vieillit. Apportés par ses tributaires, les sédiments minéraux et les matières organiques (dont le phosphore et l'azote) s'y accumulent. La productivité du lac augmente : il s'eutrophise. Ces changements de la qualité du milieu (lents en conditions naturelles) affectent plus ou moins les organismes qui y vivent. Les algues et les végétaux aquatiques en bénéficient, ainsi que certaines espèces de poissons capables de tirer parti de cette évolution d'habitat. D'autres espèces voient leur cycle biologique, perturbé par les dépôts qui colmatent progressivement les fonds sablonneux et graveleux nécessaires à leur reproduction, et par la diminution de la transparence de l'eau, qui rend plus difficile la détection des proies. Cela se répercute sur la composition des peuplements piscicoles et sur la structure des populations. L'abondance relative des espèces évolue parallèlement à l'intensité de l'eutrophisation du lac. Un « lac à truites », où le substrat minéral de la cuvette est initialement nu, devient progressivement un « lac à brochets », quand les fonds commencent à se colmater et quand la végétation aquatique macrophytique est abondante. Une augmentation de la turbidité de l'eau favorisera le passage vers le stade « lac à sandres ».

Inversement, ces connaissances des exigences écologiques et biologiques des espèces peuvent être utilisées dans la perspective d'une restauration du milieu. En effet, à partir des exigences des diverses espèces présentes, il est possible d'identifier les facteurs de l'environnement responsables de la composition du peuplement de chaque site (Tonn et Magnuson, 1982 ; Weaver *et al.*, 1996). Par leur rôle, ils peuvent expliquer la régression ou au contraire le développement d'une espèce, et doivent être pris en compte dans des mesures de gestion ou de restauration.

Quels critères de qualité d'eau, d'habitats existants, de présence d'autres espèces... doivent être remplis dans un lac pour assurer le maintien ou la réintroduction d'une espèce particulière ? Cette approche est cruciale lorsqu'il s'agit d'espèces remarquables, d'intérêt « patrimonial » ou sous statut de protection particulier. Il faut garder à l'esprit que l'analyse de cette évolution des peuplements constitue une voie d'approche intéressante pour mieux évaluer les impacts prévisibles du changement climatique en cours et tenter de les accompagner, et d'en limiter les conséquences.

Olivier schlumberger, Pierre Élie