Institutional Repository - Research Portal
Dépôt Institutionnel - Portail de la Recherche
researchportal.unamur.be
University of Namur

THESIS / THÈSE

MASTER EN SCIENCES BIOLOGIQUES DES ORGANISMES ET ÉCOLOGIE

Variations de microhabitat au cours de l'ontogenèse des larves et juvéniles de perche (Perca fluviatilis) et de gardon (Rutilus rutilus) dans une noue de la Haute-Meuse.

Spineux, Yannik

Award date:
1998

Link to publication

General rights
Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal ?

Take down policy
If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Download date: 14. May. 2024

FACULTES UNIVERSITAIRES
NOTRE-DAME DE LA PAIX NAMUR

Faculté des Sciences

VARIATIONS DE MICROHABITAT AU COURS DE L'ONTOGENESE DES LARVES ET JUVENILES DE PERCHE (*PERCA FLUVIATILIS*) ET DE GARDON (*RUTILUS RUTILUS*) DANS UNE NOUE DE LA HAUTE-MEUSE.

Mémoire présenté pour l'obtention du grade

de Licencié en Sciences

biologiques

Yannik SPINEUX

Août 1998

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
FACULTE DES SCIENCES
Secrétariat du Département de Biologie
Rue de Bruxelles 61 - 5000 NAMUR
Téléphone: + 32(0)81.72.41.11 - Téléfax: + 32(0)81.72.44.20

Variations de microhabitat au cours de l'ontogenèse des larves et juvéniles de perche (Perca fluviatilis) et de gardon (Rutilus rutilus) dans une noue de la Haute-Meuse

SPINEUX Yannik

Résumé

Les noues sont connues pour leur grand nombre d'habitat et leur forte biodiversité. Elles présentent des sites de frai intéressants et servent de zone d'alevinage pour de nombreuses espèces de poissons. La complexité de ces milieux offre de nombreux microhabitats que les alevins pourront exploiter en fonction de leurs besoins au cours de l'ontogenèse. En effet, les alevins subissent pendant cette période des modifications physiologiques et morphologiques importantes qui vont influencer leurs besoins internes et entraîner l'utilisation de microhabitats qui leur sont plus favorables. Nous avons décidé d'étudier ces variations de microhabitat au cours de l'ontogenèse des perches (*Perca fluviatilis*) et des gardons (*Rutilus rutilus*) dans la noue de Waulsort, en Haute-Meuse. Huit campagnes de pêche électrique par échantillonnage ponctuel d'abondance ont été réalisées de l'éclosion des larves à la fin de la métamorphose larves-juvéniles. Lors de chaque campagne, 50 points d'échantillonnages ont été effectués ainsi qu'une série de relevés de variables environnementales supposées influencer les variations d'habitat. Au total, 1972 gardons et 58 perches ont été pêchés du 18 juin au 6 juillet 1998. Deux tendances générales ont été observées chez les alevins. Elles semblent être les mêmes pour les perches et les gardons ce qui montrerait qu'ils n'existerait pas encore de ségrégation spatiale entre ces deux espèces. Au cours de l'ontogenèse, les alevins semblent d'une part s'éloigner des berges et d'autre part, quitter la zone la plus riche en zooplancton en amont de la noue pour se disperser sur l'ensemble de celle-ci. Il existe plusieurs raisons pour expliquer ces déplacements. L'augmentation de la capacité de nage des alevins, un changement de régime alimentaire et la prolifération des nénuphars (*Nuphar lutea*) pouvant servir de zone de refuge sont les principales. Etant donné le nombre peu élevé de perches capturées, les résultats les concernant sont basés sur moins d'observations et donc sont moins sûrs.

Mémoire de licence en Sciences Biologiques
Août 1998
Promoteur: J.-C. MICHA
Co-promoteur : P. KESTEMONT

Remerciements

Au moment de concrétiser le travail de toute une année, je tiens à exprimer ma gratitude envers toutes les personnes qui m'ont, d'une manière ou d'une autre aider à le mener à bien.

Mes plus vifs remerciements vont au Professeur J-C. Micha, qui m'a ouvert les portes de son unité et a mis à ma disposition l'ensemble du matériel nécessaire à la réalisation pratique de ce travail.

Je tiens à exprimer également ma plus vive reconnaissance à P. Kestemont, qui m'a guidé tout au long de cette année et prodigué de nombreux conseils.

Ce sont ces mêmes qualités que je dois reconnaître à Michael Tans que je remercie encore pour toute son aide.

Je remercie également André, Thierry et Cédric qui m'ont accompagné sur le terrain.

Un très grand merci aussi à Marc, Gino, Delphine, Laurent, Patricia, François et Yves pour leurs connaissances et leurs conseils pratiques.

Merci à tous les membres de l'URBO et mes collègues mémorisants pour l'aide qu'ils ont pu apporter chacun à leur manière, à la réalisation de mon travail.

Et enfin, mes dernières pensées vont à ma famille pour son aide et son soutien moral.

Merci à tous !

TABLE DES MATIERES

Introduction

I. Synthèse bibliographique

1. Définitions 2
   1.1. Habitat 2
   1.2. Macrohabitat 2
   1.3. Mésohabitat 4
   1.4. Microhabitat 4
   1.5. Larves-juvéniles adultes 4
   1.6. Importance des facteurs environnementaux aux différentes échelles d'habitat 5
2. Choix d'un habitat 5
   2.1. Facteurs géomorphologiques 5
   2.2. Habitat physique 7
      2.2.1. Profondeur 7
      2.2.2. Vitesse du courant 7
      2.2.3. Substrat 8
      2.2.4. Couverture végétale 8
      2.2.5. Intensité lumineuse 9
   2.3. Qualité physico-chimique de l'eau 9
      2.3.1. Température 9
      2.3.2. Autres facteurs 10
   2.4. Facteurs biologiques 10
      2.4.1. Compétition 10
      2.4.2. Prédation 12
      2.4.3. Régime alimentaire 13
      2.4.4. Morphologie 14

3. Importance de l'habitat 15
   3.1. Facteurs alimentaires et croissance 15
   3.2. Modifications comportementales 16
   3.3. Protection contre la prédation 17

4. Variation temporelle d'habitat 18
   4.1. Changement de microhabitat diurne-nocturne 18
      4.1.1. Aire de nutrition 18
      4.1.2. Aire de repos 18
      4.1.3. Migration journalière 19
      4.1.4. Migration chez les larves 19
   4.2. Variations saisonnières 20
   4.3. Habitat de frai 20

5. Changement de microhabitat lors de l'ontogenèse 22
5.1. Description des différents stades larvaires des espèces étudiées 23
5.1.1. Le gardon 23
5.1.2. La perche 24
5.2. Habitat des larves au cours de l'ontogenèse 25
5.2.1. Habitat des gardons 0+ 26
5.2.2. Habitat des perches 0+ 28
5.3. Modalités de changement d'habitat 29
5.3.1. Influence de la morphologie du poisson 29
5.3.2. Influence de la luminosité 29
5.3.3. Modalité de changement d'habitat en rivière 30
5.3.4. Modalité de changement d'habitat en milieu lacustre 32
5.4. Ségrégation progressive des cohortes de larves d'espèces différentes 32

6. Les noues et annexes fluviales en tant qu'habitat 34

I. Matériel et méthodes

1. Site d'étude : la noue de Waulsort 36

2. Méthode de capture des 0+ : la pêche électrique par échantillonnage ponctuel d'abondance 37
2.1. Principe statistique 37
2.2. Principe pratique 37
2.3. Avantage de cette technique 37
2.4. Adaptation du matériel de pêche aux alevins de l'année 38

3. Méthode d'échantillonnage 39
3.1. Organisation des pêches 39
3.2. Les alevins capturés 39
3.3. Variables environnementales 40

4. Cartographie 42

5. Analyse multivariée 43
5.1. L'analyse en composante principale 43
5.2. Etapes de l'A.C.P. 43
5.3. Organisation de l'A.C.P. 44

6. Etude longueur-poids 45

II. Résultats

1. Les pêches 47

2. Cartographie 47
   2.1. Profil de profondeur 47
   2.2. Profil de biomasse zooplanctonique 48

3. Etude de la biomasse zooplanctonique relative au cours du temps 49

4. L'analyse en composante principale 49
   4.1. Modifications des données 49
      4.1.1. Normalisation 49
      4.1.2. Suppression de certaines variables 49
      4.1.3. Rassemblement de stades 50
      4.1.4. Courbes de référence 50
   4.2. Interprétation des A.C.P. 51
      4.2.1. Les variables 51
      4.2.2. Les stades de développement 52
      4.2.3. Mise en évidence des changements de microhabitat lors de la croissance des larves et juvéniles 52

5. Etude des poids et des longueurs 54

III. Discussion

1. Importance des variables 57

2. Importance des stades larvaires 57

3. Localisation du microhabitat respectif des stades jeunes, de transition et âgés 58
   3.1. Les jeunes stades 58
   3.2. Les stades de transition 59
   3.3. Les stades juvéniles 60

4. Comparaison avec d'autres milieux 60
   4.1. Répartition des alevins dans d'autres annexes fluviales 60
   4.2. Répartition des alevins en rivière 61
   4.3. Répartition des alevins en lac 62

IV. Conclusions et perspectives

Bibliographie

Annexes

INTRODUCTION

Pratiquement tous les fleuves et grandes rivières d'Europe possèdent leurs annexes latérales, que ce soient les «lônes» et les «mortes» du Rhône, «coupures» de l'Escaut ou les «noues» du Rhin et de la Meuse. Le rôle de ces milieux naturels dans un écosystème aménagé par l'homme et ayant perdu sa diversité d'habitats est indéniable. Ils présentent une foule de niches écologiques à disposition de la flore et de la faune telle que certains auteurs n'hésitent pas à qualifier ces anciens méandres de véritables «réservoirs biologiques» (Roux, 1996, in Mathoux, 1996).

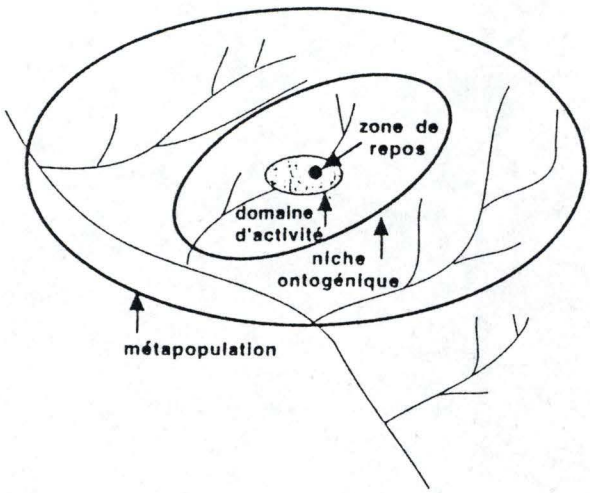
Les alevins de nombreuses espèces de poissons y trouvent donc tout ce qui leur est nécessaire pour survivre. En effet, les refuges et la nourriture y sont en quantité suffisante pour assurer leur développement.

Durant leurs premiers stades de développement, la croissance des alevins est importante. Ils subissent des transformations aussi bien morphologiques que physiologiques. Les principales sont la différenciation et la réorganisation des organes des sens, de l'appareil digestif, des muscles et des branchies. Les besoins internes des alevins mais aussi leur capacité à exploiter leur milieu changent rapidement. Ainsi, un habitat propice à la croissance et à la survie d'un stade de développement peut ne plus correspondre aux besoins du stade suivant. C'est pourquoi les premiers mois du cycle vital, de nombreuses espèces de poissons sont caractérisées par l'utilisation successive de plusieurs types d'habitats adaptés aux besoins de chaque stade.

Le but de ce travail sera donc de déterminer, lors de la croissance de la perche et du gardon, l'existence et l'évolution de ces variations d'habitat.

I. Synthèse bibliographique

A



B

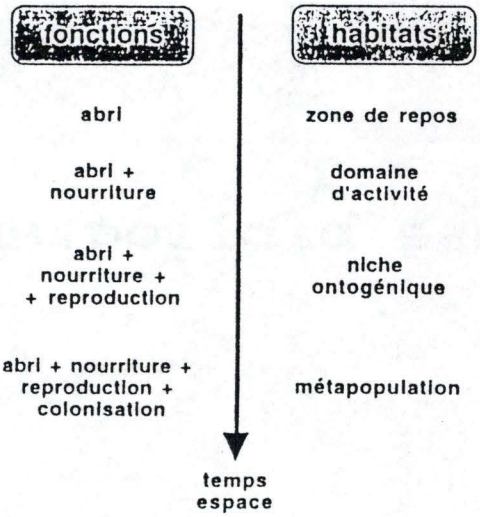


Fig.I.1 : **A** Représentation des quatre grands ensembles typologiques de l'habitat basés sur les échelles spatiale et temporelle (Lévêque, 1995).

B Relation entre typologie de l'habitat et les fonctions biologiques.

De manière à comprendre l'utilisation et les changements de microhabitat par les larves et juvéniles d'eau douce, la synthèse bibliographique commencera par définir la notion d'habitat à ses différentes échelles. Ensuite, elle abordera les variables biotiques et abiotiques susceptibles d'entraîner les changements d'habitat. Ceux-ci seront détaillés de manière temporelle et suivant l'ontogenèse. Pour finir, les notions de noues et d'annexes fluviales en tant qu'habitat seront expliquées.

1. DÉFINITIONS

1.1. Habitat

L'habitat est une entité écologique souvent confondue avec le biotope (= composante d'un écosystème constitué par ses dimensions physico-chimiques et spatiales). Au contraire, il correspond de façon plus précise au lieu où vit l'espèce et à son environnement immédiat, à la fois abiotique et biotique (Ramade, 1993).

Une confusion fréquente est également faite entre niche écologique et habitat. Ce dernier correspond aux emplacements particuliers où l'espèce considérée se rencontre, en quelque sorte à son "adresse". La niche représente la fonction de l'espèce dans un écosystème. Elle peut se définir de la façon la plus simple comme la place et la spécialisation d'une espèce à l'intérieur d'un peuplement. Elle correspond à l'ensemble des paramètres qui caractérisent les exigences écologiques (climatiques, alimentaires, reproductrices, etc.) propres à une espèce vivante et qui la différencient des espèces voisines d'un même peuplement.

Dans un écosystème, il est fréquent que de nombreuses espèces se rencontrent dans un même habitat, voire occupent des microhabitats très voisins sinon identiques. En revanche, une étude détaillée de leur biologie confirme qu'elles occupent chacune une niche écologique bien distincte (Ramade, 1993).

L'habitat est une notion essentiellement dynamique, avec une référence spatiale et temporelle : l'animal recherche en permanence un compromis entre la variabilité du milieu et l'accomplissement de ses besoins vitaux. Son habitat résulte de cette recherche de compromis. Mais l'habitat ne peut être défini seulement par les caractéristiques physiques du milieu. Il faut rechercher une typologie qui tienne compte des comportements biologiques. Lévêque (1995) propose quatre grands types d'organisation spatio-temporelle (fig.I.1) :

- la zone de stabulation ou zone de repos pour l'individu qui cherche avant tout un abri temporaire vis-à-vis du milieu ou des prédateurs ;

- la zone d'activité qui est l'échelle de référence pour les cycles nycthéméraux et lunaires correspondant notamment à la recherche de nourriture ;

- la niche ontogénique qui correspond à l'ensemble des milieux dont une espèce a besoin pour accomplir son cycle biologique. Cette échelle, qui inclut les déplacements nécessaires à la reproduction et au développement, est d'étendue variable selon que les poissons auront un comportement de type sédentaire ou nomade ;

- l'échelle de la métapopulation qui correspond aux différents bassins hydrogéographiques dans lesquels l'espèce est présente.

Tout endroit donné dans un hydrosystème est soumis à d'importantes fluctuations. Dans cet environnement variable, le poisson va chercher en permanence des compromis de manière à optimiser ses trois fonctions principales :

- se protéger des contraintes du milieu (courant, oxygène, température, etc...) ainsi que des prédateurs et éventuellement des compétiteurs de manière à assurer sa survie;

- se nourrir dans les meilleures conditions pour assurer sa croissance et sa survie individuelle sachant que ses exigences alimentaires varient au cours de son développement ;

- à l'état adulte, se reproduire dans les conditions les plus favorables de manière à assurer la survie de l'espèce. Il est ainsi amené à se déplacer (migrations) et à développer éventuellement des formes de protection des oeufs ou des alevins (soins parentaux).

A titre d'exemple, les compromis peuvent être de quitter l'abri pour se nourrir en s'exposant aux prédateurs, ou de migrer pour se reproduire dans des zones pauvres en ressources alimentaires mais favorables au développement des oeufs et des larves (Lévêque, 1995).

L'habitat peut être décrit à différentes échelles. On distingue un macro, un méso et un microhabitat.

1.2. Macrohabitat

Le macrohabitat désigne l'habitat d'espèces qui vivent dans des biotopes homogènes et est de ce fait très étendu (Ramade, 1993). Un lac ou l'ensemble des annexes fluviales ainsi que des portions du cours principal d'un fleuve peuvent représenter des macrohabitats.

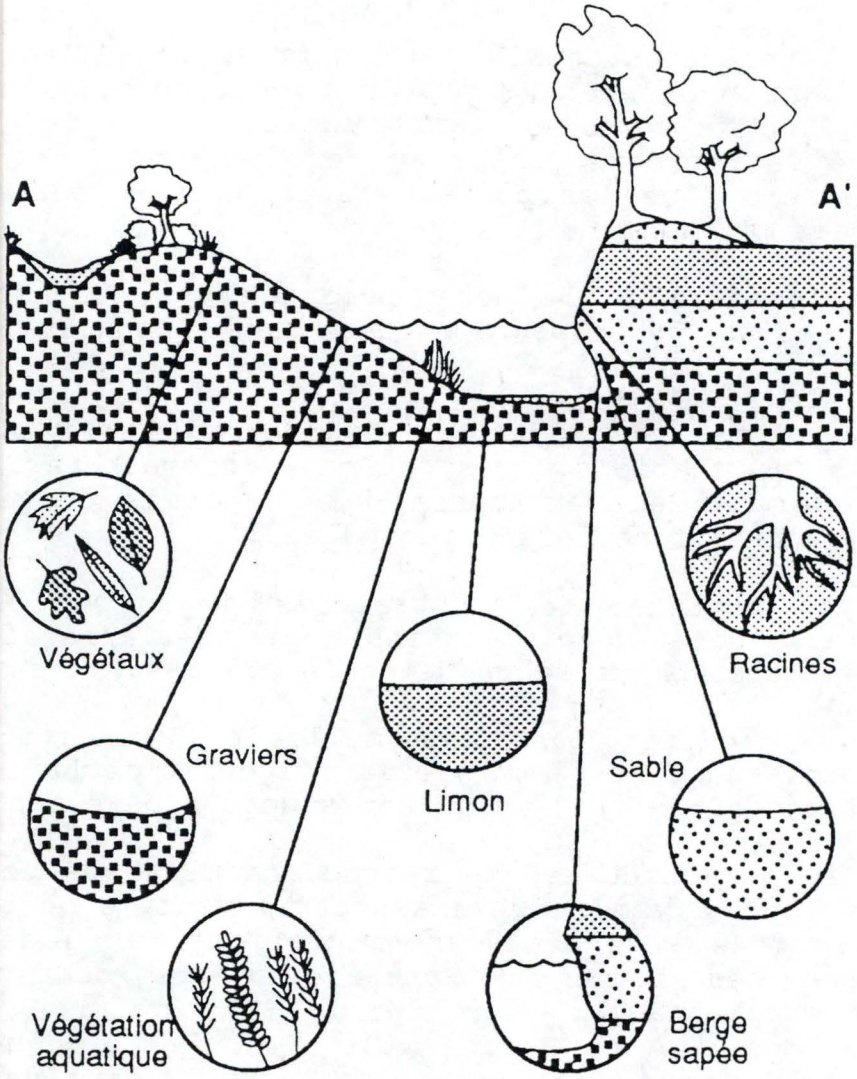


Fig.I.2 : Schéma de microhabitats au sein d'une unité fonctionnelle (Amoros et Petts, 1993).

1.3. Mésohabitat

Le mésohabitat correspond à un milieu homogène présentant des combinaisons relativement précises de profondeurs, vitesses de courant, substrat et abris (Felley et Felley, 1986, in Baras, 1992). En rivière, ils peuvent être regroupés en trois grandes catégories : milieux lotiques ouverts (coulée, rapide, radier), milieux lentiques ouverts (plat, profond ou mouille, et marmites) et milieux fermés caractérisés par la présence d'un abri (Baras, 1992). En lac, ils correspondent à la berge et à la zone pélagique.

1.4. Microhabitat

Au sein d'unités fonctionnelles peuvent être distingués des microhabitats (fig.I.2). Ceux-ci désignent l'habitat à l'échelle de l'individu. Ils sont de très faible étendue et spécialisés. Il existera dans un même milieu un nombre d'autant plus important de microhabitats que celui-ci sera plus hétérogène. Les exemples de microhabitat sont nombreux : rives en pente douce et bancs de sable ou excavation et entrelacs de racines en eaux courantes ; eau libre profonde ou berges colonisées par des herbiers submergés en eau stagnante.

Les processus responsables de la formation de ces microhabitats peuvent être abiotiques (régimes des crues annuelles, vitesse du courant, localisation des courants,...) ou biotiques (développement des herbiers sous-aquatiques). La durée de leur réalisation peut être inférieure à l'année. Sur le Haut-Rhône français, les superficies de ces microhabitats sont de l'ordre de 1 à 1000 mètres carrés (Amoros et Petts, 1993).

1.5. Larves-juvéniles adultes

Chez les poissons, le stade larvaire qui suit le stade embryonnaire se caractérise par le début de l'utilisation d'une nourriture exogène. Durant cette période, les poissons sont sujets à une différenciation et à une réorganisation des organes des sens, de l'appareil digestif, des muscles et des branchies.

Ensuite, vient le stade juvénile. Il commence lorsque les différenciations larvaires se terminent. Les juvéniles ressemblent aux adultes mis à part leur taille et leur appareil génital encore immature. Le poisson devient donc adulte lorsque ses gonades sont développées et lorsque apparaissent les différents comportements reproducteurs.

D'autres termes sont aussi utilisés pour désigner les jeunes poissons. Par exemple, "alevins" et "0+" sont régulièrement employés pour parler des larves et juvéniles en général.

Tableau I.1 : Facteurs environnementaux qui peuvent influencer la répartition spatio-temporelle d'une communauté de poissons 0+ en fleuve et cela à différentes échelles d'habitats (Zweimüller et al., 1998).

ECHELLES D'HABITAT	CARACTERISTIQUES	FACTEURS INFLUENCANT
Macrohabitat	Lieu dans lequel les alevins restent durant la plupart de leur développement. temporelle : semaines - mois spatiale : annexes ou grandes portions de la rivière	~connectivité de l'annexe au fleuve ~zone de frai
Mésohabitat	Lieu où se déroule la plupart des stades de développement. temporelle : jours - semaines spatiale : type de rivage, rapide,...	~hétérogénéité du milieu ~obstacles aux migrations ~qualité structurale du mésohabitat ~conditions thermiques (différences de température entre deux endroits)
Microhabitat	Lieu où les alevins effectueront une série d'activités (nourrissage, ...) temporelle : heures spatiale : à l'échelle du poisson	~qualité structurale du microhabitat ~conditions thermiques (température de surface,...)

1.6. Importance des facteurs environnementaux aux différentes échelles d'habitat

Pour une communauté piscicole, l'importance spatio-temporelle de chaque niveau d'échelle d'habitat diffère. Zweimüller et al (1998) ont montré qu'il existe différents facteurs environnementaux qui peuvent influencer la répartition spatio-temporelle d'une communauté de poissons 0+ en fleuve et cela aux différentes échelles d'habitat (tabl. I.1).

2. CHOIX D'UN HABITAT

Comme expliqué plus haut, le choix d'un habitat par un individu résultera d'un compromis entre la variabilité du milieu et l'accomplissement de ses besoins vitaux. C'est de cette variabilité qu'il sera question dans les points suivants. Ceux-ci aborderont les principales caractéristiques qui définissent un habitat en eau douce et qui pourront donc influencer le choix de cet habitat par un individu.

2.1. Facteurs géomorphologiques

Résultant d'une histoire géomorphologique, les principales caractéristiques du fleuve (pente, charge solide, débit) déterminent la puissance d'érosion qui creuse et élargit la plaine d'inondation. Dans ce lit élargi se forment parfois des trains de méandres ou de chenaux multiples propices au recoupement et à l'abandon de chenaux par le cours actif. Ces méandres, qui progressent vers l'aval, occupent successivement toute la plaine alluviale (Décamps et Naiman 1989 in Bengen et al., 1992). Au moment de la rupture de l'espace entre deux méandres, il peut subsister pendant plusieurs dizaines d'années des "bras morts" en communication plus ou moins importante et fréquente avec le fleuve (Bengen, 1992).

La diversité d'habitat est donc fortement influencé par l'origine géomorphologique et par les conditions hydrobiologiques présentes et passées.

Dans une plaine alluviale, deux grands types d'écosystèmes tendent à se créer : les écosystèmes autogéniques et les écosystèmes allogéniques. Les écosystèmes autogéniques proviennent d'anastomoses ou de méandres. Au contraire, les écosystèmes allogéniques apparaissent lors de la formation des zones de tressage c'est-à-dire des zones de recoupement entre les différents lits d'une rivière. Les assemblages des larves et juvéniles de poissons des écosystèmes autogéniques tendent à différer en composition spécifique et en quantité de ceux que l'on trouve dans les écosystèmes allogéniques. A l'inverse des zones de tressage, les zones d'anastomose sont des milieux beaucoup plus diversifiés à cause de l'absence de changements

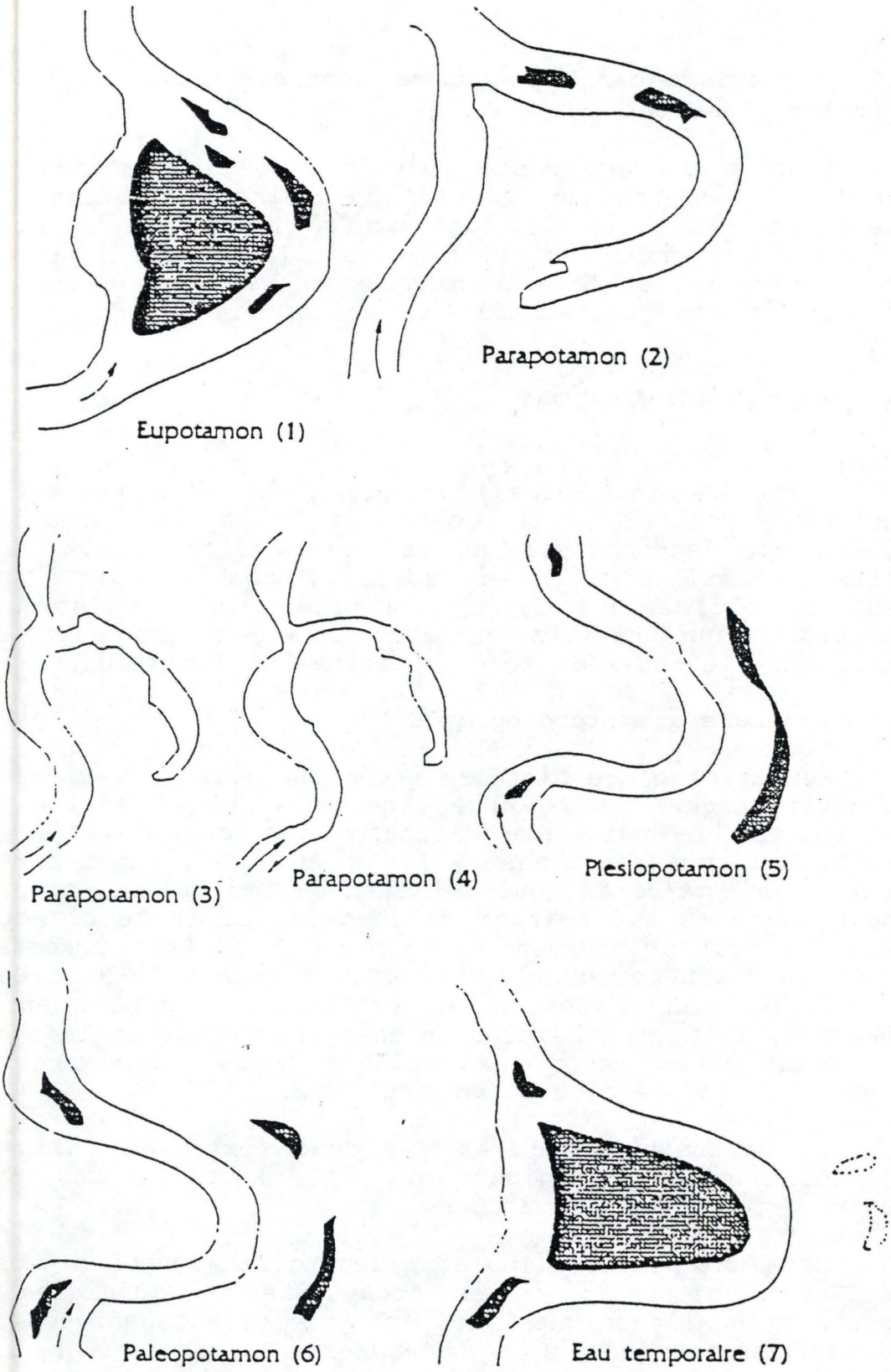


Fig.I.3 : Définitions typologiques des bras morts et correspondance des âges biologiques ; d'après Richardot-Coulet et al., 1982, in Flore, 1993.

géomorphologiques et de la situation géomorphologique du courant (Copp, 1989).

Il existe aussi des écosystèmes de caractères intermédiaires entre autogéniques et allogéniques qui peuvent s'établir lors d'une évolution à partir d'un de ces deux écosystèmes. Cette évolution peut se faire soit par un rajeunissement à partir d'un écosystème autogénique plus stable et donc plus vieux, soit par un vieillissement à partir d'un écosystème allogénique moins stable et donc plus jeune.

Mathoux (1996) complétée par Copp (1989) proposent une classification plus précise de ces écosystèmes. Illustration de Richardot-Coulet et al (1982, in Flore, 1993). (fig.I.3) :

- eupotamon : il comprend des milieux d'eau courante (lotique) dont le flux est unidirectionnel (de l'amont vers l'aval). Les origines géomorphologiques sont variées. Les bras secondaires en sont les principaux représentants.

- parapotamon : ce sont des milieux à courant d'eau réduit (semi-lotique) pouvant être soumis à des phénomènes de flux et de reflux. Ils sont représentés par des bras morts ou annexes, anciens lits de rivières reliés au cours uniquement dans leur partie avale, et les noues, résultats d'inondations de basses terres à la suite de construction de barrages. Leurs origines géomorphologiques sont également variées.

- plésiopotamon : Cces milieux ne sont plus en relation avec la rivière ou le fleuve que lors d'inondations. Il s'agit majoritairement de marais ou d'étangs. Leur origine peut être l'abandon par le fleuve de zone de tressage.

- paleopotamon : il rassemble les milieux totalement isolés de la rivière. Ils fonctionnent de façon pratiquement autonome et ne peuvent être reconnectés au cours principal que lors d'inondations exceptionnelles. Il s'agit de marais ou d'étangs, mais également de milieux terrestres de la plaine inondable qui influencent également les rivières lors d'inondations et donc qui sont considérés eux aussi comme des milieux annexes. Leur origine peut être l'abandon d'anastomoses ou de méandres.

Cette classification fonctionnelle des milieux annexes est basée sur leurs caractéristiques physiques (courant, communication avec le fleuve,...) et correspond aux différents stades d'évolution des bras morts. En effet, ceux-ci sont soumis à un "vieillissement" caractérisé par la diminution progressive de leur communication avec le fleuve allant jusqu'à l'isolement total (Belaud et al.,1990 in Mathoux, 1996), à moins qu'ils ne soient empruntés de nouveau et ainsi "rajeunis" par le fleuve (Castella, 1987, in Mathoux, 1996). Le vieillissement se marque également par une colonisation végétale typique, par un comblement et un assèchement du milieu. A chaque stade d'évolution correspond un "âge biologique" (Mathoux, 1996).

Les canaux parapotamiques, c'est-à-dire les méandres et anastomoses ainsi que les écosystèmes paléopotamiques sont principalement dirigés par des processus autogéniques et complètent habituellement la succession écologique. Comme ces écosystèmes ont une très haute inertie et une forte homéostasie et tendent à se développer plus lentement, la reproduction des poissons y est généralement plus intense et diversifiée. Ils constituent des habitats de frai et sont d'excellentes aires d'alevinage à cause du développement important de la matière organique, des invertébrés et de la végétation (Copp, 1989).

Le choix de l'habitat par les poissons s'effectue en fonction des nombreuses exigences de chaque espèce. Ces exigences pourront être comblées grâce aux différents milieux créés par l'évolution géomorphologique.

2.2. Habitat physique

2.2.1. Profondeur

La profondeur est le plus souvent considérée comme étant l'attribut clé des microhabitats des poissons en cours d'eau (Bain, 1995) et en lac. Certaines espèces comme l'ablette (*Alburnus alburnus L.*) (Spillmann, 1961) vivent près de la surface, alors que d'autres, comme le chabot (*Cottus gobio L.*) ou le spirlin (*Alburnoides bipunctatus Bloch*)(Spillmann, 1961), vivent sur le fond. De même, les jeunes stades de poisson se trouvent le plus souvent dans les zones de faible profondeur (voir paragraphe 5.2.).

2.2.2. Vitesse du courant

La vitesse du courant est définie comme le second attribut le plus fréquent pour définir le microhabitat. Les populations de poissons de cours d'eau sont réparties selon leurs préférences soit au-dessus (courant rapide), soit en dessous (courant lent) des vitesses moyennes (Bain, 1995).

Les larves de poissons sont largement distribuées dans les cours d'eau. Elles ont une faible capacité à contrôler leurs mouvements dans les courants les plus forts mais peuvent s'en servir volontairement pour dériver.

Les habitats d'alevinage peuvent être critiques pour la survie des larves de poissons. Scheidegger et Bain (1995, in Bain, 1995) supposent que ce sont des habitats où les larves peuvent contrôler leur position. Les habitats d'alevinage sont donc définis comme des aires où les larves de poissons peuvent sélectivement utiliser les microhabitats parce que la vitesse du courant est moindre que leur vitesse de nage soutenable maximale. La vitesse de nage soutenable par la plupart des poissons, y compris les larves, est estimée à 3 à 7 longueurs de corps par seconde (Webb, 1975, in Bain, 1995).

Par exemple, pour des larves de 12 mm, la vitesse de courant maximum acceptable est de 1,2 * 7 = 8,4 cm/s. Dans les habitats où la vitesse du courant est supérieure à 8,4 cm/s, il y aura une dominance de larves de poissons passivement transportées par le cours d'eau.

2.2.3. Substrat

Le substrat est communément incorporé dans la définition de microhabitat des espèces (Bain, 1995). Il intervient dans le choix de l'habitat et est fortement lié à la vitesse du courant. Les espèces rhéophiles comme la truite (*Salmo trutta*) ou le barbeau (*Barbus barbus L.*) (Spillmann, 1961) se retrouveront sur des substrats plus grossiers (gravier, galet). Par contre, les espèces limnophiles comme la perche (*Perca fluviatilis L.*) et le gardon (*Rutilus rutilus L.*)(Spillmann, 1961) se retrouveront dans des zones à substrat plus fin (vase, limon).

2.2.4. Couverture végétale

La présence et la densité de la végétation aquatique submergée influencent également la distribution des poissons dans la zone littorale d'un lac (Benson et Magnussen, 1992, in Rossier, 1996).

Plusieurs études ont montré que l'abondance de poissons est généralement plus élevée en présence de végétation (Lubbers et al., 1990, in Rossier, 1996). On sait aussi que la végétation aquatique supporte habituellement une plus grande abondance de macroinvertébrés que les zones sans végétation et peut constituer une riche aire de nourrissage pour les poissons. De plus, la présence de végétation influence les relations proies-prédateurs en augmentant la complexité structurelle de l'habitat (Crowder et Cooper, 1979, in Rossier, 1996). Des études ont prouvé que le taux de prédation des poissons piscivores diminue quand la densité végétale augmente (Nelson et Bondsorf, 1990, in Rossier 1996). Le lit de macrophyte intervient donc comme abri effectif contre la prédation des juvéniles de poissons (Werner et al.,1983, in Rossier, 1996). Plusieurs études ont également montré le rôle de l'alevinage joué par la végétation chez quelques espèces (Conrow et al., 1990, in Rossier, 1996).

La présence de végétation peut donc non seulement influencer la distribution des espèces mais aussi la distribution des différentes classes de taille. Ceci en procurant des zones de refuge pour les jeunes poissons ainsi que d'importantes aires de nourrissage pour les poissons à tous stades de développement (Rossier, 1996).

2.2.5. Intensité lumineuse

L'intensité lumineuse joue un rôle important dans la biologie environnementale des poissons dans les régions tempérées. Par exemple, la tombée de la nuit induit, suite à la diminution de l'intensité lumineuse, une dérive des poissons de rivières (Penaz et al., 1992, in Copp et Jurajda, 1993) de même que l'émergence et la migration avale des jeunes salmonides à partir des frayères de graviers (Bardonnet et Gaudin, 1990a,b in Copp et Jurajda, 1993).

La lumière influence également la distribution des poissons. Certaines espèces auront une préférence pour les zones ombragées à l'inverse d'autres. Elle peut aussi influencer la distribution des alevins. Sur la rivière Aare (Suisse), la luminosité a un effet signifi-cativement positif sur la présence d'alevins. Par contre, en cas de faible luminosité, c'est la complexité de l'habitat qui a un effet positif (Kirchhofer et Hadjidakis, 1998).

De même, durant le jour, les larves de corégone se trouvent à la surface de l'eau, là où l'intensité lumineuse est maximale. A cet endroit, comme leur capacité visuelle n'est pas encore entièrement développée, elles pourront plus facilement capturer leurs proies (Ventling-Schwank et Meng, 1995).

2.3. Qualité physico-chimique de l'eau

2.3.1. Température

La température de l'eau est un facteur qui va influencer de manière importante la croissance des poissons en général, et des alevins en particulier (Copp, 1995). Elle conditionne également leur survie (Mooij, 1992).

Cerhy (1980 in Copp, 1990) a décrit ce phénomène : à 21°C, les larves de gardon d'une taille comprise entre 6,2 et 8,6 mm (stade L2) sont plus grandes que celles élevées à des températures inférieures, mais à 21°C, les larves d'une taille comprise entre 9,4 et 14,6 mm (stade L4) sont plus petites que celles élevées à des températures plus basses. De même, l'intervalle de température 15-20°C a été identifié par Wieser et al.(1988, in Copp, 1990) comme étant spécialement favorable pour la croissance des larves de cyprins. De petites variations de température, plus hautes ou plus basses, peuvent aussi induire des différences de développement ou de croissance (Copp, 1990).

Les changements de température peuvent aussi entraîner certaines migrations. Dans le lac Itasca (Minnesota), les larves de perchaude (*Perca fluviatilis flavescens*) restent dans les eaux peu profondes jusqu'à ce que la température de l'eau atteigne 15°C. A partir de ce moment, elles migrent vers la zone limnétique (Whiteside et al., 1985).

2.3.2. Autres facteurs

Les concentrations en oxygène dissous exigées par les poissons varient selon les espèces. Les salmonidae, qui vivent en eau courante, sont plus sensibles à ce facteur (minimum 7-8 mg O2/l). Ensuite viennent les cyprinidae qui vivent en eau lente et sont moins exigeants (minimum 4 mg O2/l) et les ciclidés (minimum 2 mg O2/l). Citons les clariidae qui peuvent vivre quelques temps hors de l'eau.

Remarquons que dans les petits écosystèmes de plaine alluviale, les couches les plus profondes peuvent être anoxiques. Ceci force la plupart des 0+ à une compétition pour les ressources spatiales et alimentaires des couches plus chaudes et plus oxygénées du haut de la colonne d'eau (Copp, 1990).

La conductivité, avec les autres variables, peut jouer un rôle dans la répartition des espèces. Dans le Haut Rhône, on a observé que les larves les plus âgées de cyprins sont toutes significativement associées aux eaux à haute conductivité excepté la tanche (*Tinca tinca L.*) qui évite ces eaux pour celles à faible conductivité (Copp, 1993).

Enfin le pH est d'une grande importance pour la survie des poissons. De trop grandes variations, que ce soit vers un pH acide ou vers un pH basique, peuvent entraîner une certaine mortalité. Par exemple, en milieu naturel, la perche est absente à des pH inférieurs à 5. Cette espèce peut néanmoins s'adapter à des pH faibles par modification des échanges ioniques entre les branchies et le milieu extérieur (Fiogbé, 1996).

2.4. Facteurs biologiques

2.4.1. Compétition

La compétition inter et intraspécifique est un élément déterminant dans la stabilité et la complexité des communautés biologiques (Baran et al., 1995). Les processus par lesquels s'exprime la compétition sont relativement complexes et se traduisent souvent par des changements ou des réductions de niches écologiques (Gatz et al., 1987, in Baran et al.,1995).

En fait, l'utilisation du temps et de l'espace par un poisson est susceptible d'être influencée par la présence d'autres espèces et par leurs tendances associatives ou ségrégationnistes, selon trois cas de figure principaux (Wootton, 1990, in Baras, 1992) :

- le poisson est indifférent à la présence d'autres individus et son patron d'occupation du temps et de l'espace n'est pas influencé par leur présence ;

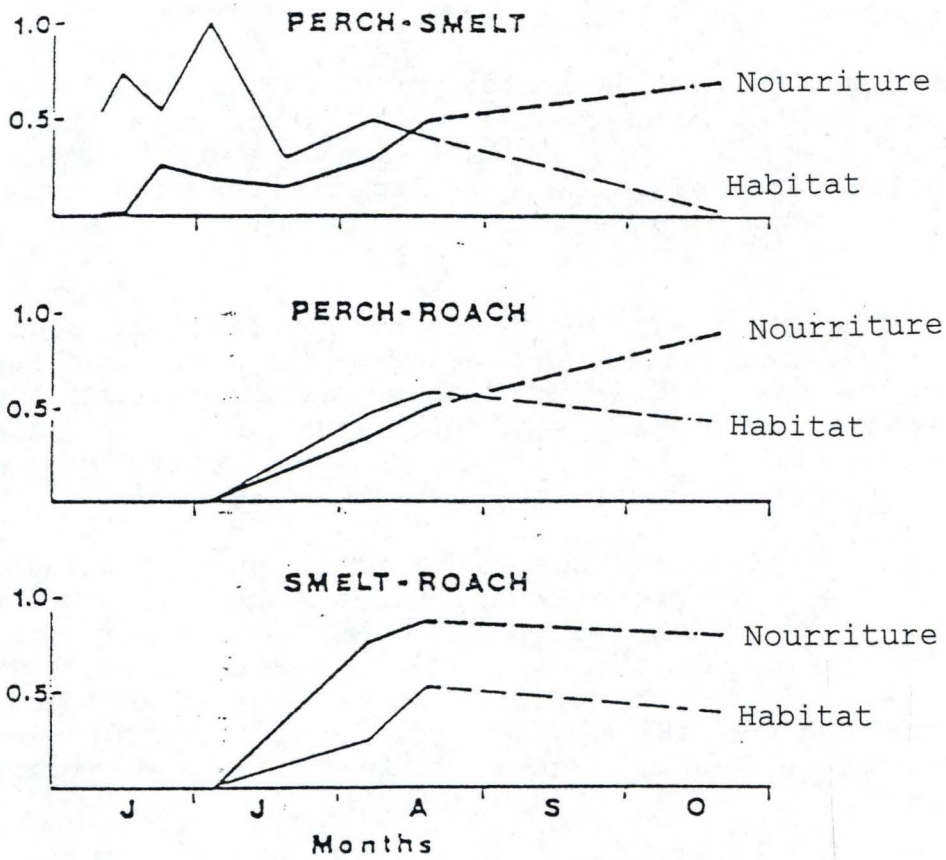


Fig.I.4 : Recouvrement de niche d'habitat et de nourriture entre alevins de perche, d'éperlan et de gardon des eaux ouvertes du Lac Ros (Jachner, 1991).

- le poisson réagit à la présence d'autres individus en s'associant à eux ;

- le poisson évite ou repousse les autres individus, le mode d'occupation du temps et de l'espace correspond alors à une forme de territorialité, liée à la défense d'une zone restreinte et bien définie, le territoire.

On constate que la niche réelle occupée par les populations des différentes espèces constituant un même peuplement présente toujours une étendue (amplitude) plus faible que celle de la niche potentielle. La compétition interspécifique a deux effets sur la niche de chacune des espèces concernées : elle provoque une diminution de l'étendue de la niche et en même temps un phénomène de glissement de niches (Ramade, 1993).

Par exemple, Person (1993, in Rossier, 1996) suggère que les eaux ouvertes sont les habitats préférés de la perche et du gardon mais qu'en présence de gardons, les perches quittent les eaux ouvertes pour les zones de végétation ce qui réduit la compétition (Rossier, 1996).

D'autre part, Moyle et Vondracek (1985, in Benson et Magnussen, 1992) ont constaté que la profondeur relative à laquelle se trouve une espèce est un des facteurs environnementaux pour lequel le recouvrement des niches écologiques est le plus faible. Une diversité de profondeur est importante dans la structure d'assemblage des poissons pour limiter ce recouvrement (Benson et Magnussen, 1992). Une analyse des habitats utilisés par la communauté de juvéniles du lac Ros (Pologne) révèle une séparation parmi les espèces : les gardons occupent les tranches d'eau supérieures, les éperlans et les perches les couches plus profondes. La nourriture et les habitats correspondants aux différentes profondeurs sont alternativement partagés entre les juvéniles : lorsque les régimes alimentaires convergent, le recouvrement d'habitat diminue et inversement (Jachner, 1991). La figure I.4 montre des exemples de variation de recouvrement de niche d'habitat et de nourriture entre alevins de perche, éperlan et gardon des eaux ouvertes du Lac Ros.

La compétition interspécifique peut donc jouer un rôle vis-à-vis de l'occupation de l'habitat physique. Des réductions d'abondances ou de croissance, des changements de niches écologiques peuvent être des indicateurs de compétition entre espèces (MacNally, 1983, in Baran et al., 1995).

Dans le cas de la compétition intraspécifique, on constate au contraire une tendance à l'augmentation de l'étendue de la niche dont l'amplitude devient proche de la niche potentielle. En effet, les individus subissant les effets d'une surpopulation ont tendance à utiliser au maximum les ressources disponibles (Ramade, 1993).

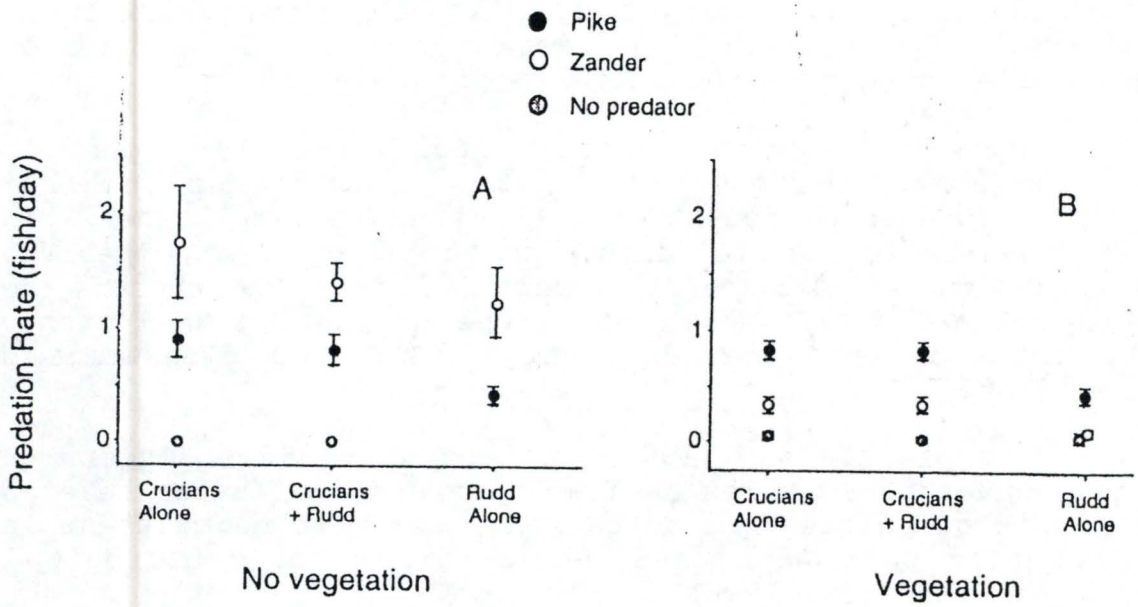


Fig.I.5 : Nombre de carassin, de rotengle et des deux espèces disparues par jour en présence de brochet, de sandre ou en leur absence. Le graphique A montre les résultats d'une expérience obtenus pour un traitement sans végétation et le graphique B ceux obtenus pour un traitement avec végétation (Greenberg et al., 1995).

2.4.2. Prédation

La prédation joue un rôle significatif dans la régulation des effectifs tant de la population de proies que celle de prédateurs (Ramade, 1993). Il existe plusieurs types de prédateurs. Le brochet (*Esox lucius L.*) et le sandre (*Stizostedion lucioperca L.*) sont deux espèces piscivores fondamentalement différentes. Chez le brochet, le taux de prédation est beaucoup plus élevé que chez le sandre en présence de végétation alors que le sandre a un taux de prédation plus élevé en absence de végétation (fig.I.5). Ceci provient des modes de captures différents utilisés par les deux espèces (Greenberg et al., 1995). On constate donc l'importance de l'habitat pour les prédateurs.

La prédation peut être fortement influencée par l'environnement. Des études expérimentales ont montré que l'efficacité d'alimentation des poissons est habituellement réduite dans les habitats complexes. La relation entre l'efficacité de nourrissage et la complexité structurelle peut être spécifique pour une combinaison donnée de proies et de prédateurs (Winfield, 1985, in Tatrai et Herzig, 1994).

La densité de végétation et la faible luminosité dans un habitat sont à l'avantage des proies par rapport aux prédateurs.

Pour les poissons qui se nourrissent de plancton à vue, la turbidité peut aussi nuire à la recherche des proies (Kortschal et al., 1991 in Tatrai et Herzig, 1994).

Il existe d'autres raisons pour expliquer les variations de prédation. Quand le poisson estime qu'il est préférable de changer d'habitat de nutrition, un processus d'apprentissage s'implique probablement (Werner et al., 1983, in Naesje, 1991). Werner et Hall (1988, in Naesje, 1991) citant Ehlinger (1986, in Naesje, 1991) maintiennent que lorsque le *Lepomis macrochirus* se nourrit d'une proie dans un habitat et qu'elle change d'habitat pour se nourrir d'une autre proie, elle subit une réduction proche de près de 50% de son taux de capture.

Le poisson a besoin de temps pour apprendre à capturer la nourriture disponible et s'accommoder à la nouvelle situation. Pour *Lepomis macrochirus*, Werner et al. (1989, in Naesje, 1991) indiquent que le temps de décalage entre le changement d'habitat et l'augmentation de capture de nourriture est d'environ une semaine (Naesje, 1991). L'environnement est donc un facteur important pour la prédation. Chez les larves, les changements ontogéniques vont permettre une amélioration continue de cette activité. Les petits poissons rencontreront et captureront moins de proies par unité de temps de nourrissage que les plus grands poissons. Ceci s'explique par l'augmentation de l'habilité de recherche et de manipulation des proies avec l'augmentation de taille du poisson (Naesje, 1991).

2.4.3. Régime alimentaire

Les poissons montrent une plasticité remarquable dans leur comportement alimentaire et leur distribution parmi les habitats qui leur sont disponibles (Townsend et Winflied, 1988, in Tatrai et Herzig, 1994). Des études expérimentales ont montré que l'efficacité de nourrissage est habituellement réduite dans les habitats complexes (Tatrai et Herzig, 1994). Les facteurs alimentaires font partie des variables qui influencent l'utilisation et le changement d'habitat.

Pour trouver une nourriture adéquate, les poissons (gardon, perche,...) changent donc souvent de microhabitats. Dans les lacs et notamment dans le lac eutrophe d'Aydat (France), ils se déplacent pendant une grande partie de l'année, dans la zone littorale qui leur offre une nourriture abondante. En hiver, lorsque le métabolisme est lent et que la nourriture est rare, l'alimentation est réduite. Le sédiment associé à quelques macroinvertébrés constitue l'essentiel de la consommation. Les macrophytes et insectes sont majoritairement consommés aux printemps et en été. Le plancton est seulement consommé lorsque les autres aliments sont rares. A la fin de l'été, la zone littorale devient défavorable, l'émergence des insectes prend place et la macrofaune est rare. Ceci a comme conséquence le déplacement des poissons vers la zone pélagique où ils se nourrissent de phytoplancton. En automne, avec la régression des gonades, l'activité de nourrissage des poissons augmente encore et un large spectre d'alimentation est utilisé (Jamet et Amblard, 1994).

Il y a également une sélection active de microhabitats chez les larves pour maximiser le taux de croissance, la prise de nourriture et l'efficacité métabolique et pour minimiser le taux de mortalité. La prise de nourriture par les larves va varier au cours de leur développement en fonction de leur taille et de leurs préférences spécifiques.

Dans la rivière Great Ouse en Angleterre, on observe que lors des premiers stades larvaires, toutes les espèces se nourrissent préférentiellement de rotifères et de diatomées pélagiques. Ce sont de petits organismes limités par leur habilité à la nage (Lightfoot et Jones, 1979, in Garner, 1996). Leur sélection par les larves s'explique parce qu'elles sont incapables d'attraper et de manipuler de plus grosses proies (Mark et al., 1987, 1989, in Garner, 1996).

Durant les derniers stades larvaires ainsi qu'au début du juvénile, les poissons vont acquérir de nouveaux attributs morphologiques. Ceux-ci leur permettront d'étendre leur habitat ainsi que de trouver une nouvelle nourriture plus apte à leurs besoins c'est-à-dire, dans cette rivière, des cladocères et des larves de chironomidae qu'ils trouveront dans les microhabitats riches en macrophytes. La période juvénile marque le début de la spécialisation des proies. Ceci résulte sans doute de la divergence du développement morphologique et comportemental des

poissons (Balon, 1985, in Garner, 1996). Chaque espèce se déplacera progressivement vers les microhabitats qui leur offriront l'alimentation la plus adaptée mais les proies sélectionnées tendent à être associées à la zone marginale des macrophytes : le gardon se nourrit essentiellement de périphyton, la brème de cladocères, la vandoise de diptères et le goujon de copépodes (Garner, 1996).

2.4.4. Morphologie

La morphologie du poisson est régulièrement interprétée comme un ensemble d'attributs physiques liés à l'utilisation de l'habitat et aux ressources de nourriture (Wood et Bain, 1995). La relation entre l'habitat et la morphologie du poisson se marque tout d'abord au niveau spécifique. Un poisson rhéophile est profilé, hydrodynamique pour minimiser les pertes d'énergie face à la vitesse du courant, contrairement au poisson limnophile qui ne doit pas lutter contre ce courant.

De même, des variations morphologiques entre les espèces différentes apparaissent selon des gradients qui sont similaires aux gradients de l'utilisation de l'habitat. Ceci permet de penser que, dans une même famille, les espèces nettement séparées quant à l'utilisation des microhabitats sont morphologiquement différentes, tandis que les espèces qui utilisent des microhabitats similaires présentent des ressemblances morphologiques. Les profils de variation morphologique correspondent aux propriétés de l'habitat dont disposent les espèces de poisson (Wood et Bain, 1995).

Il existe aussi des différences morphologiques intraspécifiques parmi les populations séparées chez de nombreuses espèces de poisson. Beaucoup d'auteurs ont noté, qu'au sein d'une même espèce, les caractéristiques morphologiques sont sensibles aux conditions locales de l'habitat. Par exemple, Riddell et Leggett (1981, in Wood et Bain, 1995) avancent que les différences morphologiques des juvéniles de saumon atlantique (*Salmo salar*) sont des réponses adaptatives aux conditions de flux à long terme (Wood et Bain, 1995).

La morphologie peut également jouer un rôle important dans l'utilisation des microhabitats lors de l'ontogenèse. Ce point sera abordé dans un paragraphe ultérieur.

3. IMPORTANCE DE L'HABITAT

3.1. Facteurs alimentaires et croissance

L'habitat est important pour chaque espèce car il permet de trouver une alimentation adéquate et donc favorise la croissance des poissons. L'association entre le type de proie et l'habitat qui existe pour beaucoup de groupe d'animaux aquatiques (eaux ouvertes-zooplancton, végétation-insectes, etc.) permet de déterminer l'habitat utilisé par les poissons pour leur alimentation grâce à l'analyse du tube digestif (Mittelbach,1981). La sélection de nourriture chez les poissons est basée sur la maximisation de leur gain énergétique et de leur croissance potentielle.

Les changements d'habitat sont relativement profitables. Par exemple, en utilisant le zooplancton des eaux ouvertes lorsque l'habitat de végétation a diminué de valeur, les poissons sont capables de maintenir un haut niveau de prise d'énergie. Une fois un changement d'habitat effectué, on remarque une augmentation de l'activité de nourrissage due à une amélioration de l'utilisation de l'habitat.

La situation est différente pour les larves et juvéniles. L'habitat utilisé peut être compromis par une augmentation du risque de prédation, surtout dans les environnements ouverts. Ils sont forcés de faire la balance entre leur gain énergétique fourni par l'habitat et le risque de prédation (Mittelbach, 1981).

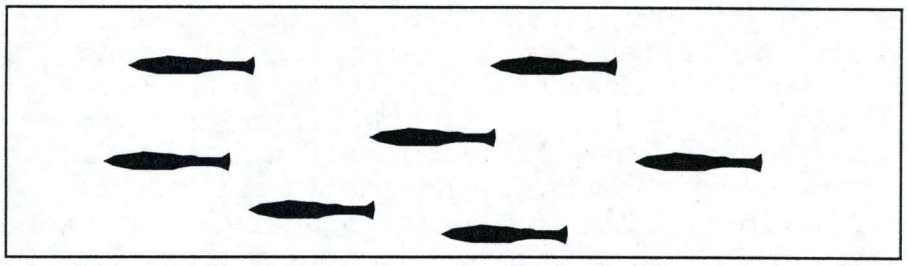
Le taux de croissance est fortement influencé par la complexité structurale de l'habitat. En fait, l'efficacité de nourrissage d'un poisson benthivore comme la perche est inversement proportionnelle à cette complexité (Diehl, 1993). Ceci n'est pas pour autant défavorable.

Une étude a été menée sur l'impact de la complexité structurale des habitats sur l'interaction entre un prédateur général (la perche) et des macroinvertébrés benthiques assemblés dans un étang d'eau douce. Il en ressort que la biomasse des macroinvertébrés diminue avec le temps en présence de perche et est toujours plus élevée en présence qu'en absence de végétation. L'augmentation en masse des perches est positivement corrélée à l'abondance des macroinvertébrés et négativement corrélée à la densité de perche et à la densité de végétation.

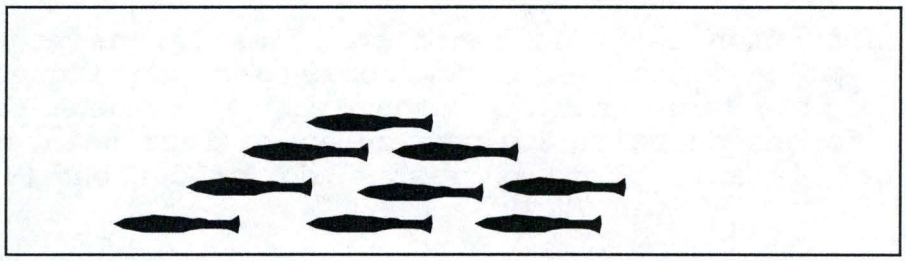
En l'absence de végétation, on observe que la proportion de zooplancton ingérée par la perche augmente et que le taux de croissance de la perche diminue avec le temps. Ceci s'explique par le fait que la perche est apparemment capable de fouiller plus efficacement le sédiment mais que cette efficacité va réduire la disponibilité des macroinvertébrés jusqu'à un point

Vélocité du courant:

Faible
(0 - 10 cm/s)



Moyenne
(15 - 25 cm/s)



Rapide
(25 - 40 cm/s)

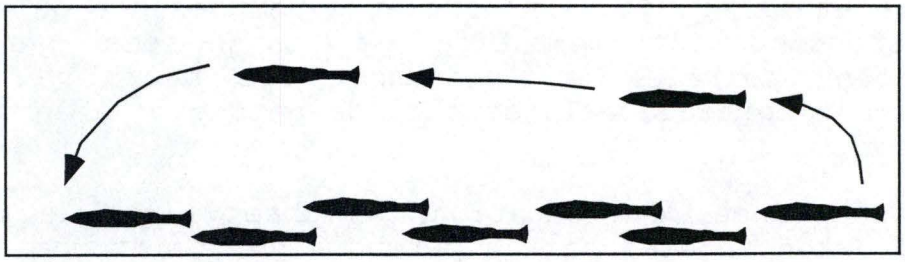


Figure I.6: Evolution du comportement de nage des larves 0+ de sofie en fonction de la vitesse de courant (d'après Gozlan *et al.*, 1998).

tel que la perche sera forcée de consommer du zooplancton, moins rentable pour la croissance. Dans les zones pourvues de végétation, la proportion de zooplancton dans la nourriture est moins élevée et le taux de croissance de la perche est constant dans le temps. Dans les habitats avec végétation, l'efficacité du nourrissage des perches est réduite. Ceci permet d'empêcher la surexploitation des macroinvertébrés. Les perches auront alors une alimentation moyenne mais relativement constante en macroinvertébrés (Diehl, 1993).

Le taux de croissance peut être aussi influencé par d'autres facteurs. Ainsi, une modification rapide de l'habitat (pollution, inondation) peut entraîner une nourriture inadéquate et donner des tailles corporelles inférieures à la moyenne et donc un taux de développement plus faible (Copp, 1990).

3.2. Modifications comportementales

L'habitat peut être d'une importance telle que les poissons adoptent certains comportements. Ceux-ci sont nombreux, en voici quelques exemples.

Dans les rivières où le recouvrement des habitats des poissons est important, la séparation verticale peut représenter une part importante de la variabilité des microhabitats. La ségrégation verticale des espèces est largement considérée comme un processus interactif facilitant la coexistence dans les cours d'eau (Gorman, 1988, in Watkins et al., 1997).

Dans le canal Marshfeld (canal annexe du Danube, Autriche), les alevins 0+ se trouvent principalement dans les zones à courant calme, de faible profondeur, le long des zones ripariennes avec végétation (branches pendantes, végétation semi-aquatique). Une ségrégation significative entre les espèces rhéophiles trouvées à une profondeur moyenne de 11,3 cm et les espèces eurytopiques trouvées à une profondeur moyenne de 24,8 cm a été observée (Unfer et al., 1998).

Chez les alevins de sofie (*Chondrostoma toxostoma*), on a observé un comportement natatoire qui évolue en fonction de la vitesse du courant : à faible vitesse (0-10 cm/s) les alevins sont dispersés en pleine eau ; à vitesse moyenne (15-25 cm/s), ils se rassemblent en bancs vers le fond de l'eau ; à vitesse élevée (25-40 cm/s), ils se trouvent sur le fond et adoptent une stratégie de nage (fig.I.6) (Gozlan et al., 1998).

En absence de végétation, le carassin qui est moins rapide que le rotengle peut s'intégrer dans les bancs de ce dernier pour augmenter sa vitesse de nage et ainsi pour mieux lutter contre la prédation (Greenberg et al., 1995).

3.3. Protection contre la prédation

Il a déjà été expliqué plus haut que plus la complexité structurale d'un habitat est élevée, plus les prédateurs éprouvent des difficultés à attraper leurs proies à cause de l'existence d'un grand nombre d'abris. Ces abris sont en général occupés par des larves et juvéniles et sont ensuite abandonnés lorsque le poisson grandit.

Dans le lac Mjosa (Norvège), les corégones lavaret (*Coregonus lavaretus*) de taille moyenne (25-35 cm) se déplacent vers la zone pélagique pendant l'été et l'automne tandis que les plus petits restent dans la zone épibenthique plus protégée. La zone pélagique est en effet moins structurée et favorise donc la prédation (Stephens et Krebs, 1986, in Naesje et al., 1991). Mais la différence de régime alimentaire peut aussi expliquer le fait que les petits corégones lavaret ne migrent pas, leur alimentation étant différente de celle des adultes.

On a observé, dans le lac Lawrence (Michigan, U.S.A.), que les ressources dans la végétation sont en réalité relativement réduites par rapport aux autres habitats et que les espèces confinées dans la végétation par de la prédation sont en compétition (Mittelbach, 1981). Cette étude a démontré que les petits *Lepomis macrochirus* peuvent souvent augmenter leur prise d'énergie en se nourrissant en dehors de la végétation. Aussi, des juvéniles de plusieurs espèces de poissons ont été observés en mouvement de la végétation vers des aires plus ouvertes à l'aube et au crépuscule (Wilsmann, 1979, in Mittelbach, 1981) lorsque l'intensité lumineuse est la plus faible et donc censée réduire le risque de prédation (Mittelbach, 1981).

De même, Person (1991, in Rossier et al., 1996) a montré qu'en présence de prédateurs (grandes perches), les jeunes perches et gardons quittent le couvert végétal moins fréquemment qu'en leur absence.

L'importance des macrophytes comme habitat semble diminuer progressivement avec l'augmentation de la taille du poisson. Werners et al. (1977, in Rossier, 1996) supposent que les alevins de *Lepomis macrochirus* sont limités au lit de macrophytes jusqu'à ce qu'ils atteignent une taille suffisante pour éviter la prédation. De la même façon, la distribution du gardon montre un changement de la végétation vers les eaux ouvertes lorsque la taille du poisson augmente (Rossier, 1996). Le fait de quitter la zone littorale où les habitats sont de structures complexes s'explique par la meilleure utilisation des ressources dans les habitats moins complexes comme la zone pélagique. Mais d'autres auteurs expliquent cette migration différemment. La cause de cette migration vers la zone limnétique serait une façon d'échapper à la forte pression de prédation dans la zone littorale. Les perches nouvellement écloses seraient trop mauvaises nageuses et seraient des proies

faciles pour de nombreuses espèces de poissons inféodées aux zones littorales (Witheside et al., 1983, in Witheside et al., 1985). Les jeunes perches peuvent mieux échapper à leurs prédateurs en se déplaçant vers la zone limnétique où la pression de prédation est fortement réduite (Helfman, 1979, in Witheside et al., 1985).

4. VARIATIONS TEMPORELLES D'HABITAT

4.1. Changement de microhabitat diurne-nocturne

4.1.1. Aire de nutrition

L'aire de nutrition occupée le jour par les poissons diurnes possède des centres où les poissons sont plus actifs. Chez le barbeau (*Barbus barbus*), le choix de ces centres peut être assimilé à une forme de thermorégulation spatiale. Il existe une situation conflictuelle entre l'abondance ou la disponibilité des proies et la température préférée (Baras, 1992).

Chez d'autres poissons, comme la tanche (*Tinca tinca*), on observe une plus grande activité la nuit. Les tanches sont des poissons omnivores et possèdent une aire de nutrition très vaste contrairement à leurs aires de repos confinées à la zone littorale (Perrow et al., 1996).

4.1.2. Aire de repos

Les gîtes nocturnes sont situés au sein ou en périphérie des aires de nutrition, et toujours à proximité des centres d'activités occupés au cours de la phase active précédente ou suivante. Ils sont plus variables que les gîtes diurnes.

L'existence des gîtes nocturnes distincts des gîtes diurnes de même que leur instabilité apparente peuvent être interprétées sous un angle bioénergétique. Le choix du gîte dépend de la recherche d'un abri, de la protection contre la prédation mais aussi en rivière, de la recherche d'une faible vitesse de courant pour permettre de minimiser les dépenses d'énergie consenties. Un gîte nocturne s'avère d'autant plus valable qu'il est situé aussi proche que possible d'une aire de nutrition. Cela permet de minimiser les dépenses énergétiques investies dans les trajets.

Chez le barbeau, on remarque une tendance à occuper un gîte nocturne aussi proche que possible du centre d'activités qu'il a exploité au cours de la phase crépusculaire et/ou du centre qu'il exploitera au cours de la phase d'activités aurorales à venir (Baras, 1992).

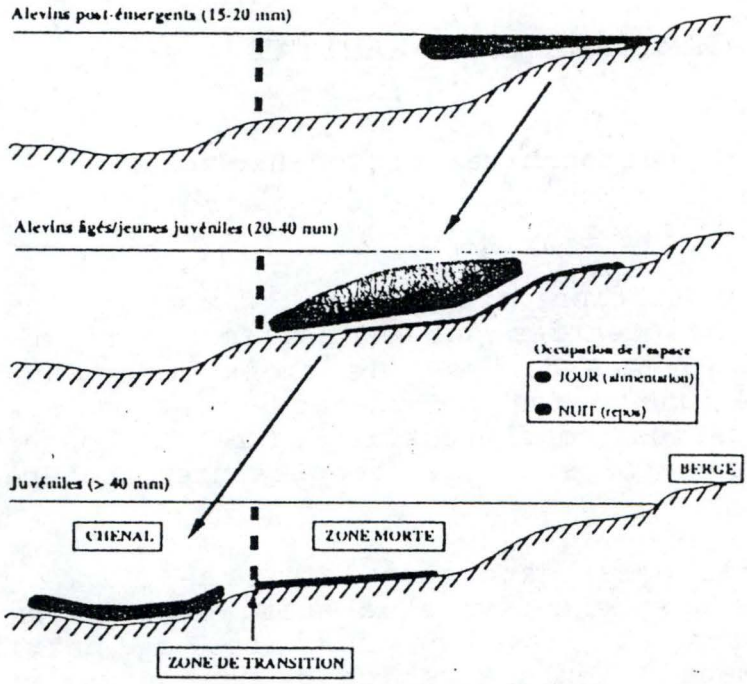


Fig.I.7 : Dynamique de l'utilisation de l'habitat par les jeunes stades d'ombre. Les différents compartiments de l'habitat utilisés de jour et de nuit sont représentés de manière schématique par des surfaces grisées ou noires, respectivement. Les flèches montrent la tendance des ombrets à glisser vers le chenal en grandissant (Sempeski et Gaudin, 1995).

4.1.3. Migration journalière

De nombreuses espèces de poissons se trouvent en plus grand nombre dans les aires littorales durant la nuit que durant le jour. De telles migrations vers les berges, aussi bien en rivière qu'en lac, sont probablement effectuées pour trouver des refuges contre la prédation et/ou pour l'alimentation, ceci dépendant des conditions locales (Copp et Jurajda, 1993). Dans la rivière Morava (République Tchèque), le nombre de poissons diminue significativement le long des grosses pierres escarpées lorsque l'intensité lumineuse diminue. Par contre le long des bancs de sable peu profonds, les effectifs de toutes les espèces de poissons augmentent pendant la nuit. Cette migration nocturne s'effectue pour éviter les poissons piscivores dont le nombre augmente la nuit le long des grosses pierres escarpées (Copp et Jurajda, 1993).

Chez les poissons nocturnes, des mêmes migrations inverses de celles des poissons diurnes sont observées. Les tanches sont généralement actives seulement la nuit et elles se nourrissent de proies benthiques. Le jour, elles manifestent une forte association pour les berges avec des plantes vasculaires émergentes dans lesquelles elles peuvent s'enfoncer profondément (Perrow et al., 1996).

4.1.4. Migration chez les larves

Comme chez les poissons adultes, on observe chez les larves et juvéniles des migrations journalières qui ont les mêmes objectifs, c'est-à-dire s'alimenter le jour, se protéger et minimiser les dépenses énergétiques la nuit.

Un rythme nycthéméral d'utilisation de l'habitat a été mis en évidence chez les jeunes stades d'ombre. Scott (1985, in Sempeski et Gaudin, 1995) démontre ainsi que l'activité alimentaire a lieu principalement le jour, et que son intensité est maximale à l'aube et au crépuscule et minimale au milieu de la nuit. Cette évolution nycthémérale de l'activité alimentaire s'accompagne de déplacements journaliers entre les habitats d'alimentation et de repos (fig.I.7). A la tombée de la nuit, on observe un mouvement transversal depuis les zones d'alimentation des alevins (la zone morte) et des juvéniles (zone de transition entre zone morte et chenal ou chenal proprement dit) vers les zones de repos près des berges où l'eau est calme et très peu profonde. Les individus sont alors observés inactifs, posés sur le fond, d'autant plus près de la berge et dans de faibles profondeurs qu'ils sont de petite taille. Ils limitent ainsi les dépenses énergétiques liées à la nage tout en se protégeant (surtout les plus petits récemment émergés*) des prédateurs potentiels (Sempeski et Gaudin, 1995).

*L'émergence correspond, chez les salmonidés, à un moment de transition entre le stade embryonnaire et le stade larvaire. Après l'éclosion, les embryons (d'ombre par exemple), qui étaient enfouis dans les frayères sous plusieurs cm de graviers

dans les zones de radier au courant vif, sortent de ces graviers sous forme de larves pour se disperser le long des berges des cours d'eau.

4.2. Variations saisonnières

Les changements d'habitats saisonniers des poissons proviennent de changements de conditions environnementales. Le choix de l'habitat est considéré comme étant une balance entre la rentabilité et les risques de l'environnement (Stephens et Krebs, 1986, in Naesje et al., 1991). Les poissons se déplacent d'une parcelle de nourriture à une autre pour maximiser leurs gains énergétiques (Charnov, 1976, in Naesje et al., 1991) et ils peuvent évaluer les profits et les coûts des différents habitats (Werner et Hall, 1988, in Naesje et al.,1991). Le comportement de migration des poissons peut être modifié par le processus d'apprentissage sur la qualité des aires de nutrition (Werner et Hall, 1988, in Naesje et al., 1991), par le risque de prédation (Holbrook et Schmitt, 1988, in Naesje et al., 1991) et par la présence de compétiteurs (Pitcher et al., 1982, in Naesje et al., 1991). En fonction de ces facteurs, les poissons choisiront à travers les saisons, les habitats qui leur conviendront le mieux.

Dans les lacs tempérés du Nord, l'abondance des proies fluctue avec les saisons, ce qui constitue un facteur important influençant les changements temporels d'habitat des poissons.

Dans beaucoup de lacs, le corégone lavaret (*Coregonus lavaretus*) peut changer d'habitat durant les saisons (Svärdson, 1976, in Naesje et al., 1991). Les lavarets de 25 à 35 cm de long se déplacent de la zone épibenthique à la zone pélagique en été et retournent dans la zone épibenthique en automne. Les groupes de longueurs différentes restent dans la zone épibenthique (les plus petits pour se protéger des prédateurs, les plus grands pour une nourriture plus adéquate). Pendant l'été et à l'automne, un décalage de temps a été observé entre les variations d'abondance du zooplancton et les changements d'habitat du lavaret. Le poisson s'est déplacé dans l'habitat le plus propice plusieurs jours après que la nourriture vint à manquer, dénotant un élément d'apprentissage dans le choix de l'habitat (Naesje et al., 1991).

Dans les rivières, les migrations catadromes effectuées par les anguilles européennes (*Anguilla anguilla*) et les migrations anadromes des saumons (*Salmo salar*) sont des exemples très connus.

4.3. Habitat de frai

Il est rare qu'une espèce de poisson se nourrisse et se reproduise dans le même type d'habitat. Le maintien des populations piscicoles, en rivière, implique des déplacements soit longitudinaux soit transversaux, parfois même les deux, ce

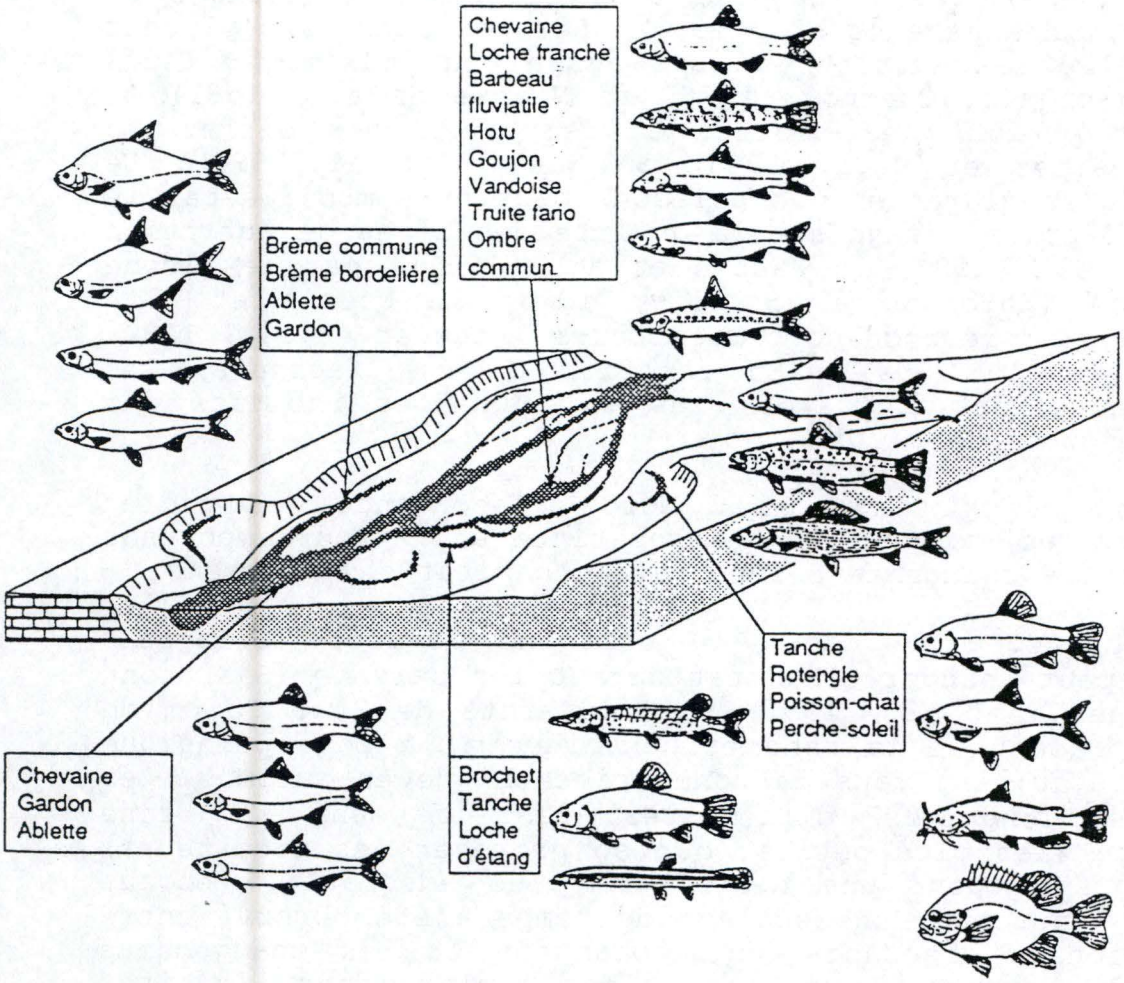


Fig.I.8 : Exemples d'utilisation de différentes unités fonctionnelles de l'hydrosystème comme sites de reproduction (schéma basé sur les résultats des études du Haut-Rhône français) (Roux et Copp, 1993).

qui exige une libre circulation entre les différents milieux de l'hydrosystème fluvial pour permettre ces migrations trophiques et reproductrices. La survie des poissons dans le système fluvial dépend donc, d'une part de la continuité de l'axe fluvial, d'autre part des connexions entre le chenal principal et l'ensemble des annexes aquatiques de la plaine alluviale.

La répartition des larves et des juvéniles entre les différentes unités fonctionnelles de l'hydrosystème rhodanien met clairement en évidence le rôle fondamental des connexions entre les eaux courantes du chenal principal et les milieux annexes à eaux plus calmes, voire stagnantes ou temporaires (Penaz et al., 1991, in Roux et Copp, 1993). Dans les chenaux lotiques, les rives du cours principal et les chenaux tressés, la reproduction piscicole est généralement limitée aux espèces lithophiles, c'est-à-dire aux espèces qui déposent leurs œufs sur fond caillouteux, comme le barbeau, la *vandoise (Leuciscus leuciscus L.)*, le spirlin. Le passage du domaine lotique au semi-lotique révèle un changement progressif dans la composition spécifique des peuplements, résultant non seulement des variations spatiales mais aussi des variations temporelles de régime hydrologique. Ces variations hydrologiques permettent la colonisation du chenal par quelques végétaux aquatiques. Ainsi dans les bras secondaires connectés de façon permanente au cours principal, à la reproduction printanière des espèces rhéophiles succède en été celle des espèces semi-rhéophiles, telles la brème (*Abramis brama L.*), la brème bordelière et l'ablette, qui utilisent comme frayère aussi bien la végétation aquatique que le substrat (espèces phyto-lithophiles). Il en résulte donc une diversité spécifique élevée, la variabilité hydrologique saisonnière permettant successivement aux espèces rhéophiles, puis semi-rhéophiles et enfin limnophiles (en général, lithophiles, phyto-lithophiles et phytophiles, respectivement) de trouver des conditions favorables pour frayer. L'atterrissement progressif à l'extrémité amont des anciens chenaux secondaires tressés conduit à l'arrivée des espèces limnophiles tels la tanche et le rotengle (*Scardinius erythrophtalmus L.*) (phytophiles). Lors des inondations, montées régulières des eaux, les chenaux abandonnés du type tressé peuvent être le lieu de reproduction de certaines espèces qui s'avèrent capables d'exploiter ce type d'épisodes hydrologiques, brochet, tanche ou brème par exemple.

Lorsque les anciens chenaux sont de type anastomosé ou méandriforme, plus larges, plus profonds, à vitesse de courant plus faible, ils constituent des zones de reproduction pour les poissons limnophiles comprenant à la fois des espèces phyto-lithophiles et phytophiles. Lorsque de tels chenaux deviennent isolés et envahis par la végétation aquatique, seules les espèces phytophiles peuvent alors s'y reproduire, le rotengle étant l'espèce la plus caractéristique des anciens méandres.

La diversité spécifique des peuplements décroît en relation avec la réduction progressive des communications entre

les annexes aquatiques et le chenal principal (fig.I.8.) (Roux et Copp, 1993).

Il existe également des sites propices à la reproduction dans les milieux lacustres. Les perches et gardons du lac de Genève (Suisse) passent l'hiver dans les eaux plus profondes et migrent vers la zone littorale au printemps pour la période de reproduction (Lang, 1987, in Rossier et al., 1996). Cette migration permet également aux gardons de se nourrir pendant l'été de macroinvertébrés et de macrophytes (Rossier et al., 1996).

5. CHANGEMENT DE MICROHABITAT LORS DE L'ONTOGENESE

Le modèle de l'histoire de la vie des poissons propose un système hiérarchique d'intervalles constitué par quatre ou cinq périodes variant selon les espèces : embryon, larve, juvénile, adulte et sénescent (Balon, 1990, in Copp et Kovac, 1996). Les seuils qui séparent ces périodes sont relativement bien distincts. Pour l'instant, c'est la vision de Balon qui est la mieux acceptée à ce sujet.

Le seuil entre la période embryonnaire et la période larvaire est caractérisé par le début de l'utilisation de la nourriture exogène et est habituellement accompagné par des changements de croissance allométrique*.

La transition vers le stade juvénile est décrite comme étant une métamorphose du poisson qui subit un développement direct. Cette métamorphose est un seuil, un pas ou parfois un intervalle plus long. La période juvénile commence au moment où les structures larvaires ne se développent plus et que les structures adultes sont apparues (Balon, 1990, in Copp et Kovac, 1996). Les juvéniles sont identiques à de petits adultes.

La transition juvénile-adulte est aussi bien détaillée. Elle est caractérisée par la maturation sexuelle et chez beaucoup d'espèces par des migrations reproductrices (Copp et Kovac, 1996).

* La croissance allométrique correspond à une croissance ou à un développement plus rapide d'une partie du corps par rapport à une autre .

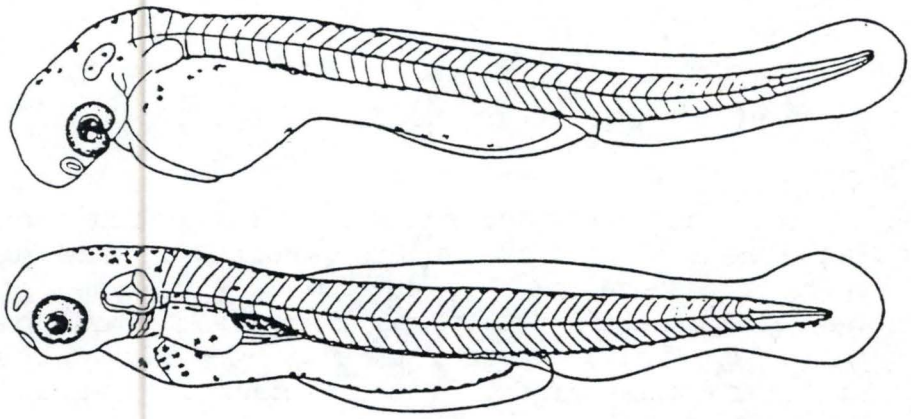


Fig. 1/1: developmental stage A (l = 6.1 mm).

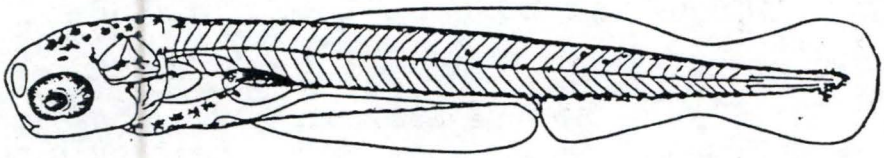


Fig. 1/2: developmental stage B (l = 6.0 mm).

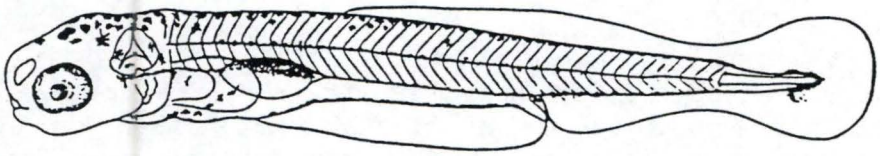


Fig. 1/3: developmental stage C_1 (l = 6.5 mm).

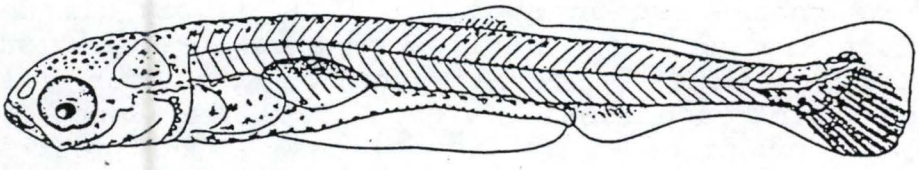


Fig. 1/4: developmental stage C_2 (l = 9.7 mm).

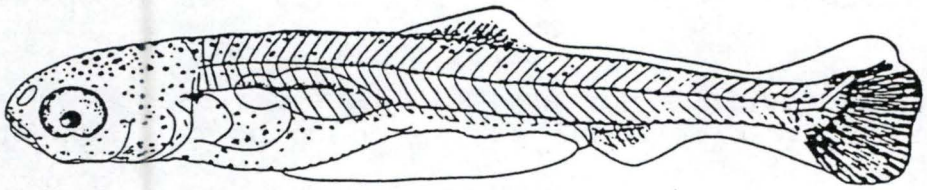


Fig. 1/5: developmental stage D_1 (l = 11 mm).

Fig.I.9 : Décomposition des stades précoces de développement du gardon, *Rutilus rutilus* (Hammer, 1985).

5.1. Description des différents stades larvaires des espèces étudiées

5.1.1. Le gardon

La décomposition des stades fut réalisée par Vasnetsov (1953, in Copp, 1990a) et Sewerson (1960, in Hammer, 1985). Un résumé nous est présenté par Hammer (1985) et Copp (1990a). (fig.I.9)

*Eclosion ou stade A
- Taille : 5 à 5,5 mm.
- Coloration : transparente.
- Nutrition : endogène (vitellus).
- Nageoires : ébauche des pectorales ; médiane continue à la partie postérieure.

*Stade larvaire L1 ou B
- Taille : + ou - 6mm.
- Nutrition : mixte : toujours le vitellus mais déjà, établissement d'une nutrition exogène sur le phytoplancton.
- Nageoires : ébauche vague des nageoires dorsale, anale, caudale.
- Divers : développement incomplet des mâchoires ; remplissage progressif de la vessie natatoire ; amélioration petit à petit de la vision ; différenciation graduelle des opercules.

*Stade larvaire L2 ou C1
- Taille : 6,2 à 8,6 mm.
- Nutrition : résorption complète du sac vitellin et recherche du phytoplancton.
- Nageoires : différenciation.
- Divers : ossification des vertèbres ; bouche terminale et forme ; augmentation de la taille de la vessie natatoire.

*Stade larvaire L3 ou C2
- Taille : 8,0 à 8,6 mm.
- Nutrition : phytoplancton.
- Nageoires : formation du mésenchyme "lepidotrichia" dans la dorsale et l'anale ; la différenciation continue.

*Stade larvaire L4 ou D1
- Taille : 9,4 à 14,6 mm.
- Nutrition : passe progressivement au zooplancton mobile.
- Nageoires : début de l'ossification de la caudale ; apparition des rayons dans la dorsale et l'anale, ainsi que de manière rudimentaire dans les pelviennes.
- Divers : la chambre antérieure de la vessie natatoire se remplit ; la vision continue à se développer.

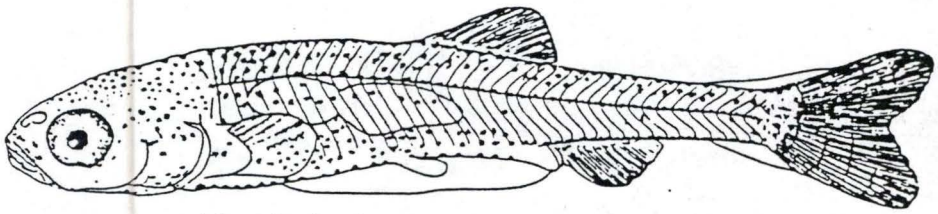


Fig. 1/6: developmental stage D_2 (1 = 11.5 mm).

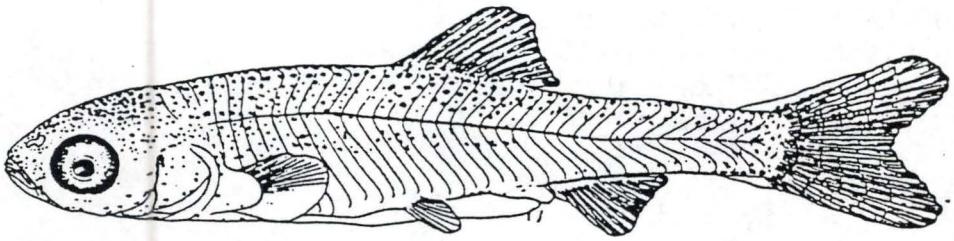


Fig. 1/7: developmental stage E (1 = 14 mm).

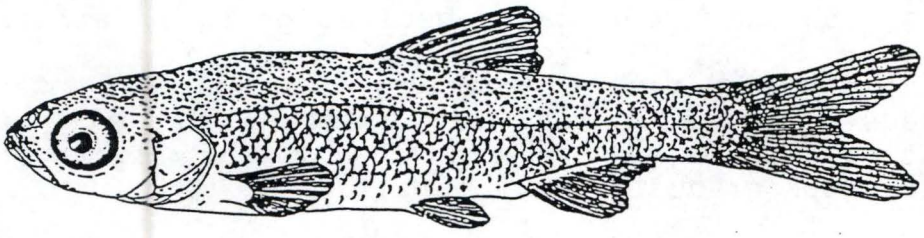


Fig. 1/8: developmental stage F (1 = 18 mm).

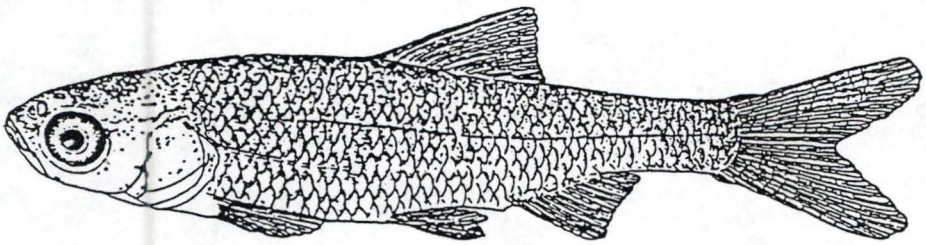


Fig. 1/9: developmental stage G (1 = 24 mm).

Fig.I.9 : Décomposition des stades précoces de développement du gardon, *Rutilus rutilus* (Hammer, 1985).

*Stade larvaire L5 ou D2
- Taille : de 11,7 à 12,2 mm.
- Nutrition : zooplancton mobile et algues unicellulaires.
- Nageoires : la caudale passe d'une forme trilobée à une forme homocerque, ossification des rayons de la dorsale et de l'anale, formation des rayons dans les pelviennes et les pectorales.

*Stade larvaire L6 ou E
- Taille : 11,7 à 24,8 mm.
- Nutrition : zooplancton.
- Nageoires : ossification des nageoires pelviennes.
- Divers : les segments musculaires se différencient en zigzag.

*Période juvénile : stades F et G
- Taille : 25 à 30 mm (à partir de 70 jours environ).
- Nageoires : différenciation et ossification complète.
- Divers : différenciation de l'orifice nasal et ossification des premières écailles.

5.1.2. La perche (Spanovskaya et Grygorash, 1977, in Mathoux, 1996). (fig.I.10)

*Eclosion et stade 1
- Taille : 5 mm de moyenne (variation de 4,1 à 8 mm selon les auteurs).
- Coloration : transparente.
- Nutrition : endogène, bouche absente.
- Nageoires : médiane continue.
- Divers : tête bien séparée du sac vitellin ; pas d'ouverture branchiale.

*Stade 2
- Taille : entre 5 et 6 mm.
- Nutrition : endogène.
- Nageoires : croissance des pectorales ; individualisation progressive du lobe caudale.
- Divers : déploiement des arcs branchiaux ; apparition de la bouche en position inférieure.

*Stade 3
- Taille : 6 à 7 mm.
- Nutrition : vitellus et début de la nutrition exogène : algues et zooplancton ; le tube intestinal est complètement formé.
- Nageoires : pareil.
- Divers : bouche terminale ; apparition de la vessie natatoire et connexion à l'œsophage.

*Stades 4 à 8
- Taille : 7 à 15-18 mm.
- Nutrition : exogène : zooplancton, larves d'insectes, autres poissons et cannibalisme éventuellement ; apparition des dents dans la bouche.

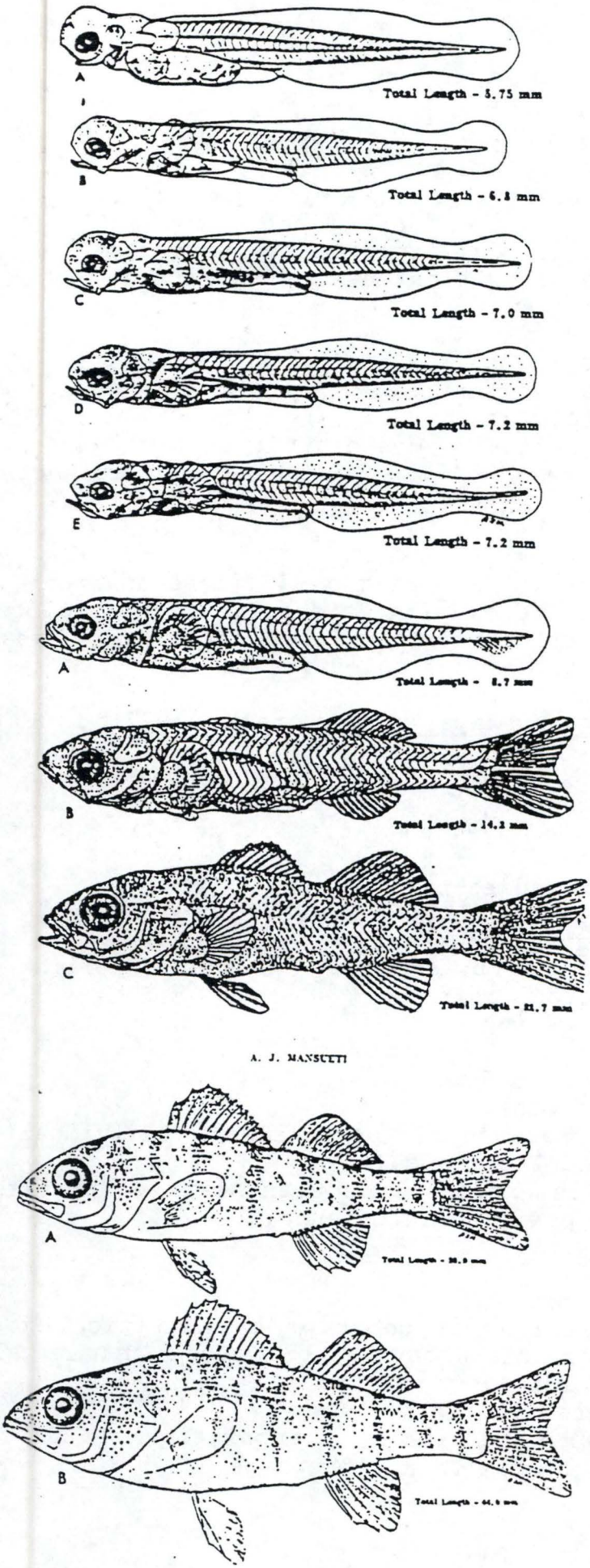


Fig.I.10 : Décomposition des stades précoces de développement de la perche, *Perca flavescens* (Mansueti, 1964, in Grégoire, 1992).

- Nageoires : fin de la différenciation.
- Divers : fin de l'ossification ; développement des organes des sens ; vessie natatoire : remplissage et perte des connexions avec l'œsophage.
- Comportement : nage libre, mobilité importante avec orientation.

*Stades 9 et 10 (juvénile)
- Taille : 18 à 28 mm.
- Divers : le tube digestif s'accroît et forme un grand sac. Après un an, la perche peut atteindre jusqu'à 11 cm.

5.2. Habitat des larves au cours de l'ontogenèse

Chez les poissons, comme chez la plupart des animaux, les jeunes stades représentent une période sensible du cycle vital durant laquelle les risques de mortalité sont particulièrement élevés (Elliott, 1989, in Sempeski et Gaudin, 1995). Ceci provient du fait que ces jeunes stades ont des capacités limitées, sont peu expérimentés et doivent apprendre à connaître et utiliser leur environnement. Ils sont donc particulièrement vulnérables vis-à-vis des pressions externes telles que la compétition, la prédation ou diverses autres perturbations (hydrauliques, physico-chimiques,...). De plus, pendant cette période, leur croissance est élevée et, par conséquent, leurs capacités d'exploitation du milieu, mais aussi leurs besoins internes changent rapidement. Ainsi, un habitat propice à la croissance et à la survie d'un stade de développement donné peut ne plus correspondre aux besoins du stade suivant. C'est pourquoi les premiers mois du cycle vital, de nombreuses espèces de poissons sont caractérisées par l'utilisation successive de plusieurs types d'habitats adaptés aux besoins de chaque stade (Sempeski et Gaudin, 1995).

En fait, les changements ontogéniques durant la croissance du poisson entraînent non seulement une augmentation de taille mais aussi une différenciation et une réorganisation des organes des sens, de l'appareil digestif, des muscles et des branchies (El-Fiky et Wieser, 1988 in Jachner, 1991). Ces changements drastiques influencent le comportement d'alimentation et le régime alimentaire dans les premières semaines et les premiers mois de la vie du poisson (Lurcke, 1986, in Jachner, 1991), menant donc à une série de changements ontogéniques, de régime alimentaire et d'utilisation d'habitat (Werner et Gilliam, 1984, in Jachner,1991).

Durant les premiers stades de développement, les larves sélectionnent peu leur microhabitat à cause de leur capacité de nage réduite. La nutrition et la distribution des larves sont fortement dépendantes des conditions environnementales telles que la vitesse du courant (Mark et al., 1987, in Kurmayer et al., 1996). Au cours du temps, les muscles natatoires et les organes des sens se différencient. Une fois le processus de différenciation terminé, la capacité de nage augmente et les

Tableau I.2 : Résumé de l'analyse X^2 des associations entre les stades de développement du gardon et les variables environnementales. Seules les corrélations significatives sont représentées, HTE (Hight Tendency) représentant les plus fortes, LTE (Low Tendency) les plus faibles. Le nombre d'échantillon contenant un stade donné est indiqué par "f", la fréquence de l'occurrence (Copp, 1990a).

Step	*f*	Variable	Significant association
L2	11	Substrate	HTE over leaf-covered or mud substrata ($P<0{\cdot}02$)
L3	11	Depth	HTE at 0·5–1·0 m, but LTE at > 1·0 m ($P<0{\cdot}01$)
		Current	HTE in lentic waters ($P<0{\cdot}05$)
		Substrate	HTE over sandy silt and gravel colmaté* ($P<0{\cdot}01$)
		Vegetation	HTE in vegetation ($P<0{\cdot}01$)
		Temperature	HTE in cold waters, 0–14·9° C ($P<0{\cdot}02$)
L4	10	Current	HTE in lentic waters ($P<0{\cdot}05$)
		Ligneous debris	HTE in dense branches or roots ($P<0{\cdot}05$)
L5	22	Depth	HTE at 0·5–1·0 m ($P<0{\cdot}01$)
		Current	HTE in lentic waters ($P<0{\cdot}05$)
		Ligneous debris	HTE in dense debris and LTE in absence of debris ($P<0{\cdot}001$)
		Periphyton	HTE over detached peri hyton ($P<0{\cdot}05$)
L6	13	Depth	HTE at 0·2–0·5 m ($P<0{\cdot}01$)
Juvenile	53	Situation	HTE at gentle banks and LTE in the channel ($P<0{\cdot}05$)
		Depth	HTE at <0·2 m and 0·2–0·5 m, LTE at >1·0 m ($P<0{\cdot}001$)
		Current	HTE in lentic waters ($P<0{\cdot}05$)
		Substrate	HTE over silty sand and gravel colmaté*, but LTE over rocks colmaté ($P<0{\cdot}001$)
		Temperature	HTE at 15–16·9° C ($P<0{\cdot}001$)

* 'Colmaté' describes the heavy clayish silt, often washed out of hydroelectric reservoirs, that covers and plugs sediment.

juvéniles de poissons deviennent capables de chercher leurs proies et de sélectionner leurs microhabitats (Kurmayer et al., 1996).

La localisation des larves au cours de l'ontogenèse est assez variable mais de manière générale, au début de l'été, tous les poissons 0+ sont rencontrés en bancs multispécifiques dans les microhabitats d'eau peu profonde, calme et chaude, le long des rives de graviers correspondant aux zones de frayères de la mi-printemps. Ces microhabitats constituent des zones de refuge contre la prédation et la vitesse du courant. Pendant l'été, les espèces limnophiles sélectionnent les microhabitats lentiques caractérisés par la présence de végétaux et de substrats fins (Baras et al., 1995). Les larves les plus âgées évitent les eaux ouvertes et celles de cyprins sont souvent associées aux eaux à haute conductivité (Copp, 1993).

5.2.1. Habitat des gardons 0+

En général, le microhabitat des 0+ de gardons en rivière est défini par des eaux lentiques, peu profondes avec substrats variés (principalement boue, sable et graviers) et souvent en association avec de la végétation ou des branches (Haberlehner, 1988, in Copp, 1990a). Au contraire, pour les populations des lacs, Rheinberger et al. (1987, in Copp, 1990a) ont observé une migration des 0+ de gardons vers les eaux plus profondes quelques semaines après l'éclosion, déplacement que Mark et al.(1989, in Copp, 1990a) réfèrent comme un comportement fixé génétiquement. La pression de prédation et le mouvement des proies sont les deux raisons les plus vraisemblables pour expliquer ces migrations. Enfin, les larves et juvéniles de gardons ont une préférence pour le substrat fin (sable et/ou graviers avec limon) ainsi que pour les zones sans courant (Copp, 1990a).

Les changements de microhabitat qui vont survenir au cours de l'ontogenèse sont des phénomènes assez variables. En effet, ils peuvent être modulés en fonction du type de rivière, des conditions environnementales et de facteurs biologiques tels que la compétition ou la prédation. Voici quelques exemples de ces changements d'habitat (tabl.I.2).

Dans un milieu à tendance lotique du Haut-Rhône, durant les premiers stades de développement des 0+ de gardon, l'exploitation des microhabitats est caractérisée par deux transitions : la première, au stade larvaire L3, lorsque les attributs morphologiques et physiologiques permettent un choix actif du microhabitat ; la seconde, à la fin des stades larvaires et au début de la période juvénile. Avant le stade L3, une légère préférence de microhabitat peut être observée chez les embryons libres de gardon qui savent s'attacher aux branches et aux racines par leurs glandes adhésives et chez les plus jeunes larves (L1-L2) qui possèdent une certaine aptitude à la nage, toutefois limitée.

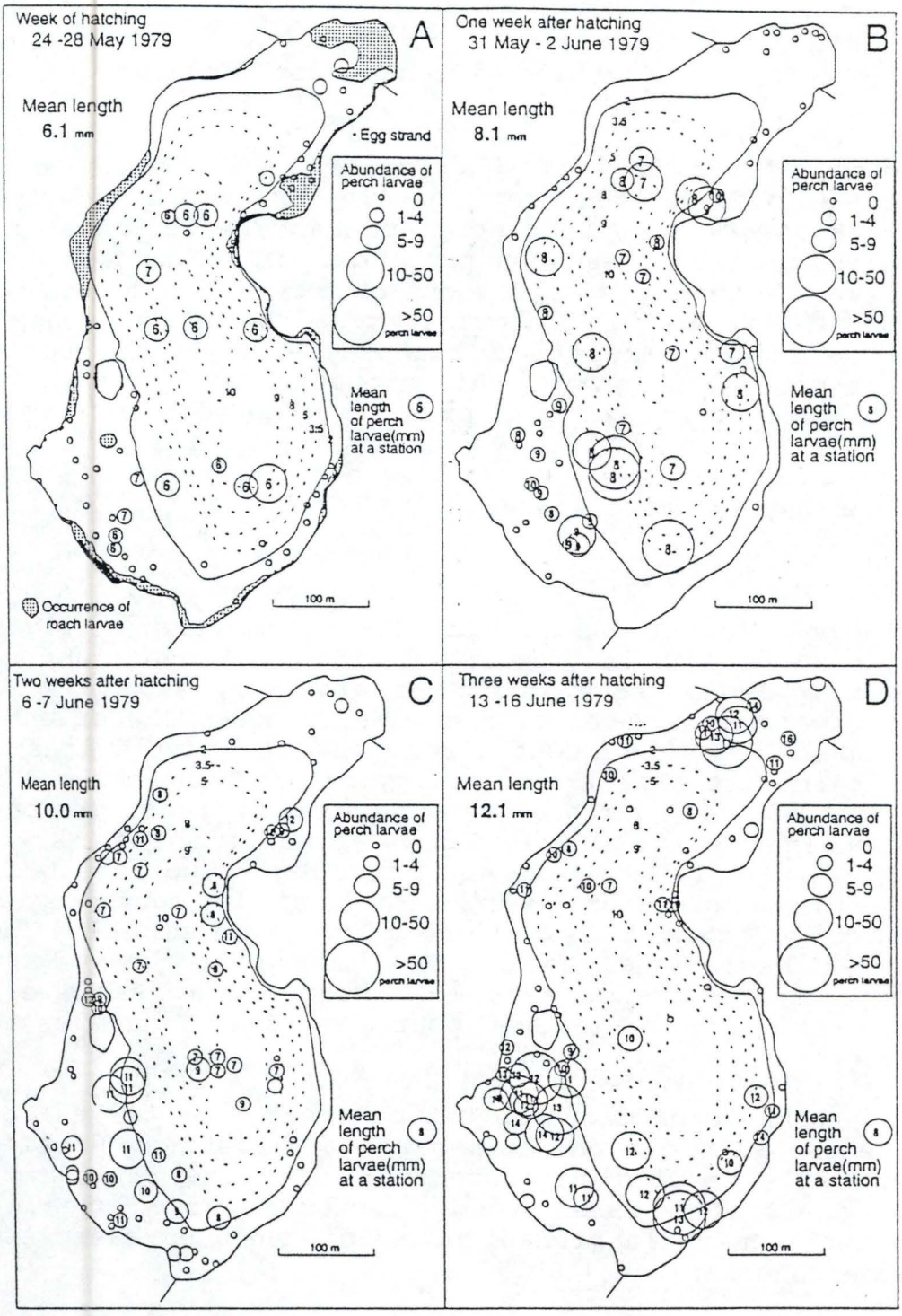


Fig.I.11 : Illustration de l'étalement des perches dans l'ensemble du plan d'eau durant les jours qui suivent l'éclosion et de leur retour vers les zones peu profondes par après dans le lac Saarlampi (Finlande) (Urho, 1996).

Avec l'augmentation de mobilité au stade L3, rendue possible par la différenciation du voile des nageoires dorsale et anale aussi bien que par le changement de la forme du corps et la formation des lepidotriches mésenchymateux dans les voiles de ces nageoires (Cerny, 1977, in Copp, 1990a), il se passe un choix actif du microhabitat qui coïncide avec un changement d'alimentation (Hartmann, 1983, in Copp, 1990a). A partir de cette étape, les larves les plus âgées (L3-L5) montrent une forte association avec les microhabitats avantageux c'est-à-dire avec eaux lentiques, à profondeur moyenne (0,5-1,0 m), débris ligneux et végétaux qui fournissent des attributs nutritifs et protecteurs (Rozas et Odum, 1988, in Copp, 1990a). Les mêmes observations ont été faites dans le Rhin (Schröder, 1979, in Copp, 1990a) et le Danube (Haberlehner, 1988, in Copp, 1990a).

Au stade L6, les larves ne sont plus associées aux végétaux et aux débris ligneux mais sont significativement associées aux plus faibles profondeurs (0,2-0,5 m) similairement aux observations de Lang (1960, in Copp, 1990a) et au substrat de sable et de gravier.

On observe donc un passage des eaux de profondeurs moyennes pourvues de végétation et/ou de débris ligneux vers les eaux peu profondes et ouvertes au moment de la transition larve-juvénile. Ce changement d'habitat démontre la perception qu'ont les gardons 0+ des changements environnementaux, et la réponse qu'ils y apportent. Dans ce cas, en effet, l'exploitation des eaux peu profondes en tant que refuge contre la prédation intervient au moment où les structures protectrices deviennent rares ou indisponibles (Copp, 1990a).

Ces observations contrastent nettement avec l'indifférence que manifestent les juvéniles de gardon pour les structures ligneuses et les macrophytes dans les milieux lentiques, et leur forte préférence pour les eaux ouvertes (Copp, 1993).

Enfin, dans le Bas-Rhône, trois variables descriptives affectent l'abondance du gardon. Les juvéniles de gardon se développent mieux dans les annexes où la diversité d'habitat est maximale, où la fréquence de submersion est moyenne et où il y a suffisamment de plages de limon. Les jeunes poissons trouvent au niveau de ce faciès une nourriture abondante et de nombreux refuges car la productivité biologique et les herbiers y sont importants (Nicolas et Pont, 1995).

D'autres migrations de larve de gardon ont aussi été observées ailleurs que dans le Rhône. Par exemple, dans la rivière Great Ouse (Angleterre), des changements de microhabitat ont été observés lors de la transition larve-juvénile. Dans cette rivière, les larves de gardon ont une préférence pour les pièces d'eau plus chaudes que la moyenne à une certaine distance de la berge, avec une végétation dense et un substrat limoneux.

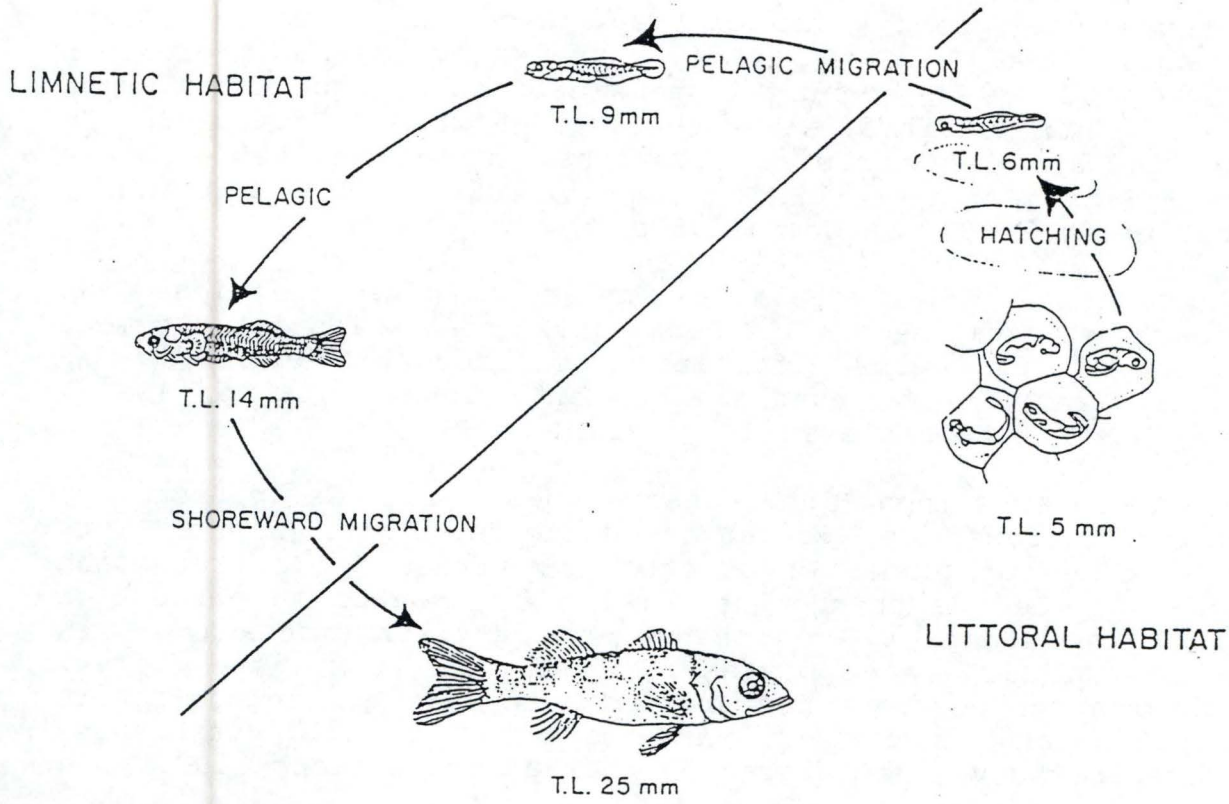


Fig.I.12 : Premier stade de développement de la perche américaine (Perca flavescens) dans le lac Itasca, Minnesota. Après l'éclosion, les embryons libres migrent vers la zone pélagique jusqu'à l'utilisation de leur première nourriture exogène. A un âge d'approximativement 40 jours, la métamorphose des larves en juvéniles est complète et les juvéniles retournent vers le littoral (Whiteside et al., 1985).

Par contre, les juvéniles préfèrent les eaux plus froides que la moyenne à proximité du littoral avec du sable et/ou des graviers mais toujours en évitant les zones à végétation submergée (Copp, 1997). En fait, ces observations sont assez proches de celles que Copp (1990a) avait déjà faites dans les secteurs lotiques du Haut-Rhône.

5.2.2. Habitat des perches 0+

La perche (*Perca fluviatilis L.*) pond dans les lacs, les rivières et les estuaires et même parfois dans les eaux saumâtres.

Dans les lacs, les frayères se situent à proximité du rivage. Les perches pondent autour de l'entièreté du lac et sur une grande variété de substrat mais surtout de type végétal (plantes diverses, branches, racines,...).

Durant les jours qui suivent l'éclosion, lors des premiers stades de développements, la perche utilise toute la surface du lac, sélectionnant cependant différents habitats à différents moments. Les larves de perche sont connues pour leur déplacement dans l'air pélagique et puis leur retour vers les aires d'eau peu profonde (Wang et Eckmann, 1994, in Urho, 1996) (fig.I.11 et I.12).

La migration vers la zone pélagique peut se faire rapidement grâce à l'activité de nage des larves de perche. Contrairement aux jeunes gardons qui se fixent aux plantes après l'éclosion, les larves de perche peuvent nager immédiatement après le début du remplissage de la vessie natatoire. De plus, la dispersion dans la zone pélagique peut être aidée par la présence de vent et de courant. Cette migration semble être un comportement génétique qui permet d'éviter la prédation par d'autres poissons et par les macroinvertébrés (Urho, 1996).

Ensuite, les larves de perche migrent graduellement vers la rive, et il ne faut pas longtemps avant de les retrouver en agrégat dans la végétation proche du rivage. Le déplacement commence à partir du moment où les larves ont atteint une taille comprise entre 8 et 40 mm et lorsque la vessie natatoire est remplie. Durant les jours suivants, plus les larves seront âgées, plus elles occuperont des eaux plus profondes (Urho, 1996).

Le moment du retour vers les aires littorales varie d'un lac à l'autre et peut dépendre de la taille et de l'état trophique du lac. Les perches s'adaptent donc aux variables environnementales. Il existe plusieurs raisons pour expliquer cette migration vers le rivage. La température de l'eau plus élevée dans les eaux moins profondes le long des berges peut entraîner la migration. La diminution d'abondance des proies dans les eaux ouvertes coïncide avec le moment des migrations (Wang et Eckmann, 1994, in Urho, 1996). La végétation à

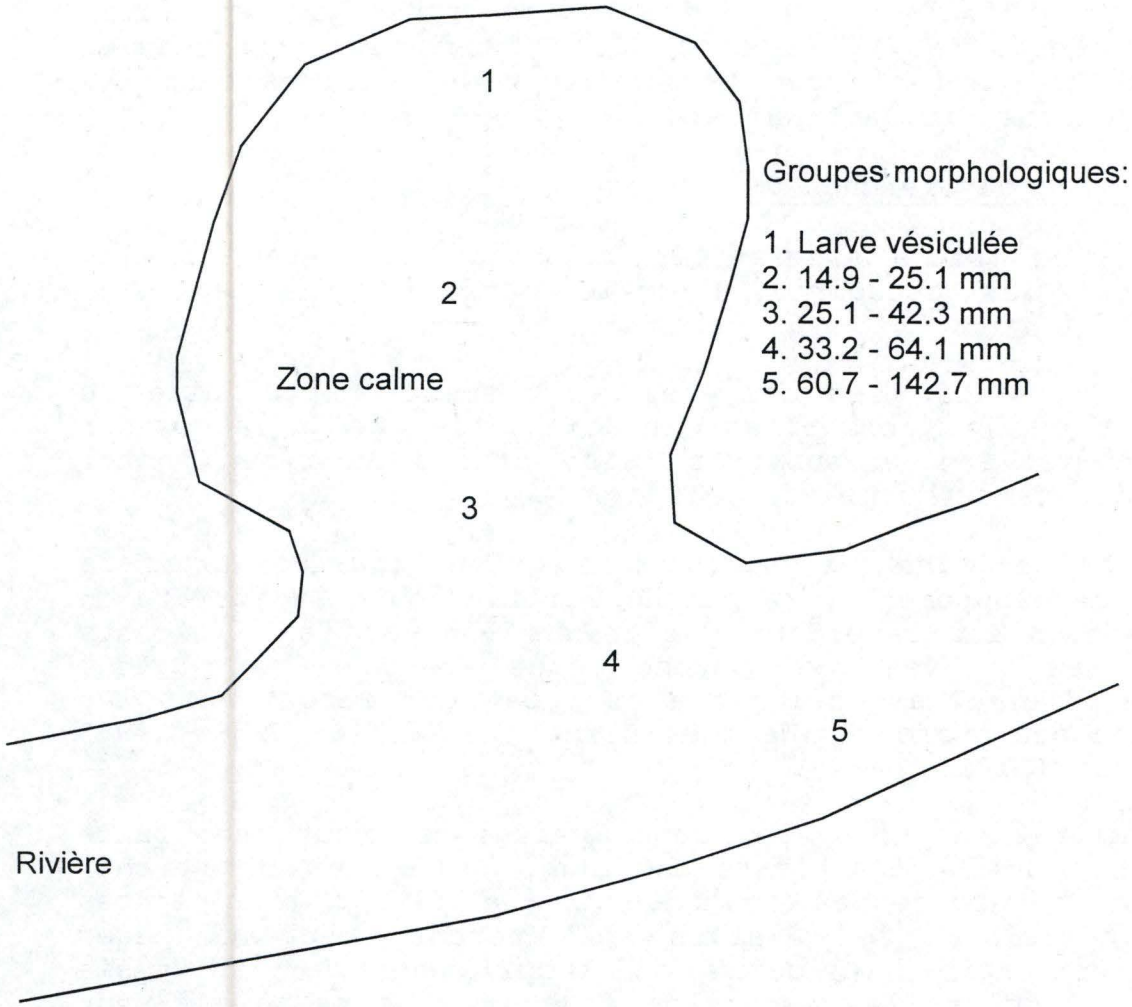


Figure I.13: Position et habitat des larves et juvéniles d'ombre (Thymallus thymallus au cours de leur ontogenèse en fonction de la vélocité du courant (d'après Sagnes, 1998).

proximité des rives peut alors fournir les ressources alimentaires nécessaires et constituer une zone de protection contre les prédateurs. De plus, au cours du développement des larves de perches, la pigmentation devient de plus en plus prononcée. Elles sont donc plus sensibles à la prédation dans la zone pélagique (Kelso et Ward, 1977, in Urho, 1996), d'où l'intérêt de rejoindre la végétation du rivage (Urho, 1996).

En rivière, les perches ont d'autres préférences. Dans la rivière Great Ouse, elles ne montrent une association qu'avec une seule variable environnementale : l'interface littoral avec végétation entre l'eau et les berges (Copp, 1997).

5.3. Modalités de changement d'habitat

5.3.1. Influence de la morphologie du poisson

Durant l'ontogenèse, la morphologie des poissons constitue un facteur important dans le choix de l'habitat, notamment en regard du courant pouvant être affronté par les alevins. Chez l'ombre commun (*Thymallus thymallus*), cinq groupes morphologiques ont été déterminés : grandes larves ; 14,9 - 25,1 mm ; 25,1 - 42,3 mm ; 33,2 - 64,1 mm ; 60,7 - 142,7 mm). Ils sont chacun associés à cinq habitats qui diffèrent l'un de l'autre principalement par l'importance du courant (fig.I.13). Les tailles séparant les différents groupes correspondent à des changements rapides (saltatoires) de trois variables morphologiques : la position de la largeur maximale du corps, le développement de la nageoire adipeuse et la hauteur maximale du corps. En conséquence, le concept de potentiel hydrodynamique (c'est-à-dire l'hydrodynamique de la forme et des capacités natatoires) pourrait être un outil utile en écomorphologie des poissons et dans la prédiction de l'utilisation de l'habitat (Sagnes, 1998).

De même, chez la brème bordelière, la transition larve-juvénile est caractérisée par un mélange de variations de croissance allométriques et isométriques qui correspondent à un changement d'utilisation de l'habitat vers des eaux plus profondes, ouvertes, avec un substrat plus grossier (Grey et al., 1998).

5.3.2. Influence de la luminosité

Lors de l'ontogenèse, l'intensité lumineuse peut influencer le comportement migratoire des larves. En effet, durant les premiers jours de leur vie, la capacité visuelle des poissons est peu développée. Beaucoup d'espèces de poissons, durant leurs premiers stades larvaires, ont besoin d'un seuil d'intensité lumineuse d'environ 0,1 lux pour pouvoir se nourrir efficacement (Blaxter, 1986, in Ventling-Schwank et Meng, 1995). Si ce seuil n'est pas atteint, les larves peuvent migrer pendant la journée à la surface de l'eau où la lumière est suffisamment disponible pour s'alimenter.

Cependant, directement après l'éclosion, les migrations peuvent ne pas être observées car les larves se nourrissent encore de leurs réserves vitellines (Ventling-Schwank et Meng, 1995).

D'autre part, Manteifel et al. (1978, in Copp, 1990a) rapportent que les juvéniles de gardon se déplacent vers le fond lorsqu'ils sont menacés par la prédation ou lorsque le niveau de luminosité est en dessous de 0,1 lux mais à ce moment, le comportement d'alimentation n'est plus influencé par l'intensité lumineuse (Copp, 1990a).

5.3.3. Modalité de changement d'habitat en rivière.

a) Dérive vers l'aval

Le mode de déplacement des jeunes poissons en rivière provient de l'utilisation du courant. L'importance, la phénologie et la longueur des déplacements d'alevins dépendent de l'espèce considérée, du régime hydrologique, de la diversité d'habitat et de la typologie de la rivière. Dans les grandes rivières, la dérive vers l'aval constitue pour les jeunes poissons la manière d'atteindre leur habitat. Il faut cependant différencier la dérive voulue par le poisson de la dérive provoquée par un courant trop élevé, qui est indépendante du poisson et de sa volonté (Olivier, 1998).

Pour Pavlov (1994, in Olivier, 1998), les trois caractéristiques de la dérive non volontaire sont que les alevins doivent se trouver dans la zone pélagique du courant d'eau, que la migration passive des alevins ait lieu quand les poissons ne peuvent plus résister au courant sous des conditions abiotiques données (tombée de la nuit, augmentation de la turbidité,...) et que la distribution spatiale des poissons qui dérivent soit déterminée par les conditions hydrologiques dans une portion de la rivière donnée. Par contre, les causes de la migration active (voulue par les poissons 0+) sont plutôt reliées à des facteurs biotiques comme la disponibilité en nourriture, la densité de population, les interactions sociales entre les individus,... Chez les jeunes larves, les déplacements ont lieu de la zone de frai vers le site d'alevinage (ex : ombre, gardon, hotu, vandoise, corégone,...). Chez les larves âgées et les juvéniles, les déplacements sont induits par les conditions environnementales des habitats de la nurserie, par les interactions sociales, par les conditions trophiques et par le flux d'eau (Olivier, 1998).

La dérive des alevins de hotu (*Chondrostoma nasus*) à partir des lieux de frai a été étudiée dans la rivière Pielach (Autriche). Il apparaît que la dérive est limitée à la phase embryonnaire et au début de la phase larvaire, qu'elle obéit à une périodicité journalière, qu'elle est le plus souvent de courte distance et qu'elle entraîne une occupation immédiate des habitats adjacents par les 0+. La dérive a surtout lieu entre 22H00 et 4H30. Dans le temps, on peut observer que le

microhabitat préférentiel des alevins est de plus en plus éloigné du lieu de frai. Tout ceci laisse à penser que la dérive des alevins se déroule de manière active. Les larves ont en effet une capacité de nage limitée, mais cette capacité est réelle. Elle leur permet d'utiliser le courant pour aller occuper des habitats préférentiels qui sont sur les berges (Schmutz et Pokorny, 1998).

La dérive des alevins peut aussi être influencée par des facteurs climatiques tels que la température. La comparaison de la dérive des barbeaux et hotus 0+ dans le Danube et la Fisha, un de ses affluents, montre que la dérive a lieu plus tôt dans la Fisha (mai) que dans le Danube (juin), ce qui peut être relié à des températures printanières, plus élevées dans la Fisha, qui induisent la frai plus tôt dans la saison. D'autre part, la densité des dérives est faible pendant la journée et augmente peu après la tombée de la nuit, est maximale entre 22 et 24 heures, et ce dans les deux rivières (Purtscher et al., 1998).

b) Mouvements des annexes vers le cours principal

Les annexes fluviales sont connues pour être des zones d'alevinage et donc pour favoriser le repeuplement des rivières.

Dans le cours supérieur du Rhin, les déplacements des larves et juvéniles des annexes vers le fleuve ont eu lieu de manière intense durant les mois d'été, et principalement entre le 15 juin et le mois de juillet. Pour les espèces piscivores, comme l'aspe (*Aspius aspius L.*), les causes de ces mouvements vers le cours principal semblent être un manque de nourriture adéquate (Korte, 1998).

Dans la Garonne (France), des migrations des bras morts vers le cours principal ont aussi été mises en évidence. Chez le gardon, la brème, la carpe (*Cyprinus carpio L.*) et la perche, la présence de quelques stades seulement dans les bras morts, à un moment donné, traduit ces phénomènes de migrations. De plus, le nombre de juvéniles de gardon, rotengle, carpe, tanche et black-bass (*Micropterus salmoides*) diminue de moitié en passant de l'été à l'hiver. En revanche, les immatures et les adultes quadruplent en passant de l'été à l'hiver. Cette différence permet d'apprécier l'importance relative du recrutement imputable aux bras morts et qui contribue à l'équilibre des populations piscicoles de la Garonne (Bengen et al., 1992).

c) Mouvements du cours principal vers les annexes

Lors d'un coup d'eau, les poissons 0+ ont tendance à se réfugier dans les bras annexes. C'est notamment le cas du gardon, du hotu,... mais pas du chevesne *(Leuciscus cephalus L.)*, qui peut rester dans le cours principal du fleuve lors de

ces épisodes de crue. Le coup d'eau n'induit pas une réduction majeure des densités totales de 0+, mais entraîne une migration de refuge chez la plupart des espèces (Pont et al., 1998).

5.3.4. Modalité de changement d'habitat en milieu lacustre

Dans les lacs et notamment dans la retenue de Pareloup (France), les mouvements d'eau ont une grande importance pour la dérive des alevins. En effet, la diminution du niveau d'eau va entraîner la migration des alevins de perche et de gardon de la zone littorale vers les eaux libres (Brosse et al., 1998).

En fait, les alevins de perche et de goujon (*Gobio gobio L.*) sont peu influencés par les variations du niveau d'eau, alors que le gardon et le rotengle sont fortement influencés par ces variations. Ainsi, en juin, les alevins de perche, gardon, rotengle et brochet se trouvent sur la berge. A partir de ce moment et jusqu'au mois de septembre, une partition de l'habitat est observée : le rotengle reste sur la berge, le brochet va sur le fond, alors que le gardon et la perche restent ensemble entre deux eaux. Ces changements des conditions environnementales entraînent une diminution du recrutement de certaines espèces. Les changements d'habitat augmentent l'efficacité de la prédation de la perche adulte pendant certaines périodes de basses eaux et en conséquence influencent la dynamique de la population de la communauté piscicole. En fait, la diminution estivale du niveau d'eau entraîne un changement de microhabitat des 0+ et une diminution d'abondance, surtout pour le rotengle, à cause de la prédation par les perches adultes (Lek et Brosse, 1998).

5.4. Ségrégation progressive des cohortes de larves d'espèces différentes

Durant les premiers stades de développement des poissons, des préférences de microhabitat se marquent par des changements de niche en relation avec la vitesse du courant, le type de substrat et la nourriture (Schiemer et Splindler, 1989, in Schiemer et al., 1991).

Les larves de cyprins de la rivière Great Ouse (Angleterre) sont initialement restreintes à l'aire entourant la frayère à cause de leur faible niveau de développement. Approximativement une semaine après l'éclosion, les poissons se sont développés suffisamment pour pouvoir se déplacer librement (El-Fiky et Wieser, 1988, in Garner, 1996). A ce moment, qui correspond au stade de développement L1 (Copp, 1990, in Garner, 1996), il peut se passer une sélection active du microhabitat par les larves, bien que l'évitement passif, particulièrement des vitesses de courant élevées puisse rester le facteur dominant contrôlant l'utilisation de l'habitat. La sélection active sera basée sur la maximisation du taux de croissance, de la prise de nourriture et de l'efficacité métabolique, et sur la minimisation du taux de mortalité (prédation) (Garner,

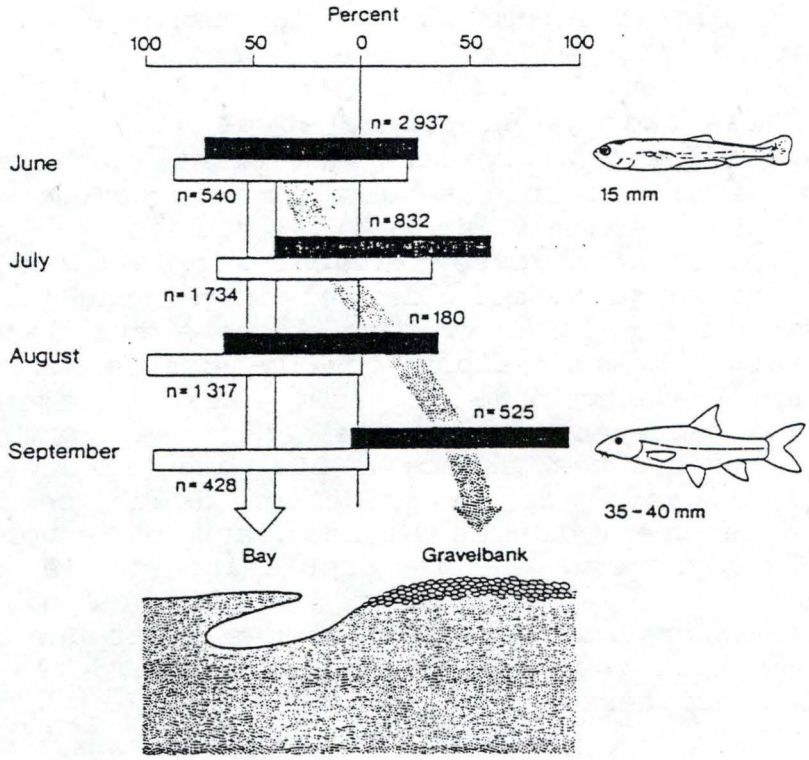


Fig.I.14 : Ségrégation de l'habitat entre les poissons eurytopiques (blanc) et les poissons rhéophiles (noir) durant les premiers mois de leur vie. Les colonnes indiquent les portions de population totale d'alevins trouvés dans les baies et les bancs de graviers. Les tailles moyennes des alevins entre juin et septembre sont indiquées Schiemer et al., 1991).

1996). Cette sélection active va entraîner la subdivision progressive en espèce d'eau vive et d'eau lente.

Pendant la phase larvaire, toutes les espèces sont liées aux baies lentiques protégées le long du rivage où les vitesses sont généralement lentes. Avec l'augmentation de l'âge et de la taille du corps, les espèces rhéophiles comme les barbeaux et hotus (*Chondrostoma nasus L.*) migrent vers les bancs de graviers peu profonds adjacents. Donc, à la fin de l'été, les populations des poissons de rivière montrent une séparation spatiale distincte avec les poissons eurytopiques comme les perches et les gardons qui restent dans les habitats protégés des baies (fig.I.14). Les alevins de rivière dans cette dernière étape, sont limités aux bancs de gravier en eau peu profonde avec pente et une vitesse de courant de moins de 50 cm/s (Schiemer et al., 1991). En grandissant, ils acquièrent des capacités de nage supérieures et occupent des habitats plus lotiques.

L'exemple de l'évolution ontogénique des larves de l'Ourthe illustre bien ce concept de subdivision progressive. Au début de l'été, tous les poissons 0+ sont rencontrés en bancs multispécifiques dans les microhabitats d'eau peu profonde, calme et chaude le long des rives à gravier correspondant aux zones de frayère de la mi-printemps. Pendant l'été, le barbeau et la vandoise (*Leuciscus leuciscus L.*) colonisent progressivement les microhabitats où la profondeur et la vitesse du courant augmentent et avec un substrat grossier. Par contre, chevaine, hotu, gardon et vairon (*Phoxinus phoxinus L.*) sélectionnent des microhabitats lentiques caractérisés par la présence de végétation et de substrat fin. Cette évolution et subdivision de la communauté sont interprétées comme un changement ontogénique en relation avec l'augmentation de la spécialisation trophique en insectivores (*L.leuciscus, B.barbus*), herbivores (*C.nasus*) et omnivores (*L.cephalus*) (Baras et al., 1995).

Tenant compte des fortes fluctuations saisonnières et journalières du niveau d'eau, il est évident qu'un rivage ayant une structure diversifiée et qui fournit un gradient de microhabitat est nécessaire pour permettre les changements requis par les alevins de rivière au cours de leur développement ontogénique (Schiemer et al., 1991).

6. LES NOUES ET ANNEXES FLUVIALES EN TANT QU'HABITAT

Les liens existant entre un fleuve et sa plaine alluviale génèrent une variété de milieux annexes qui constituent sa dimension latérale (Richardot-Coulet et al., 1982, in Tales et al., 1996). Les noues font partie de ces milieux annexes. De manière courante ce terme est utilisé pour désigner un bras artificiel ou naturel d'une rivière, demeurant en communication avec elle (Mathoux, 1996).

Contrairement au cours principal, les annexes fluviales sont des zones assez stables surtout celles de type parapotamique et paléopotamique. Ces dernières ont donc une très haute inertie et une forte homéostasie et tendent à se développer plus lentement. La reproduction des poissons est donc généralement plus intense et diversifiée dans ces secteurs lentiques ou semi-lotiques (Copp, 1989).

L'utilisation de ces microhabitats de la plaine alluviale peut être profitable dans le cycle de vie de plusieurs espèces. En effet, les bras morts sont des sites de ponte et/ou des sites d'alevinage, non seulement pour les espèces qui restent dans la plaine alluviale toute leur vie mais aussi pour les espèces qui vivent premièrement dans le cours principal et qui entreprennent des migrations latérales reproductrices une fois par an (Copp, 1989, in Nicolas et Pont, 1997). De plus, les annexes fluviales fournissent de grandes quantités de matière organique, d'invertébrés et de végétation (Ellis et al., 1979, in Copp, 1989). On voit donc bien l'importance relative du recrutement imputable aux bras morts qui contribuent à l'équilibre des populations piscicoles (Bengen et al., 1992).

Les annexes fluviales possèdent une grande diversité d'habitat qui fournissent des abris contre les courants trop forts et permettent aux larves et juvéniles de se protéger contre la prédation grâce aux nombreuses structures organiques (végétaux et débris ligneux). En fait, plus un milieu possède une diversité d'habitat importante, plus il est exploité par un grand nombre d'espèces à préférence d'habitats différents (Gorman et Karr, 1978, in Nicolas et Pont, 1995). Les bras morts de la plaine alluviale possèdent encore d'autres avantages pour les poissons. Ils servent de refuge thermique (Bouvet et al., 1985, in Tales et al., 1996). Ils jouent un rôle de site de refuge durant les inondations. Ils sont colonisés par beaucoup d'espèces de poissons qui viennent s'y nourrir pendant le printemps et l'été à cause de leur forte productivité (Nicolas et Pont, 1997) qui profite également aux larves et juvéniles issus des frayères.

L'ampleur de la communication avale entre le bras mort et le fleuve joue également un rôle à la fois pour les migrations printanières d'adultes vers le bras mort et pour les principaux apports d'éléments fertilisants provenant du fleuve après les crues printanières (Bengen et al., 1992).

II. Matériel et méthodes

Le but de ce travail est de déterminer, pour la perche et le gardon, l'existence et l'évolution de variations de microhabitat au cours de l'ontogenèse. Des pêches électriques par échantillonnage ponctuel d'abondance et des relevés de variables environnementales, concernant aussi bien la physico-chimie que l'habitat physique, seront réalisés afin de mettre en évidence l'existence de ces changements de microhabitat. L'analyse multivariée et en particulier l'analyse en composantes principales sera utilisée pour traiter nos données. Enfin une analyse du poids et de la taille des alevins et une cartographie reprenant les variables les plus significatives seront réalisées pour compléter le travail.

1. SITE D'ETUDE : LA NOUE DE WAULSORT

Située au km 9 (à partir de la frontière française), sur le bief de Hastière, en rive gauche de la Meuse, cette noue fut formée lors de la mise en place de la ligne de chemin de fer Namur-Givet entre 1860 et 1862. Depuis 1948, elle appartient à l'administration des Eaux et Forêts de Dinant.

Cette noue possède une canalisation dans sa partie aval qui permet une liaison avec la Meuse. Celle-ci fut obturée de 1980 à 1989 suite à un effondrement de pierres de plafond. Une seconde communication avec le fleuve fut établie en 1950, en amont de la noue, afin de permettre un courant continu. Ce chenal fut très vite envasé et malgré plusieurs curages afin de rétablir la connexion, il est à l'heure actuelle complètement bouché.

La noue a une forme ovale très allongée, une longueur d'environ 450 m et une largeur variant entre 18 et 22 m. Sa profondeur atteint un maximum de 1,5 m à l'aval, et sa surface est estimée à plus ou moins 90 ares.

Les eaux de l'annexe sont calmes et envahies par une végétation aquatique flottante (*Nuphar lutea*), le site est entouré d'une flore importante : peupliers, noisetiers, saules aubépines,... On parlera de ripisylve développée, qui masque bien le milieu des touristes et promeneurs. Elle peut être considérée, dans la classification, comme une annexe de type parapotamon (Mathoux, 1996).

2. METHODE DE CAPTURE DES 0+ : LA PECHE ELECTRIQUE PAR ECHANTILLONNAGE PONCTUEL D'ABONDANCE

Afin de pouvoir suivre l'évolution des changements de microhabitat lors de l'ontogenèse des alevins, la méthode E.P.A. (Echantillonnage ponctuel d'abondance) a été choisie sur base d'un article de Copp et Garner (1995).

2.1. Principe statistique

L'E.P.A. consiste à multiplier le nombre de points d'échantillonnage sur la totalité de la surface du plan d'eau étudié. Cette méthode est basée sur le principe statistique qu'une multitude de petits échantillons procurent des résultats plus précis que quelques grands échantillons pour décrire les distributions agrégatives (Esteve, 1978, in Copp, 1990). L'utilisation de nombreux points d'échantillonnage, au lieu d'un ou de quelques points pour déterminer la densité d'une population, se justifie par deux arguments (Nelva et al., 1979) : l'échantillonnage effectif d'une population est facilité par l'utilisation d'échantillons aussi petits que possible (Rousseau et al., 1985), et la détermination de la structure spatiale d'une population nécessite d'échantillonner l'ensemble de la zone étudiée.

2.2. Principe pratique

Dans les noues, les pêches électriques par E.P.A. s'effectuent à l'aide d'un canot pneumatique Sillinger-TRS dirigé par deux rameurs. Un groupe électrogène portable Deka 3000 "Lord" (Deka, Marsberg, Allemagne) fonctionnant sur batteries (12 V, 7 Ah) est utilisé avec une différence de potentiel de 500 V, à 110 impulsions par seconde. La cathode, constituée de filaments de cuivre tressés (longueur : 60 cm, largeur : 2 cm, épaisseur : 2 mm), est traînée à l'arrière de l'embarcation tandis que l'anode, montée sur un long manche de trois mètres, est manipulée par l'un des expérimentateurs. Celui-ci la tient dans une main et l'épuisette dans l'autre. L'approche doit se faire discrètement pour ne pas effrayer les alevins. L'anode est plongée dans l'eau à une profondeur de 50 cm pendant quelques secondes. Lorsqu'elle est plongée dans l'eau, le circuit électrique est fermé et les poissons, tétanisés, sont capturés à l'aide de l'épuisette à fines mailles que le pêcheur glisse sous l'anode et remonte verticalement.

2.3. Avantages de cette technique

Les méthodes d'échantillonnage des larves et juvéniles 0+ dans les écosystèmes de plaine alluviale sont conditionnées par trois contraintes : la mobilité croissante des poissons de l'année au cours de la saison ; les difficultés

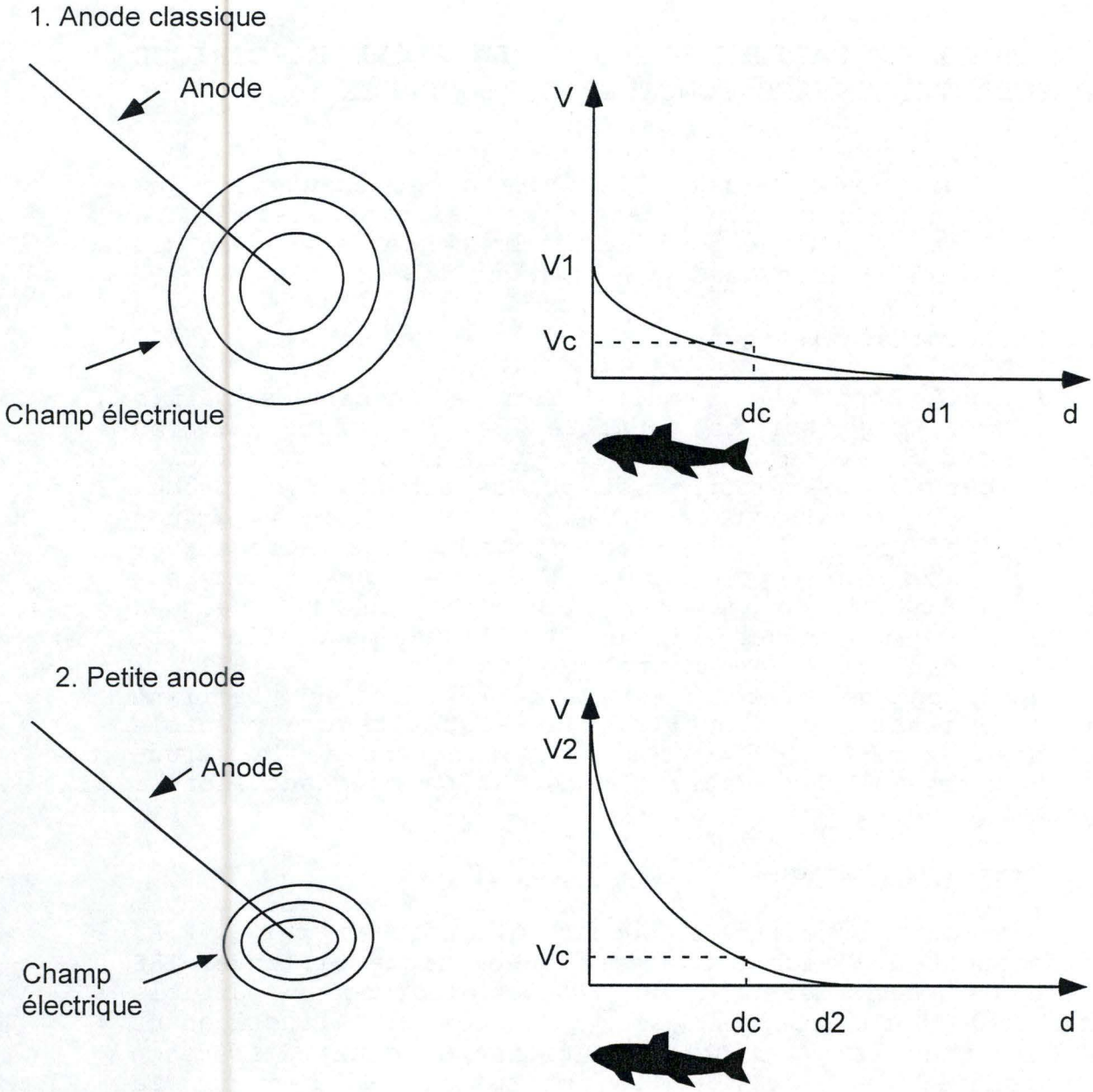


Figure II.1: Comparaison entre l'efficacité de capture des poissons de petite taille d"une anode de taille classique et d'une anode de petite taille, modifiée pour favoriser la capture des alevins. Le champ électrique développé par l'anode classique (V1) est moins important que celui développé par la petite anode (V2), alors que l'étendue de V1 (distance à l'anode, d1) est supérieure à celle de V2 (d2). Dans le cas de l'anode classique, le petit poisson n'est pas capturé parce que son seuil de voltage corporel (Vc) est supérieur au champ électrique développé à cet endroit (dc), ce qui n'est pas le cas avec la petite anode.

d'accéder à certaines zones qui sont encombrées par la végétation et par des débris divers ; la distribution spatiale particulière des larves et juvéniles causée par leur mode de vie en banc. La pêche électrique par échantillonnage ponctuel d'abondance dans un écosystème alluvial tient compte de ces trois contraintes et surtout d'un facteur rendant délicat l'échantillonnage des alevins dans les annexes fluviales : la distribution spatiale agrégative des larves et juvéniles.

D'autre part, les avantages pratiques de la pêche électrique par échantillonnage ponctuel d'abondance sont que le travail sur terrain est simple, et que peu de biais sont causés par les opérateurs (Rousseau et al., 1985). La mobilité et la facilité d'échantillonnage réduisent fortement le temps nécessaire à l'acquisition des données (Penaz et al., 1991). Deux précautions doivent cependant être prises : le choix des points d'échantillonnage doit être aléatoire, et les poissons se trouvant aux points de pêche doivent être surpris pour éviter qu'ils ne quittent le volume d'eau échantillonné, conduisant à une sous-estimation de leur abondance (Persat et Copp, 1989). De plus, il est nécessaire que la capture dans un habitat particulier soit le reflet de l'endroit où les alevins séjournent, et non celui qui correspond à une zone de refuge. Le fait de travailler avec un groupe fonctionnant sur batteries et qui est donc silencieux permet de minimiser la fuite des alevins.

2.4. Adaptation du matériel de pêche aux alevins de l'année

De manière à permettre une meilleure capture des alevins, le matériel de pêche a été modifié. Cette modification consiste essentiellement en une réduction du diamètre de l'anode pour échantillonner préférentiellement les poissons de petite taille.

On sait que la relation entre la taille de l'anode et celle de la cathode détermine les caractéristiques du champ électrique créé par le dispositif d'échantillonnage. Une anode plus petite par rapport à la cathode augmente la résistivité de l'eau autour de l'anode (Cuinat, 1967). La création d'un gradient de potentiel suffisamment élevé pour atteindre le seuil de voltage corporel des larves et juvéniles est donc possible en diminuant la taille de l'anode par rapport à celle de la cathode. Le seuil de voltage corporel est défini comme étant la différence de potentiel entre la tête et la queue d'un poisson à partir de laquelle le poisson devient sensible au champ électrique développé par l'anode et entre en galvanotaxie puis en galvanonarcose (fig.II.1).

Dans le cadre de cette étude, l'anode originale du groupe électrogène utilisé a été remplacée par une petite anode circulaire de 12 cm de diamètre (section de l'anneau

métallique : 0,5 cm) pour favoriser la capture de poissons de très petite taille. D'après les études menées par Copp (1989a), les larves d'une taille de 5 à 6 mm (taille proche de celle à l'éclosion) peuvent être capturées par cette technique. Cette anode modifiée a été montée sur un manche en fibre de verre de trois mètres de long, pour favoriser une approche discrète des points d'échantillonnage.

3. Méthode d'échantillonnage

3.1. Organisation des pêches

Huit campagnes de pêche, à raison d'une par semaine, ont été organisées afin d'observer et d'expliquer les changements de microhabitat au cours de la croissance des larves et juvéniles de perche et gardon.

Le nombre de points d'échantillonnage par campagne de pêche a été déterminé en fonction de la surface de la noue. Pour une superficie d'un hectare, approximativement celle de la noue, 50 points sont nécessaires.

En se basant sur une étude précédente montrant que la répartition du zooplancton dans la noue se faisait selon un gradient, celle-ci a été divisée par cinq transects (Tans et al., 1998). Ils serviront ultérieurement à l'échantillonnage de zooplancton mais permettent aussi de délimiter cinq zones dans la noue. Une sixième zone, plus petite, en aval du moine d'entrée, est négligée. Dans chacune de ces cinq zones, dix points d'échantillonnage seront pris aléatoirement.

Les mesures des distances des transects qui permettent d'estimer les distances de chaque point d'échantillonnage pris au hasard ont été réalisées à l'aide d'un topofil CHAIX (précis au dm). Le procédé consiste à tendre un fil d'une extrémité à l'autre de la noue afin d'évaluer les longueurs en se déplaçant en canot pneumatique (Sillinger-TRS) en raison de l'inaccessibilité des berges.

3.2. Les alevins capturés

Les alevins capturés aux différents points d'échantillonnage sont conservés dans du formol à 4%. De retour au laboratoire, chacun d'eux est déterminé jusqu'à l'espèce au binoculaire à l'aide des clés de Bracken et Kennedy (1967), de Urho (1996), Mooij(1989) et Spillmann (1961). Si ces alevins sont des perches ou des gardons, leur stade de développement est également déterminé. La décomposition des stades précoces de développement du gardon, d'après Hammer (1985) et de la perche, d'après Mansueti (1964, in Grégoire, 1992) est utilisée à cet effet.

Ensuite, ils sont mesurés au binoculaire à l'aide de papier millimétré (longueur standard et longueur totale) et pesés après séchage sur une balance Mettler AE 260 DeltaRange précise à 10exp-4 g près. La longueur standard correspond à la longueur totale moins la nageoire anale.

Etant conservés dans du formol, les alevins subissent une réduction de taille de 2,5% (Anderson et Gutreuter, 1983, in Copp, 1990). Les valeurs de taille doivent donc être transformées par simple règle de trois pour obtenir des valeurs de taille réelle.

Remarque : la croissance des alevins étant un processus continu, certains stades de transition n'apparaissent pas dans les clés citées ci-dessus. En analysant nos échantillons, nous avons rajouté un stade chez le gardon afin de permettre une détermination plus précise. Il s'agit du stade E' qui se situe à la limite des stades juvéniles. Il se caractérise essentiellement par l'ossification des nageoires pelviennes et toujours par l'absence d'écailles. Le stade précédent (E) ne montre alors que le début de la formation des rayons sur les nageoires pelviennes. Le stade suivant est le premier stade juvénile, F, qui présente une différenciation et une ossification complète des nageoires. Les autres caractéristiques de ce stade sont la différenciation de l'orifice nasal et l'ossification des premières écailles.

3.3. Variables environnementales

A chaque point d'échantillonnage, des variables environnementales susceptibles d'influencer la distribution des alevins sont mesurées (voir annexe 1). Ces variables concernent la qualité physico-chimique de l'eau. Ce sont la **température**, la **conductivité** et la **concentration en oxygène dissous**. Les valeurs de température (précision : 0,1°c) et d'O2 dissous (précision : 0,1 mg O2/l) sont obtenues au moyen d'un oxymètre de terrain YSI modèle 58. La sonde est plongée directement dans l'eau et la lecture se fait après stabilisation de la mesure.

La conductivité se mesure avec un conductivimètre WTW LF 91 muni d'une électrode en époxy de type KLE 1/T. Celle-ci est également plongée directement dans l'eau et la lecture se fait après stabilisation (Descy, 1989).

De manière à éviter l'influence de l'évolution journalière des variables physico-chimiques, celles-ci sont prises en plus 5 ou 6 fois à différents moments de la journée, à un endroit fixe de la noue. Elles serviront à établir des courbes de références et ainsi de voir s'il existe, pour chacun des 50 points, des préférences supérieures ou inférieures de température, de conductivité et d'O2 dissous chez les alevins.

D'autres variables concernent l'habitat physique. Il s'agit de la **profondeur** mesurée à l'aide d'un bâton gradué, la **pente** mesurée en prenant deux valeurs de profondeur distantes de un mètre et formant un segment parallèle à la largeur de la noue. La différence entre les deux valeurs donne directement la pente (en %) ; la **distance à la berge** mesurée approximativement ; la distance au transect mesurée aussi approximativement et qui sera utilisée lors de l'élaboration de la cartographie ; la **couverture végétale** estimée en pourcentage grâce à différentes classes fixées préalablement. Ces classes sont : 0, 0-25, 25-50, 50-75 et 75-100. La classe 0 signifie que le point d'échantillonnage a été pris en absence totale de nénuphars tandis que la classe 75-100 correspond à un point pris au milieu des nénuphars où le recouvrement de l'eau était total ou presque ; la présence ou l'absence de **débris ligneux**, c'est-à-dire de branches se trouvant à la surface ou dans l'eau et qui peuvent servir de refuge pour les alevins ; la présence ou l'absence de **ripisylve** rassemblant l'ensemble de la végétation présente sur les berges qui peuvent fournir des zones ombragées aux alevins ; la présence ou l'absence de **prédateurs** au point d'échantillonnage qui peut expliquer le fait qu'il n'y ait pas d'alevins ; le **substrat** prélevé et examiné sur place à l'aide d'un grappin Hydro-Bios Apparatebau Gmbh muni d'un messager. Les différentes classes sont vase, vase-débris végétaux, vase-débris végétaux-cailloux, cailloux, débris végétaux ; et **l'intensité lumineuse** dont les classes sont ensoleillé, ombragé, couvert et mitigé c'est-à-dire situé entre une zone d'ombre et de lumière (voir annexe 1).

Enfin, en sachant que la distribution du zooplancton dans la noue se fait selon un gradient longitudinal, trois échantillons, réunis en un, sont prélevés à chaque transect pour estimer le poids sec du zooplancton dans les zones qui leur sont adjacentes. Un échantillon est pris au milieu de la noue, les deux autres sur chaque berge. Ces valeurs de poids sec donneront une idée de la **biomasse du zooplancton.** Les échantillons de zooplancton sont prélevés grâce à une trappe de Schindler d'une contenance de 10 litres. A chaque transect, 30 litres d'eau sont donc filtrés sur un filtre à mailles de 63 µm et fixés dans du lugol acide, puis conservés dans une solution de formol.

Au labo, des filtres GF/C Whatman d'une rétention de 1,2 µm sont déshydratés à l'étuve (60°) pendant 48 heures. Ensuite, ils sont pesés et utilisés pour la filtration des échantillons. Celle-ci se fait à l'aide d'une pompe à vide. Une fois les échantillons filtrés, ils sont remis 48 heures à l'étuve. Ils sont de nouveau pesés (10exp-4 g près) et la différence des deux valeurs de poids nous donne la biomasse en poids sec du zooplancton.

4. Cartographie

Pour mieux se représenter la répartition des alevins dans la noue, on a réalisé des cartes de celle-ci en fonction de certaines variables. Pour cela, on a divisé les 457 m de la longueur en 46 intervalles de 10 m et les 20 m de la largeur en 4 intervalles de 5 m. On a donc établi un graphique (x,y) avec la longueur comme abscisse et la largeur comme ordonnée. Ensuite, les moyennes des valeurs de profondeur mesurées sur le terrain pour chaque point du graphique correspondant à un intervalle de longueur et de largeur ont été calculées (les coordonnées de chaque point sont obtenues grâce aux mesures des distances aux transects et à la berge).

Le tableau complété, un graphique représentant les isoplèthes de profondeur a pu être construit. Un autre graphique reprenant les points d'échantillonnage où les alevins avaient été pêchés par stade de développement a également été réalisé.

Notons que lors de la première campagne de pêche, nous ne prenions pas encore les coordonnées des points. Une partie de l'information nous a donc échappé.

Une autre variable a été représentée sur une carte selon son profil. Il s'agit de la biomasse zooplanctonique. La manière adoptée pour établir cette carte est différente que pour la profondeur. Les valeurs de zooplancton, en mg par litre, ont d'abord été transformées en pourcentage de la valeur maximum par campagne. La valeur maximale de chaque campagne était donc égale à 100%. Ensuite, les valeurs transformées du secteur 1 pour chaque campagne ont été rassemblées et leur moyenne a été calculée. Les mêmes opérations ont été effectuées pour les quatre autres variables. Les cinq moyennes obtenues sont également transformées en pourcentage de la valeur maximale. Une représentation de la noue a été effectuée dans le logiciel Canvas avec les transects tracés sur leur position respective. Les cinq moyennes calculées sont alors mises en relation sur la carte avec leur zone correspondante.

De manière à compléter notre analyse du profil de la biomasse zooplanctonique, les données de biomasse exprimées en pourcentage de la valeur maximale pour chaque campagne sont reprises sur un graphique. Celui-ci représente donc ce pourcentage en fonction des cinq secteurs de la noue. De cette façon, on peut voir l'évolution du zooplancton dans la noue au cours des huit campagnes.

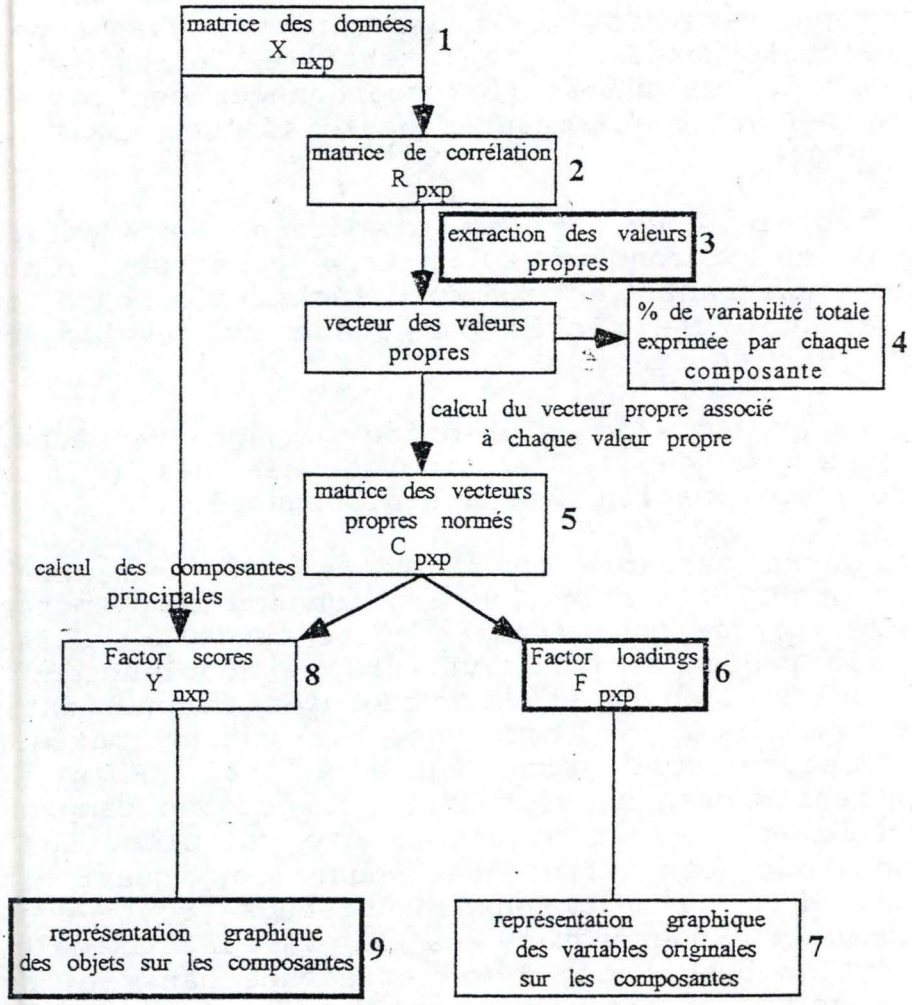


Fig.II.2 : Les différentes étapes de l'A.C.P. (Analyses en Composantes Principales) (Didier, 1997).

5. Analyse multivariée

5.1. L'analyse en composante principale

Après l'extraction des données des E.P.A. et des paramètres environnementaux, une matrice a été construite dans le logiciel Excel 5 et traitée dans une A.C.P. (Analyse en Composante Principale).

L'A.C.P. a pour but de dégager, de l'ensemble des variables originales caractérisant un groupe d'objets, une série d'axes dont l'orientation permet d'exprimer, en un minimum de dimensions, un maximum de l'information (Didier, 1997). Elle permet ainsi de voir quelles variables sont associées ou s'opposent ou quels individus se ressemblent ou diffèrent.

L'A.C.P. cherchera un indice qui permet de voir au mieux les individus c'est-à-dire l'indice pour lequel la variance des individus est maximum. Cet indice est appelé première composante principale. Une certaine proportion de la variation totale des individus est expliquée par cette composante principale.

Ensuite, une deuxième composante principale est recherchée. Elle fournit la plus grande information possible complémentaire à la première.

Le processus se déroule jusqu'à l'obtention d'une dernière composante principale, les parts d'information expliquées par chacune d'elles étant de plus en plus faibles (Philippeau, 1986).

L'A.C.P. semble donc bien correspondre à une méthode d'analyse que nous recherchons. D'autres auteurs l'ont d'ailleurs utilisée pour des études proches de la nôtre. Citons Copp (1989), Copp et al.(1994), Wood et Bain (1994), Franquet et al.(1995), Nicolas et Pont (1995), Scheidegger et Bain (1995) et Tales et al. (1996).

5.2. Etapes de l'A.C.P.

Les différentes étapes de l'A.C.P. (fig.II.2) peuvent se résumer comme suit (Cooley et Lohnes, 1971 ; Depiereux, 1982 ; Evrard, 1996 ; in Didier, 1997) :

1. tableau (n x p) complet de données initiales exprimées dans la même unité (standardisation) ;

2. matrice de corrélation (p x p) entre variables initiales servant à mesurer l'intensité de la relation entre deux variables ;

Tableau II.1 : Exemples de modifications de matrices de données avant leur traitement statistique (A.C.P. pour analyse en composantes principales et A.C.C. pour analyse canonique des correspondance).

METHODES	MODIFICATIONS DES DONNEES	REFERENCES
A.C.P. A.C.C.	élimination des espèces présentes à seul site conversion de la matrice en absence/présence réduction aux échantillons non nuls élimination des espèces présentes à moins de 3% des échantillons non nuls réduction du poids des échantillons trop importants par log2 test de normalité de Lilliefor's. Kolmogorov-Smirnov	Copp et al. (1994)
A.C.P.	pondération des effectifs bruts des captures par la proportion de faciès échantillonnés dans chaque station données ramenées à un même effort de capture diminution des variances et minimisation de l'effet de la non-normalité par log(x+1)	Nicolas et Pont (1995)
A.C.P.	log2	Copp (1989)
A.C.C.	réduction aux échantillons non nuls élimination des espèces présentes à moins de 3% des échantillons non nuls test de normalité de Lilliefor's. Kolmogorov-Smirnov	Copp (1993)
A.C.C.	réduction aux échantillons non nuls élimination des espèces présentes à moins de 3% des échantillons non nuls	Copp (1997)
A.C.C.	réduction aux échantillons non nuls	Watkins et al. (1997)
A.C.C.	élimination des espèces présentes à seul site conversion de la matrice en absence/présence réduction aux échantillons non nuls élimination des espèces présentes à moins de 3% des échantillons non nuls test de normalité de Lilliefor's. Kolmogorov-Smirnov	Copp (1993)
A.C.C.	élimination des espèces rares réduction aux échantillons non nuls réduction du poids des échantillons trop importants par log2 test de normalité de Lilliefor's. Kolmogorov-Smirnov	Copp (1992)

3. valeurs propres (eigenvalues) classées par valeurs décroissantes : il y en a autant que de variables initiales (p) et elles indiquent la quantité de variance expliquée par chacune des composantes, c'est-à-dire chacune des "nouvelles variables" obtenues par combinaisons des variables initiales (première source d'interprétation) ;

4. tableau des pourcentages de variances expliquées par chacune des composantes et exprimé par le rapport (variance expliquée par une composante/variance totale)*100 ;

5. tableau (p x p) des coefficients factoriels (factor score coefficients) : pour une composante donnée, il fournit les coefficients par lesquels il faut multiplier chacune des variables initiales pour obtenir les coordonnées de chaque observation sur l'axe correspondant à cette composante ;

6. tableau (p x p) des corrélations entre composantes et variables initiales (factor loadings). Il donne les corrélations entre chacune des variables initiales et les composantes (deuxième source d'interprétation) ;

7. représentation graphique de la projection des variables sur le plan défini par les axes factoriels F1 et F2, F1 et F3 ou F2 et F3;

8. tableau (n x p) des scores factoriels (factor scores) : à chaque unité statistique sont associés autant de scores factoriels qu'il y a de composantes ;

9. représentation graphique de la projection des objets sur le plan défini par les axes factoriels F1 et F2, F1 et F3 ou F2 et F3 (troisième source d'interprétation).

5.3. Organisation de l'A.C.P.

Dans la matrice utilisée pour notre A.C.P., les lignes représentent nos 400 points d'échantillonnages effectués au cours des 8 campagnes. Les colonnes reprennent l'ensemble des variables ainsi que les différents stades de développement des perches et des gardons.

Plusieurs modifications de la matrice sont nécessaires pour commencer l'A.C.P. proprement dite. Le tableau II.1 nous montre des exemples de modifications de matrices effectuées par certains auteurs avant de commencer l'analyse multivariée.

6. Etude longueur-poids

Après avoir mesuré chaque alevin, des graphiques reprenant les longueurs totale et standard des stades de développement des perches et des gardons ont été construits. Un tableau reprenant, toujours pour les longueurs totale et standard, les moyennes et écarts types ainsi que les minimum et maximum de longueur pour chaque stade a été établi. Enfin, un dernier graphique des logarithmes des poids en fonction des logarithmes des longueurs représente les différents stades larvaires et juvéniles de manière à mettre en évidence la transition entre ceux-ci.

III. Résultats

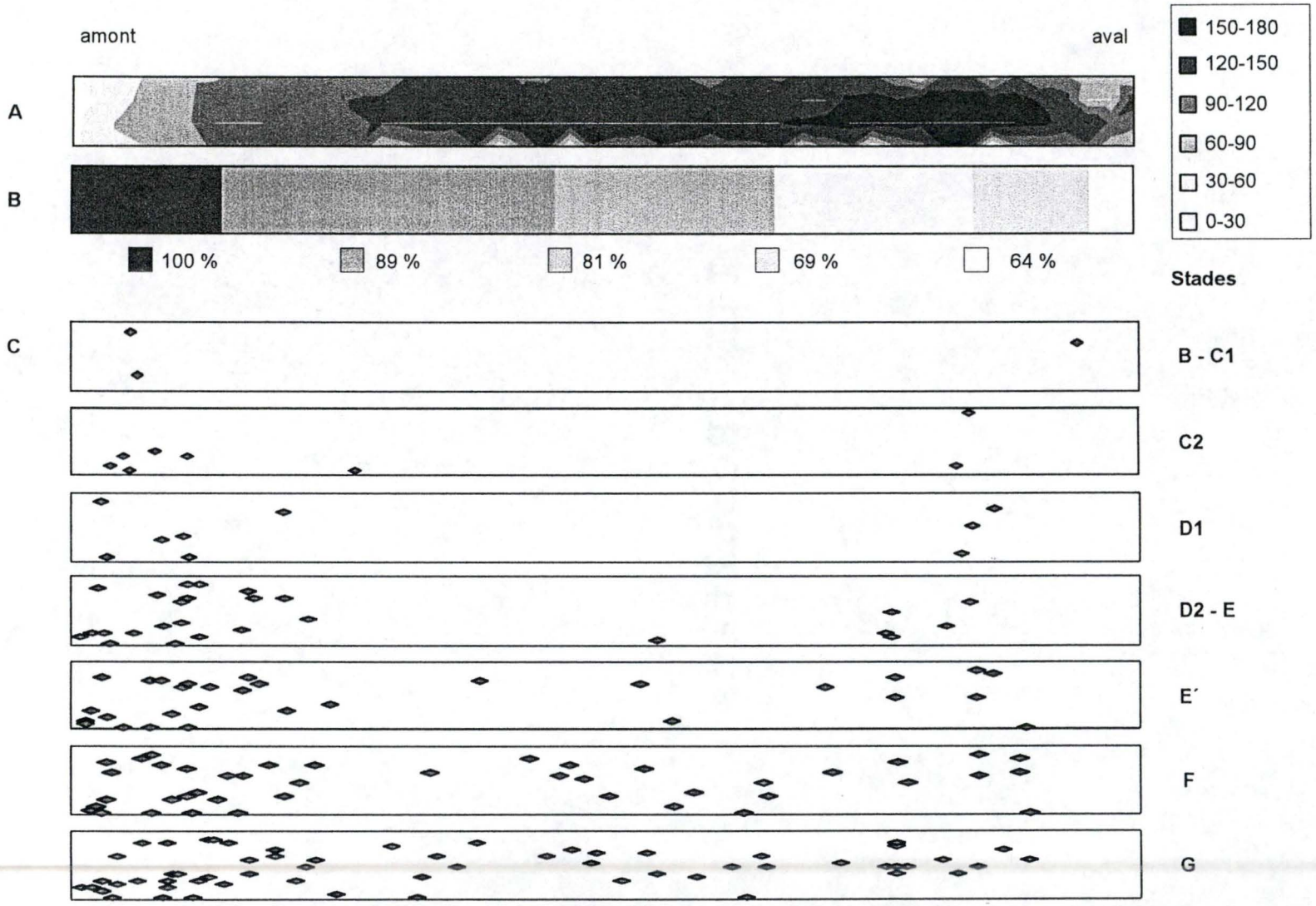


Figure III.1 : A : Profil de profondeur de la noue de Waulsort (cm).
B : Profil moyen de biomasse zooplanctonique. Ce profil est calculé à partir de la moyenne sur les 8 campagnes de la biomasse zooplanctonique relative (exprimée en % pour chaque campagne).
C : Evolution des populations d'alevins de gardons dans la noue de Waulsort selon le stade de développement.

1. Les pêches

Au total, 2030 alevins ont été pêchés sur l'ensemble des 400 points d'échantillonnage entre le 18 mai et le 6 juillet 1998. Seulement 140 points contenaient des alevins. Le nombre de gardon pêché était de 1972 dont 25 trop abîmés pour pouvoir déterminer leur stade de développement. Le nombre de perches n'excédait pas 58 individus. Le tableau suivant indique le nombre d'alevins capturés par stade de développement au cours de chaque campagne :

		B	C1	C2	D1	D2	E	E'	F	G
GARDON	18/05/98	12	169							
	25/05/98		4	27	91					
	02/06/98		2	2	27	181	262			
	08/06/98					17	27	328		
	15/06/98					2	2	143	66	3
	22/06/98							17	125	51
	29/06/98							6	12	222
	06/07/98							1	4	141
	TOTAUX	12	175	29	118	200	291	495	207	417

		VI	VII	VIII	A	B
PERCHE	18/05/98	5	4			
	25/05/98	2				
	02/06/98	1	4			
	08/06/98				2	
	15/06/98			2	9	2
	22/06/98				1	12
	29/06/98				1	6
	06/07/98					7
	TOTAUX		8	8	2	13	27

On voit très bien sur ces tableaux l'évolution vers les stades plus âgés au fur et à mesure des campagnes. La troisième et la cinquième campagnes possèdent le plus de stade chez le gardon. Chez la perche, c'est également la cinquième qui en possède le plus. D'autre part, le total des alevins pêchés augmente au fur et à mesure que les campagnes avancent.

2. Cartographie

2.1. Profil de profondeur

Les figures III.1 et III.2 représentant le profil de profondeur en fonction de l'évolution des alevins selon leur stade de développement apportent des informations sur la répartition des alevins de gardons. Certains stades ont été rassemblés sur ces graphiques. Les raisons en seront discutées

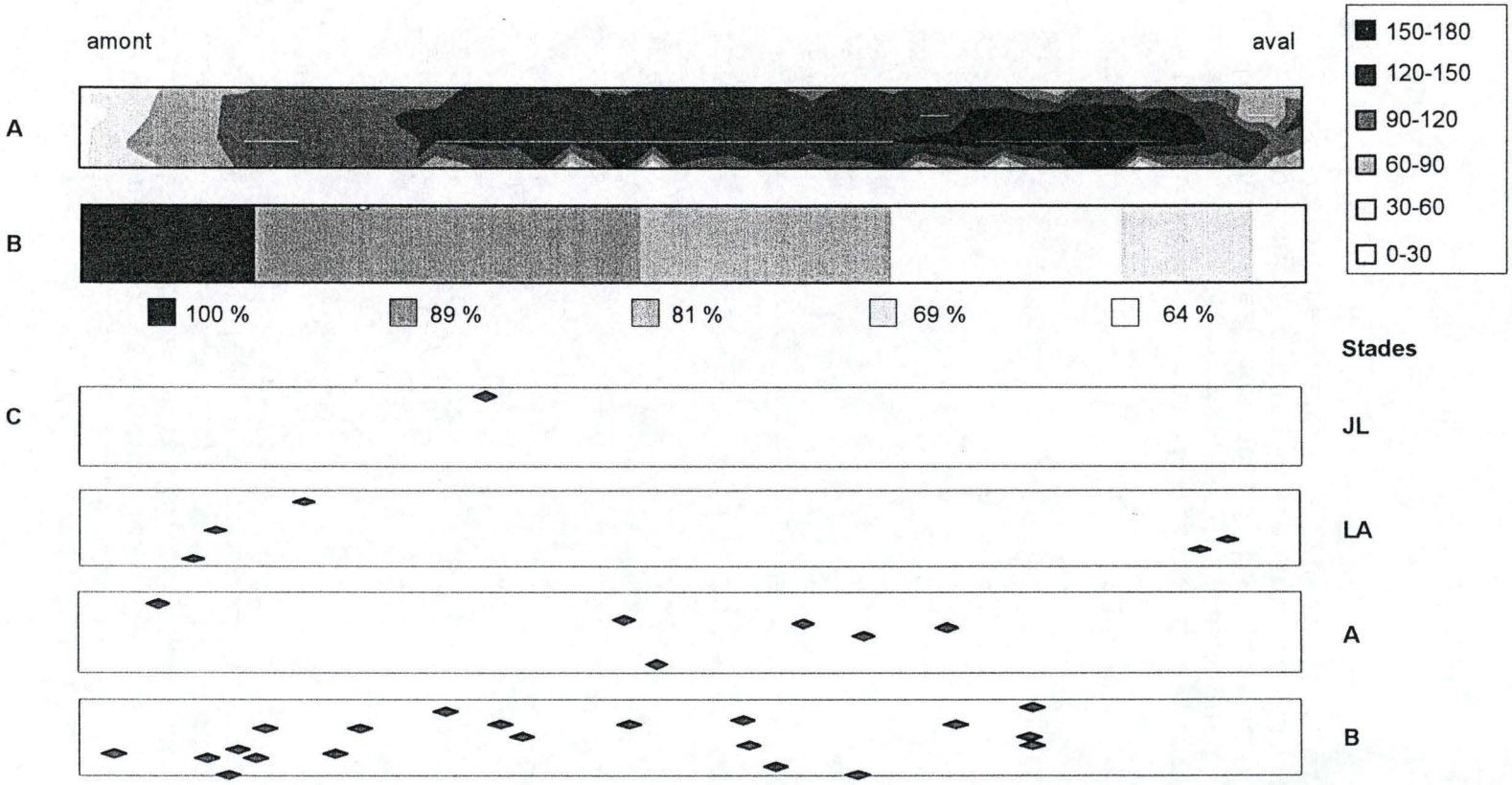


Figure III.2 : A : Profil de profondeur de la noue de Waulsort (cm).
B : Profil moyen de biomasse zooplanctonique. Ce profil est calculé à partir de la moyenne sur les 8 campagnes de la biomasse zooplanctonique relative (exprimée en % pour chaque campagne).
C : Evolution des populations d'alevins de perches dans la noue de Waulsort selon le stade de développement.

au point 4.1.3. Les figures nous montrent clairement un étalement de plus en plus prononcé sur l'ensemble de la noue en allant vers les stades juvéniles F et G.

Les premiers stades larvaires semblent plus inféodés aux profondeurs plus faibles, surtout en amont de la noue. Quelques jeunes stades larvaires se retrouvent également en aval. Remarquons qu'il existe aussi une zone de profondeur plus faible sur la rive gauche en aval, ce qui pourrait expliquer la présence d'alevins.

Il est important de rappeler que notre profil de profondeur est réalisé à partir de mesures prises à chaque point d'échantillonnage. Les profondeurs de certaines zones où l'accès est difficile, à proximité des berges par exemple, n'ont donc pas pu être relevées. Ceci peut entraîner le fait que certains alevins, situés au milieu d'une zone profonde, peuvent également être proches d'une zone peu profonde. Cette situation est toutefois peu courante étant donné que nos 400 points d'échantillonnage couvraient la majeure partie de la noue.

Le cas des perches est plus difficilement interprétable à cause du nombre peu élevé de captures. Cependant l'étalement des stades juvéniles et en particulier du stade B est bien marqué. L'interprétation des stades larvaires est plus difficile même si on retrouve des larves plus âgées aux deux extrémités de la noue, là où les profondeurs sont plus faibles.

2.2. Profil de biomasse zooplanctonique

Le profil moyen de la biomasse zooplanctonique (fig.III.1 et III.2) pour les huit campagnes laisse facilement apparaître un gradient décroissant de zooplancton en allant d'amont vers l'aval. La présence des jeunes stades larvaires (jusque D2-E chez le gardon) situé principalement en amont de la noue coïncide avec les valeurs de zooplancton les plus élevées. Cependant, quelques points se trouvent en aval, là où les valeurs sont les plus basses. Les larves âgées et les juvéniles sont quant à eux étalés dans la noue sans lien apparent avec un secteur particulier même si leur concentration reste plus élevée dans la zone de biomasse zooplanctonique dominante c'est-à-dire en amont.

Le problème pour les perches reste le même. Le nombre peu élevé de capture ne peut pas être mis en relation avec un secteur ou l'autre de la noue. Seul le stade juvénile B laisse apparaître un étalement mais qui ne semble pas montrer de lien avec un secteur ou l'autre de la noue.

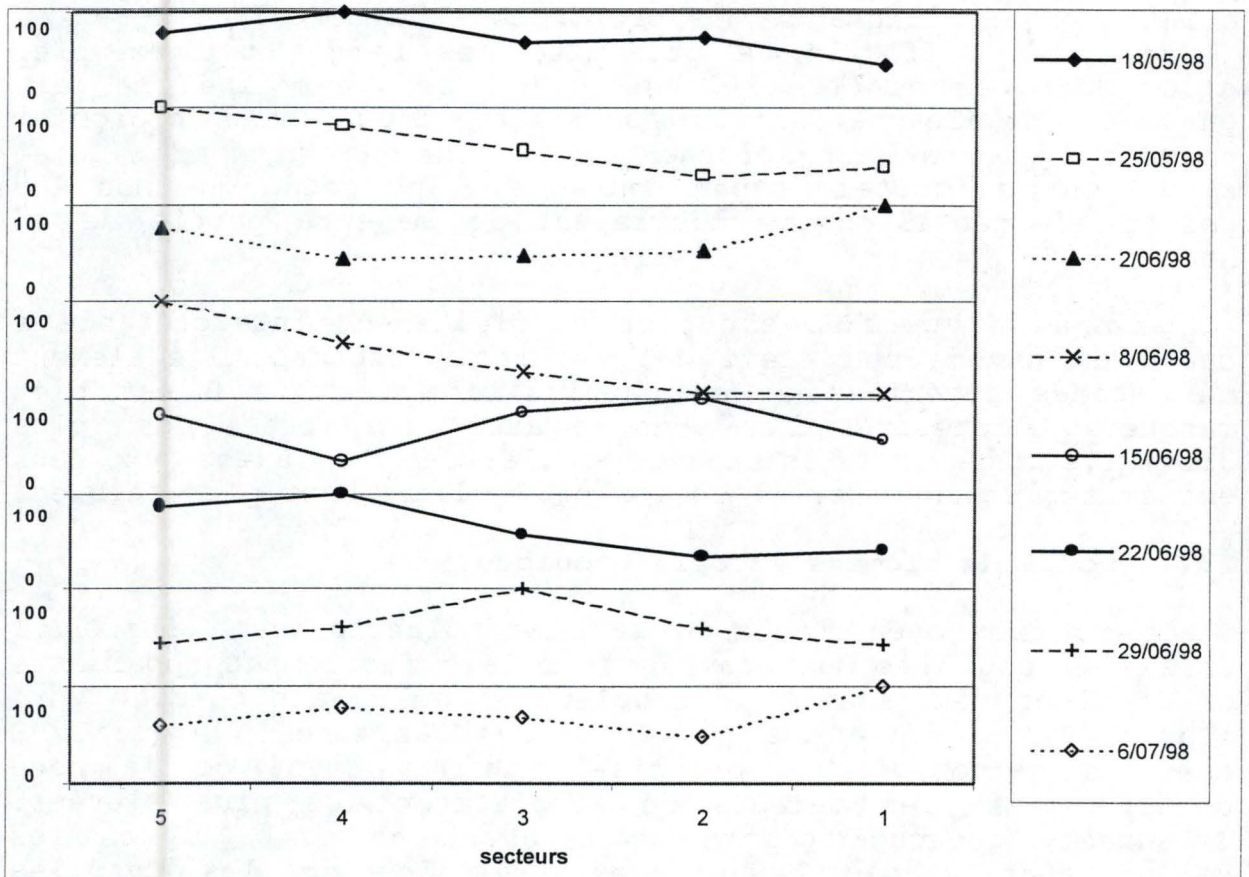


Fig.III.3 : Evolution de la biomasse zooplanctonique relative (% de la valeur maximale par campagne) au cours du temps

3.Etude de la biomasse zooplanctonique relative au cours du temps

Le graphique (fig.III.3) nous montre l'évolution de la biomasse zooplanctonique relative dans les secteurs de la noue pour chaque campagne. Il est difficile d'interpréter ce graphique mais remarquons que les abondances maximales de zooplancton se situent souvent dans le secteur 4 ou 5 pour les premières campagnes. Elles coïncident donc dans le temps et dans l'espace avec l'emplacement des premiers stades larvaires. Les abondances maximales de zooplancton pour les campagnes suivantes varient d'un secteur à l'autre et coïncident cette fois avec l'étalement des alevins dans la noue.

4. L'analyse en composantes principales

4.1. Modifications des données

La matrice de données obtenues après nos relevés nécessite quelques modifications avant de pouvoir être traitée par l'A.C.P.

4.1.1. Normalisation

Le log (x+1) des données d'une matrice permet de diminuer les variances et de minimiser l'effet de la non-normalité de la distribution des effectifs d'alevins par points d'échantillonnage (Nicolas et Pont, 1995).

4.1.2. Suppression de certaines variables

Plusieurs variables sont restées constantes à chaque campagne de pêche. Le substrat par exemple ne montrait que très peu de variation et était essentiellement représenté par de la vase et des débris végétaux. Cette variable a donc été enlevée de la matrice car elle n'apportait rien à l'A.C.P. et risquait d'empêcher l'expression d'autres variables plus significatives. En fait, lorsque les données sont standardisées c'est-à-dire lorsque le calcul de la matrice Z=(X-Xmoy)/S est effectué, cela peut augmenter l'importance des variables peu dispersées ou constantes. Le bon sens veut donc qu'on élimine ces variables. La conductivité et la présence/absence de prédateur ont été supprimées pour les mêmes raisons.

La date et l'heure ne sont pas reprises dans la matrice de l'A.C.P. Le temps est en effet déjà introduit dans notre étude puisque les stades de développement sont fonction de celui-ci. Il risquerait alors de masquer une corrélation avec l'un ou l'autre facteur. De plus, l'heure aurait pu nous apporter des informations sur les éventuels rythmes circadiens d'activité

chez les alevins et donc sur les changements de microhabitat journalier. Ceci n'est pas possible puisque nos campagnes ne se faisaient seulement qu'entre 10H00 et 16h00 c'est-à-dire au moment où les poissons occupent leur habitat diurne.

4.1.3. Rassemblement de stades

De manière à renforcer notre A.C.P., il a été décidé de rassembler différents stades de développement aussi bien chez la perche que chez le gardon. Le critère principal qui nous a amenés à effectuer ce rassemblement est le nombre peu important d'alevins pour certains stades de développement. Cela peut influencer l'analyse dans le sens où l'A.C.P. leur attachera plus d'importance alors qu'ils ne sont pas obligatoirement significatifs. Le stade B chez le gardon et le VIII chez la perche, n'étant que très peu représentés, ont été rassemblés avec les stades C1 et VII respectivement.

Les deux autres critères utilisés sont la proximité des stades sur l'A.C.P. et le fait qu'il n'y ait pas de transition majeure au niveau ontogénétique entre deux stades. C'est le cas pour les stades D2, E et VII, VIII. Les alevins de ces stades ont certainement des préférences de variables environnementales assez proches. Leur ressemblance morphologique et leur proximité sur les A.C.P. le montrent bien. Pour les perches, le stade VI représente dès lors le stade des jeunes larves, les stades VII et VIII celui des larves âgées et A et B les stades juvéniles.

4.1.4. Courbes de référence

Les courbes de référence étaient réalisées afin de tenir compte de l'évolution journalière des variables physico-chimiques. Elles étaient établies en prenant plusieurs mesures à un point fixe de la noue à différents moments de la journée. Leur coefficient de corrélation n'étant que très rarement significatif, nous avons essayé une autre méthode pour réaliser ces courbes ; l'ensemble des 50 valeurs, de température par exemple, prélevées lors d'une campagne étaient placées sur l'axe des ordonnées, l'axe des abscisses représentant le temps. Une régression linéaire sur ces 50 points aurait dû nous permettre de voir les écarts entre la nouvelle courbe obtenue par cette régression et chacun des 50 points. Les écarts supérieurs à la régression correspondraient alors à des préférences pour des températures plus chaudes et les écarts inférieurs à des préférences pour des températures plus froides. Les coefficients de corrélation n'étant pas encore significatifs, les données brutes de physico-chimie ont finalement été utilisées pour effectuer l'A.C.P. Les écarts des valeurs auraient permis de tenir compte de l'évolution journalière des paramètres physico-chimiques.

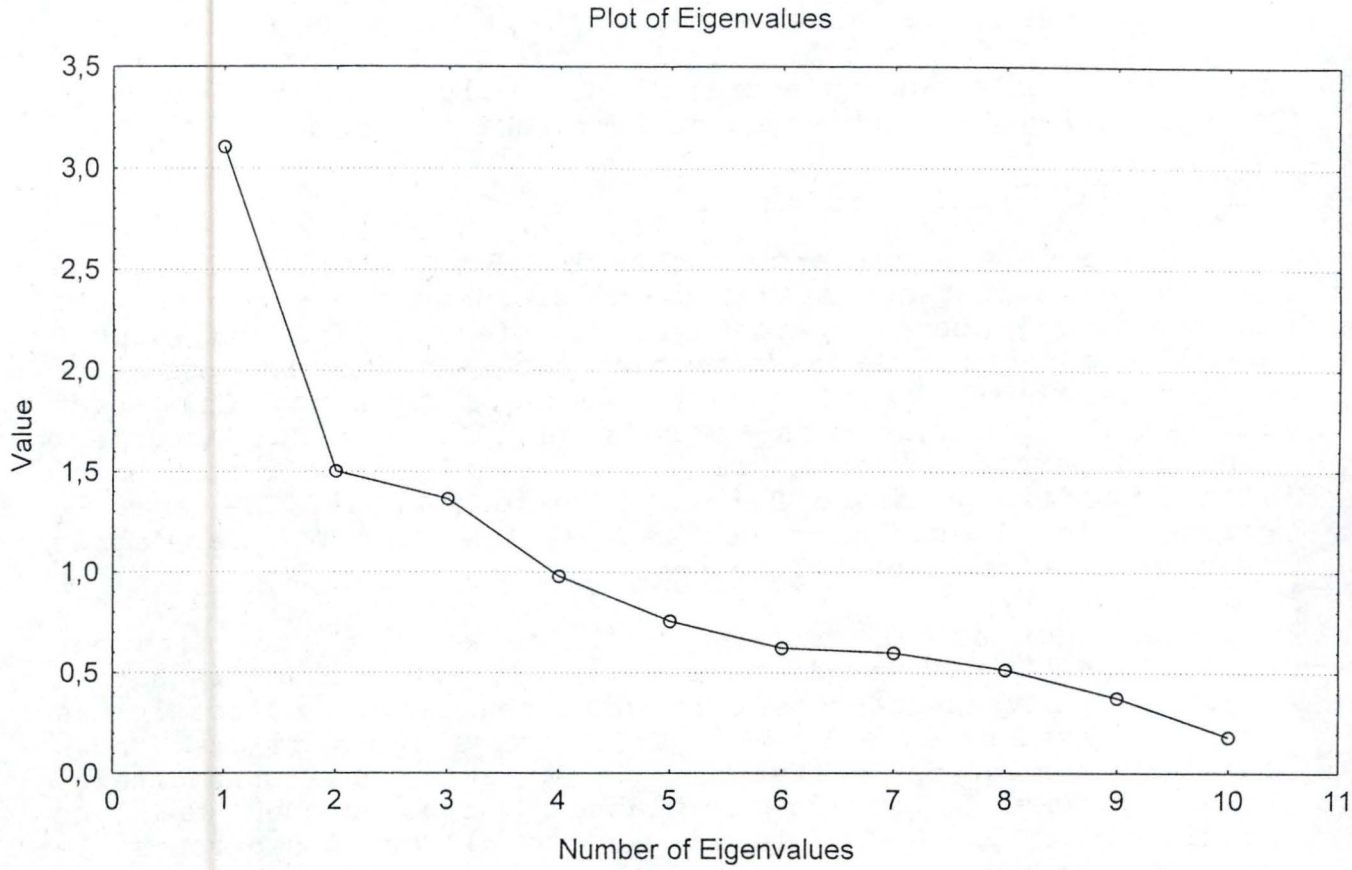


Fig.III.4 : Graphique de la décroissance des valeurs propres.

Tabl.III.1 : Valeurs propres, pourcentage de la variance expliquée par les valeurs propres, valeurs propres cumulées et pourcentage cumulé de la variance expliquée par les valeurs propres.

Value	Eigenval	% total Variance	Cumul. Eigenval	Cumul. %
1	3,104477	31,04477	3,10448	31,0448
2	1,502964	15,02964	4,60744	46,0744
3	1,363134	13,63134	5,97057	59,7057
4	,978255	9,78255	6,94883	69,4883
5	,755534	7,55534	7,70436	77,0436
6	,622812	6,22812	8,32717	83,2717
7	,598632	5,98632	8,92581	89,2581
8	,515704	5,15704	9,44151	94,4151
9	,375297	3,75297	9,81681	98,1681
10	,183192	1,83192	10,00000	100,0000

4.2. Interprétation des A.C.P.

Plusieurs A.C.P. ont été réalisées pour interpréter les données.

4.2.1. Les variables

Une A.C.P. ne reprenant que les variables pour tous les points d'échantillonnage apporte des informations sur les corrélations entre elles.

Le graphique de la variance expliquée par les valeurs propres indique une structuration des variables essentiellement sur les deux premiers axes (fig.III.4). En effet, on observe une cassure après les deux premières valeurs propres sur la courbe reliant chaque point. Les deux premiers axes expliquent 46% de la variance totale (tabl.III.1). Ils sont les plus intéressants à analyser d'autant plus que leur valeur propre sont toutes les deux supérieures à un.

L'analyse du tableau des facteurs loadings (tabl.III.2) montre quelles variables sont corrélées aux deux premiers facteurs. Pour le premier axe, quatre variables sont clairement significatives. Il s'agit de la distance à la berge, de la couverture végétale, de la pente et de la ripisylve. Leur corrélation avec la première composante est supérieure à 0.7 (en valeur absolue), valeur nécessaire pour être significative. L'O2 et le zooplancton sont les deux variables les plus significatives pour l'axe 2 et sont inversement corrélées.

Pour comprendre ce que signifie nos deux axes, nous devons analyser le graphique de la première composante principale en fonction de la seconde (fig.III.5). Le premier axe explique 31% de la variance totale à lui seul. D'une manière logique, nous pouvons dire que plus on s'éloigne de la berge, plus la couverture végétale augmente tandis que la pente et la ripisylve diminuent, ces deux dernières étant inversement corrélées. Cet axe exprime un gradient latéral des berges vers le centre de la noue. Le deuxième axe explique 15% de la variance totale de la matrice. Lors de nos campagnes d'échantillonnage, nous avions observé une augmentation d'O2 et une diminution de l'abondance de zooplancton en allant de l'amont vers l'aval. La profondeur, moins bien corrélée à ce facteur longitudinal, peut également montrer une tendance à l'augmentation en allant vers l'aval. Le deuxième axe correspond à un gradient longitudinal de la noue.

Remarque : le troisième axe, qui explique 14% de la variance totale, possède deux variables significativement corrélées (>0.7). Il s'agit de la lumière et de la température (fig.III.6). Cet axe est à prendre avec un certain recul d'autant plus qu'il exprime certainement un effet saisonnier qui tiendrait compte de l'évolution de la température et de la lumière tout au long des campagnes de pêche.

Tabl.III.2 : Facteurs loadings ou corrélations des variables avec les trois premiers facteurs.

Variable	Factor 1	Factor 2	Factor 3
TEMP	,067187	-,210738	,786023*
O2	,093700	,758726*	,190796
PROF	,575904	,335821	,232917
PENTE	-,721900*	,062167	,198678
DBERG	,911837*	-,019592	,034096
CVEG	,780024*	-,086276	-,122460
DLIG	-,243326	,294948	,102236
RIP	-,844404*	,109233	,092800
LUM	,106534	-,400000	,722897*
ZOOP	-,122143	-,706749*	-,239524
Expl.Var	3,104477	1,502964	1,363134
Prp.Totl	,310448	,150296	,136313

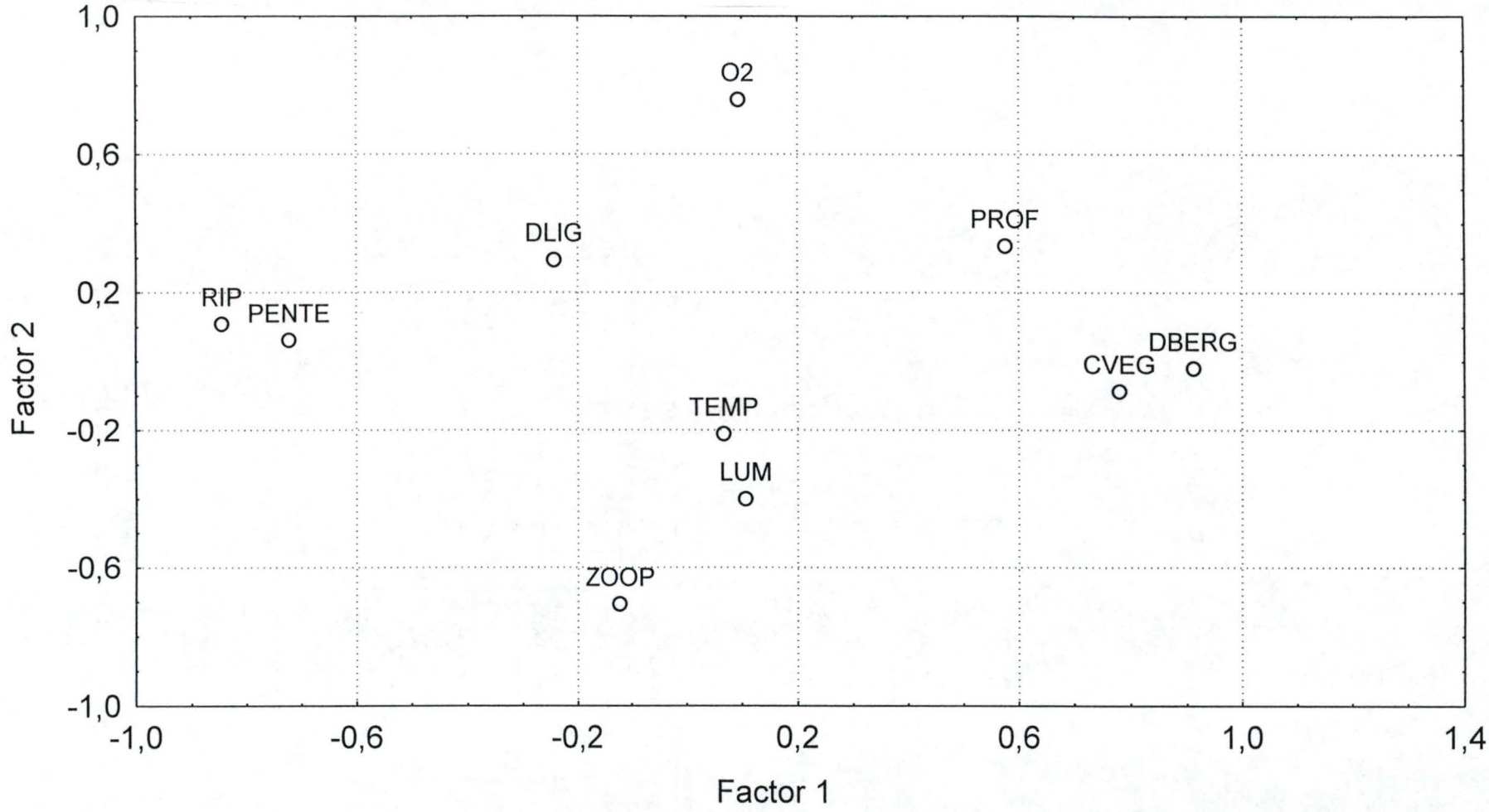


Fig.III.5 : Représentation des variables dans le plan des deux premières composantes principales.

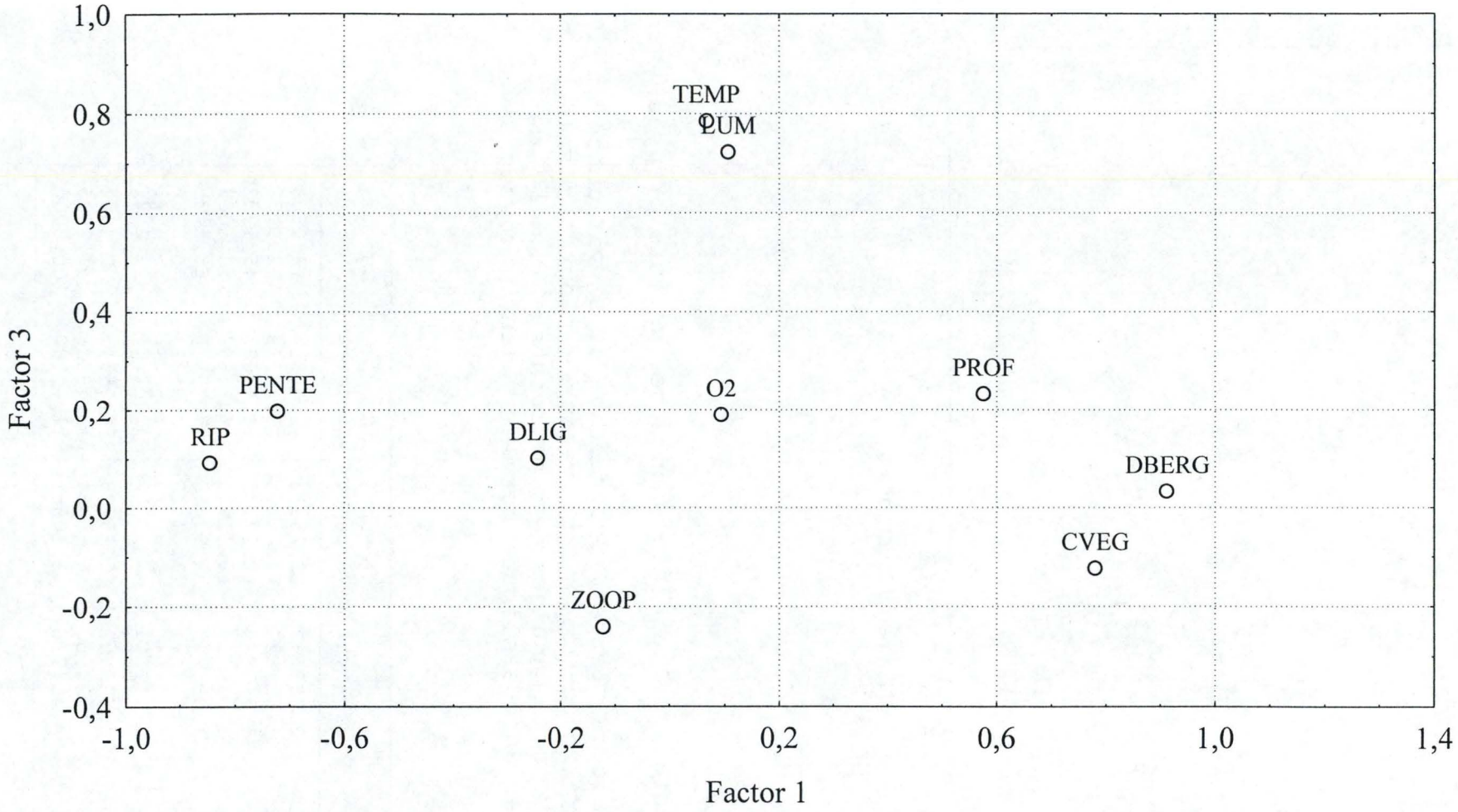


Fig.III.6 : Représentation des variables dans le plan de la première et de la troisième composante principale.

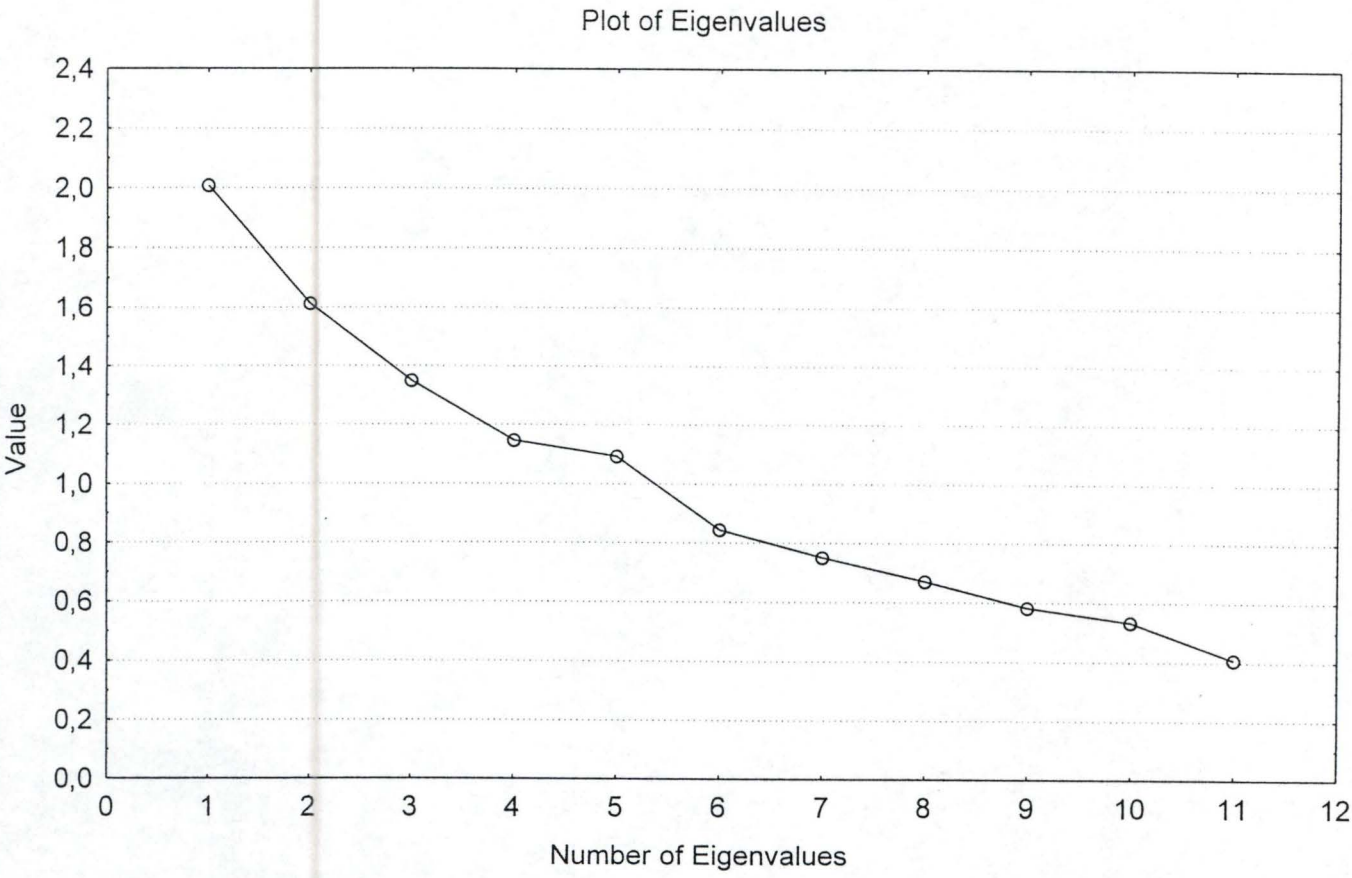


Fig.III.7 : Graphique de la décroissance des valeurs propres.

Tabl.III.3 : Valeurs propres, pourcentage de la variance expliquée par les valeurs propres, valeurs propres cumulées et pourcentage cumulé de la variance expliquée par les valeurs propres.

Value	Eigenval	% total Variance	Cumul. Eigenval	Cumul. %
1	2,008142	18,25583	2,00814	18,2558
2	1,612822	14,66202	3,62096	32,9179
3	1,349849	12,27135	4,97081	45,1892
4	1,146154	10,41958	6,11697	55,6088
5	1,092798	9,93453	7,20976	65,5433
6	,844171	7,67428	8,05394	73,2176
7	,751211	6,82919	8,80515	80,0468
8	,670669	6,09699	9,47581	86,1438
9	,582602	5,29638	10,05842	91,4402
10	,533867	4,85334	10,59228	96,2935
11	,407716	3,70651	11,00000	100,0000

4.2.2. Les stades de développement

Une matrice ne reprenant cette fois que les stades de développement sans les variables a été traitée par l'A.C.P. Pour cela, une réduction supplémentaire a dû être faite. La matrice est réduite aux échantillons non-nuls c'est-à-dire aux échantillons avec alevins de manière à concentrer l'information. Cette opération est faite sur base de différents articles dont les auteurs ont également procédé de la sorte. Copp et al. (1994), Nicolas et Pont (1995), Copp (1989), Copp (1997), Watkins et al. (1997) et Copp (1993).

Sur le graphique de la variance expliquée par les valeurs propres (fig.III.7), l'absence de points dans le prolongement de la droite passant par les deux premières valeurs propres nous amènent à n'utiliser que les deux premiers axes. Ceux-ci expliquent 33% de la variabilité totale (tabl.III.3).

Le tableau des facteurs loadings ne montre aucun stade fortement corrélé avec l'un de ces deux axes (tabl.III.4). Cependant, le graphique de ces deux composantes principales confirme ce que nous attendions c'est-à-dire une évolution des stades dans le temps (fig.III.8). On peut observer une figure en croissant qui atteste de la présence d'un gradient (Depiereux et al., 1983). Ce gradient évolue sur les deux axes de la gauche vers la droite ou plutôt des jeunes stades vers les stades juvéniles. Nous retrouvons donc bien le facteur temps qui correspond à l'évolution ontogénétique des stades larvaires vers les stades juvéniles au cours de la saison.

Notons que les jeunes stades larvaires de perche et de gardon, pêchés plus ou moins lors des mêmes campagnes, se trouvent rassemblés dans une même zone du graphique. Il en est de même pour les stades juvéniles et les stades E' et A des gardons et des perches respectivement, ces derniers correspondant à des stades de transition entre larves et juvéniles.

4.2.3. Mise en évidence des changements de microhabitat lors de la croissance des larves et juvéniles

Nos premières A.P.C. étaient basées sur les variables environnementales ou sur les stades de développement séparément. Voyons maintenant les résultats obtenus pour une matrice mélangeant ces deux types de données. Celles-ci sont reprises sur le premier axe de la nouvelle matrice tandis que le deuxième contient les 140 points d'échantillonnage où les alevins avaient été pêchés.

De la même manière que pour les deux premières A.C.P., nous ne prendrons que les deux premiers axes correspondant aux premières valeurs propres (fig.III.9). Ces deux premiers axes expliquent 27% de l'inertie totale (tabl.III.5).

Tabl.III.4 : Facteurs loadings ou corrélations des stades de développement avec les deux premiers facteurs.

Variable	Factor 1	Factor 2
B_C1	-,301810	-,224158
C2	-,319050	-,026231
D1	-,464515	,243590
D2_E	-,507363	,466319
E_	,253989	,640045
F	,668830	,340469
G	,494153	-,554092
JL	-,258760	-,101480
LA	-,283278	,355723
A	,315567	,553196
B__P_	,582453	,098183
Expl.Var	2,008142	1,612822
Prp.Totl	,182558	,146620

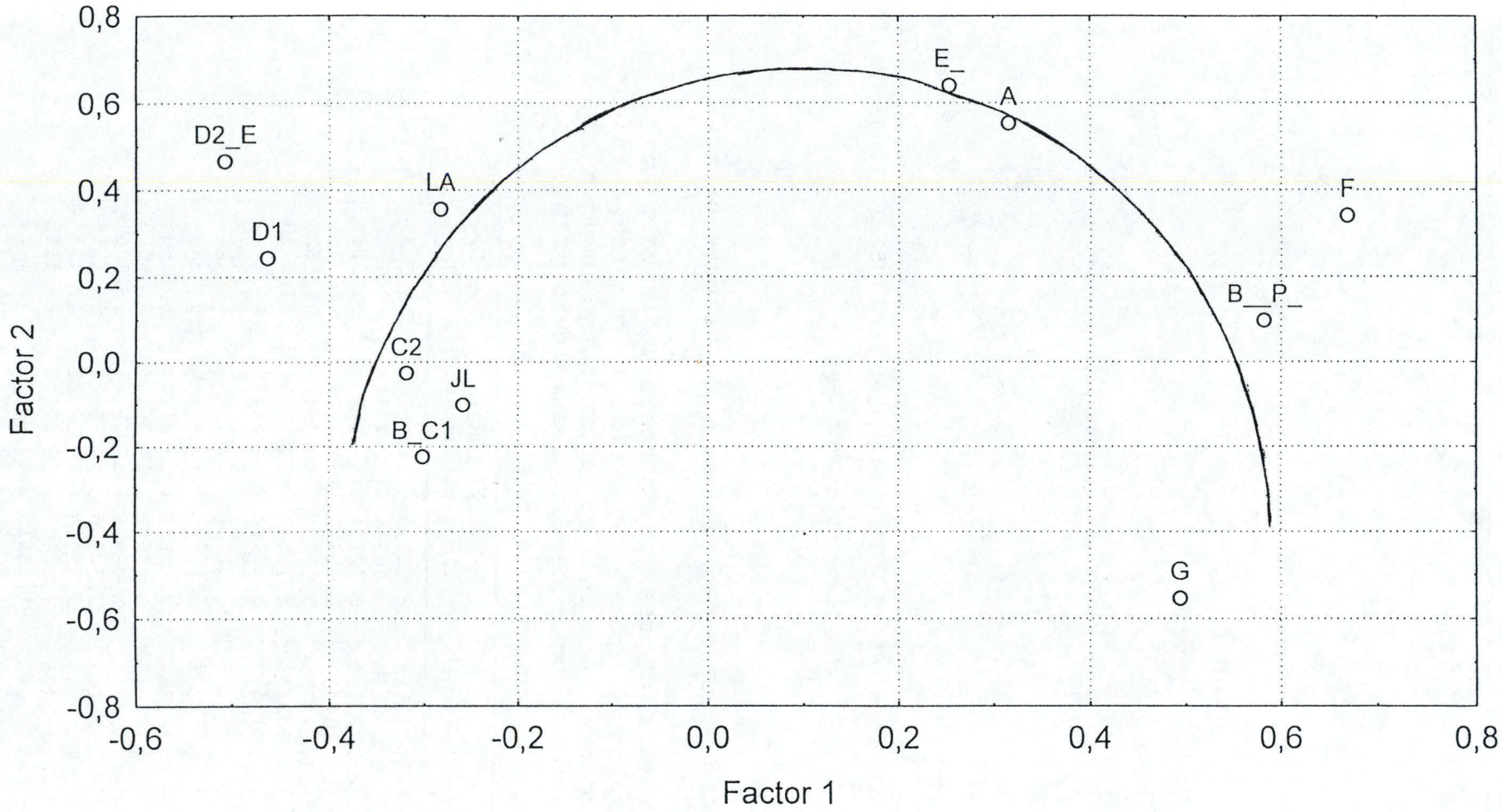


Fig.III.8 : Représentation des stades de développement dans le plan des deux premières composantes principales.

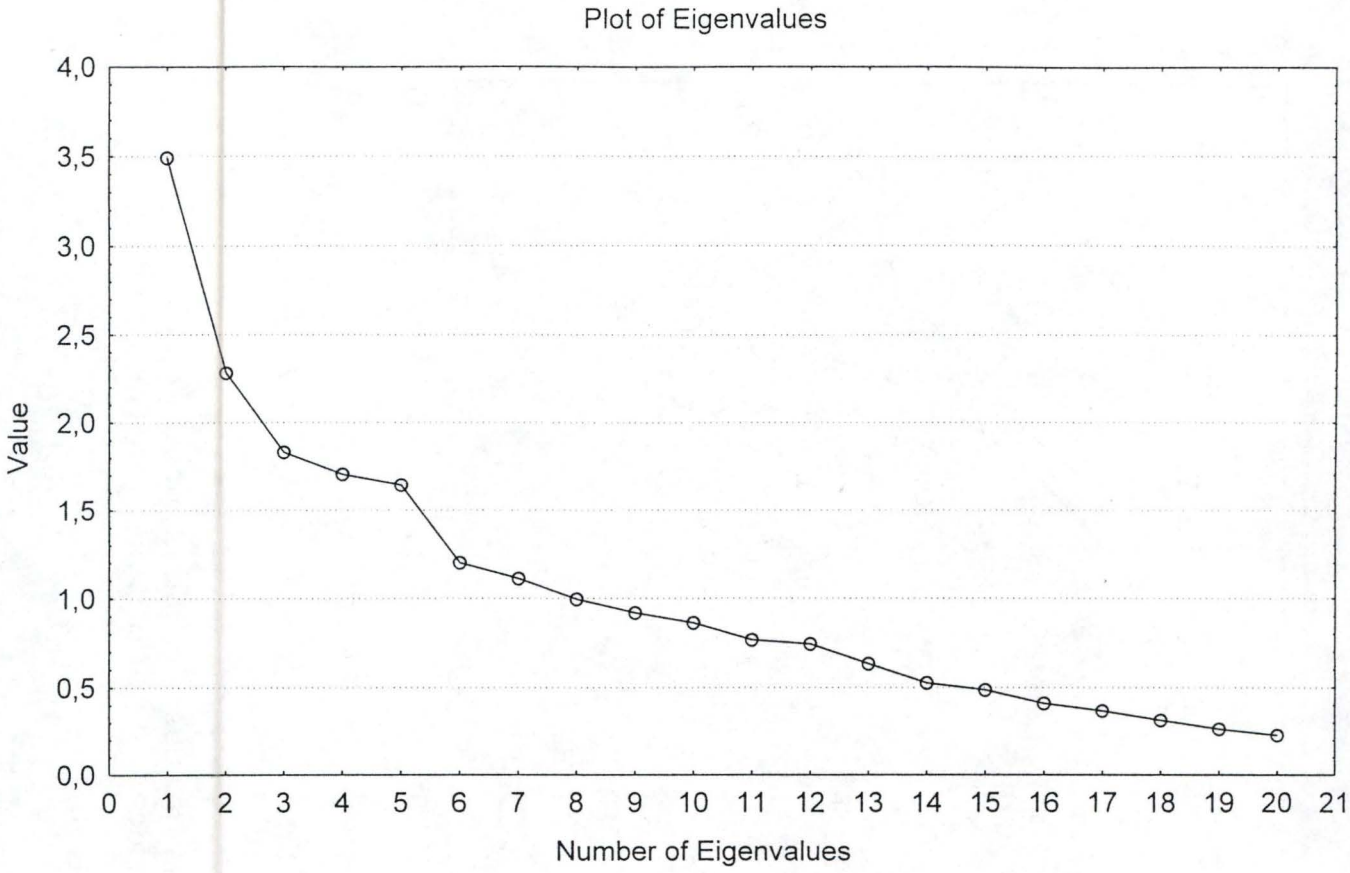


Fig.III.9 : Graphique de la décroissance des valeurs propres.

Tabl.III.5 : Valeurs propres, pourcentage de la variance expliquée par les valeurs propres, valeurs propres cumulées et pourcentage cumulé de la variance expliquée par les valeurs propres.

Value	Eigenval	% total Variance	Cumul. Eigenval	Cumul. %
1	3,491019	16,62390	3,49102	16,6239
2	2,282151	10,86739	5,77317	27,4913
3	1,832784	8,72754	7,60595	36,2188
4	1,704416	8,11627	9,31037	44,3351
5	1,643778	7,82751	10,95415	52,1626
6	1,200233	5,71540	12,15438	57,8780
7	1,111500	5,29286	13,26588	63,1709
8	,994943	4,73782	14,26082	67,9087
9	,920017	4,38103	15,18084	72,2897
10	,864179	4,11514	16,04502	76,4049
11	,767762	3,65601	16,81278	80,0609
12	,744643	3,54592	17,55743	83,6068
13	,634051	3,01929	18,19148	86,6261
14	,526167	2,50556	18,71764	89,1316
15	,487575	2,32179	19,20522	91,4534
16	,412235	1,96303	19,61745	93,4165
17	,369480	1,75943	19,98693	95,1759
18	,315168	1,50080	20,30210	96,6767
19	,265669	1,26509	20,56777	97,9418
20	,230083	1,09563	20,79785	99,0374
21	,202145	,96260	21,00000	100,0000

Tabl.III.6 : Facteurs loadings ou corrélations des variables et des stades de développement avec les deux premiers facteurs.

Variable	Factor 1	Factor 2
TEMP	,342749	,574962
O2	,114815	-,435102
PROF	,455533	-,150780
PENTE	-,610751	,216691
DBERG	,809915*	-,247051
CVEG	,772018*	-,269682
DLIG	-,291271	,190836
RIP	-,694184	,376507
LUM	-,029808	,421294
ZOOP	-,276102	-,231111
B_C1	-,393698	,103149
C2	-,222613	-,367281
D1	-,202640	-,323604
D2_E	-,209814	-,666553
E_	,015287	-,056845
F	,280111	,366005
G	,541688	,463029
JL	-,162754	,002500
LA	-,196620	-,159165
A	,177525	-,006404
B	,354374	,279663
Expl.Var	3,491019	2,282151
Prp.Totl	,166239	,108674

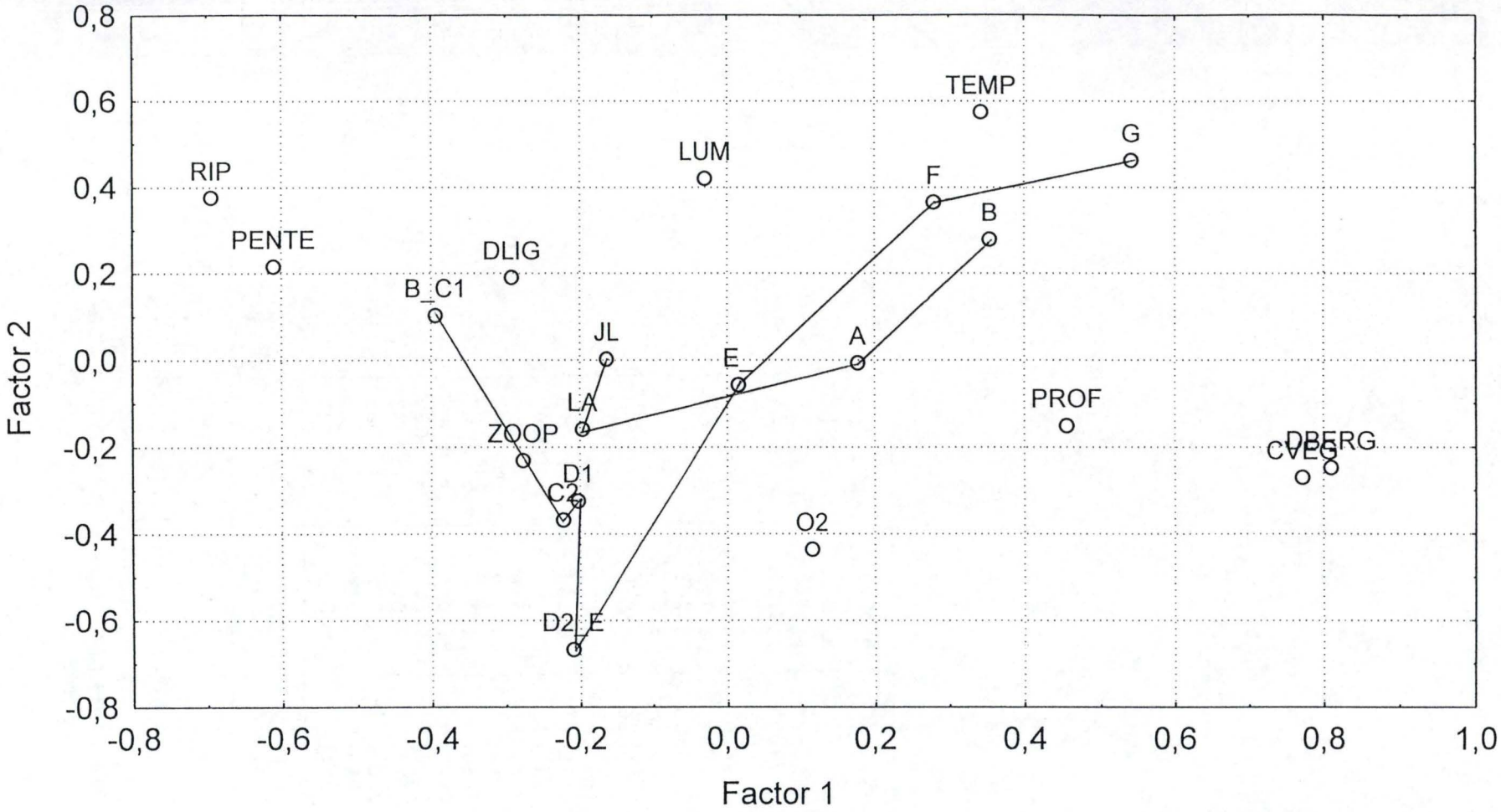


Fig.III.10 : Représentation des variables et des stades de développement dans le plan des deux premières composantes principales.

Le tableau des facteurs loadings indique que les quatre variables les plus corrélées au premier axe sont toujours les mêmes que celles de la première A.C.P. (distance à la berge, couverture végétale, ripisylve et pente). Par contre, la lumière et la température sont deux nouvelles variables corrélées à l'axe deux même si elles le sont de manière moins significative (tabl.III.6).

Le graphique de la première composante principale en fonction de la deuxième permet d'expliquer nos axes (fig.III.10). Le premier, qui exprime 17% de la variance totale montre toujours le gradient latéral de la noue. Si on relie les différents stades selon leur développement ontogénétique, on observe une tendance, chez les alevins, à l'éloignement des berges au cours de leur croissance. En effet, les jeunes stades sont corrélés à une pente élevée proche des berges et à la ripisylve. Au contraire, les stades âgés se trouvent à plus grande distance des berges et proches d'une couverture végétale majoritairement située sur l'axe central de la noue. La profondeur, moins bien corrélée à l'axe principal, peut aussi montrer une tendance chez les stades âgés à préférer les eaux plus profondes puisqu'elle est plus élevée au niveau de l'axe central de la noue qu'au niveau des berges. Le deuxième axe exprime 11% de la variance totale. Les variables qui lui sont corrélées (lumière et température) n'expliquent plus le gradient longitudinal. Si on reprend les stades de développement reliés toujours selon l'ontogenèse, on peut voir que les stades les plus jeunes ainsi que les plus âgés se trouvent à des valeurs plus élevées sur l'axe deux. Les stades intermédiaires se trouvent quant à eux à des valeurs plus basses. Ils sont inversement corrélés à cet axe de manière plus forte que les autres stades surtout pour le gardon (D2-E). Cette différence peut s'expliquer par le fait que nos premières et dernières campagnes se sont déroulées par temps ensoleillé contrairement aux campagnes intermédiaires qui s'étaient effectuées par temps couvert. Les points représentant les jeunes stades sont cependant situés plus bas que ceux représentant les stades plus âgés puisque plus tôt dans la saison, les valeurs de température étaient plus faibles. L'axe deux explique donc cette fois un gradient de chaleur et de lumière qui correspond à un effet saisonnier.

Sur ce même graphique, le gradient longitudinal que nous avions déterminé peut également être repéré. Il se situe en oblique entre nos deux premiers facteurs. Les jeunes stades se trouvent en bas à gauche sur notre graphique et évoluent vers le haut à droite pour devenir juvéniles. Comme la cartographie l'avait montré, cette évolution se fait d'amont en aval. Les graphiques des facteurs scores reprenant l'ensemble des points d'échantillonnage non-nuls a permis d'établir les amplitudes écologiques de chaque stade pour les gardons (fig.III.11) et pour les perches (fig.III.12). Pour cela, tous les points possédant les mêmes stades ont été rassemblés dans des polygones de Mohr. Les amplitudes écologiques indiquent que l'étalement de chaque stade est de plus en plus grand pour

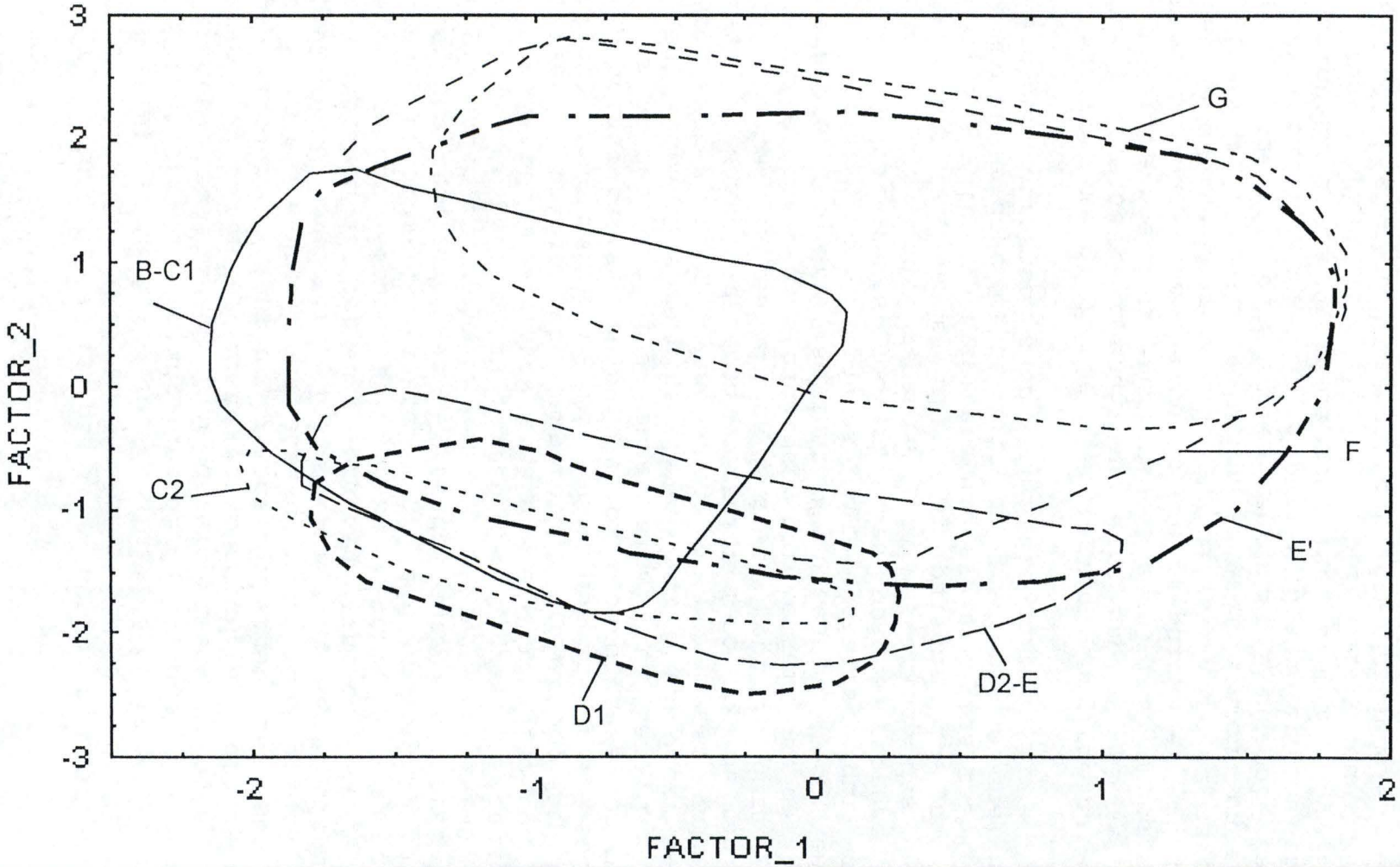


Fig.III.11 : Amplitudes écologiques des différents stades de développement du gardon.

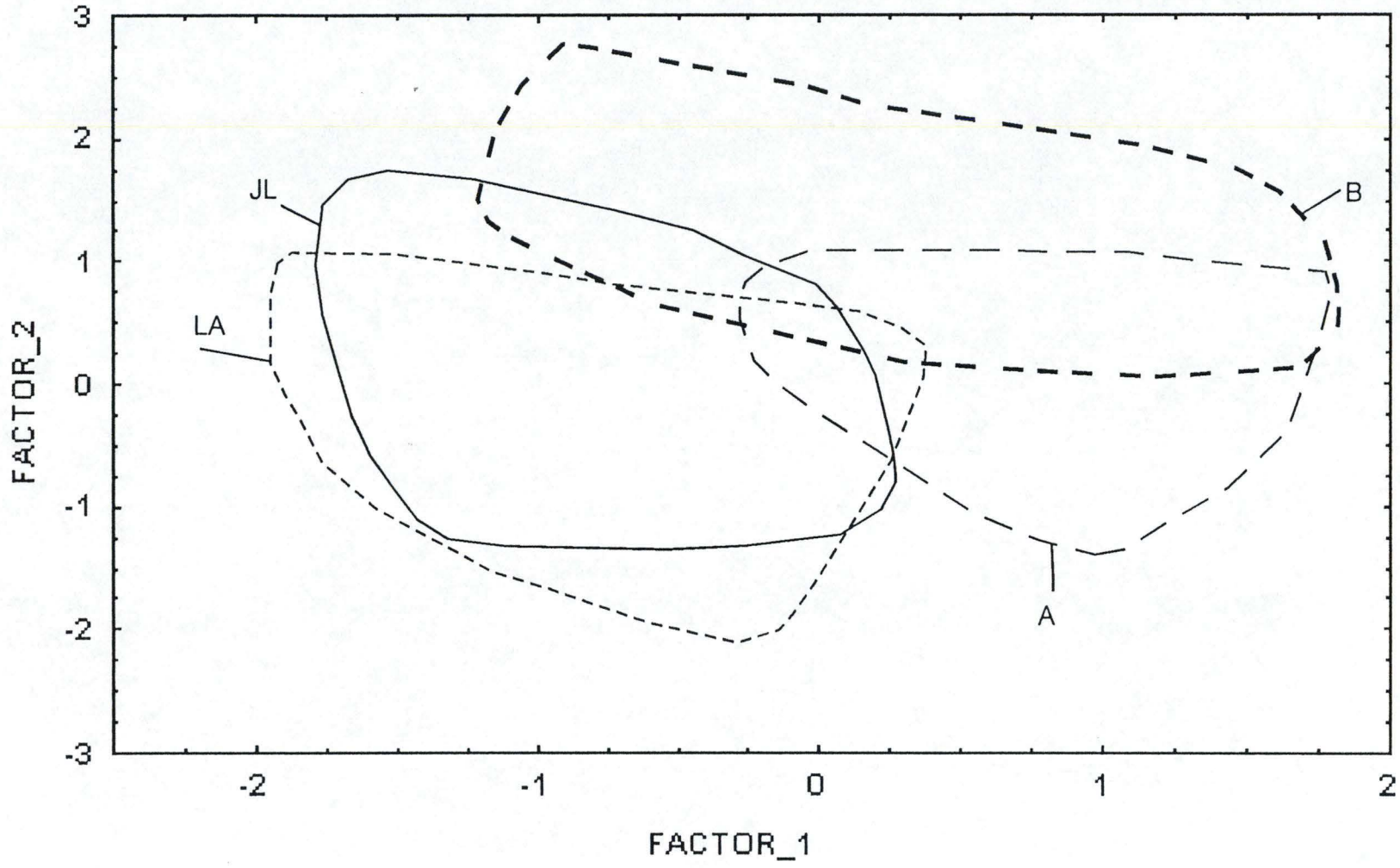


Fig.III.12 : Amplitudes écologiques des différents stades de développement de la perche.

devenir maximum chez les juvéniles (surtout chez le gardon). Les axes de ces graphiques étant toujours les mêmes, on peut voir la progression des stades vers l'aval. Les déplacements des alevins dans la noue semble donc bien se faire selon ce gradient longitudinal. L'O2 que nous avions lié à ce gradient longitudinal ne l'est plus maintenant. Ceci s'explique par le fait que notre matrice a été réduite aux échantillons non-nuls. Par contre, les stades juvéniles tendent vers des températures plus élevées. Nos campagnes de pêche se déroulant toujours d'amont en aval et avec des températures augmentant au cours de la journée, nous retrouvons bien notre gradient longitudinal. De plus, les juvéniles ont été capturés plus tard dans la saison lorsque les températures étaient plus chaudes. Enfin remarquons la présence intéressante du zooplancton situé sur le graphique au milieu des plus jeunes stades larvaires. Cette constatation relie ce que nous avions déjà observé pour ces stades avec le profil de biomasse zooplanctonique.

5. Etude des poids et des longueurs

Après avoir mesuré chaque alevin, des graphiques de longueur totale et standard en fonction des stades de développement ont pu être établi. On observe une tendance logique à l'augmentation de la taille en allant des stades de développement plus jeunes vers ceux plus âgés. Cette tendance est représentée pour les perches et les gardons sur les figures III.13 et III.14. Ces figures montrent également la tendance à l'augmentation pour les longueurs standards, mais dans ce cas, les valeurs des premiers stades de développement sont identiques à celles des longueurs totales. En effet, les alevins étaient trop petits pour qu'on puisse faire une distinction entre ces deux longueurs.

L'annexe 2 reprend les tailles minimales et maximales pour chaque stade. La croissance étant un phénomène continu, le moment de la transition entre chaque stade n'est pas un phénomène fixe et peut varier d'un alevin à l'autre. On observe donc un chevauchement, parfois important, entre la taille maximale d'un stade et la taille minimale d'un stade suivant. Ce tableau indique aussi une augmentation progressive des écarts types au cours de l'ontogenèse. Les différences de taille augmentent de plus en plus en allant vers les stades plus âgés. Cette tendance s'observe aussi sur les figures III.13 et III.14. Les écarts types des longueurs standards en fonction des stades C2 et D1 pour le gardon sont cependant assez élevés. On peut l'expliquer par la difficulté de mesurer les longueurs standards chez les premiers stades larvaires.

Un graphique des logarithmes des poids en fonction des logarithmes des tailles a été construit pour montrer la métamorphose entre les stades larvaires et juvéniles chez le gardon (fig.III.15). Cette métamorphose est caractérisée par

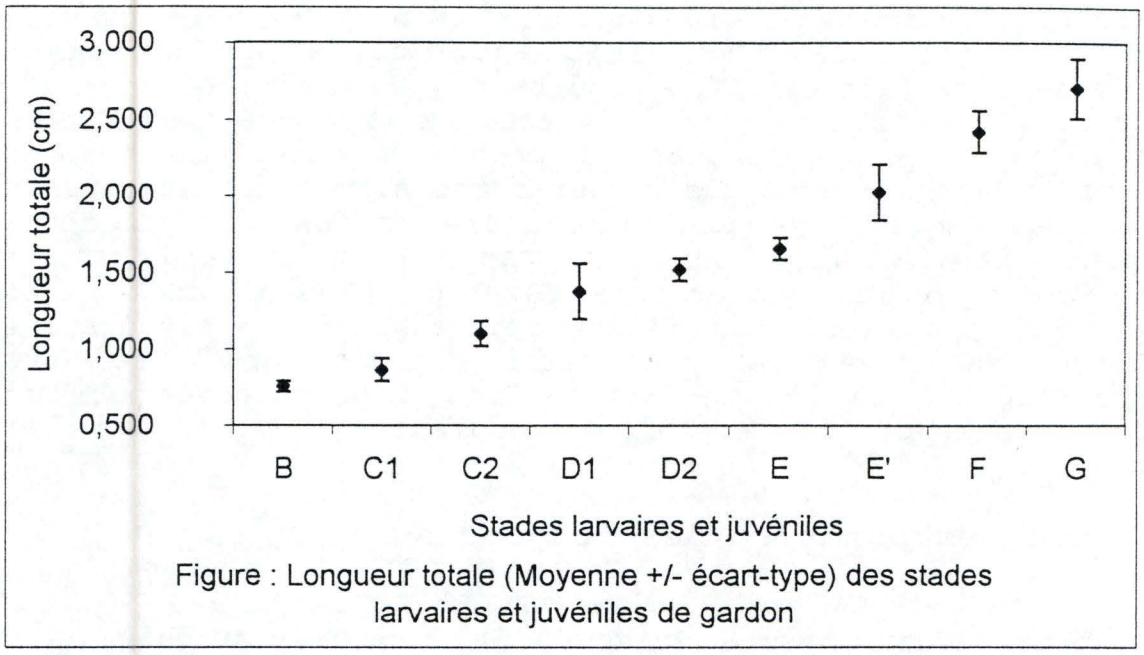


Figure : Longueur totale (Moyenne +/- écart-type) des stades larvaires et juvéniles de gardon

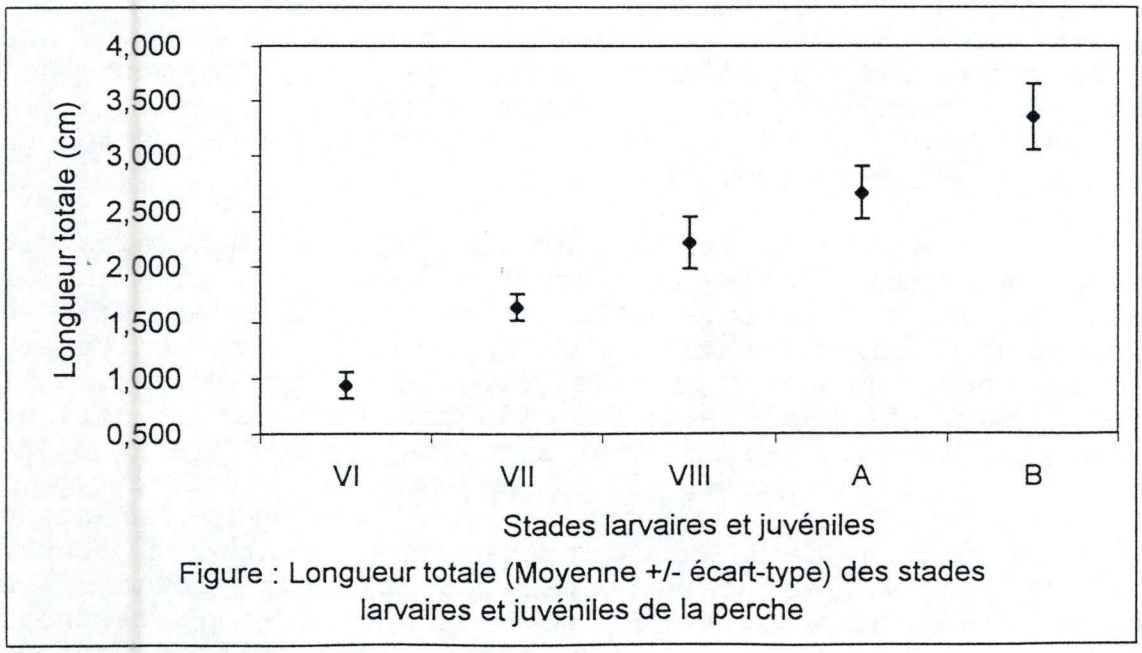


Figure : Longueur totale (Moyenne +/- écart-type) des stades larvaires et juvéniles de la perche

Fig.III.13 : Longueur totale des stades larvaires et juvéniles de la perche et du gardon.

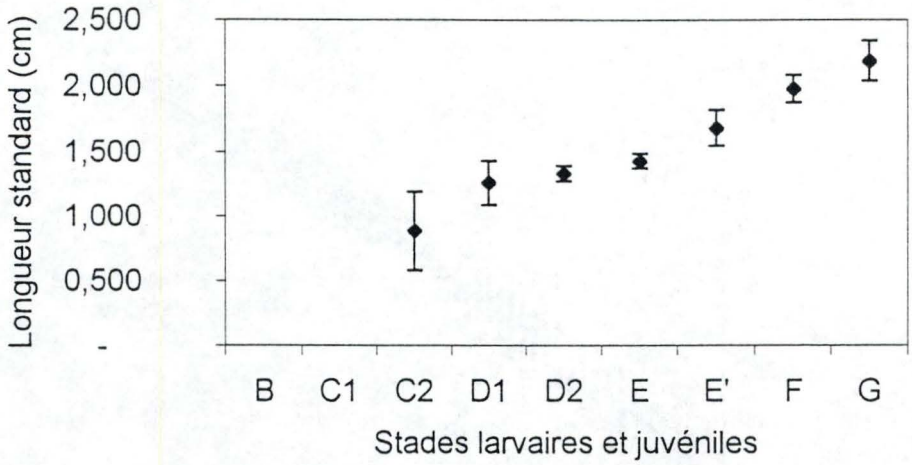


Figure : Longueur standard (Moyenne +/- écart-type) des stades larvaires et juvéniles de gardon

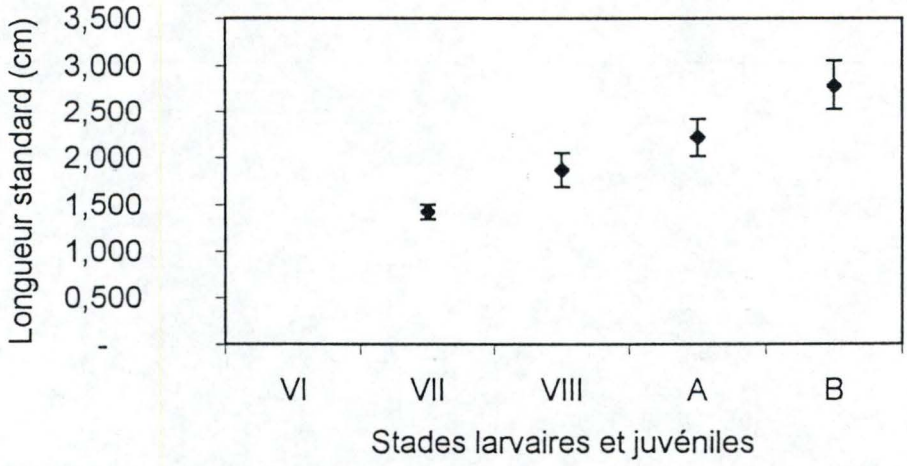


Figure : Longueur standard (Moyenne +/- écart-type) des stades larvaires et juvéniles de la perche

Fig.III.14 : Longueur standard des stades larvaires et juvéniles de la perche et du gardon.

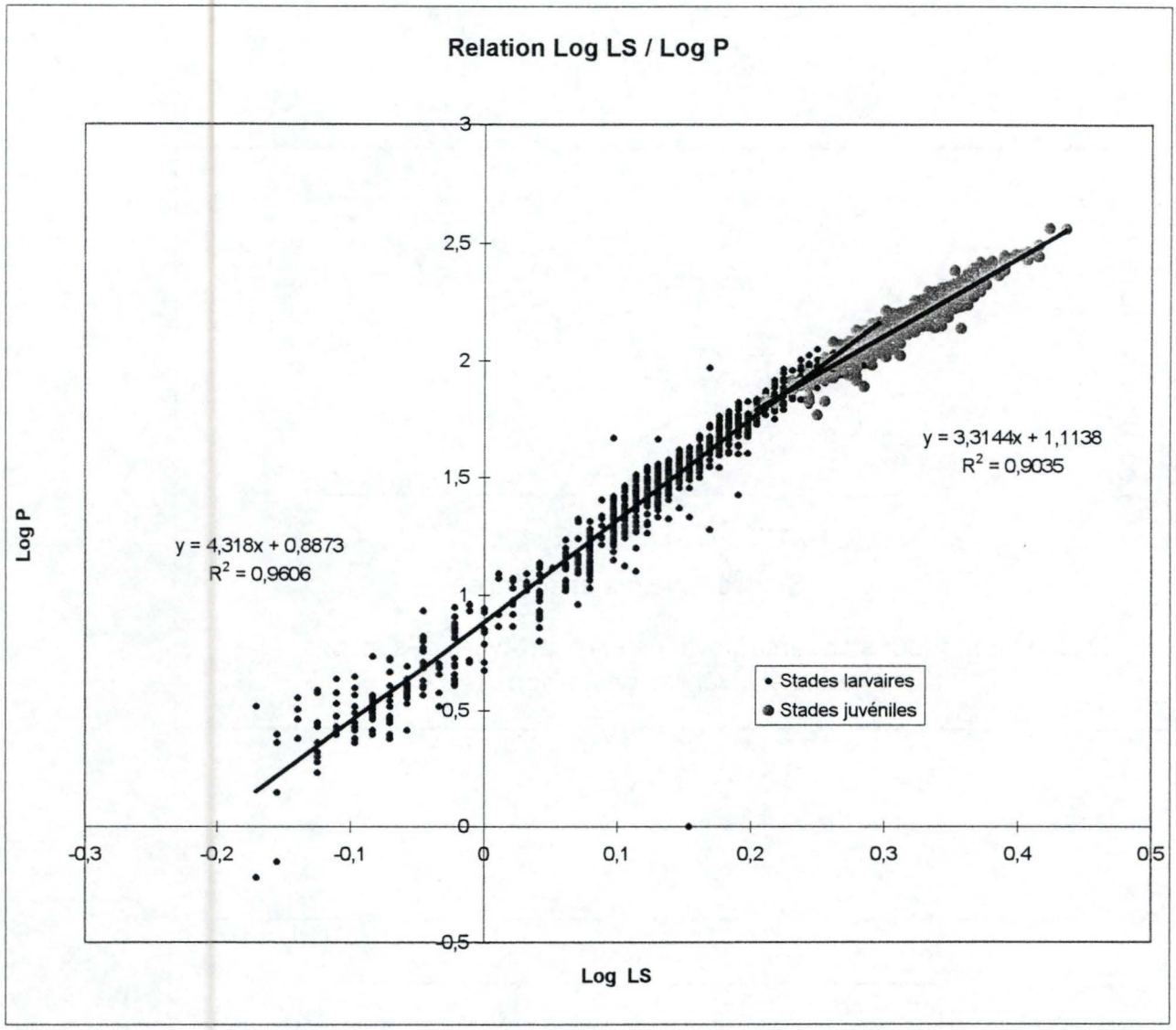


Fig.III.15 : Graphique des logarithmes des poids en fonction des logarithmes des longueurs standards montrant la transition entre les stades larvaires et les stades juvéniles chez le gardon. Cette transition est représentée au niveau de l'intersection des courbes de tendance formées à partir des nuages de points des larves et des juvéniles.

une différence entre les courbes de tendance de ces stades. On observe en effet un point d'inflexion entre ces deux-ci qui correspond au moment de la transition. Précisons que l'axe des abscisses correspond au logarithme des longueurs standards et non des longueurs totales pour lesquelles la différence entre les courbes de tendance n'était pas nette. Cela peut s'expliquer par une différence de croissance allométrique entre ces deux longueurs chez les alevins.

IV. Discussion

1. Importance des variables

De l'ensemble des variables de départ, 9 sur 14 ont finalement été retenues comme susceptibles d'influencer la répartition des alevins. Les trois premières variables supprimées (la conductivité, le substrat et la présence ou absence des prédateurs) ne pouvaient influencer les changements de microhabitat à cause de leur constance. La date et l'heure ont également été supprimées pour alléger notre analyse puisqu'un effet temps était déjà représenté par l'évolution des stades de développement et par les variables influencées par l'évolution saisonnière : la température et la luminosité. Les débris ligneux n'ont pas été supprimés mais sont difficiles à interpréter suite à leur faible corrélation avec les axes de l'A.C.P. Le fait qu'ils soient toujours à proximité des berges peut cependant leur donner un rôle d'abris pour les jeunes stades qui se retrouvent souvent dans ces zones. Les variables restantes s'organisent selon un gradient latéral (ripisylve, pente, couverture végétale, distance de la berge et profondeur) et un gradient longitudinal (température, oxygène et zooplancton). Elles peuvent sans doute nous permettre d'expliquer les variations de microhabitat.

2. Importance des stades larvaires

Les stades de développement sont trop nombreux que pour pouvoir détecter un changement de microhabitat entre chacun d'entre eux. Nous les avons donc regroupés en trois catégories pour faciliter l'interprétation. Ce regroupement a été effectué en fonction d'observations faites sur l'A.C.P. et sur la cartographie. En effet, les stades larvaires de B-C1 à D2-E, sont rassemblés sur le gradient longitudinal (cfr A.C.P.). Ils sont tous situés à proximité du zooplancton et à l'opposé de la variable de la température. De même, ils sont assez proches sur le gradient latéral c'est-à-dire à proximité de la ripisylve et d'une pente élevée et à l'opposé de la couverture végétale et d'un éloignement à la berge. La position de ces stades sur la cartographie tend aussi à un confinement dans la zone amont. Ils formeront dès lors le groupe homogène des stades jeunes. Leur groupe correspondant chez les perches regroupe leurs jeunes larves et les larves âgées. Par le même raisonnement, le stade E' (larvaire) chez le gardon et A (juvénile) chez la perche forment des stades de transition. Les stades F et G et le stade B forment les stades juvéniles.

3. Localisation du microhabitat respectif des stades jeunes, de transition et âgés

3.1. Les jeunes stades

Les stades larvaires les plus jeunes du gardon ont été pêchés en plus faible quantité que les autres stades, le stade A étant même absent. Chez cette espèce, les plus jeunes larves savent s'attacher aux branches et aux racines par leurs glandes adhésives (Balon, 1956, in Copp, 1990a) ce qui peut peut-être expliquer leur faible nombre. Les stades suivants sont mieux représentés et presque toujours situés dans le secteur le plus en amont de la noue. Ce secteur correspond également en moyenne à la zone la plus fournie en zooplancton. Celui-ci se situe en général là où se trouve sa nourriture, en l'occurrence le phytoplancton. Or les stades B-C1 et C2 se nourrissent essentiellement de phytoplancton et les stades D1, D2-E de zooplancton (Hammer, 1985 et Copp1990a). Il semblerait donc qu'une relation larve-zooplancton puisse être établie. De même chez les perches, les jeunes stades se nourrissent essentiellement de zooplancton (Spanovskaya et Grygorash, 1977, in Mathoux, 1996) et se situe à proximité de celui-ci sur l'A.C.P.

Comme nous l'avons déjà souligné, le graphique reprenant l'évolution de la biomasse zooplanctonique relative au cours du temps montre des maxima pour les secteurs 4 et 5 lors des premières campagnes. Ces campagnes correspondent aux captures des jeunes stades. La localisation des jeunes stades dans la zone amont est aussi confirmée par le graphique des amplitudes écologiques. Celles-ci sont situées dans la partie amont du gradient longitudinal représenté par les deux axes de l'A.C.P. De plus, elles sont superposées et assez faibles par rapport à celles des stades suivants, ce qui montre leur confinement aux premiers secteurs amont. Les faibles profondeurs et la proximité des berges d'après l'A.C.P. et la cartographie sont apparemment aussi des facteurs liés à la répartition des jeunes stades.

Quelques points se trouvent aussi en aval de la noue. Il est plus difficile d'interpréter leur présence à cet endroit. Une zone moins profonde et des valeurs plus élevées de zooplancton dans le secteur I pour les deuxième et troisième campagnes sont deux hypothèses pour expliquer la position de ces points.

Les jeunes stades de perches et de gardons trouveraient donc dans ce secteur tout ce dont ils ont besoin pour survivre : phytoplancton et zooplancton comme première nourriture exogène et faibles profondeurs qui peuvent fournir des abris

contre la prédation. Une autre explication à ce confinement en amont est que les larves ont une capacité de nage réduite durant leur premier stade de développement (Copp et Kovac, 1996) et ne peuvent donc pas explorer davantage leur habitat. La préférence des alevins pour les berges peut s'expliquer par la présence de zone de refuge, les branches et les racines étant certainement plus nombreuses. De plus, les perches et les gardons fraient sur les berges de la noue à un moment où il n'y a pas encore de nénuphars. On s'attendra donc à retrouver les jeunes larves à proximité des berges lors de l'éclosion.

3.2. Les stades de transition

Les stades intermédiaires sont les stades E' chez le gardon et A chez la perche. La cartographie indique que le stade E' marque le début de l'étalement des alevins dans la noue. On ne peut pas en dire autant pour le stade A. Par contre l'A.C.P. montre clairement leur disposition intermédiaire sur le gradient longitudinal. L'amplitude écologique du stade E' possède une surface importante qui recouvre celle des stades jeunes et âgés en même temps, ce qui lui confère bien son statut de stade de transition. Ceci est en plus confirmé par l'A.C.P. des stades de développement où les stades E' et A sont situés au milieu des autres. Le stade E' est encore un stade larvaire mais est très proche des stades juvéniles. Le graphique du rapport logarithme de la surface sur le logarithme du poids chez le gardon montre le moment de la transition larve-juvénile au point d'intersection des deux courbes de tendances. Cette observation est similaire à celle faite par Copp (1990). Il s'agit d'une métamorphose qui peut avoir des conséquences sur la répartition des alevins. En effet, on observe mis à part l'augmentation de la taille, la fin de la différenciation et de la réorganisation des organes des sens, de l'appareil digestif, des muscles et des branchies (El-Fiky et Wieser, 1988, in Jachner, 1991). Les voiles natatoires des larves E' ont quasi disparus et leurs nageoires terminent leur ossification. La mobilité des larves s'accroît alors énormément (Copp et Kovac, 1996) et l'étalement des larves dans la noue devient possible. De cette façon, les larves quittent également la zone où le zooplancton est le plus abondant. Leur dépendance à celui-ci est en effet diminuée suite à un changement et à une diversification du régime alimentaire qui comprend maintenant chez les perches, des proies plus grosses de type macroinvertébré (Hammer, 1985).

D'après l'A.C.P., les larves E' et A s'éloignent également des berges. Ceci se marque par un déplacement vers la droite sur le gradient latéral correspondant à l'axe 1 de l'A.C.P. Cet éloignement devient sans doute possible grâce aux

capacités de nage accrue des alevins et par la prolifération de nénuphars dans la noue qui peuvent servir de cache pour ceux-ci. Ces déplacements longitudinaux et latéraux amènent de manière logique les alevins dans des zones à profondeur plus élevée.

3.3. Les stades juvéniles

L'étalement des stades juvéniles est bien perceptible aussi bien pour les perches que pour les gardons. Ils se situent à l'extrémité avale du gradient longitudinal de l'A.C.P. Leur amplitude écologique est cependant beaucoup plus grande que celle des jeunes stades, ce qui montre qu'ils occupent une diversité d'habitat plus importante. Les juvéniles ont également été capturés en général à des profondeurs plus élevées suite sans doute à leur progression vers l'aval et à leur tendance à l'éloignement des berges. La taille qui augmente en allant vers les stades juvéniles est sans doute liée, comme l'augmentation des capacités de nage, à l'étalement croissant des alevins dans la noue.

La différenciation et l'ossification complètes de leurs nageoires accroissent encore leur mobilité (Copp et Kovac, 1996) et leur permettent d'une part de chercher leurs proies qui ne sont plus essentiellement constituées de zooplancton et d'autre part de sélectionner leur microhabitat, leurs besoins internes changeant (Garner, 1996). La couverture végétale aide sans doute à mieux permettre ces déplacements en dissimulant les juvéniles des prédateurs (Person, 1991, in Rossier et al., 1996). D'autre part, il ne semble pas encore y avoir de prédation des perches sur les gardons à ces stades, leur taille étant encore trop petite. Les juvéniles de gardon mesurent plus ou moins 2.5 cm et ceux de perche, plus ou moins 3 cm.

4. Comparaison avec d'autres milieux

Les changements de microhabitat qui surviennent au cours de l'ontogenèse sont des phénomènes assez variables. En effet, ils sont modulés en fonction du type de rivière, des conditions environnementales et de facteurs biologiques tels que la compétition ou la prédation.

4.1. Répartition des alevins dans d'autres annexes fluviales

Les observations faites dans la noue diffèrent assez bien de celles faites dans les annexes du Rhône et de la rivière Great Ouse. Les changements de microhabitats qui apparaissent lors de l'ontogenèse sont des phénomènes qui peuvent varier en

fonction de nombreux facteurs. C'est d'autant plus le cas dans les annexes fluviales qui sont des milieux assez complexes au niveau de leur structure, leur richesse et leur fonctionnement. Dans les annexes du Rhône et de la rivière Great Ouse, les larves de gardon préfèrent les eaux de profondeurs moyennes pourvues de végétation et/ou de débris ligneux. Elles passent ensuite vers des eaux peu profondes et ouvertes lors de la transition vers le stade juvénile (Copp, 1990a et 1997). L'explication de cette variation de micro-habitat est la perception des changements environnementaux qu'ont les jeunes gardons. Cette perception correspond à l'exploitation des eaux peu profondes en tant que refuge contre la prédation lorsque les structures protectrices deviennent rares ou indisponibles (Copp, 1990a).

Les alevins de notre noue quittent plutôt les zones peu profondes et proches des berges en devenant juvénile. Il se pourrait que nous retrouvions cette perception suite à la prolifération des nénuphars qui fournissent des abris aux larves plus âgées et aux juvéniles capables de les atteindre. Remarquons que dans la noue de Waulsort, les berges possèdent souvent des végétaux ou des branches pouvant aussi servir d'abris aux alevins. Le déplacement des larves doit donc aussi permettre la recherche d'autres besoins (alimentation,…), par sélection d'autres microhabitats par exemple, leur morphologie et leur physiologie changeant (Jachner, 1991).

4.2. Répartition des alevins en rivière

La répartition des alevins en milieu lotique est différente à cause de la vitesse du courant. Celle-ci influence en effet le substrat, la température, les micro-organismes, la végétation et la présence ou l'absence des jeunes poissons. Les abris recherchés par les alevins ne concernent pas seulement la protection contre la prédation, mais ils doivent également servir à éviter que les poissons ne soient emportés vers l'aval (à l'exception des comportements de dérive, cfr synthèse bibliographique) (Schiemer et al., 1991). Les zones occupées par les alevins doivent également fournir une alimentation adéquate différente de celle disponible en milieu lentique. Ces raisons expliquent pourquoi l'habitat des O+ du gardon en rivière est caractérisé par des eaux plus lentiques, plus chaudes, peu profondes et souvent en association avec de la végétation ou des branches (Haberlehner, 1988, in Copp, 1990a). Les perches préfèrent l'interface littorale avec végétation entre l'eau et les berges (Copp, 1997). La présence de tous ces facteurs en même temps étant difficile, les alevins sont souvent présents en grande concentration dans des zones restreintes. Citons comme exemple 1.500 alevins (25 mm)/m2 correspondant à une biomasse de 250 gr/m2 dans l'Ourthe (Baras et al., 1995). La situation

des zones de frai est également importante pour la présence ou non d'alevins.

Avec l'augmentation de l'âge et de la taille du corps, les espèces rhéophiles colonisent progressivement les micro-habitats où la profondeur et la vitesse du courant augmentent et avec un substrat grossier. Par contre les espèces comme la perche et le gardon sélectionnent les microhabitats lentiques caractérisés par la présence de végétation et de substrat fin (Baras et al., 1995).

4.3. Répartition des alevins en lac

Les milieux lacustres peuvent différer fortement des noues de par leur superficie et leur état trophique. Cependant, les observations faites sur les déplacements d'alevins convergent en général avec nos résultats. Rheinberger et al. (1987, in Copp, 1990a) ont observé une migration des 0+ de gardons vers les eaux plus profondes quelques semaines après l'éclosion. Ce déplacement peut être un comportement fixé génétiquement mais la pression de prédation et le mouvement des proies en sont les deux raisons les plus vraisemblables (Copp, 1990a). Ces migrations vers les eaux plus profondes dans les noues seraient plus dues à un changement de régime alimentaire et à l'opportunité qu'offrent les nénuphars comme zone de refuge. Ceci favorisé, bien entendu, par l'augmentation de leur mobilité.

Les perches, par contre, se déplacent en général en lac vers la zone pélagique après l'éclosion. Ceci peut s'expliquer par la pression de prédation. Elles reviennent ensuite au niveau des berges lorsque la température de l'eau, leurs proies et les zones de protection leur sont plus favorables (Urho, 1996).

V. Conclusions et perspectives

Les annexes fluviales sont des milieux lentiques voire semi-lentiques à complexité très élevée par rapport aux cours d'eaux qui les relient. De par leur forte stabilité, les zones annexes sont des milieux reliques et jouent un rôle précieux pour l'équilibre biologique des populations du fleuve. Elles sont caractérisées par un grand nombre d'habitats et une biodiversité élevée. Ainsi, elles présentent des sites de frai particuliers et précieux pour de nombreuses espèces de poissons. La noue de Waulsort que nous avons étudiée est caractérisée par une communication avale avec la Meuse, ce qui lui confère un caractère nettement lentique, et constitue une zone de frai et d'alevinage.

La complexité des zones annexes offre de nombreux microhabitats que les alevins pourront exploiter en fonction de leurs besoins au cours de leur croissance. En effet, ils subissent pendant l'ontogenèse des modifications morphologiques et physiologiques qui vont influencer leurs besoins internes et leur capacité d'exploitation du milieu. Ces modifications sont essentiellement la différenciation et la réorganisation des organes des sens, de l'appareil digestif, des muscles et des branchies. Ces changements drastiques vont influencer le comportement d'alimentation dans les premières semaines de la vie du poisson et mener à une série de changements de régime alimentaire et d'utilisation de microhabitats. A cela s'ajoutent l'augmentation de taille des alevins et la différenciation et l'ossification de leurs nageoires qui vont accroître leurs capacités de nage et faciliter l'exploitation de leur milieu. Les alevins vont devoir sélectionner les microhabitats les plus favorables à leur croissance et à leur survie à chaque stade de développement, un microhabitat favorable à un stade donné pouvant ne plus correspondre aux besoins du stade suivant.

Notre étude visait à décrire l'évolution des microhabitats au cours de l'ontogenèse des larves et juvéniles de perches et de gardons dans la noue de Waulsort.

De manière à mener à bien cette étude, huit campagnes de pêche par échantillonnage ponctuel d'abondance ont été réalisées de l'éclosion des larves à la fin de la métamorphose larves-juvéniles. Lors de chaque campagne, 50 points d'échantillonnages ont été effectués ainsi qu'une série de relevés de variables environnementales supposées influencer les variations d'habitat. La technique de pêche électrique par échantillonnage ponctuel d'abondance a permis d'échantillonner correctement l'ensemble de la noue. Le matériel de pêche a été adapté, principalement par réduction de l'anode, pour la capture des alevins de l'année. De l'ensemble des variables environnementales prélevées, dix ont été retenues : la distance à la berge, la ripisylve, la couverture végétale, la

pente, la profondeur, les débris ligneux, la lumière, la température, l'O2 et le zooplancton. Le traitement de l'ensemble des données a été réalisé selon trois méthodes principales : une analyse statistique multivariée (l'analyse en composantes principales), une cartographie de la noue et une étude des tailles et des poids des alevins.

Trois A.C.P. ont été réalisées. La première qui ne reprenait que les variables en fonction de tous les points d'échantillonnage a donné les corrélations entre celles-ci. La seconde qui concernait les stades de développement en fonction des points d'échantillonnage non nuls a montré une évolution temporelle des premiers stades larvaires vers les stades juvéniles. Enfin une troisième a permis de voir les relations entre les variables et les stades de développement. La cartographie qui montrait la répartition des alevins selon les stades de développement pour un profil de profondeur et un profil de biomasse zooplanctonique relative a complété notre étude.

Les résultats qui ressortent du traitement de l'ensemble des données sont les suivants : les changements des microhabitats des perches et des gardons sont fort semblables. Il semblerait donc qu'il n'existe pas encore de ségrégation spatiale entre ces deux espèces. On peut voir, sur la troisième A.C.P., un gradient latéral qui montre une tendance générale des alevins à s'éloigner des berges et donc des pentes fortes et de la ripisylve et de se déplacer vers une couverture végétale et des profondeurs plus élevées au cours de l'ontogenèse. D'autre part, un gradient longitudinal est également représenté sur l'A.C.P. et permet d'observer un déplacement des alevins de la partie la plus en amont de la noue vers l'entièreté de celle-ci lors de leur croissance.

Les jeunes stades sont situés de préférence à proximité des berges. Ces zones moins profondes et souvent pourvues de végétaux et de débris ligneux correspondent sans doute à des zones de refuge. Les jeunes stades larvaires sont également confinés dans la zone la plus en amont à faible profondeur et à présence élevée de zooplancton (cfr cartographie) qui est une de leurs premières nourritures exogènes. La faible profondeur pourrait être à une zone de refuge à plus faible taux de prédation. Les stades juvéniles, par contre, montrent un étalement sur l'ensemble de la noue. Les changements de microhabitat lors de l'évolution vers les stades juvéniles coïncident avec des facteurs qui pourraient les expliquer. Ceux-ci sont l'apparition de nouvelles zones de refuge par prolifération des nénuphars, l'augmentation de leur taille et de leur capacité de nage et sans doute un changement de régime alimentaire. Les perches ayant été pêchées en moins grande

quantité que les gardons, leur analyse est basée sur moins d'informations et est donc moins sûre.

Les amplitudes écologiques des jeunes stades confirment leur confinement dans la zone la plus en amont sur le gradient longitudinal représenté par l'A.C.P. Par contre, les amplitudes écologiques des stades juvéniles sont beaucoup plus larges. Elles montrent bien l'étalement des alevins sur l'entièreté de la noue lors de leur croissance.

Nous pouvons donc avancer que les premiers stades larvaires de perche et de gardon, pour avoir les conditions idéales à leur développement, requièrent l'occupation de microhabitats précis. Etant en effet plus facilement exposés à la prédation, ils sont restreints aux zones plus protégées. De plus, suite à la fin de l'utilisation de leur nourriture endogène, le microhabitat occupé doit présenter une alimentation adéquate et suffisante. Les stades larvaires plus âgés et les stades juvéniles montrent par contre, suite à leur développement, une exploitation plus grande de leur milieu qui leur permettent de sélectionner de nouveaux microhabitats plus propices à la satisfaction de leurs besoins changeants.

Il serait intéressant, lors d'études ultérieures, d'analyser le contenu digestif des alevins et ainsi de voir s'il existe des changements de régime alimentaire lors de leur étalement sur l'ensemble de la noue. De même, en sachant que les lieux de pontes des perches et des gardons sont répartis sans préférences autour de l'entièreté de la noue, il serait intéressant de comprendre à quoi est dû ce confinement des premiers stades larvaires dans la zone la plus en amont de celle-ci. Enfin, les différences de taille au sein de chaque stade de développement pourraient être mesurées et comparées avec la répartition des alevins de chacun de ces stades de manière à apporter plus de détails sur leurs déplacements.

Bibliographie

Amoros, C. et G.E. Petts (1993) : Hydrosystèmes fluviaux. Masson S.A., Paris, France, 300 pp.

Bain, M.B. (1995) : L'habitat à l'échelle locale : distribution multiparamètre des poissons d'eau courante. Bull. Fr. Pêche Piscic. 337/338/339 : 165-177.

Baran, P., M. Delacoste, J.M. Lascaux, F. Dauba et G. Segura (1995) : La compétition interspécifique entre la truite commune (Salmo trutta L.) et la truite arc-en-ciel (oncorhynchus mykiss Walbaum) : influence sur les modèles d'habitat. Bull. Fr. pêche Piscic. 337/338/339 : 283-290.

Baras, E. (1992) : Contribution à l'étude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez un poisson téléostéen dulcicole, le barbeau fluviatile, Barbus barbus (L.). Thèse de doctorat en sciences zoologiques, Université de Liège (non publié) : 214 pp.

Baras, E., J. Nindaba et J.C. Philippart (1995) : Microhabitats utilisés par les alevins O+ d'une communauté de cyprins rhéophiles : analyse de l'évolution de la communauté et des densités de population. Bull.Fr. Pick Pisci.337/338/339, 241-247.

Bengen, D., A. Belaud et P. Lim (1992) : Structure et typologie ichtyenne de trois bras morts de la Garonne. Annls Limnol. 28 (1) : 35-56.

Benson, B.J. et J.J. Magnussen (1992) : Spatial heterogeneity of littoral fish assemblages in lakes : relation to species diversity and habitat structure. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49 : 1493-1500.

Bracken, J.J. et M.P. Kennedy (1967) : A key to the identification of the eggs and young stages of coarse fish in irish waters. Sci. Proc. Of the Roy. Soc. Dublin. Series B 2 (12) : 99-108.

Brosse ,S., S. Lek et F. Dauba (1998) : Microhabitat shifts of yoy fishes induced by water livel. O+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Copp, G.H. (1989) : Electrofishing for fish larvar and O+ juveniles : equipment modifications for increased efficiency with short fish. Aquaculture and Fisheries Management 20 : 453-463.

Copp, G.H. (1989)The habitat diversity and fish reproductive fonction of flood plain ecosystems. Environmental Biology of Fish. 26 : 1-27.

Copp, G.H. (1990) : Recognition of cohorts and growth of larval and juvenile roach Rutilus rutilus (L.), using size-class ordination of developmental steps. J. Fish Biol. 36, 803-819.

Copp, G.H. (1990a) : Shifts in the microhabitat of larval and juvenile roach, Rutilus rutilus (L.), in a floodplain channel. J. Fish Biol. 36, 683-692.

Copp, G.H. (1993) : Microhabitat use of fish larvae and 0+ juveniles in a small abandoned channel of the Upper River Rhône, France. Folia Zoologica -42 (2) : 153-164.

Copp, G.H. et P. Jurajda (1993) : Do small riverine fish move inshore at night ? Journal of Fish Biology 43 (supplement A), 229-241.

Copp, G.H., G. Guti, B. Rovny et J. Cerny (1994) : Hierarchical analysis of habitat use by 0+ juveniles fish in Hungarian/Slovak flood plain of the Danube River; Environmental Biology of Fishes 40: 329-348.

Copp, G.H. et P. Garner (1995) : Evaluating the microhabitat use of freshwater fish larvae and juveniles with point abondance sampling by electrofishing. Folio Zoologica 44(2) : 145-158.

Copp, G.H., V. Kane (1996) : When do fish with indirect development become juveniles ? Can.J. Fish Aquat. Sir. 53 : 746-752.

Copp. G.H. (1997) : Microhabitat use of fish larvae and 0+ juvelines in a highly regulated section of the river Great Ouse. Regulated Rivers : Research & Management, vol. 13, 267-276.

Cuinat, R. (1967) : Contribution to the study of physical parameters in electrical fishing in rivers with direct current. In R. Vibert (Ed.): "Fishing with electricity, its application to biology ans management". FAO, Fishing News Books, Surry, Angleterre : 131-173.

Depiereux, E., E. Feytmans et J-C Micha (1983) : Utilisation critique de l'analyse en composantes pricipales et du cluster analysis pour la description d'échantillons d'invertébrés benthiques en eau douce. Oikos 40 : 81-94. Copenhagen.

Descy, J.P. (1989) : Manuel pratique des techniques d'analyse de l'eau (non publié), 49 p.

Didier, Y. (1997) : Indice biotique d'intégrité piscicole pour évaluer la qualité écologique des écosystèmes lotiques. Thèse de doctorat Facultés universitaires Notre-Dame de la Paix, Namur. (non publié). 313 p.

Diehl, S. (1993) : Effects of habitat structure on ressource availability, diet and growth of benthivorous perch, Perca fluviatilis. Oikos 67 : 403-414.

Fiogbé, E.D. (1996) : Contribution à l'étude des besoins nutritionnels chez les larves et juvéniles de la perche fluviatile (Perca fluviatilis L.) . Thèse de doctorat , Facultés universitaires Notre-Dame de la Paix. Namur (non publié), 334 pp.

Flore, L. (1993) : Caractéristiques et fonctions écologiques de différents bras morts de la Sambre. Facultés universitaires Notre-Dame de la Paix (Namur).

Franquet, E., S. Dolidec et D. Chessel (1995) : Using multivariate analyses for separating spatial and temporal effects within species-environment relationships. Hydrobiologia 300/301 : 425-431.

Garner, P. (1996) : Microhabitat use and diet of 0+ ciprinid fishes in a lentic, regulated reach of the River Great Ouse, England. Journal of Fish Biology 48, 367-382.

Gozlan, R., J.N. Toureng et G.H. Copp (1998) : Identifying a functionally descriptive fish species in assessing the ecological integrity of a river system : example of the sofie Chondrostoma taxostoma. O+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Greenberg, L.A., C.A. Paszkowsky et W.M. Tonn (1995) : Effects of prey species composition and habitat structure on foraging by two functionally distinct piscivores. Oikos 74 : 522-532.

Grégoire, I. (1992) : Etudes des besoins nutritionnels des larves et des juvéniles de perche (Perca fluviatilis) en vue d'une production intensive de ce poisson. Facultés universitaires Notre-Dame de la Paix, Namur.

Grey, K., E. Eastwood et G.H. Copp (1998) : Morphology and microhabitat use during early development in the silver bream Blicca bjoerkna. O+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Hammer, C. (1985) : Feeding behaviour of roach (Rutilus rutilus) larvae and the fry of perch (Perca fluviatilis) in Lake Lankan. Arch. Hydrobiol. 103-1 : 61-74.

Jachner, A. (1991) : Food and habitat partitioning among juveniles of three fish species in the pelagial of a mesotrophic lake. Hydrobiologia 226 : 81-89.

Jamet, J.-L; et C. Amblard (1994) : Trophic interactions between adult fish (Rutilus rutilus L., Perca fluviatilis L., Gymnocephalus cernera L.) and their prey communities in the eutrophic Lake Aydat (France). Verh. Internat. Verein. Limnol. 25 : 2158.

Kirchofer, A. et A. Nadjidakis (1998) : Abundance and seasonal distribution of 0+ fish as basis for management of river shores. 0+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Korte, E. (1998) : Habitat use of O+ juveniles in the river Rhine. O+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Kurmayer, R., H. Keckeis, S. Schrutka et I. Zweimüller (1996) : Macro-and microhabitats used by O+ fish in a side-arm of the River Danube. Arch. Hydrobiol. Suppl. 113 Large Rivers 10 1-4 : 425- 432.

Lek, S. et S. Brosse (1998) : Linear and non-linear methods to predict structuration and diversity of O+ fish assemblages at microhabitat scale. O+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Lévêque, C. (1995) : L'habitat : être au bon endroit au bon moment ? Bull. Fr. Pêche Piscic. 337/338/339 : 9-20.

Mathoux, L. (1996) : Le fonctionnement des noues de la Meuse et leur rôle dans le recrutement des espèces autochtones de poissons. Mémoire de Licence en Sciences Biologiques, F.U.N.D.P., Namur (non publié) : 97 pp.

Mittelbach, G.G. (1981) : Foraging efficiency and body size : a study of optimal diet and habitat use by bluegills. Ecology, 62 (5), 1370-1386.

Mooij, W.M. (1989) : A key to the identification of larval bream, Abramis brama, white bream, Blicca bjoerkna and roach, Rutilus rutilus J. Fish Biol. 34, 111-118.

Mooij, W.M. (1992)) : Recruitment of fish in a shallow eutrophic lake Tjeukemeer, The Netherlands. Netherlands Institute of Ecology, Centre for Limnology, The Netherlands. 141 pp.

Naesje, T.F., B. Jonsson, O.T. Sandlund et G. Kjellberg (1991) : Habitat switch and niche overlap in coregonid fishes : Effects of zooplankton abundance. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48 : 2307-2315.

Nelva, A., H. Persat et D. Chessel (1979) : Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichthyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuel d'abondance. C.R. Acad. Sci. Paris 289 (D) : 1295-1298.

Nicolas, Y. et D. Pont (1995): Importance d'annexes latérales artificielles pour le recrutement en juvéniles de poissons dans un fleuve aménagé, le Bas-Rhône. Bull. Fr. Pêche Pisci. 337/338/339 : 249-257.

Nicolas, Y., D. Pont (1997) : Hydrosedimentary classification of natural and engineered backwaters of a large river, the Lower Rhône : Possible applications for the maintenance of high fish biodiversity. Regul. Rivers: Res. Mgmt, vol. 13, 417-431.

Olivier, J.M. (1998) : Spatial dispersion of young-of-the-year fishes in temperate fluvial systems : a review. O+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Penaz, M. G.H. Copp, J.M. Olivier et A.L. Roux (1991) : Fish reproduction potential of regulated fluvial ecosystems : an application of juveniles fishes as fonctional describers. In : M. Penaz (Ed.) : "Biological monitoring of large rivers" ; 93-98.

Perrow, M.R., A.J.D. Jowitt et S.R. Johnson (1996) : Factors affecting the habitat selection of tench in a shallow eutrophic lake. Journal of Fish Biology 48, 859-870.

Perrow, M.R., Mader, C. Wiemer et S. Schmetz (1998) : Assessing habitat quality by modelling juvenile fish habitat in the Marchfeldkanal. O+ fish as indication of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Persat, H. et G.H. Copp (1989) : Electric fishing and point abundance sampling for the ichthyology of large rivers. In : I. Cowx (Ed.) : "Developments in electrofushinf, proceedings of international symposium, Hull, 1988. Oxword Fishing News Books, Blackwell Scientific Publishers : 197-209.

Philippeau, G. (1986) : Comment interpréter les résultats d'une analyse en composantes principales ? Institut technique des céréales et des fourrages. Service des études statistiques. Paris, 63 p.

Pont, D., J.M. Olivier et Y. Nicolas (1998) : Influence of a severe flood on o+ fish distribution and the role of floodplain habitat diversity. O+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Purtscher, U., E. Kienasberger, A. Smidt, W. Reckendorfer, G. Winkler et H. Keckeis (1998): Comparison of O+ fish drift in the Danube and in a tributary (Fischa). O+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Ramade, F. (1993) : Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement. Ediscience, Paris, France : 822 pp.

Rossier, O., E. Castella et J-B Lachavanne (1996) : Influence of submerged aquatic vegetation on size class distribution of perch (Perca fluviatilis) and roach (Rutilus rutilus) in the littoral zone of Lake Geneva (Switzerland). Aquatic Sciences. 58/1.

Rousseau, B., A. Nelva, H. Persat et D. Chessel (1985) : Constitution d'un ban de données ichthyologiques par l'échantillonnage ponctuel d'abondance : application aux peuplements du Haut-Rhône français. Cybium 9(2) : 157-173.

Roux, A.L., G.H. Copp (1993) : Peuplements de poissons in : C. Amoros et G.E. Petts : Hydrosystèmes fluviaux. Masson, Paris, France : 151-166.

Sagnes, P. (1998) : Shifts in drog and swimming potentiel during grayling (Thymallus thymallus) ontogenesis : relations with habitat use. O+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié)

Scheidegger, K.J. et M.B. Bain (1995) : Larval fish distribution and microhabitat use in free-flowing and regulated rivers. Copeia 1995 (1), pp. 125-135.

Schiemer, F., T. Splindler, H. Wintersberger, A. Schneider et A. Chovance (1991) : Fish fry associations : Important indicators for the ecological status of large rivers. Verh. Internat. Verein. Limnol. 24, 2497-2500.

Schmutz, S. et B. Pokorny (1998) : Diel and spatial drift pattern in larval drift of Chondrostoma nasus below a spawing ground in the Pielach river. O+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Sempeski, P., P. Gaudin (1995) : Sélection et utilisation de l'habitat par les jeunes stades de poissons d'eau courante : le modèle ombre commun (Thymallus thymallus , L.) Bull. Fr. Pêche Pisci. 337/338/339 : 215-220.

Spillmann, Ch.J. (1961) : Faune de France. 65 poissons d'eau douce. Editions Paul Lechevalier, Paris, France, 303 pp.

Tales, E., P. Boët et R. Berrebi Dit Thomas (1996) : Les peuplements de poissons de l'année de quelques types d'annexes fluviales dans la plaine de la Bassée (Seine). Bull. Fr. Pêche Pisci. 343 : 189-202.

Tans, M., L. Mathoux, T. Grandjean et P. Kestemont (1998) : Variation temporelle et hétérogénéité spatiale de la disponibilité en nourriture zooplanctonique dans les "noues" et le cours principal de la Meuse (Belgique). Annls Limnol. 34 (1) 1998 : 49-55.

Tatrai, I. et A. Herzig (1994) : The impact of habitat structure on the feeding efficiency of cyprinid fish fry. Verh. Internat. Verein. Limnol. 25 : 2159-2161.

Unfer, G.,H. Mader, C. Wiesner et S. Schmutz (1998) : Assessing habitat quality by modelling juvenile fish habitat in the Marchfeldkanal. 0+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Urho, L. (1996) : Habitat shifts of perch larvar as survival strategy. Ann. Zool. Fennici 33 : 329-340.

Urho, L. (1996) : Identification of perch (Perca fluviatilis), pikeperch (Stizostedion lucioperca) and ruffe (Gymnocephalus cernuus) larvae. Ann. Zool. Fennici 33 : 659-667.

Ventling-Schwank, A.R. et H.J. Meng (1995) : Vertical migration of Coregonid larvae in the first two months of development. Aquatic Sciences 57/1.

Watkins, M.S., S. Doherty et G.H. Copp (1997) : Microhabitat use by 0+ and older fishes in a small English chalk stream. Journal of Fish Biology 50; 1010-1024.

Whitheside, M.C., C.M. Swindoll et W.L. Doolittle (1985) : Factors affecting the early life history of yellow perch, Perca flavescens. Environmental Biology of Fishes. Vol. 12, N°1, pp. 47-56.

Wood, B.M. et B. Bain (1995) : Morphology and microhabitat use in steam fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 52 : 1487-1498.

Zweimüller, I., S. Moild, H. Nimmervoll et F. Schiemer (1998) : Do 0+ fish densities in backwaters reflect differences in habitat quality on a micro-, meso-, or macroscale ? 0+ fish as indicators of the ecological status of rivers. Université de Vienne (non publié).

Annexes

LIEU : DATE :

	Secteur	Heure	Temp.	Cond.	O2	Prof.	Pente		Dist. berge		Dist. transect	Couverture végétale					Débris lig	Rip.	Préd.	Substrat					Intensité lumineuse				Alevins
							H	B				0	0-25	25-50	50-75	75-100				V	V-DV	V-DV-C	C	D.V.	Ensol.	Ombr.	Mit.	Couv.	
1																													
2																													
3																													
4																													
5																													
6																													
7																													
8																													
9																													
10																													
11																													
12																													
13																													
14																													
15																													
16																													
17																													
18																													
19																													
20																													
21																													
22																													
23																													
24																													
25																													

ANNEXE 1 : Exemplaire d'une grille remplie sur le terrain.

26																														
27																														
28																														
29																														
30																														
31																														
32																														
33																														
34																														
35																														
36																														
37																														
38																														
39																														
40																														
41																														
42																														
43																														
44																														
45																														
46																														
47																														
48																														
49																														
50																														
			Heure																											
			Temp.																											
			Cond.																											
			O2																											

ANNEXE 2 : Facteurs loadings ou corrélations des variables et/ou des stades de développement avec l'ensemble des facteurs pour les trois A.C.P.

STAT. FACTOR ANALYSIS	Factor Loadings (Unrotated) (acp21.sta) Extraction: Principal components (Marked loadings are > ,700000)									
Variable	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8	Factor 9	Factor 10
TEMP	,067187	-,210738	,786023*	,086530	,339785	,208572	-,400719	,049685	-,053777	,029372
O2	,093700	,758726*	,190796	-,266398	-,217093	,447609	,048113	,207135	,120753	-,030003
PROF	,575904	,335821	,232917	,127763	-,509054	-,270161	-,312505	-,213080	-,033851	,093027
PENTE	-,721900*	,062167	,198678	-,272790	-,065700	,177727	,100160	-,519861	-,205409	-,052193
DBERG	,911837*	-,019592	,034096	,082359	-,000548	,019608	,052274	-,001118	-,222753	-,327850
CVEG	,780024*	-,086276	-,122460	-,080779	,219201	,137486	,003461	-,372000	,396510	-,005419
DLIG	-,243326	,294948	,102236	,874794*	,032420	,147349	,206370	-,106409	,037509	,000836
RIP	-,844404*	,109233	,092800	,027479	-,058934	-,239386	-,244890	,015598	,288020	-,248466
LUM	,106534	-,400000	,722897*	-,085088	-,244368	-,143858	,439858	,062426	,145053	-,002654
ZOOP	-,122143	-,706749*	-,239524	,149983	-,466056	,394186	-,171087	,028692	,047361	-,028157
Expl.Var	3,104477	1,502964	1,363134	,978255	,755534	,622812	,598632	,515704	,375297	,183192
Prp.Totl	,310448	,150296	,136313	,097825	,075553	,062281	,059863	,051570	,037530	,018319

STAT. FACTOR ANALYSIS	Factor Loadings (Unrotated) (acp18.sta) Extraction: Principal components (Marked loadings are > ,700000)									
Variable	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8	Factor 9	Factor 10
B_C1	-,301810	-,224158	-,621042	,301187	,180497	,146210	,497582	-,045735	,063585	-,181482
C2	-,319050	-,026231	,459149	,501206	,487829	,053256	-,236291	-,008802	-,290045	-,028137
D1	-,464515	,243590	,526723	,308517	-,071381	-,261580	,204251	,055179	,414984	-,210651
D2_E	-,507363	,466319	,109353	-,420244	-,240366	-,240878	,138962	-,233239	-,087726	,127347
E_	,253989	,640045	-,141272	-,325933	,376015	-,056720	-,049727	,069278	-,115871	-,482705
F	,668830	,340469	-,029920	,156888	,150964	-,176681	,089725	,429858	,204092	,240056
G	,494153	-,554092	,255905	-,086792	-,335174	-,022174	-,143886	-,070413	,131744	-,358720
JL	-,258760	-,101480	-,571383	,223635	-,057178	-,599052	-,425119	-,001206	,041568	-,040672
LA	-,283278	,355723	-,115264	,264862	-,640637	,287902	-,107795	,386117	-,196644	-,126623
A	,315567	,553196	-,164836	,361333	-,087905	,300298	-,226501	-,473470	,244566	,041139
B__P_	,582453	,098183	,103283	,378603	-,247869	-,355886	,334493	-,207985	-,376669	-,029286
Expl.Var	2,008142	1,612822	1,349849	1,146154	1,092798	,844171	,751211	,670669	,582602	,533867
Prp.Totl	,182558	,146620	,122714	,104196	,099345	,076743	,068292	,060970	,052964	,048533

STAT. FACTOR ANALYSIS	Factor Loadings (Unrotated) (acp18.sta) Extraction: Principal components (Marked loadings are > ,700000)
Variable	Factor 11
B_C1	-,204065
C2	-,232060
D1	,131918
D2_E	-,350918
E_	,036527
F	-,255193
G	-,302066
JL	-,003393
LA	-,032629
A	-,042089
B__P_	,105482
Expl.Var	,407716
Prp.Totl	,037065

STAT. FACTOR ANALYSIS	Factor Loadings (Unrotated) (acp20.sta) Extraction: Principal components (Marked loadings are > ,700000)									
Variable	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6	Factor 7	Factor 8	Factor 9	Factor 10
TEMP	,342749	,574962	-,264595	-,014534	-,265634	-,329263	,206082	-,141015	-,126038	-,028987
O2	,114815	-,435102	-,236943	-,354588	-,457859	,110202	-,182892	-,391421	-,035766	-,076215
PROF	,455533	-,150780	-,239294	-,238011	-,456188	,148678	-,134358	,014146	-,185504	,281858
PENTE	-,610751	,216691	-,083497	-,139868	-,149691	,085223	-,034463	,005395	-,132346	,300954
DBERG	,809915*	-,247051	-,048090	,197837	-,147981	-,056338	-,000910	-,069936	-,072111	,001547
CVEG	,772018*	-,269682	,028018	,171633	,035010	,042882	-,036755	,069830	-,009204	,092734
DLIG	-,291271	,190836	,128716	-,443888	-,191630	-,057472	-,560702	-,037549	-,144586	-,221593
RIP	-,694184	,376507	,079928	-,257913	,016033	,026510	,061952	-,056251	-,069314	,128002
LUM	-,029808	,421294	-,534780	,393628	-,262955	,090476	,143048	-,161835	-,045630	,019724
ZOOP	-,276102	-,231111	-,418640	,441867	,337392	-,275968	-,239881	,124633	-,185855	,175481
B_C1	-,393698	,103149	-,185906	,578942	-,260949	,190870	-,038472	-,127937	-,253560	-,313184
C2	-,222613	-,367281	,269314	,230011	,081162	,679509	-,107513	-,092618	-,015422	,157241
D1	-,202640	-,323604	,153545	-,261365	-,017643	-,009418	,703367*	-,129000	-,236228	,179344
D2_E	-,209814	-,666553	-,148642	-,248091	-,019194	-,407210	,013941	-,072412	-,089682	-,127311
E_	,015287	-,056845	-,572168	-,199186	,578651	-,066015	-,198397	-,044854	-,013602	,247405
F	,280111	,366005	-,255656	-,282218	,332159	,163057	,065185	-,398690	,366250	-,032014
G	,541688	,463029	,485438	-,061254	-,003573	-,081855	-,122479	,192684	-,062841	,035456
JL	-,162754	,002500	-,212785	,039477	-,526141	,003708	-,057539	,260495	,501398	,372163
LA	-,196620	-,159165	-,322602	-,196982	-,191314	,038864	,185047	,591323	,092506	-,275809
A	,177525	-,006404	-,441672	-,253712	,205739	,422456	,120971	,168274	,072127	-,338245
B	,354374	,279663	-,171828	-,272348	,116999	,274289	,001111	,273484	-,501494	,136316
Expl.Var	3,491019	2,282151	1,832784	1,704416	1,643778	1,200233	1,111500	,994943	,920017	,864179
Prp.Totl	,166239	,108674	,087275	,081163	,078275	,057154	,052929	,047378	,043810	,041151

STAT. FACTOR ANALYSIS	Factor Loadings (Unrotated) (acp20.sta) Extraction: Principal components (Marked loadings are > ,700000)									
Variable	Factor 11	Factor 12	Factor 13	Factor 14	Factor 15	Factor 16	Factor 17	Factor 18	Factor 19	Factor 20
TEMP	,082654	,128576	,065725	,128193	-,197812	-,005309	,250039	,266577	-,022989	,078705
O2	,086939	-,121216	,064981	,295064	,196725	-,029641	-,007905	-,061398	-,116701	,150943
PROF	,285389	,315321	,024571	-,194776	-,029329	-,156218	-,100642	-,034421	,105117	-,058614
PENTE	,129415	-,102168	-,558395	,138582	-,145302	,105564	,088070	-,100396	-,055903	-,055591
DBERG	-,096721	-,089128	-,141490	-,023775	,113727	-,077946	,121888	,047433	-,049836	-,319934
CVEG	,129169	-,068719	-,195888	-,235134	-,190242	,178600	-,135459	,068335	-,028325	,215102
DLIG	-,187086	-,166018	-,018690	-,380658	-,002965	,004743	,167735	,051501	,009237	,019601

STAT. FACTOR ANALYSIS	Factor Loadings (Unrotated) (acp20.sta) Extraction: Principal components (Marked loadings are > ,700000)									
Variable	Factor 11	Factor 12	Factor 13	Factor 14	Factor 15	Factor 16	Factor 17	Factor 18	Factor 19	Factor 20
RIP	,184996	,287570	,157987	-,080298	,072095	,008942	-,169066	,091915	-,074951	-,078334
LUM	,005540	-,084522	,147061	-,192291	,192461	,352720	,029358	-,157550	,018989	-,021970
ZOOP	,084049	,093277	,112681	-,081954	-,024153	-,203750	,168021	-,156738	-,183614	,075307
B_C1	-,086931	-,096185	-,124105	-,025358	-,084872	-,172961	-,269654	,152220	-,101540	-,013708
C2	,126856	-,001966	,214451	,007858	-,111108	,126851	,214936	,170441	-,083628	-,043955
D1	-,154172	-,152921	-,038342	-,258134	,119000	-,112326	,057457	,029230	-,098636	,068448
D2_E	-,090217	,127879	,105334	,006204	-,259297	,280417	-,109820	-,000678	-,126070	-,131573
E_	-,004350	-,155509	-,082264	,020675	,235979	,061110	-,098626	,282753	,029882	-,015223
F	,125066	-,217162	,068942	-,122139	-,263517	-,142760	-,051512	-,110938	-,119871	-,072526
G	,107479	,009153	,002311	,023521	,181580	,084411	-,076981	-,006575	-,336090	-,007357
JL	-,398822	-,021178	,069955	-,018394	-,053386	-,047398	-,041711	,076957	-,103950	,017447
LA	,415015	-,317048	,074728	-,023999	,010822	-,022082	,039660	,050196	-,026606	-,042951
A	-,214323	,455355	-,215042	-,030114	,062077	,023090	,089782	-,018058	-,105017	,036933
B	-,304658	-,189863	,229939	,171870	-,173065	,003796	-,077734	-,086710	,024410	-,010101
Expl.Var	,767762	,744643	,634051	,526167	,487575	,412235	,369480	,315168	,265669	,230083
Prp.Totl	,036560	,035459	,030193	,025056	,023218	,019630	,017594	,015008	,012651	,010956

STAT. FACTOR ANALYSIS	Factor Loadings (Unrotated) (acp20.sta) Extraction: Principal components (Marked loadings are > ,700000)
Variable	Factor 21
TEMP	-,009197
O2	,082165
PROF	-,151804
PENTE	-,003643
DBERG	,165963
CVEG	,172607
DLIG	,014412
RIP	,268143
LUM	-,021859
ZOOP	,044582
B_C1	-,059339

STAT. FACTOR ANALYSIS	Factor Loadings (Unrotated) (acp20.sta) Extraction: Principal components (Marked loadings are > ,700000)
Variable	Factor 21
C2	-,044018
D1	-,044617
D2_E	-,073507
E_	-,076827
F	-,020109
G	-,132129
JL	,012181
LA	,017930
A	,006474
B	,056674
Expl.Var	,202145
Prp.Totl	,009626

ANNEXES 3 : Tableaux des longueurs totales et des longueurs standards des perches et des gardons en fonction de leurs stades de développement.

LONGUEUR TOTALE					
STADE	MOYENNE	SD	MIN	MAX	N
B	0,756	0,035	0,692	0,821	12
C1	0,866	0,074	0,692	1,128	176
C2	1,103	0,082	0,897	1,282	29
D1	1,378	0,180	1,128	1,830	118
D2	1,522	0,074	1,282	1,692	200
E	1,657	0,073	1,333	1,846	291
E'	2,025	0,180	1,564	2,462	495
F	2,421	0,137	1,949	2,795	207
G	2,704	0,194	2,128	3,436	419
VI	0,939	0,119	0,769	1,103	8
VII	1,638	0,118	1,487	1,872	8
VIII	2,218	0,236	2,051	2,385	2
A	2,663	0,237	2,385	3,308	13
B	3,349	0,303	2,744	3,897	27

LONGUEUR STANDARD					
STADE	MOYENNE	SD	MIN	MAX	N
B					12
C1					176
C2	0,885	0,305	0,821	1,077	29
D1	1,258	0,173	0,974	1,678	118
D2	1,329	0,059	1,179	1,513	200
E	1,426	0,056	1,308	1,564	291
E'	1,679	0,137	1,282	2,026	495
F	1,979	0,105	1,641	2,282	207
G	2,189	0,153	1,744	2,795	419
VI					8
VII	1,420	0,077	1,333	1,590	8
VIII	1,872	0,181	1,744	2,000	2
A	2,219	0,202	2,000	2,769	13
B	2,792	0,265	2,308	3,205	27